

**Zeitschrift:** Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany  
**Herausgeber:** Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève  
**Band:** 25 (1970)  
**Heft:** 2

**Artikel:** Quelques observations sur la répartition des zones de croissance de la feuille du Jasminum nudiflorum Lindley  
**Autor:** Thomasson, M.  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-880332>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 12.01.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## Quelques observations sur la répartition des zones de croissance de la feuille du *Jasminum nudiflorum* Lindley<sup>1</sup>

M. THOMASSON

### RÉSUMÉ

L'auteur étudie, au moyen de relevés des mitoses et de techniques histophotométriques, la répartition et le développement des zones méristématiques actives au cours de l'ontogenèse du limbe foliaire. Il examine le processus de lignification du système vasculaire ainsi que la répartition et le mode de formation des différents types de poils.

En comparant ses résultats avec les hypothèses qui ont été émises au sujet de la croissance et de la différenciation de la feuille, l'auteur rejette la notion de croissance apicale et de méristème marginal et ne peut confirmer l'existence de cellules (ou de groupes de cellules) "initiales". Il constate une activité méristématique généralisée dans la jeune ébauche, activité qui se restreint ensuite à une zone qui se déplace de façon basipète. Ces observations s'harmonisent avec la notion d'une croissance intercalaire (qui pourrait être contrôlée par le gradient de concentration d'une substance régulatrice, ou par l'activité de deux principes régulateurs antagoniques).

### SUMMARY

The author elucidates the pattern of the meristematic activity, and its evolution during the ontogenesis, of the leaf blade of *Jasminum nudiflorum* Lindley by studying the frequency of cell divisions and with the aid of histophotometric methods. He examines the lignification process of the vascular system and the distribution and development of the different types of hairs.

Comparing his results with former theories on leaf growth and differentiation, he denies the presence of a distinct apical and marginal meristem and of special initial cell or cell groups. He observes a generalized meristematic activity in young leaf primordia, restricted subsequently to a basipetally developing zone of the blade. These statements are in good agreement with the idea of an intercalary growth (which might be controlled by the gradient of one, or by the antagonistic activity of two principles).

---

<sup>1</sup> Thèse de doctorat de 3<sup>e</sup> cycle soutenue à Paris (Laboratoire de botanique tropicale) en 1969.

## ZUSAMMENFASSUNG

Der Verfasser ermittelt anhand von Mitosehäufigkeitsuntersuchungen und mit Hilfe histophotometrischer Verfahren die Lage der meristematisch aktiven Zonen in der Blattspreite von *Jasminum nudiflorum* Lindley und ihre Verschiebung im Verlauf der Ontogenese. Er untersucht den Ablauf der Gefässverholzung und die Verteilung und Bildungsart der verschiedenen Haartypen.

Seine Ergebnisse mit den bestehenden Theorien über Blattwachstum und -differenzierung vergleichend, kommt er zur Ablehnung der Idee eines eigentlich apikalen und marginalen Meristems und verneint die Anwesenheit von Initialzellen oder -zellgruppen. Er beobachtet in der jungen Blattanlage eine diffuse meristematische Aktivität, die sich später in einer mählich gegen den Blattgrund wandernden Zone konzentriert. Dieser Befund passt gut zur These des interkalaren Blattwachstums (welches durch den Wirkungsgradienten eines oder durch die antagonistische Aktivität zweier Wachstumsregulatoren gesteuert sein könnte).

Avant d'exposer les résultats de nos recherches, nous voulons exprimer notre reconnaissance à tous ceux qui ont contribué à notre formation. Nous devons beaucoup à Monsieur le professeur Schnell qui nous a accueilli dans son laboratoire, et qui, par son enseignement et ses multiples encouragements, nous a permis d'effectuer le présent travail. Monsieur le professeur Mangenot, dont nous avons suivi avec intérêt le cours de biologie végétale tropicale, a bien voulu faire partie de notre jury de thèse; nous l'en remercions vivement. Monsieur le professeur Eichhorn nous fait l'honneur de vouloir bien présider notre thèse; qu'il trouve ici l'expression de notre profonde gratitude. Nos remerciements vont également à Monsieur le professeur Duchaigne qui a si bien su nous communiquer le goût de la botanique. Monsieur Cusset nous a guidé dans nos recherches et abondamment aidé; nous l'assurons de toute notre reconnaissance. Nous tenons également à remercier ici tous ceux ou toutes celles qui nous ont aidé dans la réalisation pratique de ce mémoire.

### 1. Les idées acquises

Le problème de la croissance de la feuille a été abondamment étudié et plusieurs hypothèses ont été émises. Nous laisserons de côté les travaux concernant la croissance de la feuille des Mousses, des Fougères et des Gymnospermes, les organes désignés sous ce nom chez les représentants de ces groupes n'étant généralement pas, à notre avis, morphologiquement assimilables à la feuille angiospermienne.

En ce qui concerne la croissance de la feuille des Angiospermes, nous pouvons distinguer deux hypothèses principales: croissance apicale suivie d'une croissance marginale, ou bien, croissance généralisée. Pour la commodité de l'exposé, nous

envisagerons successivement le problème de l'élongation de la feuille, puis celui de son extension en largeur.

### *1. 1. L'élongation de la feuille*

Dès 1827, A.-P. de Candolle soupçonne que les feuilles croissent par leur base: "les feuilles des jacinthes et autres plantes bulbeuses s'allongent d'après un système qui leur est propre, savoir: que leur sommité est la première partie qui se montre, et elles s'élèvent en sortant de la bulbe, comme si elles étaient poussées par en bas... en est-il de même des pétioles ordinaires et des nervures qui ne sont que les divisions des pétioles ? C'est ce que je suis porté à croire..." Pour Steinheil (1837), "une feuille s'accroît par l'extension même de tout son tissu"; il remarque également "que l'accroissement des feuilles a lieu de haut en bas". De la même façon, Naudin (1842) écrit que "l'apparition (de la feuille) se fait du sommet vers la base où a toujours lieu le principal accroissement".

Lund (1872), dans un important mémoire, attribue à l'activité de cellules initiales la croissance en longueur de tous les organes végétaux, particulièrement de la feuille ("la feuille a réellement la croissance apicale"). Lignier (1887) écrit: "La croissance de la feuille n'est terminale qu'au début de son développement. L'allongement de cette feuille est ensuite exclusivement intercalaire et localisé dans la région inférieure du limbe". Reprenant les idées de Sachs (1874), Van Tieghem (1891) est partisan de la croissance apicale de la feuille et pense que ce mode de croissance est de courte durée chez les Phanérogames, "un puissant allongement intercalaire" achevant le développement foliaire.

En 1933, Avery publie une étude du développement de la feuille de tabac qui l'amène à rejoindre les conclusions du danois Lund: croissance apicale de l'ébauche foliaire — "the addition of cells at its apex may be traced to the activity of a single sub-epidermal cell" — remplacée par une croissance intercalaire lorsque la cellule apicale cesse de fonctionner: "when the primordium is 2-3 mm in length, apical growth ceases and elongation of the midrib continue basipetally". A la même époque, Foster conclut également à l'élongation d'abord apicale, puis intercalaire de la feuille, la croissance apicale ne durant, pour lui, que très peu de temps. Très vite, ces idées vont connaître un immense succès auprès des auteurs de langue anglaise pour lesquels elles ont force de loi encore de nos jours.

En France, utilisant la méthode des relevés de mitoses, Guern (1964) observe la croissance subbasale des frondes de Lemnacées. Pour Dulieu & Bugnon (1966), Dulieu (1967), Dulieu & al. (1967) et Bugnon & al. (1969), il n'y a pas de croissance apicale de la feuille, mais croissance intercalaire généralisée.

On voit que la seule différence existant, sur ce point, entre les idées de ce que nous pourrions appeler l'école américaine et celle de Bugnon et de ses collaborateurs est l'existence ou la non-existence d'une croissance apicale au tout début du développement, celui-ci se poursuivant par croissance intercalaire.

### *1.2. L'élargissement du limbe*

Pour A.-P. de Candolle (1827), les nervures poussent par leur base, et donc, "l'accroissement en largeur est dû essentiellement à l'allongement des fibres latérales...



et au développement du paranchyme intermédiaire". Steinheil (1837) est favorable à l'idée d'une croissance généralisée. Lund (1872), fidèle à sa théorie des initiales, attribue l'élargissement du limbe à l'activité d'une "ligne marginale" de cellules initiales et conclut ainsi: "la croissance latérale et la croissance apicale suivent... le même schéma de division cellulaire". De son côté, Lignier (1887) pense que "l'élargissement du limbe se fait d'abord par croissance marginale puis uniquement par croissance intercalaire".

Chodat (1920) parle "d'une zone d'accroissement aliforme" située de part et d'autre du "phyllode". Skutch (1930) remarque chez le *Musa sapientum* que "the differentiation of the marginal portions precedes that of the regions nearer the midrib". Tetley (1932) observe que "cell division followed by differentiation go on simultaneously throughout the whole of the mesophyll".

