

LE BROME DES ARDENNES.

L'ETONNANTE CARRIERE D'UNE ESPECE RARE DES CONFINS ARDENNAIS

PAR

ANTOINE DE CUGNAC

Apparaître soudain au début du 19^e siècle, former une variété puis la perdre par extinction, pour ne la voir ressusciter que cinquante ans plus tard dans une expérience de génétique ; n'avoir vécu à l'état libre qu'un siècle à peine, et subsister ensuite seulement dans les Jardins botaniques : n'est-ce pas une carrière étonnante que celle du Brome des Ardennes ?

L'Ardenne, terre de légendes et de mystère, où voisinent trois peuples amis : Luxembourgeois, Belges et Français, porte un nom trop évocateur pour qu'on veuille longtemps discuter si la localisation géographique de la Graminée découverte en 1823 à Aywaille par MICHEL était ou non de nature à justifier en toute rigueur l'appellation de « Brome des Ardennes » (*Bromus arduennensis*) que lui conféra DUMORTIER ; ou s'il n'aurait pas fallu plutôt, par une stricte application des lois de la Nomenclature, la dénommer plus prosaïquement et sans souci de l'euphonie, *Bromus bromoides*, en reprenant le vocable dont LEJEUNE avait pensé — nous verrons au prix de quelles singulières démarches — s'assurer la priorité : mais peut-on s'étonner des remous que provoque une aussi belle espèce dès l'instant qu'elle se montre à nos yeux ?

Tout se révèle intéressant dans ce qui touche à cette plante : son territoire géographique étroitement limité, entre Liège et Givet ; ses caractères morphologiques si particuliers que dès sa découverte les descripteurs rivalisèrent de zèle à créer pour elle seule un nom générique spécial ; enfin, le fait le plus remarquable

est peut-être qu'il paraît s'agir d'une espèce saisie « au moment de sa naissance », et qui, après une ère de prospérité de moins d'un siècle dans ses habitats spontanés, n'a plus aujourd'hui de refuge que dans les Jardins où on la maintient à l'état vivant par la culture.

Nous allons essayer de dégager les points principaux de cette carrière si brève — le temps d'un éclair au firmament de Flore ! — mais si riche d'enseignements pour le botaniste qui sait examiner les documents et vérifier par l'expérience les données de l'observation.

1° — Historique. — *La découverte et la nomenclature,
les premières récoltes, le mode de vie et la disparition
du Brome des Ardennes.*

C'est en Juillet 1823 que la plante qui nous occupe fut observée pour la première fois, dans des circonstances qui valent la peine d'être rappelées brièvement. DUMORTIER, à qui nous en devons le récit (21)*, venait d'accomplir avec son ami le pépiniériste MICHEL, de Nessonvaux (à quelques kilomètres au Sud de Liège), passionné comme lui des choses de Flore, un véritable voyage d'herborisation de plusieurs mois à travers la région ardennaise, voyage fertile en découvertes et en péripéties (c'est de là que date la trouvaille de cette autre rareté, l'*Hymenophyllum tunbridgense* ; mais les traverses ne manquèrent pas non plus : ne furent-ils pas arrêtés tous deux comme espions et mis en prison — à Florenville, la ville de Flore ! — comme le relate spirituellement l'auteur). Ils se séparèrent vers Comblain-au-Pont, et tandis que MICHEL retournait à Nessonvaux, DUMORTIER rentra à Bruxelles, pour mettre la dernière main à son *Agrostographie, ou Observations sur les Graminées de la Flore Belgique* (20), qui devait paraître dans les derniers mois de cette même année.

C'est alors qu'en passant par Aywaille, dans la vallée de l'Amblève, au cœur du site célèbre qui vit, en 53 av. J.-C., la résistance des Eburons sous la conduite de leur chef AMBIBORIX, aux armées de CÉSAR, auprès du vieux château d'Amblève, MICHEL eut la bonne fortune de rencontrer en pleine fleur une Graminée nouvelle, qu'il étiqueta provisoirement « *Bromus* ? » en la plaçant soigneusement dans son herbier.

Mais la nouvelle de son retour parvint bientôt à leur ami commun, le Dr. LEJEUNE, de Verviers, auteur réputé d'une *Flore des environs de Spa* (25), et qui se préparait à en publier une *Revue* (27). Venu en voisin admirer les récoltes rapportées du voyage, dès qu'il aperçut cette magnifique trouvaille, il fut saisi d'un enthousiasme sans bornes. Sans perdre un instant, il s'empressa d'en rédiger une rapide diagnose qu'il transmit aussitôt au *Messenger des Sciences et des Arts*, de Gand, pour la faire paraître, à titre de prise de date, dans sa livraison de Sep-

*) Se reporter aux N^{os} correspondants de l'Index bibliographique.

tembre (26), ne voulant laisser à nul autre la priorité de la description d'une aussi remarquable découverte.

Mais les Graminées sont des plantes décevantes, dont les caractères sont difficiles à apprécier exactement pour qui n'a pas été spécialement entraîné à les connaître, par une sorte de familiarité acquise peu à peu. Dans sa hâte à signer le nom de cette nouveauté, LEJEUNE crut pouvoir la rapporter au genre *Calotheca*, créé dix ans plus tôt par DESVAUX pour deux espèces américaines, et c'est sous le nom de *Calotheca bromoidea* Lejeune qu'il communiqua la découverte au *Messenger* et qu'il étiqueta l'exemplaire conservé dans l'herbier de MICHEL. Mais celui-ci ne devait pas tarder à transmettre bientôt le précieux échantillon à DUMORTIER, mieux placé que quiconque par ses recherches depuis longtemps orientées sur les Graminées, pour assigner à la nouvelle espèce le rang qui lui revenait dans la classification, et y discerner une trouvaille de premier ordre.

L'affabilité traditionnelle des publications scientifiques ne nous permet aujourd'hui de recueillir que des échos affaiblis des sentiments que put éprouver DUMORTIER en recevant de son ami MICHEL cet exemplaire déjà annoté par LEJEUNE ; mais 45 ans plus tard il lui restait encore de l'amertume de s'être vu frustrer « de ce beau produit d'une excursion faite à nos frais ! » (DUMORTIER, 21). Ce n'était pas tant la hâte de LEJEUNE à publier sous son nom cette nouveauté qui pouvait paraître désobligeante à DUMORTIER ; mais l'inexpérience de LEJEUNE en matière de Graminées lui avait masqué l'importance réelle de la découverte, à savoir qu'il ne s'agissait pas seulement d'une espèce nouvelle, mais sans doute d'un genre nouveau pour la science.

DUMORTIER se hâta de l'écrire aussitôt à LEJEUNE, mais pour n'être pas, cette fois, devancé par son ami devenu son rival, il inséra immédiatement dans son *Agrostographie* prête à paraître (Octobre ou Novembre 1823, 20) une Notice accompagnée d'une planche consacrée à la nouvelle plante. En hommage à MICHEL, il créait le nom de genre *Michelaria* DUMORTIER, l'espèce devenant ainsi, selon les notations systématiques habituelles, *Michelaria bromoidea* (Lej.) Dumrt. Mais de plus, par un

scrupule qui peut paraître déconcertant si l'on s'en tient au principe littéral de la nomenclature, il lui donnait en même temps un second nom, en prévision du rattachement possible au genre *Bromus* (ne faut-il pas plutôt voir là une profonde intuition botanique ?), et proposait alors celui de *Bromus Arduennensis* Dumrt.

Par un destin singulier, notre Graminée ardennaise se trouvait donc pourvue à la fois de deux synonymes, publiés simultanément et sur la même page, mais avec des qualificatifs spécifiques différents ! Comme il fit remarquer plus tard CRÉPIN (6), c'est sous le nom de *Bromus bromoideus* (Lej.) Dumrt. qu'aurait dû être désignée la seconde combinaison créée par DUMORTIER, pour se conformer strictement aux Règles de la Nomenclature ; la même espèce, décrite sous un autre nom de genre, devant toujours conserver l'épithète spécifique appliquée par l'auteur de la première description. Mais l'usage a fait prévaloir la dénomination plus euphonique de *Bromus arduennensis*, consacrant ainsi la nouvelle épithète due à DUMORTIER (ratifiée plus tard par la Section Internationale de Nomenclature à Cambridge en 1930, cf. 32). LEJEUNE lui-même ne devait pas tarder à l'employer bientôt, comme on va le voir.

Dès le mois d'Août 1823, LEJEUNE, en tant que Membre de l'*Académie des Curieux de la Nature*, avait écrit à son Président, NEES v. ESENBECK, pour lui soumettre un échantillon de la nouvelle espèce, sous le nom qu'il lui attribuait dans sa publication du *Messenger*, de *Calotheca bromoidea*. NEES lui répondit aussitôt (Cf. LEJEUNE, 28), en rejetant, comme l'avait fait DUMORTIER, le rattachement de la nouvelle espèce au genre *Calotheca*, et en lui conseillant d'en faire le type d'un genre nouveau : « Il le dédierait à Mademoiselle LIBERT, de Malmédy, dont les recherches sur la flore cryptogamique des Ardennes étaient fort estimées ».

En présence d'un avis aussi autorisé, LEJEUNE n'eut garde de se dérober, et créant le nom de genre nouveau *Libertia* Lej., il publia sans plus tarder, dans la 1^{re} Centurie de l'Herbier de MICHEL (ou *Agrostologie Belgique*, 33), éditée par ses soins vers la fin de 1823, le nouveau synonyme, dont l'épithète spécifique était empruntée à DUMORTIER, et qui doit donc s'écrire :

Libertia arduennensis (Dumort.) Lej. Quelques mois plus tard, la publication de la *Revue de la flore des environs de Spa* (1824, 27), lui permit d'insérer à nouveau le nom de *Libertia arduennensis*. Une discussion subtile expliquera l'année d'après (LEJEUNE, 1825, 28), dans le Bulletin de l'*Académie des Curieux de la Nature*, que sans ignorer l'antériorité de la publication du genre *Michelaria* par DUMORTIER, il considère que « la loi dite de priorité ne se trouve pas violée » (1) par la création du nouveau nom de *Libertia*. Mais il était si tentant pour l'auteur de présenter sous sa signature un genre nouveau à la fois pour la science et pour l'Europe, provenant « de lieux bien souvent visités, où il avait pourtant échappé jusqu'ici aux yeux des botanistes » ! (2).

