

LUCIEN **DANIEL**

Membre correspondant de l'Institut.

Professeur de Botanique appliquée à l'Université de Rennes

—————k(<—————

ÉTUDES

LA GREFFE

—————
TOME TROISIÈME

(Texte).
—————

Variations de nutrition.

Symbiomorphoses. — Hybrides de greffe.

Hérédité chez des symbiotes. — Applications pratiques.

Greffages actuellement réussis.



RENNES

IMPRIMERIE OBERTHUR

1930

Je dédie cet ouvrage
à la Mémoire de celui qui devait assurer la continuité
de mon œuvre,
à mon fils, le lieutenant de réserve d'artillerie,

JEAN DANIEL

Agrégé et docteur ès-sciences posthumes,
Croix de guerre et chevalier de la Légion d'honneur,
Médaille d'or à l'effigie d'Olivier de Serre à l'Académie d'Agriculture,

Mort pour la France le 24 septembre 1915



Le lieutenant Jean Daniel, achevant les dessins de sa thèse pendant sa permission de détente, le 5 juillet 1915.

SOUS-CHAPITRE II

Variations physico-physiologiques des végétaux greffés.

Dans ce sous-chapitre seront étudiées :

A. — Les variations provoquées par la symbiose dans les principales fonctions des associés ;

B. — Leurs conséquences par rapport aux résistances, aux rythmes de végétation et à la durée relative de la vie des symbiotes.

A. — Variations des fonctions de nutrition. — Si l'on envisage seulement les *olodibioses*, les fonctions de nutrition sont exercées soit séparément, soit conjointement par l'*hypobiote* et l'*épibiote*. Ainsi l'absorption dans le sol est l'apanage exclusif de l'*hypobiote* ; de même, si l'on considère les symbioses dans lesquelles l'*hypobiote* est presque réduit à ses racines, l'assimilation chlorophyllienne, la transpiration sont faites exclusivement par l'*épibiote*. La respiration, les fonctions de réserve et de *secrétion* sont, à des degrés divers, communes à l'*épibiote* et à l'*hypobiote*..

1. — *Fonction d'absorption chez les plantes greffées.* — La Quintinye (1) prétendait que l'*épibiote* (greffon) commande et que l'*hypobiote* (sujet ou porte-greffe) obéit. Ch. Baltet (2) et Guignard (3) ont prétendu que les symbiotes « conservent leur autonomie ».

Il était important de savoir si l'*épibiote* commande vraiment l'absorption, de l'*hypobiote* possédant une absorption particulière différente de celle de son conjoint, d'une part, et si l'*hypobiote* peut trouver dans les produits fabriqués par l'*épibiote* tout ce qui lui est nécessaire pour se développer comme il le ferait avec son appareil aérien propre.

(1) LA QUINTINYE, *loc. Cit.*

(2) Ch. BALTET, *L'art de greffer*, pp. 2 et 3.

(3) GUIGNARD, *Recherches physiologiques sur la greffe des plantes à acide cyanhydrique* (C. R. de l'Académie des Sciences, 1907).

Cela semblerait très extraordinaire à celui qui sait que la prospérité relative de l'association est le critérium du degré d'harmonie végétative qui existe entre les associés, à celui qui a constaté expérimentalement les variations profondes de la morphologie externe et interne de l'épibioté et de l'hypobioté suivant les combinaisons du greffeur et la nature des bourrelets (voir t. II, pp. 617 et 638 à 711) et qui conduisent aux relations C/a Ca (voir t. II, p. 617) ou Cc C/a suivant qu'il s'agit de greffes $\frac{A}{B}$ ou $\frac{B}{A}$.

L'absorption de l'association se fait exclusivement par l'hypobioté : c'est un fait. Or cet associé, quel que soit celui qui joue le rôle d'hypobioté, possède une osmose spécifique, une capacité fonctionnelle propre Ca , obligatoirement différente de la capacité fonctionnelle C/a de l'épibioté ; celles-ci sont d'autant plus dissemblables entre elles que les deux espèces conjointes sont plus éloignées physiologiquement.

Le triage des éléments salins, étant *spécifique* (voir t. I, p. 208), se fera par l'hypobioté avec son *énergie particulière* et il semble, à première vue, impossible que ce soit l'épibioté, dont les poils absorbants ont des membranes différentes comme osmose de celles de l'hypobioté, qui commande exclusivement l'absorption des symbiotes.

Il est plus rationnel de penser que, chez les végétaux greffés, tous les facteurs qui sont susceptibles de modifier l'activité et la croissance des mêmes espèces autonomes, agissent en concordance ou en discordance, suivant les associations réalisées par le greffeur, et qu'ils ont une influence sur la constitution quantitative et qualitative des cendres.

Mais les raisonnements les meilleurs, dans les sciences biologiques, ont toujours besoin du *contrôle expérimental*, comme c'est le cas de toutes les hypothèses.

En ce qui concerne l'absorption des greffes, cette vérification expérimentale était d'autant plus *nécessaire* que, à propos de nos vignes reconstituées par greffage sur pieds de vignes américaines ou hybrides, on a prétendu que le greffage entre espèces analogues ne saurait amener une modification quelconque, ces *espèces* ayant des *sèves brutes semblables*.

Les premières recherches expérimentales relatives à l'absorption comparée chez les plantes greffées et chez les plantes autonomes ont été faites par M. V. Thomas et par moi (1) sur des Haricots cultivés en solutions nutritives. A cet effet, j'ai employé le greffage sur germinations (2), particulièrement indiqué dans ce genre d'études quand il s'agit des espèces ou des races de Haricots.

Témoins et greffés appartenaient à deux races bien distinctes de *Phaseolus vulgaris* : le Haricot de Soissons gros, à rames et à gros cotylédons hypogés, et le Haricot Noir de Belgique, nain et à cotylédons de taille moyenne épigés à la germination. Dans cette expérience, il s'agissait donc de deux races d'une même espèce, par conséquent aussi voisines que possible en apparence comme capacité fonctionnelle qualitative d'absorption. Seule, l'absorption quantitative paraît être inégale puisque les deux espèces avaient un développement aérien très dissemblable.

Les cultures furent faites dans mon Laboratoire, en bordure d'une large fenêtre bien éclairée et à l'intérieur de la pièce. Les greffés et les témoins furent placés dans de grands flacons cylindriques sensiblement égaux et contenant, au début de l'expérience, une même quantité de solution nutritive. Le racinage fut maintenu constamment dans le liquide; chaque exemplaire, bien tuteuré, ne put s'enfoncer dans le flacon, ce qui serait arrivé à la chute des cotylédons s'il n'avait pas été attaché à un support.

La méthode employée est la seule qui soit rigoureusement comparative. Elle permet d'éliminer toutes les causes de variations étrangères à la greffe et qui agissent d'une façon inégale chez les

(1) Lucien DANIEL et V. THOMAS, *Sur l'utilisation des principes minéraux par les plantes greffées* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 1902) et in Bull. de la Soc. scient. et méd. de l'Ouest, 3^e trim., 1902. J'ai le premier utilisé la méthode des cultures en solutions nutritives (1901) à l'effet d'étudier la biologie des symbioses; j'ai figuré quelques-uns des résultats obtenus chez les Haricots dans le fascicule II de la « Question phylloxérique », 1908.

(2) J'ai le premier remis en honneur ce procédé, utilisé autrefois par les Chinois pour le greffage de jeunes germinations de Pêcher (voir: Lucien DANIEL, *Sur la greffe des plantes en voie de germination*, C. R. de l'AFAS, Congrès de Pau, 1892). Ch. Ballet l'a appelé *greffage embryonnaire* et, comme divers auteurs, en a attribué l'invention à Maxime Cornu en indiquant qu'il fit ses premiers essais en 1894 et réussit à greffer ainsi le Châtaignier sur le Chêne. Or c'était Maxime Cornu lui-même qui avait présenté ma Note au Congrès de Pau en 1892. La priorité n'est donc pas douteuse.

témoins et chez les symbiotes : chaleur, pluies, actions mécaniques, constitution variable des sols même à une petite distance, etc., quand on opère dans les jardins à l'air libre.

La solution employée avait la constitution suivante :

Nitrate de chaux 4 grammes.

Nitrate de potasse i..... —

Sulfate de magnésie.....

Phosphate tripotassique..... i.... —

Le tout avait été dissous dans de l'eau distillée, à la dose de 3 grammes par litre.

NATURE des SÉRIES	1 ^{re} SÉRIE Noir de Belgique témoin	2 ^e SÉRIE Soissons témoin	3 ^e SÉRIE Soissons greffé sur Noir de Belgique	4 ^e SÉRIE de Belgique greffé sur Soissons
Nombre des exemplaires dans chaque série,	9	9	4	5
Nombre moyen des feuilles développées par exemplaire à la fin de l'expérience.	2	3	6	4
Volume initial de la solution par exemplaire.	1.650 4 cm ³	1 650 cm ³	1 650 cm ³	1.650 cm ³
Volume total initial de la solution dans chaque série.	14.850 cm ³	14.850 cm ³	6 600 cm ³	8.250 cm ³
Volume total de la solution après le même temps d'absorption.	12.816 cm ³	11.835 cm ³	5 724 cm ³	7.184 cm ³
Moyenne de l'absorption par exemplaire.	226 cm ³	335 cm ³	219 cm ³	213 cm ³
Un litre de la solution après absorption fournit un résidu fixe de :	0 gr. 916	0 gr. 895	0 g. 97 ²	1 gr.

La concentration un peu exagérée de la solution nutritive était nécessitée par l'obligation où nous nous trouvions d'avoir, à la fin de l'expérience, un résidu de matières minérales assez élevé en poids pour permettre l'analyse **macrochimique**.

Les graines furent triées et choisies de même poids pour chaque race; elles provenaient d'un même exemplaire dans les deux cas de façon à assurer une comparaison aussi rigoureuse que possible.

Pendant toute la durée de la reprise qui demande quelques jours seulement, témoins et greffés reçurent les mêmes soins et il en fut de même par la suite.

Le tableau ci-contre résume les résultats de l'expérience et des analyses.

Les déterminations des résidus furent faites sur des quantités de liquide assez considérables pour que le résidu pesé à la balance ne fût jamais, dans aucun cas, inférieur à 6 grammes.

L'examen des chiffres de ce tableau montre nettement que la quantité totale des matières minérales absorbées, pendant un laps de temps **suffisant**, est considérablement modifiée par le greffage.

Dans ces expériences, les Haricots greffés ont absorbé ces matières en quantité plus faible que les Haricots témoins correspondants. On conçoit qu'un résultat inverse puisse se rencontrer dans d'autres conditions de milieu, tant pour l'ensemble des produits absorbés que pour un élément donné.

Au cours de cette expérience qui avait duré 37 jours, j'avais remarqué, outre les différences dans les dimensions des appareils végétatifs des témoins et des greffés, des variations remarquables de résistance à la chlorose.

Dans la ^{1re} série, les témoins Noirs de Belgique (fig. 2, pl. XI et XII) avaient, très mal résisté et ils étaient mourants au moment où l'on arrêta l'expérience pour effectuer les analyses. Les Soissons témoins de la seconde série étaient plus verts et commençaient cependant à jaunir depuis quelques semaines (fig. 3, pl. XI).

Dans la ^{3e} série, les Soissons **épibiotés** du Noir de Belgique (fig. 4, pl. XI) étaient chloroses beaucoup plus que les témoins

Soissons et depuis plus longtemps, mais ils l'étaient moins que les Noirs de Belgique témoins.

Enfin, les Noirs de Belgique greffés sur Soissons (fig. i, pl. XI et XII), dans la 4e série, étaient à peine chlorotiques et se trouvaient en bonne santé, bien que le développement de leur appareil végétatif fût resté inférieur à ceux des échantillons de même âge élevés en pleine terre.

Quelle était la cause de ces résultats singuliers ? **Evidemment** ce sont les différences spécifiques d'absorption chez les deux races de Haricots par rapport aux facteurs déterminant la chlorose. L'on sait que l'on a considéré, chez les Haricots et les Pois, comme les facteurs principaux de cette maladie l'absence de fer ou l'excès de chaux (t). Or la solution utilisée ne contenait pas de fer mais elle était trop riche en chaux.

Evidemment le fer n'existant pas dans la solution, on pouvait croire que cet élément n'était pour rien dans les variations de résistance à la chlorose. Mais les jeunes germinations n'avaient pas seulement utilisé la solution nutritive où leurs racines étaient placées; elles avaient également absorbé jusqu'à épuisement les réserves **cotylédonaire**s. Il était intéressant de savoir si ces réserves contenaient du fer et dans les mêmes proportions chez l'**embryon** des deux races.

Des analyses effectuées sur un poids **suffisant** d'embryons montrèrent que ceux des Soissons contenaient des traces de fer.

(r) Certains auteurs récents, en particulier R. COMBES (in *La vie de la cellule végétale*, p. 67, Paris, 1929), admettent que, dans les sols calcaires, ce phénomène ne paraît pas dû à un excès d'absorption du calcium, mais à ce que le carbonate de calcium du sol empêche le fer d'être absorbé. En milieu acidifié par l'acide tartrique ou citrique qui maintiennent le fer sous forme soluble, la chlorose ne se produit pas, même en présence de quantités notables de carbonate de calcium (**Mazé, Ruot et Lemoigne**).

Des expériences répétées par notre méthode des solutions nutritives à l'aide de témoins et de greffes chez les Pois et les Haricots en faisant varier la teneur en fer, l'acidité et le carbonate de calcium permettraient de se rendre compte si l'hypothèse de **Mazé**, etc., est fondée ou doit être acceptée sous réserves.

Si le carbonate de calcium n'avait aucune action sur la chlorose, on ne pourrait comprendre que le témoin Soissons pourvu de ses deux cotylédons résiste plus longtemps à cette maladie physiologique que le Soissons greffé portant aussi ses deux cotylédons dont la teneur en fer est par conséquent la même ainsi que les conditions de vie en dehors du greffage qui modifie l'absorption chez les greffés.

qui n'existaient pas chez les Noirs de Belgique. Le fer était donc l'un des facteurs en cause, mais il n'était pas le seul, sans quoi il serait impossible de comprendre le résultat des greffes de la 3^e série où le Soissons *épibioté* conservait ses cotylédons en même temps que l'*hypobioté* conservait les siens. En effet, dans toutes ces greffes, les cotylédons du Soissons étant presque *hypogés*, l'entaille en biseau s'effectue obligatoirement sur l'axe *hypocotylé*. Le témoin Soissons et l'*épibioté* Soissons possédaient des quantités de fer semblables.

Dans ces conditions, on comprend difficilement que, si c'était uniquement le fer auquel était due la chlorose, l'*épibioté* pourvu de ses cotylédons se comporte différemment du témoin qui les conserve aussi.

Il serait facile de vérifier le fait en faisant des cultures semblables dans d'autres solutions, les unes avec des traces de fer, les autres, sans fer mais avec une proportion de chaux assez élevée.

En opérant sur des plantes variées, on verrait si elles se *comportent* spécifiquement vis-à-vis de la chlorose et de l'excès de carbonate de calcium.

En pleine terre, il se produit parfois d'intéressants cas de chlorose qui sont dus au greffage entre espèces d'inégale résistance à cette maladie.

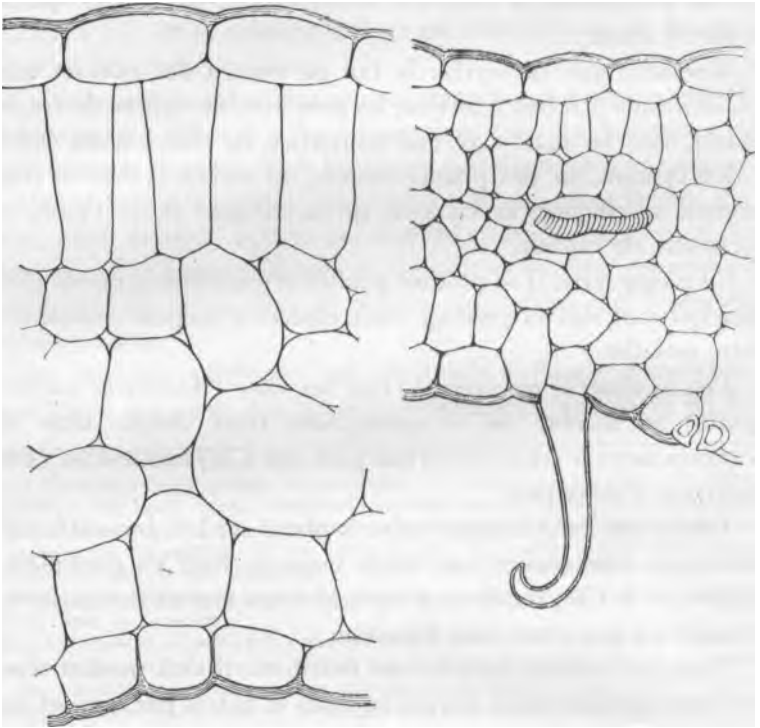
J'en ai observé un exemple très net chez l'*Artemisia vulgaris* greffée au nombre de 12 exemplaires dans chaque série sur *Chrysanthemum frutescens* d'une part, sur *Chrysanthemum fœniculaceum* d'autre part.

Tandis que les *Artemisia vulgaris* placés sur le *Chrysanthemum frutescens* conservaient leur teinte normale, tous les exemplaires greffés sur le *Chrysanthemum fœniculaceum* étaient devenus chlorotiques un peu avant leur floraison.

Dans mes cultures en solutions nutritives, il s'est produit d'importantes modifications morphologiques et autres par rapport aux témoins correspondants et même des variations particulières chez les exemplaires différents d'une même série de greffes. Cela est une confirmation de plus de ce qui a été dit précédemment (t. II,

p. 608)- de la grande diversité des bourrelets. Autant de greffes, autant d'associations biologiques différentes.

D'autre part, on conçoit qu'il en soit ainsi pour deux raisons. La sève brute passe au niveau du bourrelet non plus par le seul tissu ligneux mais aussi par l'intermédiaire des parenchymes qui exercent un triage des éléments salins pompés par l'*hypobioté*, car les propriétés osmotiques de leurs membranes ne sont pas les mêmes chez les deux associés. De même les produits de la sève élaborée par l'*épibioté* sont, à ce même niveau, l'objet d'un triage spécifique effectué par l'*hypobioté*, là où les parenchymes des associés sont en contact intime.



547

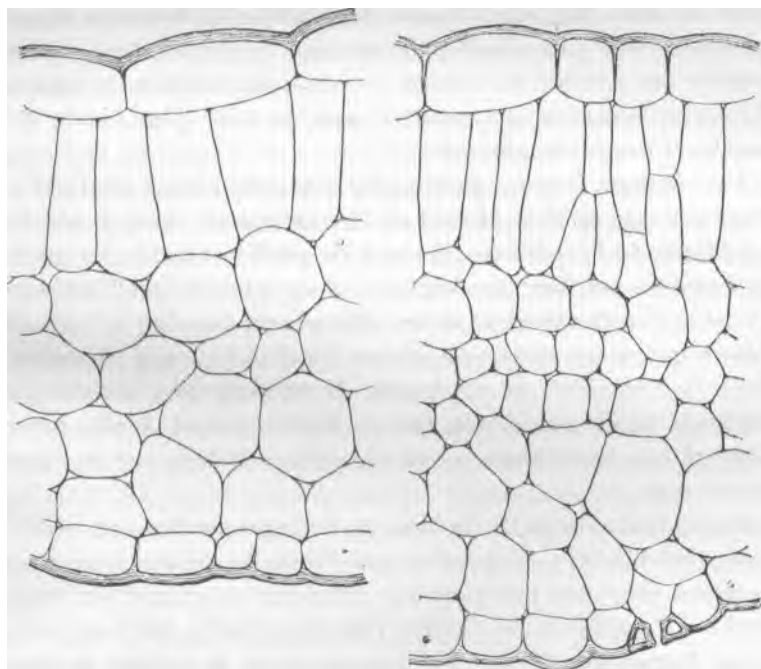
548

FIG. 547. Coupe de la feuille du Haricot de Soissons témoin.

FIG. 548. Coupe transversale de la feuille du Haricot Noir de Belgique témoin

Les troubles de la conduction et les triages anormaux du bourrelet devaient ici retentir sur la morphologie des associés, comme nous l'avons déjà vu en étudiant d'une façon générale les symbiotes venus à l'air libre. Mais l'étude de ces variations est plus probante encore puisqu'elles sont dues, vu les précautions prises, exclusivement au bourrelet et aux différences de capacités fonctionnelles entre les associés.

Si l'on compare entre elles les figures 547, 54⁸, 549 et 550, qui représentent les coupes transversales des témoins et des greffés provenant des cultures comparatives en solutions nutritives, on constate tout d'abord des différences fondamentales entre le témoin Soissons (fig. 547) et le témoin Noir de Belgique (fig. 54⁸). Celui-ci, chlorotique, a des parenchymes très réduits et un épi-



549

550

FIG. 549. Coupe de la feuille du Soissons greffé sur Noir de Belgique.

FIG. 550. Coupe transversale de la feuille du Haricot Noir de Belgique greffé sur Soissons.

derme plus velu à la face inférieure. Le Soissons, lui aussi, a des cellules plus grandes qu'à l'ordinaire, quand on le compare aux Soissons venus dans le sol en plein air; son parenchyme palissadique est réduit à une seule couche. Ces structures spéciales des témoins sont évidemment le résultat de la concentration un peu trop forte de la solution nutritive.

Les changements morphologiques internes sont très frappants chez les greffés par rapport aux témoins. Le Soissons épibiote (fig. 519), tout en conservant l'allure générale de la feuille témoin, offre une réduction de taille assez marquée dans les dimensions des cellules et dans la teneur en chlorophylle, qui coïncide avec celle des dimensions de la feuille.

Le Noir de Belgique épibiote (fig. 550) présente des modifications inverses. Ses parenchymes palissadique et lacuneux et ses épidermes sont plus développés que chez le témoin, tant comme nombre des couches que comme grandeur des cellules ou richesse chlorophyllienne, ce qui coïncide avec la taille plus élevée des feuilles et leur teinte plus verte.

Ces résultats *inverses* paraîtraient contradictoires à celui qui ne s'aperçoit pas qu'il ne saurait en être autrement, étant donné les conditions de l'expérience. Ti s'agit de *greffes inverses*. La greffe du Soissons sur Noir de Belgique est caractérisée par l'inégalité $C'c > Ca$, et correspond au milieu plus pauvre que chez le Soissons témoin qui, étant autonome, réalise l'égalité $C'c = Ca$ caractéristique de l'équilibre de végétation. Il est donc tout naturel que l'épibiote végète moins bien, que ses feuilles restent de plus petite taille et que leurs tissus soient eux-mêmes réduits sur la coupe transversale.

Au contraire, la greffe du Noir de Belgique sur Soissons réalise l'inégalité $Cc < C'a$, c'est-à-dire que l'épibiote, se trouvant placé en milieu plus riche que le témoin autonome caractérisé par l'égalité $Cc = Ca$, présente des feuilles plus développées, que leurs tissus soient formés de cellules plus grandes et que le nombre de leurs couches soient augmenté.

Quelques exemplaires greffés ayant donné des pousses de remplacement (pl. XI et XII), il me fut facile de faire la comparaison

morphologique externe et interne entre les hémidibioses, les olodibioses et les témoins. Chez les greffes du Noir de Belgique sur Soissons, la vigueur fut plus grande dans les hémidibioses, en général du moins, que chez les olodibioses, ce qui entraîna des modifications dans les rapports de structure précédents sans toutefois changer le sens des résultats.

Les variations de la structure interne des tiges des témoins et des greffés furent également bien nettes, comparées à un même niveau de l'axe hypocotylé (i). Ces modifications correspondent naturellement avec le degré relatif d'harmonie existant entre les conjoints qui règle la prospérité des témoins et celle de leurs greffés inverses, qu'il s'agisse des olodibioses ou des hémidibioses.

Les changements morphologiques des feuilles et des tiges étaient accompagnés de modifications correspondantes dans la valeur relative des racinages et de la production de fasciations ou monstruosité diverses.

J'ai fait, à la même époque, d'autres expériences qui m'ont permis de constater d'autres résultats intéressant l'absorption chez les Haricots. Ayant abaissé systématiquement le niveau du liquide dans les flacons à une même hauteur, de façon à amener quelques racines dans l'air humide en les sortant de l'eau, j'ai constaté, au bout d'un certain temps que le remplacement des poils absorbants (qui ne se forment pas sur les racines placées dans l'eau) ne s'effectuait pas avec la même rapidité et la même intensité chez les témoins et les greffés.

De même les nodosités bactériennes qui n'apparaissent pas dans l'eau se formèrent dans l'air avec une rapidité et une intensité variables chez les témoins et chez les Haricots greffés (2).

Dans l'une de mes expériences répétée en 1907, je constatai une attaque très vive des pucerons qui vivent sur les Haricots. Les

(i) Voir Lucien DANIEL, *La question phylloxérique*, fasc. II, p. 267 et suiv., 1908. Les coupes, dessinées à la chambre claire à la même échelle, ont été figurées p. 273 à 276 de cet ouvrage; on y trouve aussi les coupes, à un même niveau, des pédoncules des feuilles. Voir également: L. DANIEL, *Sur la greffe de quelques variétés de Haricots* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 16 juillet 1908).

(2) Nous aurons plus loin à revenir sur l'emploi des végétaux inférieurs et des parasites animaux en vue de déceler les différences de chimisme que présentent entre eux les végétaux autonomes et ceux qui vivent en symbiose artificielle.

Soissons francs de pied résistèrent et ne furent pas attaqués d'une façon sensible; les Noirs de Belgique témoins le furent intensivement. Le Soissons greffé le fut beaucoup; le Noir de Belgique greffé sur Soissons le fut aussi, plus que le Soissons autonome, moins que le Soissons greffé et beaucoup moins que le Noir de Belgique non greffé. Ces animaux avaient donc instinctivement perçu les différences de constitution chimique existant entre les quatre catégories de plantes en expérience.

Ces divers résultats montrent que l'absorption est modifiée de deux façons :

1° Par le changement d'un **racinage** de capacité fonctionnelle spécifique **C'a** en un autre **racinage** de capacité fonctionnelle spécifique **Ca**, quand bien même, comme c'est le cas, les deux races de Haricots utilisées poussent dans le même sol. Ce serait naturellement plus accentué encore si les deux associés appartenaient à des espèces utilisant des régions différentes du sol ou du sous-sol où interviennent à la fois des variations plus ou moins marquées dans la constitution des matières minérales qui y sont contenues et dans les **proportions de** l'eau permettant de les dissoudre et de les amener en contact avec les poils absorbants spécifiques de **l'hypobioté**.

Ainsi se pose la question fondamentale de l'adaptation des espèces au sol qui surprit les viticulteurs au début de la reconstitution du vignoble français. Personne alors ne se doutait que, en unissant les vignes françaises à racines pivotantes épuisant surtout le sous-sol à des vignes américaines à racines traçantes vivant dans les couches superficielles du sol, on établissait une union des plus **inharmoniques** qui ne pouvait durer longtemps et donnerait lieu à des déboires.

On ne se doutait pas davantage des variations entraînées par le greffage dans la valeur du **racinage** (voir fig. 318, p. 688, t. II, et 541 à 541, p. 710-711), dans le rythme du remplacement des poils absorbants ou dans la capacité spécifique d'absorption.

2° Par l'adjonction d'un triage supplémentaire des produits salins au niveau du bourrelet et par la réduction de la vitesse

d'ascension de l'eau chargée de substances solubles (sève brute) ou de la descente de la sève élaborée vers les racines (1).

C'est ainsi que s'est posée plus tard, dans le vignoble empiriquement reconstitué, une seconde question non encore complètement résolue aujourd'hui : celle de l'adaptation de l'épibiotte à l'hypobiotte et vice-versa. En effet, on a constaté que les associés ne s'adaptent pas entre eux de la même façon dans tous leurs exemplaires greffés dans les mêmes conditions et à plus forte raison dans ceux qui sont placés dans des milieux différents; que les résultats changent suivant les espèces associées et même les procédés de greffage employés, les parties employées comme épibiottes ou hypobiottes, etc.

Enfin, et c'est là un point capital que j'ai le premier fait ressortir, il y a, sous ce rapport comme sous celui de toutes les applications utilitaires, des greffages améliorants, détériorants ou sensiblement neutres pendant un temps plus ou moins long. Plus loin, il en sera donné des exemples typiques quand sera traitée l'importante question de la variation des résistances ou des produits spécifiques chez les plantes greffées.

2. — *Transpiration, assimilation chlorophyllienne et respiration chez les plantes greffées.* — L'étude comparée de ces trois fonctions chez les témoins et les plantes greffées n'a été jusqu'ici jamais faite en dehors des recherches sommaires que j'ai effectuées sur ce sujet qui mériterait d'être repris avec détails.

a) *Transpiration.* — Si dans les expériences précédemment rapportées sur l'absorption des Haricots cultivés en solutions nutritives, on examine les quantités d'eau absorbée et les résidus dans chaque série, on voit que l'absorption moyenne de l'eau est plus grande chez les témoins que chez les associés.

(1) VIALA et RAVAY (*Les Vignes américaines*, p. 191, 1896), à propos du bourrelet, ont écrit que les effets du greffage a *ne sont pas la résultante d'une action mécanique. Le bourrelet qui existe au point de soudure n'est lui-même pour rien dans l'affaiblissement des vignes greffées, pas plus que la soudure* ». Personne ne nie aujourd'hui les modifications du régime de l'eau et des produits solubles causées par le bourrelet et les différences de capacités fonctionnelles entre l'épibiotte et l'hypobiotte.

Or, chez les Haricots Noirs de Belgique greffés, le nombre des feuilles était plus grand que chez les Haricots autonomes. La surface transpiratoire étant plus grande, le contraire se serait sûrement produit si le bourrelet n'avait joué un rôle d'autant plus marqué comme arrêt de l'ascension de la sève brute que la reprise était plus imparfaite et qu'il s'agit de plantes dans lesquelles les parenchymes prédominent sur les tissus ligneux au début de la végétation (voir p. 640, vol. II).

J'ai vérifié ces faits par la méthode des pesées chez les Haricots ainsi que chez des Choux greffés en fente et placés dans des conditions rigoureusement comparatives avec les témoins correspondants (i).

Pour les Haricots, j'ai choisi plusieurs séries de quatre jeunes plantules élevées dans la mousse très humide, de façon à ce que le racinage soit suffisamment adapté au milieu aquatique pour pouvoir être transportées sans heurt dans un flacon rempli d'eau ordinaire et pour pouvoir continuer à y vivre pendant quelque temps. Dans chaque série, trois plantules furent greffées sur/ elles-mêmes; la quatrième fut conservée comme témoin. Témoin et greffés furent placés ensuite dans un flacon cylindrique de même taille et contenant un même poids d'eau. Chacun portait un bouchon percé de trois trous : le premier pour le tuteur; le second, pour le passage du Haricot qui fut attaché au tuteur; le troisième passage du manomètre destiné à constater les variations de pression s'il s'en produisait à l'intérieur des flacons. Ensuite les bouchons furent parfaitement luttés à la paraffine.

Le greffage se fit quand les Haricots eurent développé leurs premières feuilles. Des trois exemplaires greffés dans chaque série, l'un fut, comme le témoin, laissé à l'air libre. Le deuxième fut recouvert d'une éprouvette de 250 grammes recouverte d'un manchon de papier blanc. Le troisième, dans les mêmes conditions que le second, fut placé sous un manchon de papier noir.

(i) Lucien DANIEL, *De la transpiration dans la greffe herbacée* (C. R. de l'Acad. des Sciences, t. 116, p. 763, 1893) ; *Recherches morphologiques et physiologiques sur la greffe* (Revue générale de Botanique, t. VI, p. 66, 1894),

La surface **transpiratoire** des quatre Haricots était sensiblement de 40 centimètres carrés. Cette égalité de surface permettait facilement, après les pesées successives, d'établir les rapports entre les transpirations respectives de chaque exemplaire.

Au bout de 24 heures, le **11** juin 1892, par une journée ensoleillée, j'obtins les poids suivants :

- A. — Témoin 2 gr. 47
- B. — Greffé à l'air libre 1 gr. **06**
- C. — Greffé sous cloche avec papier blanc ... 0 gr. 45
- D. — Greffé sous cloche avec papier noir 0 gr. **00**

Le lendemain, par beau soleil, les chiffres étaient de 3 gr. 29 pour le témoin, de gr. 24 pour le *greffé* laissé à l'air libre, de 0 gr 56 pour le greffé sous verre avec papier blanc et de 0 gr. pour celui qui était sous verre et papier noir.

Le 3^e jour, également chaud **et** clair, le témoin donnait 2 gr. 54 comme poids d'eau transpirée; le greffé laissé à l'air libre, 0 gr. 60 ; celui qui **était** sous verre avec papier blanc, 0 gr. 46 ; le quatrième sous papier noir, 0 gr.

A la fin de ce 3^e jour, le greffon resté à l'air libre, au soleil, mourut complètement desséché, malgré une transpiration très réduite consécutive à un **recroquevillement** des feuilles et à la position de sommeil qu'elles avaient conservée depuis l'opération du greffage.

Les trois Haricots restants continuèrent à transpirer sensiblement de la même manière les 4^e et 5^e jour, c'est-à-dire que les rapports des poids d'eau disparue restèrent les **mêmes**.

Le 6^e jour, le Haricot laissé à l'étouffée complète, dont la transpiration était complètement empêchée, mourut pourri. Pour le sauver, il aurait suffi de lui donner progressivement un peu d'air, comme je le fis pour l'échantillon placé sous verre et papier blanc ; le **5^e, 6^e**, ^{7^e} et jours suivants, c'est-à-dire jusqu'à ce que les communications vasculaires soient suffisamment rétablies.

Le 7^e jour, les premiers tissus réparateurs cambiaux apparurent. A ce moment, je **délignaturai** pour ligaturer ensuite moins serré. La transpiration redevint rapidement presque normale à l'air libre.

Toutes les feuilles des **épibiotés** gardèrent longtemps la position de sommeil pendant le jour quand les témoins étaient à l'état de veille ; mais ils moururent le 15e jour après le début de l'expérience, faute de nourriture.

Pour les Choux, dont les tissus sont aqueux et peuvent résister plus longtemps que les Haricots à une transpiration exagérée et qui reprennent facilement de boutures, j'ai étudié comparative-ment :

— Des Choux cabus sectionnés près du collet, laissés à l'air libre;

p. — Des Choux cabus aussi semblables que possible, greffés sur Choux verts sectionnés au voisinage du collet et laissés aussi à l'air libre ;

y. — Des Choux cabus greffés sur Choux verts sectionnés comme les précédents, mais placés sous une éprouvette de 250 grammes recouverte de papier blanc.

Les quantités d'eau transpirées furent les suivantes, au bout de 24 heures consécutives, pendant cinq jours.

1 ^{er} JOUR	2 ^e JOUR	3 ^e JOUR	4 ^e JOUR	5 ^e JOUR	6 ^e JOUR	7 ^e JOUR	8 ^e JOUR	9 ^e JOUR	10 ^e JOUR
28°05 β = 1 15 γ = 1 13	18°09 1 8i 0 22	18°17 1 88 122	08°44 0 37 0 10	18°35 1 53 1 16	08°80 0 96 0 10	11°05 0 70 0 60	48°07 4 74 3 43	18°85 1 42 3 53	

Ces recherches furent faites du 26 octobre au 16 novembre par des journées très différentes comme météorologie. Un peu d'air sous l'éprouvette des Choux greffés fut introduit à diverses reprises, ce qui explique certaines sautes brusques de la transpiration jusqu'au moment de la reprise totale.

Des gelées très fortes survenues dans la période du 16 novembre au 20 abimèrent mes échantillons, ce qui ne permit pas de continuer plus longtemps les recherches.

Dans les conditions de l'expérience, en fin de saison, c'est le Chou greffé laissé à l'air libre qui a transpiré le plus et cependant il n'est pas mort desséché. Cela tient à ce qu'il s'agit d'une espèce

à feuilles adaptées à la lutte contre la sécheresse modérée. Chez les plantes grasses, adaptées à la lutte contre l'extrême sécheresse, la lutte de l'épibiot contre l'excès d'humidité qui le fait pourrir quand on le place immédiatement sur la section fraîche d'une autre plante grasse est favorisée par son abandon à l'air libre pendant une quinzaine de jours avant de faire l'opération.

Ces résultats pouvaient être prévus en se reportant à la théorie des capacités fonctionnelles, aux expériences de Popesco sur la conduction de l'eau aux débuts de la reprise et aux miennes sur le retard apporté à l'ascension de la sève chez certaines Solanées greffées (voir t. II, p. 640 et suivantes).

Dans d'autres essais, j'ai étudié la transpiration chez des *Helianthus multiflores* greffés sur *Helianthus annuus* et cultivés comparativement avec des témoins et chez lesquels la reprise était complètement terminée depuis un temps assez long.

Pour une période de 47 minutes, la transpiration s'éleva à 5 milligr. ₇₂ d'eau par centimètre carré de feuille chez le témoin quand l'épibiot en fournit seulement 4 milligrammes, dans le même temps et pour la même surface foliaire.

On voit, d'après ces résultats, que l'énergie vitale si marquée de l'*Helianthus multiflorus* a été considérablement réduite par son greffage sur l'*Helianthus annuus* dans les conditions où j'avais opéré. L'épibiot, placé dans des conditions de vie en milieu plus sec par rapport au témoin, a beau faire jouer toutes les adaptations spécifiques qu'il possède, ne pouvait rétablir un équilibre de végétation de valeur égale à l'exemplaire autonome. De là sa prospérité moindre et l'affaiblissement de ses fonctions énergétiques.

Au lieu d'utiliser la méthode des pesées pour mesurer les variations du régime de l'eau dans les plantes greffées par rapport aux plantes autonomes cultivées dans le même milieu, on peut chercher les variations de l'humidité des tissus par l'analyse immédiate.

Des recherches par ce procédé ont été faites sous ma direction par Ch. Laurent (1). Elles ont porté sur des Choux de races

(1) Charles LAURENT, *Etude sur les modifications chimiques que peut amener la greffe dans la constitution des plantes* (Thèse de doctorat ès sciences, Paris, 11 juin 1908).

diverses, des Haricots, des Belladones, etc., et elles furent effectuées pendant les années 1905, 1906 et 1907.

Les résultats de ces analyses sont donnés dans les tableaux ci-dessous, indiquant la proportion moyenne pour cent de plante fraîche :

1^{re} série d'expériences : *Choux raves blancs et Choux raves violets.*

Chez les Choux raves blancs et les Choux raves violets, les proportions d'eau pour cent de plante fraîche sont indiquées pour les années 1905 et 1907 par le tableau ci-dessous, concernant trois exemplaires de chaque série.

Année	Chou rave blanc témoin,	Chou rave violet témoin.	Chou rave blanc greffé sur chou rave blanc.	Chou rave blanc greffé sur chou rave violet.	Chou rave violet greffé sur chou rave violet.	Chou rave violet greffé sur chou rave blanc.
	91.25 90.67 91.65	92.49 91.75 91.87	» » »	92.08 93.65 »	» » »	94.10 92.69 93.31
1905	88.61 88.26 88.91	89.25 88.78 89.70	87.31 87.03 88.15	87.60 86.40 86.90	87.62 87.10 88.16	87.06 87.83 86.75

L'examen des chiffres de ce tableau montre que, au moment de la récolte des échantillons analysés, l'humidité était plus faible dans les témoins que dans les Choux greffés en 1905 et que c'était le contraire en 1907. Cela tient au rôle du bourrelet, variable suivant les conditions météorologiques existant au moment de la récolte.

2^e série : *Chou cabus greffé sur Chou-fleur et sur Sinapis.*

1905			1907		
CHOU CABUS témoin	CHOU CABUS greffé sur chou-fleur	CHOU CABUS greffé sur SINAPIS	CHOU CABUS témoin	CHOU CABUS greffé sur chou-fleur	CHOU CABUS greffé sur SINAPIS
83.20 91.03 82.47	85.40 89.67 85.00	87.13 91.07 85.79	86.53 90.72 85.75	84.60 89.20 86.70	83.10 88.00 85.20

La comparaison de ces chiffres montre que l'humidité était plus grande dans les greffés que chez les témoins en 1905 quand ce fut le contraire en 1907. Ce résultat rappelle celui constaté chez les Choux raves, c'est-à-dire qu'il s'agit ici de végétaux dont les différences de capacités fonctionnelles sont assez peu marquées.

En outre on remarquera dans les deux catégories de Choux qu'il y a des variantes suivant les exemplaires considérés et que ces variations sont d'amplitude plus grande, rarement plus faible que chez les témoins. C'est une confirmation de plus du rôle du bourrelet, comme il a été indiqué précédemment, agissant concurremment avec les variations de capacités fonctionnelles des associés.

3^e série : Haricots.

Chez les Haricots, l'étude de l'humidité a porté sur les races Noir de Belgique et Soissons gros à rames, élevés comparativement dans un sol identique en 1905 et en 1907 dans les jardins de mon Laboratoire. Les proportions moyennes d'eau pour cent sont consignées dans le tableau suivant :

Quantités d'eau renfermées dans les graines du Haricot

1905			1907		
Noir de Belgique témoin	Noir de Belgique sur Noir de Belgique	Noir de Belgique sur Soissons	Soissons témoin	Soissons greffé sur Soissons	Soissons greffé sur Noir de Belgique
56.16	54.26	58.61	59.25	58.30	56.31
55. ⁸²	53.93	58.10	59.95	57.92	56.00

De ces chiffres, on peut conclure que la quantité moyenne pour cent de l'eau contenue dans les graines à la récolte était plus grande dans les témoins que dans les greffés. Chez ceux-ci elle était plus grande chez les graines du Soissons greffé sur lui-même que chez celles du Soissons greffé sur Noir de Belgique dont les capacités fonctionnelles sont plus faibles. Inversement les graines du Noir de Belgique greffé sur Soissons, plante de capacités fonc-

tionnelles plus élevées, contenaient plus d'eau que les témoins et surtout que les greffes du Noir de Belgique sur lui-même, ce qui est une vérification très nette de la théorie des capacités fonctionnelles appliquée à la greffe.

4^e série : *Helianthus multiflorus* et *Helianthus annuus*.

Des analyses analogues furent faites chez l'*Helianthus multiflorus* et l'*Helianthus annuus* témoins et greffés, relativement à l'humidité comparée pour cent de plante fraîche dans la tige et dans la feuille. Les résultats sont indiqués par les chiffres suivants:

Quantités d'eau contenues dans les tiges et les feuilles
d'*Helianthus*.

TIGES				FEUILLES	
HELIANTHUS ANNUUS		HELIANTHUS MULTIFLORUS		HELIANTHUS MULTIFLORUS	
Témoin	Hypobiote	Témoin	Epibiote	Témoin	Epibiote
6.93	4.85	5.45	4.72	4.38	3.31
6.31	6.01	5.01	5.22	4.65	4.07
6.72	5.01	5.84	3.95	4.08	3.05

On voit par ces chiffres que les deux *Helianthus*, *hypobiote* et *épibiote*, sont moins riches en eau que les témoins, tant dans leur tige que dans leur feuille, et que cette sécheresse biologique varie suivant les exemplaires greffés dans des proportions plus considérables en général que chez les témoins. Cela correspond à la grande variabilité des bourrelets et aux différences considérables de prospérité du développement qu'on observe chez les greffés par rapport aux témoins correspondants (voir les figures et les tableaux concernant les greffes des *Helianthus multiflorus* ou des *Helianthus tuberosus* et de l'*Helianthus annuus* dans le tome II de cet ouvrage).

5^e série: *Tabac, Belladone et Tomate.*

Chez les Solanées, des recherches de même ordre furent faites par Ch. Laurent sur les feuilles du Tabac et de la Belladone greffés avec la Tomate (fig. 551).

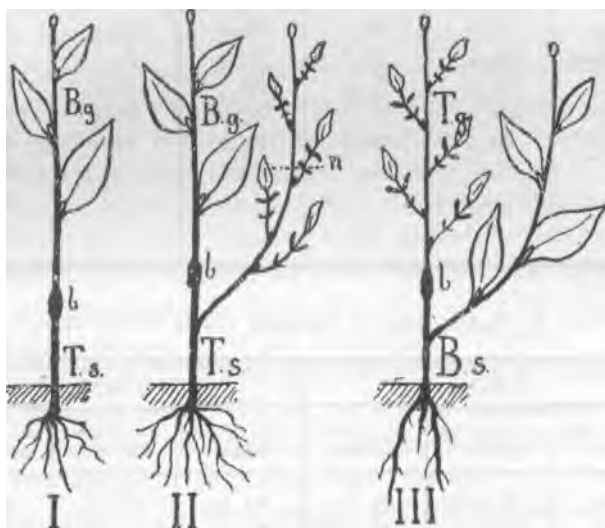


FIG. 551. I, **olodibiose** de Tabac (Bg) sur Tomate Ts; II, **hémidibiose** de Tabac (Bg) sur Tomate Ts; III, **hémidibiose** de Tomate Tg sur Tabac (Bs) ; b, bourrelet.

Les chiffres obtenus sont les suivants :

Tabac.

Tabac témoin	Tabac épi blute (olodibiose).	Tabac épibiote (hémidibiose).	Tomate témoin	Tabac hypobiote (hémidibiose).
86.21	84.52	85.19	88.16	86.69
86.73	85.41	84.31	88.05	86.45
86.27	84.21	84.82	87.92	87.08

Feuilles et racines de Belladone et Tomate (*Olodibioses*).

1905				1906	
FEUILLES		RACINE		FEUILLES	
BELLADONE témoin	BELLADONE épibioté	TOMATE témoin	TOMATE hypobioté	BELLADONE témoin	BELLADONE épibioté
84.5	81.8	81.5	83.0	84.3	80.8
83.8	80.1	80.8	84.6	84.7	81.3
84.2	80.9	81.4	83.5	84.1	82.1
85.0	81.2	81.2	83.9	83.9	81.6
84.7	81.3	80.5	83.2	84.0	81.0
»	»	»	»	»	80.9
»	»	»	»	»	81.7
»	»	»	»	»	81.1

Feuilles de Belladone et Tomate (1906-1907) (*Hémidibioses*).

1906				1907	BELLADONE épibioté.
BELLADONE témoin.	BELLADONE épibioté.	BELLADONE hypobioté.	BELLADONE témoin.		
84.32	82.78	83.72	84.37	82.12	85.47
84.75	82.13	84.21	84.18	83.61	83.31
84.13	81.06	83.97	84.56	81.93	84.15
83.97	82.00	84.75			
84.08	81.90	83.31			»

Les chiffres de ces tableaux sont instructifs. Ils montrent que l'humidité des tissus des épibiotés des hémidibioses est intermédiaire entre celle des épibiotés des olodibioses et des témoins, tandis que dans les hémidibioses inverses de Tomate sur Belladone, l'hypobioté Belladone a une humidité pour cent très voisine du témoin Belladone. Cela se comprend puisque le témoin et l'hypobioté puisent directement la sève brute dans le même sol avec un appareil absorbant semblable dans l'hémidibiose Tomate sur Belladone quand dans les olodibioses ou les hémidibioses Bel-

ladone sur Tomate la fonction d'absorption est exclusivement exercée par la Tomate, dont la capacité fonctionnelle **C'a** est différente de celle de la Belladone Ca.

h) *Respiration et assimilation chlorophyllienne chez les plantes greffées.* — J'ai étudié ces deux fonctions à l'aide de l'appareil Bonnier et Mangin ; j'ai opéré sur des *Plagius* et sur des *Artemisia Absinthium* greffés sur *Chrysanthemum frutescens* à leur première année de végétation.

En ce qui concerne la respiration, voici les résultats obtenus :

L'épibioté *Artemisia Absinthium* émit, dans un temps t , $0^{\text{cmc}} 104$ d'acide carbonique par centimètre carré de surface foliaire quand le témoin, dans le même temps t , en fournit $0^{\text{cmc}} 35$,

L'épibioté *Plagius*, dans les mêmes conditions, donna $0^{\text{cmc}} 135$ d'acide carbonique par centimètre carré de surface foliaire, tandis que le témoin n'en fournit, à surface et temps égaux, que $0^{\text{cmc}} 063$

L'assimilation chlorophyllienne elle-même varia chez ces espèces, ainsi qu'on en pourra juger par les chiffres ci-dessous.

L'épibioté *Artemisia Absinthium* décomposa, à la lumière, pendant un temps t , $0^{\text{cm}} 116$ d'acide carbonique, tandis que dans le même temps t , le témoin exposé à la même lumière en décomposait $0^{\text{cmc}} 129$ par centimètre carré de surface foliaire.

Chez le *Plagius*, l'épibioté absorba $0^{\text{cmc}} 168$ d'acide carbonique par centimètre carré quand le témoin, dans des conditions identiques en dehors du greffage absorbait seulement $0^{\text{cmc}} 074$.

Dans des *Helianthus multiflorus* greffés sur Soleil annuel, le témoin absorba $0^{\text{cm}} 218$ d'acide carbonique par centimètre carré de surface foliaire; l'épibioté en décomposa seulement $0^{\text{cmc}} 44$.

Evidemment ces recherches, comme celles relatives à la transpiration, n'ayant porté que sur un nombre restreint de plantes, et n'ayant pas été répétées à des époques différentes sur de nombreux exemplaires de façon à établir des moyennes, demandent confirmation avant d'en tirer des conclusions générales.

Telles qu'elles ont été faites, elles montrent cependant que les deux fonctions ont été modifiées à la suite du greffage et que ces modifications se sont parfois, suivant la fonction et les espèces

de plantes, manifestées en *plus* ou en *moins*; c'est là un fait important que nous retrouverons maintes fois par la suite à propos des variations provoquées par le greffage.

Dans toutes les associations qui viennent d'être étudiées comparativement avec les témoins, on voit que tantôt l'épibioté, tantôt l'hypobioté se trouvent vivre en milieu plus sec ou plus humide que les témoins. Le cas est surtout frappant pour les greffes inverses effectuées entre les deux races de Haricots utilisées et greffées inversement.

De même, des analyses faites deux années de suite sur un matériel semblable en apparence ne donnent pas des résultats semblables. Cela tient à la météorologie, variable suivant les années, qui agit de façon différente sur les greffés et sur les témoins. Les symbiotes sont plus sensibles que les végétaux autonomes, à cause du bourrelet et des troubles qu'il provoque dans, la circulation de l'eau chez les associés.

Enfin les variantes du contenu en eau suivant les exemplaires sont plus grandes en général chez les symbiotes que chez les individus autonomes correspondants.

On peut donc dire que l'étude de la transpiration et l'analyse chimique quantitative des tissus concordent avec la théorie des capacités fonctionnelles et ses conséquences, relativement au rôle du bourrelet et à la morphologie externe ou interne des symbiotes.

c) *Produits élaborés.* — On peut étudier, à l'aide des réactions microchimiques classiques les variations des produits élaborés et des déchets. Les premières recherches (i) sur ce sujet furent effectuées au cours de l'année 1913 sur des Haricots Noirs de Belgique et des Soissons (greffages inverses en fente et en plein air, c'est-à-dire dans les conditions habituelles de la culture).