Les travaux effectués aux Etats-Unis par Avery (1933) et Foster (ll. cc.) aboutissent à des conclusions identiques à celles de Lund: l'extension en largeur du limbe foliaire résulterait de l'activité d'un méristème marginal qui produit les différentes couches du mésophylle ainsi que l'épiderme; cette conception est adoptée très vite par les auteurs de langue anglaise, et est appuyée par les travaux de Renner (1935a, b) concernant les chimères chlorophylliennes: en effet, l'existence d'une marge blanche dans les feuilles présentant des déficiences chlorophylliennes péricleines implique la production par l'épiderme de plusieurs couches de mésophylle dans la marge foliaire. L'idée du méristème marginal ne subit que peu de variations chez les différents auteurs anglo-saxons: celles-ci portent principalement sur la durée d'activité du "marginal meristem", initiateur de la palmure du limbe, chacun s'accordant à penser que la phase finale de l'extension en largeur provient de divisions cellulaires dispersées au sein du "ground meristem". Toutefois, Maksymowych & Erickson (1960) distinguent deux méristèmes, l'un formateur des différentes couches cellulaires, l'autre concourant à l'extension en largeur: "the essential layers are laid down by the marginal meristem, but the bulk contribution to the increase in the surface of the leaf blade is undoubtedly by the plate meristem" ces deux méristèmes se différenciant l'un de l'autre par l'orientation des divisions cellulaires par rapport au plan de la feuille.

En France, Fuchs (1966) nie l'existence du méristème marginal dans le limbe du *Lupinus albus* L.: "l'extension en largeur de la foliole du *Lupinus albus* L. n'est à aucun moment dominée par le fonctionnement d'un méristème marginal". Bugnon et ses collaborateurs arrivent à la même conclusion: "l'activité des cellules marginales sous-épidermiques n'a pas d'importance particulière dans la croissance du limbe en largeur; il n'est donc pas justifié de leur attribuer à cet égard la valeur de cellules initiales", et ils précisent que "l'élargissement du limbe procède seulement de dédoublements dispersés au sein de files cellulaires longitudinales".

### 1.3. Conclusions du chapitre 1

Il est curieux de constater que la vieille théorie des initiales apicales des points végétatifs de tige ou de racine, qui connut longtemps les faveurs des auteurs de langue anglaise, est reprise par ceux-ci au sujet de la feuille, fait peut-être à rapprocher de ce passage de Lund (1872): "si dans la tige et la racine des Phanérogames chaque tissu intérieur solide se développe réellement par une cellule apicale... et chaque manteau embrassant par une cellule apicale..., il y aura une pleine unité

de développement entre la tige et la racine des Phanérogames d'un côté, et la feuille et le trichome des Phanérogames, la tige, la racine, la feuille, etc. des Cryptogames de l'autre côté".

Cette homologation entre initiales apicales de tige et initiales apicales de feuille est peut-être due au mode de pensée anglo-saxon (cf. Arber 1950, qui interprète la feuille comme "a partial shoot, arising laterally from a parent whole shoot". comme "a shoot in little", et conclut "the leaf being regarded as a reduced offspring, which partially repeats the characters of the shoot").

Malgré l'abondance des travaux jusque là effectués, il est évident que le problème du mode de croissance de la feuille est encore loin d'être élucidé.

Notre étude porte sur le développement de la feuille trifoliolée du *Jasminum nudiflorum* Lindley. La préfoliation en est plane, ce qui a facilité les manipulations. Délaissant la méthode des coupes transversales, chère à l'école américaine, nous avons préféré faire des relevés de mitoses (méthode déjà utilisée par Guern 1964, Belostokov 1965 et Fuchs 1966). Nous avons d'autre part fait des études histophotométriques sur des feuilles in toto. Nous avons été également amené à étudier sommairement le développement de la nervation. Enfin, nous nous sommes attaché à la séquence de formation des différents types de poils portés par la feuille de l'espèce étudiée, ainsi qu'à leur répartition.

Nous précisons que nous ne nous intéressons, dans ce travail, qu'à la croissance résultant d'une multiplication cellulaire et non pas à la croissance résultant d'une elongation cellulaire.

## 2. De la répartition des mitoses dans la feuille

### 2.1. Méthode

Les jeunes feuilles sont préalablement fixées dans un mélange éclaircissant (mélange de Carnoy) qui dissout la chlorophylle et rend les membranes transparentes; la décoloration des tissus est d'autant plus rapide et plus complète que leur croissance est plus active: cela permet de ne conserver, dès l'instant de la fixation, que les feuilles en pleine croissance, donc celles dont les cellules sont en division.

Après fixation, les noyaux cellulaires sont colorés in situ par la méthode de Feulgen; les échantillons sont alors déshydratés par l'alcool éthylique, puis plongés dans un bain de toluène qui parfait l'éclaircissement des tissus; enfin, ils sont montés, dans du baume du Canada, entre lame et lamelle.

La coloration étant spécifique des ADN, seuls les noyaux cellulaires sont nettement visibles et les figures mitotiques sont plus densément colorées que les noyaux quiescents.

## 2.2. Les cartes mitotiques

Les relevés mitotiques sont effectués en notant, à la chambre claire, l'emplacement et l'orientation des divisions cellulaires au sein de la feuille. Seules sont prises en considération les métaphases, anaphases et jeunes télophases, car ce sont là les seules figures caryocinétiques aisément reconnaissable dans les tissus.

L'examen des cartes obtenues (Planche I et II) laisse apparaître deux faits importants: la croissance des ébauches des folioles latérales (fig. 1D, D':  $l_2$ ,  $l_3$ ) ne semble pas due à l'activité d'une cellule initiale apicale — ou d'un groupe d'initiales apicales — mais à l'activité méristématique de toutes les cellules de l'ébauche, les mitoses observables se répartissant dans tout son volume. La direction du plan équatorial de ces mitoses indique en outre que l'élongation de l'ébauche se fait par croissance généralisée de manchons cellulaires (aisément observables au microscope) emboîtés les uns dans les autres.

Des faits analogues ont été observés sur le primordium foliaire. Une étude détaillée des directions mitotiques édifiant les primordium et ébauche foliaires de plusieurs Dicotylédones sera bientôt présentée par B. Jeune.

Le deuxième fait remarquable est l'absence de méristème marginal nettement individualisé; la densité des mitoses, à tous les stades étudiés, n'est pas plus forte sur les marges qu'au centre de la feuille. De plus, les mitoses observables le long de la marge ont, à de très rares exceptions près, leur plan équatorial orienté perpendiculairement au bord de la feuille, et ne peuvent donc, en aucun cas, concourir à l'élargissement du limbe. Cette absence de méristème marginal net est en concordance parfaite avec les observations de Fuchs (1966).

Notons, pour terminer, la disparition précoce des mitoses à l'apex foliaire, le front inférieur de la zone dépourvue de mitoses se déplaçant de manière basipète le long de la feuille.

## 2.3. Etude des densités mitotiques

Il convenait de préciser ce que nous ont appris les cartes de répartition des divisions cellulaires. En cela, l'étude des densités mitotiques et de leurs variations d'un point à un autre de la feuille a été précieuse.

### 2.3.1. Diagrammes représentatifs des variations des densités mitotiques de la base au sommet des folioles.

La carte de répartition des mitoses de chaque foliole est divisée en bandes parallèles, perpendiculaires à la nervure médiane, de 0.1 mm de largeur. Les mitoses observables à l'intérieur de chaque bande sont comptées, la densité mitotique relative à chaque bande étant le rapport entre le nombre de divisions cellulaires et la surface de la bande considérée. Dans la figure 2 ont été représentés les diagrammes obtenus, et nous avons figuré, en parallèle aux variations des densités mitotiques, les variations de la largeur de la foliole. La base des folioles est toujours située à l'origine de l'axe des coordonnées.