La liste des synonymes va d'ailleurs bien vite s'allonger ; citons-en seulement les principaux, outre les précédents : *Bromus auriculatus* Raspail (1826), *B. triaristatus* Loiseleur-Deslongchamps (1828), *B. platystachys* Desfontaines (1829), *B. Michelianus* De Moor (1854) ; *Michelaria Arduennensis* Davreux (1854), Dumortier (1868) ; *Libertia arundinacea* Roth (1827) ; sans compter les rattachements, à titre de variété, dont on verra plus loin l'explication, à *B. grossus*, *B. multiflorus* ou au genre *Serrafalcus*.

Cette hâte des botanistes contemporains de la découverte à imposer un nouveau parrainage à la Graminée ardennaise

1) Tout le texte est en latin ; en voici un court extrait : « *Haec equidem ignoramus, jam alii generis a DUMORTIERO, viro cl., impositum esse nomen ejus . . . Quoniam autem . . . inviolata prioritatis, quam dicunt, legē, genus nostrum ita salutari posse confidemus* ».

Cependant, lorsque SPRING eut à réviser la question de la nomenclature du Brome des Ardennes, pour un Rapport à l'Académie des Sciences de Bruxelles en 1855, il ne put manquer d'écrire « On se demande pourquoi notre confrère, toujours si modeste et consciencieux, n'a pas cru devoir respecter, cette fois, les droits de priorité en faveur de *Michelaria* » (37).

2) « . . . in locis persaepe lustratis nascens, botanicorum oculos tamen bucusque effugerat » (28). Il faudrait citer en entier le texte de LEJEUNE, où il exprime en termes lyriques sa joie de se trouver en présence non seulement d'une espèce nouvelle, mais d'un type générique encore inconnu à la science.

témoigne de l'intérêt qu'elle suscita, et de l'ardeur avec laquelle elle fut aussitôt étudiée et recherchée. C'est ainsi que RASPAIL, pour ne pas retarder la publication de son travail, en 1826, se contente d'un « exemplaire trouvé au Jardin des Plantes, sans étiquette, provenant sans doute des graines envoyées par M. LEJEUNE » (34). Quant à DUMORTIER, aussitôt que la publication de son *Agrostographie* lui en laisse le loisir, il fouille son herbier personnel pour y retrouver « un échantillon rabougri, récolté en mai 1821 au bord d'un champ d'épeautre, entre Comblain-au-Pont et le hameau de Doufflamme », afin de fixer la date de la première apparition de la précieuse Graminée ; MICHEL, à qui il l'avait communiqué pour en confirmer la détermination, « s'empresse de signaler la localité dans son herbier des Graminées » (DUMORTIER, 21) (3).

Bientôt l'émulation des collecteurs ajoutera de nouvelles récoltes à celles des deux premiers auteurs : l'Herbier du Muséum de Paris possède des échantillons datés de 1824 leg. Davreux à Comblain-au-Pont, de 1825 leg. Gay à Aywaille. En 1828, le *Compendium* de LEJEUNE et COURTOIS (29) mentionne comme localités : « Aiwaille, Comblain, Dinant, Rochefort », avec cette annotation que nous ne manquerons pas d'enregistrer car elle n'a cessé depuis lors d'être confirmée par l'expérience, malgré le démenti que les mêmes auteurs crurent devoir lui apporter quelques mois plus tard : « Caractères très constants, stables par la culture » (4). La lettre que COURTOIS envoie au *Messenger* pour

3) L'*Agrostographie* de DUMORTIER (20) dut paraître quelques semaines avant l'*Agrostologie* (ou Herbier des Graminées) de MICHEL (33), l'une et l'autre au cours du dernier trimestre de 1823. Cette année fertile en événements a donc vu successivement en juillet la découverte de la plante par MICHEL à Aywaille, en août la lettre de LEJEUNE à NEES V. ESENBECK, en septembre la publication du nom de *Calobeca bromoidea* Lej., en octobre ou novembre celle de l'*Agrostographie* de DUMORTIER avec la double dénomination de *Michelaria bromoidea* Dmrt. et *Bromus ardennensis* Dmrt., suivie de près par la 1^{re} Centurie des Graminées (*Agrostologie Belgique*) de MICHEL, contenant pour la première fois le nom de *Libertia ardennensis* Lej. et la localité de Comblain ajoutée à celle d'Aywaille. Dans cette course aux priorités aucun atout ne devait paraître négligeable !

4) « *Characteres constantissimi, culturaque perstant.* »

exprimer les motifs de leur volte-face ⁽⁵⁾ contient d'ailleurs cette précision intéressante : « Il est cependant remarquable que cette forme se soit retrouvée dans toutes les moissons du Condroz et qu'elle se soit perpétuée par le semis, pendant plus de quatre ans, dans différents Jardins de l'Europe » (4).

Dès ce moment, l'espèce (voir Pl. I, fig. 19, 21) occupe donc les deux « points radiants » de Comblain-au-Pont et de Rochefort qui se présentent, ainsi que le remarque MARECHAL (32), comme ses centres de dispersion principaux à travers l'aire où on la rencontrera désormais, localement « abondante dans ses habitations » (CRÉPIN, 7), jusque vers la fin du siècle (5 bis). CRÉPIN la signale à Rochefort « presque dans chaque village » (d'ap. DUMORTIER, 21); l'abbé STRAIL, à Magnée : « quelquefois très commune, quelquefois très rare » (38). Une indication intéressante, qui correspond à la période où elle allait en se raréfiant, se trouve dans le Compte-Rendu (LOCHENIES, 31) d'une excursion à Rochefort et Han-sur-Lesse en 1888, accomplie de concert entre la *Société Royale de Botanique de Belgique* et la *Société des Naturalistes Luxembourgeois* : l'auteur rappelle l'abondance de la plante au cours des années précédentes, tandis que ce jour-là les botanistes qui comptaient rapporter pour leurs collections de nombreux spécimens de la précieuse espèce durent se contenter de quelques pieds récoltés en un seul point, malgré d'attentives recherches tout le long du trajet : « Les moissons de la campagne d'Hamereenne sont remplies de *B. velutinus*, *B. nitidus* » (6)

5) COURTOIS écrit au nom de LEJEUNE et de lui-même, „probablement entre le 25 nov. et le 15 déc. 1828“ (DUMORTIER, 21). Il s'agissait vraisemblablement d'une observation à laquelle les idées qui régnaient alors ne permettaient pas d'apporter une interprétation satisfaisante, comme on le verra plus loin d'après mes résultats expérimentaux. (Voir § 3).

5bis) Voir plus loin l'énumération des localités signalées par les divers auteurs (§ 2).

6) Il s'agit des deux variétés du *Bromus grossus* Desf. ex DC., qui se rencontrent dans les moissons d'épeautre. Leurs noms respectifs doivent désormais s'écrire : *B. grossus* var. *lomentosus* (Gaudin) Becherer pour le *B. velutinus* ci-dessus (Pl. II, fig. 14) et *B. grossus* var. *glaber* (Gaudin) Becherer (Pl. II, fig. 15) pour le *B. nitidus*. (Cf. 2, 17). On verra plus loin l'histoire singulière des relations de ces espèces avec le *B. arduennensis*. (Voir § 3).

. . . Nos recherches furent vaines en ce qui concerne le *B. arduennensis*, qui se trouvait parfois aussi abondant dans ces moissons que les autres espèces indiquées. . . . Les moissons d'épeautre se succèdent à perte de vue de Saint-Rémy à Rochefort. C'est là que nous comptons revoir le *B. arduennensis*. Mais ici encore nous ne parvenons pas à en récolter le moindre pied. . . . Les années précédentes, dans le cours de plusieurs herborisations, cette belle espèce s'était rencontrée aussi fréquente que les *B. nitidus* et *B. velutinus*, dont nous pourrions recueillir des brassées »

Une vingtaine d'années plus tôt, décrivant la végétation de la même région, dans sa *Florule des environs de Han-sur-Lesse* (5), CRÉPIN notait que « les moissons d'épeautre (*Triticum Spelta*) constituent à peu près le seul froment (sic) cultivé en grand dans le pays », et ajoutait, dans la liste des espèces observées : « *Bromus arduennensis* : Assez abondant. Assez répandu ». Dans la citation précédente, le terme « moissons » doit donc être entendu dans le sens de « moissons d'épeautre », dès lors qu'il n'est pas précisé qu'il s'agisse d'une autre céréale. De même à Givet, seule localité de France où l'espèce ait été observée, J. RÉMY en 1849 (36) signalait sa fréquence « dans les moissons ». Ici encore il s'agissait d'épeautre, ainsi que le remarquera CALLAY (3), la retrouvant au même endroit en 1880.

D'une manière générale, ainsi que l'ont noté les observateurs qui ont le plus attentivement étudié la distribution du Brome des Ardennes, c'est en effet uniquement dans des régions de culture habituelle de l'épeautre qu'il a été rencontré, sinon toujours dans les moissons mêmes de cette céréale, tout au moins dans les terres avoisinantes ou parmi des blés d'hiver dont la longue période de végétation correspond à celle de notre espèce (Cf. DUMORTIER, 21, MARÉCHAL, 32).