A deux époques différentes, le 4 et le 28 juin, le 10 et le 26 juillet, j'ai, chez les témoins et les greffés, recherché la teneur en amidon, l'acidité, les proportions relatives du tannin et des matières albu-minoïdes, dans les tiges des témoins et des greffés.

(i) Lucien DANIEL, *Sur les variations du chimisme et de la structure chez des Haricots greffés* (Revue bretonne de Botanique, p. 70, 1914).

Les résultats de l'analyse **microchimique** montrèrent que, *le 4 juin*, les proportions d'amidon, différentes chez les témoins des deux races, étaient changées chez les greffés correspondants.

L'acidité, faible chez le témoin Noir de Belgique, était plus forte chez le Soissons témoin. Elle était très augmentée chez le Noir de Belgique greffé sur Soissons. Diminuée chez le Soissons greffé sur Noir de Belgique, elle restait cependant plus élevée chez **l'épibioté** Soissons que chez le Noir de Belgique témoin.

Le 28 juin, les Haricots étaient beaucoup plus avancés comme végétation. L'analyse **microchimique**, plus complète que la première puisque furent étudiés les **tannoides** et les **albuminoides**, donna les résultats suivants :

L'amidon était très abondant dans le Noir de Belgique témoin; le Soissons témoin en contenait au contraire fort peu. Chez le Haricot Noir de Belgique greffé sur Soissons, la proportion d'amidon avait subi une réduction sensible par rapport au témoin et cette réduction était plus prononcée encore chez le Noir de Belgique **hypobioté** du Soissons, c'est-à-dire dans la greffe inverse. Au contraire, chez celle-ci, *le* Soissons **épibioté** était plus riche en amidon que le témoin.

L'acidité était assez peu marquée chez les témoins à cette époque, bien qu'elle fût légèrement plus forte chez le Haricot de Soissons. Chez les greffés, elle était sensiblement intermédiaire entre les deux races, mais en somme les différences étaient minimes.

Quant aux **tannoides**, ils étaient plus abondants chez le Noir de Belgique témoin que chez le Soissons témoin. Ils avaient augmenté dans les greffés et ce résultat est d'autant plus curieux que, à la suite de leur greffage, le Châtaignier, le Pommier, diverses Vignes, etc., contiennent fréquemment moins de tannin que les exemplaires autonomes de même espèce.

Enfin, les matières **albuminoides** étaient alors plus abondantes chez le Noir de Belgique témoin que chez le Soissons témoin et en quantité d'ailleurs relativement assez faible. Chez les greffés, il y avait des variations nettes. Le Noir de Belgique greffé contenait plus de ces matières que le témoin, tout aussi bien quand il jouait le rôle **d'épibioté** que celui **d'hypobioté**. Au contraire les Soissons

épibiotes ou hypobiotes du Noir de Belgique étaient moins riches que les Soissons autonomes.

La greffe avait donc déterminé une variation en *plus* chez le Noir de Belgique ; eh *moins* chez le Soissons. Ce genre de variation en *plus* ou en *moins* pour certains produits chez les végétaux greffés se retrouve assez fréquemment chez certains symbiotes, surtout dans les greffes d'une même espèce, ou race ou variété, vivant sur des hypobiotes variés.

Les analyses effectuées au cours du mois de juillet furent faites sur les jeunes graines et les fruits; elles furent également intéressantes. Au 10 juillet, le Haricot Noir de Belgique avait des fruits verts contenant déjà des graines assez grosses se prêtant facilement à l'étude microchimique. Le Soissons n'avait pas encore fructifié et, pour cette raison, l'étude comparative de ses graines ne put être faite à ce moment.

Chez le Noir de Belgique autonome, l'amidon était assez abondant dans le parenchyme des gousses et l'embryon, en voie de croissance active, en contenait moins. Dans les fruits et les graines du Noir de Belgique greffé sur Soissons, choisis au même état apparent que chez le témoin, l'amidon du fruit se trouvait en quantité sensiblement égale dans le fruit, mais il était plus abondant dans la graine jeune.

L'acidité du franc de pied était faible dans les téguments de la graine, élevée au contraire dans les cotylédons. Dans les greffés, la répartition de l'acidité était sensiblement la même, mais elle était beaucoup moins prononcée.

Ces résultats concordent, pour les réserves, avec ce que l'on constate en pratique, pour l'avance de la maturité provoquée par certains greffages utilitaires et pour l'affaiblissement de l'acidité qui rend, en beaucoup de cas, les fruits à pépins et autres plus doux et plus agréables au goût.

Dans les Noirs de Belgique autonomes, les tannins se rencontraient en petite quantité. Leur proportion était plus faible encore chez les greffés, fait qui concorde avec les résultats observés en juin.

Enfin les matières **albuminoïdes**, assez abondantes dans les téguments de la graine, étaient en quantité plus faible dans les cotylédons chez les Noirs de Belgique témoins.

La répartition de ces substances était restée la même chez les **épibiotes**, mais leurs proportions avaient augmenté.

Le 26 juillet, de nouvelles analyses **microchimiques** furent effectuées comparativement sur les tiges des Haricots autonomes et sur celles des symbiotes correspondants chez leurs greffes inverses.

A cette époque l'amidon était très abondant chez le Soissons autonome, quand le Soissons témoin en possédait encore assez peu. Cette différence s'explique tout naturellement, car les deux races n'ont pas les mêmes rythmes de végétation et ne fructifient pas à la même époque exactement.

Greffé sur Soissons, l'on ne trouvait pas, chez le Noir de Belgique, de variations sensibles dans les proportions de l'amidon dans la tige à ce moment. Il en existait aussi en quantité très notable et presque égale chez le Noir de Belgique **hypobioté** du Soissons.

Cette substance était beaucoup plus abondante chez le Soissons greffé, **épibioté** ou **hypobioté**, que chez les exemplaires francs de pied.

L'acidité était plus forte chez le Soissons témoin que chez le Noir de Belgique. La différence était très sensible.

Le Noir de Belgique greffé sur Soissons possédait alors une acidité presque égale à celle du Soissons. Dans les greffes inverses, **l'hypobioté** Noir de Belgique a perdu en grande partie son acidité; le Soissons greffé sur Noir de Belgique perd, lui aussi, une partie de son acidité (1).

En examinant les **tanninoïdes**, on pouvait voir que le Noir de Belgique témoin était le plus riche de tous; le Soissons en possédait moins, bien que leur répartition dans les tissus fût la même.

(1) Les greffes étudiées ici sont toutes des **olodibioses**. Une **hémidibiose**, examinée au point de vue de l'acidité, le 26 juillet, montra que **l'hypobioté** Soissons, muni d'une pousse feuillée, se rapprochait du Soissons franc de pied comme acidité. Ce résultat est intéressant, car il montre nettement l'influence du procédé de greffage employé sur le chimisme de l'association en général et sur celui de chaque symbiote en particulier.

Dans la tige des Noirs de Belgique greffés sur Soissons, comme dans celle de ceux qui servaient de support aux Soissons, les proportions de ces substances avaient diminué. Il en était de même chez les Soissons greffés, jouant les rôles d'*épibioté* ou d'*hypobioté*.

C'est là un fait intéressant, montrant que le chimisme d'une plante greffée peut varier en sens inverse suivant l'état plus ou moins avancé du développement.

Au 26 juillet, la tige du Soissons franc de pied contenait plus d'*albuminoïdes* que celle du témoin Noir de Belgique. Greffé sur Soissons, l'*épibioté* Noir de Belgique en contenait moins encore, mais, à l'état d'*hypobioté* du Soissons, on constatait qu'il contenait presque autant d'*albuminoïdes* que le témoin Soissons.

Au contraire, le Soissons greffé sur Noir de Belgique, en contenait beaucoup moins que le franc de pied correspondant.

De ces analyses, faites à des époques différentes du développement des deux races de Haricots Soissons et Noirs de Belgique, greffées et franches de pied, on peut tirer les conclusions suivantes:

La greffe modifie la teneur en amidon, acidité, *tannoïdes* et *albuminoïdes* au cours du développement des deux races étudiées. Elle provoque des variations quantitatives dans les constituants de la matière vivante, par conséquent dans la *biologie* des symbiotes.

Les modifications ainsi produites varient de sens suivant les races de Haricots greffées entre elles, l'âge des greffes, les procédés de greffage et les substances considérées. En ce qui concerne une même substance, les variations peuvent en certains cas s'exercer en plus ou en moins et parfois changer de sens à des époques différentes du développement.

A ces changements dans les produits élaborés correspondaient des variations dans la structure des *épibiotés* et des *hypobiotés*, rappelant ceux qui ont été déjà décrits (t. II, p. 639 et suiv.).

3. — *Chimisme des plantes greffées.* — Les corps solubles qui peuvent pénétrer, soit d'un sol naturel ou artificiel donné dans l'*hypobioté* par les poils absorbants, soit des tissus cicatriciels de

l'hypobiote dans ceux de **l'épibiote**, en subissant, comme il a été démontré précédemment, un double triage spécifique, sont de trois sortes :

1° Les substances utiles ou nécessaires comme la plupart des éléments salins contenus dans la sève brute, par exemple;

2° Les substances indifférentes qui s'accumulent dans **les** végétaux sans dangers pour eux;

3° Les substances fortement toxiques ou simplement nuisibles comme le sont l'iode, etc .

On conçoit que le chimisme des plantes greffées change à la suite de ce double triage et aussi des variations de la transpiration, de la respiration et de l'assimilation chlorophyllienne. La photosynthèse et le travail cellulaire des parties incolores de la plante ne peuvent, dans les conditions symbiotiques réalisées par le greffeur, donner naissance aux mêmes produits.

Comment peut-on démontrer qu'il en est bien ainsi? Nous avons employé quatre méthodes qui se complètent ou se contrôlent mutuellement :

a) L'examen **microchimique** des symbiotes au niveau du bourrelet et dans les diverses parties constitutives des individus témoins ou greffés comparativement;

b) L'analyse **macrochimique** des témoins et des symbiotes cultivés de façon identique, c'est-à-dire dans les mêmes milieux et avec les mêmes soins, de telle sorte que les changements chimiques observés ne pouvaient provenir que du greffage;

c) Le contrôle **organoleptique**. C'est celui qui sert au chimiste pour un examen sommaire, au dégustateur pour apprécier les variations du goût et du parfum, au botaniste herborisant pour reconnaître certaines plantes odorantes ou sapides et surtout pour déceler les hybrides entre espèces odorantes voisines;

d) L'emploi des organismes inférieurs (microbiologie), des parasites animaux et végétaux ou des animaux herbivores, qui vivent de certaines plantes autonomes susceptibles **d'être** greffées.

a) Examen **macrochimique** ou **microchimique**, passage ou rétention de substances solubles au niveau du bourrelet. — Le passage

des substances au niveau du bourrelet avait de longue date préoccupé les Anciens, ainsi qu'on l'a vu dans la partie historique de ce travail. L'on avait même comparé, sans apporter aucun fait à l'appui, à une sorte de glande végétale chargée de tamiser les sèves à la façon d'un filtre sélecteur.

L'expérience de Bonnet (i) faisant tirer de l'encre à une vigne greffée et montrant que cette substance passe sans modifications de l'hypobioté à l'épibioté porta un coup fatal à la théorie de la filtration. Il fut admis depuis que le bourrelet ne saurait modifier en rien les liquides qui le traversent.

Des expériences effectuées depuis un demi-siècle à peine ont modifié cette manière de voir. Elles ont porté sur les alcaloïdes, les hydrates de carbone, les produits de désassimilation, les matières minérales, etc.

Malgré l'intérêt de ces expériences, la question est loin d'avoir été étudiée d'une façon complète pour tous les produits. Cette étude réservera sûrement des surprises à ceux qui s'y livreront et aussi des résultats importants par rapport à la biologie des êtres vivants.

Si l'on se reporte à ce qui a été figuré et décrit à propos de la structure du bourrelet, on constate que, dans diverses régions de celui-ci, des cellules parenchymateuses appartenant à l'hypobioté et à l'épibioté sont intimement soudées par leurs membranes propres, douées de propriétés osmotiques spécifiques.

Si l'on désigne par *m* la membrane d'une cellule vivante de l'hypobioté et par *in'*, celle d'une cellule vivante de l'épibioté, toutes deux ainsi accolées, on peut constater que, au point de vue de l'osmose de la sève brute ou de celle des produits élaborés, cinq cas peuvent se présenter :

1° Une substance donnée *s* passe intégralement de l'hypobioté au travers de la membrane *ni* de celui-ci et de la membrane *m'* de l'épibioté ; inversement, une substance *s'* fabriquée par l'épibioté passe intégralement au travers de la membrane *m'* de celui-ci et de la membrane *ni'* de l'hypobioté pour pénétrer dans ce dernier.

(i) | BONNET, *Œuvres d'Histoire naturelle et de Philosophie*, t. III, p. 144, Neufchâteau, 1779).

Ce cas est naturellement, puisque la symbiose prospère, celui de beaucoup de substances nutritives qui se rendent aux points d'appel normaux ou accidentels.

La réussite parfaite d'un greffage dans lequel deux associés se développent aussi bien ou mieux qu'à l'état autonome, ce qui arrive parfois, montre que les deux symbiotes se fournissent mutuellement tous les matériaux plastiques nécessaires pour arriver, malgré le rôle souvent néfaste du bourrelet, à atteindre leur taille maxima dans un milieu donné.

2° Les substances s et s' ne passent qu'en partie, la perméabilité des membranes m et m' étant incomplète pour elles. C'est le cas de certains alcaloïdes qui passent en partie seulement et s'arrêtent, après pénétration partielle, à une distance variable du bourrelet.

Dans *ce genre* d'association où des produits plastiques passent en quantité insuffisante ou des produits nocifs sont introduits chez l'un ou l'autre symbiote, même chez les deux à la fois, la prospérité de l'association est atteinte à des degrés divers.

3° Les substances s et s' rencontrent une membrane m' ou m imperméable pour elles ; elles passent, non plus comme dans les cas précédents, sous leur forme chimique propre, mais à la suite de transformations en produits osmotiques au travers de m' ou de m . Cette transformation est, soit définitive, soit passagère et suivie d'une reconstitution de la forme chimique primitive.

C'est le cas de l'inuline du Topinambour dans ses hyperbioses avec le Soleil quand celui-ci joue le rôle de mésobiote, ainsi qu'il sera montré plus loin.

Dans ce genre de symbioses, la prospérité est variable mais en général inférieure à celle des plantes autonomes.

4° Les substances s et s' rencontrent une membrane m' ou m qu'elles peuvent traverser dans un seul sens et non dans l'autre; autrement dit, elles peuvent entrer dans la cellule mais non en sortir. C'est ainsi que s'isolent certains déchets ou que s'accumulent des réserves en des points donnés des symbiotes ou de l'un d'eux seulement, comme il sera montré quand sera traitée la fonction de réserve chez les plantes greffées.

5" Les substances *s* et *s'* sont retenues totalement ; elles ne passent ni sous leur forme chimique propre ni après transformation préalable au travers des membranes *m* et *m'* absolument imperméables pour elles. C'est ainsi que se comporte l'inuline en certains cas bien déterminés, ainsi que divers autres produits qui seront étudiés avec les phénomènes de carence.

Dans ce qui va suivre, nous examinerons successivement les variations des principes immédiats et des éléments des cendres, les alcaloïdes, les hydrates de carbone, les produits minéraux, etc., chez les symbiotes.

Quelque surprenant que cela puisse paraître au premier abord, la constitution chimique de l'épibioté et celle de l'hypobioté comparées à celles des témoins correspondants n'avaient jamais été étudiées jusqu'en 1901, époque à laquelle furent entreprises par M. Ch. Laurent à mon Laboratoire des séries de recherches sur les variations du chimisme des plantes greffées. On s'était en effet, comme nous l'avons vu, contenté d'effectuer des analyses de mêmes végétaux greffés sur hypobiotes variés mais sans étudier en même temps la composition des plantes autonomes de même espèce que les associés, soit qu'on ne possédât plus ces espèces, comme chez les arbres fruitiers à pépins, soit que, pour des raisons économiques comme chez les Vignes, on s'abstint par mot d'ordre de faire une comparaison qu'on savait fatalement gênante pour ceux qui avaient reconstitué leurs vignes françaises sur les vignes américaines.

Les expériences de Ch. Laurent (1903 à 1908) ont porté sur des Haricots, des Choux, des *Helianthus*, des Solanées et sur diverses Vignes françaises ou hybrides autonomes ou greffées sur des hypobiotes variés usités dans la pratique viticole courante au début du siècle actuel.

a) *Haricots, Choux divers et Sinapis, Helianthus, Tabac.* —

Les analyses des graines des Haricots témoins et des Haricots greffés, tant sur eux-mêmes que sur des races voisines, à végétation et à capacités fonctionnelles différentes montrent qu'il existe de légères variations dans la teneur de quelques principes immédiats

Tableau VI.

Composition comparée des graines du Haricot Noir de Belgique autonome
et greffé sur Haricot de Soissons gros.

-1 907

COMPOSITION centésimale à l'état sec	Noir Belgique témoin		Noir de Belgique greffé sur noir de Belgique		Noir de Belgique greffé sur Soissons		Soissons témoin		Soissons greffé sur Soissons		Soissons greffé sur noir de Belgique	
Cendres	4.74	4.67	3.84	3.93	5.24	5.38	5.18	5.14	4.94	4.90	4.06	4.22
Matières azotées	22.61	22.70	22.55	22.67	22.81	22.86	21.45	22.06	21.20	21.62	21.07	21.30
Extrait éthéré	3.46	3.38	3.65	3.61	3.48	3.29	4.00	4.05	3.98	4.00	4.23	4.18
Cellulose brute,	7.32	7.20	8.24	7.96	6.82	6.87	9.66	10.80	10.30	10.72	12.08	11.45
Matières saccharifiables.	39.60	39.76	42.61	42.82	40.23	41.10	37.95	38.06	39.70	39.95	38.16	38.70
COMPOSITION centésimale des cendres	Noir de Belgique témoin		Noir de Belgique greffé sur noir de Belgique		Noir de Belgique greffé sur Soissons		Soissons témoin		Soissons greffé sur Soissons		Soissons greffé sur noir de Belgique	
Acide phosphorique	28.95	28.61	28.15	28.32	26.21	25.35	25.17	24.95	24.96	25.08	26.10	26.18
Potasse	57.26	57.35	56.93	57.15	53.20	51.80	47.83	47.20	47.28	47.70	48.90	49.15
,Chaux	4.12	4.20	4.26	4.08	4.97	4.97	4.35	4.20	4.06	4.18	4.02	3.96
Magnésie.	5.10	5.02	4.88	5.05	7.35	7.46	10.48	10.93	11.10	10.92	10.21	10.08
Fer et alumine	0.90	0.90	0.90	0.88	0.92	0.90	1.10	1.10	1.28	1.20	0.96	0.90

et d'autres très accentuées au contraire dans les proportions de certains éléments des cendres (Voir le tableau VI ci-contre).

Les plus marqués de ces changements sont ceux qui concernent les teneurs en acide phosphorique et en potasse qui, diminuées dans les cendres des Haricots Noirs de Belgique greffés sur Soissons par rapport aux témoins Noirs de Belgique, sont augmentées au contraire dans les Soissons greffés sur Noirs de Belgique par rapport aux témoins Soissons. L'inverse a lieu pour la chaux et la magnésie.

Ces différences sont une conséquence des variations du régime de l'eau **C** du changement des capacités fonctionnelles combinés aux effets du bourrelet, qui avaient provoqué simultanément chez les individus dont les graines ont été analysées des modifications dans la prospérité relative de l'appareil végétatif et dans les graines. Celles-ci varient en nombre et en dimensions; leur épiderme était presque lisse chez les Noirs de Belgique greffés sur Soissons et plus ridé chez le témoin que chez les Noirs de Belgique greffés sur eux-mêmes.

Ces résultats concordent bien avec les conclusions tirées précédemment des cultures de ces deux races de Haricots effectuées en solutions nutritives et les complètent en les confirmant.

Ch. Laurent, après avoir ainsi étudié la composition comparée des Haricots témoins et des greffés a analysé ensuite

- a) Des greffes de Choux sur eux-mêmes;
- b) Des greffes inverses entre deux sous-races de Choux, le Chou-rave blanc et le Chou-rave violet ;
- c) Des greffes entre deux races différentes, le Chou cabus et le Chou-fleur et deux espèces de genres voisins, le Chou cabus et la Moutarde blanche (*Sinapis alba*).

Il a dosé successivement :

- i° L'eau et la substance sèche au moment de la récolte;
- 2° Les matières azotées par le procédé **Kjeldahl** et calculées en matières protéiques, l'extrait éthéré, la cellulose brute et les matières **saccharifiables** après leur transformation en sucres réducteurs;
- 3° Les cendres;

4" Les divers` éléments des cendres.

Les résultats obtenus avec les Choux-raves (greffes directes et greffes inverses) furent un peu différents en 1905 et en 1907, car la météorologie de deux années successives n'est pas la même. C'est ainsi que l'humidité se montra plus faible en 1905 chez les Choux autonomes quand ce fut le contraire en 1907.

Les proportions de la cellulose et des matières grasses, au cours de ces deux années, furent plus fortes chez les Choux greffés que chez les témoins. Les matières **saccharifiables** varièrent en sens inverse ainsi que les cendres.

La composition centésimale de celles-ci subit peu de changements, sauf pour la silice. En 1905, chez trois exemplaires non greffés, la proportion % de cet élément était de 5.54, 5.19 et 4.41. Chez les trois symbiotes correspondants, elle **s'était** abaissée à 3.94, 2.47 et 1.25. En 1907, les trois greffés donnaient un pourcentage de 2.82, 2.09 et 2.08.

En somme, il résulte de **ces** analyses que le greffage provoque chez les sous-races de Choux greffées entre elles des modifications de peu d'amplitude dans le chimisme en général.

Celles-ci, ainsi qu'on pourra s'en rendre compte en examinant les tableaux VII et VIII ci-dessous, sont beaucoup plus accentuées quand les symbiotes appartiennent à des races et surtout à des espèces différentes de Crucifères dont les rythmes de végétation ne sont pas les mêmes.

TABLEAU VII

*Composition chimique comparée des tiges et des feuilles du Chou cabus greffé sur Chou-fleur ainsi que sur **Sinapis alba**.*

ANNÉE 1905,

COMPOSITION centésimale à l'état sec	TIGES			FEUILLES TENDRES		
	Chou cabus non greffé	Chou cabus greffé sur Chou-fleur	Chou cabus greffé sur Sinapis	Chou cabus témoin	Chou cabus greffé sur Chou-fleur	Chou cabus greffé sur Sinapis
Cendres	7.75	6.75	6.80	8.38	7.40	8.38
Matières azotées	16.90	17.81	17.65	32.44	31.25	30.66
Extrait éthéré	1.26	1.32	1.17	3.55	3.77	2.82
Cellulose brute.....	22.50	26.14	32.78	9.14	10.15	10.44
Matières sacchari- fiables	12.61	14.20	14.84	14.20	15.49	16.46

Tableau VIII. – Résultats de 1907.

ANNÉE 1907.

	TIGES				FEUILLES TENDRES				GROSSES FEUILLES			
	Chou cabus émo	Chou cabus greffe sur chou cabus	Chou cabus greffe sur chou fleur	Chou cabus greffe sur Sinapis	Chou cabus témoin	Chou cabus greffe sur chou cabus	Chou cabus greffe sur chou fleur	Chou cabus greffe sur Sinapis	Chou cabus témoin	Chou cabus greffe sur chou cabus	Chou cabus greffe sur cho fleur	Chou cabus greffe sur Sinapis
Humidité	⁸⁶ .53	84.38	84.60	83.10	90.72	88.15	89.20	88.00	⁸⁷ .75	86.10	86.70	85.20
Composition centésimale à l'état sec												
Cendres	8.98	8.02	⁸ .35	7.57	10.12	8.95	9.32	8.30	15.62	14.21	16.30	13.65
Matières azotées	16.81	16.37	16.03	15.80	31.64	32.28	32.85	31.15	21.15	21.42	²⁰ .93	29.40
— extrait éthéré ..	1.37	1.30	1.68	1.46	3.82	3.66	4.71	4.12	2.28	2.37	² .95	2.50
Cellulose brute	20.35	22.81	23.42	28.70	8.93	10.35	10.28	10.93	10.90	11.67	11.07	13.25
Matières saccharifiables	13.37	14.83	^{15.47}	13.50	12.32	13.67	12.91	^{15.75}	15.35	16.21	15.82	16.78
Composition centésimale des Cendres												
Potasse	28.80	29.05	29.86	³¹ .46	^{35.92}	^{35.} ⁰⁸	³⁶ .73	^{34.} ¹⁵	^{32.} ⁶¹	32.15	32.80	^{33.} ⁸⁵
Chaux	18.35	18.30	17.83	15.00	13.70	13.55	13.42	14.65	15.00	14.82	14.46	12.52
Magnésie	^{3.} ²⁸	^{3.} ³⁵	^{3.} ¹²	^{2.} ³⁸	2.00	1.95	2.26	2.70	2.61	2.52	2.25	^{1.} ⁷⁵
Fer et alumine	1.35	1.41	1.38	1.20	1.30	1.20	1.30	1.72	1.42	1.40	1.40	1.81
Silice	15.25	14.91	15.37	11.63	9.08	8.96	9.26	10.00	11.88	12.06	12.24	^{8.} ⁹³
Acide phosphorique	7.06	7.42	7.21	8.96	8.83	⁸ .35	⁸ .77	⁷ .85	8.21	8.07	8.36	9.75

Des chiffres du tableau VIII, on peut conclure que les Choux cabus greffés sont plus riches en cellulose que les témoins, surtout quand ils sont greffés avec le *Sinapis alba*, plante de genre différent. 11 en est de même pour les matières saccharifiables, mais l'amplitude de la variation est moindre. C'est ce qui s'était aussi produit pour les matières grasses qui furent analysées à part en 1907.

Les matières azotées varient beaucoup suivant les catégories de greffes et suivant les années.

L'analyse des cendres est non moins instructive que celle des principes immédiats.

Les quantités de potasse et d'acide phosphorique augmentent chez les Choux cabus greffés et la proportion de ces éléments est plus grande chez le Chou greffé sur *Sinapis*. La chaux et la magnésie varient en sens inverse.

Ce qu'il faut retenir, c'est que la variation des principes immédiats et des éléments des cendres s'exerce en plus ou en moins par rapport aux Choux autonomes; elle est plus forte chez les Choux greffés que chez les témoins et est en relation avec la météorologie des années.

Ch. Laurent a fait l'analyse chimique des *Helianthus multiflorus* (Soleil multiflore) que j'avais greffés sur *Helianthus annuus* (grand Soleil) et qui, comme on l'a vu dans le tome II de cet ouvrage donnent lieu à de curieuses transformations morphologiques à la fois chez l'épibioté *H. multiflorus* et chez l'hypobioté *H. annuus*. Celui-ci, en particulier, se lignifie fortement; sa racine se ramifie et prend un développement exagéré par rapport aux témoins (fig. 1, pl. XVI).

Le tableau IX ci-dessous résume les variations des principes immédiats qui sont la conséquence de la vie symbiotique entre deux espèces, à rythmes de végétation fort différents, l'une vivace et se multipliant par tubercules, l'autre annuelle et se reproduisant exclusivement par graines.

TABEAU IX

Greffes de Soleil multiflore sur Soleil annuel.

MOYENNE des ÉLÉMENTS CONSTITUTIFS de plantes différentes	TIGES				FEUILLES	
	SOLEIL ANNUEL	SOLEIL MULTIFLORE	SOLEIL MULTIFLORE	SOLEIL MULTIFLORE	SOLEIL MULTIFLORE	SOLEIL MULTIFLORE
	Témoin	Hypob.	Témoin	Épibote	Témoin	Épibote
Cendres	6 65	5. 29	5.43	4.46	4.37	3.47
Matières azotées	16 81	12.12	15.03	15.59	11.69	11.32
Extrait éthéré	4.15	3.75	4. 13	3 80	8 69	8.11
Cellulose brute	17.25	31.30	19 II	16 74	6.57	7.32
Humidité	76.12	61.30	53.55	53.86	64.94	67.20

On remarquera, dans ce tableau, l'augmentation considérable (plus du double) de la cellulose brute chez le grand Soleil hypobote, tandis que les autres principes immédiats varient dans des proportions minimes. C'est une preuve, s'ajoutant aux précédentes, que la symbiose retentit de façon inégale sur la valeur des divers principes immédiats et qu'il ne faut pas conclure du particulier au général comme on l'a fait tant de fois à propos des vins de vigne greffées ou pour le glucoside cyanhydrique (1).

L'analyse immédiate des feuilles des Tabacs greffés sur Tomate (olodibioses et hémidibioses) a donné chez les témoins, comme moyenne des cendres, 19,01; chez les olodibioses, les cendres moyennes des feuilles étaient de 22,30; chez les hémidibioses, 21,10. L'augmentation était générale chez les greffés et plus accentuée chez les olodibioses.

Des variations marquées existaient aussi dans les proportions des éléments des cendres. La potasse titrait en moyenne 10,00 chez les Tabacs autonomes; chez les olodibioses, 7,67 et chez les hémidibioses, 8,52. La chaux, 34,09 chez les témoins; 32,66 chez les olodibioses; 29,94. La magnésie, 7,75 chez les témoins; 5,10 dans

(1) GUIGNARD, C. R. de l'Acad. des Sciences, 5907.

les *olodibioses* ; et 4,03 dans les *hémidibioses*. Le fer et l'alumine ont donné un pourcentage de 4,08 chez le témoin; de 6,20 dans les *olodibioses*, et de 4,31 dans les *hémidibioses*. Enfin la silice était de 12,29 en moyenne chez les Tabacs autonomes; de 15,75 chez les *olodibioses*, et de 12,32 dans les *hémidibioses*.

L'analyse montrait ainsi que certains éléments subissent une augmentation, d'autres une diminution et que ces modifications de composition varient suivant qu'on réalise des *olodibioses* ou des *hémidibioses*.

Si au lieu de considérer les moyennes pour chaque élément, on se reporte aux chiffres qui ont servi à les établir sur trois exemplaires chez les témoins et les greffés, on constate encore des variantes suivant les individus, mais elles sont plus marquées en général chez les greffés que chez les témoins, ce qui est dû aux bourrelets dissemblables qui ont une influence sur la conduction de l'eau et des matières solubles auxquelles elle sert de véhicule.

β) *Vigne*. — Dès les débuts de la reconstitution du vignoble français, l'on s'aperçut que le vin des *vignes* greffées différait de celui fourni par les anciennes vignes cultivées à l'état autonome. Cependant ce fait bien connu ne fut pas contrôlé scientifiquement car aucune analyse comparative n'avait été publiée jusqu'au moment où je déposai, le 2 février 1904, au ministère de l'Agriculture mon Rapport sur la mission dont il m'avait chargé à l'effet d'étudier les effets du greffage de la Vigne.

Ce travail publié *in extenso*, dans la *Revue de Viticulture* en 1904, contenait l'analyse de vins obtenus par M. *Jurie* chez son hybride 580 autonome et cultivé comparativement sur *Rupestris* du Lot et sur 41B *Millardet* (Voir le tabl. X ci-joint, année 1903).

Cette analyse fut faite sur des échantillons, numérotés pour éviter toute auto-suggestion, par Charles Laurent et la dégustation des trois échantillons, par M. *Falecki*, courtier en vins assermenté à Rennes. Des différences furent relevées au point de vue de la qualité des trois vins; le greffage sur *Rupestris* du Lot avait détérioré le vin par rapport au franc de pied; le greffage sur 41^B l'avait amélioré.

TABLEAU X

TYPES	nsi	A o al g d)	E a oo de		Cén	uc s (feh g)	idit OA	S fate e Po ss um	Cr e	
1903										
580. Greffé s. Pied-mère	1004.6	7° .6	gr.	gr.	gr.					
— Rupertris du Lot .	1003.2	8° .1	36.325	45.03	3.45	3.04	11.9	0.39	6.33	1.78
— 41 B	1004.1	9° .6	32.275	42.86	3.26	3 26	10.1	0.34	6.01	1.52
			35.205	44.93	2.56	2.56	11.6	0.36	6.93	1.84
1904										
580. — Pied-mère	999. ⁶	8° .2	28.05	34 5	3.05	6.3	6.5	0.24	5.96	1.00
— Rupertris du Lot.	99 ⁸ .4	8° .8	28.45	35 2	3.85	2.75	5.2	0.17	4.69	0.35
— 41 B	999. ²	9° .8	32.05	39 6	3.30	4.7	6.3	0.16	5.12	0.30
— Aramon Rupertris .	1000.5	7° .9	28.90	36 5	3.30	4.8	5.4	0.16	5.28	0.20
— 34 Em	99 ⁸ .6	9° .4	29.85	37 5	2.90	3.85	5.2	0.19	4.60	0.14
— Cabernet	997.8	9° .5	27 »	34 9	2.65	3.2	4.5	0.21	4.94	0.10
1245. — Pied-mère	999. ⁸	8° .6	29.05	32 7	3.35	4.07	4 8	0.13	6.40	0.15
— Rupertris du Lot .	997.5	9° .9	23.90	29 4	2.85	5.7	4.1	0.18	5.54	0.15
Mondeuse, franche de pied	99 ⁶ .3	9° .3	21.35	» »	2.65	2.64	5.4	0.19	4.69	0.20
— Vialla	995.5	9° .3	16.80	» »	2.85	2.1	3.9	0.18	3.84	0.15

Donc, chez la Vigne comme chez les plantes herbacées, peuvent exister des greffages détériorants et des greffages améliorants. L'analyse des trois vins présentait des différences de composition plus ou moins marquées suivant les éléments considérés.

D'autres recherches de même ordre furent faites en 1904 par Ch. Laurent, à la fois sur le 580 et le 1245 **Jurie**, ainsi que sur la **Mondeuse** (tableau X).

Curtel et **Jurie** (1), en 1906, donnèrent aussi une analyse intéressante des vins d'un hybride, le 1375¹ autonome et greffé sur trois **hypobiotes** différents (tableau XI). Elle vient à l'appui de celles de Ch. Laurent et les complète.

TABLEAU XI

Analyses du 1375¹ **Jurie** (1).

DESURE VINS	° cool	Acidité totale tit. 0° H ²	Acidité relative	Bia ara de potas	.	Co on- mét it (1)	ra s ca o ⁶	Cet dtes
Franç de pied ..	8°.5	8 0	0.35	0.48	1.46	130.8	22.76	2.32
Greffé sur Ber- landière	8°.2	8.6	0.47	0.64	I 04	100	29.16	1 12
Greffé s/ Rupes- tris Cordifolia :	8°.2	9.4	0.47	0.60	I 20	120	29.92	3.3 ²
Greffé sur 420 A.	8°.6	9.2	0.65	0.87	I II	102	30.2	2.04

Les chiffres des tableaux X et XI sont très instructifs. Si les diminutions de l'acidité et des extraits peuvent être dus en partie à la chaleur et à la sécheresse de 1904, celle des tannins provient de la greffe. Or, l'influence du **greffage** sur les proportions des tannins n'avait jamais été signalée jusqu'alors en viticulture malgré l'importance fondamentale de cet élément dans la conservation des vins.

(1) **CURTEL** et **JURIE**, *De l'influence de la greffe sur la qualité du raisin et son emploi à l'amélioration systématique des hybrides producteurs directs* (C. R. de l'Acad. des Sciences., tg février 5906).

Bien que les vins analysés aient été faits avec des précautions toutes spéciales par **Jurie**, il peut se faire que quelques-unes des différences observées dans leur composition proviennent de causes étrangères au greffage. Donc, malgré la concordance des résultats, il était utile d'opérer, non plus sur les vins, mais sur des moûts extraits à une même pression manométrique sur des raisins mûrs aussi également que possible.

Les analyses de **Curtel** (i) ont été faites sur des Pinots et des Gamays cultivés en Bourgogne. Ce sont celles des tableaux XII et XIII.

Tableau XII - (A) Raisins pressés.

Types de raisins	Dext rose	Lévu rose	Acide tartrique	Acide ascorbique	Ce dres	Azote total	Résidu colorant des peaux	Indice
Pinot greffé sur Riparia	109.70	72.44	15.3	0.65	2.50	2.24	100	0.40
Pinot franc de pied	97.98	80.48	15.1	0.71	3.34	1.56	115	0.65

Tableau XIII. - (B) Raisins épuisés par l'eau

Types de raisins	Dext rose	Lévu rose	Acide tartrique	Acide phosphorique	Bitartrate de potasse	Azote organique	Ce dres	Tannin	Résidu colorant
Pinot sur Riparia	87.30	102.05	9.20	0.46	8.47	4.02	5.15	1.05	100
Pinot franc de pied	81.07	98.05	8.54	0.61	8.51	3.17	5.45	1.85	126
Gamay sur Solonis	153.50		10.43	»	9.41	»	»	1.04	100
Gamay franc de pied	158.70		8.6	»	10.43	»	»	1.10	106

(i) **CURTEL**, De l'influence de la greffe sur la composition du raisin (C. R. de l'Acad. des Sciences, 12 septembre 1904).

De ces analyses **Curtel** a conclu que le jus des fruits des Pinots greffés est « plus abondant, d'ordinaire à la fois plus acide et moins sucré, moins riche en principes fixes, en phosphates notamment, plus chargé de matières azotées, moins tannique et moins coloré, d'une couleur moins stable. Les différences varient avec le cépage et le porte-greffe ».

Ces changements lui « ont paru surtout appréciables chez le Pinot greffé sur **Riparia**. Deux faits sont surtout à rappeler : la plus grande altérabilité de la couleur et l'excès d'œnoxydase chez le Pinot greffé; la plus grande abondance des matières azotées dans le moût. Ces deux faits expliquent peut-être le vieillissement plus rapide de ces vins de vignes greffées et leur plus grande sensibilité aux ferments pathogènes ».

Gayon et **Dubourg**, ayant analysé comparativement les matières sucrées provenant de raisins récoltés sur les mêmes cépages greffés et non greffés, n'avaient trouvé aucune différence sensible dans les rapports du glucose au lévulose. L'influence du greffage leur avait paru nulle sur la constitution des matières sucrées des raisins analysés par eux. Ces conclusions furent généralisées par **Ravaz** (1), sans apporter de faits nouveaux.

Il suffit d'examiner les analyses de **Curtel** pour voir que ces rapports varient chez les Pinots. De plus, le pourcentage des tannins diminue chez les raisins des greffés, et c'est là un résultat fréquent qui concorde avec ceux qui ont été déjà signalés par d'autres observateurs (2).

Les recherches de Ch. Laurent ont porté sur des cépages divers, le **Verdot**, le **Cabernet-Sauvignon**, le **Chardonnay**, le **Durif**, le **Chasselas**, le **Sauvignon**, et le **Merlot**, cultivés comparativement francs de pied et greffés dans le champ d'expériences de **Haut-Gardère**, à **Léognan** (Gironde), à **Maizeris**, à **Mouton-d'Armailhacq**, à **Fronsac**. Le **Chardonnay** et le **Chasselas** provenaient de **Thomery**.

(1) **RAVAZ**, *Sur les variations de la Vigne greffée*, Montpellier, 1904.

(2) En particulier pour les Châtaigniers utilisés dans les industries tanniques (Voir **RÉVEILLON**, *Le Châtaignier en Ille-et-Vilaine*) (Revue bretonne de Botanique, 1906).

Les tableaux XIV, XV, XVI et XVII donnent les résultats des analyses effectuées en 1905 et en 1906.

Tableau XIV. - Analyses des moûts du Verdot.

N°	Poids des gr. us	Poids des aff. s	Quantité de mo	Densité	W trait 100°	Quat e	Sucres (val. gr.)	Acidité en Sulf. 2	Tan
	Kilog.	Kilog.	ente		gr.	gr.	gr.		
1	1.025	0.180	585	1053.2	144.92	5.06	130.94	14.63	0.39
2	1.155	0.075	650	1052	142.37		110	6.10	0.26
3	1.660	0.070	800	1045.3	120.15	4.32	102.63	6.48	0.32
4	1.300	0.070	750	1063.7	169.82	3.75	148.64	6.45	0.09
5	1.140	0.080	615	1052.8	143.09	5.35	122.22	7	0.23
6	1.360	0.080	725	1055.2	148.62	3	130.94	6.67	0.26
7	1.220	0.060	625	1060.3	162.98	4.30	144.72	5.5 ⁸	0.29
8	1.130	0.070	640	1051.2	136.47	5.10	114.97	9.67	0.26

= Verdot franc de pied; 2 = Verdot greffé sur *Riparia* Gloire; 3 = Verdot greffé sur *Riparia* tomenteux; 4 = Verdot greffé sur *Rupestris* du Lot; 5 = Verdot greffé sur Taylor-Narbonne; 6 = Verdot greffé sur Aramon-*Rupestris* Ganzin; 7 = Verdot greffé sur *rois*; 8 = Verdot greffé sur Vialla.

Ce tableau fait ressortir l'énorme diminution d'acidité à la suite du greffage du Verdot qui est un cépage girondin caractérisé précisément par sa richesse en acide.

D'autre part, certains produits comme le sucre, l'extract, les cendres subissent, suivant les cas, des augmentations ou des diminutions plus ou moins profondes. On peut donc dire que, au point de vue des effets du greffage, il y a des greffages améliorants et des greffages détériorants suivant le produit utilitaire considéré.

Les résultats obtenus avec le Verdot furent présentés à l'Académie des Sciences par Gaston Bonnier qui en souligna l'intérêt. Mais les Américanistes veillaient; la Note ne fut pas insérée dans les Comptes rendus. Elle parut dans la *Revue générale de Botanique* (1904); son directeur se préoccupa de la vérité scientifique et non du mot d'ordre défendant de parler de la diminution de qualité des vins fournis par les Vignes greffées.

Tableau **XV**. - Analyse des moûts de Cabernet-Sauvignon, etc. (1905).

TYPES	es gra	ods fl	Q ue m		a to		de s ing		
Moûts des raisins de Léognan									
	K.	K.	cmc.		gr.	gr.	gr.	gr.	gr.
Cabernet-Sauvignon, sur Riparia-Gloire	0.870	0.070	485	1062.3	201.5	3.90	161.33	9.7	0.330
sur Riparia tomenteux ..	0.835	0.066	485	1065	209.6	3.85	185.36	8.21	0.470
sur Rupestris du Lot	0.880	0.120	500	1060	194.5	3.65	152.00	7.72	0.365
- sur Taylor Narbonne....	0.870	0.115	490	1061	199.35	3.30	164.73	7.48	0.460
sur Aram. Rup. Ganzin ..	0.865	0.110	480	1054.5	176.25	3.55	138.17	8.96	0.325
sur IOI	0.990	0.125	520	1057	182.50	3.10	146.04	8.80	0.455
- sur Vialla	0.850	0.115	465	1061.5	196.30	3.75	166.67	8.30	0.290
sur franc de pied	0.885	0.117	500	1066	215.75	2.60	201.47	7.34	0.450
Moûts des raisins de Maizeris									
Cabernet-Sauvignon franc de pied	2.520	0.115	1500	1091.2	242.5	4.65	190.00	4.78	0.225
greffé.....	2.540	0.130	1500	1085.5	1222.15	4.25	176.70	5.12	0.115
Moûts des raisins de Thomery									
Chardonnay franc de pied	0.860	0.045	533	1053	178.5	3.10	143.38	11.90	0.580
- greffé sur IOI	1.010	0.060	585	1058.3	193.65	2.60	167.96	9.64	0.625
Durif franc de pied	1.200	0.065	760	1040	140.65	3.00	116.92	13.32	0.575
- greffé sur Riparia Rupestris IOI	1.480	0.095	940	1028.5	110.25	2.75	96.43	11.42	0.375
Chasselas franc de pied	0.520	0.020	330	1055	135.6	3.25	126.60	10.14	0.510
- greffé sur Aramon Rup. Ganzin ..	0.485	0.012	320	1053	131.75	4.00	124.60	7.72	0.420
- sur Mourvèdre Rupest. 1202 ..	0.620	0.028	400	1066	165.80	4.50	152.00	6.76	0.520
- sur Rupestris du Lot	0.480	0.022	305	1058	146.25	5.20	138.18	7.24	0.845
- sur Riparia Gloire	0.480	0.020	300	1059.2	148.75	4.40	143.40	9.66	0.310

Tableau XVI. - Analyses des moûts de Cabernet-Sauvignon et de Sauvignon (1906).

TYPES		Quantité de m	Densité	Extrait 1000	Cendres	Sucre (Fehling)	Acidité en So ₄ H ₂	Tannin	Poids de Marc sec
Moûts des raisins de Léognan									
Cabernet-Sauvignon	greffé sur Riparia-Gloire	670	1087.5	228.36	3.02	204.30	5.74	0.856	82.00
	- Riparia tomenteux.....	680	1080.00	203.54	3.76	178.50	6.05	0.923	81.00
	- Rupestris du Lot	660	1083.5	216.52	3.90	197.63	5.33	0.648	73.50
	- Taylor-Narbonne	670	1080.20	205.03	3.47	179.76	5.38	0.696	73.00
	Aramon Rupestris Ganzin n°1	690	1076.20	190.02	3.20	171.52	5.64	0.664	82.00
	- 101'	690	1081.7	209.42	3.03	186.30	4.88	0.615	76.00
	Viala	690	1081.0	206.89	3.34	183.60	4.83	0.567	75.00
	Franc de pied	690	1082.8	213.32	3.12	196.93	5.51	0.754	78.00
Sauvignon	greffé sur Riparia Gloire	650	1088.2	237.93	2.80	23.50	5.49	0.550	77.00
	- Riparia tomenteux	620	1091.8	245.60	2.91	226.55	5.98	0.615	75.50
	- Rupestris du Lot	630	1085.3	231.32	2.64	202.40	5.30	0.453	77.50
	- Taylor-Narbonne	690	1093.8	268.99	2.69	233.35	5.48	0.486	71.00
	Aramon Rupestris Ganzin n°1	690	1089.0	237.46	2.67	219.50	5.17	0.469	74.00
	- 101"	670	1093.5	264.81	2.96	231.43	5.14	0.486	76.00
	Viala	695	1082.2	212.08	3.61	199.30	4.86	0.405	72.00
	Franc de pied	690	1091.7	244.24	3.22	225.40	4.86	0.531	72.50
Moûts des raisins de Mouton d'Armailhacq									
Cabernet-Sauvignon greffé sur Riparia-Gloire		700	1092.4	243.78	2.78	228.80	5.82	0.615	76.00
Franc de pied		720	1086.8	226.20		208.72	5.01	0.729	76.00
Merlot greffé sur Riparia Gloire		670	1094.4	247.04	2.68	231.20	5.04	0.518	52.00
Franc de pied		700	1084.8	219.56	2.80	199.10	4.55	0.680	56.00
Cabernet-Sauvignon greffé		750	1092.5	235.94	2.36	212.70	6.10	0.644	72.50
Franc de pied		700	1098.4	251.09	2.48	236.60	5.48	0.606	81.00
Merlot greffé		750	1081.6	202.84	2.41	181.85	5.43	0.376	48.50
Franc de pied		700	1190.1	227.48	2.82	206.05	5.92	0.502	53.50

Tableau XVII

	DENSITÉ		1906	1905	EXTRAIT		1905	SUCRE		1906
	1905	DIFFÉRENCE			DIFFERENCE	1906		DIFFÉRENCE		
1	1062,0	+ 25,5	1087,5	201,50	+ 7,86 =	228,36	161,33	+ 42,97 =		
2	1065,2	+ 15,0 =	1080,0	209,6	- 5,46 =	203,54	185,36	- 6,86 =	178,35	
3	1060,0	+ 23,0 =	1083,0	194,5	+ 22,02 =	216,52	152,0	+ 45,63 =	197,62	
4	1061,0	+ 19,0 =	1080,0	199,35	+ 5,68 =	205,03	164,73	+ 15,03 =	179,76	
5	1054,5	+ 21,7 =	1076,0	176,25	+ 13,77 =	190,02	138,17	+ 33,35 =	171,52	
6	1057,0	+ 24,7 =	1081,7	182,5	+ 26,92 =	209,42	146,04	+ 40,26 =	186,3	
7	1061,0	+ 20,0 =	1081,0	196,3	+ 10,59 =	206,89	166,97	+ 16,63 =	183,60	
8	1066,0	+ 16,8 =	1082,8	215,75	- 2,43 =	213,32	201,47	- 4,54 =	196,93	

ACIDITÉ			TANNIN		
1905	DIFFERENCE	1906	1905	DIFFERENCE	1906
1	9,17 - 3,43 =	5,74	0,33	+ 0,526 =	0,856
2	8,21 - 2,16 =	6,05	0,47	+ 0,453 =	0,923
3	7,72 - 2,39 =	5,33	0,365	+ 0,283 =	0,648
4	7,48 - 2,10 =	5,38	0,460	+ 0,236 =	0,696
5	8,06 - 3,32 =	5,64	0,325	+ 0,339 =	0,664
6	8,80 - 3,92 =	4,88	0,455	+ 0,160 =	0,615
7	8,30 - 3,57 =	4,83	0,290	- 0,277 =	0,567
8	7,34 - 1,83 =	5,81	0,450	+ 0,304 =	0,754

1. Cabernet-Sauvignon greffé sur **Riparia** Gloire.

2. Cabernet-Sauvignon greffé sur **Riparia** tomenteux.

3. Cabernet-Sauvignon greffé sur **Rupestris** du Lot.

4. Cabernet-Sauvignon greffé sur Taylor-Narbonne.

5. Cabernet-Sauvignon greffé sur Aramon-**Rupestris-Gazin** n° 1.

6. Cabernet-Sauvignon greffé sur **101**.

7. **Vialla**.

8. franc de pied.

Les tableaux **XV** et **XVI** font ressortir des changements importants dans la constitution chimique des moûts suivant qu'ils proviennent des témoins ou des divers symbiotes.

A ces différences s'en ajoutent d'autres qui proviennent des variations de la météorologie des années successives qui a, sur la composition chimique des raisins, une influence considérable, nettement mise en évidence pour le Cabernet-Sauvignon en 1905 et 1906 (tableau **XVII**).

Les chiffres démontrent que, conformément aux déductions indiquées dans mon Mémoire (1) au Congrès de Lyon, en 1901 et aux conclusions de mon Rapport au ministre de l'Agriculture déposé le 2 février 1904 et publié (2) dans la *Revue de Viticulture*, « *Le greffage fait varier la Vigne et son principal produit le vin* ».

C'est si vrai que, dans la pratique vinicole, on a été obligé de corriger les moûts et les vins dont la composition était défectueuse et d'autoriser l'addition d'acide tartrique, de sucre, de tannin, d'acide citrique, d'acide sulfureux ou de bisulfite de potasse pur, etc.

