

La Polyembryonie chez les Citrus. Son intérêt dans la culture et l'amélioration.

Jean-François Leroy

Citer ce document / Cite this document :

Leroy Jean-François. La Polyembryonie chez les Citrus. Son intérêt dans la culture et l'amélioration. . In: Revue internationale de botanique appliquée et d'agriculture tropicale, 27^e année, bulletin n°301-302, Novembre-décembre 1947. pp. 483-495;

doi : <https://doi.org/10.3406/jatba.1947.6126>

https://www.persee.fr/doc/jatba_0370-5412_1947_num_27_301_6126

Fichier pdf généré le 03/05/2018

sur des pédicelles de 3 à 7 mm., très grêles. Ce fruit a la forme d'une petite cerise (15 à 20 mm. de diam.); exocarpe luisant, très mince, mésocarpe mince, charnu, pulpeux, jaunâtre, de saveur sucrée acidulée, agréable. Noyau ovoïde, oblong, osseux-rugueux, épais de 1 mm., contenant une seule amande, l'une des loges étant avortée. Amande elliptique lenticulaire de 6-7 mm. × 5 mm., avec une petite fossette sur une des faces, tégument roussâtre.

Le fruit est bien petit mais sa saveur est fine. L'espèce est cultivable sous le climat de Paris et on pourrait l'employer comme porte-greffe de variétés améliorées. Il en existe déjà plusieurs en France. La Planche XXII montre, à côté d'un rameau et des fruits de la forme du Muséum, des spécimens en fruits de deux variétés (non greffées) que nous a rapportés M. V. COUDERC d'Aubenas (Ardèche) où son père les avait introduites de graines provenant de Chine. Les fruits étaient déjà presque mûrs au début de Septembre. Comme on le voit sur la figure, ces variétés ont des fruits beaucoup plus gros et ovoïdes. Dans l'une d'elles la drupe est un peu étranglée au milieu. La couleur est d'un beau rouge vif dans les deux sortes. Suivant EVREINOFF on cultive déjà en Provence des variétés greffées à gros fruits rouges. Enfin on a introduit aux Etats-Unis le *Ziziphus Giralddii* Sprenger, originaire du N de la Chine, qui n'est probablement qu'une variété du *saliva* et qui donne de gros fruits comestibles, noirs à maturité. On pourrait vraisemblablement le cultiver aussi chez nous. En résumé, le Jujubier de Chine peut être cultivé dans toute la France. L'exemplaire du Muséum a résisté aux plus forts hivers et ses descendants pourraient sans doute recevoir des greffes de bonnes variétés de Chine dont quelques-unes sont déjà introduites chez nous et ont une maturité précoce.

Aug. CHEVALIER.

La Polyembryonie chez les Citrus Son intérêt dans la culture et l'amélioration.

Par Jean-F. LEROY.

Assistant au laboratoire d'Agronomie coloniale du Muséum.

Avec H. J. WEBBER et L. D. BATCHELOR (1) nous pouvons dire que les progrès réalisés depuis vingt-cinq ans par la science et l'industrie des *Citrus* dépassent la somme de ceux qui ont été obtenus auparavant au cours d'une très longue histoire.

Le problème de la polyembryonie chez les végétaux, longtemps négligé, prend chez les Citrus une importance particulière. C'est chez ces derniers qu'il a reçu le plus d'attention dans les récentes années et c'est par eux que la lumière commence à être faite sur ce phénomène biologique si répandu — contrairement à ce que l'on a

(1) The Citrus Industry, I, History, Botany and Breeding, University of California Press, 1946.

longtemps pensé — chez les Angiospermes. Il ne s'agit nullement d'une exception et si l'on connaît actuellement environ 250 espèces d'Angiospermes polyembryonnaires, il en reste certainement beaucoup d'autres à découvrir. Au même titre que les Gymnospermes les Angiospermes méritent à cet égard des études systématiques qui seront d'un grand intérêt général pour la Biologie, mais aussi pour l'Agriculture.

C'est donc à un double titre que la polyembryonie quasi générale chez les diverses espèces de Citrus, et que l'on connaît aussi chez des genres étroitement apparentés (*Fortunella*, *Poncirus*) ou éloignés (*Esenbeckia*, *Triphasia*, *Xantoxylum*, *Murraya*) a retenu l'attention des chercheurs. Il nous a semblé utile de faire le point de cette question en pleine évolution, en ce qui concerne plus particulièrement les Citrus. Pour cela notre livre de chevet a été l'ouvrage précédemment cité dans lequel l'éminent spécialiste de l'Université de Californie, H. B. Frost, a écrit un long chapitre sur cette question. Mais nous avons cependant étendu et complété notre documentation en consultant plusieurs autres publications. Nous n'avons pas hésité non plus à formuler notre conception personnelle.

