

1961

LA GREFFE, SES CONDITIONS ANATOMIQUES, SES CONSÉQUENCES PHYSIOLOGIQUES ET SES RÉSULTATS GÉNÉTIQUES ÉVENTUELS

PAR D. SCHEIDECKER

La greffe végétale présente une extrême importance pratique. Les phénomènes qui la permettent et qui en résultent sont encore imparfaitement connus. Par ailleurs, le greffage tend de plus en plus à devenir une technique de recherche scientifique. Il semble donc nécessaire de faire le point sur l'un et l'autre de ces aspects de la greffe qui sont depuis quelques années l'objet de discussions constructives mais passionnées.

INTRODUCTION

**Greffe animale et greffe végétale,
résultats pratiques et théoriques.**

I. — DOMAINE ANIMAL

Les greffes entre espèces différentes sont possibles seulement chez les embryons et les larves de certains Invertébrés et Vertébrés inférieurs. Chez les Vertébrés supérieurs, les greffes ne réussissent plus qu'à l'intérieur d'une même espèce et avec des tissus embryonnaires si le greffon et le sujet n'appartiennent pas au même individu ; à partir de tissus adultes, la greffe demeure possible mais seulement s'ils appartiennent à un même individu (autogreffe).

Dans le domaine animal, la greffe a récemment pris un aspect pratique, en pathologie et en thérapeutique : expériences d'endocrinologie, études sur l'origine des tumeurs, réparation chirurgicale de tissus lésés. Dans ce dernier cas toutefois, les « greffes » sont le plus souvent des prothèses réalisées avec des tissus morts.

La greffe animale a cependant surtout servi à résoudre des problèmes purement théoriques. Elle a été utilisée dans un très grand nombre de recherches particulières, notamment celles relatives à la régénération

chez les Invertébrés. En outre et surtout, depuis la fin du XIX^e siècle, les techniques de greffage ont acquis une importance fondamentale en embryologie expérimentale. Elles permettent d'aborder ou de reprendre les grands problèmes que pose la différenciation des embryons par l'analyse de ses facteurs, qu'ils soient fonction de l'organisme ou du milieu. Elles éclairent sous un angle nouveau certains problèmes très discutés de génétique formelle : devenir des ébauches embryonnaires greffées en liaison avec les déterminismes de type mendélien ; persistance héréditaire des mutations induites par greffage ou tout au moins variation du taux normal de mutation (1/500.000 environ) dans la descendance d'individus greffés, etc.

II. — DOMAINE VÉGÉTAL

Il en va tout autrement pour les plantes.

Leurs possibilités de régénération des tissus sont plus grandes et les conditions d'incompatibilité moins strictes que chez les animaux : on peut greffer des organes adultes d'espèces différentes. Les greffes végétales sont donc beaucoup plus faciles à réaliser que les greffes animales.

Le greffage est capable de rendre de nombreux services, il a été couramment utilisé depuis l'antiquité, dans un but tout à fait pratique et bien avant qu'on ne songe à s'en servir comme technique de recherche scientifique.

Le greffage est, en effet, une technique horticole susceptible de multiples applications :

— Il permet d'abord de propager de nombreuses variétés qui ne pourraient l'être par un autre procédé de multiplication. Il est, en effet, à même de maintenir, dans la pratique courante, l'individualité du greffon, même si celui-ci est le résultat d'une hybridation ou d'une mutation, ce qui est le cas de la plupart des bonnes variétés fruitières : dans la mesure où les fruits ne sont pas stériles, on pourrait semer de grandes quantités de graines sans être sûr d'obtenir une seule plante exactement semblable à la plante mère.

— On peut aussi combiner, au moyen de la greffe, les qualités de l'appareil aérien d'une plante avec celles du système racinaire d'une autre plante, ce qui se fait couramment pour la vigne par exemple : on greffe les variétés produisant des raisins de qualité, mais dont les racines sont facilement attaquées par le Phylloxera, sur des variétés à racines résistantes mais dont les fruits sont médiocres.

— Par ailleurs, il arrive souvent qu'une greffe produise bien plus rapidement des fleurs et des fruits qu'un semis de la même espèce, et les arbres greffés peuvent avoir une fructification plus abondante ou plus précoce que les arbres francs de pied (par suite de l'action du bourrelet de greffe sur la circulation de la sève).

— Enfin, le greffage permet diverses autres combinaisons qui peuvent être utiles : restauration de la charpente d'arbres défectueux ; rapprochement sur une même souche des deux sexes d'un végétal dioïque pour faciliter la fécondation ; greffage de boutons à fruits d'arbres trop chargés sur des individus moins favorisés ; végétaux difficiles à bouturer qui se reproduisent par la greffe sur leurs propres racines comme le Mélèze de Kaempfer, etc.

Il faut remarquer que toutes ces pratiques supposent implicitement que les deux plantes réunies par la greffe conservent chacune les caractères propres à l'espèce ou à la variété à laquelle elles appartiennent.

Des phénomènes plus ou moins anormaux (extraordinaires) de modification de constituants de greffes ont cependant été cités déjà par les anciens agronomes chinois, arabes, grecs et latins.

Ainsi trouve-t-on, notamment, dans Virgile (*Géorgiques*, 1, 2 : 70-73) les vers suivants :

*Et steriles platani malos gessere valentes
Castaneæ fagus ormusque incanuit albo
Flore piri glandemque fregere sub ulmis...*

Ces Platanes porteurs de pommes, ces Hêtres porteurs de châtaignes, ces Frênes à fleurs de Poirier et ces Ormes producteurs de glands (dont sont friands les porcs) annoncent déjà certaines exagérations ultérieures.

Beaucoup plus tard, dans la seconde moitié du XIX^e siècle, des expérimentateurs ont exploré méthodiquement cette voie, cherchant à se servir de la greffe pour créer des variétés horticoles nouvelles. Contrairement à ce que nous avons vu pour la greffe animale, la greffe végétale a d'abord fait l'objet d'expériences et d'essais orientés vers des résultats pratiques. Il est nécessaire de ne pas l'oublier car cette dominance initiale du pratique peut avoir en partie faussé l'interprétation théorique des faits.

De nos jours cependant, les greffes végétales sont entrées dans le domaine scientifique :

a) par l'étude désintéressée de leurs conséquences anatomiques et physiologiques ;

b) pour l'étude fondamentale de certains problèmes particuliers : photopériodisme, maladies à virus, rôle de certains organes dans les phénomènes de morphogenèse ou dans les synthèses chimiques ;

c) sous la forme d'une hypothèse fondamentale dans l'analyse de l'hérédité.

Cette hypothèse constitue en gros le néo-lamarckisme et provoque un mouvement très actif de controverses passionnées.

On peut aussi remarquer en passant que cette longue expérience horticole a permis aux praticiens d'acquérir une très grande habileté et de réaliser les combinaisons les plus variées par les moyens les plus

divers. On peut dire que tout ce qui peut réussir, techniquement parlant en matière de greffe, n'a de loin pas été complètement utilisé en biologie végétale, alors qu'en biologie animale les recherches sont au contraire souvent limitées par les difficultés opératoires.

I. — NATURE DE LA GREFFE. POSSIBILITÉS DE RÉALISATION

DÉFINITION

Le greffage horticole est une opération qui consiste à implanter dans les tissus d'une plante un bourgeon ou un fragment quelconque, détaché d'une autre plante ou de la même plante, pour que celui-ci continue à croître en faisant corps avec la première. La greffe est le résultat de cette opération. Il s'agit donc d'une soudure entre plantes ou parties de plantes. Il y a plusieurs modes d'union possibles, plusieurs types de greffes. Mais d'abord il faut distinguer :

- les hétérogreffes, entre tissus de plantes d'espèces ou de variétés différentes ;
- les homogreffes, entre tissus de plantes de même espèce ou de même variété ;
- les autogreffes, entre tissus provenant de la même plante.

A. — DIFFÉRENTS TYPES DE GREFFE

La greffe par approche consiste à réunir deux plantes dont chacune conserve intégralement tous ses organes. Les deux participants de la greffe sont simplement soudés, en général sur une portion plus ou moins importante de leur tige (ou même de leurs racines).

On rencontre dans la nature des exemples de greffe par approche qui se sont réalisés sans aucune intervention humaine : arbres unis entre eux par leurs couches ligneuses après frottement prolongé.

Après réalisation de la soudure, la greffe par approche peut évidemment être transformée en greffe proprement dite par sevrage d'un des deux végétaux ainsi unis.

Dans la greffe proprement dite, l'une au moins des deux plantes en jeu est plus ou moins complètement privée, soit de son système racinaire, soit de son appareil foliaire, et utilise donc — partiellement ou exclusivement — l'un des appareils végétatifs de son partenaire.

La greffe est dite ordinaire quand le sujet ou porte-greffe est complètement privé de son appareil foliaire et réduit à son système racinaire avec souvent, non pas obligatoirement, un tronçon de tige plus ou

moins important ; le greffon est complètement privé de son système racinaire.

La greffe est dite *mixte* quand le porte-greffe conserve une partie de son feuillage ou, ce qui est beaucoup plus rare, quand le greffon conserve une partie de ses racines.

Quel que soit le type de greffe, l'union des deux plantes peut être effectuée selon des techniques très diverses. Le greffage par approche peut se faire de côté ou en tête, en placage, en incrustation, à l'anglaise, etc. Pour le greffage ordinaire, on peut utiliser comme greffon des rameaux détachés ou des bourgeons et greffer, en tête ou de côté, en placage, en incrustation, en fente, à l'anglaise, en écusson, en flûte, etc.

Il est inutile de préciser ici le détail de ces techniques horticoles qui sont exposées dans d'innombrables ouvrages spécialisés [5, 1948, etc.]. En revanche, certains procédés plus spéciaux, certaines combinaisons plus compliquées méritent d'être mentionnés car ils ont eu, ou peuvent avoir, un intérêt particulier du point de vue théorique.

On peut surgreffer, c'est-à-dire enter de nouveaux greffons sur un premier greffon déjà soudé. Ces nouveaux greffons peuvent appartenir ou non à la même espèce ou à la même variété que le premier. On peut donc réunir par la greffe, non pas seulement deux, mais encore plusieurs plantes différentes. Quand le premier greffon se trouve intercalé entre le porte-greffe et un deuxième greffon, on parle de « greffon intermédiaire ».

Après décortication annulaire, on peut greffer entre les deux bords de l'incision un anneau d'écorce ou des rameaux entiers convenablement taillés pour pouvoir être insérés de part et d'autre de la plaie, entre l'écorce et l'aubier. Il s'agit là d'un greffage « en pont », cas particulier de la technique précédente (surgreffage).

Les auteurs russes emploient souvent le terme de « mentor » [103, 1953 ; 78, 1955, etc.] si l'un des deux partenaires est choisi (en fonction de sa nature génétique, de son âge, etc.) de manière à avoir le maximum de chances d'être influencé « éduqué » par l'autre. On donne le nom de « mentor » à celui des deux — porte-greffe ou greffon — qui doit jouer le rôle d'éducateur. Ce dernier cas diffère des précédents en ce que l'hypothèse y a précédé l'expérience et continue à la dominer. Pour un certain nombre d'auteurs les « mentors » ont « prouvé » leur efficacité ; pour d'autres non [107, 1959].

Toutes ces techniques sont communes aux praticiens et aux chercheurs. L'introduction du greffage dans le domaine proprement scientifique a entraîné la mise au point de deux autres catégories de greffes.

— Les *greffes embryonnaires* consistent à détacher un embryon de son albumen pour le transporter sur l'albumen d'une autre graine. Cette méthode a été utilisée surtout pour des recherches sur les possibilités d'hybridation végétative chez les céréales par de nombreux auteurs russes, dont KALININE [82, 1948], GLOUCHTCHENKO et PITCHI-

KINE [57, 1950], BATOULIA et KOUTCHOUMOV [7, 1954], etc., et par des auteurs français, dont LERY PIETTRE [97, 1944], MATHON et STROUN [105, 1951 à 1956 ; 106, 1957 ; 161, 1956, etc.]. Mais elle a servi aussi à des travaux tout différents, tels ceux de FARDY, CUZIN et SCHWARTZ sur la nicotinogénèse [29, 1951 ; 41, 1952 ; 42, 1953 ; 43, 1954 ; 44, 1957].

— Enfin, des greffes peuvent être réalisées *in vitro*, en culture de tissus, méthode utilisée par CAMUS pour ses recherches sur le rôle des bourgeons dans les phénomènes de morphogénèse [24, 1949] et GAUTHERET [50, 1945].

B. — RÉALISATION DE LA SOUDURE

La première condition d'existence de la greffe est la réalisation d'une soudure anatomique entre les deux fragments végétaux — obligatoirement blessés — que l'on veut unir. Cette soudure ne se fait pas directement, mais s'opère entre des tissus néoformés par les deux partenaires.

Dans la zone de contact se forme un cal, un bourrelet cicatriciel. L'excitation consécutive au traumatisme et la suppression des corrélations entraînent une prolifération cellulaire. Cela se voit aussi lors d'un bouturage ou d'une régénération de tissus après une blessure ordinaire. Cette prolifération s'amorce sur les deux sections en contact. Il se forme d'abord quelques couches de cellules parenchymateuses qui se soudent entre elles. Sur la ligne de contact entre le greffon et le portegreffe, au moment de l'opération et tout de suite après se produisent des phénomènes de dessiccation, de nécrose des cellules blessées, de sécrétion. Cette ligne reste généralement visible, tout au moins dans les premiers temps de l'union. Néanmoins, il est souvent impossible de reconnaître où la dernière cellule d'un des composants de la greffe succède à la première cellule de l'autre composant. Ultérieurement, des différenciations ont lieu au sein de cette masse de cellules néoformées et des connexions vasculaires s'établissent entre le sujet et le greffon. L'architecture tissulaire des bourrelets de greffe dépend, qualitativement, de l'espèce ou des espèces en cause [59, 1956, etc.]. L'efficacité fonctionnelle de cette architecture — et notamment de sa vascularisation — varie quantitativement de l'homogénéisation parfaite à l'anomalie léthale [24, 1949 ; 139, 1928 ; 126, 1952]. Il convient de noter qu'une même variation, quantitative, d'efficacité se retrouve dans l'hybridation sexuelle : depuis la fécondation normale jusqu'à la non-éclosion du grain de pollen sur le stigmate qui l'a recueilli. Dans de très nombreux cas, toutefois, les incompatibilités entre pollen et pistil, d'une part, processus cicatriciel et organisation vasculaire, d'autre part, ne sont pas liées.

On a longtemps cru que la présence d'une assise génératrice libéro-ligneuse et le contact entre les cambiums du sujet et du greffon étaient à peu près indispensables pour l'obtention d'une véritable union anatomique avec vascularisation. Les techniques de greffe couramment utili-

sées dans la pratique tiennent le plus grand compte de cette exigence. Certaines recherches ont cependant montré qu'elle n'était pas absolue. Ainsi, on a pu réussir des greffes chez les Monocotylédones alors qu'on en avait longtemps admis l'impossibilité. CALDERINI avait déjà fait, en 1846, des essais de greffage de Riz sur Millet [23, 1846], mais SCHUBERT constatait encore en 1913 qu'on n'avait jamais obtenu chez les Monocotylédones que des soudures de nature parenchymateuse : les greffons, parfois après une longue survie, mouraient tous finalement du fait de l'absence de connexions vasculaires [150, 1913].

Mais des auteurs récents ont eu plus de succès. Après PLOTNIKOV sur céréales [137, 1939], LA RUE et MUZIK [126, 1952 ; 127, 1954] ont montré qu'on pouvait aboutir à de véritables greffes accompagnées de connexions vasculaires, notamment avec des Commelinacées (*Tradescantia*, *Commelina*) ou des Graminées de haute taille (Canne à sucre, *Bambusa longispiculata*, *Pennisetum purpureum*). En l'absence de cambium, la soudure se réaliserait grâce aux méristèmes intercalaires. Il convient de noter que les plantes citées se bouturent aisément. On a également cité plusieurs cas de greffe réussie entre monocotylédones lianescentes. Toutefois, chez la Vanille l'union anatomique reste toujours limitée à des points de parenchyme entre les tissus des deux partenaires, ce qui permet la survie et la croissance du greffon parfois pendant deux ans, mais ne peut être considéré comme une greffe réussie au sens plein du terme [125, 1958].

Les greffes obtenues en culture de tissus fournissent aussi des exemples de soudures réalisées sans qu'il y ait toujours eu contact entre deux cambiums.

CAMUS [24, 1949] a étudié, avec des sujets et des greffons provenant de cultures de tissus, les possibilités de soudure dans des autogreffes de bourgeons sur des fragments de racine d'Endiye. Ces fragments comprenaient : soit du liber accompagné de parenchyme vasculaire et d'une portion de zone génératrice ; soit uniquement du parenchyme vasculaire. Les bourgeons ont été greffés : soit sur l'extrémité foliaire des explantats, soit sur l'extrémité radicale. Les résultats sont différents selon les combinaisons mises en œuvre.

*a*₁) Si l'on opère sur un explantat sujet comportant liber, parenchyme vasculaire et zone génératrice, et qu'on implante le greffon sur son extrémité foliaire, la soudure se fait facilement : on obtient 60 à 70 pour 100 de greffes réussies si les formations conductrices du greffon, sectionnées lors du prélèvement, coïncident avec la zone génératrice ou le liber du sujet.

*a*₂) En revanche, si ce contact se fait avec le parenchyme vasculaire du sujet, la soudure s'opère très mal : le greffon ne tarde pas à mourir.

*a*₃) Quand on place le greffon sur la région radicale d'explantats de ce type, la qualité de la soudure est indépendante de la position des éléments conducteurs du greffon par rapport aux différents tissus consti-

tuant le sujet. Ce qui n'a rien de surprenant car tous les tissus de cette extrémité radicale (sauf les régions les plus internes du parenchyme vasculaire) prolifèrent avec exubérance. Quelle que soit sa position, le greffon est donc rapidement inclus dans les tissus néoformés et 90 pour 100 des greffes réussissent.

b) Si l'explantat sujet ne comporte que du parenchyme vasculaire, la soudure est plus difficile, mais le pourcentage de réussite est là aussi toujours meilleur sur l'extrémité radicale (70 pour 100). Suivant la nature des tissus mis en contact, la région de suture reste plus ou moins visible à l'examen microscopique et la soudure se réalise avec des modalités un peu différentes suivant les cas.

Ces exemples montrent bien que la présence et le contact de tissus du cambium vasculaire apportent des possibilités de soudure rapide, complète et facile, possibilités largement utilisées dans les greffages horticoles.

La soudure pourtant peut se réaliser en l'absence de cambium ; donc sa présence ne constitue pas la condition fondamentale de l'union anatomique dans la greffe.

La soudure dépend : d'abord de l'aptitude des tissus blessés à proliférer en donnant naissance à des cellules indifférenciées ; ensuite de la possibilité d'une différenciation d'éléments conducteurs à partir de cet ensemble cicatriciel. Toute cicatrisation peut se faire, comme BUVAT [21, 1944] le montre à propos du bouturage, non seulement à partir de méristèmes en place (cambium), mais encore à partir d'îlots cellulaires méristématiques préformés. Ces îlots se seraient détachés du méristème principal au cours de la croissance de l'organe et auraient été ainsi mis en sommeil à cause de leur localisation aberrante. L'opération de greffage ne ferait que réveiller leur activité.

Enfin, on peut admettre des cicatrisations de greffe par dédifférenciation de cellules déjà plus ou moins différenciées [81, 1934].

De tout ce qui précède, il ressort que les cellules participant à l'union du greffon avec le porte-greffe et par l'intermédiaire desquelles se fait la soudure doivent avoir un statut embryonnaire ou tout au moins la possibilité de le reprendre.

Le rétablissement (au bout d'une ou deux semaines, parfois plus) des connexions vasculaires à travers ce bourrelet cicatriciel de tissus jeunes suppose une différenciation de ces cellules. Certaines vont épaissir leurs parois pour s'unir aux faisceaux vasculaires de part et d'autre du cal, d'autres garderont des parois minces et réuniront les éléments libériens, d'autres donneront des cellules médullaires. On a montré que ces différenciations sont induites par le contact ou la proximité des organes ou des tissus différenciés voisins [139, 1928 ; 24, 1949 ; 3, 1951 ; 126, 1952 ; 127, 1954]. Ce qui nous ramène à la notion fondamentale d'une étroite liaison, chez les végétaux supérieurs, de la spécialisation des cellules avec leur localisation.

C'est surtout pendant la différenciation cellulaire du cal cicatriciel que peuvent apparaître des anomalies anatomiques [139, 1928]. Il peut même arriver que le greffon émette des racines qui cherchent à s'insinuer dans les tissus du sujet ; ceci montre bien que le porte-greffe est, en première instance, à l'égard de son greffon plutôt un sol qu'un symbiote.

C. — LES CONDITIONS DE RÉUSSITE DE LA GREFFE. COMPATIBILITÉ ET INCOMPATIBILITÉ

S'il s'agit de plantes ou de fragments végétaux capables de se souder entre eux le succès de la greffe dépend des conditions externes : choix d'une technique adaptée aux individus en cause, précision et rapidité de l'opération, efficacité des soins après le greffage. La température, l'humidité du sol et de l'air, les façons culturales (taille, etc.) doivent être minutieusement réglées surtout dans le cas des plantes herbacées. Il ne faut pas oublier, que, dans les greffes proprement dites, le greffon risque toujours de mourir par dessiccation et le sujet par excès d'eau.

Tous les ouvrages spécialisés donnent d'abondants détails sur ces questions techniques. Nous nous intéressons surtout ici aux conditions internes de réussite des greffes : facteurs déterminant l'affinité végétative et l'aptitude des plantes à être greffées ou non entre elles.

Ces conditions internes ne seront pas tout à fait les mêmes suivant le type de greffe envisagé : ainsi la greffe par approche fournit un éventail de possibilités plus large que la greffe par amputation.

Les lois de l'affinité végétative sont encore à peu près inconnues.

Nous envisagerons ici successivement : 1) les faits ; 2) leur interprétation actuelle ; 3) une nouvelle orientation des recherches dont ils pourraient être l'objet.

1) LES FAITS

a) *Combinaisons compatibles et incompatibles.*

Nous avons vu que la greffe était possible même en l'absence de cambium.

Elle est réalisable aussi entre des plantes dont le mode de développement est différent. On peut effectuer des greffes simples entre arbres à feuilles persistantes et des arbres à feuilles caduques, dont la plus commune est celle des Citrus à feuilles persistantes sur le *Poncirus trifoliata*, espèce à feuilles caduques. En revanche, la greffe d'une plante à feuilles caduques sur une plante à feuilles persistantes devra, pour durer, être mixte.

Les plantes normalement annuelles peuvent se greffer sur les plantes

vivaces (Tomate sur *Cyphomandra betacea*) [91, 1955]. On a associé aussi des plantes bisannuelles et des plantés annuelles [92, 1954].

Des plantes synthétisant des substances très particulières (alcaloïdes, hétérosides cyanogénétiques) peuvent être associées par la greffe à des plantes qui en sont dépourvues ou en fabriquent d'autres (Tabac et Tomate, Douce-amère et Belladone, Tomate et Belladone).

D'extrêmes différences dans les structures anatomiques peuvent ne pas jouer un grand rôle dans la réussite des greffes. Les différences polaires, en revanche, semblent toujours avoir une grande importance : les greffes en position normale ou inversée ne réussissent pas de la même façon.

Enfin, s'il est vrai que la greffe n'est habituellement réalisable qu'entre plantes plus ou moins proches parentes, il ne s'agit pas là d'une règle absolue et il n'y a pas de relation rigoureuse entre la possibilité d'obtenir des greffes et le degré de parenté botanique tel qu'il est traduit par la classification actuelle. Pour ce qui est de la greffe proprement dite, chez les Solanacées et les Composées, les résultats sont assez variés et souvent singuliers ou surprenants, du point de vue systématique (des genres éloignés les uns des autres peuvent être greffés entre eux, même d'une sous-famille à l'autre, alors que l'union est impossible entre certains genres proches parents). Chez les Ombellifères, la greffe réussit très facilement entre plantes de tribus différentes. Chez les Rosacées, Légumineuses et Crucifères, la tribu est en général la limite du greffage possible à quelques exceptions près [168, 1948]. Toutes réserves doivent cependant être faites sur la validité de ces classifications traditionnelles.

La greffe mixte, et surtout la greffe par approche, peuvent s'effectuer entre familles différentes. On a obtenu une greffe mixte viable de Chrysanthème annuel sur Tomate (KRENKE, cité par MATHON [107, 1959]). La greffe par approche a permis d'unir le Sapin et le Tilleul (cité par VAZART [168, 1948]), le Pommier et le Poirier avec des Agrumes (JAKOVLEV, cité par MATHON [107, 1959]), le Tournesol et le Haricot avec, dans ce dernier cas, sevrage du greffon, séparé de ses propres racines au bout d'un certain temps de vie commune [138, 1957].