On peut se demander quelle est la cause pour laquelle ces espèces se trouvent ainsi associées. Il ne s'agit évidemment pas, en réalité, d'une sorte d'inféodation du Brome au *Triticum Spelta*, mais comme pour toutes les plantes messicoles, d'un commensalisme favorisé par une certaine concordance entre les exigences végétatives du premier et les conditions offertes par la culture de la céréale. Le Brome des Ardennes peut être facile-

ment cultivé seul, comme on le fait dans les jardins botaniques, à condition d'être traité lui-même comme une céréale d'hiver à longue période de végétation, ce qui correspond également au mode de vie de l'épeautre. Il en est de même du *B. grossus* (voir ses deux formes Pl. II, fig. 14, 15), lui aussi compagnon habituel de l'épeautre, mais plus largement répandu que le Brome des Ardennes, car on le rencontre dans tout le domaine de culture du *T. Spelta* (par exemple encore en Suisse, où se maintient, comme en Belgique, l'usage régional de cette céréale), tandis que le *B. arduennensis* n'a été observé que dans une partie très restreinte de ce territoire, dont nous préciserons plus loin les limites (voir § 2). Quant au *B. secalinus* (Pl. I, fig. 6), il se rencontre indistinctement dans les blés, les seigles ou l'épeautre. Le mode de vie de ces trois espèces étant sensiblement le même, ce sont probablement des circonstances dérivées des pratiques agricoles qui déterminent la différence observée dans leur association avec l'un ou l'autre type de céréales. Le blé et le seigle ont en effet des grains « nus », c'est-à-dire qui se séparent facilement des balles par le battage, tandis que l'épeautre est un « blé vêtu », dont l'épi se désarticule par le battage, les grains restant enfermés dans les balles épaisses. Il en résulte que les « semences » de ce dernier sont bien plus volumineuses que celles du blé ou du seigle. Un rapport analogue existe entre la dimension des grains de *B. secalinus*, petits et comparables à ceux du blé, et celle des grains beaucoup plus gros de *B. arduennensis* ou de *B. grossus* ; de sorte que les opérations de triage élimineront facilement du blé les grosses semences des deux dernières espèces, tandis que la similitude de taille permettra au Brome des Ardennes et au *B. grossus* de se maintenir parmi l'épeautre.

Il va de soi, d'ailleurs, que certains progrès agricoles, tels que l'emploi de trieurs perfectionnés ou l'utilisation de semences pures sélectionnées, font reculer sans trêve ces « mauvaises herbes », tandis que la diminution des surfaces emblavées en épeautre (Cf. MARÉCHAL, 32 : 50.399 ha en 1870 ; 10.000 en 1935) vient encore restreindre leur domaine possible.

Cependant ces diverses causes ne sauraient suffire à rendre compte de la disparition de notre belle espèce, qui semble malheureusement à peu près complète depuis la fin du siècle dernier,

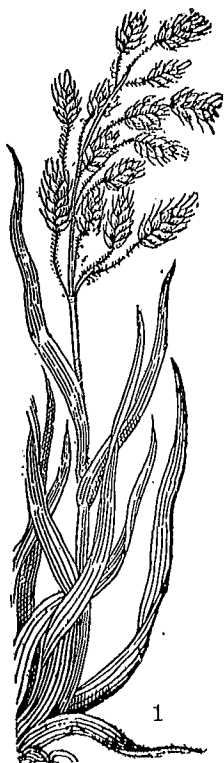


PLANCHE II.

Fig. 1: *Festuca graminea glumis hirsutis*, d'ap. C. BAUHIN (1658). Phot. de la grav. orig.

Fig. 10: *Bromus grossus* Desf. ex DC. (= *B. grossus* var. *tomentosus*), échant. de l'Herbier DE CANDOLLE (*Bot. Gall.*) in Herb. du Muséum. Paris.

Fig. 14: *B. grossus* var. *tomentosus*. - Moissons d'épeautre à Beauraing. leg. A. de Cugnac, 1935.

Fig. 15: *B. grossus* var. *glaber*. - Id., avec le précédent.



vers rigoureux pour éliminer non seulement les exemplaires déjà en cours de végétation, mais encore les semences qui peuvent se conserver souvent pendant plusieurs années sans perdre leur pouvoir germinatif ; il en serait de même des effets d'une maladie ou d'une attaque parasitaire assez graves pour supprimer éventuellement la production d'une année. De plus, la suppression n'est jamais partout complète, et il suffit qu'il puisse subsister quelque pieds de l'espèce (Cf. l'excursion à Rochefort et Han, 31) pour que les colonies soient en mesure de se reconstituer dans les années suivantes, ce qui ne paraît pas avoir été le cas.

Dans l'état actuel de nos connaissances, il ne semble donc pas possible d'apporter une explication satisfaisante à la disparition du *B. arduennensis* de ses habitats spontanés, et nous devons nous borner à en enregistrer le fait, en souhaitant que de nouvelles recherches permettent ultérieurement d'éclaircir ce problème.

Mais avant d'aborder l'étude d'autres questions, telles que celles de l'origine de l'espèce ou de ses modifications, il convient d'abord de décrire brièvement ses principaux caractères, et de préciser l'étendue de son domaine d'après les données indiquées par les auteurs.

2° — Description de l'espèce et de sa variété.

L'aire géographique du Brome des Ardennes.

Les débats parfois passionnés auxquels a donné lieu dès sa découverte le Brome des Ardennes (Pl. I, fig. 19, 21) à cause de ses caractères si particuliers ont entraîné dans certains cas diverses erreurs ou confusions concernant aussi bien la description même de cette rare espèce que sa synonymie ou ses rapports exacts avec les espèces voisines, *B. grossus* (Pl. II, fig. 14, 15) et *B. secalinus* (Pl. I, fig. 6). Comme le *B. arduennensis* a été rattaché par quelques auteurs à ces deux dernières espèces à titre de variété, il est nécessaire pour parvenir à une connaissance précise de son statut spécifique, d'étudier en même temps les deux autres : c'est ce que nous avons fait dans diverses Notes auxquelles on voudra bien se reporter si l'on désire connaître le

détail de cette discussion systématique, parfois aride et complexe (8, 12, 15, 16).

On se contentera ici de faire ressortir les principales différences qui permettent de caractériser le *Brome* des Ardennes par rapport aux autres espèces, mettant du même coup en évidence les difficultés qui se présentent lorsqu'il s'agit de lui assigner sa place exacte dans le genre *Bromus* tel qu'il est généralement défini.

Le caractère distinctif le plus remarquable du *B. arduennensis* est la présence d'oreillettes latérales situées vers le milieu de la longueur de la glumelle inférieure de chaque fleur ; en outre cette glumelle présente trois arêtes, la médiane égalant presque la longueur de la glumelle, les latérales plus courtes (voir Pl. I, les figures 19, 21).

Ce sont surtout les oreillettes qui constituent pour notre espèce une particularité curieuse, car il n'y a rien qui puisse en être considéré comme l'équivalent chez les autres Bromes, ni même dans l'ensemble du groupe des Festucées auquel appartient le genre. N'est-il pas piquant de constater que ce caractère, ainsi d'ailleurs que les autres traits distinctifs du *Brome* des Ardennes, se maintient sans aucun changement depuis la découverte de l'espèce (les figures parfaitement nettes publiées dès 1823 par DUMORTIER ou par LEJEUNE suffisent à l'attester) c'est-à-dire depuis 130 ans, alors que RASPAIL (34) croyait pouvoir écrire en 1826 : « J'ai avancé que deux ans de culture suffiraient pour faire varier ce caractère ; je ne crois pas devoir être démenti » ? On attribuait volontiers alors à l'influence de la culture une action modificatrice directe sur les caractères spécifiques des plantes.

Quant aux trois arêtes, la médiane a été décrite par les premiers auteurs comme terminale, ce qui aurait rapproché l'espèce des Fétuques plutôt que des Bromes. En réalité elle est subterminale comme chez le *B. sterilis*, ainsi que l'a fait remarquer le même RASPAIL (34), et les petites arêtes latérales peuvent être considérées comme un prolongement des lobes terminaux aigus qui se retrouvent aussi dans le groupe du *B. sterilis*, tandis que chez le *B. grossus* ou le *B. secalinus* les lobes terminaux de la

glumelle sont largement obtus (comparer les fig. Pl. I, 19, 21 et 6 ; Pl. II, 14, 15).

D'autre part, les épillets présentent encore deux caractères qui apparenteraient plutôt le *B. arduennensis* au groupe des *Eubromus* (7) dans lequel se range le *B. sterilis* : les fleurs sont comprimées latéralement et s'écartent en éventail à maturité (voir Pl. I, fig. 19, 21).

On voit qu'il en est tout autrement chez les deux autres Bromes (*B. secalinus*, Pl. I, fig. 6 et *B. grossus*, Pl. II, fig. 14, 15) figurés ci-contre, qui appartiennent à la section *Serrafalcus* (ou au genre *Serrafalcus*, comme l'admettent certains auteurs, à la suite de PARLATORE qui a créé le terme pour séparer du genre *Bromus* le groupe d'espèces dans lequel se rangent les *B. secalinus* et *grossus*) : les épillets sont arrondis sur le dos et non comprimés latéralement, et les fleurs ne s'écartent pas en divergeant à maturité, l'épillet conservant dans l'ensemble une forme lancéolée. Ce sont précisément ces caractères qui séparent cette section de celle des *Eubromus* (ou le genre *Serrafalcus* du genre *Bromus*) : le *B. arduennensis* se rapprocherait donc d'après cela (indépendamment des oreillettes) plutôt des *Eubromus* que des *Serrafalcus* (8). On pourrait chercher à tourner la difficulté en créant pour le Brome des Ardennes une section spéciale sous le nom de *Michelaria* : c'est le parti auquel se sont arrêtés ASCHERSON et GRAEBNER (*Synopsis*, 1901, 1) et auquel nous avons cru pouvoir nous rallier en 1936 (8). Mais l'étude expérimentale des affinités montre, comme on le verra plus loin, que c'est au voisinage immédiat du *B. grossus* que doit être placé le *B. arduennensis*, par conséquent dans la section même (ou le genre) *Serrafalcus*, ce qui obligerait alors à en modifier complètement la définition.

7) On sait que ce nom appliqué à cette section est impropre, car c'est le *B. secalinus* qui a servi de type à LINNÉ pour la définition du genre (Cf. DUMORTIER, 21), mais il est le plus communément employé pour la désigner.

8) Il est donc contradictoire, du point de vue morphologique, de vouloir rattacher l'espèce, comme l'ont fait certains auteurs, au genre *Serrafalcus* ou à une section *Michelaria* créée au sein de ce genre.

Les autres caractères de la plante ardennaise sont d'ailleurs ceux d'un Brome typique : l'un des plus nets à cet égard est fourni par l'appendice de l'ovaire et la position des stigmates qui sont subterminaux comme chez tous les Bromes ⁽⁹⁾, contrairement à ce qu'avait cru observer, par une erreur évidente, SPRING (37) qui les déclare terminaux en basant sur ce caractère une nouvelle description du *B. arduennensis*.