DEFINITION DE LA POLYEMBRYONIE

Le terme de polyembryonie est ici pris dans son acception la plus large, savoir : *le fait pour une graine de présenter deux ou plusieurs ébauches embryonnaires pouvant se développer ou non en embryons complets et même en jeunes plantules lors de la germination* (W. ROBYNS et A. LOUIS, 1942). Cette définition qui mériterait quelques commentaires a le mérite de recouvrir l'ensemble des phénomènes qui peuvent se produire, quelles que soient l'origine, la nature et les modalités de développement des embryons. Bien entendu les processus morphologiques sont extrêmement divers et dans chaque cas particulier elle appelle des précisions et des restrictions dont résultent à la fois sur le plan spéculatif et sur le plan pragmatique, des conséquences fort différentes. Ce n'est rien moins, en effet, que toute la Biologie florale qui est en cause : pollinisation, fécondation, développement de l'endosperme, actions hormonales, processus Caryologiques et cellulaires, etc...

On s'est généralement basé sur la nature et l'origine topographique des embryons pour établir des classifications. Ce n'est là qu'un aspect des choses, qui, selon nous, ne tient pas un compte suffisant des causes profondes. La conception de ERNST, quoique classique et retranscrite habituellement dans les manuels, est maintenant à peu près unanimement rejetée. Celle des Auteurs belges ROBYNS et LOUIS (1) prête le flanc aussi à de nombreuses critiques. Nous ne pouvons ici entrer dans le détail de ces théories.

En 1939 E. E. ARCHIBALD a par contre publié un travail qui donne le pas aux considérations biologiques et cela constitue un apport original. Mais sa classification, se bornant à l'embryonie adventive, reste insatisfaisante. Il distingue trois cas :

(1) Beschouwingen over Polyembryonie en Polyspermie bij de Bedektzadigen (avec résumé français), 1942.

— Formation dépendant de la fécondation et du développement de l'endosperme comme chez les *Citrus* (FROST, 1926, 1938).

— Formation dépendant du développement de l'endosperme, mais non de la fécondation : *Coelebogyne ilicifolia* (SCHNARF, 1929).

— Formation ne dépendant ni de la fécondation, ni du développement de l'endosperme : *Opuntia aurantiaca* Lindl.

En nous écartant le moins possible des classifications modernes des divers modes de reproduction chez les Angiospermes nous proposons de reconnaître trois grandes catégories de polyembryonie :

I. — *Polyembryonie gamospermique* : développement des embryons aux dépens de cellules du gamétophyte, après fécondation. Alternance régulière des phases nucléaires et des générations.

II. — *Polyembryonie agamospermique* : développement des embryons aux dépens de cellules du gamétophyte ou du sporophyte, sans fécondation.

III. — *Polyembryonie agamospermique incomplète* : présence dans une seule graine de un ou plusieurs embryons agamospermiques conjointement avec un ou plusieurs embryons gamospermiques.

LES DIVERS TYPES DE POLYEMBRYONIE CHEZ LES CITRUS

Si l'on admet les coupures proposées ci-dessus, la fécondation constituant le critère, les Citrus illustreront les catégories I et III.

I. *Polyembryonie gamospermique*. — Ce phénomène est encore très mal connu chez les Citrus. ROBYNS et LOUIS ne le mentionnent pas dans leur relevé des divers cas observés.

C'est H. B. FROST (1926) (1), qui, le premier, au cours de recherches expérimentales, constate que certaines graines donnent chacune deux plantules hybrides identiques. Des considérations d'ordre génétique l'amènent à cette conclusion qu'il s'agit de jumeaux et que chaque paire doit dériver par clivage ou bourgeonnement d'un œuf fécondé (*embryonic fission*). Phénomène que les Auteurs anglo-saxons appellent *cleavage polyembryony* et qui est bien connu chez les Gymnospermes. On l'a signalé chez un certain nombre d'Angiospermes sous diverses modalités de formation.

Chez les Citrus une telle division de l'embryon peut donner jusqu'à quatre plantules (TRAUB et ROBINSON, 1937). La fréquence est d'environ 10 cas sur 1 000 (FROST, TRAUB et ROBINSON). La polyembryonie par clivage a été relevée dans certaines variétés des espèces suivantes : *C. reticulata* Blanco, *C. sinensis* (L.) Osbeck, *C. paradisi* Macf.

Pratiquement le planteur doit tenir compte de ce fait pour éviter des erreurs possibles, mais qui restent cependant peu importantes.

Un second type de polyembryonie s'intégrant dans cette catégorie gamospermique a été découvert tout récemment par O. BACCHI (1943) (2). L'ouvrage de H. J. WEBBER et L. D. BATCHELOR n'en fait

(1) Polyembryony, heterozygosis and chimeras in Citrus. *Hilgardia*, 1, 365-402.

(2) *Bot. Gaz.* 105, 1943, 2, 221-25.

pas mention. BACCHI a observé plusieurs cas d'ovules présentant deux gamétophytes normaux et qui après fécondation des oosphères auraient vraisemblablement donné naissance à deux embryons d'origine amphimictique par ovule. Ce dernier cas expliquerait la formation d'*hybrides non identiques* à partir d'une même graine. Chez les hybrides signalés par W. T. SWINGLE (1909) et TRAUB et ROBINSON (1937) on ne sait pas s'il y avait ou non identité génétique. L'observation de O. BACCHI indique qu'il doit se trouver des « faux-jumeaux » chez les Citrus. Il faudrait les découvrir et en rechercher la fréquence. Cette dernière forme de polyembryonie n'est pas rare chez les Angiospermes.