Certaines combinaisons peuvent être réalisées facilement dans un sens et non (ou très difficilement) dans l'autre : la plupart des Poiriers reprennent bien sur le Cognassier ; l'Alisier, le Néflier, le Cognassier sur l'Aubépine ; le Cerisier sur le Mahaleb ; le Lilas sur le Troène ; etc. [5, 1948]. Il n'en est pas de même pour la greffe en sens inverse.

Des cas d'incompatibilité absolue se rencontrent entre des végétaux proches parents appartenant à des espèces très voisines ou même à des variétés différentes d'une même espèce. Le fait n'est pas rare chez les arbres fruitiers, chez la Vigne [122, 1957 ; 142, 1957].

On peut mentionner enfin ici des observations de SAX [146, 1950] : certaines variétés, hybrides ou non, de *Syringa* et de *Malus* ne seraient capables d'une croissance normale qu'après greffage sur un porte-greffe convenable. Il s'agirait en somme d'une sorte d'auto-incompatibilité.

b) *Les manifestations de l'incompatibilité.*

L'incompatibilité entre un porte-greffe et un greffon est loin de se traduire toujours par un refus instantané et absolu, c'est-à-dire par l'absence totale de soudure et la mort rapide des deux partenaires, ou de l'un d'entre eux. L'incompatibilité totale, avec absence de développement du greffon, ne se rencontre que dans certains cas. Très souvent, le sujet et le greffon se soudent — plus ou moins bien —, le greffon reste vivant, commence même à se développer et, ce n'est qu'ultérieurement qu'apparaissent des manifestations visibles d'incompatibilité (arrêt de la croissance, troubles divers, dépérissement et mort du greffon ou du porte-greffe). Chez les arbres fruitiers en particulier, on ne peut souvent déceler aucun symptôme sur les jeunes arbres ; pour certaines combinaisons incompatibles de Pruniers et pour certaines greffes Poirier/Cognassier, il faut parfois attendre plus de 10 ans [142, 1957].

PASSECKER [130, 1949] a suggéré que l'apparition ou, tout au moins, l'intensité de certaines formes d'incompatibilité pouvait être liée à l'âge des plantes en cause. Ce fait, nous l'avons vu, est à la fois général et certain chez les animaux [109, 1952]. Chez les végétaux, il demeure discuté mais très certainement mérite d'être étudié en détails.

Dans beaucoup de cas d'incompatibilité, on a relevé des anomalies structurales du bourrelet de greffe. Les défauts qui peuvent affecter la région de soudure sont multiples : interruption des connexions vasculaires par dépôt de parenchyme ligneux, distorsion trop accentuée des tissus vasculaires ou libériens, dégénérescence du xylème en masse gommeuse, obstruction du phloème par une couche de liège [139, 1928]. Ces défauts peuvent être localisés à des îlots dans la zone d'union ; s'ils s'étendent à toute la surface du cal, ils peuvent entraîner la rupture mécanique de la greffe. HERRERO [72, 1951] a cherché à utiliser ces symptômes anatomiques pour mettre au point une méthode de laboratoire permettant de prévoir le degré d'affinité de différents clones d'arbres fruitiers. D'autres auteurs ont suivi cette voie [39, 1957]. Toutefois, si elles sont fréquentes, les anomalies structurales du bourrelet ne semblent cependant pas être toujours présentes dans tous les cas d'incompatibilité [74, 1957 ; 122, 1957].

Il existe plusieurs *moyens pour tenter de tourner la difficulté* quand on veut unir par la greffe deux végétaux n'ayant pas d'affinité l'un pour l'autre. On peut intercaler entre les deux partenaires un fragment (généralement un tronçon de tige) d'une troisième plante compatible à la fois avec le sujet et le greffon. Certaines techniques particulières ont été imaginées dans le même esprit (greffage à double écusson) [48, 1953].

S'orientant dans une tout autre direction, d'autres chercheurs sont partis de l'hypothèse que certaines incompatibilités pourraient être levées par une préparation préalable des végétaux à greffer. Dans l'esprit de MITCHOURINE ou de LUCIEN DANIEL, par exemple, il s'agissait d'atté-

nuer les différences physiologiques entre deux plantes en les faisant vivre côte à côte dans des conditions identiques. DANIEL faisant ainsi vivre du Cresson de fontaine hors de son milieu naturel, au sec, avant de le greffer sur le Chou moellier, etc. [33, 1911 à 1913]. De là, il n'y avait qu'un pas à franchir pour en arriver à essayer de préparer le greffon en l'habituant préalablement au contact des sucS extraits du porte-greffe. Certains auteurs ont travaillé dans cette voie, mais il semble qu'on ne dispose pas encore de résultats précis.

Dans le domaine animal on a cherché à tourner l'antagonisme qui peut exister entre sujet et greffon en plongeant pendant un certain temps les tissus à transplanter dans le plasma ou le sérum du receveur, pour les habituer ainsi progressivement à ce dernier. On a, par exemple, cultivé pendant quelque temps des fragments de thyroïdes humaines d'individus jeunes dans du sérum ou du plasma du futur receveur, avant de les greffer [109, 1952]. Les résultats ont été positifs. On peut rappeler aussi que MOLLIARD, étudiant les modifications provoquées par la vie parasitaire chez les plantes vertes, avait déjà signalé l'action profonde exercée sur une plante par le suc d'une espèce étrangère mêlé au milieu de culture [121, 1932]. C'est une hypothèse analogue qui a conduit à greffer les unes sur les autres et à faire vivre ainsi en contact étroit des plantes à partir desquelles on voulait obtenir un croisement sexuel et qui s'y prêtent difficilement dans les conditions ordinaires. Beaucoup de chercheurs soviétiques paraissent avoir obtenu des résultats intéressants en opérant ainsi [145, 1956].

2) L'INTERPRÉTATION DES FAITS

a) *Hypothèses dépassées.*

Les auteurs anciens considéraient comme des facteurs d'affinité ou d'incompatibilité des ressemblances ou des différences auxquelles les travaux modernes ne permettent plus d'attacher une réelle importance [2, 1937 ; 168, 1948 ; 72, 1951]. Nous avons vu qu'il était possible de rapprocher par la greffe des plantes ayant des modes de développement différents, des vigueurS différentes, etc.

Ni les analogies ou les différences de structure anatomique [72, 1951], ni le degré de parenté — tel qu'il est fixé par la systématique actuelle tout au moins — ne peuvent nous éclairer, contrairement à ce qui se passe dans le domaine animal où les possibilités de réussite des greffes sont étroitement liées à la place occupée dans la classification et à la parenté des individus en jeu. Il en est vraisemblablement ainsi parce que la systématique zoologique est beaucoup plus cohérente que la systématique botanique actuelle et, parce que les facteurs d'affinité et d'incompatibilité ne sont pas comparables dans les deux cas.

b) *Causes accidentelles d'échec.*

Des recherches modernes ont montré que les maladies à virus étaient responsables de certains échecs attribués jusqu'alors à des phénomènes d'incompatibilité spécifique [142, 1957]. Il faut donc prendre soin, dans les cas où des greffes ne sont pas viables, d'écarter toutes les causes accidentelles de non-réussite.

c) *Signification des anomalies de soudure.*

Les anomalies de structure de la soudure, entraînant des troubles fonctionnels, peuvent apparaître comme des conséquences ou comme des causes de l'incompatibilité. HERRERO [72, 1951] pense que ces troubles sont déterminés par les réactions métaboliques des cellules du greffon et du sujet qui voisinent dans le bourrelet de greffe.

THIEL [163, 1954] a émis l'hypothèse que le degré de compatibilité entre deux plantes dépendait de leur capacité à résorber la première couche plus ou moins isolante qui se forme entre le sujet et le greffon.

Les phénomènes d'affinité et d'incompatibilité paraissent en tout cas avoir une cause profonde d'origine physiologique. Les idées émises par HERRERO et par THIEL, parmi d'autres, conduisent tout naturellement à envisager d'abord ce qu'on sait des réactions de spécificité protoplasmique.

d) *Réactions de spécificité protoplasmique.*

Les travaux modernes des zoologistes ont montré que les phénomènes d'incompatibilité, dans leur domaine propre, étaient liés à la spécificité protoplasmique et donc déterminés par les lois générales de l'immunologie.

Quelques chercheurs ont suivi une voie analogue dans le domaine végétal. KOSTOFF [86, 1929] a étudié les réactions des sucs d'un grand nombre d'espèces de Solanacées mises en présence les unes des autres. Il a greffé ensuite deux espèces dont les sucs ne réagissent pas entre eux quand ils sont extraits de plantes vivantes séparément. En revanche, quand on met en présence les sucs de ces deux espèces unies par la greffe, une réaction apparaît vers le 20^e jour et est de plus en plus intense jusqu'au 35^e jour. On peut donc penser qu'une ou des substances antigènes seraient passées d'une manière quelconque du greffon au porte-greffe ou *vice versa*, en provoquant la formation d'anticorps. KOSTOFF a par ailleurs greffé entre eux des genres différents. Dans certains cas, le greffon mourait au bout de 4 à 5 semaines, au moment où cette production d'anticorps présumés atteignait son maximum ; par la suite, ce porte-greffe « immunisé » n'acceptait plus de greffon de la même espèce que le premier.

Il ne paraît pas y avoir beaucoup de travaux importants faits dans cette direction. On a essayé d'utiliser le séro-diagnostic pour dépister les incompatibilités en viticulture [170, 1941].

En outre, une école de botanistes systématiciens a fondé de grands espoirs sur l'analyse des parentés naturelles au moyen de cette méthode. Il ne semble pas que ces espoirs aient été confirmés par l'expérience. Quant aux résultats de KOSTOFF, ils peuvent avoir pour explication (voir ci-avant 2, *b*) la présence ou l'absence de virus plus ou moins spécifiques.

De toute façon, les réactions de spécificité protoplasmique, si elles peuvent jouer un rôle dans certains cas d'incompatibilité absolue, ne sont sûrement pas le seul facteur, ni même le facteur essentiel d'incompatibilité chez les plantes. Autrement il serait impossible d'expliquer pourquoi certaines combinaisons sont viables dans un sens et non pas dans l'autre ; pourquoi certaines plantes peuvent être unies dans une greffe par approche, ou d'autres conditions spéciales, et non par un autre moyen.

On peut encore noter ici que des phénomènes d'incompatibilité peuvent apparaître en culture de tissus [50, 1945] ; chez les végétaux la réaction ne paraît donc pas nécessairement liée au fonctionnement de l'organisme entier.

e) *Incompatibilité et métabolisme.*

Les phénomènes d'incompatibilité ont été étudiés surtout, sinon exclusivement, sur des combinaisons pouvant intéresser la pratique horticole. Les renseignements dont nous disposons n'ont donc trait qu'à un matériel végétal limité : à l'exception de ceux de STIGTER sur les Cucurbitacées, les travaux récents ne traitent guère que des arbres fruitiers. Il s'agit donc toujours d'incompatibilité entre plantes proche parentes. Par ailleurs, les observations sont souvent très fragmentaires : certains auteurs ne s'intéressent guère qu'à la vigueur du greffon ; d'autres en revanche tiennent compte des symptômes internes (anomalies de soudure, répartition de l'amidon, etc.). Il en résulte une indiscutable confusion dans l'interprétation des faits [149, 1957].

Si nous choisissons un exemple chez les arbres fruitiers de zone tempérée, nous pouvons envisager le cas étudié par SCARAMUZZI [149, 1957] :

1° Quand on ente directement le Poirier Kaiser sur Cognassier, dans les conditions habituelles de la pratique horticole, on assiste à une croissance pénible et tout à fait anormale du greffon (pousse déformée d'une trentaine de centimètres au bout d'un an) et on constate des symptômes d'anomalies internes (discontinuité des tissus de l'écorce dans le cal, accumulation d'amidon dans le greffon, etc.).

2° Si le Cognassier est utilisé comme intermédiaire entre un greffon Poirier Kaiser et un sujet Poirier franc (pour lequel le premier a une bonne affinité), le développement du greffon n'est gêné en rien et le résultat est extérieurement tout à fait comparable à la greffe directe Kaiser sur franc.

3° Si la soudure Kaiser sur franc peut être considérée comme parfaite, les deux soudures (mais surtout la soudure supérieure) montrent des anomalies dans le cas de la greffe Kaiser/Cognassier/Poirier franc (discontinuité notable des tissus corticaux, etc.).

4° Si la distribution de l'amidon est uniforme dans Kaiser greffé sur franc, partout ailleurs on note une accumulation anormale de l'amidon dans le greffon.

Il semble ainsi qu'on puisse distinguer entre des manifestations d'incompatibilité étendue, avec inhibition de la croissance du greffon et des manifestations d'incompatibilité plus limitée, permettant un développement presque normal du greffon, malgré des symptômes internes de non-affinité. Les premières nécessiteraient la présence de l'appareil radicaire.

D'autres observations viennent confirmer sur ce point les travaux de SCARAMUZZI : SAX sur Pommiers [147, 1953]. D'autres encore tendent à montrer que même réduit au rôle d'intermédiaire un sujet incompatible peut empêcher le développement d'un greffon : SAX sur Poirier, et Cognassier [147, 1953].

Les symptômes internes d'incompatibilité en revanche apparaîtraient dès qu'un greffon est enté sur des tissus végétaux pour lesquels il n'a pas une bonne affinité, que ceux-ci appartiennent à un porte-greffe pourvu de ses racines ou à un simple intermédiaire. En dehors de SCARAMUZZI, de nombreux chercheurs ont fait des observations analogues : BOUBALS et HUGLIN sur Vigne [16, 1950], MOSSE et HERRERO sur Poirier et Cognassier [124, 1951], HERRERO [73, 1955] sur Prunier Myrobolan, etc.

Un autre exemple intéressant est celui d'un cas d'incompatibilité chez les Cucurbitacées, bien étudié par DE STIGTER [157, 1956; 158, 1957]. La réussite durable d'une greffe de Melon sur *Cucurbita ficifolia* est conditionnée par la présence de feuilles sur le porte-greffe. Si on les enlève toutes, la combinaison meurt en peu de temps, la mort commençant par le porte-greffe, les tubes criblés étant les premiers à montrer des symptômes de nécrose. Plus on laisse de feuilles sur le sujet, mieux les deux partenaires se portent. L'action de ces feuilles dépend de leur activité photosynthétique. En revanche, quand on surgreffe de façon à obtenir la combinaison Courge/Melon/Courge, on peut couper les feuilles du porte-greffe sans compromettre la réussite de la greffe.

DE STIGTER a, par ailleurs, réalisé la combinaison Concombre/Melon/Courge, Concombre et Courge étant compatibles, en intercalant entre le Concombre et la Courge des tronçons de tige de Melon. En l'absence

de feuilles sur la Courge, cette association n'est viable que si le tronçon intermédiaire Melon est très court (1,5 mm.).

De ces faits il ressort que :

1) Aucun défaut de soudure ne peut être mis en cause pour expliquer une incompatibilité de cette nature.

2) Les phénomènes d'affinité et d'incompatibilité sont fonction des organes présents sur chaque partenaire.

3) Il ne semble pas que le Melon fabrique une substance qui soit toxique pour la Courge ou qui puisse agir sur elle comme inhibiteur enzymatique.

4) On peut penser que le Melon ne satisfait pas tous les besoins du *Cucurbita ficifolia*. Il n'élaborerait pas une ou des substances nécessaires à la Courge. Ou alors le passage à travers des tissus de Melon modifierait cette ou ces substances. Les deux dernières expériences sont difficiles à interpréter ensemble.

Bien entendu, il s'agit-là d'un exemple particulier d'incompatibilité partielle. MOSSE et GARNER [123, 1954] ont prouvé — sur arbres fruitiers — que tous les cas d'incompatibilité ne pouvaient pas être surmontés par la greffe mixte et, que des mécanismes différents devaient entrer en jeu.

On cite aussi des cas d'incompatibilités qui pourraient être attribués à la présence chez l'un des partenaires d'une substance toxique pour l'autre et capable de passer de l'un à l'autre : *Carica gendatiana* sur *Carica cauliflora* [80, 1957].

Dans le même esprit, SAMISH [144, 1958] suggère que l'affinité entre le Poirier et le Cognassier dépendrait de la teneur du Cognassier en glucoside cyanogénétique et de la présence chez le Poirier d'un enzyme hydrolysant.

Toutes ces observations forment finalement un ensemble confus, reposant sur des expériences insuffisantes, éparées et limitées. Toutes les explications et les hypothèses envisagées mettent finalement toujours l'accent sur le transport des métabolites et sur l'équipement enzymatique. Soit que certaines substances indispensables ne puissent pas franchir la zone de contact ; soit qu'elles ne soient transportées que sous des formes plus simples et que leur recombinaison dépende de diastases qui peuvent être absentes chez le partenaire ; soit que certaines substances, qui passent, puissent avoir une action néfaste sur l'autre constituant de la greffe, en se comportant comme inhibiteur enzymatique ou en rencontrant des diastases capables de les transformer en corps toxiques ; soit enfin, que la différence des rythmes saisonniers provoque des incompatibilités temporaires d'ordre chimique.

Il faut souligner que, dans tous ces cas et dans maints autres, on a pu mettre en évidence des accumulations anormales d'amidon dans les combinaisons où l'affinité est mauvaise, phénomène qui doit être mis en rapport avec les altérations du liber signalées par De STIGTER par

exemple. L'accumulation de substances formées à partir des glucides simples se retrouve d'ailleurs souvent aux premiers temps d'une union de greffe, avant le rétablissement complet des connexions vasculaires, au-dessus du bourrelet de greffe (anthocyanes, etc.).

3) L'ORIENTATION POSSIBLE DES RECHERCHES

Il faudrait s'affranchir complètement du cadre étroit de la pratique horticole et des plantes cultivées couramment greffées sur lesquelles reposent la plupart des études sur les facteurs d'affinité dans la greffe. Il faudrait faire des essais systématiques englobant les techniques de greffage et les végétaux les plus variés.

Une question se pose d'abord qui apparemment n'a jamais été élucidée : l'autogreffe est-elle toujours possible chez les plantes supérieures ? Et cela dans n'importe quelles conditions : différents stades de développement de la plante, différentes techniques d'union ? S'il n'en était pas ainsi, les résultats obtenus permettraient de faire la part éventuelle du traumatisme et de l'aptitude à la régénération des tissus dans les échecs de greffage.

De même qu'il y a des plantes inaptes au bouturage, il est probable qu'il y a des plantes inaptes à la prolifération cellulaire cicatricielle nécessaire à la soudure, entre autres chez les Monocotylédones, où on a longtemps cru la greffe impossible ; tout au moins dans les conditions de la greffe proprement dite : les Gymnospermes se greffent très bien par approche [75, 1957]. Un parallèle entre l'aptitude au bouturage et l'aptitude à l'autogreffe pourrait être intéressant, mais on sait déjà que les deux choses ne vont pas de pair. On peut signaler ici qu'on a essayé de hâter ou d'améliorer les soudures après greffage par l'emploi de substances de croissance [111, 1958 ; etc.].

Des recherches sur les autogreffes sont capables d'éclairer tout ce qui peut venir du traumatisme. Pour étudier le rôle de l'intrusion, du contact entre deux organismes étrangers, il faudrait réaliser des séries de combinaisons avec des plantes très variées et se servir des observations déjà existantes pour tenter d'établir des gammes allant du refus total aux manifestations d'incompatibilité lente ou partielle, enfin à l'acceptation totale. On connaît de telles gammes, dans le domaine des croisements sexuels, pour caractériser les divers degrés d'interfertilité et d'interstérilité. Le cas des greffes est plus complexe que celui des croisements sexuels : pour chaque combinaison, il faudrait envisager toutes les modalités d'assemblage possible : nous avons vu quelle pouvait être l'importance de la nature des organes présents sur les constituants de la greffe. Il faudrait en outre réaliser ces unions à partir d'individus parvenus à des stades physiologiques différents : greffes embryonnaires, greffes de plantules, etc. Il est probable que certains cas d'incompatibilité unilatérale observés dans la pratique sont à ratta-

cher aux phénomènes d'incompatibilité partielle tels que ceux décrits par DE STIGTER (voir ci-avant).

Ces gammes « Refus total → Accord complet » une fois ébauchées, il faudrait examiner chacune de ces catégories de greffe pour connaître la structure anatomique et la vascularisation de la zone de contact, les réactions éventuelles de spécificité protoplasmique, la nature des substances traversant le bourrelet et les réactions chimiques des partenaires. Il s'agit là évidemment d'un sujet de travail très vaste. Pour les catégories médianes de la gamme, le genre de greffe réussissant pour une combinaison donnée donnerait déjà des indications importantes pour orienter les recherches. Il semble que l'utilisation des éléments marqués devrait fournir des techniques élégantes pour l'étude du transport des métabolites et de leur utilisation par les organismes en présence. Certains chercheurs y ont déjà eu recours dans des travaux concernant les greffes [40, 1955 ; 11, 1956 ; 37, 1956 ; 19, 1957 ; 99, 1957 ; 18, 1958 ; 20, 1958 ; 93, 1958 ; etc.]. Il pourrait être utile aussi de reproduire certaines combinaisons en culture de tissus.

On connaît déjà bien des cas d'incompatibilité qui ne peuvent s'expliquer par l'union imparfaite du greffon et du sujet [148, 1954 ; 74, 1957 ; etc.].

Les facteurs d'affinité dans la greffe semblent être essentiellement d'ordre physiologique et vraisemblablement ils sont multiples et mettent en jeu des mécanismes différents suivant les combinaisons. Les défauts de structure anatomique du bourrelet pouvant eux-mêmes s'expliquer par des différences non seulement d'ordre mécanique (inégalité diamétrale des vaisseaux) ou physiologique, mais encore par une différence temporaire (décalage saisonnier) ou spécifique entre les rythmes de développement.

II. — RELATIONS DU PORTE-GREFFE ET DU GREFFON ; EFFETS DE LA GREFFE

Le recours à la greffe en tant que moyen de multiplication suppose le maintien des caractères spécifiques du greffon. Les réalisations horticoles sont orientées en ce sens. Elles ne matérialisent donc pas toutes les possibilités. Mais si nous assistons normalement à la conservation des caractères essentiels nous voyons en revanche, presque toujours, se modifier le comportement physiologique. Ces modifications entraînent des variations morphologiques d'ordre quantitatif et ne se conçoivent pas sans variations, quantitatives ou qualitatives, de la composition chimique. Nous sommes là dans le domaine de l'action du milieu : toute greffe étant un cas extrême de changement du milieu.

Cependant, il a aussi été observé : soit un mélange entre les caractéristiques des partenaires, soit l'apparition de caractéristiques nouvelles.

Dans le premier cas, celui des chimères, les exemples sont rares et généralement très bien connus. Dans le second cas, en revanche, les exemples, sont à la fois plus nombreux et plus mal connus.

A. — MODIFICATIONS A CARACTÈRE DE MÉLANGE : LES CHIMÈRES

Il arrive que la greffe se présente comme une mosaïque plus ou moins spectaculaire où les caractéristiques des partenaires se retrouvent côte à côte, à l'état pur ou mélangé, dans des arrangements tout à fait anormaux par rapport à ceux d'une greffe de type habituel : rappelant plus ou moins les résultats d'une hybridation sexuelle.

Il s'agit là de chimères, c'est-à-dire d'organismes complexes où des cellules de structure chromosomatique différente et provenant des deux composants de la greffe participent, sans fusion, à l'édification de nouveaux organes, susceptibles d'ailleurs de donner naissance à des individus composites par voie de multiplication végétative. On peut considérer ces chimères de greffe comme des chimères « synthétiques ». Il existe en effet des chimères autogènes, c'est-à-dire des plantes montrant la juxtaposition de 2 parties ou plus génétiquement différentes, mais originaires d'une même cellule à la suite d'irrégularités dans le comportement chromosomatique : ainsi dans les cas de « variations de bourgeons ». Plusieurs auteurs ont pensé que ces formations mixtes pouvaient avoir leur origine dans la fusion de deux cellules somatiques, issues l'une du greffon, l'autre du porte-greffe, fusion précédée ou non d'une réduction chromatique. Cette hypothèse n'a jamais pu être vérifiée et semble abandonnée de nos jours [110, 1948]. S'il devait encore planer un doute, ce serait dans le cas du *Solanum + darwinianum*, une des chimères obtenues par WINKLER à partir d'une greffe de Tomate et de Morelle noire [176, 1910]. Le *Solanum + darwinianum*, mort avant des vérifications cytologiques complètes, n'a jamais pu être reproduit. On y trouvait une rangée de cellules sous-épidermiques à 48 chromosomes. Or, pour la Tomate $2n = 24$ et pour la Morelle $2n = 72$. WINKLER imaginait que deux cellules voisines avaient pu fusionner lors du greffage :

$$\frac{(72 + 24)}{2} = 48. \text{ Tout ceci est purement hypothétique. Il pourrait}$$

s'agir beaucoup plus simplement d'un doublement du stock chromosomique de la Tomate ; phénomène qui se produit très facilement chez cette plante sous l'effet d'un traumatisme. Par simple décapitation de la tige, on a pu obtenir des bourgeons adventifs tétraploïdes : $24 + 24 = 48$.

