

ORIGINE, CROISSANCE, ET MULTIPLICATION DES CHIMERES

R. Daniel Lineberger
Professeur d'horticulture
Département des Sciences Horticoles
Université A&M du Texas

INTRODUCTION

Une plante est appelée chimère lorsque des cellules de plus d'un génotype (code génétique) sont trouvées croissant de façon juxtaposée dans les tissus de cette plante. Les végétaux au feuillage panaché sont peut-être les types de chimères les plus courantes, et certainement l'exemple le plus pratique à utiliser pour la présentation du concept de base. Les cellules d'une feuille panachée proviennent toutes du méristème apical de la pousse, mais certaines sont caractérisées par l'incapacité de synthétiser la chlorophylle. Celles-ci apparaissent blanches plutôt que vertes, même si elles sont des composants du même système cellulaire. De nombreuses sélections importantes de plantes décoratives, horticoles ou paysagères sont des chimères. Cornouiller cornus alba 'Argenteo Marginata', Pervenche vinca minor 'Variegata', Bugle Rampante ajuga reptans 'Burgundy Glow', et de nombreuses sélections de Hosta, Diffenbachia, Peperomia, Chlorophytum, et de Saintpaulia sont presque toutes des chimères qui ont un feuillage panaché.

Le but de cet article est d'explorer les origines et le développement des plantes chimériques, de formuler des précautions à suivre pour la multiplication des chimères, et d'aborder sur le plant horticole les chimères significatives autres que les types au feuillage panaché.

CONCEPT DE L'ORGANISATION APICALE

Aucun débat sur l'origine des chimères ne serait complet sans un compte-rendu sur l'organisation des bourgeons terminaux. Le schéma de la division cellulaire, la fréquence de la division cellulaire, et la disposition en couches des cellules du sommet agissent simultanément sur le type de chimère qui est produit et la stabilité de l'assemblage qui en résulte.

Le méristème apical de la pousse est le lieu où sont formées la plupart des cellules qui produisent le corps de la plante. La division cellulaire se produit à une cadence très rapide dans une pousse qui croît activement et ces cellules en retour s'allongent et se dilatent avec pour résultat la croissance en longueur de la pousse. Les plantes ligneuses et certaines plantes herbacées contiennent des méristèmes secondaires qui donnent une croissance en grosseur ou en diamètre, mais cette deuxième croissance ne sera pas examinée ici. La figure 1 est un dessin d'une coupe longitudinale du méristème apical d'une pousse typique de dicotylédones ligneuses ou herbacées. Le départ de feuille s'élève de chaque côté du dôme apical, et les bourgeons latéraux se développent à l'aisselle de ces jeunes feuilles.

Le sommet est organisé avec une zone en couches (tunica) et une zone où la disposition en couches n'est pas évidente (corpus). L'assemblage ordonné de la division cellulaire dans la tunica résulte dans la persistance de couches discrètes, avec un nombre de couches variant quelque peu entre les différentes espèces. Il est important de noter que les couches conservent leur organisation dans des régions où les feuilles et les bourgeons latéraux se développent.

Les dérivés (ou la descendance, si vous voulez) de la couche extérieure (L.I) produisent l'épiderme (Figure 1). La couche épidermique est continue comme une couverture extérieure sur tous les tissus de la feuille, tige, fleur, pétales, etc... Les dérivés de la couche II (L.II) donnent naissance à plusieurs couches à l'intérieur de la tige et une grande partie des cellules du limbe de la feuille. Les dérivés de la couche III (L. III) produisent le tissu interne de la tige et nombre des cellules autour des vaisseaux à l'intérieur de la feuille. La signification des couches de cellules et de la descendance qui en résulte sera exposée plus en détail ci-après.

L'ORIGINE DES CHIMERES

Les chimères se produisent quand une cellule subit une mutation. Cette mutation peut être spontanée ou elle peut être induite par irradiation ou traitement avec des produits chimiques mutagènes. Si la cellule qui mute se trouve près du sommet du dôme apical, alors toutes les autres cellules qui sont produites par sa division seront aussi de type muté. Le résultat sera la croissance jointe de cellules de différents génotypes dans le tissu d'une plante, la définition d'une chimère.

Si la cellule au moment de la mutation est localisée dans une région où se produiront peu de divisions cellulaires, alors la probabilité de détecter cette mutation par inspection visuelle de la plante complète sera faible. De plus, si la mutation a pour résultat un génotype qui n'est pas très différent morphologiquement du reste de la plante, alors la probabilité d'identifier la plante comme une chimère est aussi faible. Une mutation qui donne des cellules sans couleur plutôt que vertes (*variegata*) est facilement détectable, tandis qu'une mutation qui résulte en une plus grande accumulation de sucre dans les cellules ne sera pas observée.