II. Polyembryonie agamospermique incomplète. — Rappelons que celle-ci consiste chez les Citrus en la production d'embryons issus du nucelle et de l'embryon ordinaire d'origine amphimictique, dans une même graine. A proprement parler on ne peut dire qu'il s'agisse de polyembryonie extra-saccale puisqu'au nombre des embryons figure souvent, au moins dans les stades initiaux du développement, l'embryon sexuel (intrasacal). Il y a des variétés où celui-ci avorte très rapidement, et seuls des embryons nucellaires se développent. Du point de vue de l'évolution il semble que ces dernières soient les plus avancées chez lesquelles la dégradation de la sexualité s'accroît. Il existe de même chez les Manguiers des variétés qui ont perdu toute faculté de pouvoir se reproduire sexuellement. Mais chez ces dernières la fécondation n'a pas lieu.

Chez les Citrus la question reste posée de savoir si la pollinisation et la fécondation sont toujours des conditions *sine qua non* à l'induction embryonnaire des cellules nucellaires. De façon générale il est certain que ces deux opérations sont exigées. Mais il n'est pas absolument sûr que certaines variétés n'aient pas acquis leur autonomie partielle de reproduction (sans fécondation) ou même totale (sans pollinisation), quoique ce dernier cas soit assez improbable.

En bref la polyembryonie agamospermique stricte existe peut-être chez certaines variétés de Citrus, mais elle n'a pas été prouvée. Pour le moment nous devons considérer la fécondation comme une opération nécessaire.

Cette polyembryonie est extrêmement répandue chez les Citrus et pratiquement c'est la seule qui soit importante. Découverte chez *C. Aurantium* par A. VAN LEEUWENHOEK en 1719, elle a depuis fait l'objet de nombreuses recherches de la part notamment de STRASBURGER (1878), et depuis 1900 de H. J. WEBBER, I. OSAWA, H. B. FROST, TOXOPEUS, W. T. SWINGLE, J. P. TORRES, SOKOL'SKAJA, H. P. TRAUB, etc...

Voici en gros comment les choses se passent :

A un moment déterminé, variable suivant les cas par rapport aux premières divisions du zygote, certaines cellules du nucelle, situées dans le voisinage du sac embryonnaire, généralement dans la région du micropyle, entrent en division et donnent des embryons qui ne tardent pas à pénétrer dans le sac embryonnaire. Ces cellules du nucelle se distinguent des cellules banales en ce qu'*elles sont plus grandes, avec un plus gros noyau et un cytoplasme plus dense*. Chez les Manguiers polyembryonnaires JULIANO et CUEVAS ont aussi noté

des caractères semblables. Il s'agit bien en fait — et des observations d'un autre ordre le confirment — non pas comme on a souvent tendance à le croire d'une simple multiplication végétative, mais d'une reproduction spéciale, propre à la graine et relevant d'un complexe génératif où jouent des relations morphogénétiques entre l'intérieur et l'extérieur du sac embryonnaire. Ces considérations ont une grande importance dans les questions touchant la définition et la classification de la polyembryonie considérée comme un phénomène naturel homogène.

Génétiquement les embryons émanant directement du sporophyte — et probablement d'une seule cellule comme le pense A. GUSTAFSSON (1939) à la suite des travaux de STRASBURGER, MURBECK, AFZELIUS, GENTSCHIEFF — peuvent cependant être assimilés à des clones reproduisant la plante identique à elle-même. En cela seulement la comparaison semble valable.

Par ailleurs les études de W. T. SWINGLE (1927-28-32-33), H. B. FROST (1938), R. W. HOGDSON et S. H. CAMERON (1938) concordent pour établir que les plantules adventives présentent toutes les caractéristiques des plantules ordinaires issues de l'œuf fécondé, savoir la vigueur végétative, ce que W. T. SWINGLE a nommé le *néophyosisme* (1932) et tous les attributs morphologiques du véritable embryon (cotylédons, épicotyle, feuilles primordiales, hypocotyle, collet, etc...). H. B. FROST (1946) note cependant qu'on peut distinguer les embryons nucellaires jeunes par leur forme irrégulière et l'absence de suspenseur. Ce sont là des différences minimes (le suspenseur n'est qu'un élément transitoire).

Il doit se produire une sécrétion hormonale à partir du sac embryonnaire laquelle stimule le développement des embryons adventifs et confère aux tissus somatiques plus ou moins sénescents une nouvelle vigueur. La situation des embryons adventifs au voisinage du sac permettrait à ceux-ci, comme on l'a fait remarquer, de profiter d'un milieu physiologique particulier à la graine au moment de l'embryogénèse.

W. T. SWINGLE (1933) a aussi attiré l'attention sur le fait que le gamétophyte mâle pouvait avoir une influence importante sur le tissu maternel environnant (*métaxénie*) : « *Metaxenia and neophytism, two forms of morphogenetic influence exerted by the generation-complex of the embryo sac apparatus in higher plants.* » Position diamétralement opposée à celle de ROBYNS et LOUIS qui dénie toute action morphogène entre l'embryonie intrasaccale et l'embryonie extrasaccale; et qui pensent que celle-ci « se rattache directement à la multiplication végétative ».