En tout cas, le terme d'hybride végétatif devrait être réservé à des organismes provenant d'une conjugaison de cellules somatiques ; il semble bien qu'on n'ait jusqu'ici jamais pu en constater l'existence avec certitude.

Les chimères de greffe peuvent apparaître au niveau de la soudure, sous forme de pousses de remplacement quand le greffon n'est plus capable de satisfaire aux besoins de l'association (vieillesse, décapitation ou rupture). Elles peuvent apparaître aussi, soit sur le sujet, soit sur le greffon, à des distances variables du point d'union. Il est très difficile de grouper et de classer les chimères par catégories. On peut passer d'une catégorie à l'autre sur la même plante et l'inconstance est de règle quand on essaye de reproduire expérimentalement ces phénomènes.

On rencontre des mosaïques très diverses et toutes autres formes de juxtaposition. WINKLER [176, 1910] répartit les chimères en 3 catégories anatomiques devenues classiques :

— chimères sectoriales, où les deux catégories de tissus se partagent en secteurs séparés par des plans longitudinaux ;

— chimères périnclinales, où une ou plusieurs couches de tissus de l'un des partenaires recouvrent les tissus de l'autre ;

— chimères mixtes (ou hyperchimères), où le point végétatif est une mosaïque irrégulière de cellules des deux constituants de la greffe.

On a déjà passé en revue et décrit dans des textes plus ou moins récents les chimères connues [90, 1933 ; 168, 1948 ; 107, 1959]. Nous n'envisagerons ici que les exemples les plus classiques ou les plus étudiés.

1) CAS DOUTEUX

OU AYANT FAIT L'OBJET D'OBSERVATIONS SUPERFICIELLES

L'Oranger Bizarria, né sur un bourrelet de greffe, découvert et décrit à Florence au XVII^e siècle, a été propagé par bouture et par greffe pendant près de 3 siècles. Il produisait à la fois des oranges, des citrons et des fruits composites, à disposition sectoriale. Probablement, il s'agissait bien d'une chimère de greffe contenant côte à côte deux sortes de tissus. Un Oranger comparable a été signalé de nouveau en Italie en 1935, mais, contrairement au premier, il donnait des graines fertiles : leur descendance retournant aux formes parentales.

On connaît assez mal aussi les chimères Pêcher-Amandier ou + *Amygdalopersica*, d'origine diverse, où des pousses Amandier pur et Pêcher pur coexistent avec des pousses d'apparence intermédiaire. Il en est de même pour les chimères apparaissant à la suite des greffes de Pommes de terre à tubercules bleus et à tubercules blancs.

Il faut mentionner encore le cas, douteux semble-t-il, des + *Pyrocydonia*. Une vieille greffe de Poirier sur Cognassier ayant été sévèrement rabattue, des rameaux sont nés au niveau du bourrelet de greffe ; leur feuillage présentait des caractères intermédiaires entre celui du Poirier et celui du Cognassier. Fait intéressant, ces rameaux tenaient plus du Cognassier au printemps, alors qu'à l'automne ils se rapprochaient plus

du Poirier. Ces pousses ont été baptisées + *Pirocydonia danieli*. On pourrait voir en elles un exemple typique de décalage, mais additionnel et non pas antagoniste, entre deux rythmes saisonniers spécifiquement différents.

Le + *Pirocydonia winckleri* semble essentiellement différent du précédent. Il s'agit cette fois de pousses apparues sur le porte-greffe lui-même et non pas dans la région de soudure. Ces pousses offrent l'aspect d'un Cognassier nain à caractéristiques d'espèce renforcées (pilosité accrue, etc.) et non pas atténuées ou mélangées : simple exagération traumatique, dont nous trouverons plus loin d'autres exemples et qui ne doivent rien à la greffe. On connaît encore plusieurs autres formes de + *Pirocydonia*. Les deux premières ont été multipliées et sont utilisées comme porte-greffe spéciaux. Si le + *Pirocydonia danieli* paraît ne jamais avoir fleuri, le + *Pirocydonia winckleri* donne des fruits dont les pépins avortent. Même dans le premier cas, il ne semble pas qu'on ait jamais mis en évidence chez ces plantes la coexistence de tissus de Poirier et de Cognassier. Le comportement de certains parasites indiquerait en tout cas que les + *Pirocydonia* ne sont en tout cas pas des chimères périclinales [17, 1954].

On a décrit chez la Vigne des chimères de greffe d'espèces à raisins blancs et à raisins noirs, à caractère de mosaïque à grands éléments.

On a montré dans certaines greffes que la séparation des bois du sujet et du greffon n'est pas toujours nettement limitée à la région du bourrelet. Dans un cas de greffe Tecoma (bois rougeâtre) sur Catalpa (bois blanchâtre), on a vu le greffon insinuer ses faisceaux ligneux entre l'écorce et le bois du sujet sur une longueur considérable. Des observations analogues ont été faites dans les greffes d'Aubépine sur Sorbier [168, 1948].

Quelques autres chimères, plus ou moins sommairement décrites, ont été signalées [168, 1948 ; etc.].

2) CAS SÉRIEUSEMENT ÉTUDIÉS

a) *Le Cytise d'Adam*. — Il tire son origine d'un écusson de Cytise pourpre (*Cytisus purpureus*) greffé sur Cytise ordinaire à fleurs jaunes (*Cytisus laburnum*), vers 1825. L'écusson produisit plusieurs branches dont l'une a été la souche du *Cytisus + adami*, assez répandu comme curiosité ornementale, et qui donne naissance à trois sortes de fleurs. Certaines de ces fleurs sont généralement de nuances intermédiaires entre celles propres aux deux parents ; elles peuvent aussi, plus rarement, être panachées, chaque pétale se trouvant alors mi-parti d'un rouge et d'un jaune francs. Les autres fleurs sont identiques à celles de l'un ou l'autre des parents ; elles se rencontrent sur des branches différentes entre elles et différentes de celles qui portent les fleurs ci-dessus

décrites ; ces branches « pures » deviennent de plus en plus nombreuses quand l'arbre vieillit.

Le Cytise d'Adam est stérile par l'ovule et fertile par les étamines. Les études cytologiques de STRASBURGER [159, 1907 ; 160, 1909] ont montré que toutes les cellules étaient uninucléées et contenaient $2n = 48$ chromosomes, comme c'est le cas pour *Cytisus laburnum* et *purpureus*. L'hypothèse selon laquelle on aurait là un hybride sexuel a été assez vite écartée ; normalement d'ailleurs ses parents ne se croisent pas. On a bien affaire à une chimère périnclinale, un épiderme de *Cytisus purpureus* recouvrant des tissus de *laburnum* ; en certains points cependant la disposition peut être sectoriale : pétales panachés. Du point de vue anatomique et morphologique tout au moins, les deux partenaires restent pour l'essentiel inaltérés (BUDER [11, 1910], cité par BERGANN [12, 1957]). Il n'en reste pas moins incontestable que les deux tissus étrangers vivant en symbiose étroite ne sont pas exactement ce qu'ils étaient sur leur plante d'origine : la teinte des fleurs « chimériques » est intermédiaire ou combinée entre le jaune et le pourpre. En outre, les branches faisant retour aux types initiaux présentent souvent des caractères anormaux.

b) *Les Chimères Aubépine-Néflier*. — On connaît plusieurs exemples de + *Cratagomespilus*, chimères apparues spontanément dans des greffes de Néflier (*Mespilus germanica*) sur Aubépine (*Cratægus monogyna*). Les deux plus connues sont celles de Bronvaux et de La Grange. A Bronvaux, sur une greffe plus que centenaire, des pousses adventives se sont développées, vers 1890, un peu au-dessous du bourrelet. L'une d'elles était assez semblable au Néflier, mais avec certaines caractéristiques intermédiaires entre le Néflier et l'Aubépine, en particulier pour l'épiderme des feuilles. On a baptisé cette forme *Cratægus + dardari*. Les deux autres rameaux étaient plus proches de l'Aubépine : *C. + asnièresii* et *C. + jouini*.

A La Grange, vers la même époque, mais sur une greffe datant d'une vingtaine d'années, on a vu se former des pousses analogues. Mais ici les caractéristiques du fruit et du sépale ne sont pas exclusivement celles des plantes initiales. Il y a apparition de caractéristiques nouvelles : fleurs parfois tétramères, forme en fuseau du fruit, courbure centripète des sépales, épaisseur renforcée et forme spéciale de ceux-ci, présence particulière d'un liège épais et de parenchyme palissadique sur les deux faces [168, 1948]. Les retours aux formes parentales ne se font pas sans quelques variations.

Pour BAUR [8, 1909], les + *Cratagomespilus* seraient des chimères périnclinales, où les tissus d'Aubépine seraient enfermés dans une enveloppe de tissus de Néflier : deux couches de cellules pour *C. + dardari*, une pour *C. + asnièresii*. Cette interprétation trop simple ne rend pas compte de la complexité des faits observés. De surcroît, d'autres auteurs ont montré que l'épiderme foliaire chez les *C. + dardari* et *C. + asnièresii* ne pouvait être identifié à celui d'un Néflier. La question n'a pas

encore été tirée au clair. D'une part, on a vraisemblablement affaire à plusieurs sortes de chimères. D'autre part, il faut admettre ici que les tissus d'origine différente réunis dans la chimère exercent une influence très importante l'un sur l'autre.

BERGANN [12, 1957] a cherché à vérifier les travaux, discutés, de HABERLANDT.

Tout d'abord, les modifications observées ne sont pas durables. Elles ne se maintiennent qu'autant que les deux partenaires restent unis. BERGANN ne paraît pas avoir repris la question des variations des rejets faisant retour plus ou moins normalement aux parents, mais il a montré que les graines de *C. + asnièresii* (recouvert d'une seule couche de cellules de Néflier) donnent toujours des plants d'Aubépine pure, comme on le savait déjà, et celles de *C. + dardari* (recouvert de deux couches de cellules de Néflier) toujours des plants de Néflier pur. La nature de la descendance confirme donc entièrement la manière dont on conçoit la constitution chimérique de ces deux plantes : les cellules germinatives étant formées à partir de l'assise subépidermique.

BERGANN s'est attaché surtout à l'étude des fruits. Chez le Néflier, le nombre de carpelles est de 5 ; chez l'Aubépine il varie de 1 à 5, mais est fixé à 1 chez *Cratægus monogyna*, espèce à laquelle appartient l'Aubépine de Bronvaux. BERGANN a précisé que les rejets du clone de Bronvaux ne donnent que 0,3 pour 100 de fruits à 2 graines. Or, chez *asnièresii* on rencontre régulièrement une moyenne de 25 pour 100, et pour certains arbres de plus de 40 pour 100, de fruits à 2 et même 3 graines (qui donneront, comme nous l'avons vu, des plants d'Aubépine). Chez *C. + dardari* 70 pour 100 des fruits ont deux carpelles et 20 pour 100 trois carpelles ; certains en ont jusqu'à cinq ; toutes ces graines donneront des plants de Néflier.

Ces informations d'ordre statistique tendent dans l'esprit de BERGANN à démontrer une interaction effective des deux constituants de la greffe. L'auteur s'abstient d'en tirer une conclusion explicative et nous croyons pouvoir approuver cette prudence.

Aucun travail récent n'a traité au *Cratægomespilus* de La Grange, moins bien connu donc que celui de Bronvaux.

c) *Les chimères de Solanées.* — Après DANIEL, WINKLER [175; 1907] reconnu que la seule méthode permettant d'obtenir expérimentalement des chimères de greffe était de faire sortir du bourrelet de cicatrisation des pousses adventives. Chez le Cytise, l'Aubépine, le Néflier, etc., ces formations dépendent de circonstances spéciales, et il ne s'agit donc pas là d'un matériel favorable à des essais de ce genre. Chez les Solanées, en particulier chez la Morelle (*Solanum nigrum*) et la Tomate (*S. lycopersicum* = *Lycopersicum esculentum*), il est extrêmement facile d'obtenir le développement de pousses adventives en n'importe quel point de la tige. C'est pourquoi WINKLER a travaillé sur des greffes de Morelle noire et de Tomate, systématiquement décapitées, produisant toute une série de chimères, périclinales ou sectoriales. Les cellules du sommet

végétatif avaient toujours $2n = 24$ ou $2n = 72$ chromosomes, comme la Tomate et la Morelle (sauf dans le cas de *Solanum + darwinianum*, voir ci-dessus).

Chez les Solanées, les cellules germinatives mâles et femelles viennent de la couche subépidermique du sommet végétatif. Celles des chimères doivent donc correspondre au partenaire dont dérivent les cellules de cette assise. Pour WINKLER, il en est toujours ainsi et les descendants (ces chimères donnent des graines fertiles) rappellent exclusivement l'un des parents. Presque tous les auteurs qui ont repris ces expériences sont d'accord sur ce point.

3) CAS DE LA REINETTE-BERGAMOTTE

Certains auteurs [107, 1959] rapprochent de ces chimères classiques le cas de la Reinette-Bergamotte créée par MITCHOURINE.

Il ne s'agit plus ici d'une pousse apparue sur une greffe, soit après décapitation, soit dans d'autres circonstances également d'ordre végétatif. MITCHOURINE est parti d'un jeune plant de Pommier choisi dans un semis de pépins récoltés dans des fruits de la « variété » Antonovka — 600 grammes, variété horticole qui donc est un clone — et non pas une lignée pure — puisqu'il s'agit ici d'arbres fruitiers. Il écussonna un rameau de ce jeune plant dans la couronne d'un Poirier sauvage de trois ans. Le greffon resta en place pendant deux ans sur ce Poirier dont on supprimait peu à peu les branches, puis MITCHOURINE l'affranchit par marcottage. Au bout de deux autres années, le jeune Pommier donna des fruits piriformes à goût intermédiaire entre la Poire et la Pomme. On a baptisé cette forme Reinette-Bergamotte et on l'a multipliée par voie végétative. Elle est auto-stérile, mais ses ovules peuvent être fécondés par du pollen d'autres Pommiers et son pollen peut féconder des fleurs d'autres arbres. On retrouve dans la descendance de ces croisements des caractéristiques de Poirier. On doit cependant noter : d'une part, que cette modification n'a jamais été reproduite ; d'autre part, que la variation du semis dont elle était primitivement issue n'a jamais fait l'objet d'un compte rendu statistique. Ainsi, la définition génétique de la Reinette-Bergamotte demeure incertaine.

Ce cas obscur de la Reinette-Bergamotte mis à part, les chimères apparaissent donc bien comme des mosaïques anatomiques plus ou moins faciles à décomposer en leurs éléments. Il ne faut cependant pas les concevoir comme une simple juxtaposition. Si les éléments du puzzle gardent leur individualité spécifique, comme en témoigne leur descendance, et avec quelques réserves, les retours végétatifs vers les formes parentales, ils ne conservent pas, comme on pouvait le prévoir d'ailleurs, une stricte autonomie tant que dure l'association. La symbiose étroite entre ces tissus d'origine différente entraîne des modifications chimiques, physiologiques et morphologiques, souvent importantes,

dont les causes exactes et la genèse sont encore inconnues ; mais qui peuvent n'être pas sensiblement différentes et qui ne sont pas essentiellement différentes de celles qui régissent toute action apparente du milieu sur l'être vivant. Si l'hybridation végétative était un chemin normal de l'évolution naturelle tous les parasites + hôtes se retransformeraient en individus homogénéisés ; ce qui n'est même pas vrai des lichens.

L'étude des chimères végétales, très exceptionnelles et de reproductibilité inconstante, contrairement à celle de certaines monstruosité expérimentales dans le domaine animal, ne paraît cependant pas avoir un grand intérêt général.

B. — MODIFICATIONS MORPHOLOGIQUES ET PHYSIOLOGIQUES

On dispose surtout d'une quantité extrêmement importante de données sur la croissance, le développement, les caractéristiques morphologiques et certaines caractéristiques chimiques des greffons en fonction des porte-greffe utilisés. L'influence du greffon sur le sujet a cependant été étudiée elle aussi. Les observations les plus nombreuses — et de loin — ont trait aux arbres fruitiers et à la Vigne, dans les conditions courantes de la greffe horticole. Mais quelques travaux, anciens et récents, traitent aussi des plantes herbacées ou d'autres techniques de greffe sur plantes arbustives (greffe mixte).

Il est impossible — et inutile — ici de prétendre donner une sorte de catalogue de toutes les variations constatées dans les greffes. Nous nous bornerons à quelques exemples, aussi représentatifs que possible. La comparaison est généralement faite entre les influences de porte-greffe différents sur un même greffon ou de greffons différents sur un même porte-greffe. Ceci ne constitue pas, et il faut bien le souligner, un ensemble comparatif complet, en raison de l'absence de véritables témoins ; c'est-à-dire : et de plantes non greffées et de plantes greffées sur elles-mêmes.

1) MODIFICATIONS QUANTITATIVES DE LA CROISSANCE ET DE LA PRODUCTIVITÉ

En règle générale, les végétaux sont plus vigoureux et atteignent de plus grandes dimensions une fois greffés sur un porte-greffe convenable. Un ouvrage de pratique horticole, comme celui de BALTET [5, 1948] en fournit de nombreux exemples : Sorbier, certains Pins et Sapins, beaucoup d'arbres fruitiers. VIVIAN [171, 1955] a montré clairement que les arbres fruitiers tiennent principalement de la greffe leur vigueur végétative accrue. Dans des expériences récentes, greffage de Solanées, faites par M. PICHENOT (*Solanum sisymbriifolium*, *Petunia violacea* et *Capsicum annuum* sur *Datura stramonium*) les greffons ont été plus robustes

que les témoins francs de pied et ont eu des feuilles de plus grandes dimensions et des fruits plus gros.

Toutefois, dans certains cas particuliers les porte-greffe ont pour effet de réduire le taux de croissance du greffon, phénomène bien connu et couramment utilisé en arboriculture (« Dwarfing rootstocks ») et même en horticulture (jardins japonais).

Le greffage n'a donc pas toujours une même action. Les résultats peuvent être différents, pour une même plante, suivant le porte-greffe adopté. Les horticulteurs choisissent ainsi le sujet en fonction de la « forme » qu'ils veulent obtenir : le Pommier Borowitzky se greffe sur Paradis pour la culture en cordon, sur Doucin pour celle en gobelet ou en basse tige ; le Pêcher Belle Bausse se greffe sur Prunier pour la culture en espalier, sur franc ou sur Amandier pour la culture en basse tige ou en demi-tige, etc. La croissance d'un arbre greffé est un compromis entre le taux de croissance du porte-greffe et celui du greffon (et celui aussi du greffon intermédiaire s'il y a lieu). Dans les greffes ordinaires, l'influence du porte-greffe domine celle du greffon [142, 1957]. Ce n'est pas seulement la vigueur des parties végétatives qui varie, mais aussi le nombre et les dimensions des fleurs et des fruits, qui sont très souvent plus nombreux et plus gros chez les plantes greffées. BALTET [5, 1948] dit : « un arbre greffé sera plus disposé à fleurir et à fructifier qu'un sujet de la même espèce franc de pied ». On pourrait multiplier les exemples. Ainsi admet-on comme une règle générale que les Vignes greffées sont plus productives que les autres. Sur plantes annuelles, M. PICHENOT [132, 1956 ; 133, 1957 ; 134, 1957 ; 135, 1957] signale aussi une augmentation de la taille des fleurs et des fruits. En U. R. S. S., on pratique en certains endroits la greffe du Melon sur la Courge ; la production de melons s'en trouve accrue.

Dans un tout autre domaine, chez des greffes embryonnaires de Blé, après autotransplantation comme après hétérotransplantation, la croissance en longueur et en poids des racines est nettement influencée par le greffage, d'après PILET et STROUN [136, 1958].

2) MODIFICATIONS DES RYTHMES DE DÉVELOPPEMENT

Le greffage modifie pratiquement toujours les rythmes de développement.

IVENIKEIEV [77, 1957] a étudié de ce point de vue des hybrides — ou métis — des Cerisiers américain et chinois (\times *Cerasus besseyi* \times *tomentosa*). *C. tomentosa* est plus précoce que *C. besseyi* : sa floraison commence, en moyenne, 8 jours plus tôt et la maturation, plus hâtive elle-même, atteint son apogée avec une avance portée, en moyenne, à 17 jours. Les courbes de floraison et maturation des hybrides observés coïncident avec celles de *C. tomentosa*, ce qui donne à penser que le matériel étudié peut être, soit aberrant, soit partiel. Or, si l'on prélève des greffons

sur ces hybrides francs de pied pour les enter sur *C. besseyi* les courbes en cause tendent à se rapprocher de celles propres à ce porte-greffe et parent à la fois : floraison retardée de 5 à 7 (contre 8) jours et maturation de 6 à 15 (contre 17) jours.

Ce cas est un peu trop complexe pour qu'il soit possible d'en tirer des conclusions généralement valables. Nous l'avons cité n'ayant pas d'autre exemple certain d'un retard de floraison dû au greffage.

En revanche, les exemples d'une accélération des processus tant de floraison que de maturation sont très nombreux.

Le Raisin mûrit plus tôt sur les Vignes greffées que sur les mêmes cépages francs de pied.

Dans les travaux de STROUN sur la transplantation embryonnaire des céréales on trouve aussi des exemples d'épiaison plus rapide chez des plantes greffées [161, 1956].

La plupart des exemples innombrables, dont on dispose à propos du cycle annuel des arbres fruitiers et de la Vigne, permettent de comparer l'action de porte-greffe différents sur des greffons identiques. Cette action sur la durée du cycle est en général évidente : ainsi, le raisin mûrit plus tôt sur porte-greffe *Riparia* que sur tous autres porte-greffe d'usage courant.

Si on envisage le cycle de développement, non plus sous son aspect annuel, mais sous celui de la vie entière de la plante, on peut faire plusieurs constatations :

— Il est d'observation courante qu'un rameau greffé provenant d'un jeune semis porte des fruits plus vite que les plants témoins restés francs de pied. Tous les jardiniers le savent. Le Pommier greffé fructifie plus vite que franc de pied, etc., IENIKIEV [77, 1957] cite l'exemple précis d'hybrides de *Cerasus besseyi* × *Prunus ussuriensis* qui, francs de pied, se mettent à fruits la 3^e année, plus rarement la 4^e, alors que, sur tous les porte-greffe essayés, les greffons du même hybride se sont mis à fruits la 2^e année.

— S'il s'agit là d'un effet général de la greffe, il n'en reste pas moins que sur certains porte-greffe la précocité est encore plus grande que sur d'autres. C'est le cas en particulier des porte-greffe nanifiants pour les espèces fruitières [71, 1927 ; 31, 1954 ; 142, 1957].

— Enfin la greffe est susceptible de modifier la durée de vie normale de la plante. Il faut distinguer ici plusieurs cas :

a) le sujet et le greffon sont tous deux vivaces. D'après ce qu'on sait de certains arbres fruitiers, le greffage tendrait dans ce cas-là à diminuer la durée de vie de la plante. MATHON [107, 1959] rappelle que, francs de pied, le Poirier et le Pommier peuvent vivre plus de 300 ans, mais que le Poirier greffé sur Cognassier ne dépasse guère 75 ans et que le Pommier ne vit que 25 ans sur Paradis (*Malus pumila*), un peu plus longtemps sur Doucin (*Malus acerba*) et 75 ans ou plus sur franc ;

b) le sujet et le greffon appartiennent à des catégories différentes.

Souvent le rapprochement peut se faire entre plantes annuelles, bisannuelles et vivaces sans que la durée de vie de chacune des plantes soit modifiée : greffe d'*Anthirinum orontium*, annuel et de *Linaria vulgaris*, vivace ; de Pois annuel et de Pois vivace.

Certains auteurs signalent cependant, à la suite de greffage de ce type, des modifications de la durée de vie normale, notion qui, d'ailleurs, dans bien des cas, demanderait à être précisée. KLOZ [85, 1957] rapporte avoir conservé la Tomate vivante pendant trois années après l'avoir greffée sur le Lyciet (*Lycium halimifolium*).