On peut donc résumer ainsi les caractères essentiels du Brome des Ardennes : *Glumelle inférieure pourvue de deux oreillettes latérales membraneuses à mi-hauteur, et au sommet de 3 arêtes dont la médiane égale environ sa longueur, les deux autres plus courtes ; épillets comprimés latéralement, à fleurs divergeant en éventail à maturité.*

Il en a été décrit deux formes : la première, constituant l'espèce typique, a les épillets glabres et les oreillettes aiguës, bien visibles (Pl. I, fig. 19) ; la deuxième a reçu le nom de *B. arduennensis* var. *villosus* (Strail) Crépin et est caractérisée par les épillets et les rameaux de l'inflorescence pubescents-veloutés, un peu blanchâtres, et les oreillettes plus ou moins obtuses, souvent cachées par involution sur les bords (Pl. I, fig. 21). Nous verrons plus loin (Cf. § 3) l'histoire singulière des conséquences qu'entraîna l'apparition de cette variété dans le jardin de LEJEUNE en 1828, et comment la reconstitution de son origine par une hybridation expérimentale a permis de la rappeler à la vie en 1939, après un demi-siècle d'extinction. Il suffit d'indiquer ici qu'elle est aussi stable que le type principal, selon les observations de l'abbé STRAIL qui a cultivé les deux formes dans son jardin pendant 15 années successives « sans constater de variation dans aucun de leurs caractères génériques, ni même dans ceux qui les distinguent l'une de l'autre » (21, 38).

La var. *villosus* a été récoltée pour la première fois à l'état spontané en 1828 aux environs de Verviers, près de Polleur, d'après une indication de COURTOIS (4), confirmée par les échantillons de LEJEUNE (Cf. 21) ; elle a été ensuite retrouvée et décrite par l'abbé STRAIL en 1854 (37) auprès d'Aywaille, en face

9) Pour plus amples détails sur l'appendice des Bromes et la position des stigmates, voir ma note (16).

du vieux château d'Amblève, non loin par conséquent du lieu de la première récolte de l'espèce par MICHEL ; elle a été récoltée depuis lors en diverses localités, moins nombreuses que celles de la forme glabre ; les unes et les autres seront indiquées ci-après.

Elle a reçu divers noms, parmi lesquels nous retiendrons les principaux synonymes : *Michelaria hirsuta* Davreux (1854) (nomen nudum), *M. villosa* Strail (1855), *M. bromoidea* var. *villosa* Strail (1863) ; quant à DUMORTIER, il lui appliqua à la fois les noms de *Michelaria Eburonensis* Dumort. (1868) et *Bromus Eburonensis* Dumort. (1868) à cause de son indigénat dans « l'ancien pays des Eburons célèbre par la mâle énergie d'Ambiorix dans sa résistance contre César. »

Le territoire géographique où s'est développé le Brome des Ardennes peut être considéré comme représenté par l'ensemble des localités recensées d'après les récoltes effectuées au cours du siècle dernier. Il est vraisemblable, en effet, que sa distribution a été plus directement influencée par la présence des cultures qui lui sont favorables (*Triticum Spelta*) et par les pratiques agricoles elles-mêmes (transport des grains par échanges, assolements, méthodes de triage des semences, etc.) que par la nature du sol, les bassins fluviaux ou d'une manière générale les conditions écologiques naturelles. C'est le cas habituel pour les plantes messicoles qui accompagnent à titre d'adventices une espèce cultivée. Il n'y a pas lieu, d'autre part, de penser à une introduction accidentelle, comme il s'en produit parfois à la suite de l'utilisation de nouvelles plantes agricoles, car on ne connaît à notre Brome aucun habitat spontané ou dans les cultures en dehors de la région (à peu près exclusivement située en territoire belge) où il a été rencontré associé à l'épeautre. L'intérêt considérable suscité par sa découverte et par les polémiques dont il a fait l'objet dans tout le monde botanique nous paraît en effet un sûr garant que sa présence éventuelle n'aurait pas manqué d'être signalée s'il avait existé en quelque autre point du globe.

Nous emprunterons à MARÉCHAL (32) l'essentiel des données qu'on trouvera ci-dessous sur la localisation du *B. arduennensis* sous sa forme typique glabre ou sa variété *villosus*. Il a publié en effet en 1937 un relevé des localités signalées pour ces plantes

accompagné d'une carte de la distribution de l'espèce ; quelques autres ont été mentionnées par divers auteurs et me paraissent pouvoir y être ajoutées (le nom de l'auteur de la publication est alors indiqué entre parenthèses). Suivant son exemple, j'ai rangé toutes ces localités selon l'ordre des provinces administratives auxquelles elles appartiennent, bien qu'un tel groupement soit sans doute très artificiel en raison de l'enchevêtrement des limites provinciales dans cette région (Cf. par exemple la séparation de Rochefort et de Marche, Ambly et Nassogne, Restaigne et Teflin entre deux provinces différentes) ; mais il m'a paru être le plus commode pour faciliter les recherches en vue de l'identification de ces localités sur la carte (l'énumération, dans la liste de chaque province, suit l'ordre approximatif d'un balayage par lignes Ouest-Est se succédant du Nord au Sud, afin de rendre plus aisés les pointages sur la carte). Je crois avoir identifié exactement à peu près toutes les localités énumérées, à part quelques exceptions indiquées dans la liste. Si quelques erreurs ont pu être commises dans ces relevés, je serai reconnaissant aux lecteurs de bien vouloir me les signaler, afin de pouvoir les corriger. Il y aurait sans doute lieu de rechercher méthodiquement sur les échantillons d'herbiers des collections publiques ou privées si des localités mentionnées sur les étiquettes des collectionneurs n'ont pas échappé à ce recensement. C'est ainsi qu'il nous a été possible d'ajouter en 1936 (8) une localité inédite relevée sur une part d'herbier de la collection E.-G. CAMUS (un double de la même récolte figure dans l'Herbier du British Museum, ex. herb. MURRAY) : il s'agit d'une récolte effectuée en 1889 en Westphalie, où notre plante a dû vraisemblablement parvenir à titre d'impureté des semences de céréales. Peut-être en quelque autre point du domaine de l'épeautre l'espèce aurait-elle été observée et non encore signalée. Quant à la durée plus ou moins prolongée du maintien de l'espèce en telle ou telle localité, il ne me paraît pas y avoir lieu d'en tenir compte pour l'inscrire ou non dans ce recensement, car la disparition générale de notre *Brome* à la fin du siècle dernier rendrait alors caduques toutes les indications relevées sur sa présence.

Dans l'ensemble, le domaine où a été récolté le *Brome* des Ardennes est situé à peu près uniquement en Belgique, affectant

approximativement la forme d'une bande orientée obliquement du Nord-Est au Sud-Ouest, qui s'étend de Liège à Givet (90 km de longueur) sur une trentaine de kilomètres en largeur vers l'Est à partir de cette ligne. La majeure partie du terrain ainsi délimité se partage entre le Condroz à l'Ouest et la Famenne à l'Est, débordant légèrement au Nord sur le pays de Herve (9 bis), et mordant à peine au Sud-Est sur l'Ardenne proprement dite par les localités de Nassogne et d'Ambly; il faudrait ajouter, en pays Gaumais, celle de Torgny, au Sud de Virton, si l'identification en est exacte. Administrativement, toutes ces localités se répartissent entre les trois provinces de Liège, de Namur et du Luxembourg belge. En dehors de Belgique, la localité française de Givet se rattache naturellement à la Famenne belge. Dans le Grand-Duché de Luxembourg, une localité a été signalée par FISCHER (21a), à Schimpach (1872), non loin de Bastogne (Belgique). Enfin le point le plus excentrique se trouve en Westphalie, à Holzwickede, et peut être considéré d'après la date de récolte (1889) comme une irradiation dérivée tardivement du foyer principal situé en Belgique.

Le total des localités ainsi recensées (y compris les non-identifiées) est de 60, dont 57 situées en Belgique, justifiant la qualification attribuée au Brome des Ardennes d'être « la seule Phanérogame endémique en Belgique ».

Liste des localités du Brome des Ardennes.

1. *Bromus arduennensis* typique, à épillets glabres.

Province de LIÈGE.

Liège, Fléron (SPRING, 37), Angleur, Magnée, Soiron, Embourg, Chaudfontainé, Beaufays, Polleur (10) (COURTOIS, 4),

9bis) Selon GRÉPIN „le nom d'*arduennensis* est en contradiction avec l'habitation de la plante, qui ne s'observe qu'accidentellement dans l'Ardenne proprement dite et où elle est introduite sur quelques rares points. Sa patrie est le Condroz, la Famenne et le pays de Herve“. Quant à MARÉCHAL (32), il note à ce sujet: „Exceptionnellement observé en quelques points frontières de l'Ardenne, voisins de la Famenne (Nassogne, Ambly); très probablement introduit; du reste, il ne s'y est pas maintenu“; mais, ainsi que je l'ai dit plus haut, le maintien plus ou moins prolongé de l'espèce ne me paraît pas être un motif suffisant pour exclure de la liste ces deux localités.

10) Localité citée généralement pour la var. *villosus*, mais qui devait contenir également la forme glabre. La lettre de COURTOIS ne pré-

La Tolle (entre Neuville-en-Condroz et Saint-Séverin : GOFFART, 22), Poulseur, Tillesse, Comblain-au-Pont, Douflamme, Château d'Amblève ⁽¹¹⁾, Aywaille, Vyle-Tharoul (GOFFART, 22), Borsu.

LUXEMBOURG BELGE.

Verlaine, Tohogne, Barvaux-sur-Ourthe, Hotton, Marche, Hargimont, Chavanne, Nassogne, Tellin (HUSNOT, 23), Torgny ⁽¹²⁾ (GOFFART, 22).

Province de NAMUR.

Bonneville, Jeneffe, Porcheresse-en-Condroz, Scy, Heure, Achène, Dinant (LEJEUNE, 29), Foy-Notre-Dame, Conneux, Drehanche, Celles, Chevetogne, Rochefort, Jemelle, Eprave, Harnerenne, Ambly, Focant, Han-sur-Lesse, Wavreille, Beauraing, Lavaux-Sainte-Anne, Ave, Revogne, Resteigne, Honnay.

Localité non identifiée: Merlemont ^(12bis) (MARÉCHAL, 32).

FRANCE : Givet (RÉMY, 36).

GRAND-DUCHÉ DE LUXEMBOURG : Schimpach (FISCHER, 21a).