C'est si vrai que les dégustateurs professionnels, les commerçants, les viticulteurs de bonne foi conviennent du fait. D'après G. **Couderc**, dont l'autorité viticole est unanimement reconnue, « il est certain que le greffage, tel qu'il a été pratiqué jusqu'ici, a nui à la qualité du vin; ce phénomène a été d'autant plus sensible que les vins occupaient une place plus haute dans l'échelle oenologique. »

Si, au lieu d'examiner les moûts et les raisins des Vignes cultivées en vue de la fabrication du vin, on examine ceux des Vignes cultivées pour la table, on trouve des résultats de même ordre que les précédents.

Cela ressort nettement des analyses effectuées par G. Rivière et G. **Bailhache** sur des raisins récoltés à **Thomery**, en 1919, sur des Vignes autonomes et sur les mêmes variétés greffées sur des **hypobiotes** américains ou franco-américains (tableau **XVIII**).

(1) Lucien DANIEL, *Les variations spécifiques dans le greffage ou hybridation asexuelle* (Comptes rendus du Congrès international de l'hybridation de la Vigne, tenu à Lyon, 1901).

(2) Lucien DANIEL, *Premières notes sur la reconstitution du vignoble français par le greffage* (Revue de Viticulture, 1904).

TABLEAU XVIII

Analyse des raisins du Chasselas musqué autonome et greffé sur divers hypobiotes (3).

Origine des raisins	Sucre par litre de moût	Acidité en $\text{So}_4 \text{H}_2$	Observations
Chasselas musqué autonome	195 gr.	2,80	musqué
Chasselas greffé sur 157 ⁿ	204	2,40	musqué
Chasselas greffé sur Riparia Gloire	200,50	2,57	Très musqué
Chasselas greffé sur 3309	200	2,57	musqué
Chasselas greffé sur Aramon - Rupestris - Ganzin	107	2	musqué
Chasselas greffé sur 41 ^B		3,37	musqué
Chasselas greffé sur 1202	187,50	3 40	musqué
Chasselas greffé sur Taylor-Narbonne .. .	180	2,80	musqué

On remarque, en dehors des changements indiqués dans les poids des raisins et dans les quantités relatives du sucre et de l'acidité, que le goût musqué du raisin a été *accentué* par l'un des hypobiotes, le Riparia Gloire conservé par le 157ⁿ, le 41^B et l'Aramon-Rupestris Ganzin, et *supprimé* par le 3309, le 1202 et le Taylor-Narbonne.

L'existence de l'amélioration, de la conservation et de la détérioration par greffage suivant les unions réalisées est confirmée ainsi d'une façon très nette.

On doit à ces deux auteurs d'autres recherches intéressantes sur la composition comparée des fruits de Variétés de Poirier ou de Pommier greffées sur hypobiotes différents. Bien qu'elles ne comportent pas la comparaison avec les francs de pieds cortès-

(1) G. RIVIÈRE et G. BAILHACHE, Communication faite à la Société nationale d'Horticulture de France, février 1909.

pendant aux variétés étudiées — et cela se comprend car il y a longtemps que ces francs de pied n'existent plus dans les cultures, car on les multiplie exclusivement par la greffe —, elles n'en apportent pas moins une intéressante contribution à l'importante question des variations du chimisme quantitatif et qualitatif des arbres fruitiers à pépins greffés.

Les tableaux XIX, XX et XXI contiennent les résultats obtenus.

TABLEAU XIX

Moyenne des analyses du Doyenné d'hiver autonome et greffé sur franc et sur Cognassier, faites en 1886 et en 1887 (1).

Nature des éléments dosés	Hypobiote Poirier	Hypobiote Cognassier
Poids moyen des fruits	320 gr.	435 gr.
Sucre total par litre de jus	90 gr. 40	115 gr. 90

TABLEAU XX

Analyse des fruits du Poirier Triomphe de Jodoigne autonome et greffé sur franc et sur Cognassier (1).

Nature des éléments dosés et particularités	Hypobiote Poirier	Hypobiote Cognassier
Couleur du fruit	Entièrement vert	Jaune doré teinté de rose du côté du soleil
Poids moyen de 10 fruits	280 gr.	406 gr.
Densité des fruits	° .993	° .99 ⁸⁷
Densité du jus à 150	1.046	1.051
Acidité en So' H'	1.070	1.196
Cendres par litre de jus	2 gr. 066	2 gr. 466
Sucre réducteur par litre de jus	90 gr. 066	95 gr. 466
Sucre total par litre de jus	93 gr. 400	102 gr. 333

(1) Gustave RIVIÈRE et G. BAILHACHE, /OC. *cit.*; Gustave RIVIÈRE, *Traité d'arboriculture fruitière*, 1928, p. 211.

(2) Ces poiriers, âgés de 15 ans, avaient été traités de façon absolument identique en dehors de l'emploi de deux hypobiotes différents. Voir RIVIÈRE et

TABLEAU XXI

*Analyse des fruits du Pommier Calville blanc autonome
et greffé sur Doucin et sur Paradis (1).*

Nature des éléments dosés et particularités	Hypobioté Doucin	Hypobioté Paradis
Couleur des fruits	Jaune sur fond légèrement vert	Jaune cire, teinté de rose du côté du Soleil
Poids moyen de 5 fruits	220 gr.	285 gr.
Acidité du jus en So' H'	2.40	3. 23
Cendres par litre de jus	4 gr. 80	3 gr.
Sucre réducteur par litre de jus	83 gr.	rot gr. 20
Saccharose	36 gr.	51 gr. 40
Sucre total par litre de jus	119 gr.	152 gr. 60

G. Rivière à propos de la Vigne, p. loi, fait remarquer avec raison que « conclure que la greffe provoque une modification, *toujours heureuse*, dans la composition des produits du greffon, c'est négliger de tenir compte des résultats acquis ».

Il serait tout aussi exagéré de dire que la modification produite est *toujours mauvaise*. Cela dépend du caractère modifié, considéré au point de vue utilitaire.

Ce que l'on doit retenir de ces analyses, c'est qu'elles confirment ce que la théorie des capacités fonctionnelles permettait de prévoir.

Méthode Microbiologique

Les changements du chimisme chez les plantes greffées par rapport aux plantes autonomes peuvent encore être mis en évi-

BAILHACHE, *Influence du sujet porte-greffe sur le greffon* (C. R. de l'Acad. des Sciences, ter mars 1897).

« De l'ensemble de ces expériences, dit G. Rivière dans son *Traité d'arboriculture*, p. 211, il résulte que le sujet porte-greffe exerce une influence considérable sur le greffon, puisqu'il jouit de la propriété d'exalter ou d'affaiblir la plupart des phénomènes physiologiques dont celui-ci est le siège. »

(1) G. RIVIÈRE et BAILHACHE, *Contribution à la physiologie de la greffe* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 2 avril 1906).

dence d'une façon indéniable par l'emploi de la méthode microbiologique, comme l'a montré Charles Laurent (1).

Les moûts des raisins, obtenus à l'aide de la presse manométrique, qui avaient en partie seulement servi pour l'analyse macrochimique en 1904, furent abandonnés à l'air libre dans mon Laboratoire. Ayant remarqué des différences sensibles dans l'époque d'apparition des moisissures et dans le volume de celles-ci, Ch. Laurent étudia ces variations en opérant avec des Champignons déterminés (*Botrytis cinerea* et *Penicillium glaucum*) d'abord à l'air libre, puis à l'aide d'ensemencements, de façon à obtenir des cultures bien pures.

Les résultats furent les suivants :

Les moûts stérilisés du Verdot autonome et des Verdots greffés furent loin de se comporter d'une façon uniforme (1904). Ceux qui provenaient des greffes sur Rupestris du Lot, sur 101¹⁴ et sur Vialla furent attaqués au bout de six jours; ceux des Verdots greffés sur Riparia Gloire, Riparia tomenteux et Taylor-Narbonne, au bout de onze jours; enfin ceux du Verdot greffé sur Aramon-Rupestris Ganzin et du Verdot autonome témoin le furent seulement au bout de seize jours.

En 1905, furent étudiées à l'air libre, dans les mêmes conditions, des moûts obtenus à l'aide de la presse manométrique, puis stérilisés.

Avec le Cabernet-Sauvignon, les différences de développement furent moindres que chez le Verdot. Cependant elles se manifestèrent : tandis que chez le Cabernet-Sauvignon autonome le *Penicillium glaucum* se montrait le onzième jour, comme chez les greffés sur 101¹⁴, Riparia tomenteux et Rupestris du Lot, et se développait lentement, il apparut seulement le douzième jour chez le greffé sur Riparia Gloire. Au contraire, chez le greffé sur Aramon-Rupestris Ganzin, il se montra le dixième jour et le neuvième chez les greffés sur Vialla et Taylor Narbonne. Son développement chez ceux-ci se montra particulièrement rapide.

Dans les mêmes conditions, des variations importantes furent

(1) Ch. LAURENT, *loc. cit.*, page 123.

constatées chez le Chardonnay, le *Durif* et les Chasselas provenant de *Thomery* (Seine-et-Marne).

Le fait le plus saillant de ces premières observations, c'est l'inégale vitesse du développement du *Penicillium glaucum* suivant la nature des moûts. Bien que ces moûts fussent placés au voisinage les uns des autres, leur contamination pouvait s'être faite à des moments différents, ce qui pourrait expliquer, en partie, les variations relevées par Ch. Laurent, quand il s'agit de modifications légères dans l'époque de l'apparition du Champignon dans le liquide et dans son volume relatif.

Pourtant, on comprend difficilement que les *Verdets* greffés sur *Rupestris* du Lot et sur *Aramon-Rupestris* *Ganzin* puissent se contaminer tous les trois le sixième jour quand le témoin ne l'est que le seizième jour.

Il était donc nécessaire de faire de la question, une étude plus scientifique en se servant de la méthode des cultures pures telle qu'on la pratique en microbiologie.

Le champignon employé fut le *Botrytis cinerea* provenant des cultures d'un professeur spécialiste, le docteur Bodin. Ce Champignon a une grosse importance *œnologique* et c'est pour cela qu'il fut choisi de préférence. On sait en effet qu'à l'état de *pourriture grise*, il est un des principaux facteurs de la casse *diastasique*, et qu'à l'état de *pourriture noble* il est pour les vins de Sauternes un facteur indispensable de qualité.

Dans ces expériences, les moûtsensemencés le même jour et mis à l'étuve à 25° ont donné des cultures (fig. 552) photographiées le même jour pour le Chardonnay, et le 22^e jour pour le *Durif*, car chez le témoin de celui-ci, le *Botrytis* n'avait débuté que vingt jours après l'ensemencement. Ces photographies (i) montrent les différences considérables qui se produisent dans la facilité relative

(i) Une partie seulement des photographies publiées par Ch. Laurent est reproduite ici. On trouvera le reste dans sa Thèse, p. 126 et suiv., ainsi qu'une série de quatre tableaux donnant l'analyse des moûts après 25 ou 28 jours de culture du *Botrytis*, et le poids des récoltes de celui-ci, chez le Cabernet-Sauvignon et le Sauvignon greffés *et* francs de pied. De même y est notée la variabilité des résultats suivant que la stérilisation avait été faite à l'autoclave ou à la bougie.

du développement suivant la nature des moûts, et qui sont analogues à celles qu'avait révélées les cultures à l'air libre.

Par' les deux méthodes, on put constater : 1° que les moûts des raisins rouges étudiés ne se comportèrent pas comme ceux des vins blancs; 2° qu'il y a des variations de résistance au *Botrytis* comme au *Penicillium*, mais qu'elles ne sont pas les mêmes (fig. 552).

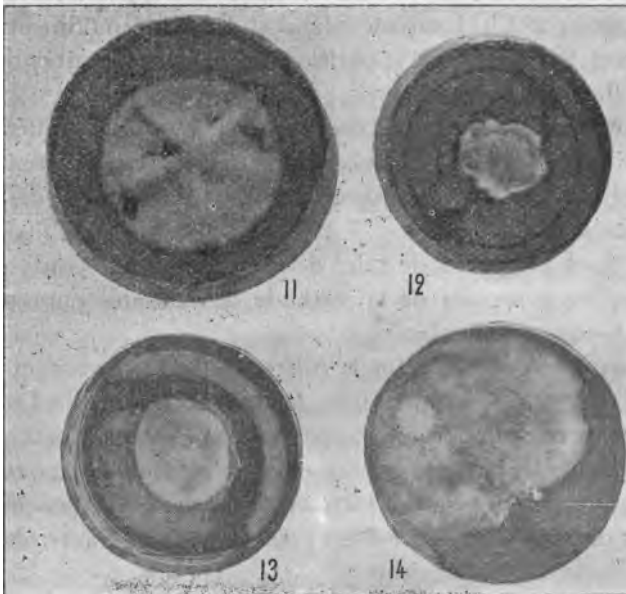


FIG. 552. Aspect des moûts chez le Chardonnay autonome (no 11) et le Chardonnay greffé (no 12) ; chez le Durif franc de pied (no 13) et le Durif greffé (no 14).

En même temps qu'il s'occupait des moûts du raisin, Ch. Laurent étudiait au même point de vue les Choux-raves blancs et violets autonomes et leurs greffes inverses.

Des bouillons furent faits avec 10 grammes de plantes sèches traitées par 500 centimètres cubes d'eau distillée à l'ébullition pendant deux heures, en renouvelant l'eau au fur et à mesure de son évaporation. Après avoir filtré et complété à 500 centimètres cubes, ces bouillons furent stérilisés et ensemencés avec du *Botrytis cinerea*, d'une part, avec du *Penicillium glaucum* de l'autre.

Des différences se manifestèrent comme pour les moûts des raisins. Le sens de la variation dépendit de la nature des *épibiotes* et de celle des *hypobiotes*. Dans les greffes inverses de ces deux sortes de Choux, la résistance du bouillon à l'envahissement du *Champignon* change suivant l'*hypobiot*e utilisé et suivant l'espèce ensemencée sur les bouillons de culture.

Il résulte de ces faits que, puisque tout être vivant est sensible aux modifications de son aliment, les variations constatées dans la rapidité relative du développement du *Botrytis cinerea* et du *Penicillium glaucum*, dans leur prospérité, dans les résidus laissés par eux dans les moûts des raisins de Vignes autonomes et greffées sur divers *hypobiotes*, sont une preuve de plus qui s'ajoute à l'analyse *macrochimique* pour montrer que le chimisme de l'*épibiot*e et de l'*hypobiot*e est plus ou moins profondément modifié, tantôt en *plus*, tantôt en *moins* suivant les cas.

β. — *Alcaloïdes*. — Les premières recherches sur la migration des alcaloïdes au travers du bourrelet chez les plantes greffées remontent à 1882. L'honneur en revient à un savant hollandais Bernelot Moëns (1) qui, à ce point de vue, étudia, au jardin botanique de Buitenzorg, à Java, des greffes effectuées entre le *Cinchona succirubra* (Quinquina rouge des Indes), gros producteur de quinine, et le *Cinchona Calisaya*, var. *Ledjeriana* (Quinquina jaune du Pérou), surtout producteur de cinchonidine.

Il constata que l'*épibiot*e *C. Ledjeriana* présentait une augmentation marquée de quinine, tandis que l'*hypobiot*e *C. Succirubra* contenait plus de cinchonidine. Ces changements, plus marqués au voisinage du bourrelet allaient en diminuant d'intensité jusqu'à une distance de 0 m. 50 de ce barrage.

C'était là une preuve très nette que, dans le transport des substances d'un symbiote à l'autre, des produits réactionnels de chacun d'eux peuvent passer de l'un à l'autre.

Les travaux de Bernelot Moëns furent repris par Van Leersum (2) qui, en les étendant et précisant, confirma les résultats obtenus.

(1) Bernelot Moëns, *De Kina-cultuur in Azië*, Batavia, 1882, p. 375.

(2) VAN LEERSUM, *Over den invloed die de Cinchona succirubra onderstamt en de daarop gëente Ledjeriana*, Batavia, 1889.

A propos de l'apparition ou de l'augmentation de la **cinchonidine** dans l'**épibioté**, Van **Leersum** conclut ainsi : « étant donnés ces résultats, il est impossible de méconnaître l'influence de la souche **Succirubra** sur la composition de l'écorce **Ledjeriana** greffée sur elle ».

De même, dit-il, « il est curieux de remarquer que la teneur en quinine des divers exemplaires a varié considérablement : ainsi la souche de certains greffes avait une quantité de quinine égale à 1,5 pour 100, tandis que d'autres en présentaient environ 3 pour 100 ou davantage ».

Outre leur intérêt théorique, ces faits ont une portée pratique, car ils montrent que les produits utilisés en médecine peuvent être modifiés par des greffages appropriés et que l'idée des greffes *médicamenteuses* des Anciens n'était pas aussi absurde qu'elle paraît au premier abord, telle qu'ils l'avaient exprimée,

Trois ans après la publication du mémoire de **Bernelot Moëns** parut un travail de **Strasburger** (1) et de **Klinger** relatif à des greffes du *Datura* **Stramonium** sur le *Solanum tuberosum*. **Klinger** constata, à l'analyse, de petites quantités d'atropine dans les tubercules de l'**hypobioté**.

Donc, dans le transport des substances d'un symbiote à l'autre, un produit réactionnel *spécifique* d'un des associés peut passer à l'autre associé au niveau du bourrelet. Ici il ne s'agit plus d'une variation *quantitative* comme pour les quinquinas, mais d'une modification *qualitative* plus intéressante et plus démonstrative encore.

Dans des recherches faites à mon Laboratoire, en 1905-1908, **Charles Laurent** étudia le passage des alcaloïdes dans les greffes de la Belladone et de la Tomate.

En 1905, il constata que l'atropine passait de l'**épibioté** Belladone dans l'**hypobioté** Tomate et que l'inverse ne se produisait pas dans les **olodibioses** qui lui avaient servi pour cette étude (2).

(1) **STRASBURGER**, *Ueber Wcrwachungen und deren Folgen* (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., t. III, 1885).

(2) **Ch. LAURENT**, *Sur la présence de l'atropine dans les greffes de Belladone sur Tomate* (Congrès de l'**AFAS**, Cherbourg, 1905).

En outre, les dosages comparatifs de l'atropine dans les feuilles de la Belladone autonome et dans celles de la Belladone greffée sur Tomate lui donnèrent des quantités d'alcaloïdes différentes. Le pourcentage des feuilles du témoin chez 5 exemplaires était pour cent de feuilles sèches, de 0 gr. 303, 0 gr. 294, 0 gr. 296, 0 gr. 302, 0 gr. 219. Celui des feuilles des greffés était, dans les mêmes conditions, de 0 gr. 334, 0 gr. 330, 0 gr. 318, 0 gr. 338, 0 gr. 331.

Ces résultats étaient fournis par un mélange de feuilles appartenant à des témoins différents d'une part, à des épibiotes différents d'autre part. Ils montrent nettement que, dans ces conditions, les quantités d'atropine sont plus élevées chez les Belladones greffées sur Tomate.

En 1906, il reprit ces expériences en les étendant et les précisant (1). Non seulement il étudia, comme en 1905, des olodibioses mais il examina des hémidibioses entre la Belladone et la Tomate en analysant chacune d'elles (fig. 552). Les résultats obtenus sont indiqués ci-dessous; ils correspondent à l'atropine pour cent de matière sèche.

TABLEAU XXII

OLODIBIOSES			HÉMIDIBIOSES					
FEUILLES		RACINES TOMATE	FEUILLES			RACINES	TIGES	
Témoin	Epibioté	Hypobioté	Témoin Belladone	Epibioté Belladone	Hypobioté Belladone	Hypobioté Tomate	Hypobioté Tomate	
0.322	0.312	0.008	0.322	0.198	0.314	0.008	0.002	
0.314	0.224	0.065	0.314	0.247	0.327	0.009	0.003	
0.319	0.20	0.0082	0.319	0.275	0.336	0.012	0.004	
0.298	0.301		0.298	0.221	0.306			
0.324	0.210		0.324	0.169	0.297			
	0.272		»	0.263	»			
»	0.194		»	»	»			
»	0.230	e	»	»	»			
»	0.293	»	»	»	»			

(1) Ch. LAURENT, *Sur la variation de la quantité d'atropine et la recherche de cet alcaloïde dans les greffes de Belladone et de Tomate* (Revue bretonne de Botanique, p. 71, 1906)

Les analyses chimiques faites en 1906 révèlent de nouveaux faits intéressants. Les proportions d'alcaloïdes de la Belladone autonome ont été plus fortes et moins variables que chez les Belladones greffées dans les *olodibioses*. La variation de l'alcaloïde a été plus prononcée chez les *épibiotes* Belladone dans les *hémidibioses* que dans les *olodibioses*. Chez les pousses laissées à l'*hypobiote* Belladone dans les *hémidibioses*, les proportions d'atropine différaient à peine de celles des témoins.

Dans les *olodibioses*, trois exemplaires de la Tomate *hypobiote* possédaient de faibles quantités d'atropine dans son appareil souterrain. Il y en avait aussi en quantité sensiblement égale dans trois échantillons des *hémidibioses* et il y en avait moins dans les racines de la Tomate *hypobiote* que dans sa tige. C'est là un fait intéressant qui montre que les quantités d'atropine émigrant de l'*épibiote* Belladone à la Tomate *hypobiote* vont en diminuant au fur et à mesure que l'analyse porte sur des parties de plus en plus éloignées du bourrelet.

Ces résultats rappellent en somme ce qui se passe pour la quinine et la *cinchonidine* dans les expériences de *Bernelot Moëns* et de Van *Leeersum* chez les Quinquinas.

En 1907, Ch. Laurent (i) a de nouveau étudié des *hémidibioses* de Belladone et de Tomate et recherché à la fois l'alcaloïde par l'analyse chimique et l'action *mydriatique* que cette substance exerce sur la pupille de l'*œil*. Les fruits furent supprimés chez la tige de Belladone *hypobiote*.

Les variations observées à l'analyse furent sensiblement les mêmes qu'en 1906.

Le fait intéressant, c'est que, *microchimiquement*, l'iodure de potassium ioduré donna une fois une réaction positive dans le fruit de la Tomate et dans ses feuilles et sa tige et deux fois dans ses racines. L'acide picrique et la réaction de *Vitali* donnèrent également des résultats positifs nets.

Quant à la réaction *mydriatique*, elle fut très nette chez le

(i) Ch. LAURENT, *Etude sur les modifications chimiques que peut amener la greffe dans la constitution des plantes* (thèse de Doctorat ès Sciences, Rennes, 1908).

chat, la grenouille et même chez l'opérateur lui-même ainsi que je l'ai constaté personnellement.

Aussi Ch. Laurent a-t-il conclu qu'il faut attribuer à la greffe l'arrivée dans la Tomate d'une substance à effets *mydriatiques* qui ne se rencontre jamais chez les Tomates autonomes.

Les expériences de Ch. Laurent et les études qu'il avait faites sur les variations du chimisme des Vignes greffées suscitèrent de vives controverses, car elles touchaient à des gros intérêts économiques (1). J'avais indiqué que l'expérience de *Strasburger* sur les greffes de *Datura* et de Pomme de terre suffisait à elle seule à renverser le dogme de la conservation intégrale du chimisme chez les plantes greffées.

Vers 1906, *Lindemuth* (2) publia le résultat de greffes de *Datura*, Jusquiame, etc., sur Pomme de terre. Dans aucun cas, il ne fut décelé d'atropine ou d'alkaloïde voisin dans les tubercules de l'*hypobioté* Pomme de terre (3).

A cette même époque, Grafe et *Linsbauer* (4) étudièrent des greffes de *Nicotiana Tabacum* sur *Nicotiana affinis*. Cette dernière est considérée comme dépourvue de nicotine ou si pauvre en cet alcaloïde qu'on peut n'en pas tenir compte. Le *Nicotiana affinis* greffé sur *Nicotiana Tabacum* renfermait des proportions de nicotine allant de 0 gr. 84 à 3 gr. 56 pour cent de matière sèche. Dans la greffe inverse, des résultats de même sens furent obtenus et les expérimentateurs conclurent que l'aptitude du *Nicotiana affinis* à former de la nicotine s'est accrue sous l'influence de son conjoint, riche en nicotine.

(1) Voir « *La question phylloxérique s.*, loc. cit.

(2) *Ueber angebliches Vorhandensein von Atropin in Kartoffelknollen infolge von Transplantation* (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 28 nov. 1906).

(3) Lewin qui avait fait ces analyses trouva cependant dans les tubercules de la Pomme de terre des traces d'une substance qui avait la propriété de remettre en mouvement le coeur d'une grenouille arrêté par la muscarine. Il ne dit pas si cette substance existait dans le témoin, ce qui ~~est~~ été important à connaître pourtant.

(4) GRAFE und LINSBAUER, *Ueber die wechseltige Beeinflussung von Nicotiana Tabacum und N. affinis bei der Pfropfung* (Ber. d., Deutsch. Bot. Ges., p. 366, 1906).

En 1907, Ernst Schmidt et Meyer (1) essayèrent en vain de déceler, dans les tubercules de la Pomme de terre portant pour épibiote un *Datura*, une substance à effets mydriatiques.

Ces résultats négatifs accumulés amenèrent Strasburger, vieilli, à désavouer son collaborateur Klinger, sans avoir à nouveau recommencé son expérience.

Mais, deux ans plus tard, les mêmes expérimentateurs firent des recherches nouvelles dans des greffes de *Datura* sur Pomme de terre. Cette fois, à l'aide de méthodes plus précises, ils constatèrent le passage de l'atropine dans la tige de la Pomme de terre. Il en fut de même pour la nicotine dans des greffes de *Nicotiana Tabacum* sur *N. affinis*.

A la suite de leurs analyses ils conclurent (2) : « Nos recherches ont prouvé d'une manière certaine que les alcaloïdes du *Datura* et du Tabac passent à travers la greffe. Il est ainsi établi que ce transport peut avoir lieu pour des matières non plastiques. *Il semble donc possible que les cellules différentes' qui se mélangent à l'endroit de la greffe puissent agir en symbiose et s'influencer réciproquement' »*.

C'était, en somme, la confirmation complète de l'existence d'influences spécifiques pouvant, en certains cas, s'exercer entre les conjoints, comme je l'ai indiqué dès le début de mes recherches sur la greffe (3).

En France, presque au même moment que Meyer et Schmidt en Allemagne, Javillier (4) confirma le passage de l'Atropine dans des greffes de Belladone sur Tomate, mais il ne put le déceler dans les greffes de Belladone sur Pomme de terre. Il obtint naturellement des variantes, suivant les greffes étudiées, dans la répartition

(1) E. MEYER und E. SCHMIDT, *Die Wanderung der Alkaloïde aus dem Pfropfreise in die Unterlage* (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., 23 avril 1907).

(2) A. MEYER et E. SCHMIDT, *Flora*, mars 1910, etc.

(3) Lucien DANIEL, *La variation dans la greffe et l'hérédité des caractères acquis* (Ann. des Sciences nat., Bot., 1888) et travaux antérieurs. C'était d'ailleurs une opinion qu'avait, ainsi qu'on le verra plus loin, formulée Strasburger lui-même pour expliquer l'origine des hybrides de greffe.

(4) JAVILLIER, *Sur la migration des alcaloïdes dans les greffes de Solanées sur Solanées* (Compte rendu de l'Académie des Sciences, 23 mai 1910) et in Annales de l'Institut Pasteur, 1910.

de l'alcaloïde et les organes de la Tomate où il avait pénétré. Il n'observa, dans des greffes de Tabac sur Pomme de terre, aucun passage de la nicotine de l'épibioté à l'hypobioté.

De nouveaux travaux, faits assez récemment, ont confirmé définitivement le fait de la possibilité du passage des alcaloïdes

Jean Ripert (1), dans des recherches faites à mon Laboratoire, a étudié cette question en se servant conjointement de la microchimie et de la méthode physiologique qui se complètent mutuellement. Il a suivi la migration de l'atropine depuis la plante qui produit cette substance jusqu'aux points où elle pénètre dans la plante réceptrice au travers des tissus. Il a étudié à la fois des parabioses, des olodibioses et des hémidibioses effectuées chez diverses Solanées (Belladone et Tomate, Belladone et *Solanum Dulcamara*, Belladone et Aubergine, Belladone et Pomme de terre, Belladone et *Solanum nigrum*, *Datura* et Pomme de terre, *Datura* et Tomate, Jusquiame et Aubergine.

A l'aide de l'iodure de potassium ioduré, qui donne avec l'atropine des cristaux caractéristiques, il a vu, dans les parabioses de Belladone et de Tomate, l'alcaloïde se localiser d'abord dans les parenchymes cicatriciels et passer ensuite dans la moelle.

C'est surtout dans les olodibioses et les hémidibioses que le passage est très prononcé. L'atropine est quelquefois transportée à des distances considérables du bourrelet, soit dans la racine de la Tomate hypobioté d'une Belladone, soit dans l'appareil aérien de la Tomate épibioté placée sur Belladone ou *Datura*.

Ce transport varie beaucoup en intensité et en étendue selon les exemplaires greffés qui sont étudiés. Cela tient à la diversité des bourrelets, dont la structure est très variable. Dans les expériences de Jean Ripert, chez certains exemplaires, l'atropine ne descendait pas au-dessus de 8 centimètres dans l'hypobioté Tomate. On la trouvait au contraire, dans certaines greffes inverses, jusque dans les fruits de l'épibioté Tomate où l'on pou-

(1) Jean RIPERT, *Sur la variation et le rôle des alcaloïdes de la Belladone* (Thèse de Doctorat ès Sciences, Rennes, 1922) et articles publiés antérieurement dans la *Revue bretonne de Botanique*, 1920 et 1921.

vait nettement la caractériser par l'iodure de potassium ioduré et par l'action mydriatique.

Les résultats varient encore suivant les espèces associées par le greffeur. La migration est plus active quand la Belladone est unie à la Douce-Amère (*Solanum Dulcamara*) que si elle est associée à la Tomate (*Solanum Lycopersicum*) ou à la Morelle (*Solanum nigrum*).

Il a signalé en outre que la migration est plus marquée quand la Belladone joue le rôle d'hypobiote que quand elle sert d'épibiote, ce qui montre, une fois de plus si c'était nécessaire, que les résultats fournis par des greffes inverses entre espèces de capacités fonctionnelles différentes ne sont pas identiques.

D'une façon générale, l'atropine se localise surtout dans la zone périmédullaire de la moelle. En aucun cas, les alcaloïdes de la Belladone n'ont paru être utilisés par son associé, ce qui montre que ce sont des déchets par la suite.

De plus, l'hypobiote de la Belladone a une influence sur le pourcentage de l'atropine chez celle-ci. Avec la Tomate, la Belladone contient 0,335 pour cent d'atropine; avec le *Solanum nigrum*, 0,222 seulement quand les témoins non greffés, venus dans des conditions identiques aux Belladones greffées, en contenaient 0,353. Ces résultats sont intéressants pour la médecine et la pharmacie.

En 1921, un certain nombre d'individus provenant d'un même pied de *Solanum Dulcamara* furent greffés au Laboratoire sur des racines prises aussi sur un même pied âgé et très développé de Belladone.

Au bout de la première année de greffe, Jean Ripert constata que les alcaloïdes de la racine hypobiote avaient, en faible quantité, émigré dans la Douce-Amère épibiote. Quand le pourcentage d'atropine était de 0 gr. 250 en moyenne chez les racines des témoins, les racines des greffés titraient 0 gr. 217. L'épibiote Douce-Amère en contenait 0 gr. 019 pour cent seulement (1). D'où

(1) Jean RIPERT, *Migration des alcaloïdes dans la greffe de quelques Solanées* (Revue bret. de Botanique, 15 décembre 1921).

une perte totale de 0 gr. 033 pour cent chez l'hypobiote, dont une partie seulement se retrouvait dans l'épibiote.

En 1922 (1), une nouvelle analyse comparative fut effectuée par Jean Ripert. Cette fois le pourcentage des alcaloïdes chez les épibiotés *Solanum Dulcamara* atteignit 0 gr. 061. Chez la racine hypobiote, la diminution des alcaloïdes était plus grande qu'en 1921, puisque les parties vieilles ne contenaient plus que 0 gr. 168 et les parties jeunes 0,072, ce qui donnait une teneur moyenne de 0 gr. 130 pour cent.

Selon l'auteur, cela tient à ce qu'il ne se produit pas une variation des alcaloïdes parallèle à l'augmentation du poids de la matière sèche de la racine à l'aide des produits fournis par l'épibiote.

En 1925, quelques-uns des exemplaires greffés étaient encore en pleine végétation et les greffes étaient âgées d'un peu plus de 4 ans. L'étude chimique de celles-ci fut faite par M. E. Pôtel et par moi (2). A cette époque, l'épibiote était très ramifié et ses pousses étaient rampantes. Ses tissus, dans les régions âgées, étaient très lignifiés (fig. 1, pl. XIV).

Aux changements de géotropisme et de structure correspon-daient des différences marquées dans la constitution chimique ainsi qu'on peut s'en rendre compte par les analyses suivantes, faites les unes au début, les autres à la fin de la végétation, sur la racine témoin et sur deux exemplaires différents de racines greffées.

(s) Jean RIPERT, *Sur les variations des alcaloïdes avec l'âge dans la racine de la Belladone greffée.*

(2) L. DANIEL et E. PÔTEL, *Grefte de Douce-Amère sur racines de Belladone* (Comptes rendus de l'Acad. des Sciences, 7 septembre 1925) et *Nouvelles recherches sur les greffes de Solanum Dulcamara et d'Atropa Belladonna* (Revue Bret. de Botanique, p. 131, 1925).

TABLEAU XXIII

Racines de Belladone analysées en mars 1925, à l'état de vie ralentie.

Pourcentage du produit frais	Racine normale témoin	Racines greffées	
		No	Nº ..
Eau	78.00	90.00	92.00
Matière sèche totale ..	22.00	10.00	8.00
Cendres.....	1.3	1.1	0.8
Cellulose	4.1	1.3	1.5
Alcaloïdes totaux	0.284	0.087	0.072

D'autre part, nous avons analysé séparément les parties âgées de la Belladone témoin. Les résultats ont été les suivants :

TABLEAU XXIV

Pourcentage du produit frais	Partie jeune	Partie âgée
Eau	79.00	77.00
Matière sèche totale	21.00	23.00
Cendres	1.20	1.40
Cellulose	3.1	5.8
Alcaloïdes totaux	0.319	0.260

Les analyses effectuées à la fin de la végétation, quand la Douce-Amère était en fruit, donnèrent les résultats ci-dessous.

TABLEAU XXV

Racine de Belladone greffée avec la Douce-Amère

Pourcentage du produit frais	Partie jeune	Partie âgée
Eau	90.00	89.00
Matière sèche totale	10.00	11.00
Cendres	1.1	1.2
Cellulose	1.2	1.6
Alcaloïdes totaux	0.038	0.036
Solanine .	Présence	Présence

TABLEAU XXVI

Tiges de Douce-Amère greffée sur Belladone et tiges du Témoin

Pourcentage du produit frais	Partie inférieure voisine du bourrelet	Partie supérieure assez éloignée du bourrelet	Douce-Amère témoin
Eau	78.00	80.00	85.00
Matière sèche totale	22.00	20.00	15.00
Cendres	1.3	1.2	1.6
Cellulose. —	10.3	9.6	6.9.
Atropine	0.029	0.09	Néant
Solanine (r)	La même	La même	La même

De ces analyses comparatives, on peut tirer les" conclusions suivantes :

1° L'abaissement progressif de la teneur en alcaloïdes de la racine greffée (3 à 4 fois moins d'atropine chez celle-ci que chez le témoin) coïncide avec le développement progressif des radicales et des racines secondaires, ce qui vient à l'appui de l'hypothèse de Jean Ripert. La racine greffée ne fabrique pas d'alcaloïdes avec les matériaux fournis par son épibioté. Les déchets alcaloïdiques qu'elle contient au moment du greffage se partagent en trois parts : l'une reste dans la racine ancienne; une autre va dans les racines nouvelles; la troisième émigre dans l'épibioté.

(1) Il est très difficile d'obtenir à l'état pur les glucosides genre « Solanine » ; c'est pourquoi ne figurent pas de chiffres dans ce tableau. Cependant les essais et pesées de produits nous ont amené à penser que la teneur en Solanine de la Douce-Amère autonome et de la plante greffée est sensiblement la même dans les deux cas.

En outre, nous avons relevé une augmentation très nette du manganèse chez la Douce-Amère greffée. C'est là un fait important, car il montre la variation d'un catalyseur qui se localise surtout dans les tissus où les transformations chimiques sont le plus intenses. Cela concorde fort bien avec l'accentuation très sensible de la vitalité chez les *Solarium Dulcamara* greffés par rapport à l'exemplaire autonome.

2° Les alcaloïdes de la Belladone montent dans l'épibioté en traversant le bourrelet cicatriciel. Inversement le glucoside solanine descend de l'épibioté dans l'hypobioté qui n'en saurait fabriquer lui-même puisqu'il ne possède aucune partie verte.

Ces passages de substances spécifiques d'un associé à l'autre et les variations quantitatives de leurs éléments constitutifs par rapport aux témoins de même espèce venus dans des conditions de milieu identiques en dehors de la greffe chez les Solanées ou les Rubiacées (Quinquinas) sont la preuve que le chimisme qualitatif et quantitatif des plantes autonomes est changé par la vie symbiotique dans des proportions variables suivant les espèces et la résultante biologique de chaque association.

Remarquons enfin que, d'après les analyses de Ch. Laurent sur les Tabacs (*Nicotiana Tabacum*) autonomes et sur les Tabacs greffés sur Tomate, la nicotine diminue d'une façon sensible dans les feuilles des épibiotés, mais dans des proportions moindres chez les olodibioses que chez les hémidibioses.

Si l'on compare ces résultats à ceux obtenus par Schmidt et Meyer chez les greffes de *Nicotiana affinis* et de *N. Tabacum*, on voit que la nicotine se comporte de façon inverse dans les deux cas. C'est une preuve de plus que, pour un produit donné chez un végétal, la variation peut se traduire par une hausse ou une baisse. Si l'on considère un produit utilitaire, dans le cas de hausse, le greffage améliore; dans le cas de baisse, il détériore. On ne saurait trop appeler l'attention sur cette conclusion, ni trop la répéter; il est, à ce point de vue, absolument indispensable de choisir les hypobiotés améliorants (1) et de rejeter les hypobiotés détériorants. Pour la conservation) d'un type qu'on veut multiplier, il est nécessaire de n'utiliser que les hypobiotés neutres, qui n'amènent que très tardivement une variation chez leurs épibiotés. C'est ce que l'expérience peut seule indiquer dans l'état actuel de la science.

(1) Ces principes ont été appliqués, depuis les indications données par moi ou mes élèves, au greffage des arbres fruitiers à pépins en Belgique et en Allemagne et ça et là en France au greffage de la Vigne.

En résumé, il ressort de ces diverses analyses, effectuées et répétées par divers chimistes, qu'il y a passage, en certains cas, de un ou de plusieurs alcaloïdes spécifiques d'un symbiote à l'autre. C'est là un fait d'une importance fondamentale qui démontre nettement que le chimisme qualitatif spécifique est changé dans ces greffes. Toutes les expériences négatives, quel qu'en soit le nombre, ne sauraient l'infirmier.

Cette pénétration des alcaloïdes ne s'effectue qu'à une distance du bourrelet variable suivant l'alcaloïde considéré, suivant la nature des associés et les organes d'individus différents d'une même espèce et ceux de l'individu, comme aussi suivant la nature des bourrelets d'union.

Dans les greffes effectuées entre plantes dont l'une fabrique l'alcaloïde et l'autre non, l'aptitude à sa transformation peut être exaltée chez la première ou être réduite par la symbiose; c'est ainsi que, à la suite d'une hémihyperdibiose avec la Tomate, la Belladone mésobioté a perdu la faculté de fabriquer de l'atropine (fig. i, pl. XIII).

Une espèce pauvre en nicotine peut devenir plus riche à la suite de son greffage sur une espèce qui fournit des proportions plus élevées de cet alcaloïde.

¶. *Glucides*. — Les glucides (amidon, inuline, sucres, glucosides, acides, tannins, etc.), sont des produits de l'activité cellulaire dont les variations quantitatives ont été précédemment étudiées.

Deux de leurs fonctions dans la vie du végétal nous intéressent tout particulièrement au point de vue du passage au niveau du bourrelet et des variations du chimisme. Ce sont : 1° la régulation de la turgescence, un des facteurs essentiels de la croissance des deux conjoints; 2° la fonction de réserve, c'est-à-dire, d'une part, l'accumulation des matériaux de réserve qui s'effectue dans des tissus spéciaux au moment du passage à l'état de vie ralentie; d'autre part, la mise en mouvement, sous l'action de diastases appropriées, des dites réserves qui rentrent en totalité ou en partie dans le torrent circulatoire lors de la reprise de la végétation active.

Parmi les glucides qui offrent le plus d'intérêt relativement à leurs variations quantitatives ou qualitatives après le greffage, il faut citer l'amidon, l'inuline, les saccharoses, le glucoside cyanhydrique, les tannins, les pigments, etc.

Amidon. — L'assimilation de l'anhydride carbonique a pour corollaire une formation d'amidon, principalement dans les cellules où se rencontre le glucose; l'inverse, c'est-à-dire la formation d'amidon dans celles qui contiennent du lévulose peut aussi avoir lieu; c'est un *fait* exceptionnel qui n'est pas encore expliqué.

Cette formation a lieu seulement pendant le jour. Elle est due à ce que les sucres élaborés dans les cellules, en s'accumulant, déterminent une pression osmotique exagérée qui ferait éclater la membrane cellulaire si elle n'était annihilée par leur passage à l'état d'amidon (loi de Maquenne) (1) ; pendant les nuits chaudes, l'amidon (comme les sucres résultant de l'assimilation chlorophyllienne) disparaît presque complètement.

A nouveau transformé en glucose, il est employé à la croissance des organes. L'amidon ainsi produit chaque jour à la lumière dans les feuilles est donc le *régulateur de la croissance*. Cuboni a montré que la facilité de l'évacuation des produits d'assimilation influe sur l'accumulation de l'amidon et qu'il y a un optimum variable avec les espèces. C'est là un fait important. Il permet de comprendre ce qui se passe chez les plantes herbacées greffées, tant que la cicatrisation n'a pas rétabli la marche de la croissance.

(1) Maquenne a formulé ainsi cette loi : « Tout corps soluble peut s'accumuler en un point de l'organisme vivant quand sa formation en ce point donne lieu à un abaissement de la pression osmotique ». C'est ainsi que le glucose fournit du saccharose ou de l'amidon.

En provoquant artificiellement la pénétration de solutions sucrées dans les tissus, Böhn (1883) a provoqué l'apparition de grains d'amidon dans des feuilles de Monocotylédones qui n'en possèdent pas. J'ai, par greffe, provoqué le dépôt d'amidon dans les Haricots et les Choux (1892) cultivés dans l'eau, culture qui déterminait une pression très élevée.

Molliard a plus tard fait apparaître de l'amidon chez des Radis en les cultivant sur des milieux sucrés. Jean Daniel a constaté de l'amidon dans les racines du *Daucus maritima* qui n'en possèdent pas quand elles sont cultivées assez longtemps à l'intérieur des terres. Enfin dans des greffes du Radis jeune sur jeunes Choux-fleurs, le tubercule de l'épibote emmagasine à la fois des sucres et de l'amidon.

Pendant cette période, l'**épibioté** continue à assimiler sous cloche (fig. 236) ; la croissance n'existant plus au début et restant longtemps trop faible pour utiliser les produits assimilés, il fabrique de l'amidon qui se dépose en abondance dans ses parenchymes.

Des faits analogues existent chez divers Monocotylédones greffées et chez certaines Dicotylédones pendant la phase de l'union provisoire et aussi pendant les débuts de la reprise définitive tant que la croissance normale des associés n'est pas assurée. Quant à l'**hypobioté**, il ne reçoit rien ou très peu de chose de son **épibioté**, tant qu'une soudure suffisante n'a pas rétabli les échanges ; les sucres qu'il fabrique dans la feuille d'appel et le peu qui **resce** de sa tige verte, sont en trop faible quantité pour déterminer une forte pression à l'intérieur des cellules. On conçoit dès lors qu'il fabrique peu ou pas d'amidon. Aussi, sur une coupe transversale de la région d'union constate-t-on, chez l'autogreffe du Lis blanc, de l'amidon en abondance dans le biseau de l'**épibioté** quand il

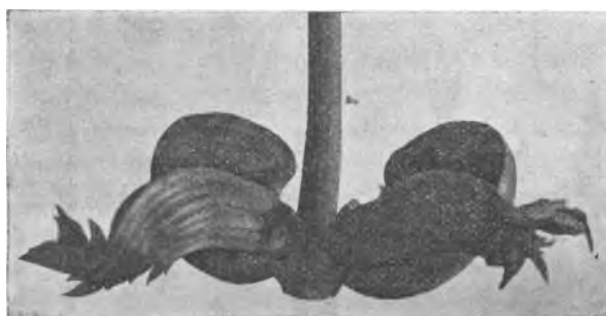


FIG. 553. Pousses fasciées de Haricot de Soissons décapité.

n'en existe pas dans la partie fendue de l'**hypobioté**. L'**épibioté** tout entier est riche en amidon ; l'**hypobioté** entier en est complètement dépourvu.

Il y a lieu de faire ici une remarque concernant les greffes de Haricots, élevés en solutions nutritives ou dans le sol à l'air libre. Dans ces greffes sur jeunes germinations, la décapitation arrête la croissance et détermine chez le Soissons **hypobioté** le départ de

pousses de remplacement naissant à l'aisselle des cotylédons. Les réserves contenues dans ceux-ci se portent dans ces organes réparateurs qui sont alors fortement suralimentés. Aussi les pousses sont-elles souvent fasciées et se brisent-elles par places si des pluies surviennent (fig. 553).

Ces résultats sont la conséquence de la décapitation et **indé**pendants de la symbiose, car ils se rencontrent chez les jeunes germinations décapitées, non seulement chez les Haricots de Soissons, mais même chez des Soleils annuels dans la tige desquels la brisure se fait longitudinalement (fig 554).

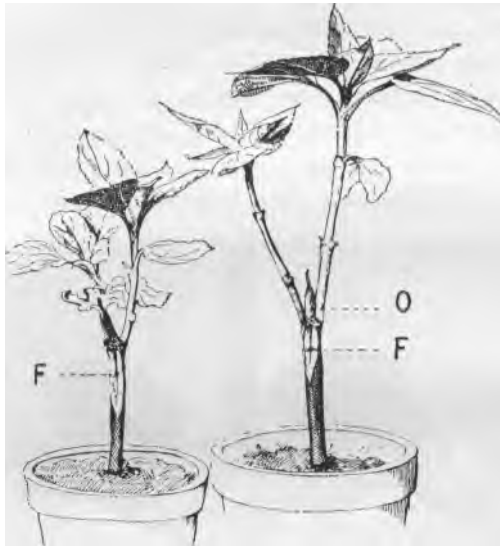


FIG. 554. Déchirures longitudinales de jeunes germinations de ,Soleil décapitées : F, fentes; O, onglet de pincement.

Il ne faut pas confondre ces fasciations et brisures avec celles qui sont causées chez les symbiotes quand la reprise est complète et qui sont dues aux variations du régime de l'eau dans l'association sous la double influence du bourrelet et des différences de capacités fonctionnelles entre les associés. De même on ne doit pas assimiler, comme certains l'ont fait à tort, le dépôt d'amidon dans l'épibiotte pendant la durée de la reprise et ceux qui se font ulté-

rieurement au moment de la mise en réserve quand vient l'époque du ralentissement de la vie chez les plantes bisannuelles ou vivaces. Cette mise en réserve exige le transport des sucres dans les tissus d'organes spécialisés à cet effet et qui sont souterrains chez les végétaux se multipliant végétativement. Au contraire, chez les plantes annuelles qui se reproduisent exclusivement par graines, toutes les réserves s'accumulent dans la graine.

Les matériaux dont dérive l'amidon *descendent* dans les organes souterrains; ils *montent* dans la graine.

Chez les plantes greffées, le bourrelet se trouve, dans les deux cas, sur le chemin parcouru par les glucides solubles quand la croissance reprend chez les associés une fois la cicatrisation achevée. Ces produits de la photosynthèse provenant de l'épibioté passent fatalement, au moins en partie, dans l'hypobioté puisque celui-ci prospère et prend un développement plus ou moins grand suivant les cas. Jusqu'au moment où l'épibioté et l'hypobioté doivent passer à l'état de vie ralentie, l'amidon formé chaque jour continue à régulariser la turgescence et la croissance commune des associés.

Au moment où commence à entrer en jeu la fonction de réserve, la croissance s'arrête progressivement, pendant qu'une partie de plus en plus considérable de l'amidon va se déposer dans les organes souterrains ou les graines.

Que se passe-t-il alors au niveau du bourrelet ? On pourrait logiquement supposer que les sucres doivent passer au travers de ce barrage avec facilité, au moins dans les autobioses dont les membranes cellulaires ont obligatoirement les mêmes propriétés osmotiques.

Pourtant ce n'est pas obligatoirement le cas, ainsi que le montrent les résultats fournis par le greffage sur lui-même du Haricot de Soissons vivace au moment où les premières feuilles opposées apparaissent. On constate invariablement, si l'on empêche la formation des tiges et des racines réparatrices qu'aucun dépôt d'amidon ne se fait dans les racines de l'hypobioté. Chez l'épibioté, toutes les réserves émigrent dans la graine et le Haricot vivace devient ainsi annuel.

Si l'on a soin d'enterrer l'hypobioté et de laisser sur l'épibioté quelques racines réparatrices qui s'enfoncent dans le sol, on voit alors celles-ci se renfler et l'épibioté reste ainsi vivace à la suite de son affranchissement quand l'hypobioté meurt en entier.

Quand on laisse en même temps une pousse feuillée se développer sur l'hypobioté, celui-ci emmagasine alors des réserves et lui aussi reste vivace. A la fin les deux parties associées se séparent en donnant naissance chacune à un individu nouveau.

Cet exemple est des plus intéressants. Il montre bien que, au moment de la mise en réserve, l'osmose ne peut être le facteur qui s'oppose au passage des sucres de l'épibioté dans l'hypobioté. Il s'agit plutôt d'une différence d'état biologique, c'est-à-dire d'une différence de tension entre les cellules des deux parties, en dessus et en dessous du bourrelet.

D'autres greffes entre espèces dont les unes se tuberculisent souterrainement et les autres non, sont également instructives.

Considérons la greffe de *Solanum dulcamara* faite avec un jeune rameau de cette espèce, au printemps, sur une racine âgée d'*Atropa Belladonna*; on constate au bout de plusieurs années que les associés se sont fort bien développés simultanément. La racine hypobioté a donné des pousses de remplacement assez fortes et a grossi normalement en emmagasinant de l'amidon. Les sucres de l'épibioté ont donc passé au travers du bourrelet dans le magasin de réserve habituel de l'hypobioté (fig. i, pl. XIV).

Si l'on greffe la Tomate, le *Datura Stramonium*, etc., sur la Pomme de terre, on constate que, même dans les olodibioses, l'hypobioté Pomme de terre donne des tubercules dont le nombre et le poids varient suivant les exemplaires. Donc il y a passage du glucose au travers du bourrelet; il est cependant un peu entravé, car le plus souvent la récolte en tubercules est réduite par rapport aux témoins et aux hémidibioses chez lesquelles l'on a laissé à l'hypobioté des rameaux réparateurs feuillés.