A l'examen de ces diagrammes, nous retrouvons les conclusions faites d'après les cartes de répartition des mitoses: il existe, jusqu'à l'apex foliaire, des divisions

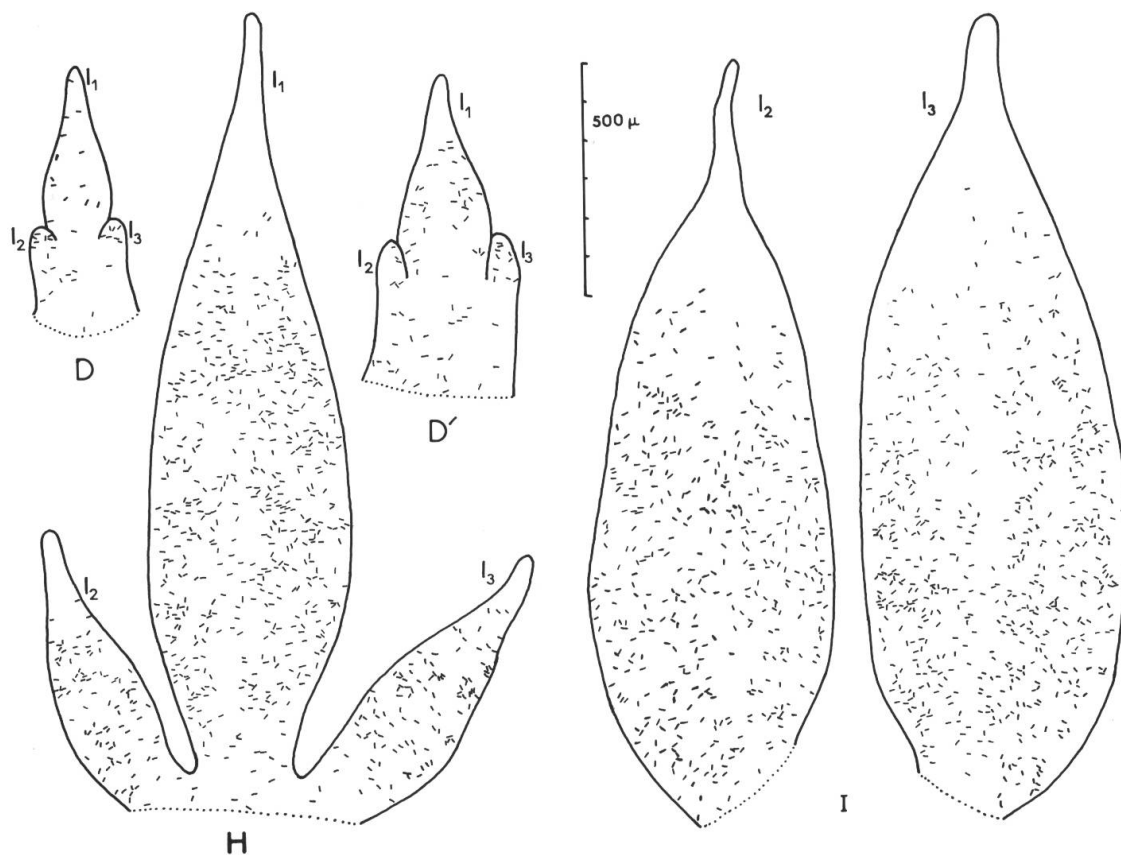


Fig. 1. — Cartes des relevés mitotiques effectués sur quatre feuilles. Chaque mitose est représentée par un trait orienté selon le plan équatorial de la division.  $l_1$ , foliole médiane;  $l_2$ , foliole latérale gauche;  $l_3$ , foliole latérale droite. Les lettres majuscules désignent de jeunes feuilles de longueur et d'âge croissants (D: 0.5 mm; D': 0.7 mm; H: 2 mm; I: 3.5 mm).

cellulaires aux stades jeunes (D, pour la foliole médiane), mais très vite (dès le stade D' à 0.5 mm de longueur<sup>1</sup>) le sommet est dépourvu de mitose, et on assiste à un déplacement basipète du front supérieur de la zone méristématique, celle-ci se localisant vers la base des folioles dans les stades âgés.

Si on considère le point de densité maximale des mitoses, ou "pic de densité", on constate que ce pic, sub-apical, dans la foliole médiane, au stade D, est devenu subbasal au stade I; en D il est en avant de la plus grande largeur de la foliole, et en I, en arrière. En d'autres termes, le pic de densité se déplace le long de la foliole, au cours de la croissance, de manière basipète, tout comme le front distal de la zone méristématique, mais plus rapidement.

<sup>1</sup> La longueur est mesurée, pour chaque foliole, du sommet au point de jonction avec les autres folioles. La longueur de la feuille entière est mesurée du sommet de la foliole terminale au point de jonction des 3 nervures médianes des folioles.

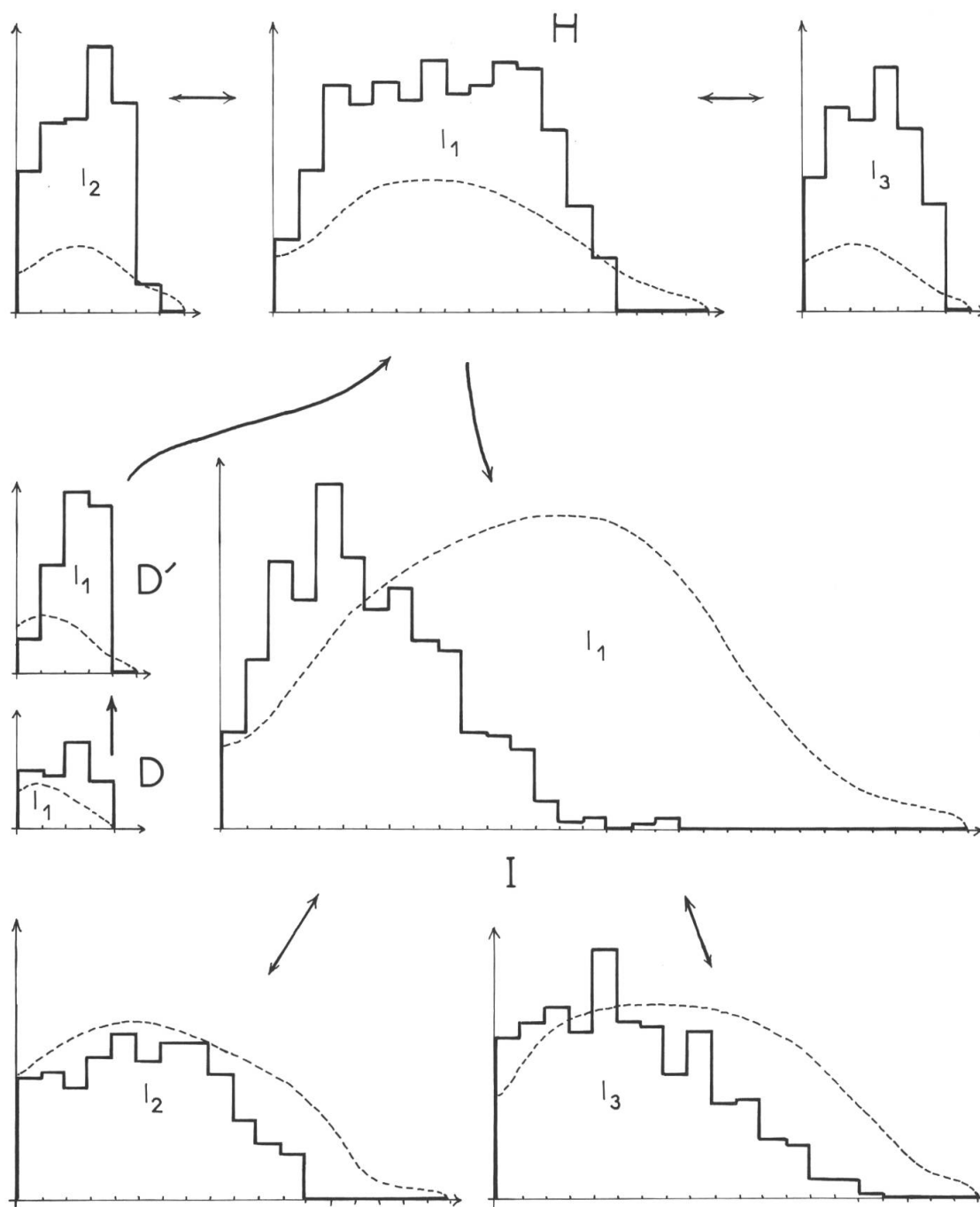


Fig. 2. — Diagrammes représentatifs des variations de la densité mitotique de la base au sommet des folioles.

La densité mitotique (unités arbitraires) est reportée en ordonnées, la longueur des folioles de leur base à leur sommet en abscisses où chaque unité représente 0,1 mm. En tiretés a été représenté le profil de la foliole. Des flèches à double sens relient les diagrammes relatifs aux folioles latérales et celui relatif à la foliole médiane d'une même feuille. (Mêmes abréviations qu'en fig. 1).