WESTPHALIE : Holzwickede ⁽¹³⁾ (de CUGNAC et CAMUS, 8).

2. *Bromus arduennensis* var. *villosus*, à épillets velus.

Province de LIÈGE

Schlessin, Magnée, Polleur ⁽¹⁰⁾, Poulseur, Château d'Amblève, Aywaille.

Localité non identifiée : Vennes (MARÉCHAL, 32).

cise pas le lieu exact de la récolte : „dans les terrains calcaires des environs de Verviers“ ; mais les échantillons d'herbier de LAMMUNN étaient plus explicites : „*circa Poleur*“ (d'après DUMORTIER, 21).

11) En face d'Aywaille, le coteau dominé par les ruines du château d'Amblève. Localité souvent désignée sous le seul nom d'Amblève, à ne pas confondre avec la ville d'Amblève, située aux environs de Malmédy.

12) Est-ce bien la localité située au Sud de Virton, c'est-à-dire très loin de la région principale des récoltes ?

12 bis) Serait-ce Merlemont, (sur la carte avec ?) près de Philippeville ?

13) Herbier M.-G. CAMUS : leg. DEMANDS, 8-VII-89. Localité située à l'Est du bassin de la Ruhr, entre Dortmund et Unna.

ter l'espèce comme instable en la rayant aussitôt de la nomenclature, ainsi que le proposaient LEJEUNE et COURTOIS pour le *Libertia arduennensis*. Dans ces conditions, le détail précis de la variation importait sans doute moins que le fait même de l'existence d'un changement dans les caractères spécifiques de la descendance par rapport à ceux de la plante parente. Dès lors, peut-être n'y a-t-il pas lieu de prendre absolument au pied de la lettre les affirmations concernant la présence « *sur les mêmes panicules* » d'épillets des deux sortes, ou celles selon lesquelles le *Libertia* donnerait naissance au *Bromus grossus* (alors que l'inverse, ou ce qui présente les apparences extérieures d'être l'inverse serait, au contraire, facilement explicable dans le cas d'une hybridation préalable insoupçonnée ; voir plus loin mes résultats expérimentaux) ; de même qu'il est raisonnable de se montrer prudent dans l'acceptation d'une description imagée telle que celle du changement de forme de l'espèce « *sous les yeux mêmes* » des observateurs.

D'ailleurs si nous reprenons les termes de la lettre de COURTOIS, nous constatons qu'il déclare avoir observé « *la même modification* » sur le *B. grossus* α dans les terrains calcaires des environs de Verviers, c'est-à-dire sur les échantillons récoltés à Polleur et conservés dans l'herbier de LEJEUNE. Or les témoignages contemporains s'accordent pour y reconnaître des exemplaires authentiques de *B. arduennensis* var. *villosus*, et tout nous donne à penser que si ces plantes avaient présenté « *des épillets des deux formes* », on n'aurait pas manqué d'en faire mention à ce moment.

Selon DUMORTIER (21) il pourrait s'agir d'une observation superficielle, due au fait que les oreillettes sont parfois cachées par involution chez la var. *villosus* ; mais il paraît difficile, même en ce cas, d'admettre une confusion avec *B. grossus* en raison de la netteté des autres caractères différentiels. Il aurait donc suffi de modifier quelque peu la description de la plante pour tenir compte de ce fait, sans que cela dût entraîner par contrecoup la radiation de l'espèce principale en même temps que de la nouvelle variété. De plus il est à remarquer que dans les *Addenda* de 1836, il n'est plus fait allusion aux « épillets de deux sortes », mais à ce que « le *Libertia* donne par la culture des formes diver-

ses de *B. grossus* », ce qui constitue un phénomène bien différent, et cette fois de nature à faire jeter le doute sur la stabilité et la validité de l'espèce, à une époque où — il ne faut pas l'oublier — les méthodes d'analyse génétique qui nous sont aujourd'hui familières étaient encore insoupçonnées. Tout au plus pouvait-on suggérer intuitivement, comme SPRING (37), « un effet d'hybridation ? » ; mais il lui paraissait beaucoup plus raisonnable d'admettre « une confusion de graines ou d'étiquettes : tant d'erreurs sont possibles dans les essais de culture des Jardins botaniques ! »

Nous verrons un peu plus loin quelles sont les explications qui peuvent venir à l'esprit à la suite des résultats obtenus dans les expériences génétiques que j'ai entreprises sur ces espèces. On se contentera de conclure pour l'instant avec SPRING (37) que LEJEUNE avait « poussé trop loin l'oeuvre de démolition » d'une espèce qui est en réalité parfaitement constante. Nous devons cependant maintenir à son crédit, quelles qu'aient pu être les conclusions qu'il ait cru devoir en déduire, la première observation de la forme velue du *B. arduennensis*, découverte à Polleur en 1828.

Il faut attendre jusqu'en 1854 pour trouver une nouvelle mention de cette variété, découverte cette fois par l'abbé STRAIL, curé de Magnée, dans les moissons aux environs d'Aywaille, en face du vieux château d'Amblève⁽¹⁷⁾. L'année suivante, le même auteur la retrouvait à Magnée même. Comme il s'agissait d'une nouveauté concernant le Brome des Ardennes qui, selon les termes de SPRING (37) « appartient exclusivement au sol belge et dont l'Académie est donc pour ainsi dire responsable », l'abbé STRAIL la décrit dans une Notice que l'Acadé-

17) C'est dans la même année 1854 que mourut MICHEL, à qui l'on doit la première découverte du *Bromus arduennensis* en 1823 sous sa forme glabre, et par une coïncidence curieuse, presque à l'endroit même où l'abbé STRAIL devait trouver trente ans plus tard la forme velue. Cette récolte de STRAIL est mentionnée à la fin de 1854 par DAVRoux (19) dans sa Notice consacrée à la biographie de MICHEL, sous le nom de *Michelaria hirsuta*, que l'absence de description ne permet pas de considérer comme valable systématiquement ; d'où la priorité reconnue au synonyme *Michelaria villosa* Strail (1855).

mie de Bruxelles chargea deux de ses membres, SPRING et KICKX d'examiner : telle est l'origine du Rapport auquel j'ai fait déjà divers emprunts (SPRING, 37).

Malgré son évidente impartialité, ce Rapport peut nous paraître quelque peu décevant lorsqu'après avoir commencé par déclarer qu'il s'agit d'une Graminée « douteuse comme genre et même comme espèce, sur laquelle s'est exercée depuis longtemps la sagacité des meilleurs botanistes », il conclut au sujet de la variété velue que : « l'espèce-type n'ayant elle-même pas encore conquis ses droits de bourgeoisie, l'auteur ne nous en voudra pas si nous nous refusons à reconnaître celle qu'il propose à sa suite. » Mais il termine en « conseillant à ce digne ecclésiastique d'entreprendre la culture dans son jardin de l'espèce et de sa variété pour vérifier leur constance ». Or nous savons que ce conseil fut suivi, et qu'il a permis d'inscrire à l'actif de l'espèce et de sa variété un précieux témoignage de constance spécifique par une culture poursuivie au cours de 15 années successives dans le jardin du presbytère de Magnée (21, 38) (Voir plus haut, § 2). Depuis lors, d'ailleurs, c'est sur une expérience de 130 ans, notamment au Jardin botanique de Liège qui la cultive sans interruption depuis sa découverte, qu'on peut se baser pour établir les « droits de bourgeoisie » du Brome des Ardennes, dont les caractères se maintiennent toujours exactement tels que les ont décrits et figurés les premiers observateurs.

Mais le ton dubitatif du Rapport au sujet d'une espèce dont la stabilité nous paraît maintenant indiscutable, permet de mesurer les effets néfastes qu'avaient pu causer, en ce qui concerne la connaissance de cette plante, aussi bien les démarches passionnées de LEJEUNE pour s'en assurer à tout prix le parrainage lors de sa découverte, que « l'œuvre de démolition » brusquement entreprise cinq ans plus tard, à la suite d'une observation hâtive dont nous ignorons les détails précis et que l'auteur ne paraît même pas avoir cherché à renouveler dans le cours des années suivantes à titre de confirmation. Par contre, les collecteurs qui retrouvaient chaque année l'espèce semblable à elle-même dans les moissons ne pouvaient douter de sa constance, et continu-

èrent à l'observer et à la rechercher avec soin et la sérénité nécessaires aux vrais travaux scientifiques. Ainsi la connaissance de la plante fut-elle préservée jusqu'à nous malgré sa disparition de ses stations naturelles avec la fin du siècle ⁽¹⁸⁾.

Le Brome des Ardennes n'existait donc plus, en 1935, que dans un petit nombre de Jardins botaniques, dont j'ai donné ailleurs la liste (9), et parmi lesquels il faut surtout retenir celui de Liège, le seul à l'avoir maintenu sans interruption dans ses cultures depuis l'époque de la découverte de l'espèce, tandis que les autres Jardins, après la période de faveur du début (j'en ai dénombré jusqu'à 35, répartis dans toute l'Europe, tant avait été intense la curiosité suscitée dans le monde scientifique par la découverte de cette plante) avaient cessé peu à peu de le cultiver, malheureusement au moment même où il disparaissait de ses habitats spontanés.

Ainsi c'est seulement dans l'enceinte des Jardins où elle était cultivée et comme réfugiée, que l'espèce pouvait désormais se survivre en quelque sorte à elle-même, bien que déjà éteinte à l'état libre dans la nature (comme le Ginkgo, dont nous n'aurions connu que les restes fossiles s'il n'avait été maintenu à l'état vivant par plantation autour de certains temples chinois) ; mais seule la forme typique, glabre, avait bénéficié de cette préservation, tandis que la var. *villosus*, sans doute considérée comme moins importante du point de vue de la systématique ⁽¹⁹⁾,

18) Bien que cosignataire du Rapport de SPRING, KICKX n'eut garde de rejeter de sa collection le Brome des Ardennes, qui figure en bonne place sous ses deux formes dans ses Centuries (*Kickxia Belgica*. 39).

