

DISCUSSION SUR LA FASCISATION DE L'ANANAS

par **H. JACQUES-FÉLIX**

MAITRE DE RECHERCHES DES LABORATOIRES
DES SERVICES DE L'AGRICULTURE.
CHEF DE LA SECTION DE BOTANIQUE DE LA S.T.A.T.

Le phénomène de la « fasciation » de l'*Ananas* (1) traité récemment ici-même (n° 5, mai 49), par M. PY, dans un intéressant article accompagné d'une remarquable série de photos, paraît se généraliser en Guinée française où cet Auteur l'a étudié.

Déjà en 1937, je l'avais observé moi-même à Kindia, mais il paraissait alors assez rare, compte tenu du moindre développement des cultures.

Bien que les ananas anormaux soient encore utilisables sur place au stade « éventail », ils sont plus souvent à rejeter et on doit se préserver, si possible, de leur apparition dans les plantations. C'est à cet effet qu'il m'a paru désirable de reprendre plus largement l'étude de ce phénomène pour mieux en comprendre la nature et préconiser les expériences susceptibles de définir les moyens de le prévenir.

Remarquons en passant que si l'Auteur avait à encourir le reproche d'être finaliste, ce ne serait pas comme il le craint, pour rapporter que les « fasciations » observées constituent une séquence d'un extrême à l'autre du phénomène, mais plutôt pour sa façon de dire : « Il semble que cette gamme d'ananas fasciés soit la réponse de la plante à un excès croissant d'azote. »

Quant au déterminisme de l'azote dans le déclenchement du phénomène, il mérite d'être plus sérieusement discuté.

I. QU'EST-CE QU'UN ANANAS ? — Même en pratique on devrait toujours avoir présente à l'esprit cette même définition de l'ananas que l'on ferait à un examinateur de botanique, à savoir qu'il s'agit d'une infrutescence à multiples fruits soudés.

1° Une *inflorescence syncarpique*. Une étude approfondie vient de paraître sur l'anatomie et l'histologie de l'inflorescence et du fruit d'*Ananas* [9] et qui pré-

cise plusieurs détails d'une structure nullement contestée, mais dont on n'avait qu'une connaissance superficielle.

En résumé, on peut dire que toutes les fleurs (inférovariées) de l'inflorescence sont, d'une part, soudées entre elles et à leur bractée par leur ovaire et, d'autre part, soudées au pédoncule. Selon la terminologie de VUILLEMIN il y a synanthie (1) et synanthodie (2) [13].

Dans l'inflorescence, les fleurs sont encore bien distinctes les unes des autres par leur partie supérieure, mais au cours du développement la multiplication des cellules, puis leur accrescence, achèvent la fusion des organes pour aboutir au syncarpe bien connu (3). Celui-ci forme à maturité une masse charnue dans laquelle on ne peut situer les organes que par leurs faisceaux fibro-vasculaires et les parois normalement internes ou invaginées de chaque baie, soit celles des loges ovariennes et des glandes nectarifères intercarpellaires ; les tissus épidermiques et corticaux des baies, des bractées et du pédoncule sont parfaitement absents de l'intérieur (4).

Les conditions préalables à la réalisation d'une telle infrutescence sont la confluence des fruits élémentaires et, surtout, leur nature charnue. C'est ainsi que chez les Rubiacées — pour citer l'exemple d'un « fruit » dont la soudure intime est à l'origine de sa comestibilité et de sa faculté d'amélioration par la sélection — des genres comme *Adina*, *Mitragyna* et *Uncaria* ont leurs fruits capsulaires confluent sans être connés, alors que ceux du genre voisin *Sarcocephalus* sont soudés, parce que charnus, en une seule masse sphé-

(1) Soudure de pièces normalement libres d'une fleur.

(2) Soudure de fleurs normalement indépendantes d'une inflorescence.

(3) Les botanistes pédagogues estiment ce terme superflu ; son emploi serait pourtant un rappel commode de la nature exacte de l'ananas.

(4) Je passe sous silence l'aspect extérieur du syncarpe, car il est bien connu et inutile à ma démonstration.

(1) J'écrirai : *Ananas* pour désigner l'espèce ; *Ananas* pour désigner la plante ; *ananas* pour désigner l'infrutescence.

rique comestible chez *S. latifolius* (Smith), E. A. Bruce (= *S. esculentus*).

Il s'agit donc pour l'*Ananas* d'une « aberration normale » d'acquisition phylogénique caractéristique de l'espèce, mais exclusive dans la famille même des Broméliacées.

C'est au contraire la disjonction, accidentelle dans la nature et que l'on peut obtenir expérimentalement par une mise à fruit artificielle prématurée [4], que nous tenons pour anormale chez cette espèce.

Le rappel de ces connaissances nous montre : 1° que l'ananas n'est pas un organe simple et bien défini, mais une infrutescence dont les variations et les anomalies qui l'affectent doivent être interprétées en considération de ce fait ; 2° que la synanthodie de l'*Ananas* est une faculté héréditaire qui sera invoquée plus loin comme un des facteurs de la fasciation.

2° Une inflorescence terminale. Il est une autre question plus confuse, c'est celle des rapports entre les parties végétatives et florales de l'inflorescence.

a) On pourrait considérer l'axe central de l'inflorescence comme étant strictement végétatif à croissance indéfinie, et les fleurs axillaires qui y sont insérées comme caulinaires. L'existence de la couronne, susceptible de régénérer la plante par le bouturage ; l'existence de bourgeons latéraux sur ce même axe, de part et d'autre de la région florale et peut-être même sur celle-ci ; la structure des bractées et leur disposition phyllotaxique assez peu différentes de celles des feuilles (1), sont autant d'arguments qui pourraient être invoqués en faveur de cette conception. Une autre Broméliacée (*Cryptanthopsis saxicola*) se prêterait aussi à cette même interprétation par ses fleurs solitaires à l'aisselle de grandes bractées ne se différenciant pas des feuilles.

Cette façon de voir conduit à soutenir que la croissance terminale de la plante est entravée par la turgescence de la partie florale qui, en s'interposant entre le sommet et la base de la plante, interromprait les échanges et actions, inhibitrices ou inductrices réciproques entre ces deux parties végétatives, ce qui aurait pour double effet la ramification latérale de la partie inférieure de l'axe et l'autonomie fonctionnelle de la couronne qui reprend sa polarité propre avec ébauche de racines adventives à l'aisselle des bractées inférieures. Dans le même ordre d'idée on doit s'attendre à ce que l'élongation se poursuive par le sommet sans ramification latérale dans les plantes frappées de stérilité ; nous reviendrons plus loin sur ce point.

b) En réalité, le caractère terminal de l'inflorescence est général à toutes les Broméliacées. On a parfois l'apparence d'une position latérale chez quelques espèces dont l'inflorescence est rejetée sur le côté par la croissance vigoureuse d'un bourgeon axillaire sous-jacent assurant ainsi à la plante une croissance sympodique.

Mais alors, si on considère que l'*Ananas* ne fait pas exception à cette règle et que l'axe central appartient en propre à l'inflorescence dont il est la hampe, il faut trouver à la couronne une signification, moins pittoresque sans doute que celle qu'en donnait le R. P. DUTERTRE, mais plus scientifique (1).

3° Une inflorescence indéfinie. L'inflorescence de l'*Ananas* est exactement un épi vrai, soit indéfinie, ne se terminant pas par une fleur, mais par un sommet végétatif produisant des bractées à l'aisselle desquelles les fleurs se différencient par la suite.