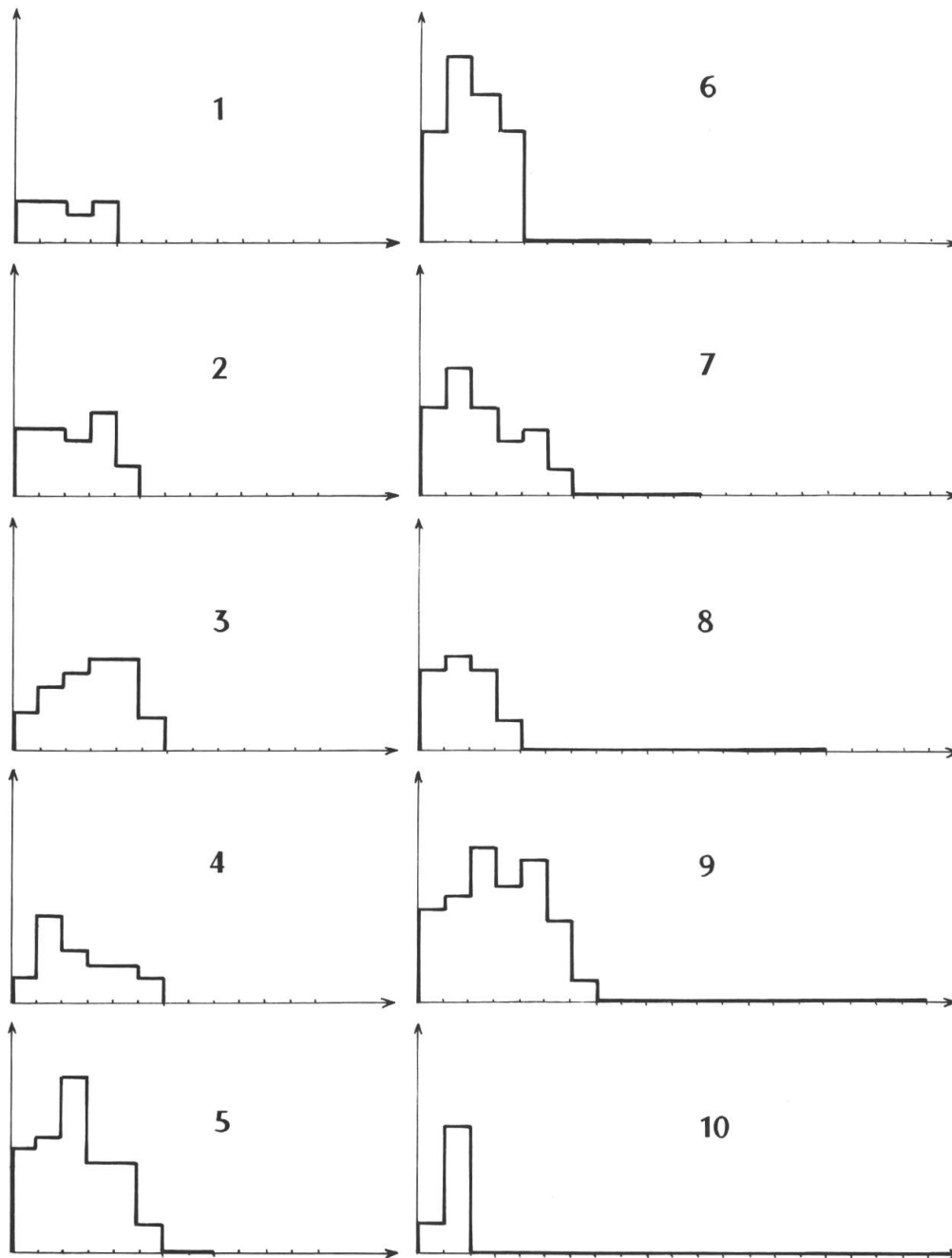


Fig. 3. — Diagrammes représentatifs des variations de la densité mitotique de la base au sommet de lobes terminaux de la feuille de *Ranunculus aquatilis* L. Ces diagrammes sont construits de la même façon que ceux de la figure 2. Les chiffres 1 à 10 désignent des échantillons d'âge croissant.

Des résultats équivalents ont été obtenus sur la feuille immergée du *Ranunculus aquatilis*, L. Seul le lobe terminal de cette feuille défoliarisée (au sens de Cusset 1970) a été étudié. Les lobes terminaux de la feuille ont été divisés en segments de 0.1 mm de longueur et les mitoses observables dans chaque segment dénombrées. Chaque lobe étant grossièrement cylindrique, les volumes des différents segments sont sensiblement constants et il a été possible d'assimiler nombre de mitoses et densité mitotique.

Les courbes de la figure 3 représentent les variations du nombre de divisions cellulaires (équivalant à la densité mitotique) de la base au sommet des lobes. Précisons que la base d'un lobe est prise au niveau du point de jonction de sa nervure avec celle d'un lobe voisin. Ces courbes montrent très nettement le déplacement basipète du front supérieur de la zone méristématique ainsi que le déplacement, également basipète, du pic de densité à l'intérieur de cette zone. La croissance devient très rapidement subbasale (stade 4, 1.2 mm de longueur).

La perte d'une partie des corrélations physiologiques intrafoliaires, due à la défoliarisation chez la grenouillette, fait que chaque élément distal de la feuille se développe comme la foliole du jasmin: croissance généralisée, puis basale, avec descente basipète de la zone à activité méristématique maximale de la région subapicale vers la région subbasale.

### 2.3.2 Diagrammes représentatifs des variations des densités mitotiques d'un bord à l'autre des folioles.

Chaque foliole est divisée en huit fuseaux longitudinaux équivalents: les mitoses observables dans les fuseaux sont dénombrées; ainsi sont obtenues huit valeurs, pour chaque foliole, qui sont assimilables à des densités mitotiques, les huit fuseaux ayant la même surface. Les diagrammes obtenus sont représentés dans la figure 4.

Au stade D, la distribution transversale des mitoses n'offre rien de remarquable; l'activité des tissus est sensiblement la même d'un bord à l'autre. Dès le stade D', la zone de la nervure médiane se montre moins active, ce qui se traduit par une dépression du diagramme à son niveau; cette dépression ne fait que s'accroître au fur et à mesure que le limbe s'accroît. Au stade H apparaissent, de part et d'autre de cette dépression, deux pics de densité submarginiaux, ou apparemment marginaux en  $l_1$  (côté gauche) et  $l_3$  (côté droit) qui deviennent très marqués au stade I; on constate alors que ces deux pics sont sensiblement symétriques pour la foliole médiane ( $l_1$ ) et dissymétriques pour les folioles latérales, le pic externe étant plus important que le pic interne ( $l_2$  et  $l_3$ ). Notons que cette dissymétrie peut déjà s'enregistrer dès le stade H ( $l_2$  et  $l_3$ ).

### 2.3.3. Un exemple de carte des fortes densités mitotiques.

L'échantillon noté I a été retenu pour illustrer cet exemple. La feuille est divisée par un quadrillage dont chaque maille a un côté de 0.1 mm. Toute maille à l'intérieur de laquelle ont été observées cinq mitoses (ou plus) est représentée en hachures (fig. 5). La nervation foliaire (éléments lignifiés ou travées procambiales)