19) SPRING ne rappelle-t-il pas, pour justifier dans son Rapport (37) le rejet de la var. *villosus* décrite par STRAIL, que LINNÉ considérait la pubescence comme une „différence trompeuse“ (*Pubescentia ludica est differentia*”), et que „dans le genre *Bromus* spécialement, il n'est peut être aucune espèce qui ne présente une variété à épis veloutés, alors que la forme principale est glabre“. Il ne faisait ainsi qu'exprimer les idées de son temps, mais l'étude des lignées pures nous a appris depuis lors que la pubescence peut être un caractère absolument constant ; quant à accorder *a priori* une valeur systématique principale aux formes glabres, en n'admettant les formes velues

n'avait été mise en culture, même à Liège, que quelques années, puis abandonnée. Dans ces conditions, la var. *villosus* ne pouvait donc être considérée que comme complètement éteinte, sa disparition des habitats spontanés devant avoir eu lieu en même temps que celle de la forme glabre (sa présence n'aurait pas manqué d'être signalée par les collecteurs si elle avait subsisté plus longtemps que le type). Les seuls témoins de son existence passée étaient les échantillons récoltés au siècle dernier et conservés en herbier, mais dont les semences, trop anciennes ou tuées par les traitements antiparasitaires, étaient désormais incapables de germer. Les appels adressés aux botanistes susceptibles d'en posséder encore des grains viables n'avaient obtenu d'autre réponse que celle d'une confirmation de la disparition totale de la plante à l'état vivant (10, 12).

On pouvait donc ainsi résumer la situation : Le *B. arduennensis* typique n'était qu'à-demi éteint grâce à sa conservation en culture par les Jardins botaniques ; mais sa var. *villosus*, éteinte, ne représentait plus qu'un souvenir historique, attesté seulement par des exemplaires desséchés et définitivement privés de vie.

J'avais entrepris à cette époque, dans le cadre d'une étude des affinités spécifiques dans le genre *Bromus*, une série d'hybridations expérimentales entre diverses espèces réunies dans mes cultures, parmi lesquelles figuraient d'une part le *Bromus grossus* Desf. ex DC., dont je venais de récolter des échantillons dans les moissons d'épeautre des environs de Rochefort, où il est toujours localement abondant sous ses deux formes, var. *tomentosus* (Gaud.) Bech., à épillets velus (Pl. II fig. 14 : c'est la forme initialement décrite et dénommée *B. grossus* par DESFONTAINES in DE CANDOLLE, *Fl. Fr.*, 1805), et var. *glaber* (Gaud.) Bech., à épillets et rameaux glabres (Pl. II, fig. 15. Cf. description et synonymie sous les noms, que nous avons cru pouvoir proposer, de var. *velutinus* pour la forme velue, et var.

qu'au titre de variétés subordonnées, j'ai fait voir ailleurs (§) combien ce parti pris avait pu obscurcir la connaissance même de certaines espèces, telles que le *Bromus grossus*.

nitidus pour la forme glabre, 8, 17) ; et d'autre part le *B. arduennensis* Dmrt. typique, à épillets et rameaux glabres (Pl. I, fig. 19), dont je devais les semences à l'amabilité de M. le professeur BOUILLENNE, directeur du Jardin botanique de Liège (Cf. description et synonymie, 8).

D'après leurs caractères morphologiques et l'opinion générale des systématiciens, ces deux plantes paraissaient devoir présenter entre elles assez peu d'affinités, ce qui correspondait au classement du *B. arduennensis*, soit en une section spéciale, tantôt au sein du genre *Bromus*, (j'ai exposé plus haut, § 2, les raisons pour lesquelles cette section devrait se rapprocher plutôt des *Eubromus* que des *Serrafalcus*), tantôt (malgré l'opposition des caractères qu'on vient de rappeler) dans le genre *Serrafalcus* ; soit en un genre distinct de *Serrafalcus* et de *Bromus* (p. ex. ROUY, *Fl. Fr.* 1913, 14, p. 230). Or le croisement d'espèces appartenant à la même section *Serrafalcus* (p. ex. *B. secalinus* et *B. arvensis*) m'ayant fourni des hybrides stériles, il était vraisemblable qu'il devait en être de même *a fortiori* du croisement entre *B. grossus* et *B. arduennensis*, rangés dans deux sections différentes.

Le croisement a été réalisé dans les deux sens, c'est-à-dire en employant alternativement l'une et l'autre espèce comme mâle et comme femelle, entre la forme velue de *B. grossus* (var. *tomentosus*) et la forme typique, glabre de *B. arduennensis*.

Le résultat, conformément à la loi génétique de l'uniformité des hybrides réciproques de 1^e génération (F_1), est exactement le même dans les deux cas, et fort différent de ce qui paraissait pouvoir être attendu. L'hybride F_1 est en effet absolument conforme au *B. grossus*, qui se présente donc génétiquement comme dominant ; de plus, il est entièrement fertile : il s'agit par conséquent d'un croisement mendélien, dont la descendance présentera à la génération suivante (F_2) le phénomène de disjonction des caractères avec apparition de diverses combinaisons représentées chacune par des nombres d'individus en proportions définies et prévisibles. Il se forme de la sorte, avec une égale probabilité pour chacune, toutes les associations possibles

entre les facteurs génétiques susceptibles d'être opposés par couples dans les deux espèces et régissant l'apparition des caractères différentiels (gènes alléomorphes). C'est l'analyse génétique de la F_2 qui permet de déterminer le nombre de ces couples alléomorphes ainsi que les caractères sur lesquels ils portent.

Contrairement à toute attente, les deux espèces ne diffèrent que par deux couples de gènes, dont l'un agit à la fois sur l'ensemble des caractères qui différencient les deux espèces (gène pléiotropique) : forme des glumes et des glumelles, oreillette ou absence d'oreillette, arêtes (1 ou 3), forme de l'épillet, etc., sauf le caractère de pubescence ou glabréité, c'est-à-dire l'indument ; et l'autre régit seulement l'indument, glabre ou pubescent, des épillets et des rameaux de la panicule.

Les caractères du *B. grossus tomentosus* sont entièrement dominants, ce qui se traduit en F_1 par la ressemblance complète des hybrides avec cette espèce. Mais en F_2 la disjonction se produit, déterminant la formation, à côté des deux types parentaux, de nouvelles combinaisons correspondant à l'échange croisé des induments. On obtiendra ainsi d'une part le *B. grossus* glabre, d'autre part le *B. arduennensis* velu, qui se trouve de la sorte inopinément ramené à la vie. Les proportions théoriques de chacune des 4 formes dont se compose la descendance F_2 sont : 9/16 d'individus de type *grossus tomentosus*, 3/16 *grossus glaber*, 3/16 *arduennensis villosus*, 1/16 *arduennensis* glabre.

J'ai donné ailleurs (13, 14) le détail des résultats correspondant à mes expériences de 1936-1939, qui ont fait apparaître pour la première fois, en 1939, la var. *villosus* reconstituée expérimentalement, après environ un demi-siècle d'extinction. On y verra que malgré le nombre très réduit d'individus F_2 obtenus (28 plantes provenant des deux croisements réciproques), les proportions des diverses formes sont voisines des nombres théoriques (19, 5, 4 pour les trois premières indiquées plus haut) ; seul manquait le *B. arduennensis* glabre, doublement récessif, qui ne se rencontre que dans la proportion théorique de 1 pour 16. Mais en répétant les mêmes croisements dans la suite, j'ai obtenu les

4 formes prévues, y compris le double récessif *arduennensis* glabre.

En F_2 certains individus de ces diverses combinaisons se montrent encore hybrides (hétérozygotes) et donnent des descendants de plusieurs types différents ; d'autres sont purs (homozygotes) et immédiatement stables, formant souche de descendants semblables à eux-mêmes. Pour en discerner les diverses catégories et pour la discussion des observations de LEJEUNE, il nous faut recourir aux notations génétiques, en représentant symboliquement par des lettres les gènes qui correspondent à la manifestation des groupes de caractères opposés (allélomorphes), ce qui permet de figurer par une formule la constitution génétique de chaque individu.

Soit A le gène pléiotropique sous son état dominant, c'est-à-dire celui qui conditionne l'apparition des caractères de *B. grossus* ; et a l'état opposé (récessif), qui se manifeste par les caractères de *B. arduennensis* ; B le gène de l'indument à l'état dominant, c'est-à-dire pubescent ; b son état récessif, glabre. On pourrait représenter par AB les caractères du *B. grossus tomentosus* et par ab ceux du *B. arduennensis* glabre, mais cette notation ne permettrait pas de prévoir la descendance, et exprimerait seulement l'état visible (phénotypique) de ces plantes, non leur capacité (génotypique) de donner tel ou tel type de descendants. En réalité, comme il s'agit d'individus qui dérivent d'un œuf provenant de l'union de deux cellules reproductrices (gamètes) fournies par le père (pollen) et par la mère (ovule), l'œuf contient deux exemplaires de chaque gène ; les deux types choisis ont donc comme formules génétiques, respectivement, AABB et aabb. Leurs gamètes ne possèdent chaque gène qu'en un seul exemplaire, donc AB pour le premier et ab pour le second. L'hybride F_1 a pour formule génétique AaBb mais la présence du dominant masquant toujours le récessif correspondant, son aspect phénotypique est AB comme dans l'espèce pure *grossus tomentosus*. La disjonction en F_2 provient de ce que les gamètes de l'hybride sont de 4 sortes : AB, Ab, aB, ab, et s'unissent 2 à 2 de toutes les manières possibles, donnant ainsi 16 combinaisons, qui se répartissent en 4 phénotypes seulement,

à cause de la dominance masquant le récessif toutes les fois qu'il se trouve présent en même temps que le dominant. Nous avons vu que les proportions de ces 4 phénotypes sont respectivement de : 9 individus phénotypiquement AB parmi lesquels : 1 AABB homozygote *grossus tomentosus*, à descendance stable, et 8 hétérozygotes (se répartissant entre les trois types AABb, AaBB, AaBb) qui donneront à nouveau des disjonctions ; 3 phén. Ab, dont 1 homozygote AAbb, *grossus glaber* stable, et 2 hétérozygotes Aabb ; 3 phén. aB, dont 1 homozygote aaBB *arduennensis villosus* désormais stable, et 2 hétérozygotes aaBb ; enfin 1 seul phénotype ab, qui ne peut être que l'homozygote aabb c'est-à-dire *arduennensis* glabre, car le gène récessif ne peut se manifester phénotypiquement que s'il n'est pas accompagné du dominant correspondant.