Dans certains genres de Broméliacées toutes les bractées apparentes de l'inflorescence sont fertiles (*Pseudananas*) ; dans certains autres les bractées du sommet, bien que développées, restent stériles. C'est à ce dernier type qu'appartient l'*Ananas* : la couronne est constituée de bractées sans fleur à leur aisselle. Mais dans ce cas particulier la turgescence des fruits et leur grand développement font que la partie fertile s'oppose sans transition à la partie stérile et donne à la couronne cet aspect insolite si caractéristique. Ceci est surtout vrai pour les ananas cylindriques comme le « Cayenne », mais l'est moins pour les variétés coniques comme les « Pain de sucre » et « Abacca », chez lesquelles les fruits supérieurs sont progressivement moins développés et se raccordent mieux avec la couronne stérile.

Il n'en reste pas moins que la couronne, par sa faculté d'ébaucher des racines adventives, sinon de se ramifier sur pied avant bouturage, et aussi de reconstituer une plante normale par son sommet après bouturage, a tous les caractères d'un organe végétatif. Cette aberration, acquise et normale chez l'*Ananas*, se manifeste accidentellement chez d'autres Broméliacées (*Tillandsia latifolia*) et a pu être fixée par la sélection comme dans la variété *magnificum* du *Nidularium princeps*.

Il y a à retenir de ces faits : 1° que la reprise des facultés végétatives de l'inflorescence de l'*Ananas* participe à la multiplication asexuée et coïncide avec la dégradation de la sexualité ; 2° que ce caractère est évolutif et susceptible de s'accroître ou de s'atténuer par la sélection.

4° Une inflorescence composée. Avant de reprendre plus loin la question des bourgeons latéraux, il faut discuter ici de la nature des organes que l'on qualifie de *bulbilles*.

Couramment on définit l'*Ananas* comme ayant une inflorescence simple, constituée d'un seul épi ; ceci n'est pas tout à fait exact. Les productions qui apparaissent en nombre variable, immédiatement en dessous de l'ananas, appartiennent manifestement à l'in-

(1) « ...C'est sans doute pour cette raison que le Roy des Roys lui a mis une couronne sur la teste qui est une marque essentielle de sa royauté, puisque à la chute du père, il produit un jeune Roy qui lui succède en toutes admirables qualitez. » Cité par KOPP [8, p. 7].

(1) Hélice de l'inflorescence 8/21, hélice foliaire 5/13 [9].

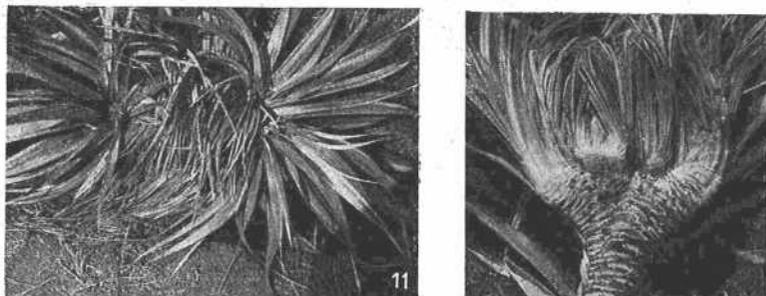


FIG. 1. — *Hypergénie préflorale* (pied partiellement effeuillé à droite), rameaux axillaires latéraux et 2 rameaux adventifs au centre en substitution de l'axe primaire détruit; il y a raccourcissement des entre-feuilles ou augmentation des hélices foliaires; les axes restent libres (Photos C. Py, I. F. A. C.).

florescence. Quand elles sont assez nombreuses, elles se disposent en un faux verticille par la compression que leur fait subir l'ananas en se développant. En réalité elles sont situées à l'aisselle des dernières feuilles, disposées elles-mêmes en plusieurs hélices très serrées formant involucre. Ce ne sont pas des bulbilles vraies : 1° parce qu'il n'y a pas lieu de supposer qu'elles se sont formées aux dépens d'une fleur; 2° parce qu'elles portent à leur base quelques fleurs susceptibles d'évoluer qui les assimilent exactement à des ananas dont elles ne sont qu'une réduction. Ce sont donc des épis latéraux similaires à l'épi central et constituant avec lui une inflorescence polystachyée (fig. 16 A).

La faculté de fournir des inflorescences plus ou moins composées peut fluctuer dans une certaine mesure au gré de conditions extérieures, mais est également héréditaire : telles variétés sont considérées comme produisant peu d'épis latéraux, d'autres, comme le réputé « Comte de Paris » par exemple, sont connues pour en produire beaucoup.

Dans les conditions normales, il y a évidemment prédominance de l'ananas central sur les latéraux qui n'atteignent guère que la grosseur d'un œuf et lui sont plus ou moins soudés. Cette prédominance naturelle est aidée en pratique culturale par l'ébourgeonnement des gourmands et il est bien connu que lorsque cette opération est négligée, la première tranche inférieure de l'ananas est à rejeter de ce fait.

Par contre, il est clair que si, pour une raison quelconque il y a ablation ou altération précoces de l'axe central, les épis latéraux auront chance d'être plus nombreux et de se développer davantage. Cette dernière manifestation peut même se faire encore après un bouleversement tardif du métabolisme de l'inflorescence en raison de la nature indéfinie des épis à qui il reste toujours possible sous certaines conditions de différencier des fleurs axillaires.

Il y a à retenir de ce paragraphe que l'*Ananas* a tendance à fournir, dans une mesure variable avec les variétés et les conditions extérieures, des inflorescences d'épis multiples dont l'épi central est l'ananas proprement dit et les épis latéraux des bulbilles. Cette dernière qualification peut être retenue en pratique, car la partie végétative représentée par

la couronne de ces épis a beaucoup plus de développement que la partie florale et les fait utiliser dans la multiplication asexuée de l'espèce. Leur activité végétative leur permet de se substituer rapidement à l'axe central déficient; elle peut être aussi à l'origine des dérèglements dans l'inflorescence et sera invoquée plus loin dans la question de la fasciation.

II. RAMIFICATIONS ET DIVISIONS DE L'AXE.

— Pour la clarté d'exposition on peut distinguer trois zones sur l'axe central : la zone végétative inférieure feuillée et, sur la hampe florale, les zones infra et supra-florales (1).

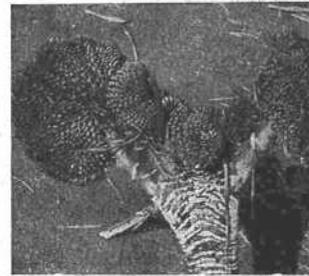
1° Les différents membres qui se développent sur l'axe végétatif en dessous de la hampe florale n'offrent rien de particulier, qu'il s'agisse de rejetons nés sur la souche ou de rameaux nés à l'aisselle des feuilles.

Notons cependant : a) que leur apparition est généralement consécutive à celle de l'inflorescence et que l'on peut voir là un rapport de cause à effet; b) qu'en certains cas, les effets de cette même cause sont anticipés et il y a simultanéité de développement et de fructification entre l'axe central et les rameaux latéraux; cette synchronisation peut être accidentelle mais elle est presque normale dans la variété naturalisée de Guinée, le « Fogni » des Soussous.

2° Je me suis expliqué plus haut sur la nature exacte des bulbilles qui naissent plus ou moins nombreuses sur la hampe florale juste en dessous de

(1) On pourrait aussi bien, et peut-être plus logiquement, considérer la croissance dans le temps et parler des manifestations pré-florales, florales et post-florales.