À propos des modifications des rythmes de développement à la suite du greffage, il faut rappeler que plusieurs travaux ont montré que le « stimulus » de la floraison pouvait se transmettre par greffage.

3) TROUBLES DANS LES POSSIBILITÉS DE REPRODUCTION

Il arrive que le pourcentage de graines mal formées soit plus élevé chez les plantes greffées que chez les témoins non greffés. M. PICHE-
NOT, dans ses expériences sur les Solanées, en compte jusqu'à 30 pour 100 [135, 1957]. GLOUCHTCHENKO a constaté une diminution du nombre de graines chez ses Tomates greffées [56, 1946]. Dans les greffes Aubergine/Tomate de L. DANIEL les fruits étaient stériles.

Dans la technique horticole courante, ces faits de castration par greffage sont recherchés en raison de leur valeur économique et souvent obtenus : Agrumes sans pépins, Mangues à noyau mince et plat.

4) MODIFICATIONS DES CARACTÉRISTIQUES MORPHOLOGIQUES ET BIÛCHIMIQUES

Il s'agit ici des modifications qualitatives, et non plus seulement quantitatives, de la structure, de la forme et de l'aspect des organes, ainsi que des modifications de leur composition chimique, les deux ordres de faits étant étroitement liés.

Les observations sont très nombreuses, souvent difficiles à contrôler ou à interpréter.

L. DANIEL [33, 1911-1913 ; 34, 1925 et 1929], expérimentant sur Solanées, Légumineuses, Composées, Crucifères et Ombellifères, a mentionné des variations de ce type chez les plantes greffées. Il ne peut être question ici de les passer toutes en revue. Tout au plus peut-on citer quelques exemples : forme rampante prise par la Douce-amère greffée sur Belladone, modification de la forme ou de la couleur des graines de Moutarde blanche greffée sur Chou et de Carotte sauvage greffée sur Carotte cultivée, modification de la forme des fruits du Piment greffé sur Tomate à fruit côtelé, etc., et parmi ces exemples l'un des plus célèbres : DANIEL, greffant l'Aubergine à fruits violets longs

sur Tomate à fruits côtelés rouges, obtient sur le greffon aussi bien des fruits allongés normaux que des fruits lisses et ovoïdes, et des fruits courts aplatis et côtelés ; tous ces fruits étaient violets comme le fruit normal de l'Aubergine choisie.

Les auteurs russes ont accumulés beaucoup d'observations pouvant prendre place dans ce chapitre et parmi lesquelles il nous faut choisir. I. E. GLOUCHTCHENKO [56, 1946] a conduit pendant plusieurs années des essais de greffage entre des espèces ou des variétés différentes de Tomate (greffe mixte).

— Dans une greffe mixte de Mexicaine 353 (espèce sauvage à fruits rouges) sur Reine d'Or (fruits jaunes), une branche du sujet Reine d'Or a donné 4 fruits rouges ; l'intensité de la coloration n'était pas uniforme et on voyait se dessiner des raies et des étoiles sur les fruits.

— Dans les greffes de Smorodinovidni (espèce sauvage à petits fruits à 2 loges) sur Reine d'Or (fruits à 4-5 loges) ou Planovoyi (fruits multiloculaires), Smorodinovidni a donné un certain nombre de fruits à 3 loges, ce qui n'a jamais été observé pour le témoin.

— Dans une greffe de Roi Humbert (fruits rouges, lisses, à 2 loges) sur Ficarazzi (fruits rouges, côtelés, multiloculaires), le porte-greffe a donné un fruit lisse à 3 loges, 2 fruits arrondis aplatis, un fruit lisse à 4 loges et des fruits d'aspect normal.

— Dans une greffe de Roi Humbert (fruits rouges) sur Reine d'Or (fruits jaunes), on a obtenu sur le porte-greffe 2 fruits bariolés, rouges à bandes jaunes.

— Dans une greffe de Reine d'Or (fruits jaunes) sur Spartes (fruits rouges), le greffon a produit 2 fruits à bandes rouges ondulées.

GLOUCHTCHENKO cite encore d'autres exemples. Il note que la première année de l'expérience, sur 261 greffes, il a obtenu des variations par rapport aux témoins sur 28 plantes (soit 10 pour 100 environ).

P. N. JAKOVLEV [79, 1955] rapporte le cas d'hybrides de Poirier écussonnés sur différents porte-greffe. L'hybride Fille de Blank × Beurré d'Espéran — mais comment peut-on hybrider des « clones » ? — sur Cognassier ou sur d'autres porte-greffe convenables en greffe ordinaire, donne de beaux fruits (jusqu'à 300-400 grammes) ; sur Cognassier, en greffe mixte (on laisse autant de feuillage au sujet qu'au greffon), les fruits sont moins beaux ; si on greffe un écusson dans la couronne intacte d'un Cognassier, les fruits sont globuleux, farineux, à odeur de Coing ; sur *Prunus ussuriensis*, en greffe ordinaire, les fruits sont petits ; si on greffe un écusson dans la couronne intacte de *Prunus ussuriensis*, les fruits sont très petits (15 grammes), à peine un peu moins âcres que ceux de ce porte-greffe sauvage.

ROGERS et BEAKBANE [142, 1957] signalent toute une série de modifications dans l'aspect et les qualités organoleptiques des fruits sous l'influence de porte-greffe différents : amertume et teneur en acide ascorbique des oranges, taille et couleur des pommes, des groseil-

les, etc. L'intensité de la coloration rouge des oranges sanguines est fonction du porte-greffe choisi [84, 1954]. Par ailleurs, on a montré qu'on pouvait greffer des variétés du *Citrus* « lemon » à fruits doux sur des variétés à fruits acides sans que la composition et le goût des fruits en soient changés [38, 1957].

SIRONVAL [152, 1957] note des modifications du contenu et de la physiologie de la feuille de *Bryophyllum tubiflorum* sous l'influence du greffage. Cette plante forme des feuilles très différentes dans leur aspect, leur composition et leur physiologie suivant qu'elle vit en jours longs (16 heures) ou courts (8 heures). Si on isole ces feuilles pour les conserver sur sable humide, ces différences persistent longtemps et ne peuvent être modifiées par la durée des jours postérieurement à cet isolement. Par contre, les qualités de ces feuilles peuvent être considérablement altérées, lorsqu'on les greffe sur des *Bryophyllum* ayant reçu un traitement photopériodique différent de celui de la plante d'origine. Le greffage modifie alors toutes les caractéristiques en cause : contenu en pigments (chlorophylliens et anthocyaniques), longueur, turgescence, facilité à former des bourgeons adventifs. Ces changements induits par le greffage ne sont cependant nets que chez les feuilles jeunes.

Dans le cas du rapprochement de deux plantes dont l'une synthétise une substance spécifique normalement absente dans l'autre, les modifications chimiques qualitatives induites par la greffe peuvent être particulièrement importantes si cette substance est capable de franchir le bourrelet de greffe. On sait que c'est, entre autres, le cas de la nicotine par exemple qui s'accumule dans les tissus de la Tomate quand on la greffe sur *Nicotiana Tabacum* [36, 1942].

5) MODIFICATIONS DES RÉACTIONS A L'ÉGARD DU MILIEU. RÉSISTANCE AU FROID. RÉSISTANCE AUX MALADIES

Dans les climats rigoureux, on attache beaucoup d'importance aux qualités de résistance au froid des porte-greffe. La rusticité de certaines greffes peut s'expliquer simplement par l'utilisation des qualités propres à l'un des constituants. Mais il y a des cas où l'on a pu mettre en évidence ce qui semble bien être une influence d'un des partenaires sur l'autre sous ce rapport. On en connaît des exemples chez les Citrus [142, 1957]. FILEWICZ et MODLIBOWSKA [46, 1955] ont montré qu'il était possible de faire supporter les hivers les plus rigoureux de Pologne à des variétés de Pommier intéressantes mais fragiles en greffant sur certaines de leurs branches des scions de variétés très résistantes (Antonovka, etc.) et en conduisant les arbres en greffe mixte. Quand ces variétés sensibles sont déjà greffées sur Antonovka, la résistance de l'arbre est beaucoup améliorée quand on laisse plusieurs branches au porte-greffe.

La greffe peut modifier aussi la sensibilité des partenaires à l'égard des attaques parasitaires et des contaminations. Il s'agit souvent là

aussi tout simplement de l'utilisation de certaines qualités du porte-greffe ou du greffon. Le greffage de nos Vignes sur porte-greffe américains résistant au Phylloxera en est un excellent exemple classique : l'insecte en cause vivant uniquement sur les racines, donc sur le porte-greffe. Il n'est évidemment pas question là d'influence d'un des partenaires sur l'autre ou d'action spécifique du greffage. Parfois aussi on a affaire à des effets secondaires de modifications anatomiques ou physiologiques, BUHR [17, 1954] en cite plusieurs exemples : sur certains sujets, la maturité plus tardive du Raisin allonge la période de réceptivité à l'égard du Plasmopara ; sur d'autres, les baies de Raisin, plus riches en eau, sont plus sensibles aux attaques du Botrytis, etc. Peut-être, pour certaines maladies à virus le rapprochement par la greffe interviendrait-il par une voie plus directe. Des expériences de SIRONVAL [152, 1957] sur le virus du Streak de la Tomate tendraient à montrer que, lorsque le sujet est atteint de virus, il provoque l'infection rapide du greffon, alors que, quand il est sain, au contraire, il retarde dans une certaine mesure la progression de l'infection à l'intérieur du greffon.

Ces quelques exemples suffisent pour faire voir que la greffe modifie le comportement des végétaux associés dans des sens divers suivant la nature des plantes qu'elle unit et suivant les modalités du rapprochement. L'interprétation de ces faits ne pourra donc pas être simple, mais devra mettre en jeu toute une série de facteurs différents. Il est évident, en particulier, qu'on ne peut pas nier l'influence spécifique d'un des partenaires sur l'autre ; bien des phénomènes observés ne peuvent être rapportés à une action purement mécanique de la greffe. Mais il est tout aussi évident qu'on ne peut tout expliquer par le contact intime de deux organismes différents dont l'un « déteindrait » en quelque sorte sur l'autre.

C. — TRANSMISSION DES MODIFICATIONS A LA DESCENDANCE

Sans préjuger pour l'instant de la nature profonde des variations observées sur les greffes par rapport aux témoins francs de pied, nous pouvons nous demander si ces modifications sont durables et si elles peuvent se transmettre par multiplication végétative ou par voie sexuelle à la descendance. Ce n'est jamais qu'un aspect du vieux problème de l'hérédité des caractères acquis et un problème d'autant plus âprement discuté que les considérations idéologiques sont venues troubler le travail de beaucoup de chercheurs. On en est arrivé au point que les observations rapportées apparaissent très souvent comme contradictoires. Il peut être bon de rappeler en tête de ce chapitre un texte écrit par L. DANIEL à la fin de sa carrière [34, 1925 et 1929] : « dans un grand nombre de cas, je n'ai pas obtenu de variations chez les descendants des plantes que j'ai greffées. Est-ce à dire que je n'en obtiendrai pas par la suite chez ces espèces ou que d'autres ne pourront pas réussir là où

j'ai échoué ? Je n'ai pas cette prétention, car je sais par expérience que les résultats des greffes varient d'une façon considérable suivant les milieux et la manière dont opère le greffeur ; là où un expérimentateur a échoué, un autre peut réussir et inversement.

« Les faits que je rapporterai dans le présent travail sont donc des faits exceptionnels. Les uns ont apparu dès la première génération, d'autres après de longues années d'essais infructueux et variés ; quelquefois la variation a porté sur un seul exemplaire.

« Ces modifications se sont, en certains cas, orientées dans le sens de l'un des associés, c'est-à-dire que le symbiote influençant a transmis une partie plus ou moins importante de ses caractères spécifiques de variété, de race ou d'espèce. Dans d'autres cas, les variations constatées étaient inattendues : il s'est formé des combinaisons nouvelles ou bien des retours ancestraux sont apparus. Mais quelle que soit leur nature particulière, elles ont la symbiose pour origine puisque les témoins n'en ont pas fourni de semblables ».

Ce texte — comme bien d'autres — montre que pour L. DANIEL la transmission à la descendance des variations provoquées par le greffage ne fait pas de doute. Mais il insiste sur le caractère exceptionnel, fluctuant et difficilement reproductible de ces faits, et souligne qu'ils ne sont pas toujours orientés dans le sens de l'influence que pourrait avoir le partenaire. Pour L. DANIEL comme pour l'école mitchourinienne actuelle, le terme d'hybride de greffe ou d'hybride végétatif s'applique à tout organisme — greffe elle-même ou sa descendance — ayant varié, dans quelque sens que ce soit, par rapport au témoin sous l'influence du greffage. Pour d'autres, le terme devrait être réservé aux cas où on a vraiment affaire à des organismes mixtes, présentant des caractéristiques appartenant aux deux constituants de la greffe ou des caractéristiques intermédiaires. Nous avons vu qu'il vaudrait mieux ne se servir de ce terme que pour désigner les produits d'une éventuelle fusion de cellules somatiques.

Quoi qu'il en soit, L. DANIEL a rapporté, tout au long de sa carrière, toute une série de cas, pour lui positifs, de transmission héréditaire, de variations de greffe, touchant soit des caractéristiques morphologiques, soit le comportement physiologique et la composition chimique. Il a envisagé surtout la transmission par voie sexuelle. Il cite ainsi les cas du Navet greffé sur le Chou et dont les graines ont donné des Navets à tubercules de taille plus réduite que les témoins et à goût de Chou ; de l'Alliaire sur le Chou, dont les graines ont donné des plantes plus vigoureuses et à odeur alliagée moins caractéristique ; du Chou-rave sur le Chou cabus de Saint-Brieuc, où la descendance du greffon a fourni une forme nouvelle de Chou moëllier se présentant comme un mélange de Chou-rave, de Chou cabus et de Chou vert ; de la Carotte sauvage sur la Carotte cultivée qui a produit des descendants plus ou moins intermédiaires entre les deux formes initiales. Les Solanacées et les Composées ont permis quelques observations analogues. L. DANIEL

a greffé *Artemisia absinthium* sur différentes espèces de *Tanacetum* et recueilli des graines sur un greffon modifié par rapport aux témoins.

En première génération, il a obtenu un type toujours assez différent des témoins et dont la descendance, en 2^e génération, fournissait toute une gamme de formes où deux types extrêmes étaient reliés par tous les intermédiaires. L'un de ces types extrêmes « rappelait » l'espèce témoin par ses larges feuilles à lobes grands et étalés ; son parfum était désagréable, moins intense et moins persistant ; l'autre avait des feuilles fines et frisées, plus velues et de taille très réduite, des entre-nœuds courts, un parfum plus pénétrant, agréable et persistant. La descendance d'un *Tanacetum vulgare* ayant vécu trois ans sur un *Chrysanthemum frutescens* se présentait d'une manière comparable.

Dans les greffes de Topinambour sur Soleil, les tubercules aériens ont toujours donné naissance au type initial à tubercules exclusivement souterrains. Quand enfin, au bout de nombreuses années, L. DANIEL put récolter des graines sur le Topinambour greffé sur Soleil, elles produisirent des plantes différentes de celles issues des tubercules du témoin végétatif et où se retrouvaient des types à tubercules aériens.

Des auteurs modernes signalent des faits du même ordre : accroissement de vigueur par rapport aux témoins dans la descendance des greffes de Solanacées de M. PICHENOT [132, 1956 ; 133, 1957 ; 134, 1957 ; 135, 1957] ; perturbations dans la durée du cycle de développement transmises à la descendance après greffes embryonnaires chez les céréales [161, 1956 ; 106, 1957].

Mais les exemples sont surtout nombreux dans les travaux de l'école soviétique qui se réclame de MITCHOURINE et de LYSSSENKO. Nous avons déjà vu les résultats obtenus par I. E. GLOUCHTENKO [56, 1946] sur des greffes intervariétales et interspécifiques de Tomates. Ce même auteur a étudié la descendance de ces plantes sur plusieurs générations. Il a semé des graines provenant de fruits plus ou moins modifiés (voir ci-dessus) du porte-greffe ou du greffon. Une ségrégation de caractères (couleur, forme et nombre de loges des fruits) se produisait dans la descendance, alors que celle des témoins restait homogène (avec cependant quelques cas exceptionnels de variations). Cette ségrégation ne se faisait pas de la même manière que dans les hybrides sexuels. On trouvait ainsi, par exemple, dans la descendance des greffes des plantes portant à la fois des fruits rouges et des fruits jaunes (greffe de Reine d'Or sur Ficarazzi) ou des fruits biloculaires et des fruits multiloculaires (greffe de Reine d'Or sur Roi Humbert). L'étude biochimique de toutes ces plantes (témoins et descendance des greffes) a été faite par SISSAKIAN et Mme VASSILIEVA [153, 1949]. Mais l'examen de leurs résultats n'est pas convaincant. Le manque d'homogénéité semble tel, d'un lot témoin à l'autre pour une même variété, que les différences de composition entre eux et les descendants de greffe ne peuvent guère avoir une signification certaine.

R. GLAVINITCH [52, 1956 ; 53, 1957] a opéré d'une façon assez différente : elle greffe la Tomate Trophée d'Or au stade cotylédonaire sur la Tomate Kartoffelisni au stade de la floraison et effeuille systématiquement le greffon dès la reprise, pour le rendre aussi dépendant que possible de l'activité métabolique du porte-greffe. Dans ces conditions, évidemment, la formation des fruits sur le greffon est difficile. R. GLAVINITCH en obtint deux dont les graines donnèrent naissance à 52 plantes, parmi lesquelles on pouvait relever des différences portant sur la forme et la couleur des fruits et la forme de la feuille. R. GLAVINITCH a greffé dans les mêmes conditions des espèces différentes de Cotonniers les unes sur les autres et obtenu des variations dans la descendance à partir de deux greffons modifiés [55, 1957].

R. GEORGUEVA, en greffant la Tomate sur *Cyphomandra betacea* (avec ou sans fanaison préalable du greffon) et en greffant des descendants des premiers greffons, a observé des variations de la Tomate transmissibles par les graines [66, 1957]. L. FELDOLDY [45, 1951] signale aussi des variations héréditaires induites par la greffe chez la Tomate. On pourrait citer d'autres exemples, chez les céréales (voir la bibliographie de la thèse de M. STROUN), chez les arbres fruitiers, etc.

Pour R. GLAVINITCH [54, 1957] les plantes issues de graines récoltées sur des Tomates greffées sur Tabac contiennent de la nicotine.

MEDVEDEV [110, 1948] signale des anomalies chromosomiques et des irrégularités de la méiose dans la descendance de greffes inter-génériques chez les Solanacées.

Tous ces résultats ont été contestés par d'autres chercheurs. E. GRIFON [60, 1906 ; 61, 1908 ; 62, 1909 ; 63, 1909 ; 65, 1912] a repris, entre 1905 et 1912, les travaux de DANIEL, réalisant des greffes comparables aux siennes, avec les mêmes plantes. Il n'a pas relevé dans leur descendance sexuelle la transmission héréditaire de variations pouvant raisonnablement être attribuées au greffage et à la greffe. Il a seulement noté chez des *Solanum tuberosum* greffés des variations brusques transmissibles par reproduction asexuée.

Pour ce qui est des recherches récentes, D. V. LEBEDEV [96, 1955] a repris et résumé les conclusions de H. STUBBE [162, 1954] qui a tenté de vérifier sur la Tomate la réalité des faits d'« hybridation végétative » signalés par d'autres auteurs. STUBBE est parti de mutants de Tomates obtenus par irradiation. Sur 2.455 greffes réussies, entre 1949 et 1952, il a recueilli les graines des partenaires pour étudier la transmission des caractères éventuellement acquis. Il conclut que :

- 1) Il n'y a aucune preuve indiscutable de transmission de caractères d'un composant de la greffe à l'autre ;
- 2) Aucune influence de l'un des partenaires ne s'est fait sentir, chez les quelque 30.000 descendants des sujets et des greffons ;
- 3) Quelques écarts observés en 1^{re} génération n'ont pas reparu en 2^e génération ;

4) Une nouvelle forme apparue n'était qu'une mutation de plus, sans le moindre caractère « hybride végétatif » ;

5) La ségrégation dans la descendance d'un matériel de greffe volontairement choisi comme étant hybride n'a dans aucun cas différé de la ségrégation ordinaire de ce même hybride.

Les observations de A. R. ZEBRAK [178, 1956] sur des greffes de Lin, de Pois et de Melon, vont dans le même sens. Il en déduit que :

1) Le greffage de variétés notoirement connues comme étant homozygotes n'affecte en rien les caractères héréditaires des plantes supérieures ;

2) Les degrés de dominance ou de récessivité ne varient pas dans les deux premières générations qui suivent le greffage de variétés à caractères dominants sur des variétés à caractères récessifs ou *vice versa* ;

3) La proportion de formes dominantes ou récessives lors de la ségrégation dans la 2^e génération hybride n'est pas influencée par le greffage sur les formes récessives ou dominantes correspondantes ;

4) Le greffage de variétés notoirement connues comme hétérozygotes ne modifie pas la distribution normale de leur descendance telle que la génétique permet de la prévoir ;

5) Aucun hybride végétatif, homologue aux hybrides sexués ne se forme lors du greffage normal.

S. J. KRAEVOJ [87, 1957], à partir de greffes de variétés de Pommes de terre entre elles, de variétés de Tomates entre elles et de greffes entre Tomate et Pomme de terre, n'a abouti à aucune modification héréditaire. Le même chercheur [88, 1957] a montré que les variations dans la composition alcaloïdique de *Nicotiana tabacum* greffé sur *Nicotiana glauca* ne se transmettait pas à la descendance. Ce qui est parfaitement en accord avec les résultats de FARDY, CUZIN et SCHWARTZ [44, 1957] qui ont comparé les descendances de greffons de *N. tabacum* entés sur *Datura stramonium*, *Nicotiana glauca* et *N. rustica*. Aucune variation sensible n'a pu être décelée dans la morphologie des plantes de ces trois groupes. Les greffons avaient pris un aspect différent de celui des témoins l'année de la greffe, mais il n'y a pas eu de transmission héréditaire de particularités morphologiques. En ce qui concerne la teneur en nicotine, il n'y a eu aucune différence entre les trois groupes et aucune différence entre les descendants des greffes et la population d'origine.

Plusieurs chercheurs français (travaux non publiés) ont étudié la descendance de greffes intervariétales ou interspécifiques de Tomate, dans certains cas à partir des mêmes variétés ou espèces que les auteurs de l'école mitchourinienne, dans tous les cas en donnant aux mots espèce et variété le sens que ces derniers leur attribuent. Ils n'ont jamais pu mettre en évidence la transmission de caractéristiques nouvelles ou modifiées imputables à la greffe. A. J. BATEMAN [6, 1955] a repris les travaux de FELFOLDY sur les Tomates, avec des graines des mêmes lignées, fournies par cet auteur, et avec la même technique ; il n'a pu

confirmer ses résultats *tout en reconnaissant que l'origine de certaines plantes aberrantes pouvait être difficile à expliquer* dans l'état présent de nos connaissances.

Par ailleurs, certains caractères acquis par la greffe peuvent être durables quand on reproduit par voie végétative l'un des composants.

D. — NATURE PROFONDE DES VARIATIONS OBSERVÉES ET FACTEURS CAPABLES DE LES PROVOQUER

1) VARIABILITÉ NATURELLE ET CAUSES ACCIDENTELLES OU SECONDAIRES DE VARIATION DANS LES GREFFES

Quand on veut chercher à interpréter les effets du greffage, il importe d'abord d'écarter toutes les causes de variation pouvant intervenir dans les greffes, indépendamment de l'opération subie et de ses conséquences. Il est indispensable pour cela de disposer de témoins francs de pied vraiment comparables avec les plantes greffées. Cette condition n'est facile à réaliser qu'en apparence, tout au moins pour les plantes herbacées. Il est par exemple souvent difficile de conserver les témoins non greffés dans le même milieu que les greffes qui exigent, dans les premiers temps après l'opération, des conditions très particulières de luminosité atténuée et d'humidité. Dans quelle mesure alors ces plantes, qui diffèrent par des traitements reçus autres que le greffage lui-même, seront-elles comparables ? Il suffit d'avoir une certaine expérience des greffes herbacées pour savoir qu'il est très difficile d'avoir des témoins valables.

a) *Variabilité naturelle*. — Une des principales causes de confusion dans ces diverses expériences vient de ce que la notion d'espèce est, d'une part, incomplètement, d'autre part, incorrectement définie.