Les deux substances dont parle A. GUSTAFSSON, l'une émanant du pollen, l'autre du sac embryonnaire correspondent aux substances supposées par l'interprétation de W. T. SWINGLE. L'existence d'interactions entre l'embryon qu'il soit sexuel ou nucellaire et le tissu maternel reçoit ici une brillante confirmation.

L. G. STEBBINS (1941) rappelle que C. L. HORN (1940) a suggéré que la petite taille de l'embryon chez *Garcinia mangostana* pourrait être due à son origine adventive. Mais, dit STEBBINS, SPRECHER (1919) a décrit ce type d'embryon dans plusieurs autres espèces de la famille des *Guttiferae*, de telle sorte qu'il apparaît être caractéris-

tique aussi bien des individus à reproduction sexuée que des individus à reproduction apomictique. STEBBINS reconnaît que l'embryonie adventive peut éliminer totalement tout processus de reproduction sexuée mais, dit-il, elle conserve un caractère physiologique important du processus sexuel et des autres modes de reproduction asexuée inhérents à la graine.

L'existence de la polyembryonie agamospermique incomplète telle qu'elle se présente chez les Citrus pose des problèmes et comporte des conséquences dont nous voudrions parler brièvement dans les lignes qui suivent. La citriculture doit en tenir le plus grand compte.

VARIATIONS GENETIQUES DES SEEDLINGS NUCELLAIRES

1. **Tétraploïdie.** — La tétraploïdie naturelle a été d'abord mise en évidence par H. B. FROST (1925-27). Elle offre cette particularité fort curieuse apparemment : *a*) de n'être connue que dans les cultures de Californie et de Transcaucasie, *b*) de sembler être l'apanage des seedlings nucellaires. Ces données se dégagent des études cytologiques et morphologiques pratiquées à Riverside et complétées par celles de W. K. LAPIN (1937) en U.R.S.S.

Les formes tétraploïdes recensées à Riverside appartenaient aux cinq espèces suivantes : *C. Aurantium*, *C. Limon*, *C. paradisi*, *C. reticulata*, *C. sinensis*. Sur 3 600 seedlings nucellaires FROST a trouvé 2, 5 % de tétraploïdes.

On pense que l'amplitude des variations thermiques (températures trop élevées ou trop basses) pendant la formation des fleurs doit être à l'origine de cette polyploïdisation. S'il en est ainsi on doit pouvoir découvrir des tétraploïdes partout où la culture est exposée à des excès de températures — dans certaines régions d'Afrique du Nord par exemple — et il est probable que jusqu'à présent l'attention n'a pas été suffisamment dirigée vers cette recherche.

LAPIN trouve qu'en Transcaucasie la tétraploïdie se manifeste chez les espèces précédemment citées, mais aussi chez *C. grandis*. Cela pose un problème, car, nous le verrons, *C. grandis* a été reconnu par TOXOPEUS et TORRES, comme généralement non polyembryonnaire.

Chez certaines espèces LAPIN a constaté jusqu'à 5,66 % de tétraploïdes; FROST pense que le doublement des chromosomes doit s'opérer dans la plante-mère, peut-être dans le tissu de l'ovule (on ne connaît pas d'hybrides F_1 tétraploïdes).

Parmi les seedlings d'une même graine ceux qui sont tétraploïdes se reconnaissent aisément. Après croisement les seedlings tétraploïdes obtenus n'ont aucun caractère du parent-mâle : ce sont des seedlings nucellaires. Ils ont en outre, quelle que soit la variété, une grande uniformité de caractères : feuilles plus larges et beaucoup plus épaisses et plus sombres que chez les autres, à ailes pétiolaires souvent plus larges aussi; épines plus fortes et qui s'atténuent moins vite au cours de la croissance; croissance plus lente; port plus petit, moins érigé et plus compact; ce sont des plantes plus tardives et beaucoup moins productives (H. B. FROST). Les

fruits sont également singuliers. En particulier la fécondité est profondément modifiée. On peut cependant obtenir soit par auto-fécondation, soit par croisement des fruits avec graines bien formées (H. B. FROST).

Dans l'amélioration des Citrus les tétraploïdes ne paraissent pas apporter une contribution importante. Dans la culture ils sont toujours indésirables. FROST pense qu'on pourra cependant les utiliser pour obtenir des formes triploïdes — sans graines — par croisement avec des formes diploïdes. L'autotétraploïdie spontanée peut constituer souvent une difficulté supplémentaire pour le taxonomiste.

2. **Autres variations.** — Pour plusieurs raisons les variations génétiques (autres que la tétraploïdie) qui intéressent les seedlings nucellaires sont assez difficiles à identifier et il est probable que certaines ont dû échapper à l'attention des chercheurs non prévenus. Elles risquent en effet d'être confondues soit avec les fréquentes variations des seedlings amphimictiques après autofécondation ou après fécondation croisée, soit avec les variations non héréditaires des seedlings nucellaires dues aux conditions de milieu (interne ou externe) ou à l'âge de la plante.