FIG. 2. — *Hypergénie précoce et généralisée* (pied effeuillé à droite), rameaux axillaires latéraux, infruflorescences adventives au centre sur l'axe primaire détruit; les axes infrafloraux sont libres, mais les infruflorescences sont à axes multiples fasciés sans couronnes. (Photos C. Py, I. F. A. C.).



l'ananas. Ces ramifications appartiennent à l'inflorescence et nous reviendrons plus loin sur leur rôle dans la genèse des fasciations.

3° Pour des conditions extérieures données, la couronne constitue par son degré de développement, un caractère variétal assez précis. Telle variété aura une couronne ample et vigoureuse, telle autre aura une couronne très réduite.

Normalement simple, la couronne peut se diviser. Il n'y a pas ramification hiérarchisée de l'axe médian prééminent, mais production d'un bouquet d'œillets équivalents ou presque.

La division se fait donc soit par dichotomie ou polytomie terminales avec œillets doubles ou multiples et en touffe, soit plus probablement par développement de bourgeons axillaires et adventifs subterminaux, ou encore de bourgeons strictement axillaires, mais successivement subdivisés à la façon d'une cyme unipare et donnant un flabelle d'œillets (fig. 18 E).

De toute façon, ces divisions procèdent d'une dégradation de croissance apicale qui n'est pas surprenante en raison de l'isolement de la couronne des sources de la nutrition. Les couronnes multiples dérivent des couronnes peu développées et non des couronnes robustes.

L'hypergénie des œillets suprafloraux est donc une *aberration régressive* de celle qu'est la couronne elle-même. Accidentelle et fréquente elle peut être également caractéristique comme dans la variété « Envile ».

Il y a à retenir de ce paragraphe que la ramification latérale consécutive à la floraison est un phénomène normal sur l'axe végétatif et qu'elle tend à se produire également sur les axes d'inflorescences dans leur reprise de fonctionnement végétatif.

III. LES ANOMALIES. — Après cette rapide revue des différentes organes de l'*Ananas* dans leur

comportement normal, voyons ce qu'ils deviennent dans les anomalies diverses, objet de notre discussion.

A) Généralités.

1° *Fasciation et fasciation.* Le premier terme dont l'emploi est exclusif, désigne cependant deux ordres de phénomènes bien distincts et fréquemment observés les uns et les autres sur les végétaux les plus divers.

Dans une catégorie de faits, l'axe « fascié » reste simple. Son sommet végétatif est symétrique par rapport à un plan passant par l'axe et non plus par rapport à l'axe lui-même ; il y a augmentation plus ou moins considérable des hélices foliaires qui s'inscrivent sur un ellipsoïde et non plus sur un cylindre. L'organe est plus ou moins complètement aplati d'où son nom. Un excellent exemple de ce type de fasciation héréditaire est fourni par le *Celosia cristata* cultivé pour ce fait dans nos jardins et dont l'étude phyllotaxique vient d'être faite récemment [3].

Dans une autre catégorie de phénomènes, il s'agit de deux ou de plusieurs axes dont la soudure est concomitante du développement. L'organe composé laisse distinguer les différents sommets végétatifs, il peut être aplati, ou cylindrique, ou cannelé, ou tubuleux, ou sans forme bien définie. Ce n'est donc que lorsqu'il affecte la forme aplatie que l'on peut lui accorder sans altération de sens le terme de fascié. De plus, pour la compréhension de ces phénomènes, comme il est plus utile d'en penser la nature plutôt que l'apparence, il y aurait intérêt, à réserver l'usage du terme FASCIATION comme indication de forme des axes simples rubanés et à introduire celui de FASCISATION (*fascis* = faisceau) comme indication de structure de plusieurs axes connés (1) en faisceau. Les bourgeons de constitution du faisceau peuvent être adventifs et de même ordre, nés tous ensemble côte à côte, ou normaux et axillaires, mais ne se détachant pas de l'axe au point d'insertion, et entraînés sur un certain parcours avec le bourgeon terminal.

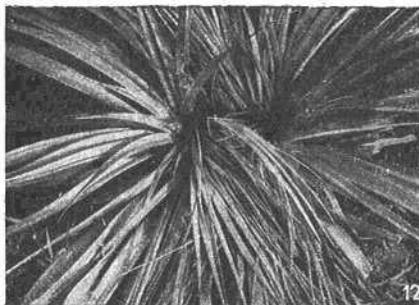
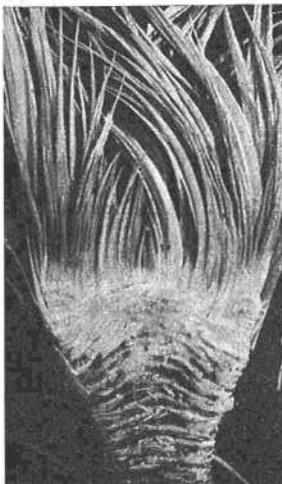
La distinction des deux conditions nécessaires à la fascisation : a) condition préalable passive du voisinage des axes et de leur nombre ; b) condition factuelle de leur soudure, ne doit pas être perdue de vue dans la recherche des causes du phénomène et de son intensité. Ceci permet de séparer les cas où seule la soudabilité constitue l'anomalie, par exemple quand les rameaux sont normaux en nombre et en position, mais connés entre eux, des cas où il y a en outre dérèglement du nombre et de la position de ces rameaux fasciés.

Enfin, cette façon de voir nous conduit à tenir ce dernier dérèglement non compliqué de soudure comme aberration propre.

(1) Se dit d'organes dont la soudure se fait au fur et à mesure de leur croissance.

FIG. 3. — *Hypergénie préflorale fasciée* : un axe primaire médian et deux axes latéraux restent connés au cours de leur croissance.

(Photos C. Pyl, I. F. A. C.).



2° *Hypergénie des bourgeons et polycladie*. Nous aurons en effet à considérer les cas où l'*Ananas*, pour des raisons à rechercher, se ramifie de façon anormale, soit que de nombreux bourgeons axillaires se développent et ceci sur tous les axes à mesure de leur formation ; soit qu'il y ait formation de bourgeons adventifs ; soit enfin, et ce processus paraît peu probable, que les sommets végétatifs se divisent directement par polytomie.

Quoi qu'il en soit de ces différents processus, le résultat est le même et le premier d'entre eux, qui est le moins anormal, suffit largement à modifier le port de l'*Ananas* qui en est affecté.

Pour clore ces généralités rappelons que les phénomènes de fasciation et d'allogénie, accidentellement fréquents chez des végétaux divers, peuvent être également héréditaires.

B) Interprétation des faits.

Nous pouvons maintenant analyser les principales anomalies de l'*Ananas* en nous référant essentiellement à la belle série photographique de M. PY. Pour ce faire, nous procéderons dans l'ordre que j'ai suivi pour énumérer les différentes productions latérales normales de l'axe central.

1° *Partie végétative infraflorale*. Les deux types d'aberrations, ramification anormale à axes libres et ramification anormale à axes fasciés, sont observables sur cette partie de la plante. Les photos des figures 1 et 2 montrent le premier type avec plusieurs axes libres ; les photos de la figure 3 montrent le second avec trois axes fasciés. Dans les deux cas, il y a généralement trouble phyllotaxique soit par augmentation du nombre des hélices foliaires, soit plus simplement par raccourcissement des entrefeuilles, consécutif à la brachyplasie bien visible des axes conduisant de toute façon à une polyphyllie plus ou moins accusée.

Dans les cas de ramifications non fasciées, l'aberration consiste davantage dans le raccourcissement et l'épaississement des axes et l'absence de hiérarchie dans leur rapport que dans leur nombre, car nous avons cité plus haut la tendance à la ramification normale dans la variété locale de Guinée.