Incomplètement définie parce qu'on a tendance à ne jamais prendre en compte, dans la définition de l'espèce, que ceux de ses déterminismes qui aboutissent toujours à un résultat bien apparent et parfaitement invariable. Or, à côté de cela, il existe d'autres déterminismes d'espèce dont l'action ne se traduit pas d'une façon aussi rigoureuse et visible, tout en étant dans la plupart des cas plus importante encore. Ainsi dans l'espèce *Solanum melongena sensu lato* la forme des fruits peut sembler non spécifiée parce qu'elle ne l'est pas dans son détail. GRIFFON [60, 1906 ; 61, 1908 ; 62, 1909], reprenant les essais de greffe d'Aubergine de DANIEL, remarque par exemple que, si une Aubergine à fruits ronds greffée sur une Aubergine à fruits longs, donne assez souvent des fruits allongés, il en est de même aussi quand cette variété est franche de pied ou greffée sur elle-même. Les variétés d'Aubergine qu'il a cultivées lui ont d'ailleurs donné des fruits de formes variées en culture ordinaire. Les greffes n'ont

montré ni plus ni moins de variations que ces témoins. Il existe cependant pour l'ensemble des fruits d'Aubergine un déterminisme général qui leur interdit de s'exprimer en dehors de certaines limites.

Incorrectement défini, parce qu'on cherche toujours à fonder cette définition sur des caractères visibles, c'est-à-dire superficiels, lesquels peuvent être de très faible importance, alors que les caractères invisibles, c'est-à-dire profonds, sont en réalité beaucoup plus importants.

Ainsi les fruits mûrs de l'Aubergine peuvent être allongés, ovoïdes ou sphéroïdes, côtelés ou non, d'un violet caractéristique ou d'un blanc plus ou moins verdâtre, et tout ceci constitue des variations très visibles mais non pas spécifiques. En revanche, ils auront toujours une même placentation, des graines très nombreuses, une pulpe abondante. Ces caractères spécifiques ne varient pas mais ils sont moins visibles que les précédents.

Toute espèce est donc constituée par un certain nombre d'apparences qui ont une valeur pratique en tant que repères d'identification et, ce qui est beaucoup plus important, d'un certain nombre de tendances qui ne sont plus libres de s'exprimer qu'entre des limites plus ou moins étroites. Toute variation exceptionnelle, mais non pas anormale, adaptée ou non au milieu, ne peut se faire qu'entre ces limites.

GRIFFON [63, 1909] rappelle que les expériences de DANIEL sur les Crucifères appellent les plus grandes réserves de par la nature même du matériel choisi. En effet, les caractères génériques et tribaux chez les Crucifères sont certainement très bien fixés, mais très peu visibles, sauf pour un systématicien exercé. En revanche, les qualités particulièrement visibles pour le praticien demeurent absolument non fixées (forme et développement des feuilles, forme et développement de la racine tubérisée ou non). Ce contraste entre la fixation parfois très précise de « petits » caractères inutiles du point de vue de l'homme et l'extrême variabilité des « gros » caractères végétatifs font des Crucifères, parmi d'autres, un matériel où le piège des raisonnements fallacieux est toujours tendu au chercheur. On peut trouver de nombreux autres exemples de cette variabilité de certains caractères apparents dans des ouvrages classiques déjà anciens comme celui de PENZIG [131, 1890-1894].

b) *Apparition de chimères.* — Il est bien évident qu'en présence de toute variation d'une greffe par rapport aux témoins, il faudra toujours faire la preuve par des examens cytologiques qu'il ne s'agit pas d'une chimère.

c) *Causes accidentelles ou secondaires de variation.* — Certaines des variations observées sur les greffes peuvent être dues à un manque de rigueur dans la méthode de travail ou à des accidents pathologiques, ou encore n'être qu'une conséquence indirecte du greffage.

Les précautions élémentaires à prendre sont évidentes, sinon toujours faciles à réaliser. Nous venons d'effleurer les problèmes que peuvent poser les témoins. Il importe aussi, bien entendu, de s'assurer du degré de pureté génétique du matériel dont on dispose. Pour les arbres frui-

tiers, ROGERS et BEAKBANE [142, 1957] insistent sur l'importance qu'il y a à ne comparer que des greffons, des porte-greffe et des témoins provenant du même clone.

Quand on travaille sur un matériel trop réduit, on peut aussi avoir tendance à négliger certaines conditions pouvant entraîner des variations : des graines récoltées avant maturité complète ou, au contraire, conservées trop longtemps, donneront des plantules anormales, etc.

FARDY, CUZIN et SCHWARTZ [43, 1954] attirent l'attention sur le danger qu'il peut y avoir à ne suivre, quand on étudie la descendance d'une greffe, que les produits d'un seul greffon. Il semble qu'il puisse y avoir là une source d'interprétations abusives assez souvent faites par divers auteurs, parmi lesquels DANIEL. Les auteurs précités, à propos de leurs études sur la nicotinogénèse dans la descendance de greffes embryonnaires de *Nicotiana tabacum* L. sur quelques Solanées, écrivent [43, 1954, p. 19-21] : « Nous tenons à insister sur un point relatif à la population d'origine témoin qui, dans des expériences de ce genre, sert de référence pour la recherche de différences éventuelles : les différentes variétés de Tabac (*Nicotiana tabacum* L.) appartiennent à une espèce hautement polymorphe, d'origine amphidiploïde et génotypiquement assez instable ; bien qu'une certaine fixation de la morphologie externe ait pu être obtenue par sélection, il reste probable que sur le plan des caractères chimiques, on a affaire le plus souvent, au sein d'une variété ou d'une lignée, à un mélange de génotypes ; ce serait notamment le cas pour le caractère « teneur en nicotine » dont le mécanisme de transmission héréditaire est encore mal défini. Si l'on veut par conséquent que l'effet éventuel « greffe » ne soit pas confondu avec l'effet « sélection », il faut éviter de faire porter la comparaison sur la descendance d'un seul greffon : on doit comparer chaque fois un échantillon descendant de plusieurs greffons à un échantillon de plantes témoins prélevées dans les mêmes conditions ».

Des agents pathogènes, dont l'influence peut n'être pas facile à déceler, peuvent aussi conduire à des interprétations erronées. C'est encore GRIFFON [60, 1906 ; 61, 1908] qui signale que dans la pratique horticole on voit couramment des variétés d'Aubergine à fruits lisses produire des fruits côtelés sous l'action de champignons, de bactéries, de blessures diverses. Il a observé lui-même dans ses expériences chez quelques fruits d'Aubergine, de Tomate, de Pondeuse (*Solanum ovigerum*) que des parasites comme le *Cladosporium fulvum* ou le *Phytophthora infestans* peuvent provoquer des variations, de même que les blessures faites par des insectes et des mollusques. Mais c'est sans doute surtout aux virus qu'il faut songer, pour rechercher systématiquement leur éventuelle présence dans les plantes greffées. Les Solanées, par exemple, qui ont été un matériel extrêmement utilisé dans les expériences de greffage, sont — il ne faut pas l'oublier — très sensibles à de nombreux virus. Il en est de même des arbres fruitiers de nos pays. Et ces virus, sans

provoquer obligatoirement des troubles léthaux ou spectaculaires, peuvent avoir une action morphogène importante mais tératologique et non pas héréditaire. ROGERS et BEAKBANE [142, 1957, p. 217] rappellent en tête de leur récente revue de nos connaissances sur les relations du porte-greffe et du greffon que : « at the outset, it must be said that the discovery of latent viruses in some clonal rootstocks and scion varieties has introduced a new factor of uncertainty into some past rootstock trials ». Si les tests auxquels sont soumis les porte-greffe classiques de Pommier d'East Malling ont montré que les clones d'origine étaient exempts de virus, il n'en reste pas moins que : « in discussing other papers it can only be assumed that the rootstock results are not clouded by virus infection; but the importance of using only virus tested material in future is evident. »

Enfin, il ne faut pas donner une interprétation abusive à ce qui n'est qu'une conséquence secondaire d'un effet physiologique normal du greffage. Nous avons vu, dans les travaux de KIRPAL SINGH [84, 1954], que l'intensité de la coloration rouge des oranges sanguines est fonction du porte-greffe. Or, l'auteur pense qu'il s'agit probablement là simplement d'une influence des basses températures (influence bien connue sur la pigmentation anthocyanique) auxquelles les fruits ont été exposés sur les arbres greffés sur Citrus « Karna », par suite d'une défoliation précoce.

En ce qui concerne l'action du froid et l'influence des partenaires de la greffe les uns sur les autres dans ce domaine, il faut se souvenir que les facteurs de résistance au froid sont multiples [98, 1951]. La teneur en glucides, la pression osmotique du suc cellulaire, la teneur en eau entrent en ligne de compte, mais aussi la durée du cycle végétatif et le rythme de la dormance [129, 1958]. Les mêmes corrélations ne peuvent être établies dans tous les cas quand il s'agit de greffes, ce n'est pas toujours le même mécanisme qui doit jouer. Les qualités de résistance au froid sont certainement des conséquences de modifications physiologiques dues à la greffe, modifications macrotrophiques ou micro-trophiques, régulation des périodes de végétation. L'importance des différents organes laissés à chaque partenaire joue évidemment un rôle dans le déterminisme de ces phénomènes. On ne peut formuler d'hypothèse précise dans le cas des Pommiers étudiés par FILEWICZ et MODLI-BOWSKA [46, 1955] pour lesquels on ne dispose que d'observations de caractère pratique. Mais ces auteurs soulignent eux-mêmes le caractère complexe du problème en précisant que les exemples d'« influence réciproque » qu'ils donnent ne peuvent être généralisés et qu'il n'est pas question d'affirmer que n'importe quelle variété résistante est capable de conférer sa rusticité à n'importe quelle variété sensible avec laquelle elle se trouve unie.

2) RÔLE DU TRAUMATISME

Nous verrons dans ce paragraphe ce qui relève de l'action immédiate et directe du traumatisme, réservant à la suite de l'exposé l'examen des conséquences indirectes (modifications de l'économie de l'eau, de la nutrition, etc.), tout en gardant présent à l'esprit le caractère nécessairement artificiel de ces cloisonnements utiles à la clarté de l'exposé.

Nous ne pouvons envisager ici que l'aspect général du problème; mais dans une étude plus approfondie il faudrait, bien entendu, tenir compte du fait que, suivant la technique de greffe adoptée, l'importance du traumatisme varie beaucoup avec la manière d'opérer et la surface des plaies de greffage. Des observations intéressantes pourraient sans doute être faites sur des gammes d'autogreffes allant de la traumatisation minimum à la traumatisation maximum.

De toute façon, aucune recherche sérieuse ne peut être entreprise; pour une technique de greffage donné, si on ne dispose pas de témoins autogreffés valables. Ils sont tout aussi indispensables que les témoins francs de pied; eux seuls permettent de faire la part de l'action du traumatisme proprement dit et, nous le verrons, du bourrelet de greffe dans les relations du porte-greffe et du greffon et les variations qu'ils peuvent présenter par rapport aux plantes intactes.

L'action immédiate et directe du traumatisme se traduit par la rupture des corrélations normales d'inhibition et la production de substances particulières au niveau de la blessure.

a) *Rupture des corrélations d'inhibition.* — La fragmentation ou la taille qui précèdent le greffage et le nouvel équilibre que prend la plante greffée supposent une rupture des corrélations normales d'inhibition et, dans bien des cas (greffe proprement dite, ordinaire surtout), une modification des cadences de développement, modification de la vitesse ou de la durée de la croissance [164, 1955].

Quoi qu'il en soit, il semble bien que ces perturbations conduisent, d'une manière ou d'une autre, à une accélération des rythmes biologiques, donc à une production éventuelle plus hâtive mais aussi à un vieillissement prématuré.

b) *Production de substances particulières.* — Les blessures modifient localement le métabolisme des tissus lésés. Des facteurs nouveaux de stimulation ou d'inhibition peuvent apparaître. Certains d'entre eux paraissent être de nature hormonale [68, 1922]. On a pensé depuis longtemps que ces substances pouvaient tirer leur origine de l'autolyse des cellules âgées ou blessées en présence de certains enzymes [108, 1959]. CUZIN, FARDY et SCHWARTZ [29, 1951] écrivent : « Pour concevoir l'apparition d'une substance spécifique liée au traumatisme chirurgical, on est immédiatement tenté par l'hypothèse d'oxydations permises par ce traumatisme qui, d'une part, ouvre largement l'accès à l'atmosphère oxydante et, d'autre part, libère des systèmes oxydasiques intra-

cellulaires ». GAUSSEN [49, 1940] a souligné que ces substances pouvaient se rattacher au type des hormones sexuelles. Elles n'ont pas seulement — conjointement avec l'auxine, semble-t-il — un rôle dans la formation des tissus cicatriciels. M. FOURCROY [47, 1937] a montré que les traumatismes pouvaient avoir une action anatomique à distance, persistant beaucoup plus longtemps au-dessous du niveau lésé qu'au-dessus, et se traduisant par une accélération de l'évolution des tissus.

L'influence directe et immédiate du traumatisme peut donc entraîner à elle seule des troubles physiologiques, anatomiques et morphologiques auxquels il faut songer quand on cherche à comprendre l'action du greffage. CHOUARD [25, 1953] insiste sur le rôle que jouent l'exaltation des facteurs de stimulation et la levée désordonnée des corrélations d'inhibition dans la tératogénèse végétale. Il est important de noter que ces facteurs paraissent concourir pour accélérer le développement et précipiter le vieillissement de l'organisme. Il faut sans doute y penser en même temps qu'aux facteurs de nutrition pour interpréter, dans certains cas, l'action de la greffe sur la floraison et la fructification — généralement plus précoces dans le cadre du développement général de la plante — et sur la durée de vie des partenaires — souvent et sans doute corrélativement réduite.

S'il semble bien toujours s'agir d'un vieillissement pour les organes en jeu, on peut évidemment discuter de la valeur évolutive des formes ou des réactions exceptionnelles consécutives au traumatisme [49, 1940]. On peut avoir affaire à une réapparition de dispositions ancestrales, à un retour aux formes de jeunesse (comme il arrive sur les organes se développant après la taille sur les végétaux ligneux) ou encore à une évolution anticipée.

Il faut aussi envisager un autre mode d'action des substances apparues sous l'effet du traumatisme : il est généralement admis que certaines de celles qui se forment lors d'un traumatisme chirurgical peuvent avoir une action mutagène. BLARINGHEM [15, 1907] a déjà étudié les rapports des mutations et des traumatismes, mais, en axant son travail beaucoup plus sur les modifications du métabolisme consécutives aux traumatismes que sur leur action immédiate. CUZIN, FARDY et SCHWARTZ [29, 1951 ; 43, 1954], expérimentant sur des graines de Tabac (traumatismes chirurgicaux et greffes embryonnaires) ont signalé que certaines malformations de croissance peuvent se répercuter jusqu'au stade floral et provoquer des aberrations florales ou même méiotiques, et donner ainsi naissance, dans des cas rares, à des mutants. Ils formulent l'hypothèse d'une substance mutagène spécifique dont l'apparition pourrait, soit être liée directement à l'intervention chirurgicale, sans préexistence de cette substance dans une partie quelconque du germe, soit se former par réaction secondaire de substances présentes dans l'embryon, mais normalement incapables, du fait de leur localisation, d'entrer en réaction mutuelle. Cette deuxième hypothèse nous conduit à la notion d'un mécanisme d'apparition des substances mutagènes que nous serons

amenés à reprendre ultérieurement et qui a été étudié par exemple, par d'AMATO et HOFFMANN-OSTENHOF [30, 1956]. On peut penser dès maintenant que beaucoup d'exemples de descendants de greffe aberrants sont des mutants. On l'a montré dans certains cas pour les greffes de Tomates [6, 1955 ; 162, 1954]. Les vérifications cytologiques et le comptage des chromosomes s'imposent, de toute façon, dans tous les cas.

D'un point de vue différent, mais à la lumière de tout ce qu'on sait du rôle des traumatismes dans la tératogénèse, on peut aussi rappeler ici que les modifications obtenues par R. GUEORGUEVA [66, 1957] sur greffons de Tomate soumis à la fanaison avant greffage sont certainement imputables en grande partie à ce traumatisme particulier. Il faudrait disposer ici comme témoins de rameaux fanés comparables aux greffons, mais bouturés au lieu d'être greffés.

3) RÔLE MÉCANIQUE DU BOURRELET DE GREFFE

L'intervention chirurgicale du greffage a pour conséquence la formation du bourrelet cicatriciel de soudure. La structure anatomique de ce bourrelet, structure qui déterminera en grande partie son rôle physiologique, varie considérablement d'une greffe à l'autre. Elle dépend de la nature des plantes en jeu, mais aussi de leur âge et de leur stade de développement au moment de l'opération, ainsi que de la technique de greffage choisie. Nous avons vu que dans certains cas elle est défectueuse au point d'entraîner des anomalies léthales pour la greffe. Chez les plantes herbacées annuelles le temps nécessaire au rétablissement de l'union vasculaire entre les partenaires est beaucoup plus considérable par rapport à la durée de vie de la plante que chez les plantes vivaces. Les conséquences mécaniques du traumatisme ont donc beaucoup plus d'importance dans ce cas. Suivant la structure du bourrelet, la circulation des sèves, après l'union anatomique définitive, redevient de plus en plus régulière, mais il semble bien, d'après les recherches les plus récentes, que la zone de soudure continue généralement à jouer le rôle d'un obstacle mécanique. Il en résulte des modifications quantitatives de l'alimentation des partenaires en eau et en substances nutritives.

Bien entendu, ici aussi il faut disposer d'autogreffes pour pouvoir étudier valablement le rôle du bourrelet.

a) *Circulation de la sève brute.* — Nous envisagerons d'abord la circulation de l'eau et de la sève brute. Il est évident que, dans les greffes proprement dites, le passage de l'eau du porte-greffe au greffon est le problème crucial tout de suite après le greffage : il y a une contradiction entre le sujet pléthorique et le greffon qui tend à se dessécher. Cet antagonisme s'atténue beaucoup avec le rétablissement des relations vasculaires. Il semble pourtant qu'une certaine gêne à la circulation de la sève brute puisse persister et être responsable de l'aoûtement souvent

plus précoce et plus marqué chez les greffons que chez les témoins (ce qui peut être un facteur de résistance au froid).

Les perturbations de l'économie de l'eau chez les greffes, il convient de le dire ici, ne dépendent cependant pas uniquement du bourrelet. L'équilibre entre les capacités d'absorption et d'utilisation est brisé au moment du greffage et se rétablit plus ou moins bien suivant les combinaisons. DANIEL attachait la plus grande importance à cet aspect de la question et avait systématisé l'expression de ces relations d'équilibre dans sa « théorie des capacités fonctionnelles ».

La circulation de la sève brute conditionne le transport des éléments minéraux. L'alimentation minérale des greffes a été d'autant plus étudiée dans les toutes dernières années que l'emploi des isotopes radio-actifs fournit souvent une technique particulièrement adaptée à ce genre de recherche.

J. L. HOMES [76, 1959] n'a cependant eu recours qu'à des méthodes classiques dans son étude sur les échanges de cations entre le porte-greffe et le greffon. Il a travaillé sur des autogreffes de jeunes plants de *Gossypium hirsutum* et les a analysés 5 semaines après le greffage. Il a constaté une accumulation de cations dans le sujet et par rapport aux parties comparables des témoins et surtout une modification de la répartition des éléments entre le sujet et le greffon. Le sujet est plus riche en Ca et plus pauvre en K que le témoin. L'inverse est vrai pour le greffon. Ces résultats sont intéressants non seulement pour donner une idée de ce qui se passe dans les premiers temps de l'union des plantes greffées, mais aussi pour éclairer le problème des voies de transport possibles des éléments. On peut, en effet, penser qu'avant le rétablissement de connexions vasculaires plus ou moins normales, les substances minérales passent du sujet au greffon en bonne partie par voie cytoplasmique. Le potassium, très facilement mobile dans la plante, ne serait pas gêné de ce fait, alors que le transport du calcium paraît extrêmement difficile par une voie autre que celle du xylème. Ce qui a déjà été signalé par ailleurs, entre autres, tout récemment, par J. R. ANSIAUX [1, 1959]. Les observations de BUKOVAC, TUKEY et WITTVER, avec ^{45}Ca , sur des greffes de Tomate comprenant une polarité inversée, confirment ces résultats relatifs au transport du calcium [19, 1957].

Par contre, les mêmes auteurs, utilisant toute une série d'isotopes radio-actifs sur des greffes de jeunes plants de Tomate 4 semaines après le greffage, en concluent qu'une greffe bien faite, sur cette espèce, ne constitue pas un obstacle pour le passage des éléments minéraux. Il est vraisemblable que, dans ce cas, la vascularisation du bourrelet est plus rapide que dans le cas du Cotonnier. BUKOVAC a particulièrement travaillé ces problèmes [18, 1958]. Il semble que la facilité et la vitesse de passage des éléments d'un partenaire à l'autre, de même qu'une accumulation éventuelle au niveau de la soudure, dépendent beaucoup des plantes en expérience. EVDOKIMOVA [40, 1955] l'a montré pour

le phosphore ^{32}P . GLOUCHTCHENKO et DROBKOV [58, 1952] de leur côté, injectant ^{32}P dans des plants de Tomate et de Morelle greffés de façon diverse, ont constaté une distribution inégale et une légère accumulation au niveau du bourrelet. Il est certain que tout ce qui a trait au transport des éléments minéraux influe sur la croissance et la vigueur des plantes greffées et que c'est un élément de plus dont il faut tenir compte dans l'interprétation. BUKOVAC, TUCKEY et WITTVER [19, 1957] le démontrent en somme, indirectement, s'il en était besoin, dans leurs essais de greffage en position inversée.

On peut rattacher ici les observations intéressantes de BELAVIN [11, 1956], appliquant ^{32}P sur les racines latérales de Pommiers greffés et de Pommiers francs de pied et trouvant que chez les premiers, ^{32}P se répartit dans toutes les branches alors que chez les seconds il reste localisé dans les branches correspondant directement aux racines traitées.

b) *Circulation libérienne*. — La présence du bourrelet perturbe aussi la circulation libérienne et le transport des substances élaborées. On a émis l'hypothèse que le mouvement des métabolites dans le phloème pouvait dépendre, dans une certaine mesure, de la dimension des tubes criblés. Une diminution brusque de la taille et du nombre des tubes criblés, ce qui est souvent le cas dans la zone de soudure, peut arrêter sévèrement le courant descendant de composés organiques et entraîner une accumulation de sucres dans le greffon. Cette accumulation semble d'ailleurs être un phénomène assez général et qui expliquerait, tout au moins partiellement, beaucoup de différences entre les plantes greffées et les plantes franches de pied, modification des formes, de la composition et des rythmes biologiques (floraison, maturation). Nous avons vu que les phénomènes d'incompatibilité s'accompagnent volontiers d'une exagération de ce mécanisme courant (accumulation excessive d'amidon) et que, tout au moins dans le cas des greffes de Cucurbitacées [158, 1957], le phloème était le premier tissu touché lors des manifestations d'incompatibilité. Les modalités de la circulation libérienne, plus encore que celle du xylème, ont une importance toute particulière pour la compréhension de la physiologie des plantes greffées. Nous le verrons encore plus loin. Ici aussi les éléments marqués commencent à rendre de grands services techniques [99, 1957 ; 93, 1958 ; 156, 1958, etc.].

Bien entendu, si ce sont les glucides qui occupent la première place dans la plupart des travaux relatifs à la circulation des substances nutritives chez les plantes greffées, ils ne sont pas seuls en jeu, mais si on a beaucoup étudié ce qui se passe pour les alcaloïdes par exemple, on trouve peu de chose dans la littérature relativement aux acides aminés, etc.

La formation des pigments, dont les variations ont très souvent été notées chez les greffes, est en rapport étroit avec le métabolisme des glucides. Il faut s'en souvenir quand on considère toutes les observa-

tions relatives à la coloration des fruits ou d'autres parties des greffes. La portion de tige de jeunes greffons de Tomate située immédiatement au-dessus du bourrelet de greffe prend régulièrement une coloration violette, due à une pigmentation anthocyanique, tout au moins dans les premiers temps de l'union. Il faut peut-être aussi rapprocher ceci de l'accélération de l'évolution pigmentaire signalée par ULRICH [167, 1936] chez les fruits blessés.

Quoi qu'il en soit, nous voyons donc la seule présence du bourrelet troubler et modifier dans une large mesure l'économie de l'eau des plantes greffées et la teneur en glucides de certains organes (sans parler d'autres substances macrotrophiques). Il est bon de souligner ici, comme certains auteurs l'ont déjà fait, que ceci seul suffit à expliquer des modifications considérables par rapport aux témoins intacts. Il est indispensable, pour comprendre leur genèse et leur caractère absolument général, de rapprocher les perturbations observées sur les greffes de celles provoquées par des changements du milieu physique ou du milieu chimique, ou par les conséquences de traumatismes autres que la greffe.