On ne peut pas toujours avec certitude faire le départ entre ce qui est nucellaire et ce qui est sexuel. Dans ce dernier cas les variations sexuelles sont extrêmement remarquables, même après autofécondation — ce qui entre autres choses confirme l'hypothèse d'une hétérozygose extrêmement développée chez les Citrus polyembryonnaires.

Il peut être parfois délicat de reconnaître une variation héréditaire de seedling nucellaire d'une variation non génétique. Il faut, dit FROST, comparer les seedlings nucellaires entre eux plutôt qu'avec la plante-mère. Etant entendu que la nature nucellaire a préalablement été reconnue par une comparaison avec la plante-mère. La nature nucellaire du seedling variant n'est définitivement établie que lorsque celui-ci se manifeste à la fois après autofécondation et après fécondation croisée. En l'absence de ce contrôle qui n'est pas toujours réalisé on n'est évidemment jamais absolument sûr de ne pas avoir affaire à un variant d'origine sexuelle. On peut cependant tenir compte du fait que les variants nucellaires sont tout à fait comparables aux variations de bourgeon pour ce qui est du degré de différence entre eux et la plante-mère (FROST).

Les variations héréditaires des seedlings nucellaires ont donné parfois d'intéressantes variétés horticoles. Elles semblent cependant assez rares et il a été noté que certains individus donnaient des graines où la variabilité en question était beaucoup plus forte que généralement : ce qui a fait suspecter ces individus d'être des *chimères* (cf. les travaux de H. B. FROST à cet égard).

Sur les conditions qui président à la formation des variants on ne sait à peu près rien. Il reste que d'une façon générale l'instabilité génétique chez les Citrus semble souvent s'imposer, mais il est extrêmement malaisé d'obtenir quelque information à ce sujet.

LA SÉLECTION NATURELLE « INTEREMBRYONNAIRE »

Nous avons vu que la polyembryonie est constituée chez les Citrus par deux types d'embryons : les uns nucellaires, les autres amphimictiques. Il est donc naturel de s'attendre à ce qu'il y ait entre eux compétition. Et, de fait, là comme dans le milieu extérieur, une lutte sévère se manifeste, particulièrement intense à certaines phases du développement, lors de la germination par exemple, et ce sont les plus jeunes ou moins bien placés ou moins vigoureux qui succombent. La sélection naturelle opère tantôt en faveur de l'embryon fécondé, tantôt contre lui, en même temps qu'une lutte s'engage entre embryons adventifs.

Cette question de sélection chez les formes végétales où est apparue la polyembryonie et qui joue au sein même du tissu maternel, avant d'opérer parmi les individus émancipés, revêt pour l'agriculture une importance non négligeable. Elle a été décrite par J. T. BUCHHOLZ (1922) sous le nom de « developmental selection ».

Cette sélection est conditionnée par de multiples facteurs qui tiennent à la constitution génétique et au milieu intraovulaire.

Pour ce qui est des embryons nucellaires, en l'absence de variation génétique, leur constitution héréditaire sera celle de la plante-mère, c'est-à-dire d'une espèce qui a triomphé des différentes sélections et qui est donc éprouvée dans son milieu actuel. Chez les embryons amphimictiques au contraire, le patrimoine héréditaire change suivant qu'il s'agit d'autofécondation, de croisements entre formes voisines ou de plus larges croisements. Il est donc difficile d'établir dans ce cas une règle fixe. De façon générale, exception faite d'un certain nombre de cas, il se dégage ce fait que les embryons fécondés à la suite de croisements étroits ou d'autofécondation sont de moindre vigueur. La vigueur croît chez les hybrides au fur et à mesure que les croisements deviennent plus larges. Le groupe des Mandariniers fait cependant exception à cette règle, dans bien des cas. Mais nous ne pouvons entrer dans le détail.

Tout cela, comme l'extraordinaire variabilité des hybrides F_1 , s'explique par l'hypothèse émise par O. E. WHITE et A. C. et A. L. HAGEDOORN, savoir : que les Citrus seraient hautement hétérozygotes. L'hétérozygose extrême fait que les croisements étroits ont beaucoup plus de chances de donner des homozygotes pour des gènes récessifs défavorables à la vigueur. L'exception constituée par diverses variétés de Mandariniers peut aussi être expliquée. Il faut noter aussi avec FROST que les croisements effectués à Riverside entre *C. sinensis* ♂ et *King* ♀ ont donné des hybrides faibles dans une grande proportion, ce qui étaye l'opinion de SWINGLE suivant laquelle la *King* serait un hybride de *C. reticulata* × *C. sinensis*.

L'autofécondation pourrait être utile dans la recherche des porte-greffes (l'embryon fécondé pouvant être plus faible aurait plus de chances d'être éliminé). Faisons maintenant abstraction de la nature génétique des embryons. Il est bien certain que le départ de la différenciation cellulaire est important à considérer dans l'embryogenèse. TOXOPEUS note que dans certains cas le zygote commence à se diviser alors que les cellules initiales embryonnaires du nucelle

sont déjà divisées. Dans d'autres cas la situation au départ est inversée et c'est le zygote qui commence sa différenciation alors que les cellules nucellaires sont encore au repos. Dans tous les cas c'est bien entendu l'embryon dont le développement est le plus précoce qui sera avantagé.