La coexistence des deux anomalies sur le même pied est un fait banal. L'essentiel est de souligner ici que ces aberrations affectent bien les axes végétatifs et que, sans préjuger de leur prolongement dans les inflorescences, elles laissent à chacun des axes, fasciés ou libres et surtout à ces derniers, la possibilité de fournir des inflorescences distinctes.

J'ai observé assez fréquemment ces accidents de végétation en Guinée française dans les années qui suivirent les grandes invasions d'acridiens, sur les plantations ravagées.

2° *Partie florale*. Les anomalies de l'inflorescence



FIG. 4. — Deux ananas latéraux (bulbilles) développés par suppression de l'ananas médian.
(Photo C. PY, I.F.A.C.).

sont évidemment les plus spectaculaires. Allons-nous dire, en application de la terminologie proposée plus haut, que l'ananas est fascié ou fascisé ? La correction de la réponse viendra de ce que, au lieu de tenir l'ananas pour un organe simple, on le considérera comme une infrutescence composée qui ne peut s'expliquer que par l'axe ou les axes qui la supportent. On aura alors toutes raisons de dire que l'ananas est FASCISÉ, car si c'est la masse monstrueuse de l'infrutescence qui impose le phénomène à notre vue, c'est au travers d'elle qu'on doit en chercher la nature et que, au surplus, elle est aussi souvent protéiforme que régulièrement fasciée.

La fasciation de l'ananas me paraît des plus simples dans son principe. Là où M. PY dit, « il est à noter que l'on n'observe jamais la formation de rejets de tige (caïeux ou bulbilles) ou de rejetons sur de telles plantes », je dis, au contraire, que l'ananas fascisé **résulte de la connexion des épis latéraux (bulbilles), consécutive à la réduction ou la suppression de l'ananas médian.**

Ceci nous amène à distinguer deux sortes de fasciations :

a) *les fasciations accidentelles* où le nombre des épis latéraux reste normal et où il y a seulement soudure de tout ou partie de la zone florale ; b) *les fasciations aberrantes* où, sous une influence que nous ignorons a priori, il y a hypergénie plus ou moins considérable des épis latéraux.

Seules les dernières sont de réelles anomalies, car chez l'*Ananas* la faculté normale de soudure des fleurs entre elles et avec le pédoncule ne peut manquer de s'exercer aussi bien sur plusieurs axes, mis en contact par des conditions préalables, que sur un seul.

La remarque de VUILLEMIN, « la synanthodie est surtout fréquente chez les espèces sujettes à la fasciation avec laquelle elle coexiste souvent » [13], est valable pour l'*Ananas*, à ceci près, que c'est essentiellement la synanthodie qui est « l'aberration normale » dans cette espèce.

Nous pourrions donc dire que l'ananas, dans les formes fasciées, est le *résultat* du développement de plusieurs pédoncules floraux dont il est l'*agent normal de soudure*.

Quant à l'étendue de la soudure, elle est fonction de

FIG. 5. — *Ananas flabellé et multicouronné* par subdivisions préflorales et postflorales des axes ; ceux-ci sont connés sur leur partie fructifère donnant un polysyncarpe.

(Photo C. Py, I. F. A. C.).



celle des contacts entre les épis et est naturellement d'autant plus réduite que le faible nombre des axes permet davantage leur divergence.

Les fasciations sans hypergénie des épis latéraux donnent des objets simples comme celui de la figure 4 où je ne vois rien de plus que deux « bulbilles » développées et brièvement connées.

L'hypergénie de l'inflorescence pose plus de difficultés, encore que par analogie avec celle des pousses végétatives, on peut tenter l'explication des différentes structures rencontrées.

1) A la suite d'altération ou de suppression de l'inflorescence primaire, c'est-à-dire des ananas, médian et latéraux, il y a production, sur l'axe végétatif et sur ce qui peut rester des pédoncules avortés ou détruits, de plusieurs bourgeons, axillaires et adventifs, de même ordre ou presque, qui se développent en pédoncules florifères connés. L'organisation est celle d'un flabelle d'épis équivalents, donnant des objets assez régulièrement fasciés comme celui de la figure 5.

L'objection qui pourrait être faite de ce que les axes, aussi nombreux à la base qu'au sommet, ne devraient pas fournir un syncarpe élargi vers le haut n'est pas valable. Il est bien évident que chaque pédoncule tend à diverger du voisin et ne produit des fleurs à l'extérieur du faisceau qu'autant que la place le permet. Il suffit de supposer que la touffe de couronnes représentée à la figure 13 soit un flabelle de pédoncules florifères pour admettre qu'il en résulterait une forme « éventail ».

Une autre objection plus sérieuse est celle du nombre même des axes tel qu'on peut l'estimer par les couronnes ; il peut être tel qu'on a peine à concevoir leur insertion indépendante sur une même région de la hampe florale. On doit donc admettre qu'il y a subdivision, répétée ou non, des pédoncules primaires, soit à leur base, soit sur leur parcours, soit à leur extrémité. Dans ce dernier cas, une telle subdivision, dont nous confirmerons l'existence par la suite, n'intervient que sur les couronnes dont le nombre n'est plus en rapport avec celui des axes réellement fasciés.

On doit d'ailleurs tenir compte de ce que les flabelles bifasciés sont édifiés d'épis unilatéraux disposés en quinconce sur une double rangée comme cela était bien visible sur l'objet de la figure 6.

2) On ne peut pas, en tout cas, considérer un ananas « éventail » comme provenant d'une ramification, latérale et étagée, du pédoncule central avec réalisation d'une palmette corymbiforme. La disposition des fleurs sur les flabelles s'opposent catégoriquement à cette façon de voir.

3) Toute ramification d'inflorescence procède, au contraire, d'une suppression provoquée, ou altération naturelle, de l'axe antérieur et, s'il y a subdivision tardive des pédoncules primaires, c'est par le processus sympodique qu'elle se réalise.

4) Entre la fasciation flabellée parfaite (fig. 5) à forte hypergénie, que nous supposons constituée de pédoncules équivalents, et la fasciation simple sans hypergénie à deux ananas latéraux (fig. 4), on trouve des états intermédiaires avec épis primaires de l'inflorescence normale ne se trouvant altérés ou supprimés qu'après leur individualisation et ne donnant lieu qu'à ce moment-là à hypergénie.

Tel est l'objet de la figure 7 dont le développement de l'ananas médian n'a pas été exclusif des deux ananas latéraux. Ce flabelle de trois membres subdivisés me paraît bien démonstratif de la position basale habituelle des hypergénies d'inflorescences. Tel est aussi l'objet de la figure 8 dont l'hypergénie secondaire, et peut-être seulement supraflorale, porte sur deux ananas latéraux.

5) Quant à la division sommitale, elle se rapporte plutôt à l'axe végétatif suprafloral.

3° *Partie supraflorale.* Toute division de couronne, même la simple dichotomie, doit être considérée comme une aberration par hypergénie, car il ne saurait y avoir sur pied ramification normale de cette partie végétative. Par contre il semble que la fasciation des touffes de couronnes soit rare. Ceci peut se produire quand la division se fait tôt, alors que les axes conservent une certaine activité florifère. Les figures 9 à 13 représentent de tels objets.

Ce qu'il importe de souligner, c'est que la division de la couronne, flagrante sur les axes simples, doit se produire aussi sur les flabelles et augmenter ainsi le nombre des couronnes qui devient multiple de celui des axes réellement fasciés de ces objets.