La différence de vitalité et de développement des tubercules d'une variété de Pomme de terre telle que la Fluke peut être très marquée suivant que ces organes proviennent de la plante autonome ou de celles qui sont greffées. Ainsi, au mois de mars, les

tubercules du franc de pied étaient déjà ridés et portaient des bourgeons **racinés**; ceux de la Fluke greffée avec la Tomate étaient un peu ridés mais n'avaient pas encore poussé; ceux qui provenaient de la Fluke nourrie par la Belladone avaient gardé leur forte turgescence et portaient un jeune bourgeon (fig. 555).

Dans le cas des greffes inverses de Pomme de terre sur Tomate, sur *Datura* **Stramonium**, sur Piment, etc., les **hypobiotes** sont incapables de fournir des magasins de réserve puisque ce sont des plantes annuelles. Les réserves fabriquées par la Pomme de terre **épibiot**e restent en entier chez celle-ci. Elles se déposent dans des magasins de réserve anormaux qui apparaissent dans les bourgeons **sous**, la forme de tubercules aériens, isolés ou en chapelet (fig. 263), ou encore dans les renflements plus ou moins épais de la gaine des feuilles vertes, lesquels se soudent aux tubercules aériens ou restent distincts suivant les cas (fig. 2, planche XIV).

Assez souvent les renflements ainsi formés, à croissance limitée, éclatent sous l'influence de pluies succédant brusquement à la sécheresse. Les plaies se cicatrisent et se comblent à l'aide de méristèmes accidentels fournissant du liège à l'extérieur et du parenchyme de réserve à l'intérieur.

Ici encore les questions d'osmose ne sauraient être en cause puisque, dans les greffes inverses précédentes, les sucres des **épibiotes** descendaient dans l'**hypobiote** Pomme de terre. En effet, les mêmes phénomènes se produisent quand on brise partiellement une tige sur un pied autonome de cette espèce. Ils sont la conséquence des différences d'état biologique et de turgescence entre la partie supérieure et la partie inférieure à la cassure.

La couleur des tubercules aériens varie suivant que les tubercules souterrains des diverses variétés greffées sont pourvus ou non de pigments.

Avec la Fluke, les tubercules aériens sont verts; ils sont rouge brun plus ou moins foncé chez la Merveille d'Amérique et l'**Early** rose; ils sont violet bleu chez la Géante bleue et violet noir chez la Nègresse.

Leur couleur, pour un même variété, peut changer suivant la nature de l'**hypobiote**.

La chair est plus ou moins verte chez les tubercules aériens de la plupart des variétés de Pommes de terre greffées; elle reste violet noir chez la Négresse comme chez les tubercules souterrains.

Les bourgeons deviennent plus rares et sont moins enfoncés, particulièrement chez les tubercules aériens de la Fluke et de la Négresse qui acquièrent parfois d'assez grandes dimensions chez les *épibiotes* nourris par la Tomate (fig. 263 et fig. 2, pl. XIV).

Si l'on examine maintenant les greffes entre deux variétés ou espèces qui se tuberculisent souterrainement, par exemple deux

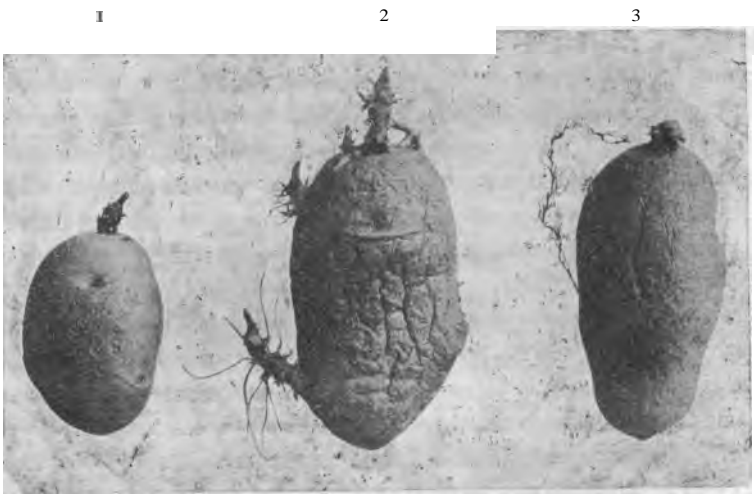


FIG. 555. Tubercules de Pommes de terre, en mars; 1. Pomme de terre greffée avec la Belladone; 2. tubercule du témoin; 3. tubercule de Fluke greffée avec la Tomate.

variétés de Pomme de terre, on constate que l'*hypobiote* donne des tubercules souterrains et l'*épibiote*, des tubercules aériens. Il en est de même si l'on greffe le *Solanum Commersonii* sur le *Solanum tuberosum*, etc.

Les greffes de Pomme de terre sur Belladone prospèrent assez mal; l'*épibiote* fournit de bonne heure de petits tubercules aériens; la racine *hypobiote* s'accroît peu. Les produits élaborés par photosynthèse passent donc en quantité faible chez l'*hypobiote* Belladone.

Au contraire, les greffes inverses de la Belladone sur la Pomme de terre prospèrent beaucoup mieux; il se forme chez l'*hypobioté* des tubercules souterrains d'autant plus nombreux que l'*épibioté* présente un développement plus marqué. Ces tubercules présentent des différences intéressantes comme turgescence et précocité, ainsi que le montre la figure 555.

On voit par ces divers exemples que tantôt les glucoses élaborés dans les feuilles de l'*épibioté* traversent en totalité ou en partie le bourrelet ou ne le traversent plus du tout lors du passage à l'état de vie ralentie chez les Solanées vivaces par leur appareil *souterrain*. Chez ces dernières greffes, ils passent au contraire tant que dure la croissance et que l'amidon journalier joue son rôle régulateur de la turgescence.

Il est bon de citer enfin l'exemple curieux du *Batatas edulis*, des régions tropicales, cultivé à Rennes et greffé comparativement avec le *Quamoclit* (*Ipomœa coccinea*), originaire de la Caroline et le Volubilis (*Ipomœa purpurea*), espèce plus rustique, de l'Amérique du Sud.

Le *Batatas edulis* ou *Ipomœa Batatas*, cultivé ici, se développe en général avec lenteur car il ne rencontre pas chez nous les puissantes radiations lumineuses et calorifiques de son pays d'origine. Les *Quamoclit*s et surtout les Volubilis, moins exigeants s'adaptent plus facilement à notre climat maritime tempéré et se développent, surtout le second, avec vigueur.

Quand le *Batatas edulis* a pour *épibioté* le Volubilis, son tubercule emmagasine d'abondantes réserves, et reste très parenchymateux. Avec l'*épibioté* *Quamoclit*, le tubercule de la *Batate hypobioté* possède moins de réserves que le précédent, et il devient plus ligneux.

Le tubercule de la *Batate* témoin est le plus petit de tous et c'est celui qui avait la plus faible quantité d'amidon dans les conditions de l'expérience.

Ces résultats ne peuvent surprendre le physiologiste. La photosynthèse dépend de la nature et de la quantité de chlorophylle que renferment les feuilles ainsi que de la manière dont elle se comporte en présence des radiations lumineuses en un point donné.

A Rennes, la chlorophylle de la *Batate* est fatalement moins active que celle du *Ouamoclit* et surtout que celle du *Volubilis*. De là les variations quantitatives des réserves dans les trois cas (i).

Quant à l'augmentation de l'état ligneux, c'est un phénomène d'ordre spécifique que nous retrouverons plus prononcé dans les greffes de certaines *Hélianthées* qui seront étudiées plus loin et qui ont été déjà figurées (fig. 516, 517 et 518).

La fonction de réserve amylacée ne consiste pas seulement dans la déshydratation des sucres et la concentration de la molécule qui provoque le dépôt d'amidon à l'époque du passage progressif à l'état de repos. Elle comprend le phénomène inverse, c'est-à-dire l'hydrolyse de l'amidon qui le transforme en glucose soluble au moment du retour progressif de la plante à l'état de vie active.

Il était intéressant de rechercher ce qui se passe alors dans les plantes à tubercules riches en amidon.

Au début de mes recherches sur la greffe, j'avais greffé, en avril, de jeunes pousses de *Cedrus Libani* sur des tubercules de Pomme de terre dont j'avais eu soin de supprimer tous les bourgeons manifestant à ce moment un début d'activité. Déjà, au voisinage de ceux-ci, l'amylase avait commencé à transformer les grains d'amidon, mais la réaction n'était pas commencée là où j'insérai mes épibiotes.

Ces jeunes pousses qui étaient au début de leur développement continuèrent à croître à l'aide de l'eau et des réserves du tubercule hypobioté et elles finirent par atteindre sensiblement la taille et la dureté normales. En examinant la région fendue de la Pomme de terre, on voyait au microscope qu'une portion de l'amidon avait été utilisée par les épibiotes et que dans les parties voisines intactes les grains d'amidon étaient corrodés plus ou moins profondément.

Le passage des sucres était indéniable et c'était à prévoir.

Des phénomènes analogues se passent dans les greffes de

(1) *Cuboni* a montré par ailleurs que la facilité de l'évacuation des produits d'assimilation influe sur l'accumulation de l'amidon et qu'il y a un optimum suivant les espèces. Peut-être ce facteur joue-t-il ici un rôle ?

Solanum Dulcamara sur racine de Belladone, de Pivoine arborescente sur Pivoine herbacée, etc.; dans les greffes de plantes ligneuses dont les réserves hivernales de l'hypobioté sont utilisées en même temps que celles de l'épibioté.

Y a-t-il des cas où les réserves amylacées restent à l'état insoluble dans un hypobioté donné ? Je n'en ai jusqu'ici rencontré aucun cas, mais cela ne veut pas dire que le fait soit impossible. A propos de l'inuline il existe, ainsi qu'on le verra plus loin.

* *Saccharoses*. — Les saccharoses sont solubles et peuvent passer normalement au travers des membranes des cellules vivantes des végétaux autonomes. Ils s'accumulent, lors du passage à l'état de vie ralentie, dans des tissus spécialisés comme magasins de réserve et s'y localisent sans pénétrer au dehors, les membranes cellulaires permettant alors l'entrée et non la sortie.

Dans les greffes, la façon de se comporter des saccharoses de réserve est très curieuse. Je l'ai étudiée chez diverses Crucifères (Choux, Navets, *Crambe*) et Ombellifères (Carotte, Panais, etc.). Vöchting a lui-même signalé des faits intéressants chez les Betteraves greffées.

Le cas le plus fréquent qui se produit quand on greffe les plantes à tubercules aériens ou souterrains, c'est la rétention presque totale du saccharose au niveau du bourrelet, qu'il s'agisse d'autobioses ou d'hétérobioses.

Ainsi si l'on greffe la racine jeune d'une Carotte sur une racine jeune d'une autre Carotte, on constate que seule la racine épibioté grossit. Il en est de même si l'on greffe un Panais sur la Carotte ou la Carotte sur un Panais (fig. 556). Si la racine hypobioté grossit, c'est qu'on a laissé se développer sur elle des pousses feuillées, transformant l'olodibiose en hémidibiose (fig. 557).

Le même phénomène s'observe chez la Carotte greffée sur le Fenouil poivré: Le saccharose de réserve s'accumule exclusivement dans la racine épibioté qui prend un volume et une forme fort variables suivant les exemplaires (fig. 254; fig. 3, pl. XIII; fig. et 2, pl. XXI; fig. I et 2, pl. XXII).

On peut, non plus greffer entre elles, des jeunes individus de Carotte, mais placer la Carotte sauvage au début de sa deuxième année de développement sur la racine tuberculeuse d'une Carotte

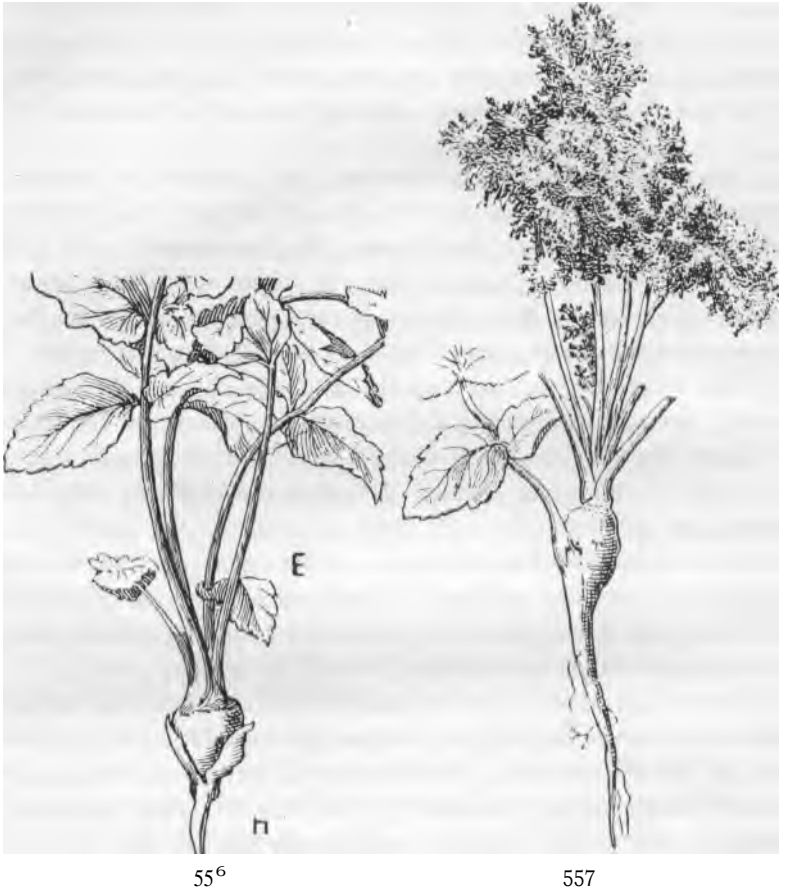


FIG. 556. Greffe de Panais sur Carotte (*olodibiose*) : E, épibiot ; H, hypobiot.
FIG. 557. Greffe de Carotte sur Panais (*hémidibiose*).

rouge avant qu'elle n'ait commencé à pousser au début du printemps.

La reprise s'effectue d'une façon parfaite et l'**épibioté** utilise en entier les réserves de son **hypobioté** comme l'aurait fait l'appareil aérien de celui-ci.

Chez les Crucifères (1), on rencontre également des phénomènes intéressants. Si l'on greffe par exemple des Choux de même race, comme le Chou-rave blanc, à tubercule rond aérien (fig. 558) au



55⁸

560

FIG. 558. Chou-rave autonome. — FIG. 559 et 560. Choux-raves greffés sur eux-mêmes dans la partie inférieure au tubercule; n, niveau de la greffe.

moment où les réserves n'ont pas encore commencé à apparaître, sur un exemplaire de même âge et de même race, le tubercule se forme exclusivement chez l'**épibioté**; il présente des variations de forme et souvent il éclate et se brise (fig. 559 et 560).

(s) Lucien DANIEL, *Recherches sur la greffe des Crucifères* (Comptes rendus de l'Acad. des Sciences, 30 mai 5892; *Recherches morphologiques et physiologiques sur la greffe* (*Revue* générale de Botanique, Paris, 1894)

On pouvait penser que la partie de la tige conservée chez l'**hypobiote** était formée de tissus incapables de fournir des parenchymes de réserve et que c'est à cela qu'est due la localisation des saccharoses dans l'**épibiote** seul. Il est facile de voir que ce n'est pas la raison du fait en greffant deux jeunes Choux-raves dont le tubercule a commencé à se développer et en faisant la fente dans le tubercule même de l'**hypobiote** auquel on a enlevé soigneusement ses feuilles et ses bourgeons. La cicatrisation et la reprise se font parfaitement, mais seul continue à se développer le tubercule de l'**épibiote** (fig. 1 et 3, pl. XXVII). Pour que le tubercule de l'**hypobiote** continue à croître, il aurait fallu lui laisser des feuilles.

Quand des pousses réparatrices ont poussé librement sur celui-ci les jeunes rameaux se tuberculisent proportionnellement à leur capacité fonctionnelle et fournissent une symbiose d'aspect bizarre (fig. 2 et 4, planche XXVII).

C'est donc aux différences d'état biologique qu'il faut attribuer l'absence de tuberculisation chez l'**hypobiote**.

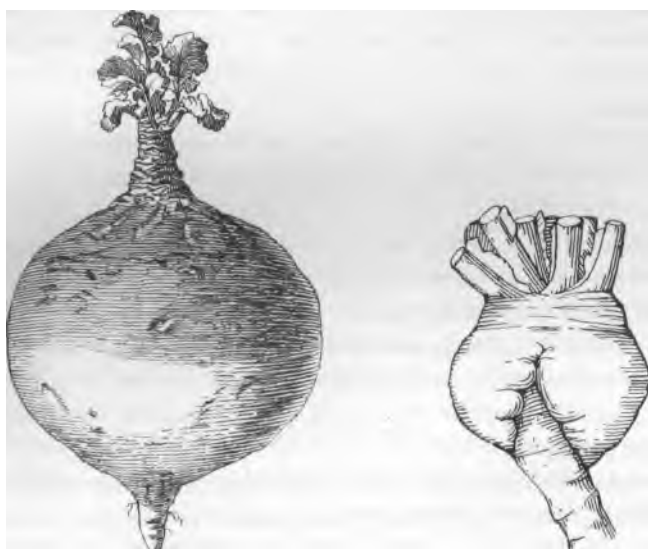
Au lieu de prendre des Choux de même race, on peut prendre des exemplaires de races différentes, par exemple le Chou-navet et le Chou **moellier**, qu'on greffe sur jeunes semis avant que les réserves aient commencé à se former. Qu'il s'agisse du Chou **moellier** placé sur Chou-navet ou des greffes inverses, les réserves sucrées s'accumulent chez l'**hypobiote** et non dans l'**hypobiote** si celui-ci est maintenu sans pousses feuillées.

Dans les exemplaires de Chou-navet greffés non loin du sol, le tubercule de l'**épibiote** peut s'affranchir en partie; il grossit beaucoup plus alors et peut même éclater sous l'influence des pluies succédant brusquement à la sécheresse (fig. 2, pl. XIII). Toutefois il n'acquiert pas le volume des témoins non greffés (fig. 561).

On peut greffer de la même façon de jeunes exemplaires de Navets et de Choux cabus.

Le Navet greffé sur Chou cabus emmagasine des réserves dans sa racine; le Chou ne grossit pas ou grossit à peine (fig. 252 et 562). Dans une greffe inverse du Chou de Milan sur racine de Navet faite à la fin de l'été, et qui avait repris de façon parfaite, aucune

tuberculisation ne se fit à l'automne, époque du passage à la vie ralentie, chez les Navets témoins. L'on aurait pu croire que l'**hypobiote** jouait exclusivement son rôle de conducteur de la sève brute, quand au mois d'avril de l'année suivante le tubercule apparut au moment où le Chou de Milan pommait et emmagasinait des réserves dans sa tige et ses feuilles (fig. 251).



561

562

FIG. 561. Tubercule du Chou-navet. — FIG. 562. Navet greffé sur Chou, donnant son tubercule au sommet de la tige du Chou.

Le résultat dépendait ici du fonctionnement propre de l'**épibiote** qui avait imposé à l'**hypobiote** le moment du passage à l'état de vie ralentie.

Le *Crambe maritima* peut se greffer sur le Chou fourrager. Le tubercule se forme exclusivement chez l'**épibiote** (hg. 264.), comme dans la plupart des cas précédents.

En greffant le Radis jeune, ayant à peine formé un début de tubercule, sur un jeune Chou-fleur, la soudure s'effectue et se maintient assez longtemps pour que le tubercule grossisse, tout en restant plus petit que ceux des témoins. On n'observe aucun **pas-**

sage notable du sucre, fabriqué par les feuilles du Radis, au travers du bourrelet pour pénétrer dans l'**hypobiote**. Mais, dans le tubercule du Radis, on constate la présence simultanée du saccharose et de l'amidon.

Vöchting a montré que si l'on greffe une jeune racine de Betterave, avant qu'elle n'ait commencé ses réserves, sur la tige aérienne d'une autre Betterave à sa deuxième année de développement, le tubercule se forme exclusivement chez l'**épibiote** (fig. 289). Les sucres ne passent pas alors de celui-ci dans l'**hypobiote** au travers du bourrelet.

Cependant ce passage s'effectue exceptionnellement dans la greffe d'une racine de Betterave sur une autre racine en position renversée (fig. 288).

De même, si l'on greffe une jeune pousse aérienne, prise chez une Betterave au moment où celle-ci a poussé suffisamment au printemps de la deuxième année, sur un tubercule d'une autre Betterave privé de toute pousse aérienne, **celui-ci** se vide complètement de ses réserves au profit de son **épibiote**. Le cas de la Betterave ainsi traitée rappelle celui de la Carotte sauvage greffée sur la Carotte potagère.

En somme, il résulte de ces faits que si les saccharoses fabriqués en vue de la fonction de réserve ne passent pas le plus souvent au travers du bourrelet quand celui-ci est interposé sur la voie habituelle de leur transport, il y a cependant des cas exceptionnels dans lesquels ce passage a lieu incontestablement comme cela a été constaté par **Vöchting** et par moi-même à la même époque, sur des espèces de plantes différentes.

Non seulement le chimisme quantitatif des saccharoses est modifié, les tubercules restant de plus petite taille le plus souvent chez les greffés, mais aussi l'époque de la mise en réserve peut être avancée ou retardée, ce qui montre bien que, dans ces cas, le greffage modifie l'état biologique des associés et influe sur leurs rythmes spécifiques de végétation.

Inuline. Ce glucide est des plus remarquables quant à sa manière de se comporter au niveau du bourrelet. En effet, il peut

ne pas passer du tout sous sa forme chimique, ou bien passer en partie sous une autre forme, à la suite de processus non encore nettement déterminés.

C'est en 1891 (1) que j'ai, le premier, indiqué que l'inuline ne passe pas d'une plante qui en fabrique dans une autre plante qui n'en fabrique pas quand on les greffe l'une sur l'autre.

A ce moment, j'avais greffé la Laitue jeune sur des racines de Salsifis à leur deuxième année de développement. Je constatai qu'après une période de reprise, les épibiotes Laitue mouraient sans fleurir, qu'ils ne contenaient aucune trace d'inuline et que celle-ci restait intacte dans la racine de l'hypobiot.

Au contraire, dans les greffes entre plantes fabriquant toutes deux de l'inuline comme les Salsifis et les Scorzonères ou les Pissenlits, cette substance passe normalement de l'un à l'autre des conjoints. J'ai même trouvé, dans des coupes transversales effectuées dans les bourrelets de ces Composées-Chicoracées, des cristaux d'inuline traversant les membranes soudées des deux espèces et même le faible magma cicatriciel qui sépare provisoirement certaines cellules.

C'était la première fois qu'était observé l'arrêt d'une substance spécifique au niveau du bourrelet, car l'on avait admis jusqu'alors avec Davy (2), en principe, que toute substance soluble passe sans altération d'une plante greffée à l'autre.

Ayant greffé la Laitue jeune sur le Salsifis jeune (racine sur racine), je constatai que la greffe réussissait puisque la Laitue fleurit et fructifia, bien que péniblement. L'examen microscopique montra que la racine du Salsifis hypobiot ne s'était pas tuberculisée et ne contenait pas d'inuline. Ainsi sa fonction principale se trouvait supprimée, ce qui était un fait particulièrement intéressant.

En 1894 (3), c'est-à-dire trois ans environ après que j'avais signalé le fait, Vöchting l'observa chez des greffes entre le Soleil

(1) Lucien DANIEL, *Sur la greffe des parties souterraines des plantes* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 21 septembre 1891) ; *Recherches morphologiques et physiologiques sur la greffe* (Revue générale de Botanique, p. 62, 1894), etc.

(2) DAVY, *Éléments de chimie appliquée à l'Agriculture*, p. 276 et suiv., Paris, 1820.

(3) VÖCHTING, *Ueber die durch Pfropfen herbeigeführte Symbiose des Helianthus tuberosus und H. annuus* (Sitz, Berl. Akad., 21 juli 1894).

annuel et le Topinambour. Le Soleil annuel ne contient pas d'inuline, tandis que le Topinambour en possède au contraire. En aucun cas, Vöchting ne constata le passage de l'inuline du Topinambour dans son conjoint, le Soleil. Il traita même de « légendes » la formation de petits tubercules souterrains que Maule, puis Carrière, avaient observés sur l'hypobiote Soleil, chez des greffes entre ces deux espèces.

J'ai, depuis 1894, fait chaque année des greffes et plus tard des surgreffes de Soleil annuel sur Topinambour et de Topinambour sur Soleil annuel. Les résultats ont été des plus instructifs.

Considérons d'abord les greffes du Topinambour sur le Soleil annuel, effectuées au moment où les pousses jeunes ont environ l'épaisseur d'un crayon ordinaire. Leur reprise se fait en général facilement, mais les deux associés, chacun de leur côté, présentent au cours de leur développement des variations extraordinaires.

L'épiote Topinambour prospère bien et ne présente que des changements morphologiques, très exceptionnels le plus souvent, soit dans le volume de l'appareil végétatif, la disposition, la forme et la couleur des feuilles, ainsi qu'une légère accentuation de la floraison avec une augmentation parfois très nette des dimensions des capitules et des fleurs.

C'est au moment de la floraison que se fait la mise en réserve de l'inuline. Celle-ci, comme je l'ai indiqué le premier (1), se forme exclusivement chez la plante normale dans les parties incolores et n'est jamais en contact direct avec la chlorophylle dans les parties vertes ; elle existe pendant quelque temps dans le réceptacle, mais elle émigre vite vers les rhizomes souterrains en descendant le long des tissus incolores, c'est-à-dire par les tissus conducteurs libéroligneux et la moelle.

Or, du fait du greffage, la partie souterraine du Topinambour, magasin normal de l'inuline, n'existe plus. Ce glucide est incapable

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

de passer sous sa forme chimique habituelle dans le Soleil et on ne peut le déceler **microchimiquement** chez celui-ci à aucun moment.

C'est alors que le Topinambour met en jeu les corrélations qui lui permettent de lutter pour la vie de l'individu et la conservation de l'espèce, toutes deux en danger.

Il forme des tubercules aériens en quantité très variable. Leur forme est également variable : tantôt ils sont dépourvus de feuilles (fig. 3, pl. **XV**) ; tantôt ils sont **feuillés** (fig. 1 et 2, pl. **XV**). Ils apparaissent parfois à la base seulement, près du bourrelet; dans certains cas, on les trouve tout le long de la tige et même au sommet où ils prennent la place des fleurs. Leur couleur est toujours d'un violet brun plus ou moins foncé quand, dans la variété que je cultive et greffe exclusivement depuis 1894, ils sont de couleur blanche.

Des changements de géotropisme peuvent accompagner les tubercules aériens (fig. 1, pl. **XV**). Certains rameaux perdent leur géotropisme négatif pour devenir positivement **géotropiques** et atteindre ainsi le sol, si celui-ci est suffisamment rapproché de leur sommet.

Dans certaines greffes, les feuilles et la partie basilaire des rameaux latéraux de l'**épibiot**e Topinambour se renflent plus ou moins fortement et prennent un aspect spécial (fig. 565).

Quelquefois la base de l'**épibiot**e s'entoure d'une sorte de manchon tuberculeux plus ou moins épais, dans lequel s'accumulent des réserves **d'inuline** et des sucres. Ces produits peuvent déterminer une pression exagérée et provoquer des brisures qui se cicatrisent par des lièges à la façon de celles des renflements de la gaine des feuilles chez les **épibiot**es de Pomme de terre placés sur la Tomate.

Dans des cas fort rares, des racines réparatrices se forment au voisinage même du bourrelet, pénètrent entre les tissus du Soleil **hypobiot**e en se soudant avec eux, puis sortent dans le sol par les points de moindre résistance et deviennent tuberculeuses comme celles du Dahlia (fig. 1, pl. **XVII**). Ainsi Maule et Carrière avaient raison, quoi qu'en ait dit **Vöchting**.

La répartition de l'**inuline** dans les tubercules est particulièrement intéressante à étudier au point de vue spécial du chimisme spécifique du Topinambour témoin et du Topinambour greffé. Jamais le témoin ne possède d'**inuline** en contact avec la chlorophylle dans ses tiges aériennes et il n'y a pas de chlorophylle dans ses tubercules souterrains.

Or, et j'ai fait maintes fois vérifier les faits à des botanistes qui ont bien voulu les contrôler, l'**inuline** et la chlorophylle se rencontrent dans les cellules corticales des tubercules aériens derrière l'écran brun violacé **qui** s'est formé à la surface de ceux-ci.

Y a-t-il des radiations de la lumière blanche qui empêchent la formation de l'**inuline** dans les parties vertes et qui, une fois supprimées par l'écran coloré, lui permettent de se former alors dans cette région? Je l'ignore, comme j'ignore par quel processus s'effectue la synthèse de l'**inuline** à partir de la photosynthèse. Mais le changement ainsi provoqué dans le chimisme de l'**épibioté** est remarquable et aussi démonstratif qu'on peut le désirer.

Pendant que l'**épibioté** se modifie à sa façon au cours de la symbiose, l'**hypobioté** Soleil, dépourvu en grande partie de son appareil assimilateur, lutte aussi spécifiquement pour la vie. Ne pouvant plus, une fois greffé, fournir de graines, qui sont son unique moyen de propagation, il cherche à prolonger son existence en devenant ligneux et en développant d'une façon considérable

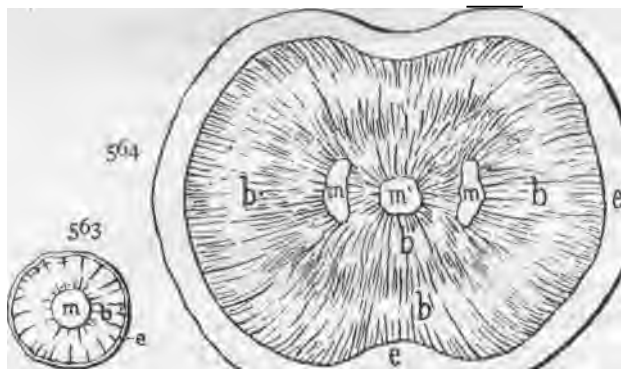


FIG. 563. Coupe transversale de la tige d'un Soleil autonome.

FIG. 564. Coupe transversale d'un Soleil **hypobioté** d'un *Helianthus tuberosus*.

son **racinage** souterrain (fig. 3, pl. XVI). L'on peut se rendre compte des différences de structure qui résultent de cette lutte pour la vie en comparant la tige d'un Soleil témoin (fig. 563) et celle de l'**hypobiote** venus dans les mêmes conditions de milieu en dehors du greffage (fig. 564).

La coupe de la tige du Soleil autonome (fig. 563) présente une moelle très épaisse entourée par un mince anneau de bois tendre et par une écorce (liber et écorce proprement dite) assez mince. L'épaisseur totale de la tige était en moyenne de 2 cm. à 2 cm. 5 et la moelle avait un diamètre de 1 cm. 5 à 2 cm.

La coupe du Soleil **hypobiote** du Topinambour (fig. 564) avait un diamètre de 7 cm. à 9 cm. Le bois occupait la plus grande partie de la coupe; la moelle avait à peine un centimètre d'épaisseur et l'écorce était plus étendue. Le bois avait en outre acquis une dureté extraordinaire et, coupé en long, offrait des mailles comme chez les arbres. La transformation ligneuse était frappante; elle existait



565

566

FIG. 565. **Épaississement** basilaire des rameaux latéraux chez un **épidiote** Topinambour. — FIG. 566. Tuberculisation d'un Topinambour autonome. Poids des tubercules : 4 à 6 kilogrammes.

d'ailleurs, bien qu'à des degrés divers, dans tous les exemplaires greffés.

Une seule explication de ce fait est possible. Le Soleil, nourri par le Topinambour à l'aide des sucres photosynthétiques que celui-ci fabrique, en a utilisé une partie qu'il a polymérisée en cellulose ligneuse et autres éléments du tissu ligneux. Le processus de cette transformation reste à établir.

Considérons maintenant les greffes inverses de Soleil annuel sur le Topinambour. Dans ces symbioses, chaque associé peut accumuler ses réserves propres dans ses magasins normaux, c'est-à-dire dans les graines pour le Soleil, dans les tubercules souterrains pour le Topinambour. Une question se pose : le Topinambour en grande partie alimenté par le Soleil annuel dans les *olodibioses* qu'on a soigneusement empêchées de se transformer en *hémidibioses* par suite du drageonnement réparateur intense de l'*hypobiote*, va-t-il fournir la même quantité de réserves (4 à 6 kilogrammes) que les témoins (fig. 566) à l'automne, époque du dépôt normal de l'*inuline* ?

L'expérience renouvelée chaque année dans les jardins de mon Laboratoire de 1894 à 1929 me permet d'être très affirmatif sur ce point : le nombre, le poids, la forme des tubercules souterrains, leur distance au collet de la tige, etc., sont considérablement modifiés (fig. 1, pl. XX), suivant l'époque du greffage, le milieu extérieur, les exemplaires d'une même série et la nature des bourrelets. Ces facteurs, concordants ou discordants suivant les symbioses et les milieux qui, comme il a été démontré précédemment (p. 680, t. II) par des mesures précises, ont sur les dimensions respectives des *épibiotes* et des *hypobiotes* un retentissement considérable, retentissent aussi sur la valeur de la tuberculisation des *hypobiotes* Topinambour. Celle-ci peut être supprimée complètement : c'est le cas le plus rare. En général elle est très réduite et peut aller de quelques grammes à 500 grammes suivant les exemplaires.

On s'en fera une idée en considérant les poids des tubercules fournis par les 30 greffes du tableau de la page 680 du tome II de cet ouvrage. Ces poids étaient de 51, 35, 40, 60, 95, 57, ²⁷⁵, 99,

80, ⁹⁵, ¹⁰⁵, 9², 75, ¹⁴⁵, 80, 85, **107**, 100, 35, 25, 70, 68, 118, 40, 55, 63, 95, 120 et 138 grammes. Or, l'exemplaire n° 6 avait pour **épibioté** un Soleil pesant, sec à l'automne, **445** gr. quand celui du n° 11, pesant 350 gr., correspondait à 105 gr. de tubercules, presque le double.

Dans d'autres expériences faites comparativement une année plus tard, on trouve que pour des poids **d'épibiotés** Soleil s'élevant à 694, 220, 262, 105, 190, 620, 298, **209**, 3⁶⁸, 34⁸, ⁶⁷⁵, ¹¹³, 241, 450, 75⁸, 72, 122 et 191 grammes, les poids de tubercules correspondants étaient de : ²⁴⁷, 67, ⁸⁴, 35, 3⁶, ¹⁵⁷, ¹¹², 43, 75, 175, 137, 68, 36, 148, 185, 52, 84 et 80 gr. Ainsi les **épibiotés** Soleil les plus développés, ayant des poids de 758, 694, 675, 620 et 450 gr. ont donné proportionnellement des chiffres de réserves plus faibles que ceux dont les poids étaient de 348 et de 122 gr.

Considérons la 3^e série de greffes de la page 681 du **tome II**. On trouve les chiffres suivants pour les poids des **épibiotés** secs en allant du n° 1 au n° 17 inclus : 850, 850, 840, 350, **1.700**, 250, 1.120, **1.400**, ³⁷⁵, 850, 280, 730, 680, 1.200, 580, 120 et **100** gr. auxquels correspondent 225, 125, 200, 145, 210, 180, 215, 350, 175, ²²⁵, ¹³⁰, ²³⁰, ²⁵⁰, 350, 400, 80 et 150 gr. de tubercules. Il est remarquable qu'avec un Soleil **épibioté** pesant **1.700** gr., par exemple, **l'hypobioté** fournit seulement 210 gr. de tubercules, quand d'autres **épibiotés**, pesant 250 et 100 gr., ont donné 180 et 150 gr.

Avec les **olohyperdibioses** et **hémihyperdibioses** effectuées entre ces deux espèces en prenant pour **mésobioté** une portion de tige de Soleil sensiblement de même longueur, les résultats sont plus instructifs encore.

Dans les 6 **olohyperdibioses** (fig. 3, pl. XXI), les poids des 6 **hyperbiotes** Topinambour, secs à la fin totale de la végétation, étaient respectivement de 850, 550, 275, 1.520, 675 et **1.700** gr. Ils avaient fourni **1.200**, **700**, ³⁵⁰, 1.400, 750 et 2.050 gr. de tubercules. Ici l'augmentation, due à **l'hyberbiote** Topinambour seul, était considérable et presque proportionnelle à son poids et son volume. Le Soleil n'avait joué qu'un rôle purement conducteur.

Dans les 3 **hémihyperdibioses** (fig. 3, pl. XXII), les poids de **l'hyberbiote** étaient de 590, 500 et 675 grammes et les poids

correspondants des tubercules, de 750, 600 et 850 grammes. Les augmentations de poids étaient encore sensiblement proportionnelles au développement de l'*hyperbiote*. Mais ces symbioses étaient plus intéressantes encore car elles montraient que, malgré le volume élevé des feuilles et de la tige réparatrice laissée au *mésobiote* Soleil, celui-ci n'était pour rien dans l'augmentation des réserves d'inuline chez l'*hypobiote* Topinambour.

Le poids des tubercules n'est donc pas proportionnel au volume du Soleil comme cela serait s'il était le seul agent de la mise en réserve. Si quelquefois à un *épibiote* très vigoureux correspond une tuberculisation passable, souvent d'autres exemplaires moins développés comme appareil aérien en possèdent une plus forte.

Cela tient à trois causes : la première, c'est que le Soleil appelle à, lui les sucres qu'il transforme en réserves dans ses graines avec une intensité variable suivant les exemplaires qui fleurissent plus ou moins dans les conditions de l'expérience; la seconde, à ce que la chlorophylle contenue dans la portion verte de l'*hypobiote* élabore pour son propre compte les matériaux qui lui serviront à la fabrication de l'inuline dans les parties incolores; la troisième, très importante, c'est que, à l'automne, le Topinambour *hypobiote* drageonne et donne des pousses feuillées; celles-ci fournissent aussitôt de l'inuline qui provoque le grossissement des tubercules existants ou la formation de tubercules nouveaux, si l'on n'a pas soin de les supprimer au cours de la végétation, surtout à la fin de la mise en réserve lorsque l'*hypobiote* reste vert et l'*épibiote* se dessèche totalement.

Il est donc inexact de dire, comme on l'a fait à tort (1), que l'*épibiote* Soleil est l'agent *exclusif* de la tuberculisation du Topinambour.

C'est une résultante, non d'un facteur unique, mais de nombreux facteurs variables dont le rôle particulier varie selon les

(1) H. COLIN et Y. TROUARD-RIOLLE, *La greffe Soleil sur Topinambour* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 22 mai 1898) ; H. COLIN, *L'inuline chez les végétaux* (Revue générale de Botanique, 1919), etc. Pour la réfutation des interprétations de H. Colin, voir Lucien DANIEL, *Nouvelles recherches sur la migration de l'inuline chez les Hélianthées greffées* (Revue bretonne de Botanique, 1923).

catégories de greffes et, dans une même catégorie de greffes, suivant les bourrelets qui ne se ressemblent jamais exactement chez celles-ci (fig. 384, t. II).

Dans la famille des Composées, on peut trouver des espèces variées qui se greffent avec plus ou moins de facilité sur le Topinambour et donnent lieu à des olodibioses plus ou moins prospères. J'ai réussi à diverses reprises celles de l'*Helianthus orgyalis*, l'*Helianthus multiflorus* (fig. 2, pl. XVII), du *Madaria elegans* (fig. 1, pl. XVIII), du *Silphium* (fig. 2, pl. XVIII), du *Rudbeckia laciniata* (fig. 3, pl. XVIII), du *Rudbeckia moschata* (fig. 2, pl. XXIII), de l'*Ambrosia trifida* (fig. 1, pl. XIX) et de l'*Heliopsis scabra* (fig. 2, pl. XIX).

Tantôt le Topinambour hypobiote fournit un poids de tubercules moyen (1 à 2 kg. environ) comme avec les *Helianthus multiflorus*, ou un peu moins avec l'*Helianthus orgyalis*; tantôt il donne un poids plus faible encore comme avec les épibiotés *Ambrosia*, *Heliopsis*, *Madaria* et *Silphium*; tantôt enfin il n'en fournit plus du tout, comme dans les olodibioses de *Rudbeckia moschata* et de *R. laciniata*.

Il faut remarquer ici ce fait paradoxal que le Topinambour peut emmagasiner d'assez abondantes réserves d'inuline à l'aide de l'appareil aérien d'épibiotés fabriquant eux-mêmes de l'inuline comme les *Helianthus multiflores* et *H. orgyalis*, également, mais en petite quantité, avec les *Silphium* et les *Heliopsis*, tandis qu'il est incapable de le faire avec d'autres Hélianthées qui élaborent aussi cette substance, comme les *Rudbeckia*. Enfin, ce qui semble plus curieux encore, c'est qu'il donne de l'inuline à l'aide de son propre glucose et de ceux fournis par l'*Helianthus annuus*, le *Madaria elegans*, et l'*Ambrosia trifida*, plantes annuelles chez lesquelles, normalement, l'on ne rencontre pas d'inuline, tandis qu'il n'en donne pas avec les olodibioses de *Rudbeckia* (fig. 2, pl. XXIII), espèce qui en fabrique à l'état autonome

Pour qu'il se forme des tubercules chez l'hypobiote Topinambour, il suffit de transformer l'olodibiose en hyperdibiose (fig. 1, pl. XXIII) dans laquelle le *Rudbeckia* devient le mésobiote.

Ces changements remarquables du chimisme et des processus biologiques du développement au cours de la vie en commun chez les *olodibioses* qui viennent d'être examinées se rencontrent plus accentués chez les *hyperbioses* effectuées entre les mêmes espèces.

Considérons par exemple les *hyperbioses* de Soleil annuel et de Topinambour décrites et figurées dans le volume précédent (fig. 516 et 517, page 687 et suivantes). Le *mésobioté* Soleil annuel, compris entre l'*hyperbiote* et l'*hypobiote*, se lignifie tout entier quand il est assez court, tout aussi bien dans les *olohyperdibioses* (fig. 3, pl. XXI) que dans les *hémihyperdibioses* (fig. 3, pl. XXII), quoique avec une intensité moindre chez ces dernières (fig. 1 et 2, pl. XXVI).

Si l'on étudie *microchimiquement* à l'automne le *mésobioté* Topinambour, on constate qu'il ne présente pas trace d'*inuline* tandis que l'*hypobiote* et l'*hyperbiote* Topinambour en possèdent tous les deux.

Quant à la tuberculisation de l'*hypobiote*, elle atteint en poids de un à deux kilogrammes suivant les exemplaires chez les *olohyperdibioses* (fig. 3, pl. XXI) quand elle reste plus faible chez les *hémihyperdibioses* (fig. 3, pl. XXII). C'est une preuve de plus que la pousse feuillée assez forte laissée au *mésobioté* n'a pas augmenté les proportions de l'*inuline* emmagasinée par le Topinambour, puisque, dans l'*olohyperdibiose* comme dans l'*hémihyperdibiose*, les dimensions des *hypobiotés* et des *hyperbiotés* étaient sensiblement les mêmes tandis que dans les premières le *mésobioté* n'avait pas la forte pousse feuillée qui existait dans les secondes.

L'étude morphologique et *microchimique* de l'*hyperbiote* est très instructive par rapport à celle des *olodibioses* correspondantes. Jusqu'ici je n'ai pas observé chez cette partie d'apparition de tubercules aériens bien qu'il y ait eu production abondante d'*inuline*. S'il y a eu une rétention de celle-ci dans les tissus incolores, cette rétention a été moindre que dans l'*olodibiose* : c'est là un premier fait.

Mais, d'autre part, les poids des tubercules souterrains de l'*hypobiote* ont triplé au moins, bien que ses dimensions fussent restées

les mêmes que dans les *olodibioses* correspondantes : c'est là un deuxième fait.

Pour expliquer cette augmentation considérable des réserves, il faut admettre que l'inuline de l'*hyperbiote* a traversé le *mésobiote* pour se déposer dans l'*hypobiote*. Or jamais je n'ai pu déceler l'inuline dans les tissus du *mésobiote* Soleil. Une seule hypothèse est admissible : c'est que l'inuline de l'*hyperbiote* Topinambour, arrivant au *mésobiote* Soleil, s'est transformée en un autre produit soluble qui après avoir traversé le Soleil, s'est reconstitué sous sa forme première, c'est-à-dire en inuline.

Cette destruction à l'entrée et cette reconstitution à la sortie ne sont en somme qu'un phénomène rappelant celui qui caractérise la fonction glycogénique du foie, tant il est vrai que les processus organiques sont souvent les mêmes dans les deux règnes.

Une partie de l'inuline fabriquée par l'*hyperbiote* est cependant retenue par le *mésobiote* qui l'utilise pour la, polymériser en cellulose et produits lignifiés comme cela se passe chez l'*hypobiote* Soleil dans ses *olodibioses* avec le Topinambour.

L'intensité des phénomènes est, jusqu'à un certain point, fonction de la longueur du *mésobiote* (voir p. 689 et pl. VII, t. II).

Il était intéressant de rechercher si ces curieux phénomènes étaient particuliers aux greffes de Soleil annuel et de Topinambour ou s'ils se rencontraient chez celles d'autres espèces de Composées appartenant au genre *Helianthus* ou à d'autres genres plus ou moins éloignés en classification.

Des résultats assez comparables peuvent s'observer dans les greffes d'*Helianthus multiflorus* type et d'*Helianthus multiflorus maximus* sur Soleil annuel. Celui-ci prend un accroissement ligneux considérable (fig. 1, pl. XVI). Au contraire, cette transformation ligneuse ne s'effectue pas avec la plupart des autres Composées qu'on greffe sur le Topinambour : *olodibioses* d'*Helianthus orgyalis* (fig. 277), d'*Helenium autumnale* (fig. 394), de *Rudbeckia* (fig. 276), de *Tagetes* (fig. 279), de *Gaillardia* (fig. 281), de *Madaria elegans* (fig. 280), d: *Ambrosia trifida* (fig. 282), de *Xanthium strumarium*, etc. Il en est de même chez

les hémidibioses réalisées entre ces diverses espèces et le Soleil annuel.

Dans les olodibioses ou hémidibioses inverses dans lesquelles le Topinambour joue le rôle d'hypobiote, la valeur comparée de la tuberculisation de celui-ci est des plus variables.

Assez forte chez les hypobiotés Topinambour portant les *Helianthus multiflorus*, elle devient passable chez ceux qui portent l'*Helianthus orgyalis*, faible chez ceux qui portent l'*Ambrosia trifida* ou l'*Helioopsis scabra* (fig. 1 et 2, pl. XIX), plus réduite encore chez ceux qui servent de support au *Madaria elegans* et au *Silphium* (fig. 1 et 2, pl. XVIII) et nulle chez les *Rudbeckia laciniata* (fig. 3, pl. XVIII) ou *R. moschata* (fig. 2, pl. XXIII).

Ces résultats sont des plus intéressants. Ils montrent que la valeur de la tuberculisation du Topinambour hypobiote, auquel on a soigneusement supprimé toutes ses repousses, ne dépend pas du plus ou moins de ressemblance dans les processus de formation de l'inuline ou de la présence de celle-ci chez les épibiotés. En effet, le Topinambour fournit des tubercules avec des espèces annuelles qui ne contiennent pas normalement de l'inuline, comme le *Madaria* et l'*Ambrosia trifida*, et il ne se tuberculise pas avec les produits d'élaboration que lui passent les *Rudbeckia*, pourtant producteurs de ce glucide. Il est utile de remarquer ici que, microchimiquement, les inulines du Topinambour et des *Rudbeckia* se révèlent différentes.

Les olohyperdibioses et hémihyperdibioses des mêmes espèces ne fournissent plus des bourrelets volumineux et un mésobiote Soleil hypertrophié comme chez les mêmes symbioses entre celui-ci et le Topinambour (fig. 516 et 517). De même quand c'est le Topinambour qui joue le rôle de mésobiote, il ne se produit chez lui aucun grossissement anormal (fig. 520 et pl. X). Dans les olohyperdibioses où le mésobiote Topinambour est court (fig. 520), on ne trouve plus d'inuline. Il a ainsi perdu la propriété de fabriquer son produit spécifique à la façon dont la Belladone jouant le rôle de mésobiote avec la Tomate (fig. 1, pl. XIII) finit par ne plus donner d'atropine décelable par les réactifs habituels.

La tuberculisation du Topinambour dans les hyperdibioses dépend beaucoup de la nature du mésobioté ; dans les hyperpolybioses, elle est à la fois fonction du mésobioté et de l'hyperbiote.

Le poids et le nombre des tubercules sont assez élevés dans les hémihyperdibioses de Topinambour et d'*Helianthus multiflorus maximus* (fig. 1, pl. XXIV) ; ce poids s'élève à 2 ou 3 kilogrammes suivant les exemplaires surgreffés. Avec l'*Helianthus orgyalis*, il y a également une augmentation du poids des tubercules chez l'hyperiote, mais elle est plus faible que dans le cas de l'*H. multiflorus*.

Un résultat remarquable, c'est celui de l'hémihyperdibiose de *Rudbeckia moschata* et du Topinambour. La valeur de la tuberculisation de celui-ci est devenue assez élevée (fig. 1, pl. XXIII) ; elle était nulle chez les odibioses (fig. 2, pl. XXIII).

L'augmentation du rendement était faible chez les hémihyperdibioses de Topinambour et d'*Ambrosia trifida* (fig. 2, pl. XXIV) ; elle était diminuée avec l'*Helioopsis scabra* (fig. 3, pl. XXV) ; elle était nulle dans les odihyperdibioses et les hémihyperdibioses de *Madaria elegans* et de Topinambour (fig. 1, 2 et 3, pl. XXV).

Dans ces surgreffes où le *Madaria* et l'*Helioopsis* jouaient le rôle de mésobioté, on pouvait observer un fait des plus singuliers. L'hyperbiote Topinambour ne s'était pas ramifié ; ses feuilles avaient subi des changements phyllotaxiques prononcés et leur couleur était devenue jaune rougeâtre ; la tige s'était épaissie à la base en forme de cône allongé, présentait parfois de petits tubercules basilaires et avait pris la teinte rouge brun (fig. 3, pl. XXXI, en couleurs).

Ces changements de teinte, comme ceux qui s'effectuent sur les tubercules aériens, ont un intérêt considérable. Griffon a montré que, si l'anthocyane formée naturellement ou accidentellement dans les feuilles ne nuit pas à la formation de la chlorophylle, elle a cependant une action nocive sur l'énergie assimilatrice de celle-ci. Cette action varie avec l'intensité de la couleur, le nombre de cellules qui en contiennent et leur répartition.