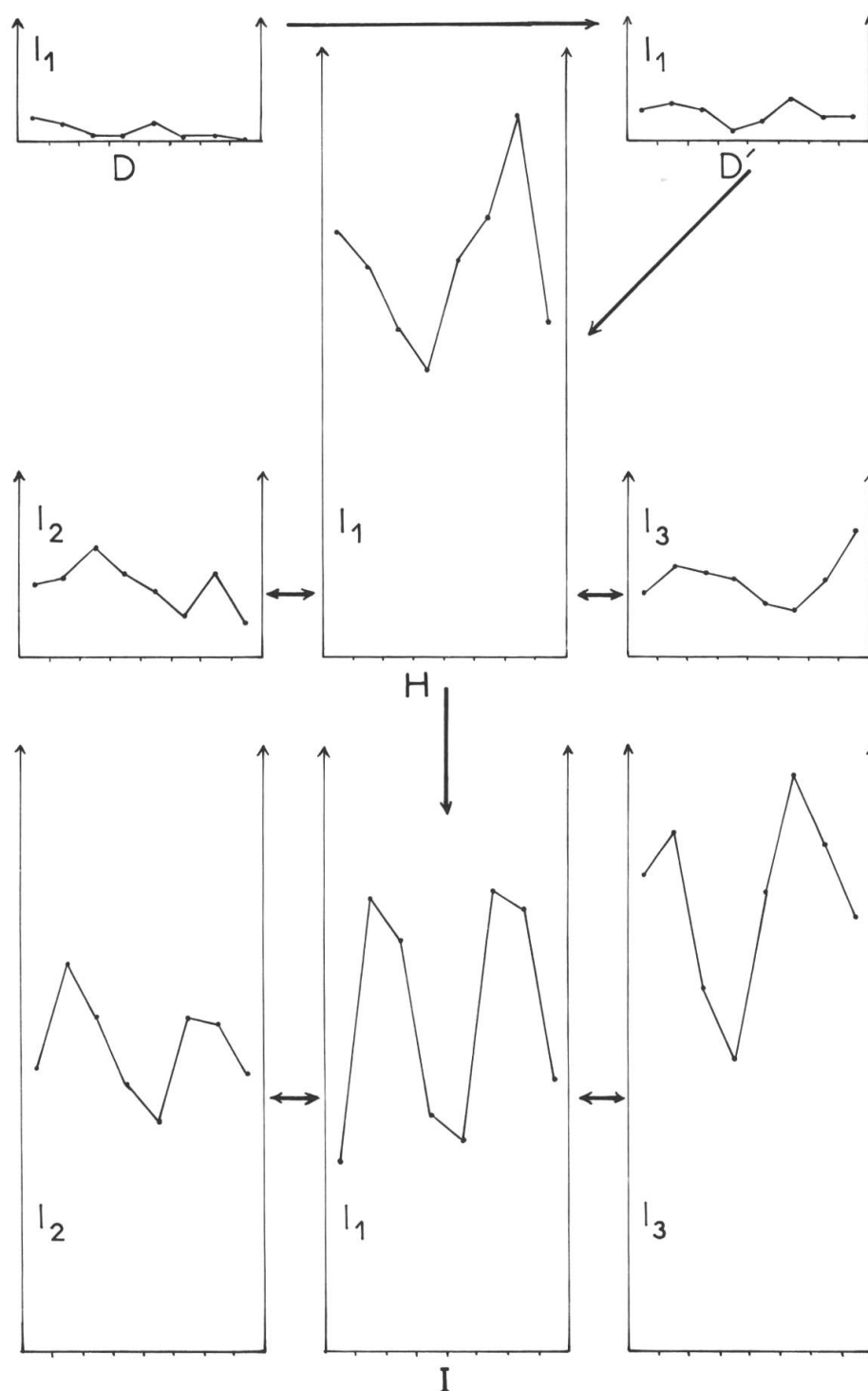


Fig. 4. — Diagrammes représentatifs des variations transversales de la densité mitotique. La densité mitotique (unités arbitraires) est portée en ordonnées. L'axe des abscisses (qui a été ramené, pour tous les échantillons, à une longueur constante) représente la largeur de la feuille. Des flèches à double sens relient les diagrammes relatifs aux folioles latérales et celui relatif à la foliole médiane d'une même feuille. (Mêmes abréviations qu'en fig. 1).



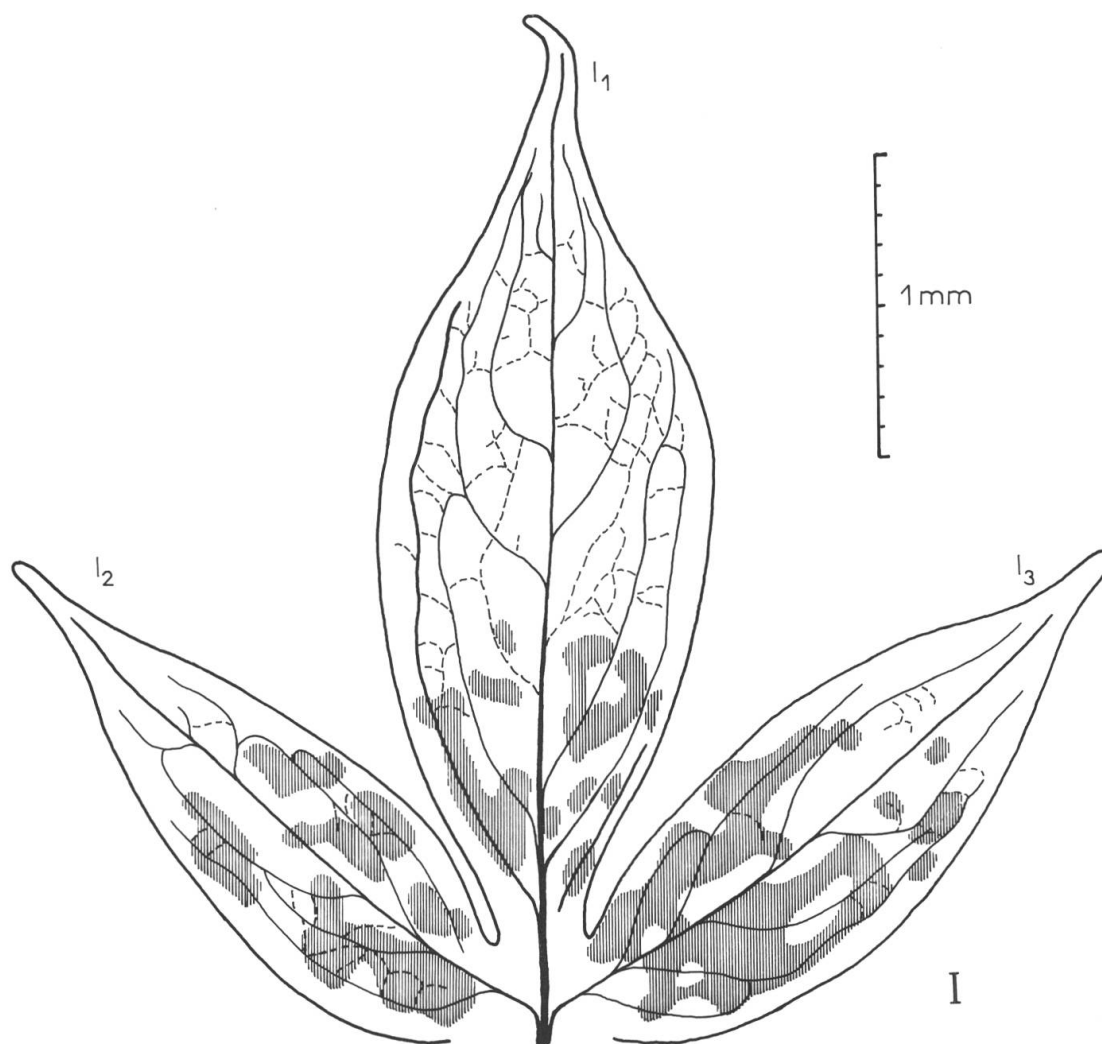


Fig. 5. — Carte des fortes densités mitotiques, construite pour une feuille entière, de 3.5 mm de longueur environ. Mêmes abréviations que précédemment. (Explications dans le texte).

a, dans la mesure du possible, été représentée; les nervures d'ordre 1 et 2 sont en trait plein, celles d'ordre supérieur en tiretés.

On constate immédiatement que les zones à fortes densités mitotiques sont situées dans la partie basale de la feuille, ce que nous avions déjà appris les diagrammes de variation longitudinale des densités mitotiques établis pour chaque foliole de cet échantillon. Un fait remarquable est que la limite distale des zones hachurées s'étend, pour chaque foliole, sur une longueur à peu près constante à partir du point de jonction des nervures médianes des trois folioles, ce qui revient à dire qu'il est possible de tracer un cercle ayant ce point comme centre et un rayon tel que la circonférence soit tangente aux limites distales des zones hachurées des trois folioles. En d'autres termes, tout se passe comme si la descente basipète de la zone méristématique s'effectuait, non pas indépendamment sur chaque foliole,

mais au contraire en corrélation étroite pour les trois folioles: on ne doit donc pas considérer chaque foliole isolément, mais comme faisant partie d'un tout, système hautement intégré, la feuille. Nous reviendrons sur ce point en étudiant l'apparition de la "minor venation" (nervation à valeur physiologique au sens de Cusset). La croissance de chaque foliole est donc en étroite interdépendance, pour une même feuille, avec celle des 2 autres folioles et la feuille composée palmée du jasmin étudié se développe comme un tout, comme s'il s'agissait d'une feuille "simple".

#### *2.4. Conclusions du chapitre 2*

L'examen des relevés de mitoses a conduit à rejeter l'hypothèse d'une croissance apicale de l'ébauche foliaire, à partir de l'activité d'une cellule (ou d'un groupe de cellules) initiale, ainsi que l'existence d'un méristème marginal engendrant et élargissant le limbe. Cette absence de méristème marginal a été confirmée par les courbes de répartition transversale des mitoses.

Il a été possible de préciser que la croissance, d'abord généralisée au début du développement, devenait basale par la suite, le pic des densités mitotiques se déplaçant de la région subapicale de la jeune foliole vers la région subbasale des folioles plus âgées.

Une dissymétrie de la répartition transversale des mitoses dans les folioles latérales a été trouvée, le pic mitotique correspondant au bord externe étant plus important que le pic correspondant au bord interne; cette dissymétrie n'existe pas au niveau de la foliole médiane.

Les folioles latérales apparaissent à la base et de part et d'autre de l'ébauche de la foliole médiane (développement basipète au sens de Trécul). Le pic des densités mitotiques se déplace de façon basipète le long de l'axe de chaque foliole; les folioles ont donc un développement basipète. Ce déplacement se fait de manière synchrone pour les 3 folioles, la feuille se comportant comme une unité; le développement de la feuille considérée dans son ensemble est donc basipète.