4° *Hypergénies et fasciations généralisées.* Dans la mesure où l'hypergénie n'est pas le résultat d'un accident local, mais dépend d'une condition du milieu ou de l'*Ananas* lui-même, on peut s'attendre à la voir généralisée aux différentes parties de la plante : la division des axes végétatifs conduit à la multiplicité d'inflorescences polystachyées fasciées et surmontées de couronnes en touffes. La soudure entre inflorescences n'est qu'une question de position de ces membres.

L'hypergénie étant corollaire de la dégradation de la croissance terminale, les plantes intensément ramifiées arrivent à ne plus fournir de couronnes sur leurs inflorescences et celles-ci finissent même par ne

plus pouvoir se développer quand l'hypergénie apparaît tôt sur les axes végétatifs. Les photos des figures 1, 2 et 14 donnent de bons exemples d'hypergénie généralisée ou précoce.

Les hypergénies d'inflorescences sont plus fréquentes que les hypergénies inférieures. Ces dernières sont plus foncièrement anormales ou accidentelles que celles des inflorescences, qui ont une base évolutive indiscutable. Sur l'inflorescence, cette faculté de division est nécessairement végétative ; elle agit à la base sur le nombre des épis et au sommet sur le nombre des couronnes. Les résultats diffèrent en ceci que les axes de base entrent dans leur fonction florifère qui est épuisée au niveau des couronnes. Inversement il semble que le rachis soit dépourvu de faculté végétative au cours de son fonctionnement florifère et on n'observe pas de division sur ce parcours.

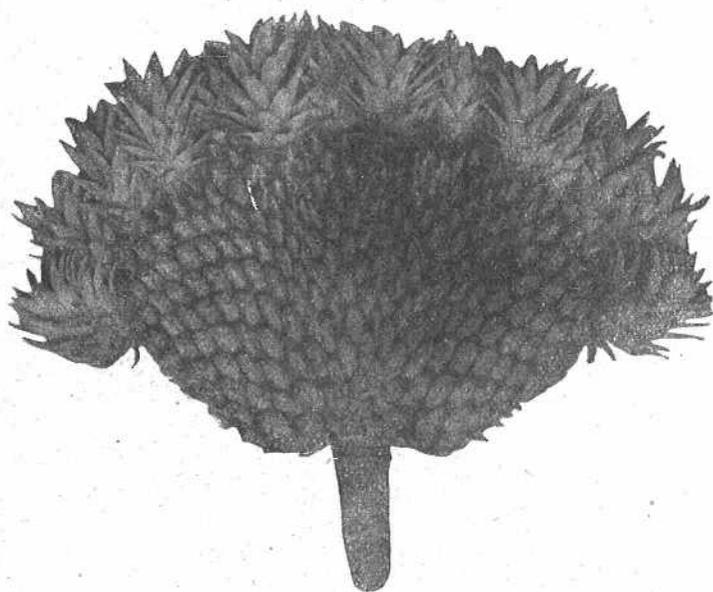


FIG. 6. — *Ananas flabellé* : chaque axe n'est fructifère que sur une face de l'éventail. (Photo H. Jacques-Félix.)

Enfin, un examen statistique montrerait aussi que les soudures entre membres, exceptionnelles sur les axes végétatifs inférieurs et sur les axes suprafloraux des couronnes, sont, au contraire, constantes sur les axes florifères. Ceci nous permet d'insister à nouveau sur la soudabilité des rachis floraux et leur aisance à se fasciser en polysyncarpes.

5° *Fréquence des hypergénies et fasciations*. Les profondes dégradations avec entraînement de la stérilité sont assez rares ou du moins rarement observées. Les aberrations d'inflorescences, beaucoup plus spectaculaires, sont, au contraire, extrêmement répandues et couramment citées.

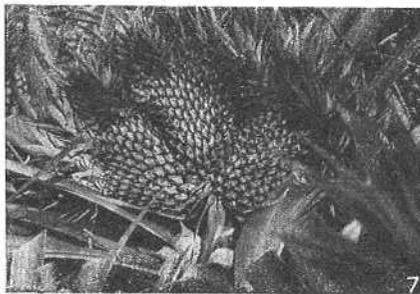


FIG. 7 (à gauche). — Trois *ananas primaires*, 1 médian, 2 latéraux, développés et chacun d'eux subdivisé à son tour en polysyncarpes. (Photo C. Py, I. F. A. C.).

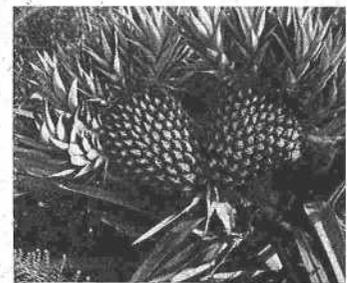


FIG. 8 (à droite). — Deux *ananas latéraux* (bulbillés) développés et subdivisés dans leur partie supraflorale. (Photo C. Py, I. F. A. C.).

En Guinée française, dans les années qui suivirent les grandes invasions acridiennes, j'ai observé d'assez nombreux cas d'hypergénie généralisée dans les plantations détruites par les locustes.

Les observateurs confondent souvent les fasciations de syncarpe et les hypergénies de couronne sous le nom de « fasciation ».

Ainsi comprise, l'hypergénie a été observée partout où l'*Ananas* est cultivé. Outre les citations bibliographiques, valables surtout pour l'Amérique, on la signale d'Indochine (ROULE, TKATCHENKO), de Madagascar (DUFOURNET), etc. (1). Pour l'Afrique, GUINEA [5] donne une belle photo de polysyncarpe fascisé et une photo d'un *ananas* « normal » avec un flabelle de couronnes (fig. 15 et 16).

Le moins que l'on puisse dire est que l'*Ananas* a tendance, sous certaines conditions, à ces aberrations accidentelles. De plus ces aberrations sont d'ores et déjà fixées et variétalement normales, dans la variété « Enville » qui est caractérisée par un bouquet de couronnes, et dans la variété « Providence épineux (Welbeck's seedling) » qui est constamment fasciée.

6° *Gigantisme*. Cette anomalie, mise avec juste raison à part de la « fasciation » par M. PY, mais à la suite des cas les plus accusés de ce phénomène, n'a de commun avec certaines des aberrations que nous venons d'étudier que la stérilité. Mais alors que nous n'avions vu la stérilité apparaître que comme conséquence dernière d'une intense hypergénie, elle est déterminante ici du gigantisme, anomalie qui s'oppose à celle de la ramification excessive et que j'invoquerai plus loin pour cette raison.

IV. LES CAUSES. Il est indispensable d'examiner séparément le phénomène secondaire et restreint de la soudure des axes multiples conduisant aux fasciations, et le phénomène primaire et plus général de l'hypergénie.

(1) Renseignements verbaux.



FIG. 9-13 (1, 2, 3, 4 et 5). — *Hypergénies de couronne* : les cilletons des deux premières figures sont peut-être équivalents, mais ceux des autres figures dérivent certainement les uns des autres par subdivision répétée sympodique.

(Photos C. Py, I. F. A. C.).

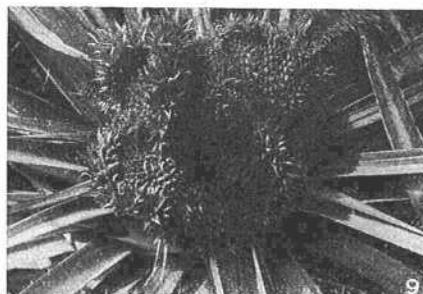


FIG. 14. — *Hypergénie d'axes préfloraux* et soudure compliquée des polysyncarpes produits.

(Photo C. Py, I. F. A. C.).

A) Soudabilité des axes.