Chimères Périclinales, Mériclinales et Sectoriales

Les plantes chimériques peuvent être classées sur la base de la position et de la proportion relative de cellules mutées par rapport aux non-mutées du méristème apical. Les chimères périclinales constituent la catégorie la plus importante puisqu'elles sont relativement stables et peuvent être propagées par voie végétative. Une mutation produit une chimère péricinale si la cellule affectée est située près du dôme apical de façon que les cellules produites par les divisions consécutives forment une couche entière du type muté. Le méristème résultant contient une couche qui est génétiquement différente du reste du méristème. Si, par exemple, la mutation se produit en L.I, alors la couche épidermique de la pousse qui est produite après la mutation est du nouveau type génétique.

Un exemple classique de chimère péricinale L.I. est la mûre sans épines. La couche épidermique de cette variété ne produit pas d'épines (les cellules épidermiques modifiées sont justement appelées "non piquantes"). L'épiderme sans épines recouvre une tige dont les cellules contiennent l'information du génotype avec épines. Ceci peut être prouvé en prélevant des boutures de racines. Les pousses adventives issues des boutures de racines ne sont pas chimériques et par conséquent reviennent au génotype avec épines.

Les chimères mériclinales sont produites quand les dérivés de la cellule mutée ne couvrent pas entièrement le dôme apical. Une couche de cellules mutées peut se maintenir sur une seule partie du méristème donnant naissance à des pousses ou des feuilles chimériques qui se développent dans cette partie pendant que celles qui se développent sur toutes les autres parties du méristème sont des pousses normales, non chimériques. De nombreuses chimères mériclinales englobent un nombre si limité de cellules que seule une petite partie d'une feuille peut être affectée. Comme c'était le cas pour les chimères périclinales, les chimères mériclinales sont généralement limitées à une seule couche de cellules. Les chimères sectoriales résultent de mutations qui affectent des sections du méristème apical, le génotype altéré se propageant dans toutes les couches de cellules. Ce type chimérique est instable et peut produire des pousses et des feuilles qui ne sont pas des chimères. A la fois le type normal et le type muté peut être produit, selon le point du sommet où les pousses se différencient.

RECONNAISSANCE DES ASSEMBLAGES CHIMERIQUES

L'observation attentive du dessin de la coloration des feuilles panachées de dicotylédones permet de déduire en partie la nature des couches chimériques dans le sommet de la pousse. Une détermination complète des trois types de couches ne peut être faite de façon macroscopique étant donné que la plupart des cellules de l'épiderme des dicotylédones ne produisent pas de chloroplastes même si l'information génétique pour le développement des chloroplastes est présente. Cependant, les cellules de protection de l'appareil stomatal contiennent des chloroplastes génétiquement "vert" L.I, mais celles-ci doivent être observées au microscope.

La terminologie utilisée pour décrire la nature des couches de cellules apicales consiste en une

séquence de lettres majuscules pour signifier la composition génétique des cellules contenues à l'intérieur. Par exemple, la désignation correcte pour une chimère périnclinale avec une couche L.I génétiquement vert, blanche en L.II, et verte en L.III est G-W-G.

Dans une feuille de dicotylédones, les bords de la feuille dérivent de L.II. L'extension du bord de la feuille issue de L.II est variable d'une espèce à l'autre, et pour certaines extensions variable parmi les feuilles d'une même tige. La feuille représentée par la figure 2A a été produite par un méristème qui était G-G-G (non chimérique, non panaché), alors que la feuille de la figure 2B était produite par un sport panaché.

Dans les monocotylédones, L.I contribue au développement du bord de la feuille et la majeure partie centrale de la feuille qui se développe à partir de L.II. A la différence des feuilles de dicotylédones, L.III ne représente qu'une faible proportion des cellules du bord de la feuille. Les figures 3A à 3E représentent des motifs de zébrures de feuilles de *Chlorophytum comosum*. La figure 3A (haut) est celle d'une plante G-G-G (non chimérique, non panachée), la figure 3B (deuxième en partant du haut) est celle d'une plante W-G-G, et la figure 3C (milieu) est celle d'une plante G-W-W. La différence, d'une feuille à l'autre, dans la contribution de L.I et L.II à la proportion de cellules des feuilles d'une plante est montrée par les figures 3D et 3E (deux dernières feuilles). Ces deux feuilles ont été prises sur la même plante, mais la bande verte marginale due à L.I pour la feuille de la figure 3D était plus importante. De telles observations indiquent que le développement du dessin de la feuille, et donc par conséquent les participations des différentes couches de cellules apicales au développement de la feuille, ne sont pas programmées de façon rigide.

LES FORMES DE CHIMERES AUTRES QUE LE FEUILLAGE PANACHE

Alors que le feuillage panaché représente une manifestation bien visible des chimères, on doit conclure de la discussion précédente qu'en théorie, une plante peut être une chimère par n'importe quel caractère. D'autres chimères fréquentes impliquent la perte d'appendices épidermiques (absence d'épines chez la mûre, pêches sans duvet), altération de la couleur chez le Poinsettia, et différentes formes de pétales ou de couleurs de fleurs chez l'Incarnat et le Chrysanthème.