### **3. Les relevés histophotométriques**

#### *3.1. Méthode*

Les échantillons sont traités de la même façon que pour l'observation des mitoses et sont colorés par la méthode de Feulgen. Cette méthode est non seulement qualitative mais aussi quantitative. Nous avons donc pu faire, sur nos préparations, des études histophotométriques, l'intensité de la coloration des tissus étant directement proportionnelle à la quantité d'ADN présente au niveau considéré, donc — en première approximation — à l'activité méristématique de ces tissus. L'histophotométrie n'est pas une méthode nouvelle: elle a été introduite en biologie par Caspersson, de 1936 à 1940, mais, à notre connaissance, son utilisation a toujours

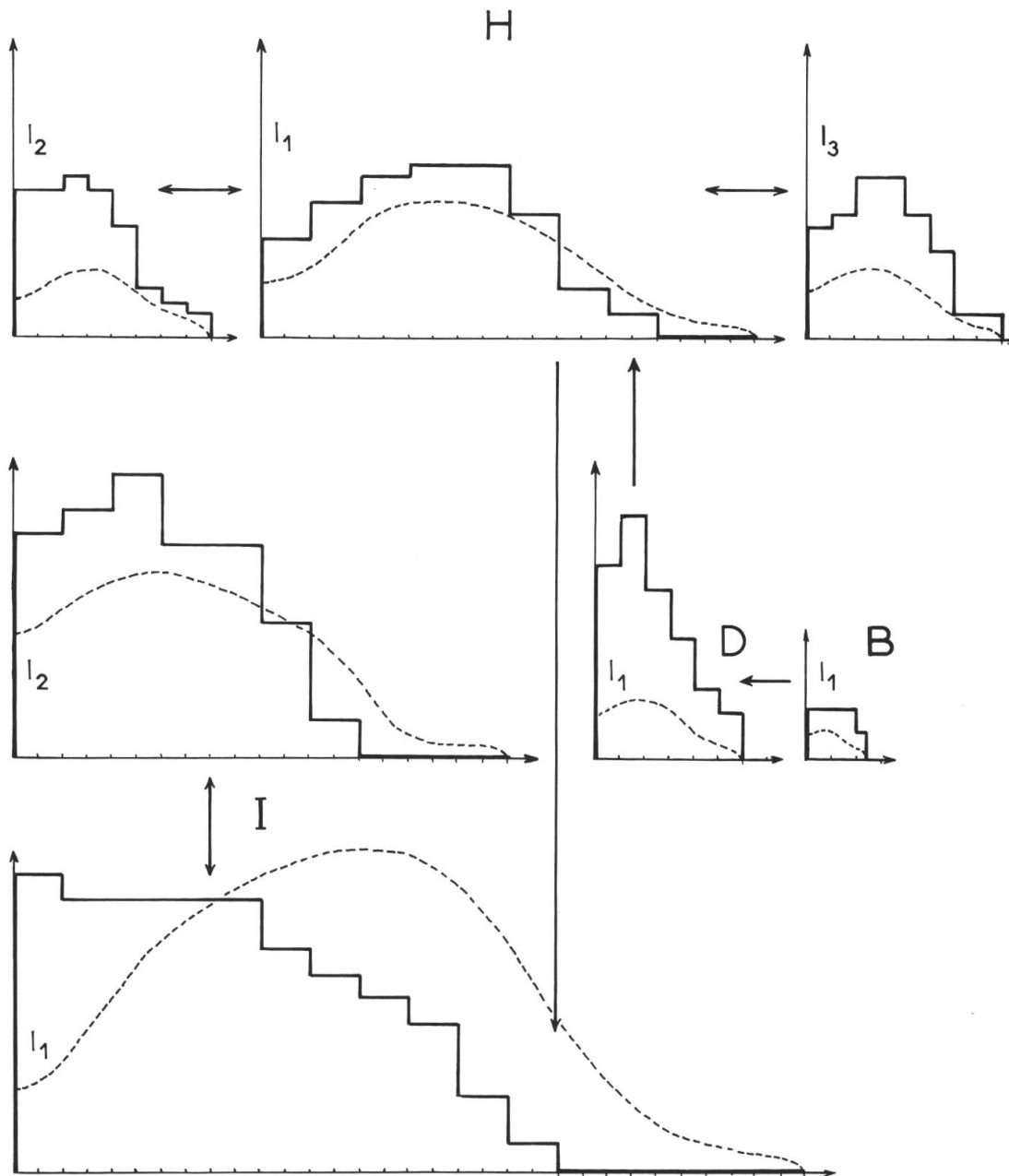


Fig. 6. — Diagrammes représentatifs des variations longitudinales de l'absorption lumineuse par les tissus foliaires, construits de la même manière que ceux des fig. 2 et 3. L'absorption lumineuse (unités arbitraires) est reportée en ordonnées, la longueur des folioles, de leur base à leur sommet, en abscisses où chaque unité représente 0.1 mm. Le profil des folioles est figuré en tiretés, la base des folioles étant située à l'origine des axes de coordonnées. Des flèches à double sens relient les diagrammes relatifs aux folioles latérales et celui relatif à la foliole médiane d'une même feuille. (Mêmes abréviations qu'en fig. 1, p. 303).

été limitée à l'étude de coupes histologiques et cette méthode n'a jamais été appliquée à l'étude d'organes in toto.

L'épaisseur du limbe étant sensiblement constante, les différences d'intensité de coloration enregistrée ne proviennent pas d'une variation de l'épaisseur des tissus. Précisons également que la décoloration préalable des tissus est homogène, et que nous avons suivi un protocole rigoureux pour toutes les opérations de coloration.

Les mesures histophotométriques nous ont permis d'effectuer un quadrillage de chaque échantillon, chaque carré étant affecté d'une certaine valeur lue sur l'appareil de mesure et traduisant la quantité relative d'ADN existant à son niveau. Précisons que ces valeurs, comparables entre elles pour un même échantillon, ne le sont pas entièrement pour deux échantillons, du fait que les conditions de coloration, malgré les précautions prises, varient légèrement d'un échantillon à l'autre, et que l'épaisseur du limbe n'est pas une constante pour deux spécimens de même longueur.

Lison (1960) écrit d'ailleurs: "Dans l'état actuel des choses, nous pensons que les tentatives de mesures histophotométriques en valeurs absolues ne peuvent pas être considérées comme satisfaisantes. En revanche, les mesures en valeurs relatives, où l'on cherche principalement à comparer des objets biologiques entre eux, sont en général valides".

### *3.2. Diagrammes représentatifs des variations de l'absorption lumineuse de la base au sommet des folioles*

Les valeurs photométriques obtenues permettent de tracer les diagrammes représentatifs des variations de l'absorption lumineuse — assimilable à l'activité méristématique — de la base au sommet des folioles (fig. 6). Les échantillons choisis sont les mêmes que ceux sur lesquels l'étude de la répartition des mitoses a été faite (l'échantillon B ayant remplacé l'échantillon D' et la foliole latérale droite de l'échantillon I n'ayant pas pu être étudiée).

Contrairement à ce que laissaient supposer les diagrammes de répartition longitudinale des mitoses, l'apex foliaire se montre très tôt moins actif (B, 0.25 mm de longueur, feuille entière). Très vite, le maximum d'activité va se situer au niveau de la plus grande largeur des folioles (D:  $l_1$ ; H:  $l_1, l_2, l_3$ ), puis, dans les stades ultérieurs, il gagne la base (I:  $l_1, l_2$ ), ce qui correspond aux conclusions tirées de l'étude de la répartition longitudinale des mitoses: descente basipète, le long du limbe, du maximum d'activité méristématique, au fur et à mesure que la foliole s'accroît.

### *3.3. Diagrammes représentatifs des variations de l'absorption lumineuse d'un bord à l'autre des folioles*

Les diagrammes de la fig. 7 ont été construits à partir de transects effectués d'un bord à l'autre des folioles, au tiers inférieur environ de leur longueur. Les échantillons notés D, H, I ont déjà été étudiés du point de vue de la répartition des mitoses.