En outre TOXOPEUS reconnaît deux facteurs susceptibles de gêner considérablement l'embryon amphimictique : 1) les embryons nucellaires sont les mieux placés pour profiter au maximum de la nourriture apportée par le faisceau fibrovasculaire et occuper l'espace à l'intérieur du sac, 2) les seedlings nucellaires sont généralement plus forts dans leur constitution héréditaire (c'est ce que nous avons vu précédemment). H. B. FROST a aussi indiqué que la nature du pollen peut jouer dans l'ovule un rôle non négligeable à cet égard (on connaît plusieurs catégories de xénies). Les recherches de J. P. TORRES sur l'hybridation des Citrus (1936) montrent constamment l'influence du pollen.

TRAUB (1936), par des traitements spéciaux, a obtenu des réductions fort sensibles du nombre d'embryons adventifs. Cela montre que certaines conditions extérieures peuvent avoir une action déterminante sur le développement des embryons. Dans les conditions naturelles le nombre d'embryons par graine est d'ailleurs fortement variable dans une variété donnée et le nombre de seedlings lui est toujours notablement inférieur. J. P. TORRES a montré que plus le nombre d'embryons est grand dans une graine, moins nombreux sont les seedlings produits. Certaines variétés de *C. sinensis* donnent jusqu'à 12 embryons ou davantage, mais en moyenne ce chiffre est beaucoup plus bas. Quoique les Auteurs soviétiques aient voulu reconnaître un indice polyembryonnaire pour chaque espèce, il semble qu'il soit difficile d'utiliser un tel caractère quantitatif dans la systématique. Il est probable en tout cas que l'évolution de la polyembryonie se fasse dans le sens d'une réduction du nombre des embryons : lorsque les embryons sont peu nombreux les seedlings qui se développent sont plus vigoureux.

CAUSES ET SIGNIFICATION DE LA POLYEMBRYONIE CHEZ LES CITRUS

Là comme ailleurs chez les Angiospermes la polyembryonie agamosperme s'explique à la fois par des mécanismes génétiques et par l'action du milieu. Ce n'est somme toute qu'un cas particulier d'apomixie, avec formation de plusieurs embryons.

Or l'on pense que très généralement l'apomixie serait le résultat de l'action d'un gène ou, plus fréquemment, d'un ensemble de gènes récessifs constitués par mutations et hybridations, et dont l'expression serait souvent favorisée par la polyploïdie. Ces considérations reposent sur diverses observations et se réfèrent à un ensemble de travaux récents. S'il est vrai que la plupart des plantes apomictiques sont des hybrides polyploïdes, il est maintenant non moins établi que ni l'hybridation (contrairement à ce que pensait A. ERNST), ni la polyploïdie ne peuvent être tenus pour seuls facteurs responsables de l'apomixie. De même la théorie des nécro-

hormones soutenue par HABERLANDT (1923) ne peut plus guère trouver de défenseurs. Chez les Citrus, l'hétérozygose et la polyembryonie sont des caractères fondamentaux qui sont liés de bien des façons. Lorsqu'à un certain stade de l'évolution, les mutations géniques ou autres et les croisements conditionnèrent l'apparition de la polyembryonie la survie était assurée aux espèces en cause, déjà probablement assez hétérozygotes — l'hétérozygose dérivant elle-même de mutations et de croisements. Mais un système se constituait dont le développement ne devait faire qu'accroître son isolement. La considération de l'association hétérozygose-polyembryonie dans les mêmes formes a amené H. B. FROST à formuler quelques points de vues théoriques fort intéressants. Il pense que l'hétérozygose et l'embryonie nucellaire associées doivent se préserver et se fortifier mutuellement devant la sélection — naturelle ou artificielle.

En effet la polyembryonie, assimilable ici à un moyen de propagation végétative, dit-il, peut favoriser le développement et le maintien de l'hétérozygose et en même temps aller à l'encontre de la fécondité, en favorisant par exemple le maintien des mutations récessives défavorables à cet égard, notamment dans les cas d'autopollinisation ou de croisements étroits. Les chances de réalisation de la reproduction sexuelle, dans ce cas qui diminuerait l'hétérozygose, sont elles aussi diminuées par l'action de la polyembryonie. Par ailleurs, l'embryonie nucellaire, en tant que mode de reproduction asexuée, se substitue quelque peu à la reproduction par fécondation croisée — où l'homozygose de gènes défavorables aurait peu de chances de se produire — et agit ainsi comme un agent d'isolement partiel (DOBZHANSKY, 1937, cité par FROST). L'embryonie nucellaire se présente ainsi comme une barrière derrière laquelle la différenciation a pu se poursuivre. Elle agit ainsi comme un quelconque facteur d'isolement, géographique ou écologique. On voit ainsi l'importance du milieu interne dans l'analyse de l'évolution. Certains systèmes partiellement ou totalement clos constituent ce que L. G. STEBBINS appelle des « complexes agamiques ». La signification de tels complexes du point de vue évolutionnel a été développée par cet Auteur. Elle mériterait d'être précisée chez les Citrus.