Les chimères polyploïdes ont été largement étudiées pour les fruits cultivés. La tétraploïdie (doublement du nombre normal de chromosomes) donne des fruits plus volumineux que la normale quand le caractère est localisé dans L.II et L.III. Ce phénomène a été étudié pour les pommes et la vigne.

LA MULTIPLICATION DES CHIMERES

Les chimères mériclinales et sectoriales sont par nature très instables et la probabilité de propager des plantes avec le même schéma morphologique est faible. Les chimères périnclinales sont très stables et dans quelques cas (comme le *Chlorophytum variegata*) la chimère est la forme disponible dans le commerce la plus courante.

Les techniques de multiplication les plus utilisées donnent des copies conformes des chimères périnclinales. Cette fidélité de reproduction est accrue du fait que l'arrangement des couches de cellules du méristème apical des bourgeons latéraux est identique à l'arrangement du méristème dont ils sont issus. De cette façon, les couches L.I, L.II et L.III contribuent aux divers méristèmes latéraux. Les boutures de racines, l'écussonnage, les greffes, les boutures, la culture in-vitro sont toutes des techniques très fidèles de multiplication. Des dérogations importantes à la règle se retrouvent dans les cas où les plantules partent de pousses adventices. Un cas cité précédemment qui illustre ce point est la mûre sans épines. Les racines adventices qui se forment sur une bouture de tige ou culture de tissus, partent des tissus sous-épidermiques de la tige (L.II et L.III). Si des boutures de racines sont prélevées sur ces plantes, les pousses adventices ne possèdent pas la couche avec le génotype sans épines (L.I) et les plantules sont épineuses.

De façon similaire, les violettes africaines à floraison "en soleil" ne peuvent pas être reproduites à

l'identique à partir de boutures de feuilles. La reproduction très fidèle des violettes africaines à floraison "en soleil" est actuellement réussie par la séparation des "suçoirs" qui partent des bourgeons latéraux. Ceci met en lumière que la floraison particulière se dessine dans les couches de cellules du méristème apical.

ISOLATION DES CHIMERES EN CULTURE IN VITRO

La culture de tissus permet la propagation de plantes à partir d'un très petit nombre de cellules d'un système cellulaire ou dans le cas extrême, de cellules isolées (culture de protoplastes). Lorsqu'elle est appliquée aux plantes chimériques, la technique de culture de tissus est un outil sans précédents pour "disséquer" ou séparer les chimères pour une étude morphologique des différents génotypes qui les composent. De la même façon, le fait que les chimères peuvent s'isoler à cause de la formation de pousses adventices dans le désordre concomitant de l'arrangement des couches de cellules apicales, pose de sérieux problèmes dans l'utilisation de cette technique pour un clonage rapide.

L'expérience dans notre laboratoire a montré que la Bugle Rampante ajuga reptans 'Burgundy Glow' prolifère in vitro à la fois à partir des bourgeons axillaires et des pousses adventices. Ces plantules qui poussent à partir des bourgeons axillaires sont du type normal 'Burgundy Glow'. Cependant des plantules "hors-type" sont aussi produites. Elles sont de deux types. Le type le plus fréquent est le type "bronzé" ou à feuillage uniformément vert sombre. L'autre type est complètement dépourvu de chlorophylle, paraissant rose en culture, mais n'arrivant pas à prendre racine ni se développer dû à l'incapacité à utiliser la photosynthèse. La plus grande partie de la prolifération est issue du développement de bourgeons axillaires avec pour conséquence 70% des plantules produites qui sont du type 'Burgundy Glow'.

RESUME

Les chimères périclinales stables ont donné des mutations avec des caractéristiques ornementales. La capacité à reproduire fidèlement ces mutations dépend de l'utilisation d'une technique qui utilise les bourgeons latéraux. L'organisation en couches du méristème apical qui est caractéristique d'une chimère péricinale, est maintenue dans les méristèmes latéraux, mais normalement perdue durant la différenciation des pousses adventices. La technique de la culture de tissus permet la séparation des génotypes chimériques de quelques espèces, facilitant l'étude des composants séparés du génotype. Cet avantage de la culture de tissus peut être un inconvénient dans les systèmes qui prolifèrent in vitro, à travers la formation de pousses adventices, puisque la propagation de plants "hors-type" peut se produire.

SUGGESTIONS DE LECTURE

Dermen, H. 1955. A 2-4-2 chimera of McIntosh apple. J. Wash. Acad. of Sci. 45:324-327.

Dermen, H. 1960. Nature of Plant Sports. The Horticultural Magazine, July 1960, pp. 123-173.

Esau, K. 1965. Plant Anatomy. Second Edition, John Wiley & Sons, Inc., New York, pp. 89-112.

Stewart, R.N. and H. Dermen. 1979. Ontogeny in monocotyledons as revealed by studies of the developmental anatomy of periclinal chloroplast chimeras. Amer. J. Bot. 66, pp. 47-58.