L'étude microchimique de l'hyperbiote Topinambour dans les olohyperdibioses et les hémihyperdibioses de *Madaria* ou d'*Helioipsis* et de Topinambour (fig. 1, 2 et 3, pl. XXV) montre que des changements profonds dans les processus chimiques de la photosynthèse et de la transformation des matières se passent derrière l'écran d'anthocyanine interposé entre la lumière blanche et les cellules actives du Topinambour hyperbiote.

Non seulement ses tissus renflés sont formés de parenchymes prédominants constituant un tissu de réserve riche en inuline et différent des mêmes parenchymes chez les parties correspondantes des témoins, mais l'inuline s'y trouve en contact direct avec la chlorophylle dans les couches corticales de l'écorce (fig. 567) et se développe dans les cellules de l'endoderme soit isolément, soit simultanément avec de l'amidon (fig. 567 et 568).

Il semble donc que la suppression des radiations violettes dans la lumière blanche ait pour effet de permettre des réactions qu'elles empêchent de se faire dans les conditions normales chez le Topinambour témoin. C'est une preuve de plus du changement de chimisme du Topinambour greffé sur deux espèces dont l'une, le *Madaria*, ne fabrique pas d'inuline quand l'autre, au contraire, l'*Helioipsis*, en possède lui-même, ce qui, ne permet cependant pas à l'inuline de l'hyperbiote de pénétrer dans le mésobiote au travers du bourrelet supérieur.

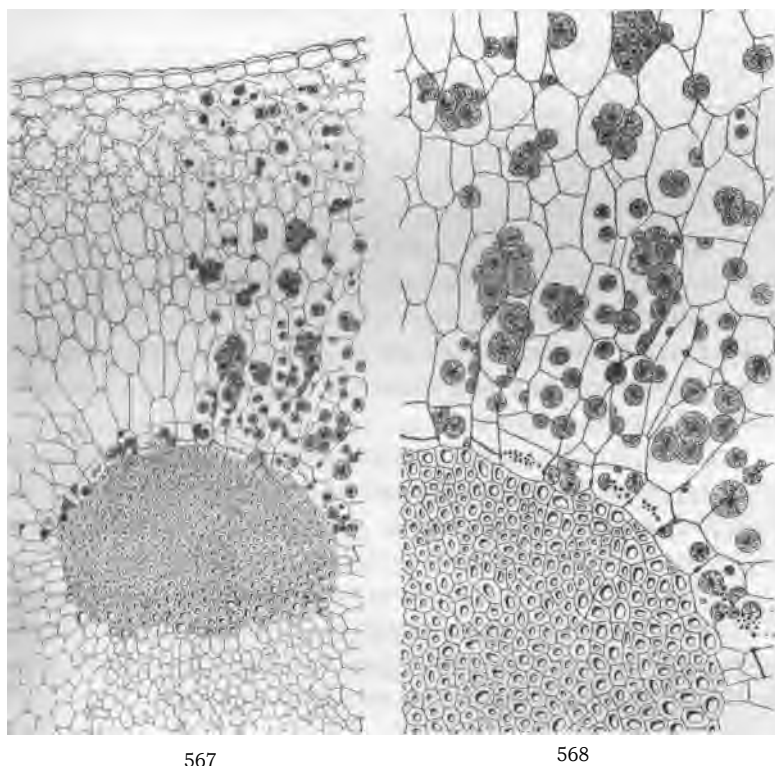
Tandis que dans le mésobiote *Helioipsis*, on trouve çà et là de l'inuline en petite quantité, dans le *Maderia* mésobiote, elle manque complètement.

Quant à l'hypobiote Topinambour, l'inuline s'y trouve en très faible quantité; à peine quelques petits cristaux apparaissent par places dans le liber; chez certains exemplaires de ces greffes, il n'y en avait pas du tout au moment de la récolte.

L'examen comparé de la répartition de l'inuline contenue chez les mésobiotés, les hypobiotés et les hyperbiotés dans les autres surgreffes qui viennent d'être étudiées permet encore de constater d'autres faits intéressants.

Si l'inuline manque dans les olohyperdibioses de Soleil, annuel et de Topinambour chez le inésobiote réduit à une courte portion

de tige (fig. 52o), il n'en est plus de même quand il est pourvu de pousses réparatrices feuillées (pl. X). L'inuline varie quantitativement suivant la position des rameaux réparateurs sur le mésobiot pour une même région de celui-ci, et aussi suivant leur vigueur respective et la valeur de leurs feuilles.



567

568

FIG. 567. Portion de l'écorce au sens ancien du mot, chez l'hypobiot Topinambour, montrant l'inuline en contact avec la chlorophylle dans les couches sous-épidermiques. L'inuline a été figurée dans l'écorce sur une moitié seulement de la figure. — FIG. 568. Portion de la même coupe grossie pour montrer la coexistence de l'inuline et de l'amidon dans l'endoderme : a, amidon; z, inuline.

En aucun cas, bien que j'aie examiné bon nombre de ces greffes pendant plusieurs années, je n'ai trouvé trace d'inuline dans les Soleils hypobiot et hyperbiot.

Dans les *hémihyperdibioses* d'*Ambrosia trifida* et de Topinambour (fig. 2, pl. XXIV), je n'ai pas trouvé d'inuline dans le *mésobioté* *Ambrosia*, mais j'ai observé des cristaux en aiguilles qui formaient des masses noirâtres comme chez le témoin, et en général plus abondants.

L'*hyperbiote* Topinambour était farci d'inuline ; l'*hypobioté* en possédait aussi mais en quantité moindre.

Avec l'*Helianthus multiflorus maximus* (fig. 1, pl. XXIV) jouant le rôle de *mésobioté* avec une pousse réparatrice feuillée, l'inuline existait à la fois chez celui-ci comme chez l'*hypobioté* et l'*hyperbiote* Topinambour. Ce glucide n'avait pas subi d'arrêt aux niveaux des deux bourrelets car il était plus abondant dans l'*hypobioté* que dans l'*hyperbiote*, comme c'est le cas chez les témoins où l'inuline, au début d'octobre, est plus abondante à la partie inférieure de la tige.

Le bourrelet supérieur était *dur* et ligneux; l'inuline y existait à la fois dans les deux associés mais en proportions moindres que dans le bourrelet inférieur.

Les *olohyperdibioses* d'*Helianthus orgyalis* et de Topinambour dans lesquelles le premier formait le *mésobioté*, présentaient de l'inuline, en gros cristaux chez le Topinambour, en petits chez le *mésobioté*. L'*hyperbiote* était plus riche que l'*hypobioté*.

J'ai examiné aussi la répartition de l'inuline chez des *olohyperdibioses* entre Soleil annuel, *Rudbeckia* et Topinambour. L'*hypobioté* Topinambour ne contenait pas d'inuline à la fin de la végétation automnale; le *Rudbeckia* *mésobioté* et le Soleil *hyperbiote* n'en possédaient pas davantage. La fonction de réserve était abolie chez le Topinambour qui se desséchait en totalité comme une plante annuelle.

En est-il toujours ainsi dans les *olohyperbioses* entre trois espèces ou bien s'agit-il d'un cas exceptionnel concernant simplement le Soleil, le *Rudbeckia* et le Topinambour? Le nombre restreint de mes essais sur ce point ne me permet pas de le dire.

Il serait intéressant d'élucider toutes les bizarreries que présente la répartition de l'inuline et des produits similaires de réserve chez les plantes greffées. Semblable étude nécessitera le

concours d'un chimiste habile et d'un physiologiste averti, mais elle sera sûrement fructueuse.

De ces faits, il faut retenir que le passage ou la rétention de l'inuline sous sa forme chimique ne correspondent pas toujours exactement à la faculté qu'ont les plantes de produire ce glucide. Il y a d'ailleurs diverses espèces d'inuline.

D'autre part, on ne saurait déduire du fait que l'on ne peut caractériser l'inuline dans l'un des symbiotes, qu'elle n'y est pas passée sous une autre forme. Cela ressort tout naturellement des résultats fournis par les hyperdibioses de Soleil annuel et d'*Ambrosia tri fida* avec le Topinambour, dans lesquelles les deux premières espèces jouent le rôle de mésobioté.

Glucoside cyanhydrique. — Les seules recherches que l'on possède sur le glucoside cyanhydrique relativement à sa migration dans les plantes greffées sont dues à Guignard (1). Cet auteur a recherché « si dans la greffe d'une plante à acide cyanhydrique sur une autre plante qui en est absolument dépourvue ou inversement, il y a migration de ce principe de l'une dans l'autre ».

Selon lui, « le choix des plantes à acide cyanhydrique pour une recherche de cette nature se justifie pour plusieurs raisons. On sait que l'acide cyanhydrique se trouve dans les végétaux à l'état de glucoside, parfois aussi, d'après Treub, en partie à l'état libre ou quasi libre... Chez le *Phaseolus lunatus*, il semble que la partie de ce corps qui n'est pas directement utilisée dans la feuille pour la synthèse des matières albuminoïdes ne circule dans les autres organes qu'à l'état de glucoside. »

Il a considéré les glucosides cyanhydriques comme des substances de réserve exclusivement. Aussi, « le choix des plantes à acide cyanhydrique, pour l'étude des matériaux de cette nature chez les plantes greffées, semble devoir présenter un intérêt spécial. Une autre raison en faveur de ce choix consiste en ce que, non seulement l'extraction de l'acide cyanhydrique est des plus simples, mais aussi qu'une quantité extrêmement faible de cet

(1) GUIGNARD, *Recherches physiologiques sur la greffe des plantes à acide cyanhydrique* (Ann. des Sci. nat., Bot., 9^e Série, t. VI, 1907).

acide peut être décelée avec autant de certitude que de facilité par divers réactifs. »

Ayant fait des *olodibioses* inverses entre le *Phaseolus vulgaris*, qui ne possède pas de glucoside cyanhydrique, et le *Phaseolus lunatus* qui en fabrique, Guignard constata, à l'analyse, que le composé *cyanique* n'émigrerait pas du *Phaseolus lunatus* dans le *Phaseolus vulgaris*.

Le même résultat fut obtenu avec des *hémidibioses* directes ou inverses effectuées entre ces deux espèces. Cependant une *parabiose* fut transformée en *hémidibiose* en coupant la partie inférieure du *Phaseolus lunatus* qui devint ainsi un *épibioté* tandis que le *Phaseolus vulgaris* restait à l'état de *parabioté*. A l'analyse, Guignard constata chez l'*épibioté Phaseolus lunatus* une accumulation anormale de composé *cyanique*. Il contenait une proportion de 0,048 % de ce corps, quand, chez les témoins, le pourcentage ne dépassait pas 0,040 %.

Bien que ce fût là une preuve très nette que le chimisme quantitatif du *Phaseolus lunatus* était modifié dans ce greffage, Guignard conclut que cette expérience était aussi contraire que les précédentes à l'hypothèse de la migration du composé *cyanique*, ce qui est vrai sous cette forme.

Dans ces expériences, il avait étudié à la fois la façon montante et la façon descendante de se comporter du glucoside cyanhydrique en examinant des greffes inverses. Etendant le champ de ses recherches aux Rosacées, il s'est préoccupé seulement de la façon descendante, n'ayant pas eu à sa disposition les deux catégories de greffes inverses entre les plantes de cette famille. Cela enlève beaucoup d'intérêt à son travail.

Il a recherché les composés *cyaniques* dans les greffes du *Photinia* et de *Cotoneaster* sur *Cydonia vulgaris*, de divers *Cotoneaster* sur *Cratægus oxyacantha* et de *Cotoneaster microphylla* sur *C. frígida*.

La répartition et la proportion du principe *cyanique* dans les différents organes du Cognassier varie suivant les parties considérées; il n'existe que dans les parties aériennes de la plante

et ne se trouve pas dans la racine. Dans les *Photinia*, au contraire, il existe dans tous les organes de la plante.

Dans les greffes de *Photinia serrulata* sur Cognassier (3 exemplaires), Guignard ne trouva aucune trace d'acide cyanhydrique dans l'hypobiote au-dessous du bourrelet, *ni dans la portion de tige restant au Cognassier*, ni dans sa racine.

Les greffes de *Cotoneaster* sur *Cognassier* sont également intéressantes car chez le premier le glucoside cyanhydrique est cette fois, absent de la racine comme chez l'hypobiote. Dans une greffe de *Cotoneaster frigida* sur Cognassier, « la proportion d'acide cyanhydrique obtenue fut de 0,048 % n quand « l'écorce d'un individu franc de pied n'en avait donné, à la même époque, que 0,020 %. »

« Au premier abord, dit Guignard (p. 295, *loc. cit.*), on pourrait être tenté de supposer que le composé cyanique, arrêté au niveau du bourrelet, s'était accumulé dans la tige du greffon. *Il est possible qu'il en soit ainsi; mais il ne faut pas oublier que les plantes à acide cyanhydrique présentent souvent des variations individuelles considérables* ».

Dans un deuxième exemplaire de la même greffe, l'écorce du Cognassier hypobiote donna faiblement la réaction du bleu de Prusse. Pour Guignard, la présence du glucoside venait de ce que l'hypobiote avait porté de petites pousses feuillées, mais non de la migration du composé cyanique du *Cotoneaster* dans le Cognassier.

L'étude des symbioses effectuées entre deux espèces de *Cotoneaster* était intéressante, car il y a plus de chances que leur glucoside soit plus voisin comme constitution que celui du Cognassier dans le cas précédent. On pouvait supposer que « l'absence de migration descendante du glucoside élaboré par le *Cotoneaster* est peut-être due à ce qu'il n'a pas la même constitution que celui du Cognassier.

« Cette hypothèse n'a évidemment plus de raison d'être dans le cas de la greffe d'une espèce de *Cotoneaster* sur une autre espèce du même genre, car il n'est pas douteux que les différentes espèces de ce genre ne renferment le même glucoside ».

Comparées avec les feuilles des francs de pied, celles de l'**épibioté** donnèrent moins de composé **cyanique**, tandis que c'était l'inverse pour l'écorce des rameaux. Ce qui était remarquable pour le cas de la tige **hypobioté**, c'est que, au voisinage du bourrelet, elle contenait une proportion de 0,013 %; plus bas, 0,0027 %; plus bas encore, 0,0026.

« Il y avait, par conséquent, dit Guignard, au point de vue de la quantité relative de principe **cyanique**, une différence très marquée entre la partie supérieure et le reste de la tige : d'où l'on **pouvait** conclure que ce principe était descendu du greffon dans le sujet. »

Comme il y avait sur l'**hypobioté** de petites pousses feuillées, on pouvait supposer qu'elles étaient pour quelque chose dans le résultat. Une greffe dans laquelle manquaient les pousses fut analysée. Les feuilles et les rameaux de l'**épibioté** étaient moins riches en principe **cyanique** que dans l'échantillon précédent.

Quant à la tige de l'**hypobioté**, « elle était plus riche en composé **cyanique** que celle de l'échantillon précédent. On remarquera en outre que, dans ce second exemplaire, c'est encore la partie supérieure de la tige qui en fournit la proportion la plus élevée. Comme elle n'avait pas porté de gourmands, *la migration descendanté du composé **cyanique** fabriqué dans le greffon ne laissait plus aucun doute.* »

Les greffes de **Cotoneaster** sur **Crataegus** ne permirent de déceler l'acide cyanhydrique dans aucun cas. Les variations constatées dans les **épibiotés** auraient besoin d'être contrôlées et cette étude reprise pour être fixé sur leur compte.

Tels sont les faits exposés par Guignard lui-même. On sera surpris, en les examinant consciencieusement, des **conclusions** absolues et des généralisations qu'il a données et qui sont reproduites intégralement ici à titre documentaire.

« Lorsqu'une plante à glucoside cyanhydrique est greffée sur une autre plante dépourvue de ce composé ou inversement, il n'y a aucun transport de ce glucoside, ni du greffon dans le sujet, ni du sujet dans le greffon.

» Il semble pourtant que, si cette migration pouvait avoir lieu dans un sens ou dans l'autre, on aurait dû la constater chez les espèces de Haricots employées dans nos expériences, d'autant qu'elles présentaient entre elles des affinités botaniques plus grandes que plusieurs des Solanées chez lesquelles on croit avoir démontré la migration des alcaloïdes. Les Solanées dont on a étudié la greffe réciproque appartenaient en effet à des espèces des genres *Atropa* et *Datura* greffées avec des représentants des genres *Solanum* et *Lycopersicum*. Et cependant, malgré les affinités plus étroites des espèces de *Phaseolus* entre elles, les résultats ont toujours été complètement négatifs.

n L'autonomie fonctionnelle du greffon et du sujet n'est pas moins évidente chez les Rosacées dont il a été question, nonobstant le caractère physiologique qu'elles possèdent en commun -de pouvoir élaborer des glucosides fournissant les mêmes produits de dédoublement. Si les glucosides du *Photinia*, des *Cotoneaster* et du *Cydonia* ne sont pas identiques, ce qu'on ne sait pas encore, du moins n'est-il pas douteux qu'ils remplissent le même rôle dans ces divers genres de végétaux. Il y a moins de différence entre ces genres qu'entre des espèces telles que le *Phaseolus lunatus* et le *Ph. vulgaris*.

» Cependant, bien que le composé cyanique, qui représente un élément normal chez ces Rosacées, semble pouvoir circuler plus facilement d'un individu à l'autre après le greffage, nous voyons que le *Photinia* et les *Cotoneaster* entés sur le Cognassier ne cèdent pas de composé cyanique à ce dernier (1).

n Les choses se passent comme si les tissus du Cognassier habitués en quelque sorte, soit à la nature spéciale du glucoside qu'ils fabriquent, dans l'hypothèse où ce composé n'est pas identique à celui du *Photinia* ou des *Cotoneaster*, soit à une dose déterminée

(1) Cependant Guignard a indiqué lui-même un fait contraire à sa thèse. Avec le *Cotoneaster frigida* greffé sur Cognassier il a trouvé chez la tige de l'hypobioté une faible quantité d'acide cyanhydrique. S'il faut admettre avec lui que ce composé provenait des quelques petites pousses feuillées que portait le Cognassier, ce fait serait contradictoire avec la façon de se comporter des greffes du *Cotoneaster Microphylla* sur *C. frigida* dans laquelle l'hypobioté est plus riche en composé cyanique dans le cas où il ne possède aucune pousse feuillée.

de ce glucoside dans le cas où il est le même pour les trois genres, ne pouvaient s'accommoder ni d'un autre composé cyanique, ni d'une proportion du même composé plus élevée que celle qu'ils élaborent dans les conditions normales.

» Peut-être objectera-t-on que, chez les greffes du *Phaseolus lunatus* sur le Haricot vulgaire ou chez celles du *Photinia* et des *Cotoneaster* sur Cognassier ou sur *Crataegus*, l'absence de composé cyanique dans le Haricot vulgaire et dans ces deux derniers porte-greffes tient à ce que ne pouvant l'utiliser pour leur nutrition, ils possèdent le pouvoir de le détruire au fur et à mesure qu'il pénètre dans leurs tissus ? Mais cette hypothèse n'offre pour le moment aucun point d'appui, et alors même qu'elle serait fondée, il n'en resterait pas moins établi que dans le cas actuel l'influence réciproque des deux espèces greffées l'une sur l'autre est nulle.

» C'est seulement lorsque les deux espèces greffées appartiennent au même genre et produisent le même glucoside, comme dans le cas du *Cotoneaster frigida* et du *C. microphylla* que la migration de ce corps peut être constatée.

» Ainsi donc, malgré les échanges de matière qui s'effectuent pour la nutrition et le développement des individus associés par le greffage, certaines substances peuvent rester localisées dans l'un ou l'autre des conjoints : c'est là un fait que l'étude des plantes à acide cyanhydrique me paraît mettre très nettement en évidence. Dans la symbiose artificielle que réalise le greffage, chacune d'elles conserve son chimisme propre et son autonomie. n

Admettons, ce qui n'est pas admis par tous les physiologistes, que le glucoside cyanhydrique soit exclusivement un produit de réserve, sa façon de se comporter dans les greffes ne diffère pas beaucoup en somme de celle de l'inuline, des sucres ou de l'amidon qui sont incontestablement des substances de réserve et dont j'avais établi le rôle dès 1891. Le composé cyanique comme l'inuline ne pénètre pas d'une plante qui en fabrique dans une qui n'en fabrique pas quand, au contraire, il passe d'une espèce qui en fournit chez une autre qui en fournit pareillement. Cependant

il s'est trouvé des gens pour prétendre que les faits cités par Guignard étaient en contradiction avec ceux que- j' avais observés!

Par ailleurs les conclusions qu'a tirées Guignard ne concordent pas toujours avec les faits qu'il a consciencieusement rapportés. Ainsi quand il dit que l'influence de deux espèces greffées l'une sur l'autre est nulle, cette affirmation, concernât-elle seulement les Haricots, n'est pas exacte puisqu'il cite le cas d'un *Phaseolus lunatus* greffé qui donne une proportion de 0,048 % de composé cyanique quand le témoin n'en possède que 0,040 %.

S'il a voulu généraliser cette conclusion, c'est plus inexact encore, car il ne tiendrait aucun compte de l'accumulation énorme du composé cyanique dans l'écorce du *Cotoneaster* greffé sur Cognassier ni de la migration descendante de ce produit dans l'hypobioté des greffes de *Cotoneaster microphylla* sur *C. frigide*.

Il en est de même pour le chimisme de ces plantes. Admettons même, ce qui n'est nullement prouvé, que la présence d'acide cyanhydrique dans l'écorce de la tige du Cognassier portant un *Photinia* soit une exception et que ce produit provienne des quelques feuilles laissées à l'hypobioté, il n'en reste pas moins que, dans les deux autres greffes examinées par Guignard, la tige du Cognassier hypobioté n'en présentait pas trace. Or, d'après les données de cet auteur lui même, seule la racine du Cognassier est dépourvue de glucoside : toutes les parties aériennes en contiennent. Donc, à la suite de la symbiose, une portion de la tige du Cognassier a perdu la faculté de produire le composé cyanique. C'est bien là, on en conviendra, un fait qui ressemble à un changement de chimisme et à un phénomène d'influence de l'épibioté sur l'hypobioté.

On peut en dire tout autant des variations quantitatives relevées par Guignard, c'est-à-dire de l'augmentation de glucoside ou de sa diminution ainsi que de sa migration avec accumulation dans l'hypobioté au voisinage du bourrelet chez les *Cotoneaster*.

Dire avec cet auteur que les plantes greffées conservent leur autonomie, c'est ce que les grammairiens appellent une antinomie. L'autonomie et la symbiose représentent deux états opposés qui ne peuvent exister ensemble : l'autonomie, c'est l'indépendance

totale, absolue; la symbiose, la dépendance réciproque comme dans toute association **mutualistique** et **antagonistique**.

Guignard a basé ses conclusions sur la façon dont se comporte, chez quelques espèces seulement et à la fin de la végétation (1), le composé **cyanique**. C'était tomber dans l'erreur signalée par Pfeffer, c'est-à-dire rendre une substance unique responsable de tout ce qui se passe dans les plantes fabriquant ce glucoside et même chez celles qui n'en fabriquent pas normalement. Dans un but intéressé, n'a-t-on pas depuis voulu appliquer ses conclusions à la Vigne greffée en vue de masquer la diminution de la qualité des vins à la suite de la reconstitution!

L'on a même écrit qu'elles étaient, ainsi que les faits, en complète opposition avec mes propres recherches. Pourtant les augmentations et les diminutions constatées par Guignard confirment ce que j'ai indiqué à propos des effets du greffage en *plus* ou en *moins* suivant les produits. La migration du composé **cyanique** s'affaiblissant chez les *Cotoneaster hypobiotes* à partir du bourrelet rappelle ce qui se passe pour certains alcaloïdes, en particulier chez les Quinquinas (Van **Leersum**). L'absence de migration chez une plante qui fabrique du glucoside cyanhydrique dans une autre qui n'en élabore pas et le passage de celui-ci chez deux espèces qui en possèdent, c'est exactement ce que j'avais signalé en 1891 pour la façon de se comporter de **Pinuline** chez les plantes greffées. Comment a-t-on pu dire, dans ces conditions, que les expériences de Guignard infirmaient les miennes quand elles les confirment?

Le matériel de Guignard, quoi qu'il en ait dit, était assez mal choisi pour résoudre la question, car, selon Pfeffer, on ignore si le glucoside cyanhydrique tient une grande place dans les échanges quand **Pinuline**, l'amidon, les sucres, etc., dont les variations ont été précédemment étudiées chez de nombreuses plantes

(1) A l'automne, au moment du dépôt des réserves, on a vu que celles-ci se déposent dans des tissus spéciaux et ne passent plus au niveau du bourrelet dans les parenchymes voisins où elles se rendaient librement avant (sucres des Choux-raves, des Choux-navets, des Carottes, de la Betterave, Amidon, etc.), sauf dans (les cas **exceptionnels** indiqués précédemment (Chou cabus et **Navet**, Betterave greffée racine sur racine). La fin de la végétation n'est donc pas le bon moment pour constater le passage ou la rétention d'un produit de réserve chez les symbiotes.

greffées, au **cours** de leur développement, jouent au contraire un rôle de tout premier ordre dans les mutations et les migrations des matières.

Treub a montré expérimentalement qu'une section des libers suffisait à arrêter le transport de l'acide cyanhydrique vers les parties inférieures chez le *Pangium edule* et que le sectionnement des vaisseaux ligneux chez une feuille empêchait chez les parties coupées de cette feuille toute formation de composé **cyanique**. Comme chez les plantes greffées ces deux sortes de blessures existent obligatoirement, il est donc naturel que les *Phaseolus lunatus* ne transmettent rien au *Ph. vulgaris*, que ceux-ci jouent le rôle d'**épibioté**, ou d'**hypobioté**. Pour que les expériences de Guignard sur ces plantes fussent vraiment probantes, il aurait fallu cultiver à côté des exemplaires greffés des Haricots autonomes décortiqués ou brisés partiellement et comparer les résultats.

Un élève de Guignard, P. Guérin, a fait remarquer à juste titre (1), à propos des expériences de **Treub**, que « si, dans certains cas, même nos réactifs les plus sensibles ne peuvent découvrir la moindre trace d'acide cyanhydrique, c'est que ce corps, dès sa formation, s'engage instantanément dans des combinaisons plus complexes où sa présence ne peut plus être constatée ». Donc, si ce produit n'a pas été rencontré dans le *Phaseolus vulgaris* greffé avec le *Ph. lunatus*, cela ne veut pas dire qu'il n'y a pas pénétré sous une autre forme.

L'objection paraît d'autant plus rationnelle que « on trouve dans les jeunes feuilles du *Ph. lunatus* 0,30 % d'acide **cyanhydrique** libre et que ses graines mûres contiennent également une grande quantité du même corps à l'état de glucoside. Pour passer des feuilles dans la graine, la tige a servi d'intermédiaire et cependant chez elle l'acide cyanhydrique n'existe pas ou en quantité insignifiante. Est-ce à dire pourtant qu'il ne s'y rencontre pas? Nullement, mais c'est sous un état tel qu'il échappe complètement à nos investigations. »

Des faits de même ordre ont été constatés pour d'autres

(1) P. GUÉRIN, *les plantes à acide cyanhydrique* (Revue Scientifique, 1907, pp. 108-109).

substances. Dans l'écusson du blé, l'amidon et le glucose ne peuvent être décelés, bien qu'ils servent obligatoirement d'intermédiaire dans la sortie des réserves de l'endosperme. C'est la preuve que des substances mobiles, faciles à mettre en évidence quand elles s'accumulent, peuvent parfois ne plus se caractériser quand elles passent dans certains intermédiaires.

Pareil exemple est fourni par la façon de se comporter de l'*inuline* dans les *hyperbioses* de Topinambour et de Soleil chez lesquelles le Soleil joue le rôle de *mésobioté*.

Enfin, et c'est là une question importante, « il n'est pas inconciliable, comme l'a fait remarquer à juste raison Pfeffer, avec les rôles qu'on a attribués aux glucosides que ces substances ne se produisent pas en toutes circonstances dans une plante. Il n'y a pas de formation de tannin dans le *Phaseolus multiflorus* cultivé dans une solution sans chlorure. »

Les échanges, pour un produit donné, sont réglés et conditionnés par l'activité vitale. Celle-ci, avons-nous démontré, n'est jamais exactement la même chez la plante autonome et la même espèce greffée; elle peut être augmentée ou diminuée suivant les cas. L'*amygdaline* n'est pas un produit absolument nécessaire. Il peut être augmenté ou diminué sans dommage pour la plante, à la suite du greffage ou de l'acclimatation chez le *Phaseolus lunatus*. Une expérience unique ne saurait donc nous renseigner définitivement sur la façon de se comporter des greffes entre le Haricot vulgaire et le Haricot de Java.

Les essais intéressants de Guignard sont donc à reprendre pendant un certain nombre d'années pour être fixé définitivement sur la migration et le rôle du composé *cyanique* chez les plantes greffées. On sait si les augmentations ou les diminutions de celui-ci ne deviendraient pas héréditaires puisque la culture et probablement aussi le greffage ont fait disparaître l'*amygdaline* dans l'amande douce et que cette substance peut réapparaître dans des conditions particulières?

Une première symbiose peut ne rien donner, mais de ce résultat négatif on ne peut conclure que, à la suite de symbioses répétées dans les mêmes conditions ou dans des conditions nouvelles, la

pénétration du glucoside cyanhydrique n'arriverait pas à se faire entre le *Phaseolus lunatus* et le *Ph. vulgaris*. Si un résultat positif, même unique, donne la certitude, des milliers de faits négatifs ne sauraient la fournir. Ils permettent seulement d'établir une présomption et c'est ce que trop de physiologistes ont oublié.

Sels minéraux. — Le fait que certains *épibiotes* prospèrent aussi bien ou parfois même se développent mieux sur certains *hypobiotes* que sur leurs propres racines montre bien qu'ils reçoivent une nourriture saline contenant des *proportions* suffisantes ou même surabondantes des *éléments* nécessaires à leur croissance; il en est de même pour les catalyseurs.

Naturellement ces matières passent au travers du bourrelet. Cela a été démontré pour un catalyseur, le manganèse, qui s'est révélé plus abondant chez les greffes de *Solanum Dulcamara* sur racines de la Belladone. Il y a tout lieu de supposer que ce cas n'est pas isolé et que des recherches entreprises dans cette voie à mon Laboratoire permettront de constater des variations en plus ou en moins de *ces* substances.

L'importance de certaines matières minérales, telles que les nitrates, a une importance considérable dans la nutrition et le développement des plantes autonomes. Selon Bose (1), des traces infinitésimales d' $\text{Az O}_3\text{H}$, à la dose de 1/2 *billionième* dans l'eau, double la vitesse d'assimilation de l'acide carbonique.

L'importance agricole du nitrate de potasse est bien connue quant à son influence remarquable sur le développement de l'appareil végétatif des plantes autonomes cultivées dans les champs ou les jardins. Il était naturel, pour cette raison, d'étudier son passage au travers du bourrelet et ses variations quantitatives chez certains végétaux greffés, comme le Tabac et la Pomme de terre qui sont avides de nitrates.

Les proportions de ces sels sont plus élevés chez le Tabac autonome que chez la Pomme de terre autonome. On s'en rend microchimiquement compte chez des coupes comparables de ces deux espèces en se servant d'un réactif composé de 0 gr. 05 de *diphé-*

(1) *BOSE*, *Physiologie de la photosynthèse*, traduction *Dufrénoy* Paris, 1927.

nylamine dissous dans 10 cc. de SO^{H} concentré. Si la coupe contient des nitrates, il y a formation de bleu d'aniline en proportions d'autant plus fortes que leur quantité est plus considérable.

Chez la Pomme de terre et le Tabac, les nitrates sont plus abondants autour des vaisseaux ligneux, tant dans la tige que dans les feuilles.

Les greffes de Pomme de terre sur Tabac présentent des variations assez marquées dans leur développement suivant l'âge des parties et suivant les exemplaires. Tout d'abord la reprise s'effectue parfaitement, puis les épibiotés Pomme de terre se rabougrissent; les uns restent définitivement à cet état quand d'autres se remettent à pousser après la chute des feuilles d'appel et le pincement des pousses réparatrices de l'hypobioté.

Au moment du rabougrissement, je constatai non seulement une surabondance de nitrate chez l'épibioté des Pommes de terre par rapport aux témoins, mais aussi chez la large feuille laissée comme appel avec son bourgeon, chez l'hypobioté. Celle-ci ne pouvant les passer à l'appareil aérien supprimé chez le Tabac, les avait cédés à la Pomme de terre en quantité exagérée de telle façon qu'elle n'avait pu les utiliser complètement. Elle se trouvait ainsi dans les conditions d'une plante élevée dans des solutions nutritives trop concentrées; de là son rabougrissement.

C'était si bien là la cause de l'arrêt de développement qu'après la chute de la feuille d'appel et le pincement radical de la jeune pousse de remplacement apparue à son aisselle, la végétation de la Pomme de terre redevint progressivement normale.

A ce moment, la répartition des nitrates, étudiée à des niveaux différents, tant dans le bourrelet que chez l'épibioté et l'hypobioté était intéressante à étudier.

Le bourrelet fut examiné à la base, au milieu et au sommet. Déjà, dans une coupe de la base, on voit la coloration légèrement plus forte dans l'épibioté Pomme de terre que dans l'hypobioté Tabac. Au milieu du bourrelet, la différence est assez marquée encore; mais au sommet du bourrelet, l'accumulation du nitrate est considérable chez les deux associés à tel point qu'on ne peut plus discerner quel est le plus coloré.

L'épibiote fut coupé à sa base, à un centimètre du bourrelet, en son milieu et à son sommet. Les proportions de nitrates, plus élevées que dans les parties correspondantes des témoins, étaient plus grandes dans la région basilaire que dans la partie médiane et surtout qu'au sommet.

Chez l'hypobiote, les nitrates étaient moins abondants que chez les témoins, mais cependant ils étaient encore assez riches puisque, à la base de l'hypobiote, la réaction était aussi prononcée que celle de la partie inférieure de l'épibiote à un centimètre du bourrelet.

L'accumulation des nitrates s'était donc manifestée très fortement dans l'épibiote au sommet du bourrelet puis elle était allée en diminuant progressivement vers le sommet.

Ces variations des proportions des nitrates chez la Pomme de terre greffée et leur relation avec le développement retardé ou accéléré de l'épibiote ne surprendront pas ceux qui savent que les échanges et la consommation d'un produit sont réglés et conditionnés par l'activité vitale, différente chez les exemplaires autonome et chez les greffés.

■ *Matières colorantes et produits divers.* — Les tannins et leurs variations quantitatives ont été étudiés à l'analyse des mouûs et des vins chez les Vignes greffées, ainsi que chez diverses espèces de végétaux.

Selon Pfeffer, la plupart des pigments rouges et bleus sont des tannins ou des corps proches parents des tannins. Quelques-uns servent à protéger les tissus et la chlorophylle contre une action trop vive du Soleil. En absorbant ses rayons, ils déterminent une élévation de température qui accélère la transpiration et surexcite l'activité de l'ensemble tant que la température optima n'est pas dépassée.

a La coloration, a dit ce physiologiste, indique d'une manière particulièrement frappante tous les changements dans les produits réactionnels. ■

Selon Giard (1), la couleur est un caractère général de l'état

(1) GIARD, *Caractères dominants transitoires chez certains hybrides*, Paris, 1903.

constitutionnel du protoplasma de toutes les cellules du végétal. ^A

On sait que les changements de terrain ont une influence sur la production du pigment ainsi que les variations de température causées par les chaleurs élevées ou les froids.

Ces matières colorantes sont très souvent modifiées à la suite du greffage. Les tiges et les feuilles chez les *épibiotés* et les *hypo-biotés* les plus divers en fournissent de multiples preuves. Ces colorations pour des *épibiotés* de même nature peuvent être différentes à un moment donné de leur vie symbiotique. Un exemple très remarquable sous ce rapport est celui du *Pirocydonia Danieli* à l'automne, suivant qu'il est greffé sur Poirier de semis ou sur Cognassier. Dans le premier cas (fig. 4, pl. XXXIV), sa feuille, avant de tomber, devient rouge vif sur ces deux faces, quoique moins foncée à la face inférieure. Au même moment les feuilles des exemplaires de *Pirocydonia Danieli* greffés sur Cognassier ont une teinte vert lavé de jaunâtre et ne deviennent pas rouge vif même au moment de leur chute (fig. 3, pl. XXXIV). La face inférieure elle-même reste vert jaune plus pâle.

Ce phénomène se reproduit régulièrement chaque année.

Les transmissions de couleur d'un symbiote à l'autre sont plus rares que les variations de coloris sous l'influence des changements de nutrition dus au bourrelet et aux différences de capacités fonctionnelles entre les associés.

Des exemples de ces sortes de transmissions ont été observés dans le vignoble reconstitué. Des Vignes françaises greffées sur des hybrides franco-américains prennent parfois la teinte et le faciès du cépage sur lequel on les a greffés. J'en ai vu quelques exemples au cours de mes missions dans le vignoble français, en particulier dans le champ d'expériences de Haut-Gardère, en Léognan (Gironde).

En mai 1904, le Cabernet-Sauvignon greffé sous 1202 Couderc présentait une ressemblance frappante entre la teinte de sa tige et de ses feuilles et celle des mêmes organes du 1202 autonome cultivé dans le même terrain, toutes conditions égales d'ailleurs en dehors du greffage.

La Précoce de Malingre et le Fer greffés sur hybrides franco-américains présentaient également la ressemblance la plus frappante avec leurs *hypobiotes*. Ils avaient pris la livrée américaine.

Ces transmissions de couleur sont *momentanées*. A l'automne les Vignes françaises greffées avaient repris leur teinte et leur facies épidermique normal (i).

Quelques transmissions plus durables de la couleur ont été constatées et nous en verrons plus loin des exemples à propos de la panachure. Ces cas sont très rares chez les plantes vertes. Je n'en ai observé qu'un seul cas au cours de quarante années de recherches chez des *hémidibioses* entre l'Aubergine à fruits violets, à tige violacée, et l'Aubergine poule aux *œufs*, à fruits blanchâtres et à tige vert blanchâtre.

Sur une de ces greffes, l'*épibiote* Aubergine à tige violacée avait transmis sa couleur à l'Aubergine poule aux *œufs* portant un rameau d'appel dont la tige était devenue violette depuis le bourrelet jusqu'à la racine, mais du côté seulement du rameau d'appel.

Lindemuth, jardinier-chef du jardin public de Berlin, ayant greffé des Pommes de terre à tiges violettes sur d'autres variétés à tiges vertes constata que celles-ci avaient pris la teinte de leur *épibiote*, mais plus rouge cependant que chez les témoins. Vöchting a vu lui-même, à Bonn, un cas semblable.

J'ai greffé, dès 1896, le Chou-rave blanc sur Chou-rave violet et inversement et j'ai, à diverses reprises, recommencé l'expérience. Qu'il s'agisse de greffes ordinaires (*olodibioses*), d'*hémidibioses* directes ou inverses, ou de *parabioses*, la couleur violette ne s'est Jamais transmise du Chou-rave violet à l'autre (fig. I, 2, 3 et 4, pl. XXVII). Les différences de coloris entre les deux races restent nettement tranchées. A l'examen microscopique, on peut

(i) Dans le même ordre d'idées pourraient être indiquées les rétrogradations de la couleur des raisins chez certaines vignes greffées qui seront examinées ultérieurement au chapitre des *symbiomorphoses* (Voir A. JURIE, *Sur la couleur et le goût des raisins de vignes greffées*, l'*Cœnophile*, décembre 1901, Bordeaux, avec deux belles planches en couleurs).

voir que le pigment violet reste localisé exclusivement dans le Chou-rave violet au niveau de la soudure.

Quand il s'agit de la couleur de la chair, le résultat est le même avec la Carotte jaune greffée sur le Fenouil poivré : la **carotine** ne pénètre pas dans la racine de celui-ci qui reste blanche. Mais il se produit un fait très curieux : la matière âcre et poivrée de la racine du Fenouil passe en partie dans le tubercule de son **épi-biote**, la Carotte, chez lequel on la reconnaît facilement à la dégustation.

C'est la preuve qu'il ne faut pas juger par la manière dont une substance se conduit de la façon dont se comporte une autre.

Chez les Pommes de terre, la chair des tubercules est colorée parfois de façon assez différente suivant les variétés. On peut se demander si la couleur de l'une réagit sur celle d'une autre ou pénètre au travers du bourrelet. Il semble que ces modifications soient plutôt rares.

Parmi les variétés dont la chair est colorée fortement, la Nègresse tient le record avec sa chair entièrement violet noir. Ayant greffé sur cette variété la Pomme de terre corne blanche, une seule greffe reprit complètement (1899). Toutes les autres ne réussirent pas, car il résulte de mes nombreux essais que cette variété qui s'allie plus facilement avec la Tomate est presque impossible à souder aux autres variétés de Pomme de terre. Les tubercules de la Nègresse **hypobiote** étaient pourvus d'un épiderme violacé; la chair des plus gros était marbrée de blanc et de violet et chez les petits, plus jeunes, elle était blanc violacé en entier.

Des faits analogues ont été observés par **Bellaïr** (i), qui a obtenu des tubercules à chair panachée en greffant la Nègresse sur une Pomme de terre à chair blanche ou jaune.

J'ai réussi une autre fois, par exception, à greffer la Nègresse sur la Pomme de terre Saint-Jean. Celle-ci fournit un seul tubercule rappelant ceux de la variété Saint-Jean autonome, sans aucun changement de la couleur de l'épiderme ou de la chair. **L'épibiote**

(i) **G. BELLAÏR**, *Multipliation des Plantes* (Le Bon Jardinier, p. 160, Paris, 1^{re} édition).

Négresse avait ses tiges vivement colorées violet noir, mais cette couleur s'arrêtait au niveau du bourrelet dans les tissus cicatriciels de l'*épibiote* seul et n'émigrail pas dans ceux de l'*hypobiote*. Les quelques tubercules aériens de la Négrresse étaient colorés comme à l'ordinaire, tant dans l'épiderme que dans la chair. Ces tubercules aériens se forment aussi chez la Négrresse greffée sur Tomate et conservent de même leur couleur normale avec cette espèce.

Une même variété de Pomme de terre greffée sur Tomate et sur Aubergine peut fournir des tubercules aériens, des tiges et des feuilles de couleur différente dans ces deux sortes de symbioses. Leur précocité est quelquefois modifiée.

J'ai remarqué encore que certaines espèces ont, quand elles jouent le rôle d'*hypobiote*, une influence plus marquée que d'autres sur le coloris de divers organes des *épibiotés*. C'est le cas de la Belladone par exemple.

Ainsi la Douce-Amère greffée sur racines de cette espèce donne des fleurs bleues d'un coloris particulièrement vif et se distinguant nettement de celui des fleurs des témoins.

Les Pommes de terre Fluke, greffées sur les tiges de l'année de Belladones âgées, poussent mal en général et donnent prématurément des tubercules aériens. Ceux-ci, au lieu de garder la teinte verte qu'ils conservent avec les *hypobiotés* Tomate- ou Pomme de terre, se colorent en violet noir foncé. .

Dans le même ordre d'idées, on pourrait rappeler ici les variations de couleur qui ont été précédemment indiquées chez les *hyperdibioses* du Topinambour, du *Madaria* et de l'*Helioipsis* (fig. 3, pl. XXXI).

Le pigment ainsi formé chez le Topinambour est localisé dans l'épiderme et la première rangée de cellules sous-épidermiques. Rarement on en observe dans les couches plus profondes. L'ammoniaque le décolore immédiatement, ce qui *montre* sa nature acide. Chez le *mésobiote Helioipsis*, la décoloration par l'ammoniaque est plus lente et le pigment reste jaunâtre.

Malgré quelques exceptions, le passage des pigments colorés

d'un associé à l'autre au travers du bourrelet me semble l'une des migrations les plus rares chez les symbiotes.

Les changements de couleur des tubercules aériens des Pommes de terre et des Topinambours sont assez souvent accompagnés de modifications dans leur composition chimique.

Des tubercules aériens de Géante bleue greffée sur Tomate ont été analysés par M. Chigot (1) comparativement aux tubercules souterrains de la même variété autonome. La teneur en fécule des tubercules aériens était de 4,5 quand elle était de 8,5 % chez les tubercules souterrains.

Des variations de composition existent aussi entre les tubercules souterrains du Topinambour greffé avec des épibiotes différents ou surgreffé avec des mésobiotes variés, ou encore quand il est surgreffé avec une même espèce et que le mésobiote est de longueur plus ou moins grande.

Le dosage des sucres fait sur des tubercules frais récoltés à la fin de décembre 1926, a donné les résultats suivants :

Chez les tubercules fournis par l'hypobiote surgreffé avec le Soleil annuel à mésobiote court, le sucre total était de 60,1 ; il se composait de 56 % de sucres réducteurs et de 4,1 % de saccharose, ce qui donne un rapport de 14 entre ces deux sortes de glucides.

Les tubercules récoltés sur des hyperdibioses semblables dans lesquelles le mésobiote était plus long possédaient 62,5 % de sucres composés de 58 % de sucres réducteurs et de 4,5 % de saccharose. Le rapport des deux sucres était ainsi de 12,8.

Ceux qui provenaient d'une hyperdibiose d'*Helianthus multiflorus* greffé sur *H. orgyalis* porté par le Topinambour contenaient 61,3 % de sucre total formé de 58 de sucres réducteurs et de 3,3 % de saccharose. Le rapport de ces deux éléments était de 17,5.

Un quatrième lot de tubercules provenait de l'olodibiose de l'*Ambrosia trifida* sur Topinambour. Le sucre total était de 80,43 % , se décomposant en 75 % de sucres réducteurs et 5,43 de saccharose, avec un rapport de 13,8.

(1) CHIGOT, Sur la teneur en fécule de tubercules souterrains de Pomme de terre Géante bleue et de tubercules aériens de la même variété greffée sur Tomate (Revue bretonne de Botanique, 1921 p. 129).

Ces résultats, qui correspondent à des changements plus ou moins marqués de la saveur des tubercules, font voir que le greffage modifie le goût de ces organes comme il améliore ou détériore les fruits. Ils sont un exemple de plus des variations du chimisme quantitatif à ajouter à ceux qui ont été précédemment relevés au cours de cet ouvrage.

D'autres produits spéciaux, reconnaissables à l'aide des sens, peuvent eux-mêmes passer ou non au niveau du bourrelet. J'ai déjà indiqué qu'il en est ainsi pour la matière poivrée du Fenouil. Il existe d'autres modifications de produits sapides à la suite de certains greffages, ainsi qu'on l'a déjà montré à propos des fruits de table et de ceux qui servent à la fabrication des boissons fermentées.

J'ai reconnu que la matière poivrée subit parfois des variations curieuses chez le Piment de Cayenne greffé sur Aubergine poule aux œufs. Dans certaines greffes, le fruit est beaucoup moins poivré que chez les exemplaires autonomes. Un résultat analogue peut être observé parfois chez les Piments décortiqués.

Un cas très remarquable (m) de la variation d'un produit à rôle écologique de défense, c'est celui de l'Alliaire greffée sur le Chou vert. Je n'ai jusqu'ici jamais constaté le passage du sulfure d'allyle, fabriqué par l'épibiote Alliaire, dans le Chou hypobiote, mais simplement, dans certains cas, une atténuation plus ou moins marquée de l'odeur d'ail chez l'épibiote et de la saveur piquante de ses feuilles (fig. 255, t. I, et fig. 1, pl. XXXII).

Des pigeons voyageurs, élevés dans un colombier voisin, brouèrent les feuilles et même les tiges jeunes des Alliaires greffées, laissant intacts tous les témoins. Ces animaux mangent volontiers les Choux mais ne s'attaquent jamais à l'Alliaire autonome. Donc ils avaient perçu les changements d'odeur et de saveur, c'est-à-dire les variations du chimisme causées par le greffage de cette espèce sur le Chou. C'est un exemple de plus de modifications déterminées par la symbiose dans l'activité des échanges et dans la valeur relative des déchets spécifiques.

(1) Lucien DANIEL, *Changements de rythmes de végétation d la suite du greffage* (Revue bretonne de Botanique, 1925, fig. 1, pl. VII) ; *Recherches sur les greffes d'Alliaire et de Chou* (C. R. de l'Académie des Sciences, 1924).

On doit encore citer ici les variations remarquables provoquées chez les épibiotés des *Artemisia Absinthium*, *A. Dracunculus*, *Tanacetum Balsamita*, *T. vulgare*, *T. boreale*, etc., quand ils deviennent persistants pendant quelques années à la suite de leur greffage sur le *Chrysanthemum frutescens* et modifient leurs essences quantitativement et qualitativement, à la façon des animaux qui subissent un changement de nutrition (i).

S'il s'agit de l'Estragon, l'épibioté reste annuel mais le goût si particulier et si agréable de ses feuilles est modifié et fortement détérioré (fig. 286).

Le passage de ces produits au travers du bourrelet n'a pas été encore étudié, mais simplement leur répartition et leur changement de constitution dans l'épibioté et ses descendants. Les modifications constatées ainsi dans le chimisme de l'épibioté pourraient avoir des applications industrielles ou pharmaceutiques.

Chez les Vignes greffées, j'ai signalé également les modifications de parfum des fleurs, du goût des fruits et du bouquet des vins (2), concordant avec les conclusions des analyses chimiques.

Enfin pour terminer, il faut citer les poisons et les corps inertes dont l'étude a été à peine ébauchée jusqu'ici chez les plantés greffées.

Comme tout végétal peut rassembler sans choix des corps qu'il n'aurait jamais rencontrés dans la Nature, et qui ne peuvent lui être d'aucune utilité, ainsi que le montre l'accumulation du bleu de méthylène qui nous a servi pour étudier la

(r) Les changements de goût du lait chez les vaches nourries avec les Choux et Navets en fleur au printemps, ceux de leur beurre quand elles mangent de l'ail, de l'*Oenanthe crocata* et diverses autres plantes à produits spéciaux, ceux de la chair des lapins broutant les choux engraisés avec des goémons au bord de la mer, etc., en sont des exemples bien connus. Quoi qu'en disent certains chimistes, ces sensations organoleptiques sont très probantes bien qu'elles ne puissent être contrôlées chimiquement, de façon précise, dans l'état actuel de la science.

Mieux vaudrait chercher les moyens de les mettre en évidence, d'en déterminer la nature chimique et leurs proportions, que de les nier systématiquement comme certains physiologistes le font encore.

(2) Lucien DANIEL, *La question phylloxérique*, loc. cit. ; *Influence du greffage sur l'odeur des fleurs de la Vigne* (Bull. de la Soc. scient. et méd. de l'Ouest, Rennes, 1904).

circulation de l'eau chez les Solanées greffées, il ne faut pas s'étonner si des produits inutiles, des déchets, ou même des poisons variés passent au niveau du bourrelet de l'un à l'autre symbiote.

Les seules conditions nécessaires, c'est que ces corps soient susceptibles d'être mobilisés et qu'ils rencontrent, dans la ligne d'union des symbiotes, des membranes perméables pour eux.