Peut-être n'est-il pas complètement inutile ici de remettre en lumière dans ce but bien précis, et parmi beaucoup d'autres, quelques travaux anciens particulièrement significatifs.

Certains traumatismes volontaires (taille) ou accidentels (blessures occasionnées par des Insectes) ont pour conséquence lointaine, comme la greffe, des troubles de l'économie de l'eau ou de la circulation des substances élaborées. DANIEL [32, 1911 à 1913] qui les a longuement étudiés, a montré lui-même que ces bouleversements physiologiques conduisent à des anomalies morphologiques : modifications importantes de la forme des feuilles, allant jusqu'au gaufrage, fasciations, torsions, apparitions de rameaux pleureurs, anomalies et transformations sexuelles, etc. Il a indiqué lui-même qu'il ne fallait souvent pas chercher ailleurs l'explication des variations des greffes et noté que les réactions variaient considérablement avec les espèces en cause. BLARINGHEM a obtenu des résultats analogues sur des plantes différentes [13, 1905 ; 14, 1905 ; 15, 1907]. Il a remarqué, par exemple, que la fréquence accrue des anomalies foliaires après traumatisme sur les plantes ligneuses était en relation aussi avec leur alimentation en eau, et encore plus marquée sur terrains marécageux. Dans un autre ordre de faits, il a observé que la production de tubercules aériens chez la Pomme de terre n'était pas caractéristique de certaines variétés, mais bien fonction de la nutrition et de la vigueur. Ce que MOLLIARD a établi expérimentalement grâce à des cultures sur milieu artificiel : l'apparition de tubercules sur la tige principale de la Pomme de terre dépend de l'accumulation des sucres [119, 1915]. MOLLIARD, d'ailleurs, a poursuivi toute une série de recherches sur les rapports de la morphogénèse avec les conditions de milieu et les traumatismes [116, 1907]. Il a montré ainsi que la nutrition défectueuse consécutive à un traumatisme pouvait entraîner des

anomalies florales (duplicature; etc.) [112, 1903 ; 114, 1905 ; 120, 1921], que la taille ou l'introduction de certaines substances organiques dans le milieu de culture pouvait modifier considérablement la forme et la structure de la feuille [113, 1903 ; 115, 1906]. La forme de la feuille, chez le Radis, peut même, dans ces conditions, devenir assez caractéristique pour qu'on puisse la considérer comme un réactif biologique des substances chimiques correspondantes. La formation des piquants chez l'*Ulex Europaeus* obéit à des déterminismes du même ordre [117, 1907]. Enfin, en modifiant la composition du milieu de culture, on peut produire expérimentalement des tubercules blancs ou noirs à partir de graines de Radis roses [118, 1909].

Il serait facile, mais superflu, de trouver bien d'autres exemples mettant en relief l'extrême plasticité des végétaux. R. COMBES [27, 1946] écrit : « Une même sorte de matière végétale appartenant à une lignée déterminée, fonctionnant dans des milieux différents, peut y construire des édifices physico-chimiques et y élaborer des formes d'une très grande diversité. Il arrive que deux matières végétales de même lignée, fonctionnant dans des milieux différents, y construisent des corps végétaux plus dissemblables, surtout au point de vue chimique, que ne le sont ceux de deux lignées différentes fonctionnant dans le même milieu » (p. 70).

Le rappel de ces notions classiques peut sembler ici par trop élémentaire, mais elles paraissent avoir été si bien négligées dans les interprétations de certains auteurs qu'il est bon d'y revenir. Quand on a tous ces exemples présents à l'esprit, sans qu'il soit nécessaire de les reprendre un à un, il doit être possible d'interpréter dans ce sens bien des variations de greffe observées, aussi bien morphologiques que physiologiques, et sans avoir recours à une influence spécifique des partenaires les uns sur les autres.

4) RÔLE DE L'INTRUSION.

ACTION SPÉCIFIQUE DES PARTENAIRES

Si, à eux seuls, les effets immédiats ou les conséquences indirectes du traumatisme permettent déjà de comprendre bien des aspects de la biologie des greffes, ils ne peuvent bien entendu suffire à tout expliquer. Nous avons vu qu'un greffon ne réagit pas de la même manière quel que soit le porte-greffe et *vice versa*. Et ceci non seulement parce que le traumatisme chirurgical et la structure du bourrelet peuvent différer.

Ce problème des relations spécifiques des partenaires a un aspect quantitatif et un aspect qualitatif.

a) *Aspect quantitatif*. — Nous n'envisageons ici, à titre d'exemple, et à une exception près [136, 1958], que le cas des arbres fruitiers, le seul d'ailleurs pour lequel ce point ait fait l'objet d'études physiologiques nombreuses, récentes et sérieuses. ROGERS et BEAKBANE [142, 1957] consacrent aux greffes fruitières la presque totalité

de leur article de mise au point sur les relations porte-greffe-greffon, avec 139 références bibliographiques et REUTHER, EMBLETON et JONES [140, 1958] réservent un chapitre du leur, sur la nutrition minérale des arbres fruitiers, au métabolisme des greffes, avec 25 références bibliographiques.

On sait qu'à l'intérieur de chaque espèce d'arbres fruitiers, il existe entre les différents clones des différences physiologiques importantes dans l'absorption, l'accumulation et l'utilisation des métabolites. Cette diversité jouera un grand rôle dans la vie de la greffe.

On a émis l'hypothèse que les substances de croissance prendraient une part importante dans le jeu des influences du porte-greffe sur le greffon, et *vice versa*, pour le déterminisme de la vigueur [83, 1956]. Il semble que les porte-greffe « affaiblissants » (« dwarfing ») induiraient un type de croissance analogue en bien des points à celui des plantes pauvres en auxine. Des substances synthétisées par le porte-greffe pourraient détruire ou inhiber l'auxine produite par le greffon. Cette hypothèse ne repose cependant que sur des observations comparatives, et non sur des dosages ou des vérifications expérimentales.

PILET et STROUN ont, eux, étudié cette question sur des greffes embryonnaires de Blé [136, 1958]. L'activité auxine-oxydasique des racines des témoins et des différentes combinaisons de greffe a été dosée. Il suffit que la nature de l'embryon ou de l'albumen change pour que, automatiquement, les caractéristiques de l'activité enzymatique des racines issues des semences ayant subi des transplantations embryonnaires soient appréciablement modifiées.

Le taux de croissance d'une greffe dépend du porte-greffe comme du greffon. Les facteurs entrant en jeu sont innombrables et, pour dégager l'essentiel, il suffit parfois de penser à des explications très simples. SHANNON et ZAPHRIS [151, 1958] ont constaté, sur des Citrus, une influence plus marquée de la variété la plus vigoureuse sur le taux de croissance quand on l'employait comme greffon que lorsqu'on en faisait le porte-greffe. Ceci peut être simplement attribué au fait que les feuilles de cette variété ont normalement une plus grande surface, donc une production plus importante de substances énergétiques.

En ce qui concerne la nutrition minérale, il faut songer à l'absorption d'une part, au transport d'autre part. L'influence, sur la teneur en éléments minéraux de la plante greffée, du partenaire dont on utilise le système racinaire dépend, d'abord du développement des racines, de leur capacité d'échange des bases [173, 1955 ; 4, 1957], de leur activité respiratoire [172, 1952 ; etc.], de la perméabilité sélective de leur protoplasme. Le même greffon de Pommier, enté sur des porte-greffe différents cultivés dans un sol pauvre en K, peut manifester ou non, en fonction du porte-greffe, des symptômes de carences (exemple cité par REUTHER [140, 1958]). L'influence du greffon sur la quantité et la nature des éléments minéraux présents dans la plante greffée est plus indirecte, mais incontestable et parfois prépondérante. Il faut tenir

compte de l'action du scion, par les substances qu'il élabore, sur le développement et la composition des racines; tenir compte aussi de la capacité d'accumulation des feuilles pour les différents éléments [28, 1952].

Les possibilités de transport doivent aussi être prises en considération. BUKOVAC, TUCKEY et WITVER (étude citée dans [19, 1957]), travaillant sur le Pommier, ont démontré que moins de phosphore radio-actif ^{32}P et moins de calcium ^{45}Ca absorbés par le porte-greffe étaient transportés à un scion vigoureux (var. Mac Intosh) greffé sur un porte-greffe chétif (var. East Malling IX) qu'au même scion greffé sur un porte-greffe vigoureux (var. East Malling XVI).

Pour ce qui est de la sève brute, il semble cependant que cette question de transport ne puisse pas jouer le rôle de facteur limitant. ROGERS et BEAKBANE [142, 1957] rapportent les travaux de plusieurs auteurs dont il ressort que la structure du xylème n'est pas la même chez des variétés plus ou moins vigoureuses de Pommiers porte-greffe ou greffons. Les variétés les plus vigoureuses ont des vaisseaux en général plus larges et aussi plus nombreux (25 pour 100 de tissu vasculaire pour le xylème de racines d'arbres vigoureux de 2-3 ans contre 5 pour 100 pour les variétés faibles de même âge). Mais il est probable que le nombre de vaisseaux dans la tige est normalement très supérieur à ce qui est nécessaire au transport de l'eau. Les mêmes auteurs estiment que les possibilités de transport et de stockage du phloème ont beaucoup plus d'importance pour la physiologie des greffes, en particulier dans leur intervention sur les effets des variétés dites « affaiblissantes ». DICKSON et SAMUELS [37, 1956], sur Pommiers porteurs de greffons intermédiaires « affaiblissants », ont injecté du ^{32}P dans des pétioles et observé une grande concentration de l'isotope dans l'intermédiaire. L'effet inhibiteur sur la croissance de ces fragments de tige (ou d'écorce) proviendrait d'un arrêt du courant de substances organiques descendant normalement vers les racines. Le greffon nain ainsi obtenu fructifie plus tôt que dans les cas où sa croissance est normale. DANA [31, 1954] a étudié de même les conditions de transport, mais aussi le pouvoir réducteur des glucides des feuilles, sur des combinaisons analogues, qui montraient aussi une plus grande précocité.

Mais ce n'est pas le seul mode d'action des porte-greffe « affaiblissants » [9, 1956; 142, 1957]. Il peut y avoir un effet de compétition entre les tissus des partenaires. Dans les organes non assimilateurs, la respiration, l'accumulation et l'utilisation des éléments nutritifs se localisent surtout dans les tissus parenchymateux. Or, les variétés de Pommier diffèrent quant à la quantité et à la répartition de leurs tissus parenchymateux. En sus d'un rapport élevé écorce/bois, certains porte-greffe « affaiblissants » ont un xylème et un phloème très riches en parenchyme et contenant donc plus de tissus vivants par unité de volume de tige et de racine que les autres porte-greffe. Leurs besoins métaboliques par unité de volume sont donc plus grands. Il y aura par conséquent compétition entre les divers points de consommation des glucides

et les racines utiliseront une proportion relativement plus grande de l'ensemble des substances nutritives disponibles chez ces porte-greffe. A ceci correspondent des différences dans l'activité respiratoire. On a pensé que, chez les porte-greffe « affaiblissants », un rapport plus élevé entre tissus vivants et surface de la plante provoquerait une disette d'oxygène aboutissant à une respiration réduite, alors que chez les porte-greffe permettant une croissance vigoureuse du greffon, un rapport bas entre tissus vivants et surface de la plante permettrait un approvisionnement abondant en oxygène, c'est-à-dire une respiration plus active. HASSAN [70, 1953] a effectivement trouvé un taux de respiration par unité de tissu vivant plus élevé chez les seconds.

D'autres auteurs, cités par ROGERS et BEAKBANE [142, 1957] ont montré que les possibilités d'assimilation des greffons étaient plus faibles sur porte-greffe « affaiblissants ». Dans certains cas cette différence pourrait provenir en grande partie du fait que l'activité photosynthétique se poursuit plus tard dans la saison sur les autres porte-greffe.

Nous voyons donc, suivant leurs caractéristiques propres, les partenaires de la greffe exercer une action physiologique les uns sur les autres, action qui se traduit par des modifications quantitatives du métabolisme des substances nutritives et des substances oligodynamiques. Les mécanismes de cette action sont extrêmement complexes, tous les processus physiologiques étant étroitement dépendants les uns des autres. Il serait simpliste de vouloir les examiner isolément ou d'expliquer l'influence d'une plante donnée sur une autre par le jeu d'un seul facteur. Le mode d'action des porte-greffe « affaiblissants » dépend, par exemple, certainement de tout un faisceau d'effets physiologiques liés les uns aux autres. L'étude attentive de ces relations entre porte-greffe et greffon permet cependant de comprendre bien des variations de morphologie, de croissance et de rythme de développement.

b) *Aspect qualitatif. Rôle chimique du bourrelet. Modifications profondes.* — Dans certaines greffes l'action réciproque du porte-greffe et du greffon peut se traduire par des perturbations non plus seulement quantitatives, mais aussi qualitatives. On peut trouver chez l'un des partenaires une ou plusieurs substances qui ne s'y trouvent pas quand il vit à l'état franc de pied. Les combinaisons où l'un des participants synthétise une substance chimique bien définie, facile à caractériser et à isoler, distincte des constituants cellulaires courants, représentent évidemment ici un matériel d'étude spécialement favorable. On s'est adressé surtout à certaines espèces fabriquant soit des glucides particuliers, soit des alcaloïdes.

Les recherches sur les glucides n'ont donné aucun résultat positif du point de vue qui nous intéresse ici. Dans les expériences de GUGNARD [67, 1907], qui a travaillé surtout sur des greffes unissant des Rosacées produisant des hétérosides cyanogénétiques et des Rosacées n'en produisant pas, on voit ces composés rester localisés dans les tissus

de l'individu qui les fabrique habituellement. Ces résultats ont été confirmés par des travaux ultérieurs, mais il faut se rappeler évidemment qu'à l'époque de GUIGNARD la nature exacte des différents hétérosides des Rosacées était mal connue. DANIEL avait déjà constaté que dans les greffes de Chicoracées l'inuline n'est présente que dans le partenaire qui en fabrique normalement. COLIN [26, 1922] a montré, en analysant des greffes de Soleil sur Topinambour et *vice versa*, que chaque espèce, qu'elle soit porte-greffe ou greffon, continue à former uniquement les glucides auxquels elle donne normalement naissance. Seul le Topinambour contient de l'inuline. Les recherches toutes récentes de KURSANOV et de ses collaborateurs [93, 1958] ont entièrement confirmé ces résultats et démontré, en utilisant $^{14}\text{CO}_2$, que c'est avant tout sous forme de saccharose que les glucides circulent dans la plante.

Des résultats identiques ont été trouvés pour d'autres substances. Dans des greffes de Tomate sur Poivrier rouge on n'a pu mettre en évidence le passage de la capsicine du porte-greffe au greffon [94, 1954].

En revanche, quand on réunit par la greffe des plantes produisant un alcaloïde et des plantes ne le produisant pas, on peut retrouver ce composé dans toute la greffe. DANIEL, aussi bien que LAURENT [95, 1908] et GRIFFON [65, 1912] avaient déjà observé, dans les greffes de Douce-amère sur Belladone ou réciproquement, que l'atropine peut passer du porte-greffe au greffon et *vice versa*. Les travaux modernes de WILSON [174, 1952] ont repris cette question. D'autres auteurs font état de résultats comparables sur des greffes de Quinquinas, etc. Récemment, KRAEVOJ [89, 1958] a constaté le passage de l'alcaloïde de la Stramoine à la Tomate à travers le bourrelet de greffe. Mais les recherches les plus approfondies ont été faites à propos de la nicotinogénèse chez le Tabac.

Le problème de sa localisation n'a d'ailleurs pu être véritablement posé que le jour où l'étude descriptive a été doublée de la technique expérimentale que constituait ici le greffage. Les premières greffes réalisées dans ce but remontent à une cinquantaine d'années. Il est impossible de citer les nombreuses recherches faites depuis dans cette direction, parmi lesquelles celles de DAWSON [36, 1942] (on trouvera des indications bibliographiques plus complètes dans [42, 1953]). Elles ont montré — ce qui a été très élégamment précisé par FARDY, CUZIN et SCHWARTZ [42, 1953] grâce à une technique de microgreffage d'embryons — que c'est le système racinaire qui joue le rôle prépondérant dans l'élaboration de la nicotine. Un embryon amputé très tôt de sa radicule et greffé sur une Solanacée qui ne synthétise pas de nicotine, n'en produira pas. Il peut cependant y avoir formation de petites quantités de nicotine par les parties aériennes du Tabac lorsque celui-ci est greffé à un stade plus avancé sur la Tomate [155, 1957]. Quoi qu'il en soit, et du point de vue qui nous intéresse directement ici, nous savons qu'une Tomate, par exemple, greffée sur Tabac, contient de la nicotine : l'alcaloïde traverse le bourrelet. Le passage est facile de bas

en haut par la voie du xylème. Dans des combinaisons complexes où un greffon Tabac contenant de la nicotine se trouvait au-dessus de tissus de Tomate, on a observé que, pour le transport en sens inverse, par le phloème, le bourrelet de greffe pouvait faire barrière [156, 1958]. Pour l'ensemble des auteurs cités la présence de nicotine dans la Tomate, ou toute autre Solanacée qui n'en produit pas normalement quand elles sont greffées sur Tabac, correspond à un phénomène de transport. Pour certains auteurs russes en revanche, il s'agirait d'une influence profonde du porte-greffe qui rendrait le greffon capable de synthétiser lui-même l'alcaloïde (EVTUSCHENKO et SCHMUCK, cités dans [153, 1949]). M. SOLT [156, 1958], utilisant une technique de marquage au tritium, paraît avoir démontré depuis qu'il ne peut s'agir de formation sur place dans la Tomate : les tissus de Tomate séparés du Tabac porte-greffe sont incapables de former de la nicotine.

On voit donc que, quand on trouve dans un des constituants de la greffe une substance qu'il ne fabrique pas normalement, mais qui est produite par son partenaire, il y a divergence entre les auteurs pour l'interprétation des faits. Y a-t-il migration de la substance à travers le bourrelet de greffe ? Y a-t-il de nouvelles possibilités de synthèse induites chez l'un des composants de la greffe par l'autre ? Pour ce que nous avons vu jusqu'ici la question semble assez claire : il semble bien que nous ayons affaire à un transport des alcaloïdes par la sève brute à travers le bourrelet. De même, quand une substance reste strictement localisée dans un des constituants de la greffe, que se passe-t-il exactement ? Pour certaines grosses molécules (comme l'inuline, etc.) on peut penser qu'elles restent normalement localisées dans les cellules où elles ont été élaborées. Ou bien le bourrelet peut former filtre, barrière d'arrêt (comme cela semble être en grande partie le cas pour le transport de la nicotine par voie descendante par le phloème). Ou bien il peut y avoir passage et destruction immédiate de la substance dès qu'elle se trouve en présence des cellules du partenaire. Nous avons déjà rencontré cette hypothèse pour les substances de croissance. Il ne semble pas y en avoir de vérification expérimentale, d'ailleurs délicate. LAURENT [95, 1908] essayait déjà de répondre, il y a 50 ans, à ces questions. Encore aujourd'hui elles sont très mal connues.

Les cas que nous avons passés en revue jusqu'à présent sont les plus clairs, sinon les plus simples. En revanche, les problèmes soulevés par l'échange de substances oligodynamiques entre les composants des greffes restent encore souvent très obscurs, ces substances elles-mêmes étant mal connues.

On a établi que certaines d'entre elles, paraissant agir comme des hormones, passent à travers le bourrelet de greffe et sont capables de déclencher des manifestations physiologiques ou morphologiques importantes chez celui des deux partenaires qui ne les a pas produites et qui, laissé à lui-même, aurait été incapable de les produire. Sans qu'il soit nécessaire de revenir ici sur le détail de ces travaux, on sait

que le stimulus de la floraison peut être transmis, par greffage, d'un donneur en état de mise à fleurs à une plante réceptrice qui eût été incapable de fleurir livrée à elle-même [22, 1936 ; etc.]. Sur des greffes d'*Helianthus annuus* on a montré récemment que des tissus de mutants albinos réagissent dans ce cas comme des tissus normaux [69, 1958]. Mais toutes les tentatives pour isoler la substance active ont échoué. On sait, par ailleurs, que l'auxine est intimement liée au contrôle de la floraison « by affecting one particular link in a chain of processes terminating in the formation of the flowering substance » [165, 1958, p. 510].

Dans un autre domaine, les greffes faites par CAMUS [24, 1949] en culture de tissus, et dont il a déjà été question plus haut, ont permis de démontrer que les bourgeons élaborent une substance capable de diffuser à travers des soudures de greffe et de déterminer à distance des phénomènes d'histogénèse au sein de tissus très différents. CAMUS a pensé qu'il s'agissait vraisemblablement de l'auxine.

Qu'ils s'exercent ou non à travers une greffe, la véritable nature et le processus exact de ces déterminismes nous échappent encore. Les exemples dont nous disposons montrent bien, d'ailleurs, que les manifestations d'induction assez spectaculaires à travers le bourrelet de greffe sont limitées à des combinaisons expérimentales assez particulières et ne se rencontrent guère dans les greffes courantes où cependant ce mode d'action réciproque du sujet et du greffon ne doit certainement pas être négligé.

On en arrive enfin au problème, qui reste entier, des modifications éventuelles du système enzymatique des partenaires de la greffe par influence réciproque. Les travaux russes qui abordent l'étude des diastases dans les greffes semblent avoir été surtout quantitatifs et ne paraissent pas apporter d'éléments de solution. Le greffage modifie dans certains cas les activités diastasiques, dans d'autres non. KŁOZ [85, 1957] a constaté que, dans les greffes de Soja « Piave italienne », riche en uréase, et de Haricot « Saxa », qui n'en contient que des traces, la greffe n'a pas d'influence sur les teneurs respectives en uréase des graisses.

Le greffage des plantes albinos ou des fragments de plantes normalement incapables de fabriquer de la chlorophylle illustre parfaitement l'état de la question. Des auteurs russes [104, 1955 ; 100, 1955 ; 101, 1958] rapportent des exemples de plants albinos de Citrus ou de Tournesol devenus capables de former de la chlorophylle après avoir été unis par la greffe avec des plantes normales de même espèce. Dans certains cas ces greffons auraient été à l'origine d'une descendance de plantes vertes normales.

Il n'est pas pensable d'envisager le passage de chloroplastes d'un organe à l'autre. Ce n'est sûrement pas non plus ce qui a pu se passer dans l'exemple étudié par FARDY, CUZIN et SCHWARTZ [42, 1953] qui sectionnent des embryons de *Nicotiana tabacum* et *rustica* de manière à obtenir un demi-embryon cotylédonaire et un demi-embryon radicu-

laire. Ces derniers sont incapables de croissance autonome, avec ou sans albumen, mais peuvent se greffer sur la tige d'une plante de ces deux espèces et se développer dans ces conditions, avec formation de chlorophylle, puis de bourgeons. Ces auteurs pensent qu'il s'agit là d'une influence d'ordre hormonal ou enzymatique (p. 137) et écrivent (p. 135) : « Cette expérience met en évidence l'effet inductif qu'exerce l'hypobiote sur l'épibiote embryonnaire. Cet effet inductif est non seulement d'ordre physiologique (apparition de la fonction chlorophyllienne), mais également d'ordre morphologique ». Aucune interprétation plus précise n'a été formulée. Si certains points de la biologie des greffes semblent ne pouvoir être éclairés que par l'étude des systèmes enzymatiques, on ne sait presque rien sur ces questions. Faut-il envisager le passage de précurseurs d'un composant de la greffe à l'autre ? Faut-il songer à l'activation au contact d'un substrat différent d'un précurseur ou d'une enzyme préexistante ? On est évidemment amené à réfléchir à ce qu'on connaît, chez les microorganismes, sur les enzymes adaptatives et les phénomènes para-héréditaires [102, 1943 ; 177, 1959]. Il semble bien qu'on ne sache rien des possibilités des plantes supérieures dans ce domaine (ce qui n'a rien de surprenant si on se représente bien l'extrême complexité du problème). Il faut se rappeler aussi que le caractère cytologique de la transmission héréditaire à synthétiser la chlorophylle a été établi il y a longtemps chez *Mirabilis jalapa*. De toute façon, des phénomènes de cet ordre ne jouent qu'un rôle limité et sans doute exceptionnel dans la vie des greffes. Pourtant il y a probablement là une voie à ne pas négliger.