Dans un premier temps, nous ne nous occuperons que de l'évolution des diagrammes au niveau des folioles médianes ( $l_1$ ). Chez la foliole jeune (C: 0.4 mm;

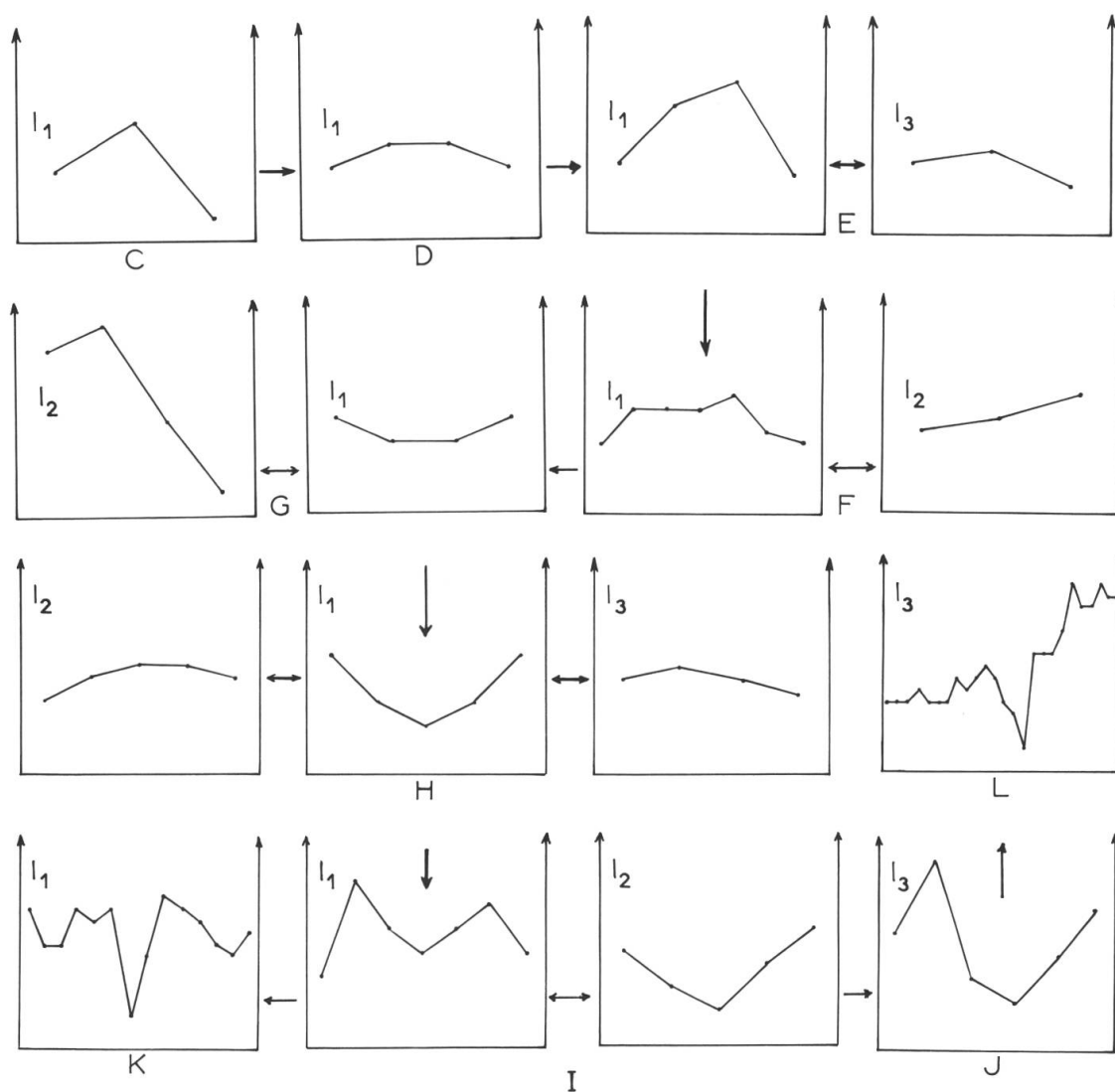


Fig. 7. — Diagrammes représentatifs des variations de l'absorption lumineuse d'un bord à l'autre des folioles, obtenus à partir de transects effectués transversalement au tiers inférieur des différentes folioles. L'absorption lumineuse (unités arbitraires) est portée en ordonnées, la largeur des folioles en abscisses. Le segment de l'axe des abscisses représentant la largeur des folioles a été ramené à une longueur constante pour tous les échantillons. Des flèches à double sens relient les diagrammes relatifs aux folioles latérales et celui relatif à la foliole médiane d'une même feuille. (Mêmes abréviations qu'en fig. 1, p. 303).

D: 0.6 mm; E: 0.9 mm), le diagramme montre un maximum médian: la zone de la nervure médiane, à ces stades, est celle qui absorbe le plus de lumière, donc celle qui est la plus intensément colorée par le réactif de Feulgen; en d'autres termes, le maximum d'activité méristématique aux stades jeunes se localise au niveau de la nervure médiane de la foliole, longtemps avant la lignification de la nervure médiane, lignification qui n'intervient donc pas dans l'existence d'une forte densité en ce point, et, s'il y a extension en largeur du limbe, celle-ci ne résulte pas de l'activité d'un méristème marginal mais de celle du phyllopodium.

Au stade F (1.2 mm), le maximum central s'étale, formant un palier. A partir du stade G (1.5 mm de longueur), la partie médiane du diagramme se déprime, indiquant une diminution de l'activité méristématique au niveau de la nervure médiane, cependant que deux maximums latéraux se dessinent; la marge est alors plus active que la partie centrale de la foliole. Précisons que la partie vraiment marginale du limbe n'est pas active: les cellules y sont déjà nettement différenciées, ce qui s'observe très bien au microscope. Mais dès le stade I (3.2 mm), les deux maximums d'activité méristématique latéraux se situent en position submarginale, fait déjà observé lors de l'étude de la répartition des mitoses d'un bord à l'autre des folioles.

Le stade K (6.5 mm) montre plusieurs maximums encadrant des dépressions: une dépression médiane correspondant à la différenciation des tissus de la nervure médiane, deux dépressions submarginales correspondant à la différenciation des tissus de nervures secondaires.

L'évolution des diagrammes relatifs aux folioles latérales (E:  $l_3$ ; F:  $l_2$ ; G:  $l_2$ ; H:  $l_2, l_3$ ; I:  $l_2$ ; J:  $l_3$ ; L:  $l_3$ ) est très comparable à celle des diagrammes relatifs aux folioles terminales: maximum d'activité centrale aux stades jeunes (E à H), puis diminution de l'activité méristématique au niveau de la zone de la nervure médiane au profit des régions marginales (I) et baisse brutale de l'activité des tissus de la marge, les maximums latéraux devenant submarginaux (J).

Un point différencie les folioles latérales de la foliole terminale: la dissymétrie existant entre l'activité méristématique du bord interne et celle du bord externe des folioles latérales; en effet, le bord interne se montre longtemps plus actif que le bord externe (E à J); cette dissymétrie s'inversant par la suite (L), le bord externe étant alors plus actif que le bord interne.

L'étude de la répartition transversale des mitoses avait montré une dissymétrie entre bord interne et bord externe, le bord externe présentant plus de mitoses que le bord interne (fig. 4 H:  $l_2, l_3$ ; I:  $l_2, l_3$ ). Il existe donc une contradiction apparente entre les résultats fournis par l'étude de la répartition des mitoses et ceux fournis par la méthode histophotométrique. Il n'est pas impossible que le bord interne de la foliole latérale, quoique présentant moins de mitoses que le bord externe, soit potentiellement plus méristématique que celui-ci, c'est-à-dire qu'il soit plus riche en ADN. Il est en effet fréquent d'observer des divisions cellulaires se produisant au sein de tissus peu méristématiques en apparence (portion abaxiale de l'ébauche foliaire par exemple: travaux inédits de B. Jeune; voir également Miller & Wetmore 1946)<sup>1</sup>. Nous reviendrons par la suite sur ce problème.

<sup>1</sup> Rappelons également que la méthode utilisée ne permet pas de déterminer l'activité réelle d'un tissu: un méristème inhibé sera très coloré par le colorant de Feulgen, de la même façon qu'un méristème en pleine activité.



### 3.4. Les "cartes photométriques"

Afin de préciser les données précédentes, nous avons, à partir des valeurs obtenues, traduit en courbes de niveau la quantité relative d'ADN présente aux différents points de la feuille, et "cartographié" les secteurs ainsi délimités, les plus foncés correspondant à une forte quantité d'ADN, donc à une forte activité méristématique, les plus clairs correspondant à une faible quantité d'ADN, donc à une activité méristématique faible ou nulle. Nous avons obtenu un ensemble de cartes de croissance (fig. 8) concernant des échantillons dont les longueurs varient de 0.2 mm (longueur totale de l'ébauche) à 7.5 mm (longueur comprise entre le point de jonction des nervures médianes des 3 folioles et l'apex de la foliole étudiée).

Les valeurs lues étant seulement des valeurs relatives, nous avons dû tenir compte de la localisation topographique des différentes zones de croissance les unes par rapport aux autres dans chaque cas, afin d'établir des comparaisons d'un échantillon à un autre et d'essayer de dégager une idée générale quant au mode de croissance de la feuille considérée.

Sur les cartes de croissance, nous avons figuré 5 zones différentes que nous avons notées respectivement 4, 3, 2, 1 et 0, 4 étant la zone la plus sombre et correspondant à une forte activité méristématique, 0 la zone la plus claire où les valeurs photométriques sont constantes et où aucune mitose ne se rencontre plus. Elle représente toujours des zones comparables entre elles: toute activité y a disparu, seules y sont observables une élongation et une différenciation cellulaires.

Jusqu'à ce qu'elle atteigne une taille d'environ 0.2 mm de long, l'ébauche foliaire est une masse de cellules méristématiques qui, vue de face, est entièrement homogène du point de vue activité méristématique (stade A). Cette ébauche s'élève donc par une croissance généralisée l'affectant en totalité; aucune zone de croissance privilégiée n'y peut être distinguée; en particulier il n'y a pas prédominance d'une croissance apicale.