Ce phénomène s'exerce normalement dans la zone florifère des rachis normaux dont il assure la synanthodie. Le mécanisme se ramène à une prolifération des cellules aux premiers stades de développement de l'ananas, puis à une accrescence de ces cellules au cours de la maturité [9].

Le déterminisme, très probablement chimique et hormonal qui gouverne ces deux types de croissance et la soudabilité d'organes confluent, présente donc un haut intérêt et devrait faire l'objet de recherches particulières. Concomitant de la floraison il n'en est pas nécessairement corollaire, car une floraison prématurée, déclenchée par le forçage, n'entraîne pas la synanthodie.

L'activité d'une couronne feuillée supraflorale et la

synanthodie étant deux remarquables aberrations conjointes chez l'Ananas, on peut supposer que celle-là conditionne celle-ci.

La soudabilité étant constante chez l'*Ananas*, nous n'avons pas à rechercher ici quel est le facteur qui appartient de façon aussi évidente au patrimoine héréditaire de l'espèce.

B) Facteurs de l'hypergénie.

Comme il ne s'agit que d'une manifestation par excès de la ramification, voyons encore une fois comment ce phénomène général se manifeste dans le cas particulier de l'*Ananas*.

1. Dans les cas anormaux de stérilité, l'élongation de l'axe simple se poursuit par la croissance apicale

du sommet végétatif autant que l'architecture de la plante le permet et donne les *Ananas* géants (fig. 17).

2. Dans les *Ananas* normaux, la survivance végétative supraflorale de la couronne, séparée physiologiquement de la base par la turgescence du syncarpe, ne peut plus assurer sur pied l'élongation fastigiale indéfinie de l'axe. Si la croissance indéfinie se poursuit c'est latéralement par ramification : il y a *sympodie* uniclone, naturelle ou dirigée, quand il n'y a qu'un rameau de substitution ; il y a *polyclonie* quand il y en a plusieurs normalement fructifères et *polyclonie* anticipée quand ces rameaux sont synchroniques de l'axe médian.

3. Dans ses rapports avec l'inflorescence, cette survivance végétative assure la suprématie de l'ananas médian sur les ananas latéraux ; élabore peut-être, ainsi que je l'ai suggéré, l'auxine de prolifération et d'hypertrophie cellulaire du syncarpe.

a) Détruite ou dégradée au début du développement de l'inflorescence, la survivance végétative de l'axe médian est remplacée par celle des ananas latéraux dont elle assure le développement en polysyncarpe plus ou moins fascisé.

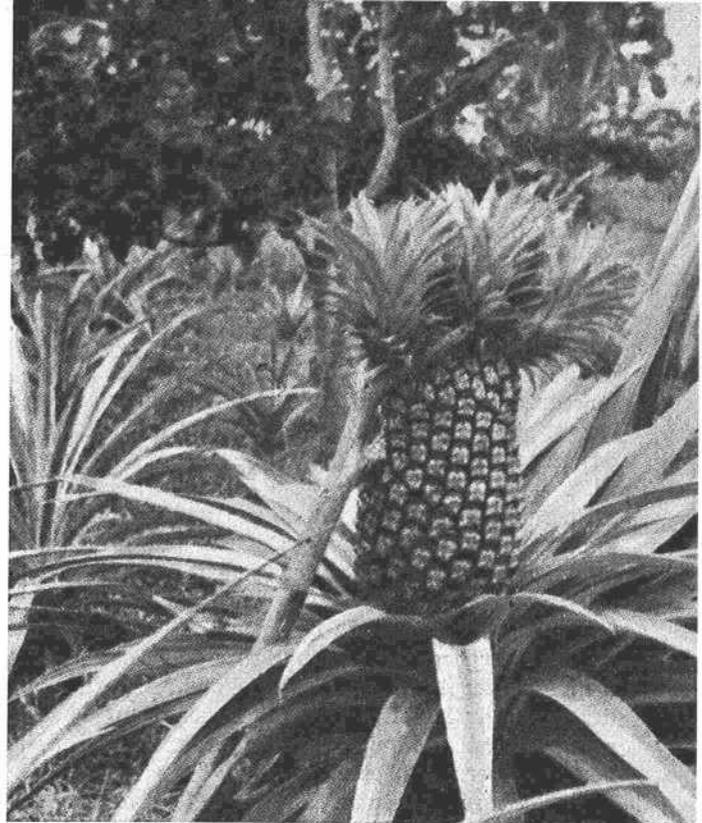
b) Détruite ou dégradée plus tardivement, la survivance végétative reparait par division subterminale de l'axe médian avec édification d'une touffe de couronnes.

Les anomalies d'inflorescence, par développement de plusieurs syncarpes ou de plusieurs couronnes, trouvent donc leur origine dans la destruction ou dégradation de l'axe médian.

Par analogie avec ces faits et plus encore par analogie avec les autres végétaux, on peut estimer que les hypergénies observées sur l'axe végétatif préfloral de l'*Ananas*, conduisant à une polycladie, fasciée ou non, sont également dues à une suppression ou altération précoce de cet axe.

Étant admis que ramification normale et hypergénie des axes sont respectivement dues à la perte de leur prééminence et à leur dégradation, partielle ou totale, quel est le mécanisme de ces déficiences et quelles en sont les causes ?

Pendant longtemps, on s'est contenté de la théorie



de la nutrition pour expliquer les types normaux de croissance chez les végétaux et de la théorie de la surnutrition pour expliquer les hypergénies. La sève dans son mouvement basifuge et ascensionnel assure la prééminence des axes médians et donne le port pyramidal ; sa circulation normale entravée, par ablation pour prendre le cas le plus brutal, elle induit au point de section, le développement de bourgeons axillaires et la formation de bourgeons adventifs.

Cette conception, suffisante quand il y a accident flagrant des axes et polycladie, l'est moins pour expliquer les ports en cymes et les aberrations acquises de polyclonie qui peuvent être de réelles adaptations au milieu.

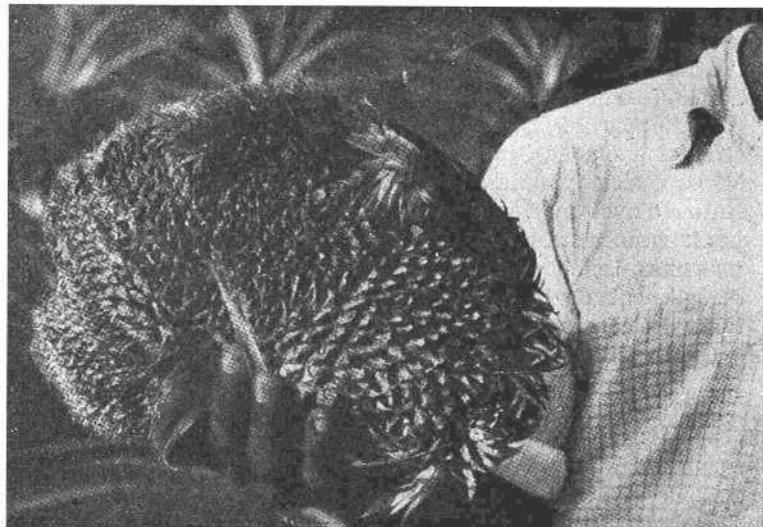
Avec la théorie des substances de croissance qui fait des axes primaires le siège même de leur prééminence par production d'une auxine à circulation basipète, inhibitrice ou inductrice selon sa concentration, il devient plus facile de concevoir une altération de cette faculté sous l'influence d'agents divers ou une dégénérescence héréditaire de cette même faculté.