On peut donc être assuré, toutes les fois qu'un individu présente visiblement (phénotypiquement) les caractères de *B. arduennensis* glabre, qu'il est doublement homozygote, donc stable et constant dans sa descendance, sa formule génétique ne pouvant être que aabb. Un raisonnement analogue montrerait que le *B. arduennensis villosus* (phénotype aB), étant phénotypiquement récessif pour le gène qui conditionne les caractères spécifiques est forcément homozygote en ce qui concerne ce gène. Par contre, deux individus présentant cette même apparence phénotypique (aB) peuvent être soit des homozygotes aaBB et stables dans leur descendance, soit sans que rien le décèle apparemment, des hétérozygotes aaBb qui donneront naissance à une descendance mêlée ; mais cette descendance ne se composera que des deux types d' *arduennensis* : glabre (aabb) et velu (aaBB ou aaBb), et ne saurait comporter aucun retour au type *grossus* (dont le phénotype est A, forcément absent puisque c'est la condition nécessaire pour que a puisse se manifester). Nous verrons bientôt quelle est l'importance de cette précision.

Ces phénomènes sont à la base des méthodes de sélection qui permettent de déceler à coup sûr parmi les descendants de la F₂ les homozygotes susceptibles de constituer des têtes de lignées dont tous les membres seront semblables entre eux et à l'individu choisi. Notamment, dans les cas où les parents croisés

en F_1 différent, comme ici, par au moins deux couples allélomorphes indépendants (A-a, B-b), on obtiendra en F_2 des combinaisons nouvelles, qu'il sera possible de fixer immédiatement en choisissant les homozygotes correspondants comme têtes de lignées.

D'autre part, dans les populations naturelles dérivant d'une hybridation préalable, on a vu plus haut, d'après les schémas génétiques, qu'il réapparaît à chaque génération, à partir des hétérozygotes, une certaine proportion d'homozygotes. Comme ceux-ci sont désormais stables, la proportion relative des homozygotes dans la population va rapidement en croissant, et le calcul montre qu'au bout d'un petit nombre de générations (une dizaine suffisent déjà, les hétérozygotes ne représentent plus qu'une fraction infime de l'ensemble. Si l'on récolte alors dans cette population un échantillon présentant un caractère dominant (et qui pourrait donc théoriquement être hétérozygote), il y a toutes chances, en pratique, pour qu'il soit en réalité homozygote et par conséquent stable dans sa descendance.

Il découle de là, selon les lois mêmes de la génétique, qu'il n'est nullement contradictoire d'admettre, d'une part pour l'origine des *B. arduennensis villosus* et des *B. grossus glaber* rencontrés dans la nature, un croisement initial analogue à ceux que j'ai pratiqués artificiellement ; et d'autre part que néanmoins les échantillons spontanés de ces deux variétés que l'on peut récolter se montrent stables dans leur descendance. Il suffit qu'il se soit écoulé un nombre de générations relativement faible pour que la probabilité de rencontre d'un hétérozygote soit pratiquement négligeable, sans cesser cependant d'être possible à titre exceptionnel.

Ce long exposé théorique, dont j'espère qu'il n'a pas trop découragé le lecteur, était nécessaire pour nous permettre d'essayer de comprendre quelles ont été exactement les observations qui ont pu dérouter LEJEUNE au point de lui faire conclure à l'invalidité de l'espèce *Bromus arduennensis*, alors que peu de temps auparavant il la déclarait absolument constante, et qu'il avait déployé cinq ans plus tôt tant d'efforts pour s'en assurer

la priorité de description et le parrainage du nom de genre et d'espèce.

J'ai dit plus haut pourquoi il me paraissait difficile d'accorder entièrement créance aux termes mêmes de la lettre de COURTOIS (4), selon lesquels il aurait obtenu dans ses semis « des pieds portant sur la même panicule des épillets de *Bromus* et d'autres de *Libertia* ». Ce n'est pas que le phénomène qu'il relate ainsi ne puisse parfois être observé : on en a décrit quelques cas dans diverses espèces, sous le nom d'« hybrides en mosaïque ». L'un des plus connus est l'hybride obtenu par NAUDIN entre un *Datura* à fruits épineux et un *Datura* à fruits lisses, dont les capsules portaient des plages épineuses entremêlées avec des plages lisses. Mais cette « disjonction somatique » (par opposition à la disjonction gamétique qui ne se produit qu'à la formation des gamètes) ne peut se rencontrer que chez des individus hétérozygotes, qui contiennent dans toutes leurs cellules les deux facteurs génétiques opposés susceptibles de se dissocier. Il faudrait donc admettre que les *B. grossus* observés par LEJEUNE dans son jardin étaient des hétérozygotes : nous retrouverons plus loin cette hypothèse, qu'il serait inutile de développer ici.

Quoi qu'il en soit, on peut s'étonner que LEJEUNE, botaniste habitué à l'importance des documents d'herbier, n'ait conservé aucun échantillon de ces plantes aberrantes, dont la présence dans sa collection aurait suffi à authentifier ses observations. Il n'en est question ni dans ses publications ni dans celles de ses contemporains, et DUMORTIER lui-même ne voit d'autre explication à cette « étrange idée » (21) que dans une erreur d'observation assez grossière, consistant à confondre avec du *B. grossus* certains épillets de *B. arduennensis villosus*, dont les oreillettes ou les deux petites arêtes latérales du sommet de la glumelle sont parfois (comme on l'a vu, § 2) moins nettement visibles que chez le *B. arduennensis* glabre. Mais la présence des autres caractères du Brome des Ardennes (forme différente des glumes et des glumelles, aplatissement et divergence de l'épillet, etc.) ne saurait permettre une telle confusion qu'à un observateur très superficiel. On remarquera d'ailleurs qu'il s'agirait, en ce cas, de la transformation en *B. grossus* de quelques épillets

d'un pied de *B. arduennensis villosus* ; et l'on comprend mal qu'une observation semblable (où il s'agit, somme toute, d'une anomalie constatée, non pas sur un *B. grossus*, mais sur un Brome des Ardennes velu) ait pu conduire l'auteur, d'une part à condamner le *Libertia* alors que c'est plutôt, d'après ce qu'on vient de voir, le *B. grossus* qui se présenterait, selon ses termes, comme « une monstruosité » (4) du *Libertia* et non l'inverse ; d'autre part, à déclarer caduque l'espèce entière, y compris le *B. arduennensis* glabre chez lequel il ne signale aucune transformation analogue.

Quant aux allégations du *Compendium* (30) ou de REICHENBACH (35), selon lesquelles le *Libertia arduennensis* (c'est-à-dire le *B. arduennensis* glabre, seul connu alors sous ce nom spécifique) aurait « donné par la culture toutes les formes jusqu'ici décrites du *B. grossus* » il est encore moins permis d'y ajouter foi, car elles expriment une pure et simple impossibilité génétique. En effet, si l'on se reporte aux schémas que j'ai donnés plus haut, on voit que ni le *B. arduennensis* glabre (double récessif aabb), ni le *B. arduennensis villosus* (récessif-dominant aaBB ou aaBb) ne sauraient donner naissance à des descendants porteurs du gène dominant A, donc ni au *B. grossus tomentosus* ni au *B. grossus glaber*.

LEJEUNE et COURTOIS ont pourtant dû vraisemblablement observer quelque chose qui d'après les notions alors admises, ne leur a pas paru pouvoir s'accorder avec l'idée de la stabilité spécifique du *B. arduennensis*. Serait-il possible de déterminer la nature de ce « quelque chose » et de reconstituer les raisons du profond désarroi où ils se trouvèrent plongés à la suite de cette constatation au sujet de la constance des caractères du *Libertia* auquel ils avaient porté jusque-là le vif intérêt que l'on sait ?

Il me semble qu'à cet égard le phénomène cité dans la lettre de COURTOIS (4) n'est qu'un fait secondaire, qui est venu renforcer dans l'esprit de l'auteur une opinion déjà acquise, contre le maintien du nom de *Libertia* ou de *B. arduennensis* dans la nomenclature. Peut-on penser que ce serait alors par suite d'un

oubli, dû sans doute à la hâte avec laquelle cette lettre fut écrite, que COURTOIS aurait mentionné seulement le second fait et non le premier ? Les observations auxquelles font allusion le *Compendium* (30) et REICHENBACH (35) seraient-elles destinées à réparer cette omission ? Il est évidemment difficile de répondre aujourd'hui de façon certaine à ces questions ; mais l'affirmative ne paraîtra peut-être pas entièrement invraisemblable. Elle nous permettrait de suggérer une hypothèse qui rendrait compte, d'une façon que je crois satisfaisante, du brusque changement d'attitude de ces auteurs au sujet du Brome des Ardennes.

Comme je l'ai dit plus haut (Cf. début de cette 3^e Partie), il pouvait être pratiquement équivalent aux yeux de LEJEUNE et COURTOIS de déclarer que « les semis du *B. arduennensis* reproduisaient du *B. grossus* » ou au contraire qu'« en semant du *B. grossus* ils avaient obtenu des formes diverses de *B. arduennensis* » : ces deux assertions n'exprimaient-elles pas pour eux deux nuances à peine distinctes d'un même fait, à savoir l'instabilité spécifique du Brome des Ardennes, jusque-là considéré, et récemment encore proclamé par eux-mêmes comme une espèce « absolument constante » ?

Or s'il est impossible génétiquement, comme on l'a vu plus haut, que du *B. arduennensis* puisse reproduire du *B. grossus*, l'inverse, par contre, est parfaitement réalisable, à condition que le *B. grossus* en question soit un hétérozygote provenant d'un croisement préalable entre un *B. grossus* et un *B. arduennensis* (Voir plus haut les schémas génétiques).