C'est ainsi que l'oxalate de calcium, à l'état sableux, fabriqué par la Tomate, peut accidentellement passer de celle-ci dans le Chou vivant en parabiose avec elle (fig. 324 à 329 et pl. XXVIII).

De ces phénomènes concernant le chimisme des plantes greffées peuvent se rapprocher ceux qu'on observe chez les parasites naturels par rapport à leurs supports. En effet, il y a, chez eux aussi, des rétentions ou des transformations de substances au niveau d'insertion du parasite et de l'hôte, qu'il s'agisse des produits nutritifs ou des corps spécialement élaborés par les deux antagonistes en vue de l'attaque ou la défense. Cela se produit aussi bien chez les espèces (*Cuscuta*, etc.) qui présentent avec leur hôte un abouchement réciproque des vaisseaux et des tubes criblés à la façon des greffes ou quand celui-ci est limité aux éléments trachéaux comme chez le Gui.

Parmi les exemples de non-passage de certains éléments du support au parasite, il faut citer l'absence de brucine et de strychnine chez le *Loranthus* poussant sur le *Strychnos nuxvomica*; celle des alcaloïdes des Quinquinas chez le *Balanophora* porté par le *Cinchona Calysaya*; celle de la substance âcre et vénéneuse des Euphorbiacées sur lesquelles se développe l'*Hydnora africana*, aliment des Hottentots, etc. De même la coloration jaune du bois des Orangers ne se retrouve pas dans les *Loranthus* qui viennent sur cette espèce.

Mais si les parasites peuvent ainsi faire une sélection, un triage des aliments et des substances à leur point d'union avec l'hôte comme le fait l'épibioté au niveau du bourrelet chez son hypobioté, il n'en est pas moins certain qu'ils effectuent de même des transformations de matériaux plus ou moins complexes et donnent naissance à des produits variables suivant la nature du support quand, comme le Gui, par exemple, ils sont aptes à se développer

sur de nombreux hôtes de familles même très éloignées. Ainsi le tannin est plus abondant dans le Gui que dans le Chêne, mais il est vert **chez** le premier et bleu chez le second. Le Gui a donc transformé celui-ci, ou plutôt les matières premières dont il dérive.

Cependant le parasite ne se contente pas d'affaiblir son hôte en lui enlevant une partie de sa nourriture. **Il** déverse dans ses tissus des poisons (produits d'attaque) qui non seulement neutralisent les produits de défense du support mais déterminent chez celui-ci des accidents pathologiques entraînant la mort de la branche parasitée ou même celle de l'arbre entier.

Beaucoup de parasites fabriquent de grandes quantités d'amidon, ce qui en fait des sortes de tubercules. C'est une analogie de plus entre le parasitisme naturel et le parasitisme artificiel qu'est la greffe. Des variations dans les diastases se rencontrent chez les Guis venus sur des supports différents comme chez certains végétaux greffés. Il y aurait, dans cette branche de la botanique physiologique et chimique, qui est à peine ébauchée, d'intéressantes études à entreprendre tant chez les Guis, les Cuscutes, etc., que chez les végétaux greffés générateurs de réserves variées.

En résumé, des divers résultats fournis par l'analyse macro et **microchimique**, par l'emploi des microorganismes, par celui des sensations **organoleptiques**, on peut conclure qu'il y a des passages ou des rétentions, des augmentations ou des réductions de substances au niveau du bourrelet. La conséquence obligée de ces changements, c'est la variation, obligatoire et plus marquée suivant les cas, du chimisme quantitatif et qualitatif de chaque symbiote (i).

(i) Le rôle du bourrelet, dans la greffe d'une plante sur elle-même, présente beaucoup d'analogie avec celui qui résulte d'une décortication annulaire. Celle-ci produit des changements dans le métabolisme cellulaire qui ont été étudiés chimiquement et qui portent, chez les arbres fruitiers, surtout sur les hydrates de carbone. Il est tout naturel de trouver des modifications comparables chez les symbiotes, mais plus accentuées encore à cause du facteur différences de capacités fonctionnelles qui n'existe pas chez les végétaux décortiqués (Voir Lucien DANIEL, *Sur la formation des thylles à la suite de la décortication annulaire et du greffage* (Revue bretonne de Botanique, 1906) ; *Nouvelles recherches sur la migration de l'inuline chez les plantes greffées* (*ibid.*, 1923), etc.

Chaque produit se comporte à sa façon. Un élément soluble passe; un autre est retenu. Il faut donc se garder de généraliser et de conclure, à la suite du non passage d'une substance au niveau du bourrelet, à la conservation du *chisme* spécifique des symbiotes, comme l'ont fait Guignard et Colin.

Le greffage de la Carotte rouge sur Fenouil poivré, dans lequel la couleur ne se transmet pas quand la matière poivrée passe en partie, est pleinement démonstratif à cet égard.

L'action de certains produits, *inconnus chez la plante autonome*, introduits dans un symbiote, peut être *nulle* s'ils se comportent comme des substances inertes. Elle est au contraire *puissante* s'ils constituent des poisons plus ou moins actifs, agissant de suite ou à la longue, ou des catalyseurs déterminant des réactions.- Il en sera de même si des produits de ce genre subissent une modification à l'entrée dans le symbiote leur permettant d'être absorbés sous une forme chimique différente douée de propriétés *excitantes* ou *déprimantes* à un haut degré.

Pour être moins rares que les précédentes, les *augmentations* ou les *diminutions* de produits *normaux* (aliments ou autres éléments solubles), n'en ont pas moins une grande importance, car elles déterminent la *suralimentation* ou la *disette* avec toutes leurs conséquences. Celles-ci atteignent leur maximum avec la *carence*, c'est-à-dire la *rétenction* complète d'un ou de plusieurs corps nécessaires au développement normal de l'individu ou inversement avec la *pléthore* qui favorise l'appareil végétatif au détriment des organes reproducteurs (fig. 4 70, t. II) qui deviennent stériles.

La symbiose trouble donc profondément les petits laboratoires que sont les cellules vivantes des associés et met en jeu toutes les corrélations dont disposent séparément leurs organismes en vue de s'adapter aux conditions de vie nouvelle que leur ont imposées les caprices des greffeurs.

Il n'y a dès lors rien d'étrange, à ce que, aux modifications de forme et de structure qui ont été décrites et aux variations des échanges et du chimisme correspondent fatalement des changements plus ou moins considérables dans les résistances, les rythmes

de végétation, la durée de la vie, ainsi que des **symbiomorphoses** ou variations spécifiques exceptionnelles qui seront étudiées dans le sous-chapitre suivant.

Quand à des conditions extraordinaires de vie chez les symbiotes correspondent ainsi des réactions extraordinaires, celles-ci accompagnent les réactions normales de la lutte pour la vie chez la plante autonome qui change de milieu, soit sans les troubler, soit en les modifiant à des degrés divers, ainsi que l'a maintes fois prouvé l'expérience.

B. — *Conséquences des variations des fonctions et du chimisme chez les plantes greffées.* — Sous ce rapport seront étudiés successivement :

- 1° Les changements des résistances des symbiotes;
- 2° Les modifications de leurs rythmes de végétation et de la durée de leur vie.

I. — Variations des résistances des symbiotes.

Tout organisme vivant est un système sans cesse modifié qui maintient son équilibre en rénovant à chaque instant sa substance.

Dans un tel système, les perturbations sont incessantes. Les modifications de la température, de la composition de l'air, l'ingestion des aliments amènent des oscillations qui ne diffèrent de la maladie que par le degré (I).

La physiologie et la pathologie générales nous enseignent que toute cause d'affaiblissement chez les êtres vivants, quelle qu'en soit l'origine, diminue leurs résistances et est une porte ouverte pour les ennemis qui les guettent.

Chez les végétaux cultivés à l'état autonome, les principales causes d'affaiblissement résident dans les déséquilibres de **nutrition** $Cc \gtrsim Ca$ imposés par l'homme et par les milieux où ils se trouvent placés par les hasards de la dissémination (fig. 469 et

(s) P. DELBET, *De la méthode dans les Sciences* (Sciences médicales), Paris, 1909, p. 215.

tableau III, p. 625). Il en est de même chez les espèces greffées (fig. 481), mais chez celles-ci interviennent deux facteurs nouveaux, le bourrelet et les différences de capacités fonctionnelles. Ces deux facteurs ont une influence très considérable, ainsi qu'il a été déjà montré, sur l'état biologique de chaque symbiote et sur le *modus vivendi* de l'association.

De ces deux sortes de déséquilibres, l'un pourra favoriser telle ou telle résistance et en contrarier d'autres; l'autre provoquera des effets inverses du premier; enfin ils pourront agir dans le même sens chez les deux symbiotes ou en sens contraire. Ces actions sont donc fatalement très variables suivant les symbioses considérées et elles se feront sentir en plus ou en moins comme pour les changements du chimisme.

Duhamel (1) avait entrevu ce genre de modifications, mais il n'en a pas donné d'exemples précis. En 1894 (2), j'ai le premier montré la généralité de ces phénomènes au cours *de* la vie des plantes greffées, ligneuses ou herbacées, qu'ils se produisent pendant la période de reprise ou quand la conduction *libéroligneuse* est entièrement rétablie. J'écrivais alors ces lignes qui restent toujours vraies : « C'est dans les rapports entre les parasites et les plantes greffées, rapports si modifiés par la greffe, qu'il faut chercher la solution de plus d'une question préoccupant à juste titre notre agriculture ».

Plus tard, en 1895, 1898, 1902, 1908, etc., j'ai signalé d'autres faits concernant les modifications des résistances chez les symbiotes et en particulier les effets des fluctuations de la météorologie (sécheresse et humidité alternantes), suivant les années, les climats et les sols, chez les Vignes greffées et autres végétaux cultivés multipliés par greffage (3).

(1) DUHAMEL DU MONCEAU, *Physique des arbres*, 1758.

(2) Lucien DANIEL, *Parasites et plantes greffées* (Revue des Sciences naturelles de l'Ouest, avril-septembre 1894).

(3) Lucien DANIEL, *Recherches anatomiques sur les greffes herbacées et ligneuses* (Bulletin de la Société d'Etudes scientifiques et médicales de l'Ouest, 1895) ; *La variation dans la greffe et l'hérédité des caractères acquis* (Ann. des Sc. nat., Bot., 1898) ; *La théorie des capacités fonctionnelles*, Rennes, 1902 ; *La question phylloxérique*, Paris-Bordeaux, 1906-1919), etc.

De ces variations de résistances, on peut faire deux catégories comprenant :

1° Celles qui concernent la répartition de l'eau chez les symbiotes et leur résistance à la sécheresse ou à l'humidité;

2° Celles qui correspondent aux résistances des associés vis-à-vis des parasites végétaux ou animaux.

a) Variations des résistances des symbiotes à la sécheresse et à l'humidité. L'approvisionnement en eau a, chez les végétaux autonomes, une importance fondamentale. En certains cas, c'est déjà un véritable problème pour eux que de régulariser l'emploi rationnel de ce liquide au mieux de leurs intérêts immédiats ou ultérieurs, c'est-à-dire de le conserver convenablement pendant les périodes de sécheresse et de l'éliminer avec assez de rapidité quand il devient trop abondant à la suite de pluies persistantes (fig. 470 et pages 621 à 627).

On conçoit qu'une telle régulation soit plus difficile, plus délicate et plus compliquée chez les mêmes espèces greffées, étant donnés les troubles de conduction causés par le bourrelet et les différences de capacités fonctionnelles de l'épibiot et de l'hypobiot, dans la circulation ascendante ou descendante des liquides nutritifs (fig. 481).

Ainsi qu'on l'a vu, sous l'influence de ces deux facteurs, essentiellement spéciaux aux espèces greffées, les fonctions d'absorption, de transpiration et d'assimilation, ainsi que le chimisme des associés, subissent des changements plus ou moins marqués qu'enregistrent la morphologie et les contenus cellulaires.

Trois catégories de symbioses peuvent être réalisées; elles sont d'ailleurs reliées entre elles par tous les intermédiaires. Ce sont :

1° Les greffes entre espèces de capacités fonctionnelles semblables ou très voisines qui, abstraction faite du bourrelet, réalisent l'équilibre de végétation $Cc = C'a$, en milieu normal;

2° Celles qui sont faites entre une plante de capacité fonctionnelle Cc plus faible que celle de l'hypobiot $C'a$ et qui, en milieu

normal, donnent lieu au déséquilibre $Cc > C/a$, caractéristique de la vie en milieu sec ou pauvre;

3° Les symbioses inverses qui aboutissent au déséquilibre $Cc < C/a$, caractéristique de la vie en milieu humide ou riche.

Dans les deux premiers cas, le bourrelet provoque la sécheresse physiologique du milieu interne d'une façon constante, si le milieu extérieur reste normal ou sec. Dans le troisième, celle-ci est atténuée, annihilée ou augmentée suivant que l'*hypobioté* a une faculté d'absorption assez grande, forte ou très forte par rapport à celle de son *épibioté* dans le milieu normal ou sec. Si le milieu extérieur est humide, le rôle du bourrelet devient inverse, puisqu'il ne permet pas aux deux symbiotes de se débarrasser aussi facilement de l'eau en excès.

Il ne faut pas s'étonner si, dans nos régions où la météorologie est très variable, les plantes greffées et les exemplaires autonomes des mêmes espèces ne se comportent pas exactement de la même manière vis-à-vis de la sécheresse et de l'humidité et que les symbiotes soient moins résistants.

Les exemples de ces différences de résistance sont faciles à rencontrer, qu'il s'agisse des plantes herbacées ou des végétaux ligneux.

L'épibioté et l'hypobioté ont des capacités fonctionnelles semblables on très voisines. — On obtient très facilement de telles associations en unissant entre elles des espèces *herbacées* appartenant à un même genre ou à des genres voisins de diverses familles, en particulier chez les Solanées, les Composées, les Légumineuses, etc.

Considérons par exemple les greffes du Topinambour sur le Soleil annuel (fig. 256 et fig. 1 et 2, pl. XV). Bien qu'il s'agisse d'une plante vivace par ses organes souterrains et d'une autre qui est annuelle et qui se reproduit exclusivement par graines, elles se soudent facilement et vivent, en apparence, en parfaite harmonie pendant la vie active. Ce n'est qu'au moment du passage à l'état de vie ralentie du Topinambour et de la formation des graines chez le Soleil annuel qu'apparaissent ou s'accroissent

les phénomènes de lutte pour la vie résultant d'un antagonisme qui se manifeste à ce moment dans toute son ampleur. De là, toute une série d'anomalies qui ont déjà été décrites en partie dans cet ouvrage, qu'il s'agisse d'*olodibioses* du Topinambour sur le Soleil (fig. I et 2, pl. XV ; fig. 370 et 381 à 384 ; fig. 3, pl. XVI) ou des *olodibioses* inverses du Soleil sur Topinambour (fig. i et 2, pl. III, et fig. 1, pl. XX); de leurs *olohyperbioses* dans lesquelles le Soleil joue le rôle de *mésobioté* (fig. 1, 2 et 3, pl. VII; fig. 2, pl. XX ; fig. 3, pl. XXI I ; fig. 3, pl. XXI I ; fig. I et 2, pl. XXVI) ou de leurs *hémthyperdibioses* dans lesquelles c'est le Topinambour qui fournit le *mésobioté* (pl. X).

Pendant la période de vie active des symbiotes, la lutte qui s'exerce entre eux pour l'utilisation de l'eau présente des fluctuations intéressantes à suivre quand la sécheresse se produit. Si celle-ci est modérée, les effets du bourrelet n'amènent pas une *fanaison* très marquée des feuilles et des 'tiges jeunes de l'*épibioté* qui récupèrent rapidement leur turgescence pendant la nuit. Quand elle devient très forte, les feuilles et les jeunes tiges de l'*épibioté* se fanent fortement et le soir on croirait que la limite L de dessiccation est dépassée chez elles quand les témoins ne se fanent pas ou se fanent très peu.

Le lendemain matin, les *épibiotés* ont repris leur turgescence. Naturellement ils poussent à peine; les *entre-nœuds* sont courts, la ramification de la tige principale s'arrête; les feuilles les plus âgées tombent; celles qui persistent se recroquevillent de façon à réduire la surface vaporisante. Leur coloris varie par suite de la formation d'un pigment, localisé dans l'épiderme et la couche sous-épidermique, et qui a pour objet de s'interposer entre les radiations calorifiques et lumineuses agissant trop énergiquement sur la *chlorovaporisation*.

Ces variations fluctuantes, qui ne dépassent pas le point critique P (fig. 470), ne se rencontrent pas chez les témoins ou s'y observent à un degré beaucoup moins prononcé quand la sécheresse augmente au delà d'une certaine limite.

Elles offrent la curieuse particularité d'être spéciales, pour ainsi dire, à chaque symbiose car, dans une série de greffes, qu'on

supposerait devoir être semblables, les résistances à la sécheresse se montrent particulières à chaque exemplaire, ce qui se comprend facilement en se reportant à ce qui a été indiqué à propos de la structure des bourrelets (p. 608). A l'homogénéité assez grande des types autonomes d'une même espèce succède une grande hétérogénéité des résistances.

J'ai bien des fois remarqué, ail cours de la vie active des Topinambours **surgreffés**, que l'affaiblissement de la résistance à la sécheresse était plus marqué chez les **hyperbiotes** que dans les **épibiotes** des greffes ordinaires. C'est encore conforme à ce que la théorie permet de prévoir. Toutes circonstances égales d'ailleurs, les **olodibioses** qui ne possèdent qu'un seul bourrelet souffrent moins de la sécheresse que les **hyperdibioses** qui en ont deux superposés.

Dans le cas où le **mésobiote** possède une ou plusieurs pousses feuillées (pl. X), ces organes se fanent eux-mêmes comme ceux de l'**hyperbiote** pendant le jour et redeviennent turgescents au cours de la nuit suivante.

Chez les **hémihyperdibioses** dans lesquelles l'**hypobiote** portait une pousse feuillée, celle-ci ne se fanait pas ou se fanait beaucoup moins que celles du **mésobiote** et que l'**hyperbiote**. Cela s'explique facilement puisque cette pousse de l'**hypobiote** communiquait directement, sans bourrelet, avec l'appareil absorbant.

Ces variations restent fluctuantes tant que le déséquilibre $Cc > C/a$ ne dépasse pas le point critique P. Au delà de cette limite, elles ne tardent pas à devenir excessives et l'**épibiote** cesse de croître désormais, ou finit par périr si la limite L de dessiccation est atteinte. L'**hypobiote** peut persister seul ou mourir comme son ou ses conjoints.

Quand les mêmes greffes, au lieu de subir l'action de sécheresses modérées ou excessives, sont au contraire placées en milieu humide, l'action desséchante du bourrelet se transforme rapidement et conduit à une augmentation de l'humidité du milieu. En effet, l'**hypobiote** se débarrasse avec plus de difficulté de son eau à cause du ralentissement de conduction de la sève brute dû au contournement des vaisseaux et à la diminution de leur

nombre au niveau du bourrelet; il en est de même de l'épibioté, de l'hyperbiote et même du mésobioté, dont la sève élaborée est retardée dans sa descente vers les racines pour des raisons analogues.

Lorsque les variations de l'humidité sont modérées, les sym. biotes manifestent les réactions de la vie en milieu humide, indiquées dans le tableau III, p. 625. Chez le Topinambour, on observe surtout l'augmentation de l'appareil végétatif qui se ramifie, porte des feuilles plus grandes, plus gaufrées, qui changent de teinte plus ou moins. La différence avec les témoins est bien nette comme dans le cas de la sécheresse, et on remarque aussi que les greffes présentent une hétérogénéité beaucoup plus grande.

Si l'humidité atteint une valeur excessive, le point critique P_1 , puis la limite L , sont dépassés. La variation de résistance cesse d'être fluctuante; finalement la pourriture des parties jeunes apparaît chez l'épibioté et la, mort s'ensuit par suite de la pléthore aqueuse de l'hypobioté, plus atteint encore que son conjoint.

C'est ainsi que les choses se passent quand le milieu sec et le milieu humide évoluent progressivement ou subissent des oscillations de faible amplitude au cours des longues périodes de sécheresse ou d'humidité. Il arrive parfois qu'à une sécheresse intense succèdent des pluies abondantes par des températures élevées. Il se produit alors un engorgement des tissus qui absorbent brusquement l'eau par les racines et aussi par les feuilles sans pouvoir la faire disparaître à temps. La mort du végétal se produit par suite de la brusque rupture d'équilibre entre l'entrée et la sortie de l'eau et aussi par asphyxie des tissus, car l'excès d'eau empêche la respiration à partir d'une certaine limite. Cet accident constitue ce que les jardiniers désignent sous le nom d'apoplexie et les viticulteurs sous celui de folletage.

Chez le Topinambour greffé, le folletage est fréquent certaines années; je ne l'ai pas observé chez les témoins. Sa fréquence varie suivant l'espèce d'hypobioté utilisé et ses propriétés spécifiques de résistance aux variations modérées ou excessives des milieux

sec et humide. Cela se conçoit car interviennent dans ce cas les différences spécifiques des capacités fonctionnelles existant entre l'épibioté et les divers hypobiotés sur lesquels il est placé, toutes conditions égales d'ailleurs.



FIG. 570. Chou-rave greffé sur lui-même dont le sommet végétatif a pourri à la suite de pluies persistantes. — La partie dure du tubercule a fourni des rameaux latéraux de remplacement qui sont devenus tuberculeux à leur tour et forment une sorte de couronne entourant en étoile le tubercule primitif.

La mort par pourriture progressive ou par folletage peut être provoquée par des arrosages intempestifs sous verre ou à l'air libre, comme aussi par la suppression brusque des pousses feuil-

lées de remplacement qui naissent sur l'hypobiote et qui sont indispensables jusqu'à ce que l'épibiote se soit suffisamment développé pour régulariser la transpiration. Cela se produit surtout chez les plantes à tissus riches en eau comme par exemple les Balsamines, les Capucines et autres espèces molles greffées sur germinations, mais on obtient les mêmes résultats, plus lentement, avec les greffes de Soleil et de Topinambour ainsi traitées dans les périodes d'humidité. La pourriture débute par les sommets végétatifs, plus aqueux que le reste de la plante. La tige principale se ramifie quand le milieu redevient favorable et prend alors, chez les Choux-raves par exemple, un aspect singulier. Les tubercules formés sont nombreux et rayonnent en étoile (fig. 579).

Les tubercules, normalement sphériques, s'allongent et prennent la forme de gourde plus ou moins étranglée ou deviennent piri-formes sous l'influence des à-coups de la météorologie entraînant la raréfaction ou un afflux excessif de la sève brute (fig. I, 2 et 3, pl. XXXI).

La formation de telles anomalies est facile à comprendre. La partie renflée de la tige qui s'était formée au moment où la sécheresse s'est fait sentir a cessé brusquement de croître, puis elle s'est aoûtée, a durci fortement et s'est consolidée définitivement comme à l'automne, au moment du passage à l'état de vie ralentie,

Quand les pluies ont ramené la pousse, les sommets végétatifs, c'est-à-dire les bourgeons terminal et latéraux pouvaient seuls s'accroître puisqu'ils étaient seuls à l'état de méristème. Les réserves alors formées pendant la nouvelle période ne pouvaient s'accumuler que dans les parenchymes médullaires nouveaux puisque les anciens étaient comprimés par les bois dans la région tuberculeuse primitive.

Ces phénomènes ne doivent pas être confondus avec ceux qui à l'automne ou pendant l'hiver, provoquent des déplacements de réserve (pommes de terre filantes). Dans ce cas, de petits tubercules poussent sur le premier formé; ils sont sessiles ou bien ils naissent à l'extrémité de rhizomes de longueur variable. Dans ce cas, l'ensemble de ces productions présente parfois des formes bizarres. Tantôt la pomme de terre rappelle l'aspect d'une portion

de pied humain avec ses doigts (fig. 571); tantôt elle a l'aspect de cornes ramifiées ou de casse-tête, etc...

Ces phénomènes rappellent ceux qu'on rencontre chez les tubercules de Pomme de terre venus dans les années où les à-coups de la météorologie sont **suffisamment** élevés et assez distants au cours

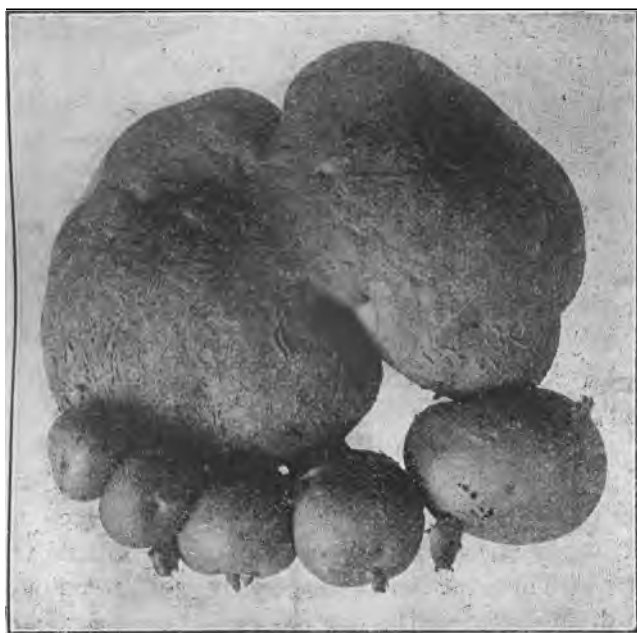


FIG. 571. Tubercule de Pomme de terre ayant donné de petits tubercules de seconde végétation rappelant la disposition des doigts du pied humain.

de la végétation. J'ai obtenu des tubercules étranglés à l'aide d'arrosages intermittents, sous châssis, à l'eau pure ou avec une solution de nitrate de potasse.

Des étranglements et des chapelets de tubercules se rencontrent aussi chez bon nombre de tubercules aériens de Pommes de terre ou de Topinambours greffés, qui sont soumis à des alternances de végétation plus fréquentes que chez les exemplaires autonomes (fig. 2, pl. XIV; fig. 1, 1 XXIX et fig 1, pl. XXX):

Les greffes du Topinambour et du Soleil qui viennent d'être étudiées correspondent à deux espèces qui ont des rythmes de végétation différents et dont l'une qui est annuelle, meurt à la fin de l'été ou au début de l'automne, tandis que l'autre, qui est vivace par ses parties souterraines, possède des tiges aériennes annuelles qui ne se dessèchent que vers le milieu de novembre.

Une question se pose : ce qui vient d'être dit au sujet des résistances au milieu pendant la vie active des symbiotes s'applique-t-il à la période qui correspond au passage du Topinambour à l'état de vie ralentie et à celle de la décrépitude sénile du Soleil annuel ?

Evidemment les conditions ne sont plus les mêmes dans les deux périodes. La climatologie de l'automne ne présente en général plus de variations excessives de milieu et la mort lente ou brusque des symbiotes n'est plus à craindre pour cette raison. Mais interviennent d'autres facteurs qui ont sur les résistances des symbiotes un retentissement considérable à ce moment.

Le Soleil annuel cesse de croître ; ses radicelles ne remplacent plus leurs poils absorbants ; l'absorption se réduit de plus en plus et finalement cesse tout à fait. Il résulte de là que le Topinambour meurt prématurément par dessiccation, à moins que, ce qui arrive souvent, il n'oblige son associé à conserver sa vitalité tant que les gelées de l'hiver ne l'ont pas tué. A ce moment, en effet, il se produit des réactions variées qui seront examinées plus loin quand seront étudiées la prolongation de la durée de la vie après greffage et les symbiomorphoses.

Dans les cas où une telle prolongation de la vie de l'hypobioté n'a pas lieu, il peut encore arriver que l'épibioté s'affranchisse, par la transformation de la symbiose en greffe des charlatans (fig. 386 *a* et *b*).

Avec les greffes inverses du Soleil annuel sur Topinambour, la défaillance de l'appareil absorbant à l'automne n'est plus à craindre. Quand le Soleil a fourni ses graines, son appareil végétatif meurt ; le Topinambour achève son développement à l'aide de son appareil végétatif très réduit et les quelques tubercules

qu'il fournit dans ces conditions suffisent à assurer la multiplication de l'individu.

On pourrait citer de nombreux cas de ce genre chez les greffes d'espèces herbacées appartenant aux familles des Composées, des Solanées, des Légumineuses, etc., greffes réalisées entre des plantes annuelles prises pour *épibiotés* et des plantes vivaces jouant le rôle d'*hypobiotés*. Fatalement, à moins de circonstances très exceptionnelles, ces associations donnent des bourrelets annuels.

Quand on greffe des portions de deux végétaux vivaces par leurs parties aériennes, les bourrelets persistent et se modifient chaque année suivant la météorologie de celle-ci. Qu'il s'agisse du second ou du troisième cas, c'est-à-dire des deux déséquilibres $Cc < C/a$, l'on observe des changements de résistance à la *sécheresse* et à l'humidité qui sont de même ordre que ceux précédemment étudiés chez le Topinambour. Ils ont aussi *une* intensité variable suivant les bourrelets, la valeur des déséquilibres $Cc > C/a$ et $Cc < C/a$, et le degré de chaleur, de sécheresse et d'humidité du milieu à un moment donné (fig. 43 6, 439, 440, 441 et 442).

B. — *L'épibioté a une capacité fonctionnelle plus grande que l'hypobioté*. — C'est le cas du Poirier greffé sur Cognassier. Les effets du bourrelet et ceux des différences de capacités fonctionnelles concordent pour augmenter le déséquilibre $Cc > C/a$, dans un milieu normal.

Les effets du greffage par rapport aux résistances à *fa* sécheresse et à l'humidité seront les mêmes que chez le Topinambour greffé, mais plus accentués. Toutefois, il faut tenir compte du fait qu'il s'agit de deux végétaux ligneux, à tissu moins aqueux que les plantes herbacées et par conséquent plus résistants aux variations du régime de l'eau.

Les greffes du Poirier sur Cognassier, comme celles de diverses autres Rosacées, n'ont pas seulement un intérêt par rapport à la répartition de l'eau mais aussi pour l'absorption quantitative et qualitative des éléments salins, laquelle est modifiée chez l'*épibioté* à la fois par son *hypobioté* et par le bourrelet. *L'hypobioté fonc-*

tionne spécifiquement, d'après les propriétés osmotiques des membranes de ses poils absorbants et, dans les éléments qui arrivent au bourrelet, l'épibiote fait un triage spécifique à l'aide des membranes de ses tissus cicatriciels dont les propriétés osmotiques peuvent ne pas être celles des membranes de ses propres poils absorbants.

Or on sait que certaines substances salines peuvent retenir ou non l'eau dans les tissus. Du fait de ce double triage résulte ainsi une modification de la résistance qualitative de l'épibiote, coïncidant avec la variation quantitative du régime de l'eau.

C'est à ces changements quantitatifs et qualitatifs qu'il faut attribuer les différences d'aspect, de taille et de résistance que présentent, toutes conditions égales d'ailleurs, les greffes, sur un même type de Cognassier, de variétés diverses de Poirier possédant une vigueur, une précocité et des aptitudes plus ou moins dissemblables. Ces différences se retrouvent même, quoique moins accentuées et cela se comprend puisqu'alors les effets des bourrelets particuliers de chaque association se font sentir, chez les exemplaires divers d'une série de greffes d'une variété donnée de Poirier sur Cognassier.

Les effets de la sécheresse sont surtout faciles à observer dans les terrains secs comme sont ceux des bords de la mer. Les variétés de Poirier greffées sur Cognassier restent chétives et vivent moins longtemps que dans les terres franches de l'intérieur des terres. Même greffées sur Poirier de semis, elles ne durent pas plus d'une quarantaine d'années et se dessèchent par le sommet, manifestant le phénomène que les forestiers appellent couronnement.

Les teintes d'automne, la chute des feuilles et le passage à l'état de vie ralentie présentent aussi une grande diversité, pour les mêmes raisons.

Le folletage est assez fréquent certaines années, surtout quand une pluie brusque et chaude est suivie d'éclaircies et d'une forte chaleur avec vent desséchant.

La nature des fruits, leur composition chimique et l'abondance relative des cellules pierreuses, sont en rapport avec le régime de l'eau et la façon dont l'hypobiote Cognassier permet l'irrigation

de l'appareil reproducteur. L'état pierreux est si bien causé par le passage de certains produits fournis par l'hypobiote mais qui ne seraient pas acceptés par les poils absorbants de l'épibiote qu'il suffit de faire une surgreffe avec une variété vigoureuse de Poirier convenablement choisie comme mésobiote pour que le second bourrelet annihile les mauvais effets du premier.

En résumé, chez les arbres fruitiers présentant, à la suite du greffage, le déséquilibre $Cc > C/a$, les résistances à l'action des oscillations du régime de l'eau sont modifiées à des degrés divers suivant la nature des hypobiotés et des bourrelets, qu'il s'agisse des variations modérées ou excessives de ce déséquilibre. Ces modifications sont plus accentuées chez les épibiotés que chez les arbres autonomes, qu'il s'agisse de la sécheresse ou de l'humidité; elles sont enregistrées par les variations de la structure ligneuse et par la nature particulière des contenus cellulaires, en particulier par la forme et le nombre des cristaux d'oxalate de calcium.

Sans présenter des changements aussi prononcés que chez la Tomate (fig. 34², p. 4⁸⁴), le Chanvre, la Mercuriale (fig. 354, p. 49⁶) ou les Gypsophiles (voir p. 571), les différences dans les proportions et les formes de ces éléments suivant les greffes et la nature de la météorologie annuelle sont très nettement appréciables dans la plupart des cas (i).

C'est aux à-coups de la météorologie, quand à une longue sécheresse succèdent brusquement des pluies chaudes qu'il faut attribuer la prétendue maladie des Pommiers à cidre greffés sur Pommiers de semis. C'est un véritable folletage, analogue à celui qui s'est, comme on va le voir, manifesté parfois d'une façon intense chez

(1) Jaccard et Frey ont étudié récemment, dans le genre *Allium*, l'aspect et les formes de développement de l'oxalate de calcium comme sortes de caractères distinctifs. Ils ont conclu que a les différentes formes de développement de l'oxalate de calcium des espèces de ce genre sont dans une dépendance beaucoup plus étroite avec les facteurs écologiques qu'avec les unités systématiques ». Mais, si pour chaque genre elles varient avec la météorologie des années, la proportion de ces cristaux et leur forme sont spécifiques pour des genres différents (Voir JACCARD et FREY, *Kristallhabitus und Ausbildungsformen des Calciumoxalat als Artmerkmal* (Viert. den naturf. Ges. in Zurich, LXXIII, 1928). Voir aussi, sur le même sujet, les pages 4⁸⁴, 49⁶, 57¹ du t. II de mes *Eludes sur la greffe*, in Revue bretonne de Botanique, 1928.

certaines Vignes greffées qui, normalement, sont soumises une fois greffées au déséquilibre inverse $Cc < C/a$.

Il ne faut pas confondre la vigueur avec la capacité fonctionnelle. Ainsi le Poirier est beaucoup plus vigoureux que les *Pirocydonia*, curieux hybrides de greffe entre Poirier et Cognassier. On pourrait croire qu'en surgreffant le *Pirocydonia Danieli*, peu vigoureux, sur le Poirier de semis, on augmenterait sa vigueur. Or il n'en est rien; le *Pirocydonia Danieli* donne un fort bourrelet sur le Poirier, reste chétif; à l'automne, ses feuilles rougissent fortement et tombent de bonne heure quand, au contraire, elles persistent plus longtemps, prennent une teinte vert jaunâtre chez le *Pirocydonia Danieli* greffé sur Cognassier (fig. 3 et 4, pl. XXXIV).

Avec des hyperbioses effectuées entre diverses variétés de Poirier dont la vigueur est variable et qui poussent trop ou pas assez greffées directement sur Cognassier on peut obtenir des diminutions de vigueur ou des augmentations suivant les variétés en surgreffant et prenant pour mésobioté soit le *Pirocydonia Danieli*, soit le *Pirocydonia Winkleri* (1). Ces faits sont susceptibles d'applications en arboriculture fruitière.

Enfin, la valeur relative du déséquilibre $Cc > C/a$ est essentiellement subordonnée aux relations qui existent suivant la valeur de l'épibioté à un moment donné chez les arbres qui demandent plusieurs années pour que les associés puissent concorder en fait de développement. Une greffe de Poirier sur Cognassier, faite en écusson ou en fente, donne au début un déséquilibre $Cc < C/a$. Avec les progrès de l'épibioté dont le volume de l'appareil végétatif augmente chaque année, l'équilibre peut s'établir et aboutir à la relation $Cc = C/a$. Ce n'est qu'à partir d'un certain âge qu'arrive le déséquilibre $Cc > C/a$.

Dans cette évolution de la symbiose, la capacité fonctionnelle propre de l'organe pris comme épibioté, qui est en relation plus ou moins durable avec son adaptation héréditaire, joue un rôle fondamental. La valeur du déséquilibre qui s'établit entre les

(1) Lucien DANIEL, *Nouvelles observations sur les Pirocydonia et leurs valeurs* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 29 juillet 1929).

deux associés est très variable par exemple entre deux greffes dont l'une a pour épibioté un rameau à bois pris sur une branche à bois vigoureuse et dont l'autre a été faite avec une pousse fruitière (fig. 218 et 219). Bien qu'il s'agisse de la même espèce, les deux symbioses correspondent à des associations très différentes comme développement, régime de l'eau et résistances aux changements modérés ou excessifs des milieux, non seulement pendant la première année du greffage mais au cours des années suivantes.

Des remarques analogues doivent être faites pour les greffages effectués à l'extrémité ou à des points différents des branches latérales comparés à ceux qui sont faits sur l'axe principal chez des végétaux jeunes ou sur des végétaux âgés auxquels on désire redonner de la vigueur, etc. (voir t. I, p. 184 et 277). L'expérience montre constamment que la nature des parties choisies comme hypobiotes et épibiotes a sur le rétablissement des fonctions, sur la biologie de l'association et les relations des capacités fonctionnelles une importance énorme. Il en est obligatoirement de même par rapport au déséquilibre de nutrition $Cc > C'a$ et par conséquent les résistances doivent être étudiées séparément pour chaque association différente d'organes. Chez les végétaux ligneux et chez certains arbustes comme le Rosier (1) les associations d'organes sont naturellement plus variées que chez les végétaux herbacés, étant donné que la complication de l'appareil végétatif de ceux-ci est beaucoup moindre.

y. — *L'épibioté a une capacité fonctionnelle plus faible que celle de l'hypobioté.* — C'est le cas de la Vigne française (*Vitis vinifera*) greffée sur Vignes américaines pures ou hybrides. Ces dernières ont toujours été choisies systématiquement parmi les plus vigoureuses et les mieux adaptées au sol, car on a posé comme principe fondamental qu'elles ne sont utilisables qu'à cette condition.

Les vignobles reconstitués sont sans contredit le meilleur

(i) Lucien DANIEL, *Influence du lieu où l'on place l'écusson sur le sujet* (Bulletin de la Société scient. du midi de l'Ouest, Rennes, moi) ; *Sur la valeur comparée du bourgeon terminal et des bourgeons latéraux dans la greffe en fente* (ibid., 1901).

exemple qu'on puisse trouver (1) pour montrer à l'aide de faits l'exactitude de la théorie des capacités fonctionnelles telles que je l'ai exposée en 1902 (2). Ils constituent en effet un matériel énorme, le plus considérable qui existe actuellement. Même en arboriculture fruitière, où le greffage est pratiqué de temps immémorial sur une grande échelle, on ne peut trouver semblable documentation. En outre, et c'est là un inconvénient capital, on ne peut faire une comparaison rigoureuse entre le développement des symbiotes et des plantes autonomes correspondantes puisque les variétés originelles des arbres fruitiers de nos jardins n'ont pas été conservées en dehors du greffage. Chez les Vignes, surtout quand il s'agit d'hybrides récents, c'est différent.

Le greffage de la Vigne en France dure depuis presque trois quarts de siècle. On l'a fait dans les milieux les plus divers comme sol et climat, sur de nombreuses variétés de Vignes prises pour *épibiotes* et sur un grand nombre de variétés ou d'espèces choisies pour *hypobiotes*. En certains champs d'expériences établis par mes soins, sous ma direction ou d'après mes conseils, j'ai pu étudier facilement les mêmes variétés de *Vitis vinifera*, greffées sur des séries *d'hypobiotes* différents, cultivées dans les mêmes conditions que des pieds de même âge provenant de boutures. De cette façon, il était facile de relever les effets du greffage (3) et de discerner dans les vignobles ordinaires où manquaient les Vignes autonomes nécessaires aux comparaisons ce qui était la conséquence de la symbiose et ce qui provenait d'autres facteurs.

Pendant longtemps, nos vieilles variétés françaises furent greffées sur *Vitis riparia* et aussi, mais moins fréquemment, sur

(1) Un autre exemple, également démonstratif, c'est celui de la maladie du Chêne causée par l'*Oidium quercinum* et dont le développement est proportionnel au déséquilibre $Cc < Ca$ causé par l'intensité relative de l'élagage (Voir Lucien DANIEL, *Le Blanc du Chêne*, 22 août 1908 ; *Comment préserver nos Chênes* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 116, p. 297, 1917), etc.

(2) Lucien DANIEL, *La théorie des capacités fonctionnelles et ses conséquences en Agriculture* (Bulletin de la Société scientifique et médicale de l'Ouest, Rennes, 1902).

(3) C'est ce que j'ai fait au cours des missions qui me furent confiées par le Ministre de l'Agriculture (1904-1908).

Vitis rupestris, Ces deux espèces possèdent des adaptations radiculaires au sol et des capacités fonctionnelles qui sont loin de concorder d'une façon parfaite avec celles des *Vitis vinifera* auxquelles on les a fait servir de support. C'est là un fait d'une haute importance qui permet de comprendre (voir p. 73² et 733) pourquoi les Vignes greffées ne donnent pas exactement les mêmes produits et n'ont pas les mêmes résistances que les mêmes types de Vignes cultivées comparativement à l'état autonome.

Tandis que les *Vitis vinifera* ont des racines pivotantes qui peuvent s'enfoncer profondément dans le sous-sol où elles rencontrent une humidité presque constante et suffisante par les périodes de sécheresse, où elles ne subissent pas de façon exagérée l'action des pluies, le *Vitis riparia* possède des racines traçantes qui sont très sensibles aux variations de la météorologie et il demande, pour prendre son développement normal, de l'humidité à sa portée et d'abondantes fumures dans le sol arable où s'étale son appareil absorbant.

De même, malgré son nom spécifique, le *Vitis rupestris* n'est pas adapté, comme on pourrait le croire, aux terrains rocailloux et secs où se plaît la Vigne française. Ses racines, moins traçantes que celles du *Vitis riparia*, ne peuvent s'enfoncer aussi profondément dans le sous-sol que celles de nos variétés de vieilles Vignes. Lui aussi est avide d'eau et d'engrais comme le *Vitis riparia*.

La nécessité des fortes fumures a été de bonne heure reconnue par tous les viticulteurs; son influence néfaste et celle de la culture intensive sur la qualité et la conservation des vins ont été établies il y a longtemps déjà par les travaux de Muntz (2) et de divers observateurs.

Il résulte de là que, dans un milieu identique normal, assez humide sans l'être de façon exagérée, nos Vignes reconstituées sur l'un ou l'autre de ces hypobiotes sont soumises au déséquilibre $Cc < C/a$, caractéristique de la vie en milieu humide et riche quand les Vignes autonomes correspondantes, sont, toutes

(1) MUNTZ, *Etude sur les vignobles à hauts rendements du Midi de la France* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 1902), etc.

conditions égales d'ailleurs en dehors du greffage, en équilibre de végétation $C_c = C_a$.

Au printemps, quand après le repos hivernal la vie active recommence, la Vigne greffée pousse avec plus de vigueur. A la floraison, les grappes des Vignes greffées sur *Vitis riparia* deviennent plus nombreuses et plus belles et, si le temps est beau, la fécondation se fait bien. Les raisins grossissent beaucoup, deviennent plus serrés. Leur richesse en sucre est variable; leur couleur peut être plus ou moins affaiblie. Ces effets varient si l'on a pris pour hypobioté le *Vitis rupestris* ou certains de ses hybrides, comme aussi avec les variétés de *Vitis vinifera* utilisées.

L'appareil végétatif est également plus développé que chez les témoins. Les feuilles sont plus grandes et plus vertes. Tout cela est conforme à ce que la théorie permet de prévoir dans un milieu normal où les variations fluctuantes de la météorologie sont très modérées au cours de la vie active des associés.

Quand au contraire la météorologie présente des à-coups brusques et des alternances de sécheresse et d'humidité bien tranchées et suffisamment élevées, les choses changent et l'on s'aperçoit rapidement que les Vignes greffées sont beaucoup plus sensibles que les mêmes variétés autonomes cultivées comparative-

ment. Si la sécheresse débute avec la floraison, la fécondation est favorisée tout d'abord. Quand cette sécheresse se prolonge, l'épibioté éprouve des difficultés de plus en plus grandes la nuit à rétablir sa turgescence à la suite de la fanaison de l'appareil végétatif pendant le jour. Les feuilles manifestent leur souffrance par un changement de coloris; elles se replient pour diminuer leur surface et pour protéger les stomates. Ces procédés de lutte deviennent insuffisants quand la sécheresse persiste trop longtemps. Les feuilles les plus vieilles se flétrissent et tombent; les entrenœuds deviennent plus courts, puis la croissance cesse complètement pendant que l'épiderme durcit; les tissus se remplissent d'amidon et s'aoutent comme à l'automne.

Quant aux raisins que la chute des feuilles laisse exposés au soleil, ils durcissent eux-mêmes et « *ercissent* », comme disent les

viticulteurs. A moins que des pluies suffisantes n'arrivent à temps avant la véraison, le raisin **erci** reste inutilisable.

Quand la sécheresse ne fait pas durcir le raisin, elle n'en a pas moins sur sa constitution et sur celle de son dérivé, le vin, une influence considérable qu'a fort bien mise en évidence G. Couderc (i), au Congrès de Lyon, en 1901.

« Ceux, disait-il, qui ont reconstitué des vignobles à grands vins avouent difficilement qu'ils ne font pas des vins comparables à ceux d'autrefois, ou, s'ils en conviennent, ils accusent l'âge de leurs greffes, le temps, le *Botrytis*, que sais-je ? Et ils ne veulent pas voir la vraie raison : la maturité intempestivement hâtée par le porte-greffe employé et son peu de résistance à la sécheresse.

u Tous les grands vins sont faits avec des cépages mûrissant lentement... Ce que le commerce paie, c'est l'acidité et le parfum résultant d'une maturité lente et successive. C'est seulement une vraie grappe qui fait le bon vin, une vraie grappe qui ne mûrit pas toute à la fois, qui reste une vraie grappe au point de vue botanique et qui n'est pas changée par le greffage en une inflorescence écourtée ou surchargée suivant les cépages (hermaphrodite femelle ou hermaphrodite mâle) ».

Les résistances varient suivant les **hypobiotes** pour les raisins de table comme pour les raisins de cuve. A Thomery, des Chasselas greffés sur **Aramon-Rupestrīs** Ganzin, sur *Vitis riparia* et sur *V. rupestris* présentaient en 1904 des différences remarquables dans leur résistance à la sécheresse, bien qu'elles fussent de même âge et situées à la même exposition. Les greffes souffraient plus que les ceps autonomes et la **râfle** de leurs grappes se desséchait plus rapidement et plus fortement. Les Chasselas greffés sur **Aramon-Rupestrīs** Ganzin se comportaient mieux que ceux portés par les *V. riparia* et *V. rupestris*.

Ce qu'il y a de frappant dans les vignobles qui souffrent ainsi de la sécheresse, c'est que la résistance des ceps greffés présente une grande hétérogénéité. Tous sont à des états différents comme souffrance quand au contraire les Vignes autonomes présentent

1

(1) G. COUDERC, *Congrès de l'hybridation de la Vigne*, Lyon, 1901, p. 118.

une homogénéité plus grande et, d'une façon générale, souffrent moins. Elles ont moins soif, comme disent les vigneron.

Cette hétérogénéité est surtout frappante à la fin de la végétation. Les feuilles des ceps différents d'un même vignoble greffé présentent des teintes automnales extrêmement variées suivant les exemplaires. Cette diversité est la conséquence de la grande variabilité des bourrelets dont l'action se combine à celle des relations existant à ce moment entre les capacités fonctionnelles des symbiotes.

Le bourrelet joue ici un rôle analogue à celui de la décortication annulaire ou de toute blessure intéressant les tissus conducteurs qui déterminent des coloris plus ou moins intenses avant que ceux-ci apparaissent chez les plantes autonomes intactes. Certaines Vignes greffées présentent ainsi des phénomènes analogues à ceux qui ont été décrits chez les *Pirocydonia* et figurés en couleur (fig. 3 et 4, pl. XXXIV).

On peut observer aussi des faits démonstratifs avec les greffes de certaines espèces herbacées, par exemple chez les Solanées, par des alternances modérées de pluie et de beau temps, quand les rapports des capacités fonctionnelles de l'association prennent alternativement une valeur supérieure ou inférieure à 1 : telles sont les greffes de *Physalis* sur Piment, de *Solanum pubigerum*, *S. jasminoides* et *Physalis Branchetii* sur Tomate et sur Tabac géant.

Tant que la sécheresse est modérée, les feuilles des épibiotes conservent leur couleur normale. Quand les pluies arrivent, les témoins gardent leur coloris habituel ; les tiges et les feuilles des épibiotes greffés sur Piment ou sur Tabac rougissent rapidement. Si les pluies sont de courte durée, les épibiotes placés sur Tomate restent verts, mais ils finissent aussi par devenir de couleur brun rouge si les pluies persistent, quoique leur changement de couleur soit moins prononcé que sur Tabac.

Quand le temps redevient normal, puis sec, le rougissement disparaît; les épibiotes reprennent vigueur et se développent proportionnellement à leur état biologique du moment. Le rougissement réapparaît avec les pluies de l'automne; il est proportionnel

à la valeur du déséquilibre $Cc < C'a$ consécutif au bourrelet et aux différences plus ou moins marquées des capacités fonctionnelles spécifiques des associés, valeur qui dépend journallement de la météorologie.

Dans ces greffes, les bourrelets déterminent des variations de rougissement parfois très marquées suivant les exemplaires d'une même série de greffes : c'est à eux qu'est due l'hétérogénéité des coloris, tout comme chez les Vignes greffées et chez d'autres espèces susceptibles de changer de teinte au cours de leur végétation sous l'influence de certains changements de milieu.

L'hétérogénéité des résistances à la chlorose, déjà indiquée à propos des cultures de Haricots en solutions nutritives (p. 725) et qui s'observe chez certaines Vignes greffées et celle qui existe aussi, ainsi qu'on va le voir, pour les résistances aux parasites, s'expliquent de la même manière.

Quand la sécheresse dépasse la limite L (fig. 470), la mort de l'épibiote s'ensuit naturellement. Les exemples de mort progressive de nombreux ceps qui s'étaient même montrés vigoureux dans des années précédentes à météorologie plus normale ont été à diverses reprises observés dans les vignobles méridionaux. Ainsi en 1897, à la suite d'un été très sec et très chaud, on observa, dans plusieurs départements du Midi, un certain nombre de souches de *Vitis vinifera* greffées sur *Vitis riparia* qui étaient rabougries et mourantes (i). Non seulement ce phénomène portait sur des ceps isolés mais parfois sur des vignobles entiers qui présentaient à des degrés divers tous les signes de l'usure prématurée.