Les facteurs du milieu favorisant l'hypergénie peuvent être mécaniques, physiques, chimiques et pathologiques.

1° *Facteurs mécaniques.* Au premier rang des facteurs de l'hypergénie accidentelle se place l'écimage par ablation ou mutilation. Il y a à ranger dans cette catégorie tous les accidents qui peuvent survenir aux

FIG. 15 (en bas). — Polysyncarpe flabellé (d'après Guinea [5], photo Nosti).

FIG. 16 (en haut). — Ananas pluricouronné (d'après Guinea [5], photo Nosti).



Ananas de plantation : blessures par les instruments et les animaux, destruction par les prédateurs phytophages (insectes foreurs, acridiens, etc.). Selon le point et la gravité de la blessure on aura une hypergénie locale ou généralisée.

Les objets des figures 3 et 4 évoquent pour moi des Ananas mutilés. Ainsi qu'il apparaît sur ces figures et de la description de M. PY, les branches latérales plus puissantes sont des rameaux axillaires normaux par leur origine, tandis que les productions médianes sont des rameaux adventifs développés sur la région mutilée.

Je rappelle que j'ai vu de ces productions anormales à la suite des ravages causés par les *Locusta migratoria* qui rongeaient les Ananas jusque dans le sol.

J'ai la conviction que l'on peut obtenir à volonté certaines hypergénies traumatiques de l'*Ananas*, telle la polysyncarpie, et on n'a que l'embarras du choix des modes opératoires : sectionnement, greffe, écrasement, torsion, liquide corrosif ou caustique sur le bourgeon terminal, etc...

2° *Facteurs physiques*. Je ne retiendrai des différents éléments écologiques que la lumière. M. ROULE a remarqué en Indochine que les « fasciations » de l'ananas étaient beaucoup plus fréquentes sur les plantations coloniales ensoleillées que sur les plantations des autochtones presque toujours ombragées. Cette observation concorde avec ce que l'on sait de la nocivité de la lumière sur l'auxine et dont l'action est à la base du phototropisme. Les flabelles de couronnes en cymes unipares s'expliquent très bien par ce mécanisme. Ceci est à rapprocher aussi avec le port écrasé ou en coussinet des plantes alpines soumises à un intense éclaircissement.

Là encore des expériences simples peuvent être montées. Sous-éclaircissement par ombrage, sur-éclaircissement par source lumineuse artificielle.

3° *Facteurs chimiques*. Les déséquilibres de la nutrition et l'intoxication entrent dans cette catégorie.

L'excès d'azote a été depuis longtemps incriminé

dans les cas disparates d'hypergénie libre, de fasciation ou de simple fasciation. Finalement, l'accord semble s'être fait pour ne reconnaître à l'azote qu'un rôle secondaire : telles hypergénies, surtout les plus intenses, requérant une copieuse nourriture pour leur édification, ne pourraient se manifester dans toute leur ampleur que sur un sol riche en azote.

Aussi, ce qu'il importe pratiquement d'apprendre d'une expérience de dosages d'engrais azotés sur les plantations d'*Ananas*, c'est, d'une part, le pourcentage des pieds fructifères normaux et le poids de leur production utile et, d'autre part, le pourcentage des pieds stériles et anormaux à fruits inutilisables. Ce n'est que subsidiairement que l'on peut juger de l'effet des concentrations variables de l'azote sur l'évolution des anomalies de la dernière catégorie : polyphyllie et stérilité, polycladie, polysyncarpie, etc...

Il n'y a d'ailleurs pas à exclure *a priori* l'influence indirecte de l'azote dans l'hypergénèse en tant que vecteur de corps spécifiquement toxiques ou par mise en état de moindre résistance aux agents d'hypergénèse à définir.

Dans son étude sur l'écologie de l'*Ananas* en Indochine [12], M. TRATCHENKO ne fait pas allusion aux anomalies par multiplication des syncarpes, mais il m'a fait connaître qu'il avait bien observé des « fasciations » d'ananas surtout fréquentes sur les terres alunées.

Je rappelle dans ce paragraphe que l'on a souvent reproché aux dégâts des sauterelles d'avoir un effet qui dépasse celui de la simple déprédation. On a souvent observé, tant sur les Ananas que sur les Bananiers, des suites fâcheuses rappelant des effets d'intoxication.

4° *Facteurs pathologiques*. Maladies cryptogamiques et viroses pourraient être incriminées dans des cas particuliers où elles agiraient de façon intime sur les propriétés des auxines. On peut penser aussi aux actions de champignons saprophytes infectant temporairement les lésions.

5° *Action des hétéro-auxines*. Quoi qu'il en soit des facteurs précédents, ils agiraient tous par suppression pure et simple, ou par altération de qualité, des substances de croissance élaborées au sommet des axes végétatifs.

Il serait instructif de voir inversement quelle serait l'action à diverses concentrations des hétéro-auxines appliquées sur les bourgeons terminaux d'*Ananas*.

6° *Facteur héréditaire*. Par ma discussion des différentes anomalies, je pense avoir démontré que certaines étaient simples, ne traduisant qu'une substitution d'axes médians par des rameaux ou syncarpes latéraux normaux et aisément réalisables par traumatismes, tandis que d'autres étaient aggravées d'un dérèglement de la ramification indiquant la persistance des causes de l'hypergénèse.

Quoi qu'il en soit de l'intensité de ces anomalies,

FIG. 17. — *Ananas stérile* dont la croissance apicale peut se poursuivre par absence d'un syncarpe charnu intercalaire.

(Photo C. Py, I. F. A. C.)



leur apparition accidentelle, autrement que par traumatisme dans un milieu climatique et édaphique homogène, dénote pour le moins une sensibilité individuelle de la plante aux conditions écologiques générales.

Ceci conduit à admettre : a) que ce caractère de sensibilité est transmissible et peut apparaître fréquemment dans certains clones à la moindre aggravation des facteurs d'hypergénèse ; b) que ce caractère peut devenir constant dans un clone sans qu'une péjoration des conditions écologiques soit à incriminer.

J'ai toujours souligné au passage les exemples d'aberrations normalisées par l'hérédité : polyclonie de l'« Ananas de Guinée », polystachie du « Comte de Paris », polysyncarpie du « Providence épineux », polycoronie de l'« Enville », etc...

Ces différentes formes d'aberrations sont aussi parfaitement évolutives et sélectionnables que l'est l'aberration syncarpique de l'ananas.

De nombreuses expériences faites sur des végétaux très divers présentant des fasciations ou fasciations ont montré que l'aberration était héréditaire, non pas de façon absolue comme s'il s'agissait d'un caractère apparu par mutation, mais tendait à se généraliser à la façon d'un caractère fluctuant.

Dans l'intention de vérifier l'hérédité du caractère « polysyncarpie », j'avais à Kindia, en 1937, planté les 22 œilletons d'un ananas flabellé, mais je n'ai pas eu l'occasion de suivre la descendance.

Quant à la sélection de ces aberrations hypergéniques, elle s'opère d'elle-même en ce sens que la reproduction asexuée de l'*Ananas* étant à peu près exclusive, les plantes à rameaux, rejets et œilletons multiples, se propageant naturellement par élargissement des touffes ou fournissant un copieux matériel de plantation, ont toutes chances de gagner sur clones les typifiés, au contraire, par la rareté de leurs œilletons.

Ceci expliquerait très bien ce qui a pu se passer en

Guinée au moment de l'extension des cultures d'*Ananas*, alors que les planteurs se procuraient sans contrôle le maximum de plants. En admettant même que la descendance d'un pied à hypergénie généralisée ne présente le caractère qu'à raison de 50 %, on imagine le résultat désastreux auquel cette pratique peut conduire.