Dès lors, ne peut-on imaginer que ce croisement se soit précisément produit dans le jardin de LEJEUNE, où il cultivait très probablement non loin l'un de l'autre du *B. arduennensis* et du *B. grossus* ? Rien ne distingue extérieurement des *B. grossus* homozygotes les hybrides F_1 qui ont pu en résulter ; mais leur descendance est toute différente. Si LEJEUNE a semé de ces grains qu'il croyait être du *B. grossus* homozygote, et a vu apparaître, au lieu d'une population homogène de *B. grossus* semblables aux parents, un mélange d'exemplaires variés, compre-

nant du *B. arduennensis* glabre, qu'il connaissait bien, avec une forme nouvelle, velue, analogue à ce dernier mais qu'il n'avait ni semée ni récoltée jusque-là, et une prédominance de *B. grossus*, les uns velus, les autres glabres, il ne pouvait manquer d'en conclure que le *B. arduennensis* représentait un stade de transformation du *B. grossus*, puisque c'était sur cette dernière espèce qu'il avait prélevé les grains utilisés dans ce semis. Cette fois, le raisonnement est logique, et l'on comprend qu'il ait été appliqué par l'auteur non seulement au Brome des Ardennes velu, mais aussi au type glabre, qui se présentaient tous deux, d'après cette observation, comme des descendants aberrants du *B. grossus* (Voir discussion de la lettre de COURTOIS citée plus haut).

Qu'examinant ensuite ce Brome des Ardennes velu, avec des yeux déjà prévenus contre la validité de l'espèce, il ait cru y discerner des « épillets de *B. grossus* » rappelant l'espèce originelle d'où il pensait que dérivait, comme « monstruosité » le *B. arduennensis* : tout cela me paraît s'éclairer singulièrement par l'hypothèse d'une hybridation préalable insoupçonnée qui se serait produite, dans le jardin même de LEJEUNE.

Dans la carrière du Brome des Ardennes, traversée de remous et de passions comme en suscite rarement une espèce, la variété *villosus* a donc joué un rôle de premier plan, qu'on trouvera ci-dessous brièvement résumé.

Son apparition inattendue dans le jardin de l'un des protagonistes les plus ardents de l'extraordinaire compétition scientifique rappelée au début de cette étude, a provoqué chez lui un brusque revirement, aussi soudain qu'avait été son enthousiasme quelques années plus tôt. Croyant y voir le témoignage de l'instabilité de la plante en qui il proclamait peu de temps auparavant sa confiance totale, il voulut aussitôt la rejeter du sein de Flore, comme un indigne « jeu de la nature », lui refusant le nom d'espèce et même de variété, pour ne lui concéder que celui de « monstruosité ». On ne saurait pousser plus loin « l'oeuvre de démolition » !

Cependant, après un quart de siècle où l'attention des botanistes s'était peu à peu détournée de l'espèce ardennaise, la

variété velue se montrait à nouveau, cette fois à « un digne ecclésiastique », qui entreprit de la dénommer, et pour cela fit appel à l'Académie des Sciences de Bruxelles.

Ce fut pour celle-ci l'occasion tout à la fois d'exprimer son intérêt pour une plante « exclusivement belge, et dont l'Académie est donc pour ainsi dire responsable » ; mais en même temps de déclarer que l'espèce « n'avait pas encore conquis ses droits de bourgeoisie » en raison des doutes élevés sur sa stabilité au moment de la première apparition de la variété velue.

Il fallait donc mettre à l'épreuve la constance de l'espèce, et c'est ainsi qu'elle fut cultivée pendant quinze ans de suite, de même que sa variété, dans le jardin du presbytère « sans aucune variation ni pour le type ni pour la variété ».

Mais dans les dernières années du siècle, par suite de quelque défaut d'adaptation dont la nature exacte nous demeure encore inconnue, l'espèce et sa variété disparurent peu à peu de leurs habitats spontanés. Il n'y eut plus dès lors de refuge pour le Brome des Ardennes que dans les Jardins botaniques. Cependant, le type principal y fut seul cultivé ; la variété velue s'éteignit donc complètement, et devait demeurer éteinte pendant près d'un demi-siècle.

C'est alors qu'en 1936 des recherches génétiques m'amènèrent à croiser ensemble le Brome des Ardennes typique, seul conservé dans les Jardins botaniques, avec le *B. grossus*, qui est toujours l'hôte des moissons d'épeautre, comme l'était autrefois, avec lui, le Brome des Ardennes. Le résultat fut une hybridation mendélienne, et en deuxième génération la variété *villosus* reparut en 1939, à nouveau vivante, stable, et telle en tous points que l'avaient connue les anciens auteurs.

La variété éteinte se trouvait ainsi ramenée à la vie, et la connaissance expérimentale de son origine permettait d'éclaircir le mystère de sa première apparition, qui avait causé dans certains esprits, 90 ans plus tôt, un si grand désarroi.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1. ASCHERSON et GRÄBNER, *Synopsis*, 1901, 2, 1^o part., p. 600.
2. BECHERER (A.), *Le Monde des Plantes*, 1924, n^o 31/146, p. 1.
3. CALLAY (A.), *Catalogue des Plantes vasculaires du Département des Ardennes*, 1900, p. 434.
4. COURTOIS (B.), *Mess. Sc. et Arts Gand*, 1827-1828, p. 467.
5. ORÉPIN (Fr.) Un coup d'œil sur la florule des environs de Han-sur-Lesse, *Bull. Soc. Bot. Belg.*, 1862, 1, p. 56, 63.
6. — Révision de l'Herbier des Graminées . . . publ. par P. Michel, *Bull. Soc. Bot. Belg.*, 1867, 6, p. 398.
7. — *Manuel Fl. Belg.*, éd. 3, 1874, p. 522.
8. CUGNAC (A. de) et CAMUS (A.), Sur quelques Bromes et leurs hybrides. IV. Deux espèces messicoles menacées de disparition: *Bromus grossus* et *B. ardennensis*, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1936, 83, p. 47.
9. CUGNAC (A. de), Les Jardins botaniques et la conservation des espèces rares, *Bull. du Muséum Paris*, 1936, (2^e s.), 7, p. 286.
10. — Un appel en faveur des plantes rares et des endémiques. Nouvelles précisions sur *B. ardennensis*, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1936, 83, p. 505.
11. — Bromes et hybrides. V. Notes de Biologie florale sur diverses espèces, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1936, 83, p. 658.
12. — Deux rares Graminées messicoles à rechercher en Lorraine et dans l'Est de la France, *Bull. mens. Soc. Sc. Nancy*, 1938, n^o 9 bis, p. 121.
13. — *B. ardennensis* Dmrt.. Graminée endémique du pays liégeois: son intérêt historique et biogéographique; reconstitution expérimentale de sa variété éteinte, *Congrès de l'A. F. A. S., 63^e Session*, Liège, 1939, p. 921.
14. — Recherches phylétiques sur le genre *Bromus*. VIII. Une double reconstitution expérimentale, faisant revivre une variété éteinte, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1939, 86, p. 409.
15. — et SIMONET (M.), Rech. phylét. *Bromus*. X. Quelques nombres de chromosomes et leur signification phylétique et phylogénétique, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1941, 88, p. 513.
- 15 a. — Sur la transformation expérimentale d'une espèce monotype en espèce polymorphe, *C. R. Soc. Biol.*, 1944, **138**, p. 845.
16. — Rech. phylét. *Bromus*. XIII. Sur l'appendice de l'ovaire et du grain chez les Bromes et quelques genres

- voisins. A propos d'un dessin de l'Histoire des Plantes de Baillon, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1945, 92, p. 216.
17. — Hybridations et Systématique. Quelques problèmes de nomenclature posés par les résultats des expériences génétiques, *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 1949, 96, p. 60.
 18. — Les hybrides et la Nomenclature, *Congrès de l'A. F. A. S.*, 72^e Session, Luxembourg, 1953.
 19. DAVREUX, *Nécrologe liégeois*, 1854, p. 35.
 20. DUMORTIER (B.), *Agrostographie ou Observations sur les Graminées de la Flore Belgique*, 1823, p. 71.
 21. — Etude agrostographique sur le genre *Michelaria* et la classification des Graminées, *Bull. Soc. Bot. Belg.*, 1868, 7, p. 42.
 - 21a FISCHER (B.). - Cité d'après LEFORT (Fr.- L.), Contribution à l'histoire botanique du Luxembourg, *Bull. Soc. Natur. Luxbg.*, 1949, p. 144.
 22. GOFFART (J.), *Flore du Nord de la France, de la Belgique et du Luxembourg*, 1934, p. 92.
 23. HUSNOT (T.), *Graminées*, 1896-1899, p. 73.
 24. KOCH (W.), *Synopsis Fl. germ. et belv.*, 1843, p. 945.
 25. LEJDUNE (A.) *Flore des environs de Spa*, 1811-1813.
 26. — *Calotheca* (Desvaux) *Nova species*, *Mém. Sc. et Arts Gand*, 1823.
 27. — *Revue de la Flore des environs de Spa*, 1824.
 28. — *De Libertia*, novo Graminum genere, commentatio, *Nova Acta phys. - med. Acad. natur. curios.*, 1825, 12, p. 751.
 29. — et COURTOIS (B.), *Compendium Floræ Belgicæ*, 1828, p. 99.
 30. — — *Comp. Fl. Belg. Addenda*, 1836, p. 345.
 31. LOCHENIES (G.), *Compte-rendu de la 26^e herbor. S. Bot. Belg.* av. S. Natur. Luxemb., à Rochefort et Han-sur-Lesse, *Bull. Soc. Bot. Belg.*, 1888, 27, p. 195.
 32. MARÉCHAL (A.), Note sur *Bromus arduennensis* Dmrt. et sur le rôle des Jardins botaniques dans la conservation des espèces rares, *Bull. Soc. Bot. Belg.*, 1937, 70, p. 51.
 33. MICHEL (P.), *Herbier des Graminées, Cypéracées et Joncées de la Belgique, ou Agrostologie Belgique*, 1^{re} Centurie, 1823.
 34. RASPAIL, *Bull. des Sc. Natur.*, 1826, 8, p. 234.
 35. REICHENBACH (H.), *Agrostographia germanica*, éd. 1, 1834.
 36. RÉMY (J.) Excursion botanique à travers les Ardennes Françaises, *Annales Sc. nat.*, 3^e s. Bot. 1849, 12, p. 326.
 37. SPRING, Sur une nouvelle espèce de *Michelaria*, *Bull. Acad. Sc. Belg.*, 1855, 22, 2, p. 508.
 38. STRAIL (CH.), Florule de Chaudfontaine et de Magnée, *Bull. Soc. Bot. Belg.*, 1863, 2, p. 319.
 39. THIÉLÉNS et DEBOS, *Kickxia Belgica*. *Cent. IV.*, 1869, N^o 398.