Nous avons vu que certaines mutations apparues chez les greffes pouvaient avoir une origine traumatique. Il est probable que l'intrusion, le contact avec une substance vivante étrangère puisse en expliquer d'autres. Il peut y avoir intoxication ou apparition de substances mutagènes [30, 1956], soit par la mise en présence de certains constituants normaux d'un des partenaires avec le système enzymatique de l'autre, soit comme conséquence d'un vieillissement prématuré sous l'action de la greffe, ou encore du contact avec les substances élaborées par des tissus âgés (dans le cas de certaines greffes fruitières par exemple). On sait que chez le Tabac (et ceci a été retrouvé pour d'autres plantes) le taux de mutation est plus élevé chez les graines âgées ; les extraits de ces graines peuvent avoir une action mutagène [51, 1951].

Des anomalies chromosomatiques consécutives à la greffe ont été signalées effectivement par plusieurs auteurs [128, 1957 ; 135, 1957 ; etc.]. Le matériel végétal en cause est souvent mal défini et les interprétations suggérées semblent parfois discutables.

Il faut se rappeler aussi l'hypothèse bien connue de facteurs héréditaires cytoplasmiques (plasmagènes), difficiles à distinguer des virus, et dont on peut concevoir le passage de cytoplasme à cytoplasme, comme dans le cas d'un virus [169, 1957].

5) IMPORTANCE RELATIVE DES DIFFÉRENTS ORGANES DANS LA GREFFE.
IMPORTANCE DU STADE DE DÉVELOPPEMENT DES PARTENAIRES AU
MOMENT DU GREFFAGE ET DE LEUR CONSTITUTION GÉNÉTIQUE

L'influence que deux organismes réunis par la greffe exercent l'un sur l'autre dépend non seulement de leurs caractéristiques spécifiques et individuelles, mais des organes fournis par chacun d'eux à la combinaison, de leur âge ou stade de développement au moment du greffage et de leur constitution génétique.

Dans le cas des greffes ordinaires (greffes fruitières habituelles), les études sur l'influence relative des deux partenaires (et sur celle éventuelle du troisième, c'est-à-dire d'un greffon intermédiaire) ont porté surtout sur la croissance. On a montré [10, 1956 ; 142, 1957] que, dans le jeu des actions réciproques, c'était le système racinaire qui tenait le rôle prépondérant. Cet accent mis sur l'influence des racines correspond sans doute non seulement à leur fonction d'absorption, mais à ce qu'on commence à connaître de leur rôle dans les synthèses organiques.

La croissance de la greffe, et en particulier celle du système racinaire du porte-greffe, dépendent cependant aussi de la nature du greffon ou de celle du greffon intermédiaire [166, 1954 ; 143, 1955 ; 154, 1957].

Dans le cas des greffes mixtes, le fait de maintenir des possibilités d'assimilation aux deux partenaires modifie les conditions de la greffe et le jeu des influences réciproques. L'école mitchourinienne a beaucoup insisté sur cette technique de greffe pour accentuer l'influence possible du porte-greffe sur le greffon.

Beaucoup d'auteurs ont admis comme hypothèse de travail que plus un organisme est jeune, plus il est susceptible d'être profondément influencé par la greffe. Certains faits semblent venir à l'appui de cette conception. Il s'agit là d'une notion de sens commun vérifiée par un certain nombre de constatations expérimentales dans le domaine animal. On sait [109, 1952] que les embryons de Mammifères n'acquièrent que progressivement leur spécificité d'espèce et que le nouveau-né n'a toute sa spécificité individuelle (groupe sanguins, etc.) que plusieurs jours après sa naissance. On sait aussi que pendant la vie adulte les défenses contre un tissu étranger vont en se renforçant avec l'âge. On sait enfin qu'au cours de l'ontogénèse tous les caractères ne sont pas déterminés en même temps. La greffe du disque imaginal de l'œil d'une larve de *Drosophile* à yeux vermillon sur une larve à yeux rouges donne bien un œil, quel que soit l'endroit du corps où on le greffe, mais un œil rouge et non pas vermillon. On n'a aucune donnée aussi précise en ce qui concerne les plantes, pour lesquelles d'ailleurs le problème est assez différent si on considère les possibilités de dédifférenciation et de redifférenciation tissulaire qu'elles conservent dans toutes leurs parties ou presque pendant toute leur vie (voir ci-devant p. 116).

Il peut cependant être admis certaines analogies entre les plantes et les animaux quant au point qui nous occupe. L'embryon et la plantule très jeune n'ont probablement pas encore acquis toute leur complexité chimique propre. Il semble par exemple que les très jeunes feuilles immatures ne soient pas capables d'enregistrer et de transmettre le stimulus photopériodique [165, 1958 ; p. 493]. On peut imaginer que tous les bouleversements consécutifs au greffage modifient dans certains cas les chaînes normales de réaction. Il faut enfin penser, plus simplement, à tout ce que pourrait aussi expliquer la perméabilité cellulaire plus grande des tissus jeunes. L'étude sérieuse de séries de greffes reproduisant les mêmes combinaisons avec des greffons d'âges différents, allant de l'embryon à la plante adulte, serait sans doute susceptible d'éclairer un peu cette question.

Les auteurs de l'école mitchourinienne partent aussi de l'hypothèse selon laquelle des organismes issus du croisement de deux génotypes différents sont plus plastiques que les autres. Ils parlent d'« hérédité ébranlée », ce qui est extrêmement vague ; d'autant plus que les mêmes auteurs admettent (hypothèse du mentor) comme leurs collègues d'Occident, mais avec une certitude exagérée, que le déterminisme héréditaire augmente avec l'âge. Cet ébranlement serait donc un rajeunissement et qui peut être conçu selon deux hypothèses différentes : dédifférenciation tissulaire — dont nous avons vu qu'elle était de règle chez les végétaux supérieurs — ou désécialisation involutive. En outre, il faut d'abord préciser la notion d'hybridation. Lorsque deux génotypes différents s'interfécondent, deux hypothèses extrêmes peuvent être envisagées. Dans la première, les déterminismes propres à ces génotypes sont antagonistes ; on obtient donc un retour à l'indifférenciation primitive. Dans l'autre cas extrême, ces déterminismes sont complémentaires, chacun d'entre eux s'accordant à un non-déterminisme ; on peut alors obtenir, en proportion mendélienne, une super-différenciation. Ces deux combinaisons, entre lesquelles bien entendu, tout génotype étant complexe, peut exister une gamme continue de transitions progressives, aboutissent à des résultats diamétralement opposés. Dans le premier cas, en effet, on obtient une régression évolutive qui s'identifie à la désécialisation involutive précitée. Dans le second cas, on obtient une évolution proprement dite : progressive.

Lorsqu'on parle d'une plasticité accrue résultant d'une fécondation entre deux génotypes différents, cela implique que cette fécondation a eu pour résultats une hybridation au sens précédemment donné à ce mot. On peut ainsi obtenir effectivement des organismes qui réagiront à l'action du milieu artificiel ou naturel avec une ampleur supérieure à celle qu'auraient présentée leurs parents. On peut citer l'exemple type du Cotonnier hybride *Harknutum* à corolle longuement gamopétale [141, 1949].

Cet hybride triploïde *Gossypium barknessii* × *birsutum*, réalisé à Shambath (Soudan Oriental) par KNIGHT en 1943, présente normale-

ment des fleurs stériles mais normales. A la suite d'un traitement au DDT trop concentré, certains boutons floraux se sont épanouis en donnant l'anomalie précitée ; alors que les plants voisins, héréditairement plus stables, n'engendraient rien de tel malgré ce même maltraitement.

Maints autres faits analogues, également connus de façon certaine, peuvent expliquer que des hybrides aient réagi avec plus d'ampleur que d'autres plantes aux conditions créées par la greffe.

CONCLUSION

Nous nous excusons d'avoir un peu trop longuement sans doute rappelé des faits bien connus. Mais, à la suite d'une étude primitivement limitée aux relations physiologiques qui s'établissent entre le porte-greffe et le greffon, il nous a paru difficile de ne pas faire le tour de tous les problèmes posés par la greffe ou susceptibles d'être étudiés à travers elle. Nous avons ainsi trouvé sur notre chemin la question des « hybrides de greffe ». Les faits qui s'y rapportent provoquent depuis plus de 50 ans, et à l'heure actuelle encore, des discussions passionnées, dernier écho de ces controverses qui mettaient aux prises au siècle dernier partisans et adversaires de l'évolution biologique. Ne serait-ce qu'à ce titre cet aspect de la greffe méritait d'être étudié avec une scrupuleuse attention.

L'existence d'une fusion entre cellules somatiques n'ayant jamais pu être mise en évidence d'une façon certaine (ce qui ne constitue d'ailleurs pas une preuve absolue de son impossibilité), il semble bien qu'il soit inutile de chercher dans des phénomènes plus ou moins obscurs de « transmission », l'explication des variations observées dans les greffes. En dehors des quelques cas où peut être nécessaire un appel à des phénomènes d'hérédité cytoplasmique, en dehors de certains faits non ou mal connus touchant aux systèmes enzymatiques, ces variations sont susceptibles d'explications banales. Dans certains cas, peu nombreux, elles sont la conséquence d'une mutation somatique, plus ou moins directement liée au traumatisme du greffage ou à ses conséquences chimiques. Beaucoup plus souvent et beaucoup plus simplement, elles sont le résultat direct de modifications du fonctionnement physiologique. Nous en avons vu de nombreux exemples. L'essentiel, pour la compréhension de ces faits, paraît être de garder toujours présentes à l'esprit : l'extrême complexité du réseau des facteurs entrés en jeu et la nature exacte du matériel étudié, tous ses déterminismes génétiques et taxinomiques inclus. Trop peu d'auteurs semblent en avoir eu le souci. Peu d'expériences s'entourent d'un faisceau complet d'observations, notamment de renseignements génétiques vraiment valables. Il est ainsi bien malaisé de savoir ce que certains auteurs veulent

dire quand ils parlent par exemple d'un « hybride » entre deux clones (ainsi d'un Poirier Fille de Blank \times Beurré d'Espéren). Surtout dans les abondantes expériences faites sur la greffe mixte et l'emploi du « mentor », on n'arrive pas à délimiter les parts respectives de la variation génétique (hybridation), du traumatisme anatomique (greffage) et des conséquences physiologiques du greffage. Sans oublier qu'il convient aussi de tenir compte de l'influence du milieu extérieur sur les résultats. Certains auteurs [179, 1955] ont fourni des exemples caractéristiques d'anomalies, sur l'extrême limite des potentialités génétiques et de la patho-tératologie, dues à l'action combinée de ces trois ordres de facteurs et du froid. Il est certain que les accidents du milieu proprement dit (du climat surtout) peuvent être à la fois des puissants révélateurs de potentialités occultes et des générateurs de monstruosité sans signification génétique.

L'étude de ces problèmes est un excellent exemple de la nécessité d'une synthèse entre les observations et les opinions du systématique, du généticien et du physiologiste. Cette collaboration ne s'est guère réalisée jusqu'à présent, tout au moins dans le domaine qui nous occupe. Ainsi GRIFFON [64, 1910] a fort bien vu que les partisans d'une hybridation par greffe trop souvent avaient pris pour un tel résultat une variation génétique simplement normale. Cependant lui-même n'a pas eu le souci de préciser le sens des mots tels qu'espèce ou variété, et n'a pas eu les moyens d'effectuer l'inventaire complet des potentialités banales ou accidentelles, incluses dans chacun des compartiments génétiques dont il étudiait les variations. JAKOVLEV [79, 1955] semble, lui, avoir fort bien compris que tout compartiment génétique est, en réalité, constitué par des auréoles de potentialités de moins en moins probables et dont les plus « occultes » n'apparaissent que sous une sollicitation exceptionnelle du milieu.

Quoi qu'il en soit, on ne peut pas tenir pour vérifiées dans les expériences de greffe certaines conceptions de l'école mitchourinienne. Pas plus là qu'ailleurs, le biotope ne semble s'inscrire dans l'écotype qu'il nourrit, qu'il contient, qu'il limite donc aussi, mais qu'il ne pénètre pas.

Les buts pratiques que se proposent certains expérimentateurs (réalisation de croisements impossibles par voie sexuelle) ne paraissent donc reposer sur aucun fondement solide. Ce qui n'exclut d'ailleurs pas l'utilité de certaines techniques particulières préconisées par ces mêmes auteurs : le rapprochement végétatif par la greffe de deux végétaux, dont le croisement est normalement impossible, peut certainement lever certaines barrières mécaniques ou physiologiques s'opposant à la fécondation. Mais il ne faut pas confondre barrière mécanique et barrière génétique. DARWIN le soulignait déjà [35, 1887].

Les incidences pratiques de la greffe ne doivent guère pouvoir dépasser les applications traditionnelles que nous avons passées en revue, ce en quoi la greffe végétale diffère de la greffe animale. On ne peut attendre

grand-chose dans le domaine horticole des mutations ou des révélations de caractères latents que peut provoquer la greffe. Mais, s'il n'y a pas à espérer de modification réelle du processus fondamental de l'évolution, il y a beaucoup à espérer, par la voie de la greffe, dans l'analyse de cette évolution.

Les ressources que la greffe offre au chercheur ont en somme été peu exploitées jusqu'à présent. Si le zoologiste paraît conseiller le chirurgien, l'horticulteur et le botaniste nourrissent souvent un certain mépris mutuel, ou, tout au moins, s'ignorent. Dans l'intérêt des deux parties, les liaisons devraient être consolidées.

Le greffage offre d'abord une technique élégante et utile pour l'étude du rôle particulier des organes dans les synthèses, pour l'étude aussi des voies de transport des métabolites et de la nature de certains stimulus. Nous en avons vu des exemples tout au long de ce travail. L'idée de s'adresser à la greffe pour ces recherches, si elle a intérêt à s'étendre, n'est pas neuve. Mais des voies plus originales semblent pouvoir s'ouvrir grâce à la greffe pour des recherches sur les systèmes enzymatiques ou certains phénomènes d'hérédité cytoplasmique.

Il semble cependant que le problème le plus passionnant à l'heure actuelle dans le domaine de la greffe soit celui de l'affinité et de l'incompatibilité à la fois par toutes les questions qu'il pose et par celles qu'il devrait permettre de résoudre. Depuis le triomphe des idées de LINNÉ sur celles de TOURNEFORT, toute la systématique des végétaux supérieurs est fondée exclusivement ou presque sur la morphologie des organes sexuels. Quelques théories modernes ont réagi contre cette tendance, mais sans avoir jusqu'à présent réussi à modifier le système classique, sauf sur quelques points de détail. Or, il est certain que les affinités ou incompatibilités végétatives révélées par la greffe n'ont souvent rien de commun avec les parentés traditionnelles. On peut espérer que leur étude systématique, une fois suffisamment développée, fournisse des résultats qui permettent une meilleure appréciation des parentés évolutives, tout au moins dans les cas nombreux où la méthode traditionnelle conduit à des incertitudes insolubles ou même à de flagrantes erreurs.

(Laboratoire de Physiologie Végétale.
Institut d'Enseignement et de Recherche Tropicale,
80, Route d'Aulnay, Bondy (Seine)).

BIBLIOGRAPHIE

1. ANSIAUX (J. R.). — La composition minérale des fruits et la voie de transport des ions alimentaires vers ceux-ci. *An. Phys. Vég. Un. Bruxelles*, 1959, vol. IV, fasc. 2, p. 53-58.
2. ARGLES (G. K.). — Imp. Bur. Fruit Prod., East Malling, Tech. Com., 1937, n° 9. Cité par ROGERS et BEAKBANE, 1957, voir réf. 142.

3. ARTSCHWAGER (E.). — Anatomical studies on graft unions between Guayule and Sunflower (In interspecific and intergeneric grafts with special reference to formation of rubber in Guayule). *U. S. Dept. Agric. Techn. Bull.*, 1951, 1040.
4. AVENT (K. L.). — Some Apple rootstocks and potassium. *J. Austral. Inst. Agric. Sci.*, 1957, 23 (2), p. 154-157.
5. BALTET (Ch.). — L'art de greffer. *Ed. Masson et Maison Rustique, Paris, 15^e éd.*, 1948.
6. BATEMAN (A. J.). — Grafting experiments between the Tomato varieties, Golden Apple and Oxheart. *Nature*, 1955, 179, 4469, p. 1118-1120.
7. BATOULIA (E. E.) et KOUTCHOUMOV (P. V.). — Obtention de nouvelles formes de Blés par hybridation végétative (en russe). *Agrobiologie*, 1954, 3.
8. BAUR (E.). — Pfropfbastarde, Periclinalchimären und Hyperchimären. *Ber. Deut. Bot. Ges.*, 1909, 27, p. 603-605.
9. BEAKBANE (A. B.). — Possible mechanisms of rootstock effect. *Ann. Appl. Biol.*, 1956, 44, n° 3, p. 517-521.
10. BEAKBANE (A. B.) et ROGERS (W. S.). — The relative importance of stem and root in determining rootstock influence in Apples. *J. Hort. Sci.*, 1956, vol. 31, n° 2, p. 99-110.
11. BELAVIN (J. A.). — Transport du phosphore des racines latérales aux branches de Pommiers greffés ou poussant sur leurs propres racines (en russe). *C. R. Ac. Sci. U. R. S. S.*, 1956, 108, p. 995-997.
12. BERGANN (F.). — Variations spécifiques dans la greffe suivant Lucien DANIEL et preuves de l'existence d'inductions réciproques chez les *Cratagomispili* de Bronvaux. *C. R. Travaux Col. Int. Greffe*, Rennes, 1957, p. 156-160.
13. BLARINGHEM (L.). — Action des traumatismes sur les plantes ligneuses. *C. R. Séances Soc. Biol.*, Paris, 1905, 58, p. 945.
14. BLARINGHEM (L.). — Sur la production de tubercules aériens de la Pomme de terre. *Rev. gén. Bot.*, 1905, 17, p. 501-509.
15. BLARINGHEM (L.). — Action des traumatismes sur la variation et l'hérédité (Mutation et traumatismes). *Thèse Paris*, 1907 ; *Bull. Sc. Fr. Belg.*, 1908, 41, p. 1-239 et Alcan.
16. BOUBALS (D.) et HUGLIN (I.). — Etude de l'incompatibilité du greffage de certains cépages et du 57 R. *Progr. Agr. et Vitic.*, 1950, 134, p. 38-39.
17. BUHR (H.). — Beobachtungen über Parasitenbefall an Pfropfungen und Chimären von Pflanzen. *Der Züchter*, 1954, 24, nos 7-8, p. 185-193.
18. 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.*, 1958, 18, n° 1, p. 15-16.
19. 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, 1957, p. 115-130.
20. BUKOVAC (M. J.), WITTWER (S. H.) et TUKEY (H. B.). — Effect of stock-scion interrelationships on the transport of ³²P and ⁴⁶Ca in the Apple. *J. Hort. Sci.*, 1958, 33, n° 3, p. 145-152.
21. BUVAT (R.). — Recherches sur la différenciation des cellules végétales. *Thèse Paris*, Ed. Masson, 1944.
22. CAJLAHJAN (M.). — Sur le mécanisme de la réaction photopériodique (en russe). *C. R. Ac. Sci. U. R. S. S.*, 1936, 10, 8, 9.
23. CALDERINI (I.). — Essai d'expériences sur la greffe des Graminées. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, 1846, 3, n° 6, p. 131-133.
24. CAMUS (G.). — Recherches sur le rôle des bourgeons dans les phénomènes de morphogénèse. *Thèse Paris*, Impr. Pierre André, 1949.
25. CHOUARD (P.). — Introduction à la connaissance des mécanismes de la tératogénèse chez les plantes. *Rev. Pathol. gén. comp.*, 1953, 53, n° 651, p. 1003-1040.

26. COLIN (H.). — L'inuline dans les plantes greffées. *Rev. gén. Bot.*, 1922, 34, p. 145-155 et 202-213.
27. COMBES (R.). — La forme des végétaux et le milieu, *Ed. Armand Colin*, 1946.
28. 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.*, 1952, 27, p. 191-203.
29. CUZIN (J.), FARDY (A.) et SCHWARTZ (D.). — Microchirurgie de la graine de Tabac. Technique et premiers résultats. *Ann. Inst. Exp. Tabac Bergerac*, 1951, vol. 1, n° 2, p. 37-54.
30. D'AMATO (F.) et HOFFMANN-OSTENHOF (O.). — Metabolism and spontaneous mutations in plants. *Advances in Genetics*, 1956, 8, p. 1-28.
31. DANA (M. N.). — Physiology of dwarfing in Apple. *Iowa State Coll. J. Sci.*, 1954, 28, n° 3, p. 298.
32. DANIEL (L.). — Essais de tératologie expérimentale. Origine des monstruosités. *Revue Bret. Bot. pure et appl.*, 1906, n° 3, p. 125-140 ; 1907, nos 1-2, p. 1-43 ; n° 3, p. 53-60 ; n° 4, p. 93-112.
33. DANIEL (L.). — Sur la réussite, le développement, la durée et la production des greffes. *Revue Bret. Bot. pure et appl.*, 1911, n° 1, p. 42-48 ; nos 2-3, p. 73-89 ; n° 4, p. 186-198 ; 1912, n° 4, p. 138-144 ; 1913, nos 1-2, p. 30.
34. DANIEL (L.). — L'hérédité des caractères acquis chez les plantes greffées. *Mayenne-Sciences*, 1925, p. 52-72 et, en anglais, *Proceed. of the Intern. Congr. of Plants Sciences*, Ithaca, 1929, p. 1024-1044.
35. DARWIN (Ch.). — L'origine des espèces. *Trad. Barbier, d'après la 6^e édition*, 1887.
36. DAWSON (R. F.). — Accumulation of nicotine in reciprocal grafts of Tomato and Tobacco. *Amer. J. Bot.*, 1942, 29, p. 66-71.
37. DICKSON (A. G.) et SAMUELS (E. W.). — The mechanism of controlled growth of dwarf Apple trees. *J. Arnold Arbor*, 1956, 37, p. 307-313.
38. ERICKSON (L. C.). — Citrus fruit grafting. *Science*, 1957, 125, n° 3255, p. 994.
39. EVANS (W. D.) et HILTON (R. J.). — Methods of evaluating stock/scion compatibility in Apple trees. *Canad. J. Plant. Sci.*, 1957, 37, n° 4, p. 327-336.
40. EVDOKIMOVA (T. P.). — Déplacements et métabolisme du phosphore chez les plantes greffées (en russe), Moscou. *Ac. Sci. U. R. S. S.*, 1955.
41. FARDY (A.), CUZIN (J.) et SCHWARTZ (D.). — Greffes de demi-embryons de *Nicotiana* sur plantules et sujets adultes. *Ann. Inst. Exp. Tabac Bergerac*, 1952, vol. 1, n° 3, p. 133-137.
42. FARDY (A.), CUZIN (J.) et SCHWARTZ (D.). — La nicotinogénèse chez *Nicotiana tabacum* L. Résultats obtenus par la technique des micro-greffes et la culture des radicules d'embryons. *Ann. Inst. Exp. Tabac Bergerac*, 1953, vol. 1, n° 4, p. 101-127.
43. FARDY (A.), CUZIN (J.) et SCHWARTZ (D.). — La nicotinogénèse dans la descendance issue de greffes embryonnaires de *Nicotiana tabacum* L. sur quelques Solanées. *Ann. Inst. Exp. Tabac Bergerac*, 1954, vol. 2, n° 1, p. 15-22.
44. FARDY (A.), CUZIN (J.) et SCHWARTZ (D.). — Greffes embryonnaires de *Nicotiana tabacum* sur quelques Solanées ; conséquences sur le développement de la nicotinogénèse dans l'épibioté et sur la descendance issue de celui-ci. *C. R. Travaux Col. Int. Greffe*, Rennes, 1957, p. 156-160.
45. FELFOLDY (L.). — Experiments with the first seed generation of Tomato grafts. *Acta Biol. Acad. Sci. Hung.*, 1951, 2, fasc. 13, p. 3-53.
46. FILEWICZ (W.) et MODLIBOWSKA (I.). — The hardiness of the South-western part of the tree as the major factor in its survival during test winters. *Rep. Fourteenth Int. Hort. Cong.*, 1955, vol. 1, p. 879-886.
47. FOURCROY (M.). — Influence de divers traumatismes sur la structure des organes végétaux à évolution vasculaire complète. *Thèse Paris*, Ed. Masson, 1937.
48. GARNER (R. J.). — Double working Pears at budding time. *Ann. Rept. East Malling. Research Sta.* 1952 ; 1953, p. 174-175.