La plus grande fréquence des anomalies sur certaines parcelles, imputée par M. PY à des excès d'azote, peut tenir aussi bien au groupement d'œilletons issus de plantes mères anormales.

En résumé, on peut avancer comme certain que les aberrations fluctuantes qui apparaissent sur les plantations d'*Ananas* sont héréditaires et que, sur le plan pratique, une sélection rigoureuse doit écarter les clones aberrants dont les conditions naturelles favorisent la propagation.

V. RÉSUMÉ

1° Sous le nom de « fasciation » de l'*Ananas*, on comprend deux phénomènes qui peuvent se juxtaposer ou se superposer sur la même plante : a) la soudure d'axes voisins en nombre normal ou non (*fasciation*) ; b) l'augmentation anormale des axes (*hypergénie*).

2° La soudabilité des rachis florifères est un caractère typique de l'*Ananas* (*syncarpie*).

3° L'existence d'un ananas médian développé et de plusieurs ananas latéraux réduits est une organisation normale (*polystachie*).

4° La suppression ou altération de l'ananas médian conduit au développement normal des ananas latéraux plus ou moins connés entre eux (*polysyncarpie*).

5° L'altération, accidentelle par traumatisme, ou normale par interposition du syncarpe turgescents, de l'axe végétatif provoque une ramification normale de

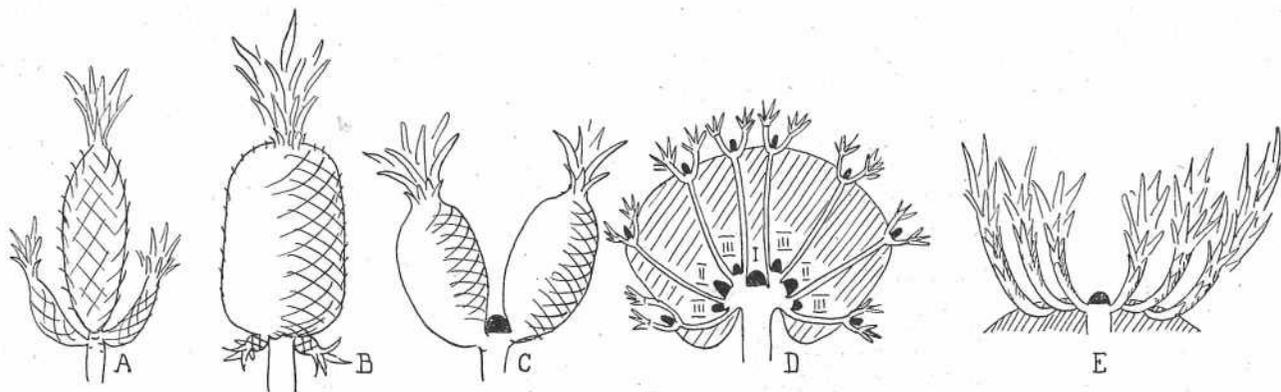


FIG. 18. — Schémas d'interprétation : A. Principe d'une inflorescence cymose d'ananas ; B. ananas « normal » par prééminence de l'axe central sur les latéraux ; C. Deux ananas latéraux développés par suppression du médian ; D. Interprétation d'un ananas flabellé cymose par altération et subdivision des axes dans leurs parties infrarorale et suprarorale ; E. Interprétation d'un flabellé de couronnes en deux cymes unipares, par limitation de la croissance apicale et inductions successives d'œilletons dans la zone de courbure de l'axe antérieur.

la partie infraflorale physiologiquement décapitée (*polyclonie*) et une multiplication anormale de la partie supraflorale physiologiquement séparée de la base (*polycoronie*).

6° Les hypergénies se caractérisent par la subdivision répétée des axes dont le développement apical ne se poursuit pas. Rares sur la partie feuillée de l'axe végétatif (*polycladie*), elles sont plus fréquentes sur l'inflorescence et la couronne. La fasciation de ces hypergénies est exceptionnelle sur les axes végétatifs, mais constante sur les axes florifères.

7° Les hypergénies ne sont pas des faits de luxuriance végétale comme l'excès d'azote en provoque souvent, mais résultent, en dehors des cas de traumatismes, d'une déficience de la croissance apicale des axes pouvant conduire à la stérilité.

8° Le déclenchement de désordres aussi profonds ne peut être imputable aux seules causes extérieures sans prédisposition des plantes anormales.

9° Les faits démontrent que la dégénérescence plus ou moins précoce de la croissance apicale sur les axes végétatifs suprafloraux avec formation d'ananas flabellés ou multicouronnés est une aberration héréditaire qui caractérise déjà plusieurs variétés.

10° Seules des expériences précises permettront de déterminer quelle est la part respective des traumatismes, des agents extérieurs et de l'hérédité dans l'hypergénèse.

11° Si l'on doit attendre de telles expériences des enseignements sur les meilleures conditions écologiques à assurer aux plantations d'Ananas, on peut assurer dès maintenant que la sélection doit être à la base des moyens de lutte contre la propagation d'aberrations évolutives qui s'écartent du type d'Ananas, voulu pour nos besoins.

N. B. Alors que le texte de cette discussion était à l'impression, M. Py a publié ici même (IV, 407 et V, 5) la documentation qu'il a recueillie sur la gédétique de l'ananas, avant son voyage en Californie et aux Hawaï.

Les conclusions auxquelles j'aboutis ici dialectiquement concordent entièrement avec les résultats des travaux américains sur le caractère génétique de certaines aberrations de l'Ananas.

H. J.-F.

BIBLIOGRAPHIE

- BERTONI, Moïse S. — Contributions à l'étude botanique des plantes cultivées. Part 1. Essai d'une monographie du genre *Ananas*. *Anales Científicos Paraguayos*, S. 11, n° 4, p. 250-322.
- BLARINGHEM (L.). — Mutation et traumatismes. Paris, 1907, 1 vol. 248 p.
- BOULANGER (M^{lle} M. Th.). — Étude phyllogénétique de deux Amarantacées. *Rev. gén. Bot.*, 1949, p. 381-403.
- CHALOT (C.). — Une fructification bizarre de l'Ananas. *L'Agronomie coloniale*, 1927, p. 211-212.
- GUINEA (E.). — Ensayo geobotánico de la Guinea continental Española. Madrid, 1946.
- HORNER (A.)*. — Fasciated fruit, Proceed. Pineapple Mens' Conf., 1927. Hawaiian Pineapple Canners. Honolulu.
- KRAUSS (Beatrice H.). — Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus* (L.). *Merr. Bot. Gaz. Chicago*, 1948-1949, vol. 110, n° 2, 3, 4.
- KOPP (A.). — Les Ananas. Paris, 1929, 1 vol., 283 p.
- OKIMOTO (Marion C.). — Anatomy and histology of the pineapple inflorescence and fruit. *Bot. Gaz. Chicago*, 1948, vol. 110, n° 2.
- PY (C.). — La fasciation de l'ananas. *Fruits d'Outre-Mer*, 1949.
- TKATCHENKO (B.). — Une méthode rapide de multiplication de l'Ananas. *Fruits d'Outre-Mer*, 1947.
- TKATCHENKO (B.). — Écologie de l'ananas dans le Sud-Indochinois. *Fruits d'Outre-Mer*, 1947-1948.
- VUILLEMIN (P.). — Les anomalies végétales. Paris, 1926, 1 vol., 357 p.

* N. B. Malgré mes recherches, je n'ai pu me procurer et consulter ce travail uniquement consacré pourtant à la « fasciation » et cité par KOPP.