L'on constata que le mode d'établissement et la taille de la Vigne n'étaient pour rien dans ce dépérissement, inexplicable pour les viticulteurs. Dans nombre de cas, l'épibiote mourait seul et l'hypobiote *Vitis riparia*, une fois débarrassé de son conjoint, émettait des rejets vigoureux. Dans les mêmes sols et les mêmes conditions où mouraient les ceps greffés, les Vignes franches de pied appartenant aux mêmes variétés du *Vitis vinifera* jouissaient

(i) Prosper GERVAIS, *Du vieillissement prématuré des Vignes greffées* (Revue de Viticulture, 1897) ; Paul GOUY, in *Revue des Hybrides*, Aubenas, août 1902, etc.

d'une santé parfaite. Ainsi le greffage était la seule cause de ces accidents parce que, disait-on, il amenait un vieillissement prématuré quand il n'y avait pas harmonie complète entre l'épibioté et l'hypobioté.

Ces faits prirent à ce moment une telle importance que l'on parla alors du krack du *Vitis riparia*. Un peu plus tard, ils furent signalés dans divers vignobles chez des variétés greffées sur *Vitis rupestris*.

En 1902, dans l'Hérault, des phénomènes semblables furent observés. En certains cantons, des hectares entiers de Vignes greffées sur *Vitis riparia* moururent de la sorte, d'après un rapport fait à la Société d'agriculture de ce département. « L'intensité surprenante de cet accident était due aux pluies abondantes d'avril et mai, qui furent suivies en juin d'extrêmes chaleurs avec une forte sécheresse comme conséquence »; d'après Paul Gouy, c'est au greffage qu'il faut attribuer ces morts par excès de sécheresse qui ne s'observaient que très rarement dans les anciens vignobles avant la reconstitution.

Or rien n'est plus facile à comprendre pour celui qui s'en rapporte à la théorie des capacités fonctionnelles et aux changements du régime de l'eau sous la double influence du bourrelet et des différences d'absorption existant entre les deux espèces greffées au moment où elles sont soumises à une sécheresse prolongée de plus en plus forte.

L'hypobioté ne peut plus trouver dans le sol desséché une quantité d'eau suffisante pour entretenir son épibioté, tandis qu'au contraire les Vignes autonomes continuent à la pomper dans le sous-sol, mieux protégé contre les rayons solaires. Le bourrelet retarde l'arrivée de l'eau dans l'épibioté en maintenant plus longtemps le liquide dans l'hypobioté qui, privé de pousses feuillées, peut le garder plus longtemps et souffre beaucoup moins que l'épibioté. Les deux associés n'étant pas au même état biologique doivent donc souffrir de la sécheresse de façon différente. Comme les bourrelets ne se ressemblent jamais complètement, il doit y avoir des différences de résistance suivant les ceps greffés. La théorie et les faits sont ainsi complètement d'accord.

Les greffes qui, au début, présentaient le déséquilibre $Cc < C/a$ tant que le milieu était normal, avaient passé peu à peu au déséquilibre inverse et celui-ci avait été suivi de toutes ses conséquences.

Le fait suivant que j'ai observé à Branne-Cantenac (Gironde) vient encore corroborer ce qui précède en montrant que les tissus ligneux des Vignes greffées ne se comportent pas de la même

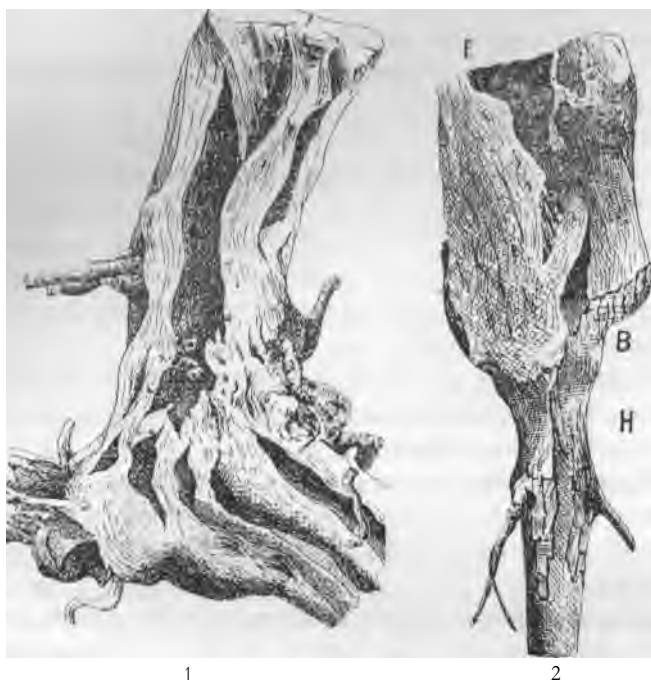


FIG. 972. — 1, Cabernet-Sauvignon franc de pied. 2, Cabernet-Sauvignon greffé sur *Vitis riparia* : E, épibiot ; H, hypobiot ; B, bourrelet.

façon quand elles se dessèchent à l'air libre après avoir été arrachées.

Des tiges de même âge du Cabernet-Sauvignon franc de pied et du même cépage greffées sur l'*Vitis riparia* et cultivées côte à côte dans un même terrain furent arrachées le même jour, puis déposées pendant l'été en plein soleil. Au bout d'un certain

temps les tiges des ceps autonomes se fendirent d'un bout à l'autre ainsi que leurs grosses racines. Chez les greffés, seule la tige de l'épibioté Cabernet-Sauvignon se fendit ; la tige de l'hypobioté resta intacte (fig. 572). •Un tel résultat est aussi curieux que démonstratif.

L'on a remarqué bien des fois que l'action de la sécheresse et celle des gelées se font sentir tout d'abord sur les bourrelets. Cela se conçoit puisque, comme il a été montré (p. 608), la région de soudure reste longtemps moins bien aoûtée et par conséquent moins résistante que les parties normales correspondantes de l'épibioté et de l'hypobioté.

Quand les pousses jeunes des épibiotés de Vignes ou d'arbres fruitiers sont grillées, brûlées pour ainsi dire soit par la chaleur excessive, soit par les grands froids, les cellules présentent des phénomènes particuliers que j'ai décrits le premier en 1901 (1). On est frappé des rapports qu'ils présentent avec celui de la brunissure qui n'est probablement pas causé, comme on l'a cru, par une maladie cryptogamique, pas plus que le court-noué, le rougeot, la gommose (2) ou la thyllose, mais est la conséquence des déséquilibres de nutrition causés par le greffage et les variations exagérées des milieux.

Toutes les maladies ne sont pas dues à la présence d'un parasite animal ou végétal. A côté des maladies microbiennes, il ne faut pas oublier de placer les maladies physiologiques, dont l'origine est tout autre.

L'action des froids rappelle beaucoup celle des chaleurs excessives. Ils entraînent des changements de coloris et des retards de développement tant qu'ils n'atteignent pas le point critique P. La mort s'ensuit pour l'épibioté ou pour les deux conjoints si la limite L est dépassée (fig. 470).

Thouin (3) a indiqué que le Néflier du Japon greffé sur Epine blanche, le Pistachier greffé sur Thérébinthe et le *Quercus pli*

(1) Lucien DANIEL, *Le phénomène de la brûlure et ses rapports avec le régime de l'eau dans les plantes greffées* (Bull. de la Soc. scient. et méd. de l'Ouest, 1901).

(2) Lucien DANIEL, *La question phylloxérique*, p. 76.

(3) THOUIN, *Monographie des Greffes*, 1821.

greffé sur Yeuse deviennent plus rustiques après greffage. Le greffage des *Aurantiacées* augmente, en certains cas, la résistance aux froids des Citronniers et des Orangers (1).

Chez quelques Solanées, le greffage peut parfois diminuer la résistance au froid de quelques espèces qui résistent sur d'autres. Il va de soi qu'en greffant des Solanées *frutescentes* sur la Tomate, le Tabac ou l'Aubergine qui sont très sensibles au froid, la mort de l'*épibioté* suit obligatoirement le gel de l'*hypobioté*. Mais il y a plus. Des *Solanum jasminoides* et des *S. glaucophyllum* greffés sur *Solanum Dulcamara* ont gelé à Rennes, pendant l'hiver 1921-1922 quand les exemplaires autonomes avaient résisté par des froids de -12° (2).

Des observations de même ordre ont été faites dans le vignoble reconstitué (3). Des gelées précoces nuisent à diverses greffes sur *Vitis Berlandieri* purs ou hybrides. Cette espèce étant adaptée essentiellement aux pays chauds, contrarie l'aoûtement de ses *épibiotés* et les rend plus sensibles à l'abaissement de la température.

Inversement, selon Darbon (g), des Vignes européennes, greffées en Amérique sur des Vignes américaines• (*Vitis riparia* et autres), se sont montrées plus résistantes aux froids que les mêmes variétés non greffées, dans les mêmes conditions de sol et de climat.

L'étude des changements de résistance des Vignes greffées à l'excès d'humidité est tout aussi intéressante et démonstrative que celle de la résistance à la sécheresse exagérée. Mais la lutte entre l'*épibioté* et l'*hypobioté* change de caractère. Ce dernier, dépourvu de feuilles, se débarrasse beaucoup plus difficilement de l'eau qu'il continue normalement à pomper par ses racines. Si l'on empêche toutes ses pousses réparatrices de se développer, ses souffrances

(1) GALLESIO, *Traité des Citrus*, 1811, p. 359, et *Teoria*, 1816, p. 1825; COUDERC, *influence du greffage sur la résistance au froid chez des Aurantiacées* (La parfumerie moderne, août 1922).

(2) Lucien DANIEL, *Variations de la résistance au froid chez des plantes greffées* (Revue bretonne de Botanique, 1922, p. 40).

(3) JALLABERT, *Revue de Viticulture*, 1904., etc.

(4) *Revue des hybrides*, juillet 1902, p. 240.

deviennent de plus en plus intenses et elles dépassent celles de l'épibioté qui a la ressource de donner des ramifications et du feuillage en abondance.

Tant que les proportions d'humidité ne sont pas excessives, le point critique P n'est pas atteint et la Vigne greffée manifeste les adaptations fluctuantes indiquées dans le tableau III, p. 625. Ces phénomènes se rencontrent à la fois chez les variétés cultivées pour la table et chez celles qui fournissent des raisins pour la fabrication du vin.

Suivant les hypobiotes choisis, la vigueur de l'appareil végétatif de l'épibioté augmente plus ou moins; les tiges, plus nombreuses et plus ramifiées, ont des entre-nœuds plus longs et s'aoûtent plus difficilement. Les feuilles sont plus larges et plus épaisses; leur surface devient gaufrée; leur teinte d'abord plus verte, peut se colorer de façon diverse quand l'humidité devient forte et que la végétation s'avance. Ces modifications du coloris sont variables suivant les hypobiotes employés, la variété utilisée comme épibioté et les exemplaires des mêmes épibiotes, car fussent-ils sortis d'un cep unique au moment du greffage, leurs aptitudes changent avec chaque sarment disjoint de ce cep et la portion employée.

Un viticulteur italien, M. de Salvo (1), a cité à l'appui de la théorie des capacités fonctionnelles les expériences suivantes, qu'il a effectuées en Sicile sur le plant Jouffreau, cépage très vigoureux. Greffé sur un *Vitis riparia* âgé de trois ans, il obtint 40 mètres de sarments. Greffé sur des ceps de *Vitis vinifera*, âgés l'un de 7 ans et l'autre de 25 ans, il obtint respectivement 6 mètres et 20 mètres de sarments. Dans les conditions de l'expérience, le développement de l'appareil végétatif de l'épibioté Jouffreau avait été sensiblement proportionnel aux capacités fonctionnelles particulières des trois hypobiotes employés.

A l'augmentation de la vigueur, de la ramification et du nombre des feuilles correspond parfois un véritable fouillis de

(1) M. de Salvo a décrit de nombreux faits justifiant l'application de la théorie des capacités fonctionnelles aux Vignes reconstituées par greffage ainsi qu'à la culture des *Aurantiacées* (Voir, outre son étude sur les « *Producteurs directs* », son intéressant article ; ■ *Greffage et pourriture grise* ■ (Revue des hybrides, juillet 1901).

sarments qui se gênent mutuellement et ombrent de façon exagérée l'appareil reproducteur, influencé lui-même par l'humidité du milieu interne. Sous l'influence réunie de l'ombre et de l'humidité, la floraison se fait de façon anormale. L'ouverture des fleurs est contrariée. Au lieu de se détacher d'une seule pièce par la base, la **calypstre** s'ouvre latéralement ou par le sommet (fig. 573). Tantôt une partie des cinq pétales se détache à la base; tantôt ils s'ouvrent tous par leur sommet. Les étamines elles-mêmes courbent davantage leur filet et leur anthère se

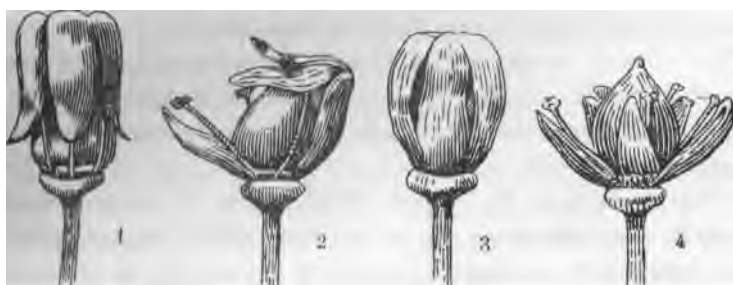


FIG. 573. — 1, Floraison normale de la Vigne; 2, 3 et 4, divers modes d'ouverture a' ormaie des fleurs de Vignes greffées.

trouve ainsi éloignée du stigmate. Cette courbure nuit naturellement à l'autofécondation.

Celle-ci est contrariée à la fois par les pluies qui déterminent la coulure par le lavage des stigmates et par l'excès d'humidité du milieu interne qui provoque la coulure physiologique.

Deux sortes de phénomènes peuvent alors se produire, séparément ou simultanément. Quand le pollen n'a déterminé aucune excitation, l'ovaire ne grossit pas : c'est la coulure proprement dite (pl. XXIX) ; dans le cas contraire, il continue à se développer mais les pépins ne se forment pas : c'est le millerandage (pl. XXX). Comme il a été déjà dit précédemment le pédoncule des grains de raisins coulés ou **millerandés** reste à la structure primaire le plus souvent, l'appel des embryons n'existant pas (t).

(*) J'ai étudié expérimentalement la coulure et le millerandage et j'ai pu les obtenir pour ainsi dire à volonté par des tailles rationnelles des ceps, combinées

La coulure des raisins est devenue très fréquente à la suite du greffage dans les vignobles reconstitués; elle l'est beaucoup plus que chez les ceps autonomes cultivés comparativement dans des milieux identiques; elle est d'autant plus commune et plus accentuée que la capacité fonctionnelle de l'hypobiote est plus grande.

De multiples observations, effectuées un peu partout en France et à l'étranger, ne laissent aucun doute sur ce point. Ainsi, en 1904, dans le Midi, on a signalé une assez forte coulure des Aramons greffés, malgré une floraison favorisée par le beau temps. Donc chez ce cépage, particulièrement fructifère et à grand rendement, la coulure physiologique provoquée par un hypobiote vigoureux avait contre-balancé et annihilé l'action favorable du milieu extérieur sec.

La production des Vignes greffées étant en relation directe avec la fécondation, on conçoit quelle importance peuvent prendre la coulure et le millerandage quant à la valeur de la récolte et à la constitution chimique du raisin. Les variations constatées par l'analyse chimique des moûts et des vins et indiquées dans les précédents tableaux ne peuvent surprendre celui qui réfléchit. On comprend que les résultats ne sont pas les mêmes chaque année et que la détérioration produite dans les vins de crus s'accroît à la longue. Un chimiste de Bordeaux, M. Mestre, m'a montré sur ses registres les analyses successives des vins d'un grand cru qu'il avait faites pendant plus de vingt ans. La détérioration du produit avait augmenté avec les proportions de Vignes greffées qui, plantées d'abord dans le quart du vignoble, avaient fini par en occuper les trois quarts. A partir de ce moment, le propriétaire n'en planta plus, mais son vin continua à perdre de sa qualité.

C'est pour cette raison qu'un certain nombre de propriétaires girondins ont conservé leurs vignes autonomes et n'ont pas voulu les greffer; que d'autres, d'abord séduits par l'augmentation des

avec la météorologie au moment de la floraison (Voir Lucien DANIEL, *Production expérimentale de grains de raisins sans pépins* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 1910).

récoltes, ont arraché leurs Vignes greffées pour retourner à la culture directe, pratiquée depuis des siècles.

Suivant que les années sont normales ou humides, et aussi suivant les *épibiotés* et les *hypobiotés* utilisés, il peut exister chez les Vignes greffées une *surproduction* plus ou moins considérable de raisins aqueux, à épiderme dont la cuticule est amincie comme celles des feuilles et des tiges ou bien une *diminution* de la récolte. Le premier cas a été constaté pour les greffes sur *Vitis riparia* qui, cultivées en sols riches et frais, ont donné des « fontaines de vin », suivant l'expression de *Chauzit* (i). Le second a été observé surtout chez le *Vitis rupestris* et certains de ses hybrides qui, en diverses régions, ont rendu leurs *épibiotés* presque stériles.

Quant aux phénomènes de la coulure, ils ont pris des proportions telles certaines années chez les variétés à raisins fins comme le Grenache que de nombreux viticulteurs ont cessé de les cultiver greffés.

L'augmentation de l'humidité des tissus chez les Vignes greffées par rapport aux Vignes autonomes correspondantes cultivées comparativement a été établie expérimentalement à l'aide de la cryoscopie par le professeur Emile Laurent, de l'École de médecine de Reims (agio).

L'anatomie, la chimie, la physique et l'observation courante du vignoble reconstitué sont donc d'accord pour montrer le retentissement profond du greffage sur la biologie et les résistances des variétés de Vignes associées. L'on comprend facilement que l'on ait dû changer les procédés séculaires de taille et remplacer la taille courte par la taille longue; que l'on ait fait descendre la Vigne des coteaux dans la plaine pour fournir au *Vitis riparia* l'eau et les matériaux nutritifs qu'il réclame pour assurer la production de son *épibioté*; qu'on ait souvent abusé des engrais nitriques et potassiques; que l'abondance des récoltes et la sur-

(i) CHAUZIT. *Le vignoble des bords du Vidourle* (Revue de Viticulture, 8 septembre 1904). Dans ces terres, on récoltait jusqu'à 350 hectolitres de vin à l'hectare. Faut-il s'étonner si des viticulteurs ont cherché dans la concentration des moûts un remède contre ces *dilueurs* sans merci que sont les porte-greffes américains (Feuille vinicole de la Gironde, 15 février 1906).

production aient engendré la mévente ; qu'on ait dû corriger les vendanges avec des sucres, des tannins, etc.; et en rehausser la couleur à l'aide de raisins teinturiers, etc.; qu'il y ait eu des difficultés d'adaptation au sol chez les **hypobiotes** ; que celles des **épibiotes** à leurs **hypobiotes** soient encore à l'étude; qu'il y ait certaines années éclatement des raisins à leur maturité; que cette rupture favorise l'introduction de maladies cryptogamiques comme la pourriture grise, toutes questions qui jouent un rôle fondamental dans la viticulture actuelle (i) et sont loin d'être pratiquement résolues.

— *Les symbiotes sont adaptés à la vie désertique ou palustre.*

— Les végétaux examinés dans les pages précédentes ne présentaient pas d'adaptations spéciales. Il était intéressant d'étudier les espèces adaptées au milieu sec ou au milieu humide.

Parmi les plantes adaptées fortement à la vie xérophytique, qui se greffent facilement et qui vivent longtemps à l'état symbiotique, on peut citer les Cactées (2).

On sait que ces végétaux peuvent résister à de fortes sécheresses à l'aide de tissus spéciaux, riches en mucilages et en acides, lesquels sont plus ou moins développés suivant les espèces. Particulièrement abondants chez les *Opuntia*, par exemple, les mucilages se rencontrent dans l'épiderme et même dans les parenchymes profonds comme les parties centrales de la moelle. Les *Epi-phylum* et les *Peireskia*, surtout ces derniers, en ont moins.

Ces substances qui servent à accumuler de l'eau comme réserve ne sont jamais l'objet d'une résorption complète, bien qu'elles puissent rentrer dans le torrent circulatoire nutritif. Les mucilages sont accompagnés d'acides qui contribuent eux-mêmes à retenir l'eau dans les tissus et qui sont produits de telle façon qu'ils se

(r) Ceux que ces questions intéresseraient et qui désireraient une documentation plus complète pourront consulter : Lucien DANIEL, *La question phylloxérique, le greffage et la crise viticole*, Paris-Bordeaux, grand in-8°, 734 P., avec nombreux dessins dans le texte et planches en noir ou en couleurs, 1906-1919, ainsi que : *Les effets du greffage de la Vigne* (Revue bretonne (le Botanique, Rennes, 1918).

(2) Lucien DANIEL, *influence de la greffe sur les produits d'adaptation des Cactées* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 12 février 1917).

règlent jusqu'à leur valeur limite inoffensive. A ce moment, ils sont neutralisés sous forme de sels cristallins insolubles (*raphides*, macles ou oursins d'oxalate de calcium, cristaux particuliers de malophosphate de calcium).

Les restrictions de la transpiration ont une importance fondamentale chez les Cactées ; celles-ci sont tellement bien adaptées sous ce rapport qu'elles ne meurent qu'après des mois de sécheresse intense. Les solutions concentrées agissent vis-à-vis d'elles comme un sol sec ; l'humidité diminue leurs adaptations xérophytiques et finit par les faire pourrir.

Ces adaptations au milieu désertique sont plus ou moins accentuées suivant les genres et les espèces qu'elles renferment : elles sont d'ordre spécifique. Ainsi les *Opuntia* sont plus riches en mucilages que les *Epiphyllum* et surtout que les *Peireskia* qui sont moins charnus et plus ligneux. En greffant entre elles des espèces appartenant à chacun de ces trois genres, on pouvait donc s'attendre à des modifications causées par les différences de capacités fonctionnelles, autrement dit par les différences quantitatives et qualitatives de leurs adaptations xérophytiques.

En 1892, j'avais greffé un certain nombre d'exemplaires d'*Epi-phyllum*, provenant d'un même exemplaire, sur *Cereus* et sur *Peireskia*. En 1902, dix ans plus tard par conséquent, j'ai fait une seconde série de greffages semblables avec des *épibiotés* pris sur l'exemplaire ayant fourni les premiers. Enfin, en 1912, j'ai fait, dans les mêmes conditions, une troisième série de ces greffages. J'ai naturellement placé dans la même serre, côte à côte, les pieds greffés et les témoins autonomes.

De cette façon, j'ai pu étudier des échantillons de trois âges différents et suivre l'évolution des résultats. Une aussi longue durée des expériences (25 ans pour les *premiers* greffes) m'avait paru nécessaire pour me rendre compte de l'action exercée par le facteur temps, car je savais que chez certains végétaux il y a des particularités d'organisation qui apparaissent seulement à un âge déterminé. Il était également facile de voir si l'époque de l'apparition de ces phénomènes pouvait être avancée ou retardée par h symbiose.

Un examen extérieur approfondi et répété souvent au cours des années m'a permis de me rendre compte que les caractères morphologiques extérieurs des *épibiotés* n'avaient subi aucune modification spécifique appréciable. La vie en commun était restée chez eux dans les limites modérées du régime de l'eau, avec productions de variations fluctuantes (fig. 470).

Si je m'étais arrêté à ces recherches morphologiques externes, j'aurais pu conclure, très logiquement en apparence, comme d'autres l'ont fait, que la symbiose n'influit en rien sur les caractères des associés et que chacun d'eux conservait son chimisme propre, son mode de vie particulier et ses adaptations spécifiques. Pourtant, comme les faits l'ont démontré, une telle conclusion aurait été erronée.

En comparant des coupes transversales des tiges, effectuées dans des parties âgées et à des niveaux aussi semblables que possible chez les *épibiotés* et les témoins du même âge, j'ai constaté, dans les trois séries de greffes, des différences marquées dans les proportions des mucilages et des cristaux. Les *Epiphyllum* âgés de 25 ans, greffés, contenaient des quantités plus élevées de cristaux et renfermaient moins d'acidité libre que les témoins correspondants; le mucilage était moins abondant. Ces différences étaient surtout accusées chez les *épibiotés* nourris par les *Cereus* (fig. 246) et les *Opuntia*; elles étaient moindres chez les *Epiphyllum* greffés sur *Peireskia* (fig. 245).

Ces variations se retrouvaient, à un degré moindre, chez les greffes âgées de 15 ans et elles étaient moins accusées encore chez celles de 5 ans. J'ai remarqué, à la suite d'un examen soigneux des coupes transversales effectuées à un même niveau et à des niveaux différents, qu'il y avait des différences plus ou moins prononcées entre les proportions relatives des cristaux et des mucilages, mais ces changements n'altéraient pas le sens général des variations constatées entre les *épibiotés* et les témoins correspondants.

Chez les *Epiphyllum* greffés sur *Peireskia*, j'ai en outre examiné les parties jeunes des *épibiotés* et des témoins dans les trois séries de greffes d'âges différents. Tandis que les *épibiotés*, dans les

parties âgées, étaient riches en cristaux de malophosphate de calcium, les témoins n'avaient qu'un petit nombre de cristaux en oursin. Il n'y avait ni acidité libre ni cristaux dans les pousses jeunes de l'*Epiphyllum* greffé; le témoin était, au contraire, assez riche en acidité libre et contenait quelques cristaux. Le mucilage était plus abondant que dans les épibiotes.

Il était intéressant de voir si ces modifications quantitatives étaient accompagnées de changements qualitatifs. En comparant les coupes faites chez les *Epiphyllum* et les *Opuntia*, après l'action de l'eau, on constate que les mucilages sont peu marqués dans les tissus des premiers quand ils sont épais, abondants et filants chez les seconds. Ces deux espèces ont des cristaux de nature différente et leur amidon, quand ils en renferment, n'a pas exactement la même forme. Malgré des recherches répétées, je n'ai pas remarqué d'influence qualitative entre les symbiotes par rapport à leurs produits; elle était seulement quantitative. Cela tient peut-être à ce que les procédés dont je me suis servi n'étaient pas suffisants, puisque l'on sait que toute variation quantitative entraîne une variation qualitative, selon Pfeffer.

L'explication des faits observés n'offre aucune difficulté. Au lieu de pomper directement l'eau du sol à l'aide de ses racines propres et proportionnellement à sa capacité spécifique d'absorption, l'épibioté la reçoit de son hypobioté. Les *Cereus* et les *Opuntia* sont mieux adaptés que lui à la sécheresse et sont plus riches en tissus aqueux de réserve; l'épibioté *Epiphyllum* trouve ainsi de l'eau en abondance et en absorbe plus que s'il était resté autonome. Dans ces conditions, il vit en milieu plus humide qu'à l'état normal et lutte contre l'excès d'humidité en réduisant ses adaptations xérophytiques.

Cette réduction est proportionnelle à la capacité fonctionnelle spécifique des tissus de réserve chez les hypobiotes et à leur facilité relative d'absorption de l'eau par leurs racines. Elle est moins élevée chez les *Epiphyllum* greffés sur *Peireskia* parce que cette espèce est plus ligneuse et moins riche en eau que les *Opuntia* et les *Cereus*, à parenchymes aquifères prédominants.

Les modifications adaptatives qui se font avec l'âge et la nature des bourrelets se comprennent tout aussi facilement. La conduction varie avec les proportions relatives du tissu ligneux et la structure propre des bourrelets; le régime de l'eau dans l'association est fonction de cette conduction, ainsi que les résistances des symbiotes.

Pour vérifier si cette conclusion était fondée, j'ai fait deux séries d'expériences comparatives en 1914 et en 1915. Dans la première, j'ai pris un certain nombre de greffes d'*Epiphyllum* sur *Opuntia* et quelques témoins francs de pied de ces deux espèces et je les ai placés dans les conductions ordinaires, à l'air libre pendant la belle saison, en leur donnant les arrosages nécessaires au maintien de l'humidité normale. Dans la seconde, j'ai pris le même nombre de greffes et de témoins comparables et je les ai placés dans une serre très ensoleillée en les laissant sans le moindre arrosage pendant l'été.

A l'automne, j'ai constaté que les différences en mucilages et en acidité restaient de même sens dans les deux séries, mais, dans les exemplaires de la seconde, les greffes sur *Opuntia* ont mieux résisté à la sécheresse que les greffes sur *Peireskia* et que les témoins. Dans les tissus des épibiotes, on pouvait suivre les adaptations et leur fonctionnement proportionnel à la variation du milieu extérieur mitigée par le degré propre d'humidité interne de l'hypobiot.

En 1917, j'ai fait l'expérience inverse et, laissant les exemplaires de la première série à l'air libre, j'ai mis celles de la deuxième dans une serre maintenue artificiellement humide. Tandis que les plantes du premier lot se maintenaient en bonne santé, celles du second souffrirent rapidement de l'excès d'eau mise à leur disposition et commencèrent à pourrir progressivement. Les *Epiphyllum* greffés sur *Opuntia* périrent d'abord, puis ceux sur *Peireskia* finirent par en faire autant à la longue, comme on pouvait s'y attendre d'après la théorie.

Ainsi, dans les greffes des Cactées que j'ai étudiées et dans les conditions de l'expérience, les variations du chimisme qui se produisent ont une action spécifique bien nette sur la physiologie des

associés mais elles restent sans action immédiate sur leur morphologie externe.

Cette persistance des caractères morphologiques pendant une période de 25 ans ne permet pas de conclure qu'ils sont immuables et qu'ils n'arriveraient pas à se modifier au bout d'un temps plus long. Les espèces les plus fortement adaptées à un mode de vie spécial sont celles chez lesquelles, le plus souvent, l'action de l'hérédité est puissante, tenace et difficile à vaincre. Rien ne prouve qu'à la suite de greffages répétés, en utilisant à chaque fois pour *hypobiotes* des exemplaires greffés, choisis chez ceux qui ont été le plus souvent soumis au greffage, on n'arriverait pas avec le temps à les faire passer au delà des points critiques P et P₁ et à les amener dans la zone des variations spécifiques (fig. 470).

Les plantes adaptées au milieu aquatique ou palustre peuvent elles-mêmes se greffer dans certaines conditions qui ont été déjà indiquées lors de l'étude des Conditions de réussite des greffes (P. 375).

En habituant le *Myosotis palustris* à vivre dans des milieux de plus en plus secs, on arrive à le faire vivre et fleurir sur l'Héliotrope, plante des terrains secs (fig. 250'). Sa résistance au milieu sec qui était ainsi augmentée par son adaptation préalable à la suite de la culture est réduite par l'effet du bourrelet. En milieu normal, il continue cependant à vivre greffé, mais sa taille est considérablement réduite.

Le Cresson de fontaine se comporte de la même manière sur le Chou (fig. 260 et 261). Les greffes de *Veronica Beccabunga* sur *Veronica speciosa* à l'état de jeunes boutures présentent de curieux phénomènes de lutte contre le milieu. Les tiges raccourcissent fortement leurs *entre-nœuds*, se ramifient peu ; les feuilles rougissent ainsi que les tiges; la plante s'étale sur le sol au lieu de rester dressée; aux noeuds se forment des racines adventives qui s'enracinent quand les tiges touchent le sol, et l'affranchissement de l'*épibiote* se fait rapidement. La mort de celui-ci arrive aussitôt la fructification faite si le milieu est modérément sec et si l'on supprime ses racines adventives; elle vient avant la floraison, si la sécheresse est trop forte. C'est tout naturel.

b) Variations des résistances des symbiotes aux parasites. — Les parasites qui attaquent les plantes greffées soul de deux sortes. Les uns appartiennent au règne végétal; les seconds, au règne animal.

— *Résistance des symbiotes aux parasites végétaux.* — Tout ce qui peut augmenter la réceptivité des symbiotes ou affaiblir leurs résistances comme ce qui exalte la virulence des parasites favorise le développement de ceux-ci, autrement dit favorise l'attaque. au détriment de la défense dans les associations purement antagonistiques que sont les maladies cryptogamiques (p. 128, t. I).

Parmi les principaux facteurs jouant un rôle fondamental dans l'attaque des champignons vis-à-vis des plantes cultivées, il faut citer l'humidité et la chaleur du milieu extérieur, la pléthore aqueuse des tissus, l'excès des engrais azotés qui agit de concert avec l'eau en excès pour diminuer l'épaisseur de la cuticule des épidermes chez les tiges, les feuilles et les fruits, l'ombre portée par les objets qui ne permet pas aux plantes de transpirer avec autant d'énergie qu'en plein soleil, etc.

L'étude qui vient d'être faite sur les variations de résistance des végétaux greffés aux variations de la sécheresse et de l'humidité a montré que ces conditions se rencontrent fréquemment, surtout quand l'association se trouve en milieu humide et chaud. Cet état est d'autant plus vite réalisé que le déséquilibre $C_c < C_a$ est plus grand en valeur absolue.

J'ai, en 1904 (1), démontré expérimentalement qu'il en est bien ainsi en opérant avec le Lilas. Ayant rabattu un pied de Lilas âgé de dix ans, j'avais provoqué l'apparition de pousses réparatrices vigoureuses et sur la plus forte d'entre elles je posai un écusson à l'automne. Au printemps suivant, l'écusson poussa et prit rapidement un grand développement. Au moment où il avait atteint 25 centimètres de longueur, l'hypobioté donna de nombreux rameaux réparateurs destinés à suppléer l'épibioté insuffisant pour éliminer l'eau en excès dans les tissus.

(1) Lucien DANIEL, *Sur une greffe en écusson de Lilas* | C. R. de l'Acad. des Sciences, 1904).

Je supprimai en partie les pousses de l'hypobioté pour favoriser l'épibioté, mais aussitôt après survinrent des pluies abondantes. Les extrémités tendres de l'écusson et des rares rameaux que j'avais laissés intacts sur l'hypobioté pourrissent rapidement et furent envahis par le *Botrytis cinerea* ou pourriture grise.

Les pluies cessant, le soleil arrêta la pourriture et les parties non atteintes durcirent comme après un pincement. Au bout de quelques semaines, le bourgeon réparateur de chaque pousse donna une nouvelle tige. Cette fois je conservai tous les rameaux de remplacement en pinçant seulement quelques-uns d'entre eux. De nouvelles pluies provoquèrent encore la réplétion aqueuse des parties très jeunes mais avec une intensité plus faible que la première fois.

Une nouvelle période de beau temps survint pendant laquelle cessa la pourriture. Puis une troisième végétation de remplacement s'effectua à la fois chez l'écusson et chez l'hypobioté. Comme je ne pinçai plus les pousses de celui-ci, l'équilibre se rétablit complètement et la pourriture grise disparut.

Il est facile de voir que l'attaque de ce champignon s'est produite proportionnellement à la valeur relative du déséquilibre $Cc < Ca$; cette valeur, très grande au début de la faible dimension de l'écusson, après suppression partielle des pousses de remplacement de l'hypobioté, devient plus faible après le pincement terminal des pousses dont aucune n'est supprimée complètement avant les deuxième pluies; enfin le déséquilibre est moins accentué encore quand les pousses de remplacement, de plus en plus développées, éliminent des quantités d'eau de plus en plus grandes chez l'hypobioté.

L'expérience est ainsi tout particulièrement démonstrative. Aussi ne faut-il pas s'étonner si, dans la pratique courante, de nombreux faits viennent corroborer ce que fait prévoir la théorie. Parmi eux, je citerai ceux qui ont été constatés chez les Vignes greffées, chez les Aurantiacées, etc.

Au Congrès de Rome (i), à propos de Vignes greffées, j'écri-

(i) Lucien DANIEL, *Quelques mots sur la greffe* (Congrès international d'Agriculture, Rome, 1903).

vais ces lignes, dont le temps a malheureusement démontré la justesse : « En voulant, par greffage sur pieds américains, préserver la Vigne du phylloxéra, les viticulteurs la livraient aux maladies cryptogamiques : c'était tomber de Charybde en Scylla ».

En effet, au début de la reconstitution, on ne se préoccupait pas de la santé des Vignes greffées. Aujourd'hui la lutte contre les maladies cryptogamiques devient de plus en plus difficile. Les Champignons parasites, comme Mithridate, s'habituent aux poisons dont on les abreuve; les Vignes greffées, de plus en plus affaiblies par des greffages répétés, ont une réceptivité de plus en plus forte pendant que la virulence de leurs adversaires augmente. Le greffage est le facteur principal de ces résultats. La preuve en a été donnée par A. Jurie, le viticulteur bien connu de Millery, près Lyon, qui a fait sous ma direction de nombreuses recherches sur le greffage de la Vigne.

Il avait établi dans sa propriété une greffe de Gamay d'Arcevant sur Aramon *rupestris* Ganzin (1). A cinq à six centimètres au-dessous du point de soudure très visible, était parti un rejet qui aurait dû normalement être un sarment d'Aramon *rupestris*. Au lieu de cela, il avait le feuillage tribobé d'un *Vitis vinifera*, moins rond que celui du Gamay (2). A la deuxième année, ce rejet donna de superbes raisins sans aucun grain avorté; les grains étaient plus gros que ceux de l'épibiotte et plus précoces d'une huitaine de jours.

Ce cep se composait donc de deux parties :

(1) Amédée JURIE, *influence de la greffe sur l'éclatement du raisin* (Revue de viticulture, 5902).

(2) Il s'agit ici d'une croissance par entraînement dont il sera décrit des exemples lors de l'étude des hybrides de greffe (*Amygdalopersica*, *Pterocarya Winkleri*, Oliviers, etc.). Un fait analogue a été décrit dans le Cottage Gardener's », selon Berton (Revue horticole, 1858, 566). « Un Muscat fut greffé sur Muscadin: la greffe réussit parfaitement. Deux ans plus tard, un rejet se montra à environ 60 centimètres du pied. Comme il y avait une ouverture à cet endroit dans le mur de la serre, on le laissa croître et s'introduire par là avec des autres. Grande fut la surprise du propriétaire quand il vit ce rejet se couvrir de feuilles de Muscat et, l'année suivante, produire les mêmes fruits que la greffe pratiquée à 60 centimètres au-dessus de la souche mère quatre ans auparavant. »

1" Celle qui provenait de l'épibiote primitif, directement au-dessus du bourrelet, et qui était constituée par deux bras taillés à coursons ;

2° Celle du rejet, parti au-dessous du bourrelet, et qui était taillée en gobelet.

Ces deux parties se trouvaient dans des conditions de vie bien différentes. La première devait se comporter comme une Vigne greffée ordinaire; la seconde, comme une Vigne autonome, f ranche de pied.

Le 1^{er} septembre 1902, au lendemain de pluies abondantes, A. Jurie remarqua qu'elles ne se comportaient pas de la même manière par rapport à l'éclatement des raisins et à la pourriture grise. Tandis que, sur le rejet, les raisins, plus avancés cependant comme maturité, n'avaient pas un seul grain endommagé, ceux de l'épibiote étaient presque tous éclatés et atteints par le *Botrytis cinerea*. L'effet néfaste du greffage était indéniable sur le Gamay greffé. Le bourrelet avait fait obstacle au prompt rétablissement de l'équilibre de l'eau; la pression osmotique, devenue trop considérable, avait fait éclater les raisins et permis au *Botrytis* de les envahir. Au contraire, chez le rejet, l'eau ne trouvant pas l'obstacle du bourrelet, s'était rapidement équilibrée dans toutes les parties de la pousse (i).

En publiant ces résultats, A. Jurie ajoutait : « Ce cep résume donc la théorie de M. Lucien Daniel sur l'influence réciproque du sujet et du greffon et sur le déséquilibre que produit le greffage dans les capacités fonctionnelles des plantes ainsi associées ».

Le *Botrytis cinerea*, forme conidienne du *Sclerotinia Fuckelia*, est très sensible à l'action des engrais azotés. On le démontre en faisant absorber aux Vignes autonomes des engrais azotés facilement assimilables. Avec le greffage sur des Vignes à racinage fasciculé comme les *Vitis riparia* qui épuisent le sol riche en azotates, le greffage provoque dès lors indirectement

(t) Comparer ces faits avec ceux qui ont été indiqués (p. 845) pour les variations de résistance à la fanaison chez les Topinambours greffés sur Soleils lorsque l'hypobiote possède une pousse feuillée qui reçoit directement la sève brute puisée dans le sol par les racines.

une attaque plus vive de ce parasite, attaque favorisée d'autre part par l'excès d'eau fournie par l'hypobiotc à son épibiotc dès que des pluies abondantes se produisent.

Des milliers de faits relevés dans les années humides chez les Vignes reconstituées viennent à l'appui de la théorie. J'en ai indiqué un grand nombre dans mon ouvrage sur : u *La question phylloxérique* », qui montrent que la pourriture grise apparaît à la suite de la rupture de la peau du raisin : or cette rupture n'arrivait chez les anciennes Vignes qu'après des pluies ou des irrigations intempestives. Aujourd'hui, elle apparaît même sans pluie, même dans les années sèches, du fait de l'hypobiotc américain qui irrigue trop abondamment son épibiotc.

Il se produit parfois encore un phénomène curieux. Le *Botrytis cinerea* présente deux formes : la pourriture grise qui est une plaie redoutée et la pourriture noble qui est au contraire un important facteur de qualité pour certains vins liquoreux tels que les Sauternes.

Sous l'influence du greffage sur Vignes américaines vigoureuses, il arrive parfois que la pourriture noble ne se forme plus, mais que la pourriture grise prend sa place tandis que chez les mêmes variétés non greffées la pourriture noble se produit comme à l'ordinaire. Tout cela tient à l'épaisseur relative de la peau des raisins, plus minces chez ceux qui proviennent des plantes greffées.

L'excès de vigueur des Vignes américaines a d'autres inconvénients encore au point de vue de la résistance, non seulement vis-à-vis du *Botrytis* mais encore des autres maladies cryptogamiques telles que *radium*, et le *Mildew*, le *Black-root*, l'*Antrachnose*, etc.

Il a en effet les conséquences suivantes, connues de tous les viticulteurs :

1° Après les rognages des sarments, rendus nécessaires par le grand développement de ceux-ci, apparaissent des pousses axillaires très tendres et très aqueuses qui sont pour cette raison envahies facilement par l'*Oidium* et le *Mildew* et deviennent tout autant de foyers d'infection;

2° La végétation se prolonge à l'automne chez les *épibiotes* qui sont placés sous certaines espèces quand au contraire elle est arrêtée anormalement chez d'autres avant l'époque particulière à la variété. Au printemps, il y a souvent un débourrement précoce et une végétation intempestive qui augmentent la durée de la sensibilité aux parasites cryptogamiques.

De même il est de notoriété publique que les maladies anciennes ou nouvelles sévissent aujourd'hui avec une intensité déplorable et qu'il n'en était pas ainsi avant la reconstitution. Les premiers *hybrideurs* ne se préoccupèrent nullement de la santé de la feuille ou des raisins de leurs hybrides jusqu'au moment où les maladies cryptogamiques devinrent menaçantes, plus menaçantes que le phylloxéra.

Les revues scientifiques ou viticoles sont remplies de documents probants à cet égard. M. de Salvo a noté avec soin la manière de se comporter, vis-à-vis des maladies cryptogamiques des hybrides qu'il cultivait comparativement greffés et francs de pied dans ses champs d'expérience de *Riposto* et de *Fidecomesso* (Italie).

« Rappelons, écrivait-il en 1902 (1), que, cette année, nous avons eu un printemps très humide et un été très sec car, depuis juin jusqu'au 25 septembre, nous n'avons pas eu une goutte de pluie. La sélection Soulages de l'*Auxerrois-rupestris*, greffée sur *Vitis riparia*, a ses raisins très fortement attaqués par l'*Oidium*; malgré un soufrage, les grains sont perdus totalement; la même, cultivée non greffée, sans soufrage, n'a pas un grain avec l'*Oidium*.

» Le 132-11 greffé sur *Vitis riparia*, avec un soufrage, porte quelques grains oïdiés; franc de pied, il n'en a pas du tout.

n Beaucoup d'hybrides Castel greffés sur *Vitis riparia* ont plus ou moins de l'*Oidium* quand les mêmes cultivés non greffés sont très résistants. Le 173-25 a perdu presque toutes ses grappes à la suite de l'attaque de ce champignon chez les pieds greffés quand ceux qui n'étaient pas greffés n'ont pas été envahis du tout.

(1) P. DE SALVO, *Greffage et maladies cryptogamiques* (Revue des Hybrides, novembre 1902).

» 4.4⁰¹ et 13.317 n'ont pas de raisins pourris quand ils sont à l'état autonome. Ils sont atteints par la pourriture grise greffés sur *Vitis riparia*, tandis que les raisins de francs de pied sont absolument indemnes. Malgré que 4.401 soit mûr depuis le 25 août et le 13.317 depuis le 12 septembre nous avons gardé leurs raisins sur souche jusqu'au 26 septembre et nous les garderons encore pour faire- d'autres observations.

» Seibel 2.003 greffé sur *Vitis vinifera* n'a pas pourri ses raisins jusqu'au 18 septembre, tandis que, placé sur *Vitis riparia*, la pourriture a commencé le 15 août et que aujourd'hui, 26 septembre, il n'y a pas un grain pour faire goûter aux visiteurs (i).

» En 1901, à la suite de quelques pluies de l'été très favorables au Mildew, nous avons observé que 74-17 a eu, greffé sur *Vitis riparia*, quelques feuilles atteintes par ce champignon, tandis que greffé sur *Vitis vinifera* ou cultivé à l'état autonome, pas une feuille ne fut tachée. »

Un autre viticulteur italien bien connu, M. Serlupi, est tout aussi affirmatif. o La greffe, dit-il (2), amène dans la nutrition générale de la plante des troubles qui exagèrent les maux dont elle souffre. Partout on constate que les maladies cryptogamiques-, redoublent de gravité chez les Vignes greffées.

Le professeur, Grimaldi (3) a également indiqué que « le greffage, en rendant plus aqueux les tissus et plus fines les membranes des feuilles et des fruits, peut influencer considérablement sur la facilité avec laquelle la plante peut contracter les maladies cryptogamiques o.

Georges Couderc, le célèbre hybrideur, a signalé en France l'acuité particulière du Mildew, de l'*Oidium*, de la pourriture grise, etc., chez les Vignes greffées en regard des mêmes variétés non greffées (4).

(j) On remarquera que le *Vitis riparia* ayant une capacité fonctionnelle plus forte que le *Vitis vinifera* utilisé par M. de Salvo, il s'agit ici de deux symbioses réalisant des déséquilibres inverses.

(a) SERLUPÍ, *Les hybrides producteurs directs en Toscane* (C. R. de la Soc. des Agricult. italiens, 1905).

(3) GRIMALDI, in *Viticoltura moderna*, 1906.

(4) G. COUDERC, *Revue des hybrides*, 1907, et in Ch. ROUGET, *Vignobles du Jura*, 1897.

« Tout ce que nous savons, a écrit Duvergier de Hauranne (1), c'est que la pourriture des raisins se produit surtout dans les années humides et sur les ceps à taille basse, dont les fruits sont aqueux, recouverts d'une peau mince et dont le feuillage épais s'oppose à l'aération. Cependant nos pères faisaient de bons vins même dans les années humides. Ils vendangeaient plus tard que nous et les raisins ne pourrissaient pas. Leurs cépages étaient en général ceux que nous employons encore comme greffons. Il faut que des causes nouvelles, indépendantes des intempéries, soient venues prédisposer les raisins à l'invasion. »

Parmi ces causes, il cite naturellement le greffage.

L'action de ce facteur varie beaucoup suivant les associations, c'est-à-dire suivant les capacités fonctionnelles des épibiotes et des hypobiotes. Parmi les Vignes les plus sensibles au *Botrytis*, en France, la Folle blanche est à signaler, car on a dû malheureusement en abandonner la culture presque partout dans les Charentes pour cette raison (2).

Ce résultat est d'autant plus regrettable que ce cépage fournissait les vins servant à la fabrication de nos eaux-de-vie les plus renommées.

L'influence particulière, des hypobiotes sur les résistances a été établie par de multiples observations concernant une même variété de Vigne française ou hybride greffée comparativement sur diverses espèces ou variétés de Vignes américaines pures ou hybrides.

Tantôt les raisins de l'épibiot deviennent à la fois plus beaux et plus résistants à l'Oïdium, au Mildew, au Botrytis, aux roots, etc., et c'est le cas le plus rare. Tantôt c'est le contraire qui se produit et il existe des intermédiaires entre ces deux actions opposées. On remarque en outre que les différents exemplaires d'une même série de greffes ne se comportent pas de la même

(1) DUVERGIER DE HAURANNE. *Les diverses pourritures et les producteurs directs* (Soc. d'Agr. du Cher, 1902).

(2) VERNEUIL, *La Viticulture dans les Charentes* (Revue de Viticulture, 1904) ; (Bull. du Syndicat gén. des Comices et Syndicats de la Charente-Inférieure, 1903) ; A. JURIE, *Abandon forcé de la culture de la Folle dans les Charentes* (Revue des hybrides, 1904), etc.

manière, et que ces variations de résistance puissent provenir des troubles de nutrition causés par la symbiose entre espèces de capacités fonctionnelles différentes ou de transmission de caractères spécifiques de résistance ou de réceptivité des *hypobiotes* utilisés (1).

On conçoit qu'il en soit de même pour les *résistances* des moûts ou des vins aux agents pathogènes dont les variations ont été indiquées à l'étude du chimisme chez les Vignes greffées (p. 771 et suivantes).

De plus, nous touchons ici à des questions d'hygiène alimentaire d'une importance fondamentale. Quelle est la répercussion des changements de résistances et des variations du chimisme à la suite du greffage des plantes alimentaires sur la santé de l'homme et des animaux qui en vivent ? Personne n'ignore aujourd'hui que les sels arsenicaux et divers ingrédients utilisés dans la lutte contre les parasites et certains produits employés pour assurer la conservation des boissons fermentées déséquilibrées par la greffe sont des poisons dont quelques-uns surtout, comme l'arsenic, sont redoutables.

Récemment, *Delassus* et *Boucley*, dans une communication à l'Académie des Sciences, ont montré que le paradichlorobenzène, excellent insecticide, a des inconvénients graves quand on s'en sert pour détruire les Charançons qui s'attaquent aux grains des blés stockés, quand ceux-ci sont mangés par les animaux. Une poule ainsi alimentée pendant un mois donne des *œufs* de goût et d'odeur tels qu'ils sont impropres à la consommation. Les vaches, nourries avec des produits traités à cet insecticide, donnent un lait à saveur spéciale et nettement *désagréable* ; leur viande devient presque immangeable.