49. GAUSSEN (H.). — Blessurés, hormones et évolution. *Rev. gén. Sci. pures et appl.*, 1940, 51, p. 17-23.
50. GAUTHERET (R. J.). — 1945. Cité par MAY, 1952, voir réf. 109.
51. GISQUET (P.), HITIER (H.), IZARD (C.) et MOUNAT (A.). — Mutations naturelles observées chez *N. tabacum* L. et mutations expérimentales provoquées par l'extrait à froid de graines vieilles prématurément. *Ann. Inst. Exp. Tabac Bergerac*, 1951, vol. 1, n° 2, p. 5-35.
52. GLAVINITCH (R.). — L'hybridation végétative des Tomates (en russe). *Agrobiologie* (U. R. S. S.), 1956, n° 1, p. 86-91.
53. GLAVINITCH (R.). — L'hybridation végétative comme méthode de sélection des Tomates. *C. R. Travaux Col. Int. Greffe*, Rennes, 1957, p. 203-208.
54. GLAVINITCH (R.). — Hybridation végétative entre la Tomate et le Tabac. *C. R. Travaux Col. Int. Greffe*, Rennes, 1957, p. 208-212.
55. GLAVINITCH (R.). — Hybrides végétatifs obtenus par le greffage interspécifique chez le Cotonnier. *C. R. Travaux Col. Int. Greffe*, Rennes, 1957, p. 213-215.
56. GLOUCHTCHENKO (I. E.). — Données expérimentales sur l'hybridation des Tomates par greffe (en russe). *Agrobiologie* (U. R. S. S.), 1946, n° 3.
57. GLOUCHTCHENKO (I. E.) et PITCHIKINE (A. G.). — Obtention d'hybrides végétatifs de céréales au moyen de la transplantation embryonnaire (en russe). *Trav. Inst. Gén. Ac. Sci. U. R. S. S.*, 1950, 18.
58. 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. Ak. Nauk S. S. S. R.*, série Biol., 1952, n° 6, p. 62-66.
59. GOLDSCHMIDT-BLUMENTAL (S.). — Rootstock-scion influences in the morphology and anatomy of the bud union of Shamouti Orange. *Bull. Res. Comm. Israel*, sect. D Bot. 5 (2/3), 1956, p. 143-155.
60. GRIFFON (E.). — Quelques essais sur le greffage des Solanées. *Bull. Soc. Bot.*, 1906, 53, p. 699-705.
61. GRIFFON (E.). — Nouveaux-essais sur le greffage des plantes herbacées. *Bull. Soc. Bot.*, 1908, 55, p. 397-405.
62. GRIFFON (E.). — Troisième série de recherches sur la greffe des plantes herbacées. *Bull. Soc. Bot.*, 1909, 56, p. 203-210.
63. GRIFFON (E.). — Quatrième série de recherches sur le greffage des plantes herbacées. *Bull. Soc. Bot.*, 1909, 56, p. 612-618.
64. GRIFFON (E.). — Variations avec ou sans greffage chez les Solanées et les Composées. *Bull. Soc. Bot.*, 1910, 57, p. 517-525.
65. GRIFFON (E.). — Greffage et variations d'ordre chimique. *Bull. Soc. Bot.*, 1912, 59, p. 332-341.
66. GUEORGUIEVA (R.). — Utilisation des changements physiologiques dans les plantes en procès de fanaison pour l'obtention des hybrides végétatifs éloignés. *C. R. Travaux Col. Int. Greffe*, Rennes, 1957, p. 230-244.
67. GUIGNARD (L.). — Recherches physiologiques sur la greffe des plantes à acide cyanhydrique. *Ann. Sc. Nat. Bot. Paris*, 1907, 9^e série, 6, p. 261-306.
68. HABERLANDT (G.). — Ueber Zellteilungshormone und ihre Beziehungen zur Wundheilung, Befruchtung, Parthenogenesis und Adventivembryonie. *Biol. Zentralbl.*, 1922, 42, p. 145-172.
69. HABERMANN (H. M.) et WALLACE (R. H.). — Transfer of flowering stimulus from stock to scion in grafted *Helianthus annuus* L. *Amer. J. Bot.*, 1958, 45 (6), p. 479-482.
70. HASSAN (H. M.). — Comparative studies on the physiology of rootstocks of *Malus sylvestris* L. Mill. *Thèse Un. de Cambridge*, 1953.
71. HATTON (R. G.). — *J. Pomol. Hort. Sci.*, 1927, 6, p. 1-28. Cité par ROGERS et BEAKBANE, 1957, voir réf. 142.

72. HERRERO (J.). — Studies in compatible and incompatible graft combinations with special reference to hardy fruit trees. *J. Hort. Sci.*, 1951, 26, p. 186-237.
73. HERRERO (J.). — Incompatibilidad entre patron e injerto. I. Comportamiento de algunas combinaciones reciprocas. *Ann. Aula Dei*, 1955, 4, p. 149-166. — II. Efecto de un intermediario en la incompatibilidad entre melocotonero y mirobolan. *Ibid.*, 1955, 4, p. 167-172.
74. HERRERO (J.). — La compatibilité entre les sujets porte-greffe et les variétés fruitières. *Congrès pomol. int.*, 1957, 87, p. 17-28.
75. HERRMANN (S.). — Sur une méthode de greffage des arbres forestiers au stade de plantules. *C. R. Travaux Col. Int. Greffe*, Rennes, 1957, p. 148-155.
76. HOMES (J. L.). — Les échanges de cations entre le porte-greffe et le greffon. *Ann. Physiol. Vég. Un. Bruxelles*, 1959, vol. 4, fasc. 1, p. 1-51.
77. JENIKEIEV (H. K.). — Changements de caractères chez les hybrides de Cerisier et de Prunier sous l'influence du greffage. *C. R. Travaux Col. Int. Greffe*, Rennes, 1957, p. 58-78.
78. ISSAIEV (S. I.). — Le mentor radicaire dans la sélection des arbres fruitiers (en russe). *Agrobiologie* (U. R. S. S.), 1955, n° 4, p. 142-147.
79. JAKOVLEV (P. N.). — Au sujet des méthodes mitchouriniennes d'orientation du développement des cultures fruitières (en russe). *Agrobiologie* (U. R. S. S.), 1955, n° 4, p. 7-16.
80. JIMENEZ (H.). — Injertos entre especies de Carica. *Agron. Trop. Venezuela*, 1957, vol. 7, n° 1, p. 33-37.
81. JONES (W. N.). — Plant Chimacras and graft hybrids. *Ed. Methuen, Londres*, 1934.
82. KALININE (F. L.). — Développement du Blé d'hiver sur l'albumen du Blé de printemps. *C. R. Ac. Sci. U. R. S. S.*, 1948, 9, p. 5.
83. MCKENZIE (D. W.). — Interactions between rootstocks and scions with special reference to tissue structure and development. *Thèse doctorat Un. de Londres*, 1956.
84. KIRPAL SINGH (K.). — Rootstock effect on the fruit quality of Malta Orange (*Citrus sinensis* Osbeck). *Indian J. Agric. Sci.*, 1954, vol. 24, n° 1, p. 1-22.
85. KLOZ (J.). — L'influence de la symbiose de greffe sur le phénotype et sur le génotype des plantes. *C. R. Travaux Col. Int. Greffe*, Rennes, 1957, p. 216-227.
86. KOSTOFF (D.). — Acquired immunity in plants. *Genetics*, 1929, 14, p. 39.
87. KRAEVOJ (S. J.). — Les greffes de la Pomme de terre et de la Tomate (en russe). *Bjull. moskov. Obsch. Ispytatelei Prirody, Otd. Biol.*, 1957, 62, n° 3, p. 65-75.
88. KRAEVOJ (S. J.). — A propos de la transmissibilité des modifications provoquées par la greffe (en russe). *C. R. Ac. Sci. U. R. S. S.*, 1957, 116, n° 6, p. 1022-1025.
89. KRAEVOJ (S. J.). — Expériences de greffe de Solanées non tubérifères (en russe). *Bjull. moskov. Obsch. Ispytatelei Prirody, Otd. Biol.*, 1958, 63, n° 2, p. 107-122.
90. KRENKE (N. P.). — Wundkompensation, Transplantation und Chimären bei Pflanzen. *Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere*, Ed. Springer, Berlin, 1933, 29.
91. KRIGANOVSKII (F. D.). — Hybridation intergénérique des Solanacées : Tomate et *Cyphomandra betacea* (en russe). *Priroda* (U. R. S. S.), 1955, n° 1, p. 55-60.
92. KRUZHELIN (A. S.) et SHVEDSKAJA (Z. M.). — Modifications physiologiques chez les plantes bisannuelles au cours des processus de développement par stades lorsqu'elles sont greffées sur des plantes annuelles (en russe). *C. R. Ac. Sci. U. R. S. S.*, 1954, 98, n° 3, p. 487-490.
93. KURSANOV (A. L.), CHAJLAKHJAN (M. Kh.), PAVLJNOVA (O. A.), TURKINA (M. V.) et BROVCHENKO (M. I.). — La migration des sucres chez les plantes greffées (en russe). *Fiziol. Rasten.* (U. R. S. S.), 1958, 5, n° 1, p. 3-15.
94. KUZDOWICZ (A.). — Greffage réciproque entre Tomate et Poivre rouge (en polonais). *Acta Agrobot.*, 1954, 2, p. 97-102.

95. LAURENT (M. Ch.). — La perméabilité du bourrelet dans les plantes greffées. *Rev. Bret. Bot. pure et appl.*, 1908, nos 1 et 2, p. 24-28.
96. LEBEDEV (D. V.). — De nouvelles données sur la question de l'hybridation végétative. *Bot. Zh.* (U. R. S. S.), 1955, vol. 40, n° 4, p. 603-604.
97. LERY-PIETTRE (F.). — Essais de greffage embryonnaire. *C. R. Ac. Agric.*, 1944, 10.
98. LEVITT (J.). — Frost, drought and heat resistance. *Ann. Rev. Plant. Phys.*, 1951, vol. 2, p. 245-268.
99. LITVINENKO (A. I.). — Assimilation des produits marqués de la photosynthèse du porte-greffe par le greffon, après greffe intergénérique et intraspécifique (en russe). *Agrobiologie* (U. R. S. S.), 1957, n° 3, p. 134-136.
100. LJASHCHENKO (I. F.). — Les modifications des plants de Tournesol albinos sous l'influence des greffes (en russe). *C. R. Ac. Sci. U. R. S. S.*, 1955, 103, n° 4.
101. LJASHCHENKO (I. F.). — Note sur l'hybridation négative d'*Helianthus annuus* (en russe). *Bot. Zh.* (U. R. S. S.), 1958, 43, n° 5, p. 710-712.
102. LWOFF (A.). — L'évolution physiologique. Etude des pertes de fonctions chez les microorganismes. *Ed. Hermann et Cie, Paris*, 1943.
103. LYSSSENKO (T.). — Le mentor, puissant moyen de sélection. Texte russe publié pour la première fois en 1938, traduction française dans *Agrobiologie*, Moscou, 1953, p. 236-245.
104. MAMPORIJA (F. D.). — L'hybridation végétative du Citrus (en russe). *Agrobiologie* (U. R. S. S.), 1955, n° 4, p. 193-199.
105. MATHON (C. C.). — La greffe embryonnaire des Graminées. *Bull. Soc. Linnéenne Lyon*, 1951, 1954, 1955, 1956, 1^{re}, 2^e, 3^e, 4^e et 5^e notes.
106. MATHON (C. C.). — Les perturbations dans la durée du cycle de développement, premiers indices de variation dans l'hybridation végétative. *C. R. Travaux Col. Int. Greffe*, Rennes, 1957, p. 195-200.
107. MATHON (C. C.). — La greffe végétale. *Coll. « Que sais-je ? », Ed. Presses Univ., Paris*, 1959.
108. MAURICE (J.). — Contribution à l'étude de la cicatrisation des végétaux. *Bull. Soc. Bot.*, 1959, 106, nos 5-6, p. 186-196.
109. MAY (R. M.). — La greffe. *Ed. Gallimard, Paris*, 6^e éd., 1952.
110. MEDVEDEV (C. B.). — Etude cytologique des hybrides végétatifs de Tomate (en russe). *Trav. Inst. Gén. Ac. Sci. U. R. S. S.*, 1948, n° 15, p. 108-118.
111. MICHNIEWICZ (M.). — Influence des facteurs de croissance synthétiques sur le greffage de plantes herbacées de diverses familles. II. Greffes hétéroplastiques (en polonais). *Acta Agrobot.*, Pologne, 1958, 7, p. 5-26.
112. MOLLIARD (M.). — Tératologie et traumatisme. *Rev. gén. Bot.*, 1903, 15, p. 337-345.
113. MOLLIARD (M.). — Sur certains rameaux de remplacement chez le chanvre. *Bull. Soc. Bot.*, 1903, 50, p. 12-14.
114. MOLLIARD (M.). — Deux cas de duplicature florale provoqués par une nutrition défectueuse et hérédité de cette anomalie. *Bull. Soc. Bot.*, 1905, 52, p. 13-15.
115. MOLLIARD (M.). — Action de quelques substances organiques sur la forme et la structure de la feuille. *Bull. Soc. Bot.*, 1906, 53, p. 61-65.
116. MOLLIARD (M.). — Action morphogénique de quelques substances organiques sur les végétaux supérieurs (Etude d'anatomie expérimentale). *Rev. gén. Bot.*, 1907, 19, p. 241-291 et 329-391.
117. MOLLIARD (M.). — Influence de la concentration des solutions sucrées sur le développement des piquants chez l'*Ulex europaeus*. *C. R. Ac. Sci.*, 1907, 145, p. 880-883.
118. MOLLIARD (M.). — Production expérimentale de tubercules blancs et de tubercules noirs à partir de graines de Radis rose. *C. R. Ac. Sci.*, 1909, 148, p. 573-576.
119. MOLLIARD (M.). — Production expérimentale de tubercules aux dépens de la tige principale chez la Pomme de terre. *C. R. Ac. Sci.*, 1915, 161, p. 531-532.

120. MOLLIARD (M.). — Sur les phénomènes tératologiques survenant dans l'appareil floral de la Carotte à la suite de traumatisme. *C. R. Ac. Sci.*, 1921, 172, p. 473-475.
121. MOLLIARD (M.). — Expériences permettant d'expliquer l'atténuation de la chlorophylle présentée par les plantes vertes parasites. *C. R. Ac. Sci.*, 1932, 195, p. 1190-1192.
122. MORETTINI (A.). — Récentes contributions italiennes à l'étude de la greffe des arbres fruitiers. *C. R. Travaux Col. Int. Greffe*, Rennes, 1957, p. 26-38.
123. MOSSE (B.) et GARNER (R. J.). — Growth and structural changes induced in Plum by an additional scion. *J. Hort. Sci.*, 1954, 29, p. 12-20.
124. MOSSE (B.) et HERRERO (J.). — Studies of incompatibility between some Pear and Quince grafts. *J. Hort. Sci.*, 1951, 26, p. 238-245.
125. MUZIK (T. J.). — Role of parenchyma cells in graft union in Vanilla orchid. *Science*, 1958, vol. 127, n° 3289, p. 82.
126. MUZIK (T. J.) et LA RUE (C. D.). — The grafting of large monocotyledonous plants. *Science*, 1952, vol. 116, p. 589.
127. MUZIK (T. J.) et LA RUE (C. D.). — Further studies on the grafting of monocotyledonous plants. *Amer. J. Bot.*, 1954, vol. 41, p. 448-455.
128. NOUJDINE (N. I.). — Les modifications des chromosomes à la suite des croisements et des greffes inter-spécifiques. *C. R. Travaux Col. Int. Greffe*, Rennes, 1957, p. 175-185.
129. OL'KHINA (E. I.). — Greffe dans la couronne d'un porte-greffe résistant, considérée comme une des méthodes d'augmentation de la résistance au froid chez le Rosier (en russe). *Agrobiologie* (U. R. S. S.), 1958, n° 3, p. 69-75.
130. PASSECKER (F.). — Zur Frage der Jugendformen beim Apfel. *Der Züchter*, 1949, 19, p. 311-314.
131. PENZIG (O.). — Pflanzen-Teratologie. *Génes*, 1^{re} éd., 1890-1894, 2 vol.
132. PICHENOT (M.). — Essai de greffage de *Solanum Sisymbriifolium* Lamk. sur *Datura stramonium* L. *C. R. Ac. Sci.*, 1956, 243, n° 25, p. 2137-2139.
133. PICHENOT (M.). — Modifications apportées par le greffage dans le développement du *Petunia violacea* Lindl. *C. R. Ac. Sci.*, 1957, 244, n° 12, p. 1669-1671.
134. PICHENOT (M.). — Essai de greffage inter-spécifique dans le genre *Solanum*. *C. R. Ac. Sci.*, 1957, 244, n° 20, p. 2544-2546.
135. PICHENOT (M.). — Résultats obtenus par le greffage du *Capsicum annuum* L. var. *Cayennense* sur *Datura stramonium* L. *C. R. Travaux Col. Int. Greffe*, Rennes, 1957, p. 69-73.
136. PILET (P. E.) et STROUN (M.). — Etude physiologique et biochimique (auxines-oxydases) de la « greffe embryonnaire » du *Triticum vulgare* Host. *Rev. gén. Bot.*, 1958, 65, n° 770, p. 244-278.
137. PLOTNIKOV (T. S.). — La technique du greffage des céréales (en russe). *Jarovičat'ja*, 1939, 3 (24), p. 63-65.
138. POPESCOU (C.). — Modifications morphologiques d'*Helianthus annuus* greffé sur *Phaseolus vulgaris*. *C. R. Travaux Col. Int. Greffe*, Rennes, 1957, p. 245-249.
139. PROEBSTING (E. L.). — Further observations on structural defects of the graft union. *Bot. Gaz.*, 1928, 86, p. 82-92.
140. REUTHER (W.), EMBLETON (T. W.) et JONES (W. W.). — Mineral nutrition of tree crops. *An. Rev. Plant. Physiol.*, 1958, vol. 9, p. 175-206.
141. ROBERTY (G.). — Nomenclature et taxonomie de quelques Cotonniers anormaux. *Coton et Fibres trop.*, 1949, 4, fasc. 3, p. 88-93.
142. ROGERS (W. S.) et BEAKBANE (A. B.). — Stock and scion relations. *An. Rev. Plant Physiol.*, 1957, vol. 8, p. 217-236.
143. RUBIN (S. S.). — L'effet de la greffe sur le développement du système racinaire du porte-greffe (en russe). *Agrobiologie*, 1955, 2, p. 125-127.
144. SAMISH (R. M.). — Physiological approaches to the selection of rootstocks. *Com. Cong. Hort.*, Nice (sous presse). Voir Recueil des résumés, 1958, p. 40.

145. SAMSONOVA (I. A.). — L'emploi de la méthode des traceurs dans l'étude du rapprochement végétatif préliminaire (en russe). *Agrobiologie* (U. R. S. S.), 1956, n° 6, p. 55-58.
146. SAX (K.). — The effect of the rootstock on the growth of seedling trees and shrubs. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1950, vol. 56, p. 166-168.
147. SAX (K.). — Interstocks effect in dwarfing fruit trees. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1953, vol. 62, p. 201-204.
148. SAX (K.). — Stock and scion relationship in graft incompatibility. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1954, vol. 64, p. 156-158.
149. SCARAMUZZI (F.). — Influence différente des racines et de la tige du sujet sur le développement du Poirier « Kaiser », greffé sur Cognassier. *C. R. Travaux Col. Int. Greffe*, Rennes, 1957, p. 77-91.
150. SCHUBERT (O.). — Bedingungen zur Stecklingsbildung und Pfropfung von Monokotylen. *Centralbl. Bakt.*, II Abt. 38, 1913, p. 309-443.
151. SHANNON (L. M.) et ZAPHRIR (L.). — The relative influence of two Citrus rootstock species upon plant growth and upon the inorganic composition of the scion. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1958, vol. 71, p. 257-264.
152. SIRONVAL (C.). — Quelques nouveaux effets du greffage sur la physiologie des feuilles. *C. R. Travaux Col. Int. Greffe*, Rennes, 1957, p. 131-138.
153. SISSAKIAN (N. M.), GLOUCHTCKENKO (I. E.) et VASSILIEVA (N. A.). — Etude des caractères biochimiques acquis dans les descendances issues de graines d'hybrides végétatifs (en russe). *Problèmes bioch. dans la Biol. mitchourinienne*, 1949, vol. 1, p. 3-48.
154. SNYDER (L. C.), ALDERMAN (W. H.) et WEIR (T. S.). — The effect of interstock and scion varieties on the rate of growth and earliness of fruiting in double worked Apple trees. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1957, vol. 70, p. 1-14.
155. SOLT (M. L.). — Nicotine production and growth of Tobacco scions on Tomato rootstocks. *Plant Physiol.*, 1957, vol. 32, n° 5, p. 484-490.
156. SOLT (M. L.) et DAWSON (R. F.). — Production, translocation and accumulation of alkaloids in Tobacco scions grafted to Tomato rootstocks. *Plant Physiol.*, 1958, vol. 33, n° 5, p. 375-381.
157. DE STIGTER (H. C. M.). — Studies on the nature of the incompatibility in a Cucurbitaceous graft. *Mededel. Landbouwhooges. Wageningen*, 1956, 56 (8), p. 1-56.
158. DE STIGTER (H. C. M.). — L'incompatibilité partielle dans le greffage, moyen d'investigation physiologique. *C. R. Travaux Col. Int. Greffe*, Rennes, 1957, p. 104-108.
159. STRASBURGER (E.). — Ueber die Individualität der Chromosomen und der Pfropfhybriden Frage. *Jahrb. für Wissens. Bot.*, Bd. 44, 1907, p. 482-555.
160. STRASBURGER (E.). — Meine Stellungnahme zur Frage der Pfropfbastarde. *Ber. Deut. Bot. Ges.*, 1909, 28, p. 511-528.
161. STROUN (M.). — Contribution à l'étude du développement des céréales. *Thèse Paris*, Ed. Lechevalier, 1956.
162. STUBBE (H.). — Ueber die vegetative Hybridisierung von Pflanzen. Versuche an Tomatenmutanten. *Die Kulturpflanz*, Bd. 2, 1954.
163. THIEL (K.). — Die Gartenbauwiss., 1954, 1, p. 127-159. Cité par ROGERS et BEAKBANE, 1957, voir réf. 142.
164. THIMANN (K. V.) et CHAMPAGNAT (P.). — Corrélations de croissance dans leurs rapports avec l'auxine. *Bull. Soc. Franc. Physiol. Vég.*, 1955, n° 1, p. 8-23.
165. THOMAS (M.). — Plant Physiology. *Ed. J. et A. Churchill, Londres*, 4^e éd., 1958.
166. TUPICYN (D. T.). — L'influence du greffon sur le développement du système racinaire chez le porte-greffe Mirabellier (en russe). *Agrobiologie* (U. R. S. S.), 1954, 87, n° 3, p. 124-127.
167. ULRICH (R.). — Réaction des fruits aux blessures expérimentales. *Thèse Paris*, *Lib. Gén. Enseignement*, 1936.

168. VAZART (B.). — Etude génétique du greffage. *Rapport non publié*, ORSTOM, Paris, 1948.
169. VENDRELY (R. et C.). — L'acide désoxyribonucléique, DNA, substance fondamentale de la cellule vivante, *Ed. A. Legrand, Paris*, 1957.
170. VENEZIA (M.). — Della serodiagnosi e del suo impiego nel riconoscimento dell'affinità d'innesta in viticoltura. *Ann. Staz. Sper. Vitic. Enol. Conegliano*, 1941, 10.
171. VYVYAN (M. C.). — Interrelation of scion and rootstock in fruit trees. I. Weights and relative weights of young trees formed by the reciprocal union, as scion and rootstock, of Apple rootstock varieties, M. IX, IV and M. XII. *Ann. Botany*, 1955, 19, p. 401-423.
172. 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.*, 1952, vol. 59, p. 133-142.
173. WALLACE (A.) et SMITH (R. L.). — Rootstock influence on the K, Ca, Mg nutrition of Citrus. *Better Crops Plant Food*, 1955, vol. 39, n° 9, p. 9-14 et 44-47.
174. WILSON (P. M. W.). — Formation and transport of alkaloids in Solanaceous grafts. *New Phytologist*, 1952, 51, p. 301-316.
175. WINKLER (H.). — Ueber Pfropfbastarde und pflanzliche Chimäre. *Ber. Deut. Bot. Ges.*, 1907, 25, p. 568-576.
176. WINKLER (H.). — Ueber das Wesen des Pfropfbastardes. *Ber. Deut. Bot. Ges.*, 1910, 28, p. 116-118.
177. WOLLMANN (E. L.) et JACOB (F.). — La sexualité des bactéries. *Ed. Masson, Paris*, 1959.
178. ZEBRAK (A. R.). — La nature des greffes chez les plantes supérieures (en russe). *Bot. Zh. (U. R. S. S.)*, 1956, vol. 41, n° 3, p. 358-370.
179. ZORINE (F. M.). — Tiré de l'expérience des travaux sur les Citrus (en russe). *Agrobiologie (U. R. S. S.)*, 1955, n° 4, p. 200-207.
-