L'interaction évolutionnelle, dit FROST, de l'hétérozygose et de l'embryonie nucellaire a probablement favorisé non seulement l'élimination graduelle de la reproduction sexuelle, mais elle a préservé et intensifié la tendance à produire des embryons nucellaires dès que celle-ci fut apparue. Par ailleurs un développement excessif de l'embryonie nucellaire peut être empêché par l'effet défavorable de la réduction de taille de l'embryon; de même une hétérozygose exagérée peut être éliminée par le fait qu'elle entraîne une trop grande possibilité de variations de bourgeons ou autres variations somatiques (FROST). Lorsque, au cours de l'évolution, les coupures se sont établies, par apparition de la polyembryonie, la différenciation morphologique intraspécifique n'en a pas moins continué, mais suivant un mode différent comportant notamment une réduction d'amplitude en même temps qu'un accroissement de la microévolution, conséquences d'une part de l'amoindrissement de la sexualité et d'autre part de la conservation — par reproduction

végétative — des mutations somatiques. Avec auto-régulation, si l'on peut dire, comme l'a suggéré FROST. Mais ce stade avancé de l'évolution excluait la possibilité de créations d'espèces et conduisait irrémédiablement à la formation de complexes intraspécifiques. C'est probablement par variations somatiques que beaucoup de variétés de Citrus polyembryonnaires se sont constituées. Il ne faut peut-être pas chercher d'autre explication à la faible extension de la variabilité qui caractérise les *C. sinensis* et *C. limon*. Le groupe des Mandariniers, par contre, où beaucoup de croisements produisent des hybrides remarquablement vigoureux, ce qui semble indiquer une haute diversité génétique, serait le résultat d'une longue différenciation par voie sexuelle (FROST). La polyembryonie serait le fait d'une acquisition peut-être plus récente chez ces derniers.

Ce sont là, somme toute, les principes mêmes de toute évolution qui est par nature irréversible et dont chaque pas en avant élimine tous les autres possibles. On ne peut guère espérer obtenir chez la plupart des Citrus des formes extraordinairement différentes de celles déjà connues.

Mais il faut cependant noter avec FROST que la création de génotypes originaux, par autofécondation ou par croisement étroit de types très hétérozygotes, reste possible, encore que probablement exceptionnelle. Des formes de valeur horticole ont certainement une telle origine, par ségrégation et recombinaison. Examinons la question de l'origine du Grapefruit. On a pensé qu'il pouvait être issu du croisement *C. grandis* × *C. sinensis*. Certains Auteurs le considèrent plutôt comme provenant d'une mutation du *C. grandis*.

Dans cette controverse les travaux de TOXOPEUS (1930) et de J. P. TORRES (1932; 1936) ont apporté quelque lumière, sans d'ailleurs résoudre la question. Ils ont montré en effet que les Pamplemousses (*C. grandis*) étaient généralement monoembryonnaires.

Du point de vue taxonomique cette découverte est intéressante en ce qu'elle offre un critère supplémentaire qui s'ajoute aux autres déjà connus pour distinguer les Pamplemousses des Grapefruits. Mais l'origine du Grapefruit reste à expliquer.

Le Pummelo ou Shaddock ou Pamplemousse (*C. grandis* Osb.) est une espèce originaire de Malaisie qui a été importée très tôt en Chine, aux Indes, même en Espagne. Elle a dû atteindre les Antilles (Barbade, Jamaïque) dès le XVII^e siècle. Le Grapefruit n'est qu'une espèce horticole satellite que l'on ne connaît pas à l'état sauvage et qui a été signalée pour la première fois aux Antilles, alors qu'elle y était déjà largement cultivée. MACFADYEN en fit une espèce distincte du Shaddock en 1830 sous le nom de *C. paradisi*. Ce sont deux espèces extrêmement voisines qui se distinguent aisément de toutes les autres espèces par leur morphologie externe et aussi par le fait qu'elles contiennent un glucoside amer particulier, la naringine.

Quant à la filiation, il n'y a guère de doute que le Grapefruit descende du Pamplemousse. Les caractères de l'embryonie le confirment encore. On sait en effet que l'apomixie constitue chez les Angiospermes une acquisition récente par rapport à la reproduction sexuée (les flores jeunes comptent une proportion relativement importante de plantes apomictiques).

On sait d'autre part que l'apomixie — ici la polyembryonie aga-

mospermique -- est déterminée par un ou plusieurs gènes récessifs. A partir de ces données plusieurs hypothèses sont possibles pour expliquer la genèse du Grapefruit : mutation? hybridation avec le *C. sinensis*? ou ségrégation et recombinaison? Il y a des difficultés dans chaque cas. Mais le dernier semble à certains égards plus satisfaisant. FROST, nous l'avons vu, a suggéré que des types entièrement nouveaux et précieux pour l'horticulture ont pu apparaître de cette façon (quoique cela ait dû être fort rare) à la suite d'autofécondation ou de croisement étroit. Voilà comment les choses auraient pu se passer :

En Malaisie et en Asie Sud orientale, son pays d'origine le *C. grandis*, avec ses multiples variétés -- dont certaines sont excellentes dans leur biotope naturel, contrairement à ce qu'on pense généralement -- constitue un riche réservoir de gènes : les individus y sont hétérozygotes (à un degré moindre que la plupart des autres Citrus cependant, pense TOXOPEUS, 1933 -- ce qui est lié à une mutabilité somatique relativement basse et aussi à l'absence de polyembryonie) et à gènes généralement dominants (théorie de N. I. VAVILOV).