(1) j'ai cité de nombreux exemples de ces faits dans mon grand ouvrage sur *La question phylloxérique*, loc. cit.; je reviendrai dans le sous-chapitre III sur les transmissions spécifiques des résistances.

Ces variations des résistances posent des problèmes pratiques et théoriques non encore résolus. Jusqu'à quel point les parasites peuvent-ils s'adapter aux traitements *anticyptogamiques* et augmenter de virulence ? Pendant combien de temps les Vignes greffées résisteront-elles ? Ne finiront-elles pas par dégénérer et finalement par périr, etc. ?

Or, certaines substances dont on s'est servi quelquefois pour corriger les moûts incomplets des Vignes greffées, ainsi que d'autres utilisées pour régler la fermentation des moûts et assurer la conservation des vins déséquilibrés par des greffages mal établis ou par les maladies, présentent elles-mêmes, de suite ou à la longue, pour la santé du consommateur, quelques inconvénients dénoncés par le corps médical.

Cette action directe n'existe pas seule. Les changements de nutrition des plantes greffées étant accompagnés de modifications dans la nature de leurs produits consommés par l'homme ou les animaux, déterminent chez ceux-ci des troubles variés. Ceux-ci finissent parfois par amener des malaises ~~ou des~~ maladies redoutables qui sévissent aujourd'hui avec une fréquence de plus en plus grande, surtout en certaines régions où l'on pratique la culture intensive.

L'introduction d'éléments, tels que le potassium, par exemple, à trop hautes doses chez les Vignes greffées ou chez d'autres végétaux alimentaires arrive en certains cas, comme chez les Solanées à nitrates précédemment étudiées, à augmenter la dose naturelle de l'ion potassium chez les produits alimentaires qu'on tire de ces plantes.

L'homme ou l'animal qui les ingèrent ont donc eux-mêmes un sang plus riche en potassium. Si l'on admet l'hypothèse du docteur Maurice Letulle (i) relative à la fréquence plus grande du cancer chez les personnes habitant les régions où les engrais potassiques sont le plus employés, il y a là, pour les hygiénistes, matière à réflexion.

On ne saurait trop insister sur ces points qui intéressent au plus haut degré l'avenir de la race humaine.

Si l'on considère, non plus les Champignons parasites de l'appareil aérien végétatif ou reproducteur, mais les quelques espèces qui attaquent l'appareil souterrain, tant de la Vigne que d'autres végétaux greffés, on trouve chez les racines des changements de résistance à la suite du greffage, tout comme dans les parties vertes.

(i) M. LETULLE et L. VINAY (*Presse médicale*, 1929).

Selon G. Couderc (i), u certains champignons qui ne s'attaquent pas aux Vignes franches de pied, deviennent parasites sur les racines des mêmes Vignes greffées dont ils amènent souvent la mort. Ainsi le *Ræsleria hypogea* dévaste parfois les greffes sur *Vitis riparia*, *V. rupestris*, Jacquez, etc., en épargnant ceux de ces cépages américains restés à l'état autonome. Il y a plus : quelquefois ce Champignon ne tue pas complètement le porte-greffe; après que les grosses racines se sont pourries et que la greffe est morte, le chevelu donne naissance à des rejetons qui reprennent vigueur et finissent par produire de beaux pieds francs, complètement débarrassés du parasite qui les a abandonnés après la mort du greffon n.

Le pourridié, mycélium de l'*Agaricus melleus*, se comporte de même. On a remarqué que divers producteurs directs, utilisés francs de pied, résistent à ce parasite tandis que, greffés avec des *Vitis vinifera*, ils succombent à ses attaques avec une rapidité qui dépend à la fois de la nature du sol et des espèces ou variétés associées.

Chez les Mûriers greffés sur franc, par conséquent chez lesquels le bourrelet seul est en cause, G. Couderc a remarqué qu'ils succombent aux attaques souterraines de l'*Agaricus melleus*, tandis que francs de pied ils lui résistent remarquablement.

Le voisinage d'un Mûrier infecté situé à côté d'une Vigne autonome ne fait périr que quelques pieds; le mal s'étend plus loin et dure plus longtemps quand ce sont des Vignes greffées.

Tous les faits qui viennent d'être cités montrent que, chez les symbioses réalisant le déséquilibre $Cc < C'a$, les résistances aux parasites cryptogamiques diminuent. Il va de soi que c'est différent quand les symbioses correspondent au déséquilibre contraire $Cc > C'a$, sous l'influence d'un ou de plusieurs facteurs étrangers à la greffe chez les Vignes ou autres plantes greffées sur des espèces à capacités fonctionnelles plus élevées.

La diminution des résistances peut aussi se constater chez des végétaux vigoureux greffés sur des espèces faibles par les années humides quand, dans les années normales, leur résistance est le

(i) Loc. cit.

plus souvent augmentée, comme à la suite de toute cause réduisant l'humidité des tissus et déterminant l'épaississement de la cuticule épidermique.

Les Cerisiers et les Pruniers greffés sont de bonne heure envahis, chez les exemplaires venus dans des conditions telles qu'ils souffrent dans les années humides, par le *Polyporus fulvus* qui se développe spécialement sur ces deux espèces de Rosacées.

Le Pommier greffé sur franc dans nos contrées est atteint par de nombreuses espèces de Basidiomycètes : *Armillaria mellea*, *Pleurotus pometi*, *Pholiota squarrosa*, *Hypholoma fasciculare*, *Polyporus hispidus*, *Polyporus roseus*, et par diverses espèces appartenant à des classes différentes qui respectent en général les francs de pied de même âge, naturellement plus résistants puisqu'ils ne présentent pas de bourrelet.

Au bord de la mer, diverses variétés de Pommier, comme la Reinette blanche du Canada et quelques-autres sont rapidement détruites par le Chancre.

De même, chez le Poirier, la variété Beurré d'Aremberg y donne des poires tavelées, presque toutes rendues inutilisables par le *Eusciadium pirinum* qui attaque moins les exemplaires greffés sur franc. Le pourridié se conduit de la même manière et y tue plus rapidement les variétés greffées sur Cognassier.

‡. — *Variations des résistances des symbiotes aux parasites animaux.* — Le greffage peut changer les résistances de certains végétaux aux attaques de leurs ennemis naturels appartenant au règne animal. Ce phénomène peut s'observer pendant la phase de l'union provisoire, c'est-à-dire pendant que se fait la cicatrisation en commun des plaies, au niveau des contacts entre l'épibioté et l'hypobioté, ou bien après que l'union est devenue définitive.

Ce sont surtout les Mollusques qui attaquent les plantes herbacées greffées au moment de l'union provisoire et ils se portent surtout sur les épibiotes qui sont alors plus ou moins mortifiés. C'est à cette mortification qu'il faut attribuer ce résultat.

Plus rarement, des Insectes agissent aussi sur les plantes greffées à cette même phase. J'en ai observé un cas chez des Pommiers

greffés : des œufs pondus par un papillon dans les bourgeons des épibiotés donnèrent naissance au printemps à des larves qui les rongèrent. Les épibiotés restèrent verts sans pousser pendant la grande période et furent suppléés à la seconde végétation par des bourgeons stipulaires (fig. 125) (1).

C'est surtout après l'union définitive que les Mollusques et surtout les Insectes rongent les symbiotés.

Chez les Crucifères, les Choux greffés sont attaqués par les larves de diverses espèces de *Baridius*, par les chenilles de la Piéride du Chou, par des Pucerons et par les Altises. Les *Baridius* développent de préférence leurs galles dans les tissus de cicatrisation.

Dans beaucoup de cas, une fois la reprise définitive complètement terminée, s'il y a un nouvel équilibre de nutrition inférieur à l'ancien, les épibiotés résistent moins à ces parasites que les exemplaires de même espèce non greffés; les greffes deviennent rapidement souffreteuses et meurent.

Un exemple très net et très démonstratif est fourni par les Haricots de Soissons élevés en solutions nutritives. Ceux qui sont greffés sont envahis par les pucerons quand les exemplaires autonomes le sont moins ou ne le sont pas du tout.

Au contraire les Haricots Noirs de Belgique témoins furent plus attaqués que les exemplaires greffés sur Soissons, qui avaient acquis sur cet hypobioté un supplément remarquable de vigueur (voir p. 731).

Si le greffage provoque une suralimentation, le résultat inverse se produit quelquefois et les épibiotés acquièrent un supplément notable de résistance.

Quand des réserves sucrées s'accumulent au niveau du bourrelet comme chez le Topinambour greffé sur Soleil annuel ou sur d'autres *Helianthus*, il arrive fréquemment que les tissus cicatriciels sont entamés par les limaces ou les guêpes qui se nourrissent du jus sucré qui s'écoule par la blessure. Les témoins ne sont pas

(1) Lucien DANIEL, *La Chémotobie et la greffe du Pommier* (Revue « Le Cidre et le Poiré », 1896).

attaqués par ces déprédateurs. Leurs attaques varient suivant les espèces greffées et suivant la perfection relative des bourrelets pour des greffes de même nature.

C'est surtout chez la Vigne greffée que les faits de variation des résistances ont été observés en plus grand nombre et sur une vaste échelle.

« Le *Cossus* gâte-bois, selon Valéry-Mayet (i), attaque les Vignes qui souffrent. Dans le Midi, dans le Bordelais, les Vignes qu'il attaque sont probablement affaiblies par une mauvaise soudure du greffon. Avant le greffage, ce mal était inconnu. »

Les attaques plus vives du *Tétranique* tisserand, maintes fois observées chez des Vignes greffées, sont un exemple de même ordre.

L'Endemis et le *Cochylis* déposent leurs œufs dans les régions serrées de la grappe. Comme beaucoup de greffages augmentent la dimension des grappes et donnent des raisins plus gros et plus serrés, ce sont là des conditions excellentes pour la propagation de ces Insectes, devenus très redoutables aujourd'hui.

La nature spécifique des variétés de Vignes greffées joue aussi un rôle. A. Peineau a montré que *l'Emphytus tener* a fortement atteint des Muscadets greffés sur l'hybride 101-14, tandis que, tout à côté, des *Chenins* blancs et des Folles blanches greffés sur le même *hypobioté* résistaient parfaitement (2).

Ces faits ont une certaine importance; ils en ont certainement beaucoup moins que la question phylloxérique. On sait que le *Phylloxéra* nous vient d'Amérique et qu'il fut apporté en France par des Vignes américaines (1854- 1860). Au lieu de le détruire par le fer et le feu, comme le demandaient les membres de l'Académie des Sciences, on préféra recourir au greffage des *Vitis vinifera* sur des Vignes américaines qu'on croyait devoir résister indéfiniment à l'insecte, tandis qu'on supposait nulle la résistance de nos vieilles variétés.

On a maintes fois affirmé comme un dogme absolu le main-

(i) *Revue des hybrides*, août 1902.

(2) A. GIARD, *Un insecte parasite des pousses de la Vigne* (*Revue de Viticulture*, Paris, 1904).

tien de la résistance phylloxérique de l'hypobiote après greffage. Elle ne pouvait être modifiée en aucune façon et « *c'était là la seule justification de l'introduction des Vignes américaines dans nos vignobles (i)* ».

L'expérience n'a pas confirmé cette conception beaucoup trop absolue, car la résistance phylloxérique n'est point, comme on l'a soutenu, « une propriété spécifique de la plante, *immuable comme les autres caractères spécifiques* ». En effet, de nombreux faits ont été signalés dans les vignobles reconstitués qui montrent que le greffage modifie de façon plus ou moins marquée la résistance phylloxérique des hypobiotés suivant le milieu extérieur et les Vignes associées.

Au début de la reconstitution du vignoble français, Millardet avait établi une échelle de résistance au Phylloxéra chez les principales Vignes américaines utilisées à ce moment. Ces échelles ont été remaniées bien des fois sans qu'on ait pu arriver à un classement définitif, ce qui prouve déjà que la résistance phylloxérique est variable. Des types, comme l'York-Madeira, considéré comme un des meilleurs hypobiotés au début de la reconstitution, ont dû être abandonnés après une vingtaine d'années d'expérience. L'on a dû se borner, non à chercher l'hypobioté idéal, à *résistance absolue*, mais à utiliser ceux qui présentaient ce qu'on a appelé la résistance pratique.

Il est reconnu aujourd'hui, par toute personne de bonne foi, que le greffage modifie toutes les résistances, « Il n'est pas douteux, écrivait G. Couderc en 1887, que la greffe diminue d'une façon notable la résistance phylloxérique, comme le fait du reste toute opération entravant le libre échange entre les feuilles et les racines. a Nombreux sont les cas où l'on a constaté que divers cépages, par exemple, résistent francs de pied mieux que greffés.

L'influence des sols et du climat est également très importante. « Sur les coteaux de Pise, d'après Serlupi (2), où le sol est argi-

(1) RAVAZ, *Les effets de la greffe* (Congrès de Rome, 1903), etc. Voir Lucien DANIEL, *La question phylloxérique*, fascicule II, p. 193.

(2) Marquis G. SERLUPI, *Où en est l'étude pratique des hybrides en Italie* (Revue du Vignoble, p. 705, juin 1906).

leux, profond et fertile, mais sec et compact, le *Vitis riparia* succomba comme le plus humble *Vitis vinifera* et son dépérissement commença dès qu'il fut greffé. » Aussi conclut-il que « les dogmes absolus sont souvent trompeurs. Par exemple le dogme de l'immuabilité spécifique après la greffe et celui de l'immuabilité phylloxérique après greffage ont été démentis par les faits ».

Une autre conception absolue, celle de la non-résistance totale de nos vieilles variétés de Vignes françaises n'a pas été davantage confirmée par l'expérience. Des Vignes abandonnées sans culture ont résisté à l'insecte et ont repris vigueur par la suite quand on leur a donné de nouveau les soins de culture qu'elles réclamaient. Même, dans des terrains contaminés où mouraient des variétés très sensibles, d'autres continuaient à vivre malgré le Phylloxéra.

L'influence du système de taille s'exerce concurremment avec celle du sol et du greffage. En Savoie, la Vigne était cultivée sous trois formes différentes : il y avait des Vignes basses, des treilles en espaliers et des hautains grimpant sur les arbres. Les premières ont disparu il y a longtemps; l'insecte les a rasées complètement. Les treilles existent encore et n'ont pas l'air d'être bien incommodées; quant aux hautains, ils se portent à merveille. Ch. Oberlin (1), qui rapporte ces faits, ajoute judicieusement : « N'est-on pas en droit, après cela, de se demander si l'homme n'est pas involontairement le plus grand ennemi de la Vigne ? »

Pendant que variait ainsi la résistance phylloxérique des Vignes américaines sous la double influence de l'adaptation et du greffage, le Phylloxéra se modifiait lui-même. Comme tout parasite dont le milieu n'augmente pas la virulence, il a fini par perdre de sa vitalité à la suite d'un excès de nutrition ou sous l'action des réactions antagonistiques de son hôte. L'acuité des maladies cryptogamiques qui sévissent sur les Vignes greffées a depuis une vingtaine d'années fait passer au second plan la lutte contre le Phylloxéra. C'est un fait.

(1) Ch. OBERLIN, directeur de l'Institut viticole de Colmar, *L'hybridation à Bedleinsheim* (C. R. du Congrès international de l'hybridation, Lyon, p. 78 et suiv.).

De plus, celui-ci s'est adapté et a fourni en Lorraine une forme nouvelle (voir t. I, p. 132 de cet ouvrage).

L'on trouverait, chez les arbres fruitiers, des exemples de changements de résistances à divers parasites animaux à la suite du greffage. Chez diverses variétés de Poiriers, on remarque que l'attaque du Kermès, du Tigre (*Tingis piri*), etc., est plus vive quand ils sont greffés sur Cognassier que sur Poirier de semis, etc.

Dans les Rosacées à noyau, l'attaque des Pucerons est **beau-**
coup plus forte sur les **épibiotés** que sur les pieds autonomes, et d'autant, plus vive, que les différences de capacités fonctionnelles sont plus élevées. J'en ai observé un exemple remarquable dans mes greffes de Cerisier greffé sur *Prunus Laurocerasus* qui fut envahi par les Pucerons et les Fourmis pendant toute la durée de la symbiose.

En résumé (i), on peut conclure que, abstraction faite des transmissions spécifiques de résistance qui seront indiquées dans le sous-chapitre III, le greffage provoque des différences dans les résistances particulières spécifiques de chaque symbiote. Ces modifications, qui sont sous la dépendance des déséquilibres Cc **C/a**, sont aussi en relation avec les modes de greffage, les organes choisis par le greffeur et leur âge relatif, les propriétés spécifiques de résistance de chaque symbiote dans le milieu donné, et la nature particulière du parasite.

2. — Modifications des rythmes de végétation et de durée de la vie des symbiotes.

Les rythmes annuels de végétation, de floraison et de fructification, peuvent être changés, ainsi que la durée de la vie, d'une façon plus ou moins marquée chez certaines symbioses quand au

(i) D'autres questions qui touchent à l'action des parasites chez les plantes greffées, telles que l'influence des traitements **antiparasitaires** sur les fonctions de la feuille, sur la composition des raisins et la correction (les vendanges, sur l'acclimatation des levures et les fermentations des -Mouûts, sur la conservation des liquides fermentés, etc., qui se rattachent indirectement aux effets du greffage, ne seront pas traitées ici. Ceux qu'elles intéressent pourront se reporter à mon grand ouvrage sur *La question phylloxérique, le greffage et la crise viticole*, déjà indiqué.

contraire ils restent sans modification chez d'autres. Il en est ainsi tout aussi bien chez les végétaux de faible durée (annuels, bisannuels ou plurannuels) que chez ceux qui vivent de nombreuses années (plantes vivaces herbacées ou ligneuses) (p. i39, t. I)

Dans quelques cas, le rythme spécifique du développement est modifié d'une façon très nette. La floraison, par une sorte de séro-tinisme dû à l'action spécifique de l'hypobiote, est avancée, comme chez les *Vitis vinifera* greffés sur *Vitis riparia*, ou, au contraire, retardée, comme chez les mêmes variétés de *Vitis vinifera* greffées sur *Vitis rupestris*.

Certaines Vignes françaises sont plus sensibles que d'autres sous ce rapport. Tel est, par exemple, le Muscadet.

« Aujourd'hui, les Muscadets se vendangent, dans la Loire-Inférieure, vers le 20 septembre et le Gros Plant peu après, car le greffage a fortement rapproché la maturité de ces deux plants qui était éloignée d'une quinzaine de jours au moins du temps de leur culture directe (1) ».

Le *Solanum jasminoides* s'est montré très vigoureux à Rennes, greffé sur l'Aubergine Poule aux oeufs; et il fleurit avec un retard sensible sur les témoins. Greffé sur Piment, il pousse lentement mais sa floraison s'effectue avec une avance considérable sur les exemplaires autonomes. Greffé sur Tomate (fig. 244'), son rythme de floraison reste le même.

Cette espèce a deux sortes de feuilles : les unes sont à trois folioles, les autres entières. En greffant les parties qui ne portent que des feuilles entières, on obtient une plante à feuilles entières et qui conserve ce caractère si l'hypobiote est vivace (fig. 244').

La valeur de la floraison peut aussi être modifiée de façon sensible, dans des sens très variés suivant les greffes considérées. Tantôt elle est augmentée, comme chez le *Solanum glaucophyllum*

(s) *Revue de Viticulture*, 8 septembre 1904, p. 281. — Il ne faut pas être surpris de ces faits, car la périodicité annuelle n'est pas un caractère invariable. Elle peut être abrégée, supprimée même par une culture prolongée dans des conditions constantes, par un séjour suffisant en un climat uniforme, par des semis à contre-saison, etc. C'est ainsi qu'ont été obtenues certaines races de cultures, agricoles ou horticoles.

placé sur Aubergine qui donne beaucoup de fleurs quand il en fournit peu à l'état autonome. Le nombre des capitules de l'*Helianthus multiflorus* augmente à la suite de sa greffe sur Soleil annuel ou sur Topinambour, dans beaucoup de cas du moins.

Au contraire, la réduction de la floraison est considérable chez les *Chrysanthemum frutescens* greffés sur Soleil annuel (fig. 278) et chez les *Tagetes* greffés sur le même hypobioté (fig. 279) ; la floraison est plus belle chez le *Bidens* greffé sur *Xanthium strumarium*.

Greffé sur le Soleil annuel (fig. 278), le *Chrysanthemum frutescens* pousse à peine, devient nain et donne seulement quelques fleurs ramassées en tête.

Le Topinambour greffé sur Soleil annuel présente, tantôt une abondance plus grande de capitules ou, par une curieuse corrélation entre la reproduction sexuée et la multiplication végétative, le nombre de ses capitules se réduit ; ils peuvent même avorter complètement et être remplacés par des tubercules aériens (1).

Greffé sur *Chrysanthemum frutescens*, le Topinambour se soude bien et donne un fort bourrelet; il reste nain, ne fleurit pas et ne donne pas de tubercules.

Le Souci greffé sur ce même hypobioté croit peu, mais fleurit et fructifie.

Le *Coreopsis diversifolia*, au contraire, se développe fort bien et fleurit plus tard sur le *Chrysanthemum frutescens*.

Le *Tournefortia heliotropoides* greffé sur Hélioïtrophe meurt plus vite que les témoins autonomes. Le *Solanum Wendlandii* prolonge la vie de son hypobioté, la Tomate; le *Physalis Francheti* reste plus vert et vit plus longtemps greffé sur Tabac, que greffé sur Tomate, etc.

Le Soleil greffé sur *Xanthium strumarium* donne moins de capitules; il en est souvent de même chez la même espèce greffée sur Topinambour et cette diminution est en relation avec le degré de vigueur des symbiotes, c'est-à-dire avec la perfection relative

(1) Lucien DANIEL, *Influence de la greffe sur les corrélations reproductrices* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 1929).

des bourrelets. Dans certains cas, les épibiotés ne portent qu'un capitule terminal. Il en est de même chez certains Carthames greffés sur le Soleil annuel.

Les végétaux qui reprennent difficilement à la suite du greffage comme les diverses Solanées sur Piment, ont leur floraison le plus souvent avancée mais réduite comme valeur des inflorescences et comme nombre des fleurs. Les *Physalis Alkekengi* fleurissent normalement quand ils sont greffés sur la Tomate; leur floraison est avancée et le nombre des fleurs très réduit quand ils sont greffés sur le Piment. La réduction va parfois jusqu'à la suppression complète (hg. 275).

Les inflorescences et les fleurs peuvent devenir plus développées et plus belles à la suite de la symbiose. C'est le cas du *Leucanthemum lacustre* greffé sur le *Chrysanthemum frutescens*. L'inverse a lieu pour certains Chrysanthèmes qui ne reçoivent pas d'engrais ou de soins spéciaux capables d'annihiler les effets propres du greffage.

La disposition des fleurs sur les inflorescences et la forme particulière de celles-ci peuvent être exceptionnellement changées. Les inflorescences deviennent plus trapues chez les Pois greffés; elles sont plus trapues et plus belles chez le *Solanum Wendlandii* greffé sur Tomate. Le *Chrysanthemum coronarium* perd de sa valeur à la suite de son greffage sur *Chrysanthemum frutescens*, même quand on prend pour épibioté la plante entière jeune. Si l'on utilise un jeune échantillon durci par la culture en sol sec ou un exemplaire sur le point de donner ses premiers capitules, on obtient une sorte de cylindre court et massif formé par les inflorescences trapues et serrées. La valeur horticole de tels produits est nulle.

Cet exemple montre que l'époque du greffage et l'âge des parties joue, chez les plantes herbacées, un grand rôle quant à la nature des résultats relatifs à la floraison.

Les Rosiers et les arbres fruitiers de nos jardins en fournissent des cas aussi nombreux que typiques. Suivant qu'on choisit les écussons des Rosiers sur un rameau vigoureux, poussant à bois, sur un gourmand peu florifère, sur un rameau de vigueur normale

et florifère ou sur un rameau faible, on obtient des épibiotes infertiles ou presque, des plantes florifères assez vigoureuses ou des Rosiers rabougris qui produisent des fleurs chétives et mal venues.

Chez certaines variétés fournissant des fleurs en abondance et des inflorescences vigoureuses, il arrive que l'inflorescence normalement définie devient indéfinie ou même que l'inflorescence groupée se transforme en une inflorescence mixte.

L'épanouissement des fleurs peut lui-même être contrarié. Chez les Choux greffés, il arrive parfois que les pétales, plissés dans le bouton floral, restent plissés lors de l'épanouissement. Les fleurs de certaines Vignes greffées s'ouvrent de façon anormale (fig. 572), ce qui contrarie la fécondation, comme il a été dit précédemment.

La durée de la floraison annuelle peut être modifiée grandement par la symbiose. La floraison euchrone d'une espèce peut être transformée en floraison polychrone : c'est le cas du Pommier, du Poirier et de la Vigne greffés dans certaines conditions. Ces espèces peuvent alors donner jusqu'à trois floraisons au cours de l'année et fournir au même moment des fruits presque mûrs, des fruits verts et des fleurs.

Les inflorescences, les fleurs et les fruits de la deuxième et de la troisième floraison présentent des monstruosité diverses fort curieuses (1).

De même l'ensemble des floraisons chez une espèce vivace ligneuse peut être influencé par la symbiose suivant les hypobiotes choisis et la nature des organes ayant servi d'épibiotes. Sur Cognassier, le Poirier produit plus vite que sur franc; le Prunier, plus vite sur Paradis que sur Doucin et surtout que sur franc. C'est une des raisons de l'emploi du Cognassier et du Pommier Paradis dans nos jardins pour l'obtention des petites formes. Le greffage sur jeunes plants de semis, tant chez le Poirier que chez le Pommier, donne une végétation beaucoup trop vigoureuse

(1) Lucien DANIEL, *Des anomalies de floraison observées sur les Pommiers et les Poiriers cultivés dans les jardins* (Revue horticole, 1910, avec nombreuses figures en similigravure).

et une fructification trop tardive pour être utilisés autrement que pour la production des fruits de pressoir.

D'autres changements intéressants à des titres divers peuvent encore être relevés. A la suite de certains greffages, dans des cas fréquents ou exceptionnels suivant les espèces associées, une plante **monocarpique** bisannuelle peut ne pas fleurir la deuxième année de sa végétation et devenir **plurannuelle**. J'ai observé un cas de ce genre chez le Salsifis greffé sur **Scorzonère**.

Avec diverses Crucifères, on peut, à la suite du greffage, observer des **épibiotes** qui deviennent exceptionnellement annuels et fleurissent l'année même du semis. C'est le cas de divers Navets greffés sur Chou (fig. 265). La tige aérienne de ces Navets est formée **d'entre-nœuds** très réduits et présente un aspect comparable sous certains rapports à des Vignes atteintes de Court-noué. Certains exemplaires de Choux-raves greffés sur Choux d'autres races peuvent, exceptionnellement, se comporter de la même manière (fig. 3, pl. XXXI). D'autres exemplaires prennent des formes irrégulières (fig. 2, pl. XXXI) mais conservent leur rythme de floraison. Les Choux-navets deviennent quelquefois polycarpiques (fig. I, pl. XXXI).

La pomme des Choux Cabus se forme moins bien et la plante dégénère (1).

De même les Navets greffés sur **Alliaire** ne se sont pas tuberculisés dans une de mes expériences, perdant ainsi, leur principale valeur alimentaire.

On peut obtenir quelquefois la transformation d'une plante annuelle, bisannuelle ou vivace en plante remontante. Dans les deux premiers cas, l'espèce, normalement **monocarpique**, devient polycarpique. J'ai ainsi fait fleurir deux fois des Haricots vulgaires greffés entre races différentes, des Tabacs greffés sur Tomate, des **Matricaria maritima** greffés sur **Chrysanthemum frutescens**.

Le même résultat se produit aussi chez les plantes vivaces; des parties florales portées par des tiges annuelles peuvent donner

(2) Voir BEURRIER, *Du chou greffé* (Revue horticole, 1875).

une seconde ou une troisième floraison, à la suite de greffages appropriés. C'est ainsi que se comportent les *Artemisia*, les *Tanacetum*, les *Leucanthemum lacustre* (fig. 439), etc. Des branches annuelles *monocarpiques* de végétaux polycarpiques remontent à fleurs quand d'autres branches de même nature restent *monocarpiques* sans qu'on puisse trouver la raison de ces anomalies (r).

Inversement une plante polycarpique ligneuse comme le *Baccharis halimifolia* greffé sur Soleil annuel (fig. 278') meurt invariablement après avoir fleuri comme les plantes autonomes. Elle devient ainsi annuelle et *monocarpique* au lieu de rester vivace et polycarpique. Le *Baccharis halimifolia* greffé sur *Chrysanthemum frutescens* se comporte de la même manière que sur le Soleil annuel.

Les retards et les avances de floraison, l'importance relative de celle-ci, c'est-à-dire son augmentation, sa réduction ou sa suppression, montrent bien que les *chimiotactismes* sexuels sont influencés à des degrés divers par le greffage, ainsi qu'il sera montré dans le sous-chapitre V.

La durée de la vie est elle-même modifiée en plus ou en moins par la vie symbiotique.

Il est rare que les plantes greffées vivent plus longtemps que leurs congénères autonomes. Cependant on en a signalé quelques exemples. Le Pistachier, qui vit 150 ans à l'état franc de pied en France et gèle par les hivers à — 7°,5, vit 200 ans une fois greffé sur *Thérébinthe* et supporte — 12°,5. Ces faits ont été confirmés par Carrière (2).

L'Alisier fut greffé, au jardin public de Château-Gontier, vers 1840, sur *Crataegus oxyacantha*. Aujourd'hui les symbiotes ont atteint un diamètre de 30 à 40 centimètres suivant les exemplaires quand les *Crataegus* voisins non greffés ne dépassent pas 15 centimètres et sont à leur déclin. L'influence de l'Alisier sur le *Cra-*

(1) SERINGE, *Flores des jardins*, p. 194, t. II, rapporte qu'en greffant certaines Cactées (*Echinocacte d'Eyriès*), E. Sillonné, E. d'Otto, *mammillaires* h quatre épines, à pied doré, *Rhodante de Galleeti*, etc., on obtient de superbes plantes fleurissant tous les ans; même quelques-unes fleurissent plusieurs fois dans l'année.

(2) CARRIÈRE, *in* Revue horticole, 1859, p. 158 et 202.

laegus est accompagné d'une augmentation de vigueur dans la symbiose inverse du *Cratægus* sur l'Alisier.

Les changements dans les rythmes de végétation peuvent, dans des greffages effectués tige sur tige principale comme les précédents, amener des augmentations de durée plus ou moins prononcées.

Ainsi le Topinambour provoque une persistance de la vie chez le Soleil qui lui sert d'hypobioté (fig. 2, pl. XXIX et fig. 2, pl. XXX) et celui-ci peut vivre de six à huit semaines après la mort des témoins autonomes cultivés dans les mêmes conditions en dehors du greffage.

Chez d'autres Composées, le greffage d'une espèce vivace sur une espèce annuelle oblige celle-ci à vivre plus longtemps, tant que les froids ne la tuent pas. C'est ce qui se passe pour les *Helichrysum*, l'*Arctotis grandis*, etc., greffés sur le *Xanthium strumarium* qui, en remontant à fleurs, obligent celui-ci à continuer son service d'absorption quand les témoins sont desséchés depuis longtemps.

D'autres exemples se rencontrent chez les Solanées vivaces greffées sur la Tomate qui continuent à vivre après avoir remonté sous l'influence d'un hypobioté les alimentant bien et dont l'appareil végétatif souterrain reste plus longtemps actif que celui de l'épibioté.

J'en ai observé un cas des plus nets chez des Pommes de terre Fluke greffées sur Tomate et arrosées pendant l'été 1928 qui fut très sec à Rennes. Les tiges de la Fluke s'allongèrent et se ramifièrent considérablement au point d'atteindre un mètre au moins; elles se couchèrent sur le sol. Les feuilles persistèrent vertes jusqu'à la mi-novembre; les tiges étaient vivantes encore au début de décembre ainsi que la Tomate, quand celles des témoins étaient sèches depuis le milieu d'août. L'hiver rigoureux de 1928-1929 fit périr le tout.

L'influence de l'arrosage et de l'alimentation est ici particulièrement remarquable.

Il peut même, à titre exceptionnel, arriver qu'une branche sénile du *Scopolia carnolica*, qui a fleuri et commence à se dessécher

par le sommet, reprenne vigueur greffée sur une jeune Tomate dont la croissance et la vigueur sont à leur maximum à ce moment. Cette branche ainsi séparée du pied mère qui passe à l'état de vie ralentie, peut reprendre la vie active et fournir une seconde floraison (†).

Un tel résultat a donné naturellement l'idée d'appliquer le greffage au règne animal en vue d'augmenter la durée de la vie et les résistances aux maladies.

Dans certaines conditions, par exemple à la fin d'août, les *redrueons* ou pousses axillaires tardives de la Pomme de terre qui n'ont qu'une courte durée et un faible volume, durent plus longtemps greffées sur la Tomate jeune et acquièrent une taille beaucoup plus forte.

La Pomme de terre Fluke, greffée sur Tomate jeune, fournit des tubercules aériens qui, plantés l'année suivante, donnent des pieds plus résistants au *Phytophthora infestans*. Il se produit ainsi une *régénérescence* temporaire, sous l'influence d'un *hypobiote* jeune, chez une variété usée par une trop longue multiplication végétative dans un même point (2).

Chez les végétaux herbacés vivaces par leurs parties souterraines mais dont les parties aériennes meurent chaque année comme dans les genres *Artemisia*, *Tanacetum*, *Chrysanthemum* divers, *Plagius*, etc., le greffage des tiges annuelles jeunes sur le *Chrysanthemum f. rutescens* (jeunes boutures) réussit fort bien. Si l'on prend soin d'empêcher les gelées trop fortes de tuer les *hypobiotes*, on constate que la symbiose persiste et que les *épi-biotes* restent vivants après avoir fructifié. Ce phénomène se reproduit les années suivantes, car de jeunes pousses latérales redonnent naissance à des tiges aériennes nouvelles (fig. 439, 440, 441 et 442), qui fleurissent de nouveau.

Ces tiges dont la vie se prolonge pendant 3 ou 4 ans, sont de moins en moins vigoureuses avec l'âge. Les feuilles se modifient,

(1) Lucien DANIEL, *Sur une modification produite par la greffe chez le Scopolia carniolica* (C. R. de l'Acad. des Sciences, 1902).

(2) Lucien DANIEL, *Régénérescence de la Pomme de terre par la greffe* (C. R. de l'Acad. des Sciences, t. 176, p. 857, 1923), etc.

(fig. 2 et 3, pl. XXXIII), et, chez les plantes à essences variées, la nature chimique des produits peut être changée en bien ou en mal, ainsi que le révèle l'analyse chimique comparative (1).

Chez le *Leucanthemum lacustre* dont les fleurs sont souvent plus grandes et plus belles et peuvent s'épanouir à des époques différentes, de tels greffages pourraient intéresser les horticulteurs qui se livrent à la culture forcée.

Ces résultats intéressants se reproduisent toujours chez les espèces de Composées appartenant aux genres ci-dessus quand on les greffe sur *Chrysanthemum frutescens* dans les conditions que je viens d'indiquer. Peut-être trouvera-t-on d'autres espèces qui se conduiront de même en étendant le champ des recherches tant chez les Composées que chez des espèces à rythmes de végétation analogues appartenant à d'autres familles.

Très rarement une plante bisannuelle peut avoir sa vie prolongée par la greffe. J'en ai cependant observé deux cas : celui du Salsifis qui greffé sur Scorsonère, n'a fleuri que la troisième année de sa végétation en devenant ainsi plurannuel ; et celui du Navet servant d'hypobiote au Chou de Milan (fig. 362) qui s'est tuberculisé en avril quand les témoins non greffés avaient tous donné leur tubercule à l'automne. Vöchting a obtenu un résultat analogue chez la Betterave.

En général, le greffage détermine chez les symbiotes une abréviation de la vie, comme toute action débilite. Les exemples de ce genre sont bien connus.

Le *Baccharis halimifolia*, qui vit longtemps à l'état autonome, meurt l'année même de son greffage sur Soleil annuel ou sur *Chrysanthemum frutescens*.

Nos vieux *Vitis vinifera*, dont diverses variétés vivaient plus de 200 ans à l'état autonome, meurent au bout de 25 à 40 ans environ une fois greffées sur *Vitis riparia* ou autres Vignes américaines.

(1) Lucien DANIEL, *Variations des parfums sous l'influence du greffage* (C. R. de l'Acad. des Sciences, t. 177, p. 1135, 1923), etc.

D'après G. Couderc (1), cette durée est réduite à 12-18 ans en Saône-et-Loire; elle dépend du climat et des fumures qui lui sont appliquées plus ou moins judicieusement. C'est pour cela que dans le Midi, on a cherché à résoudre le problème de l'abréviation de durée des Vignes greffées par l'établissement d'une rotation de reconstitution de 25 ans environ. Le greffage, et les variations de résistances au milieu cosmique et aux parasites sont la cause principale de ce résultat.

Ce vieillissement prématuré de l'arbuste est accompagné du vieillissement de ses produits. Cela a été maintes fois constaté dans les vignobles européens reconstitués.

« Le vin des anciennes Vignes s'améliorait de plus en plus avec l'âge de celles-ci, a écrit Prosper Gervais (2). D'après Couderc, celui des greffes sur américo-américains a tout de suite sa qualité, bien médiocre d'ailleurs, et le vignoble greffé passe sans transition de la jeunesse à la décrépitude, si de fortes fumures n'interviennent pas ».

Le système de vinification *sui generis* pratiqué à Xérès pour l'obtention de ce vin si renommé exige une certaine qualité dans les moûts destinés à sa fabrication. Cette qualité ne se rencontrait jamais autrefois si le vignoble n'avait pas au moins dix années d'existence; les moûts provenant de vignes plus jeunes étaient considérés par une expérience séculaire comme incapables de devenir de bons vins; ils étaient brûlés pour la production de l'eau-de-vie. Qu'est-il advenu du Xérès greffé à Xérès de la Frontera ? Tout à fait le contraire de ce que l'on avait constaté sur les Vignes franches de pied; car les jeunes Vignes greffées produisent des moûts d'une qualité identique à celle que produisaient les vieilles Vignes avant le Phylloxéra (3).

Francs de pied, le Poirier et le Pommier peuvent vivre 300 ans

(1) G. COUDERC, *De la durée des Vignes greffées* (Revue du Vignoble, sept. 1912).

(2) *Comptes rendus du Congrès de l'hybridation de Lyon, 1901*, p. 109 : les documents sont d'autant plus précieux qu'ils émanent d'un chaud partisan de la reconstitution par greffage.

(3) SALAS Y AMAT, *Le greffage et la qualité des vins en Andalousie* (C. R. du Congrès d'Angers, 1907, p. 150).

et plus. Une fois greffé sur *Cognassier*, le Poirier vit à peine 75 ans en général. Sa longévité est plus réduite encore sur d'autres *épibiotés* qui lui conviennent moins, comme le *Crataegus oxyacantha* par exemple.

Le Pommier greffé sur Paradis vit environ 25 ans; sur Doucin, un peu plus longtemps; sur franc, il atteint 75 ans et plus.

Les parties choisies comme *épibioté* ou *hypobioté* ont sur la durée de la vie, comme sur la floraison et la fructification, une grande influence. Un *épibioté* vigoureux pris au sommet de la flèche ou des branches *charpentières* (fig. 86) donne avec un jeune scion (fig. 87) une association beaucoup plus durable que celle formée par une brindille ou une portion quelconque de la branche à fruit (fig. 91 à 103), parce que les différences de capacités fonctionnelles initiales sont plus fortes et que l'adaptation de ces parties est difficile à changer de façon complète par une modification des milieux.

Si l'on greffe des parties jeunes, telles que le rameau terminal de la flèche, la végétation est d'abord vigoureuse et l'on pourrait croire que l'on va pour de longues années *réobtenir* un arbre superbe : c'est ce qu'on désigne sous le nom de restauration des arbres fruitiers. Mais la durée de ceux-ci n'égale pas celle des mêmes variétés greffées sur un *hypobioté* jeune.

La durée de ces arbres dépend aussi beaucoup de l'état primitif des parties et des plantes dont on se sert pour *épibiotés* ou *hypobiotés*. Les maladies qui les ont atteintes se transmettent et naturellement concourent encore à la réduire.

Il faut encore mentionner ici l'action du greffage sur la fertilité relative des arbres fruitiers à pépins dont les graines sont réduites souvent en nombre ou même disparaissent chez certaines variétés, soit sous l'action de certains *hypobiotés*, soit sous celle d'autres facteurs.

Le même fait a été observé par Carrière chez le *Chionanthe*. Cette espèce, à l'état autonome, donne des graines fertiles. Greffée sur le Frêne, elle devient stérile et sa vie est abrégée.

Thouin a signalé une augmentation de fertilité chez certaines *pèces* greffées, par exemple chez les Sorbiers des oiseleurs et de

Laponie, quand au contraire les *Robinia* roses, satinés et visqueux, très fertiles à l'état autonome, donnent rarement des graines une fois greffés sur d'autres espèces du même genre (1).

Déterminisme sexuel. — On sait depuis longtemps que la nature de l'alimentation joue un rôle considérable sur la valeur sexuelle tant du père que de la mère. Il est tout naturel que les différences de capacité fonctionnelles entre l'épibioté et l'hypobioté influent à des degrés divers sur les rendements en fruits et en graines chez l'épibioté, que la fertilité s'accroisse ou diminue, disparaisse ou réapparaisse suivant les circonstances, comme le montrent les faits qui viennent d'être indiqués.

Il est aussi logique de penser que l'alimentation, dont le retentissement sur la production des sexes est considérable, doit jouer

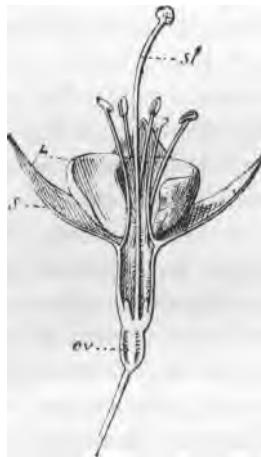


FIG. 574. — Fleur normale de *Fuchsia* en coupe longitudinale: *o*, ovaire; *s*, sépales; *p*, pétales; *st*, stigmates.

un rôle dans le déterminisme sexuel des symbiotes, comme elle le fait à la suite des blessures chez certains végétaux.

Spallanzani, Bernardi et Autenrieth ont fait produire des fleurs mâles aux fleurs femelles du Chanvre en mutilant leurs tiges.

(1) THOUIN, *Monographie des Greffes*, p. 8.

Blavet, en 1896 (1) indique qu'à la suite de la transplantation du *Philadiantha dubia*, *Cucurbitacée* dioïque, la fleur femelle fut transformée en fleur mâle, par suite de la mutilation des racines.

Des faits de même ordre ont été signalés par Spagazzini à la Plata chez des *Cayaponia* et des *Dioscorea*.

Bordage (2) a signalé la production de fleurs femelles chez le Papayer mâle dont on coupe les tiges avant de fleurir.

J'ai obtenu l'apparition d'ovules dans le style chez un *Fuchsia* pincé sur une tige vigoureuse (3), ce qui avait amené la formation d'une fleur monstrueuse (fig. 574 et 575).

Chez les Vignes greffées, A. Jurie (4) a observé un cas très inté-



fig. 575. Fleur monstrueuse de *Fuchsia* décapité en vert, coupée longitudinalement. Mêmes lettres que dans la figure précédente.

(1) BLAVET, *Intermédiaire de A. F. A. S.*, 1896.

(2) BORDAGE, *Variation sexuelle consécutive à une mutilation chez le Papayer commun* (Comptes rendus de la Société de Biologie, 1898).

(3) Lucien DANIEL, *Essais de tératologie expérimentale* (Revue bretonne de Botanique, t. 130, 1906).

(4) Amédée JURIE, *Sur un cas de déterminisme sexuel* (Comptes rendus de l'Académie des Sciences, 2 septembre 1901).

ressant de déterminisme sexuel à Millery (Rhône). Il cultivait dans son jardin d'expériences le 160 Millardet, hybride de Gros Colman et de *Vitis rupestris*, très vigoureux et portant exclusivement des fleurs mâles. Ce cépage était employé par lui pour l'obtention de ses hybrides.

Ayant greffé (1900) sur un cep de 160 Millardet un hybride qu'il avait obtenu en croisant le 160 et la Madeleine angevine, il constata sur l'hypobioté mâle l'apparition d'une pousse de remplacement vigoureuse qui présentait un feuillage plus gaufré, plus vert foncé, et des nervures plus rouges. Le bois avait aussi une teinte brun rouge et tous ces caractères rappelaient ceux de l'épibioté plus que ceux du 160 autonome.

En 1901, A. Jurie tailla ce rejet à deux yeux. Le bourgeon du haut du courson donna un sarment très vigoureux qui, au 3^e nœud, fournit une superbe inflorescence. A la grande surprise de l'hybrideur lyonnais, cette grappe porta des grains de raisin qui nouèrent normalement, se développèrent et arrivèrent à maturité.

Sous l'influence du greffage, l'hybride mâle était devenu hermaphrodite en acquérant le sexe femelle. C'est là un fait intéressant.

J'ai observé un exemple inverse dans lequel c'était l'organe mâle qui s'était au contraire réduit. Le Tabac glutineux autonome présente rarement des fleurs à quatre étamines pourvues d'anthères et une cinquième réduite à un filet plus ou moins atrophié.

Greffé sur la Tomate, l'épibioté Tabac glutineux présenta une proportion plus grande de ces fleurs anormales; chez quelques-unes d'entre elles, le filet lui-même avait complètement disparu.

Il ne semble pas douteux que, si l'on veut bien étudier, au point de vue du déterminisme sexuel, les plantes dioïques greffées, l'on trouvera des exemples nouveaux de ce genre d'action, jusqu'ici à peine étudié.

CONCLUSIONS

Des faits exposés dans le sous-chapitre II on peut tirer les conclusions suivantes :

Les vieilles hypothèses de l'immutabilité absolue des caractères des plantes greffées, la conservation intégrale de leur chimisme propre et de leurs résistances spécifiques, tant aux agents cryptogamiques qu'aux parasites et déprédateurs animaux, qui étaient adoptées jusqu'ici par la majeure partie des naturalistes et qui ont servi de base à la reconstitution du vignoble européen par greffage, sont aujourd'hui infirmées par les faits et doivent être définitivement abandonnées.

Tout greffage provoque, à des degrés divers suivant les associations réalisées par le greffeur, des variations plus ou moins profondes dans le métabolisme des symbiotes. Il agit à la fois sur la teneur en principes immédiats et en ions du liquide ambiant et sur les constantes spécifiques d'adsorption ou de combinaison des micelles protoplasmiques vis-à-vis de ces principes immédiats ou de ces ions, sur les catalyseurs (manganèse, etc.), en un mot il retentit sur l'ensemble des échanges de matières et de façon différente sur chacune de celles-ci. A ces diverses variations correspondent obligatoirement des modifications dans les échanges d'énergie, le développement des individus associés, et même, ainsi que nous le verrons plus loin, dans leur descendance.

Ces modifications de nutrition, ces variations quantitatives et qualitatives, ont été longtemps niées tant par des théoriciens dont elles sapaient les hypothèses que par des praticiens dont elles gênaient les intérêts. Elles concordent fort bien avec ce que l'on sait aujourd'hui sur la sensibilité extrême du système colloïdal chez les plantes autonomes soumises à l'influence de changements, même minimes, d'un facteur extérieur. Etant donnée cette sensibilité des végétaux non greffés, il serait incompréhensible que le greffage puisse la faire disparaître lorsque celui-ci introduit précisément deux facteurs nouveaux et puissants de variation : le

bourrelet et les différences de capacités fonctionnelles entre l'épibiot et l'hypobiot.

Les oscillations du métabolisme s'exercent *en plus ou en moins* pour chaque produit, chaque fonction, chaque caractère et sont enregistrées par les divers appareils des associés, qui révèlent à l'observateur averti la façon dont travaillent leurs appareils au moment considéré. C'est ainsi que l'on peut constater que, dans la plupart des cas, les réactions atteignent l'individu tout entier quand, dans des conditions plus exceptionnelles, une partie de l'individu seulement est influencée au voisinage du bourrelet ou à une distance variable de celui-ci. Leur intensité et leur durée sont plus ou moins marquées suivant les symbioses et le milieu où elles évoluent au cours de leur existence.

Dans la grande majorité des cas, le greffage, par suite de l'antagonisme existant entre l'épibiot et l'hypobiot, détermine chez les deux conjoints un affaiblissement, inégal chez chaque associé, plus ou moins accentué et un vieillissement prématuré. Il provoque alors une dégénérescence des conjoints, confirmant ainsi les conceptions de Knight (voir t. I, p. 106 et 107). Cependant, dans des cas plus rares, certaines symbioses présentent une accentuation des résistances, un accroissement de vigueur et par suite les associés peuvent vivre plus longtemps que leurs congénères autonomes.

Pratiquement, les variations en plus ou en moins provoquées par le greffage ont une importance considérable. Elles correspondent, soit à des améliorations, soit à des détériorations suivant le but utilitaire poursuivi. Si l'on considère seulement un élément, comme par exemple le sucre chez les raisins, tout hypobiot susceptible d'augmenter le glucide quantitativement sera améliorant; celui qui le diminuera sera détériorant. Celui qui en maintiendra les proportions pendant un temps assez long pourra être considéré comme neutre au cours de cette période.

Cette classification simpliste de l'amélioration, de la détérioration et du maintien provisoire par rapport à un élément donné ne saurait convenir quand il s'agit d'un produit utilitaire correspondant à un ensemble d'éléments différents susceptibles de varier chez un symbiote en des sens opposés.

Ainsi, en viticulture, l'augmentation du sucre des raisins chez les Vignes greffées constitue une amélioration puisque le degré alcoolique des vins est fonction de cet élément. Mais la qualité du vin dépend non seulement du sucre, mais aussi d'autres éléments variés parmi lesquels l'acidité, le tannin, les essences, etc., tiennent une place importante. Or ces éléments divers ne varient pas dans le même sens et peuvent être modifiés en moins quand le sucre l'est en plus. Dans ces conditions, le résultat d'ensemble doit être souvent une détérioration par rapport au vin donné par les Vignes autonomes correspondantes, ce que confirment les faits précédemment rapportés. L'on conçoit aussi que la détérioration provoquée par le greffage varie suivant les **hypobiotes** utilisés et soit plus marquée pour les vins de grands crus qui sont plus sensibles aux changements de milieu.

Le choix des **hypobiotes** améliorants ou sensiblement neutres pendant un temps **suffisant** s'impose. Leur sélection par rapport à un type donné **d'épibiot** n'est pas toujours chose facile, mais ce n'est pas une raison pour la négliger. Depuis que j'en ai souligné la nécessité, des efforts ont été faits dans cette voie pour les arbres fruitiers et la Vigne; les résultats obtenus par des cultures pedigree **d'hypobiotes** bien choisis en France, en Belgique, en Allemagne et en Angleterre sont encourageants. Il y a également beaucoup à faire dans cet ordre d'idées chez les végétaux utilitaires cultivés dans les colonies.