A la faveur d'une introduction récente, en petit nombre, aux Antilles, de variétés de Shaddock, un heureux hasard a pu faire que plusieurs caractères récessifs -- celui ou ceux de la polyembryonie en particulier -- se trouvent ségrégués et recombinaison pour donner ce type entièrement nouveau qu'est le Grapefruit.

CONCLUSIONS

La question de la polyembryonie chez les Citrus soulève des problèmes du plus haut intérêt non seulement pour la taxonomie, la phylogénie ou la biologie de ces plantes mais encore pour leur culture même et leur amélioration. Sans une connaissance approfondie des processus polyembryonnaires il n'y a pas de sélection ni d'amélioration possibles. Il n'y a pas davantage de culture rationnelle.

Au cours de l'exposé précédent, les avantages et les inconvénients de l'existence de ce phénomène chez les Citrus ont pu apparaître d'eux-mêmes. Divers Auteurs parmi lesquels nous citerons H. J. et J. M. WEBBER, H. B. FROST, W. T. SWINGLE les ont déjà mis en évidence.

Parmi les avantages pour la culture nous citerons en premier lieu le fait que l'embryonie nucellaire en tant que mode de reproduction asexuée permet d'obtenir, par semis, facilement et en grande quantité, des porte-greffe génétiquement identiques. Par ailleurs, comme l'a signalé SWINGLE, les vieilles variétés propagées asexuellement et devenues sénescentes peuvent être rajeunies par utilisation des seedlings nucellaires (néophyosisme). Cette juvénalisation a également été préconisée par HODGSON et CAMERON de l'Université de Californie. En outre la production spontanée de seedlings nucellaires tétraploïdes pourra peut-être servir dans la création de types triploïdes aspermes, par croisement avec des individus diploïdes (H. B. FROST).

Ces avantages sont contrebalancés par de sérieux inconvénients, au premier rang desquels il faut citer avec H. J. WEBBER, la difficulté où l'on se trouve souvent de distinguer dès le début du développement les seedlings nucellaires des seedlings hybrides. Dans les recherches d'hybridations les Auteurs recommandent en conséquence d'utiliser comme plantes femelles des variétés monoembryonnaires ou seulement légèrement polyembryonnaires.

On a vu le rôle de la polyembryonie dans l'évolution; on peut ajouter qu'elle complique à l'excès toute analyse génétique, en même temps que l'étude taxonomique (W. T. SWINGLE fait observer que la classification est rendue plus ardue du fait de trois particularités. la polyembryonie, le néophyosisme, l'autotétraploïdie). Enfin H. J. WEBBER note que le rajeunissement a quelque désavantage en ce qu'il s'accompagne de production d'épines (J. M. WEBBER).

Mandariniers et Orangers.

Le vrai Mandarinier doit-être nommé *Citrus reticulata* Blanco et on doit réserver le nom de *Citrus nobilis* pour désigner les Oranges d'Indochine à peau lâche.

Par Aug. CHEVALIER.

Un grand imbroglio existe dans les publications françaises les plus récentes sur l'appellation scientifique à donner au Mandarinier.

La mandarine n'est connue en France que depuis un siècle environ, mais ce nom était déjà employé au XVIII^e siècle par les créoles dans nos vieilles colonies des Mascareignes. E. LITTRÉ écrit dans son Dictionnaire à l'article *Mandarinier* : Nom que porte aux îles de France et Bourbon (Maurice et La Réunion) une variété de l'Oranger provenant de Manille et aujourd'hui cultivé à Malte. Et au mot *Mandarine* : Espèce d'Oranger qui nous est venu de Malte.

Cet Oranger particulier fut baptisé *Citrus deliciosa* en 1840 par TENORE qui l'avait observé dans les jardins du Sud de l'Italie. On dit qu'il serait apparu par mutation d'Oranger doux, ce qui nous paraît plus que douteux. Plus tard on substitua à ce nom un binôme plus ancien *Citrus nobilis* Loureiro, Flora Cochinchinensis (1790), que l'on supposait appartenir à la même plante, ce qui était faux.

Citrus nobilis et Mandarinier sont deux plantes très différentes.

La patrie du *C. nobilis* est l'Indochine et le Sud de la Chine. Il est très cultivé en Chine et en Malaisie. Les colons d'Indochine le désignent souvent sous le nom d'Orange-mandarine. Ce nom prêtant à confusion, nous croyons qu'il est préférable de lui substituer le nom suivant :

I. L'Orange-Nam (1) (*Citrus nobilis* Lour.!). - - Dans ses commen-

(1) *Nam* est le nom annamite du pays d'Indochine où cette espèce est commune dans les jardins, sous de nombreuses variétés.