Dès le stade B (0.25 mm de longueur) le sommet de la très jeune feuille se montre moins méristématique que la base, au niveau de laquelle commencent à apparaître les ébauches des deux folioles latérales.

Au cours des stades C, D et E, le sommet de la feuille se montre de moins en moins actif: il s'allonge, ce qui formera ultérieurement un acumen; la jeune feuille s'élargit, le limbe commençant à se développer de part et d'autre de l'ébauche de la nervure principale (phyllodium au sens de Bower 1889). Les zones 3, 2 et 1 apparaissent successivement de manière basifuge; chaque secteur remonte plus haut au niveau de la zone de la nervure médiane que le long de la marge; cela laisse à penser qu'à ces stades, la zone de la nervure médiane est plus active que la marge de la feuille, et on est en droit de supposer que le limbe s'étend latéralement, non pas par croissance marginale, mais bien au contraire à partir d'une zone active située près de la nervure médiane (voir diagrammes de variation des valeurs photométriques effectués transversalement). Les folioles latérales se comportent chacune de la même manière que l'ébauche foliaire au début de son développement.

Les stades F et G montrent de nouveaux phénomènes. La région 4, qui réunissait jusque là d'un seul tenant les 3 folioles, se morcelle en 3 parties distinctes, et chacune des portions qui reste dans les folioles latérales ( $4_1$ ) se situe latéralement par rapport à l'ébauche de la nervure médiane de ces folioles, du côté interne, c'est-à-dire du côté gauche pour la foliole droite et du côté droit pour la foliole gauche. Parallèlement à ce phénomène, on peut voir s'invaginer successivement,

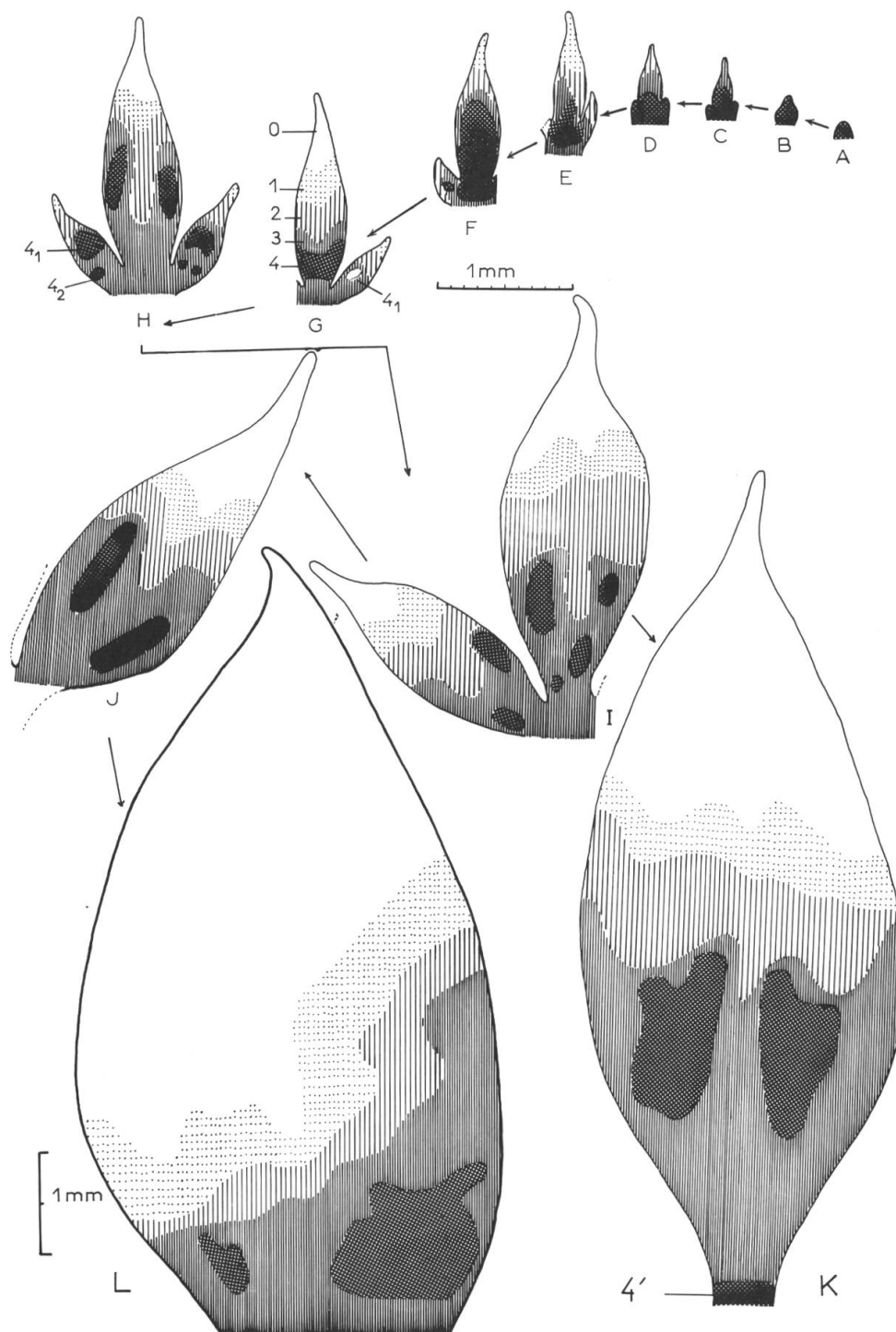


Fig. 8. — “Cartes” de croissance construites à partir de relevés photométriques. Les trames indiquent les différentes zones d’activité méristématique (nummrotées en G): 0 = zone de différenciation; 4 = zone à forte activité méristématique; 1, 2, 3 = zone intermédiaires au point de vue de l’activité méristématique. Les lettres majuscules désignent des échantillons d’âge et de taille croissants.



au niveau de la nervure médiane de la foliole terminale, les zones 1, 2, 3 puis 4.

Les zones 3, 2, 1 et 0 apparaissent successivement de manière basifuge; d'autre part, l'invagination de ces zones s'effectue de façon basipète: ces faits traduisent une différenciation basipète des tissus, plus précoce au niveau de la nervure médiane qu'au niveau du parenchyme voisin.

Au stade H, l'invagination de la zone 4 au niveau de la nervure médiane de la foliole terminale est telle que cette zone se scinde en deux portions latérales symétriques par rapport à la nervure. Pendant ce temps apparaissent à la base et du côté externe de chaque foliole latérale deux massifs à forte activité méristématique notés  $4_2$ ; la zone  $4_1$  est plus étendue que  $4_2$ , ce qui crée une dissymétrie de croissance entraînant les folioles latérales à s'écarter de la foliole terminale. L'invagination des zones 1, 2 et 3 au niveau des nervures médianes des folioles latérales commence, de la même façon que pour la foliole terminale.

Au stade I, les folioles latérales ne diffèrent plus de la foliole médiane que par une dissymétrie entre les zones  $4_1$  et  $4_2$ ,  $4_1$  restant plus étendue que  $4_2$  et  $4_2$  étant plus basale que  $4_1$ . Au niveau de la foliole terminale, la lignification des nervures secondaires vient morceler les zones 4, chacune en une partie distale et une partie proximale.

En K (6.5 mm), la partie proximale des zones 4 de la foliole terminale disparaît, cependant que la partie distale s'invagine dans sa portion supérieure, cette invagination étant à mettre en rapport avec la lignification basipète des nervures secondaires; l'invagination se répercute sur la partie supérieure des zones 3, 2 et 1. A la base de la foliole apparaît une zone méristématique notée  $4'$  qui concourt à l'édification du pétiole et des pétiolules. En ce qui concerne les folioles latérales, le stade J laisse voir que les zones  $4_1$  et  $4_2$  ont acquis la même importance; ultérieurement (stade L), la zone  $4_2$  devient plus étendue que la zone  $4_1$ , la dissymétrie primitive s'étant inversée.

Au fur et à mesure que le limbe grandit, les zones 4, 3, 2 et 1 disparaissent successivement, et bientôt, il ne s'accroît plus que par élongation cellulaire.

La figure 9 représente une interprétation schématique de ce processus.

### 3.5. Comparaison des "cartes photométriques" et des cartes de densités mitotiques

Considérons l'échantillon noté I et comparons la répartition à son niveau des zones à forte densité mitotique (fig. 5) à la répartition de la zone à forte absorption lumineuse notée 4 (fig. 8).

Pour ce qui est de la foliole terminale ( $1_1$ ), la limite distale des zones 4 et celle des zones à forte densité mitotique est située à la même distance de la base de la foliole (40% de la longueur). D'autre part, les massifs à forte activité méristématique délimités par les 2 méthodes correspondent avec une bonne approximation.

Au niveau de la foliole latérale  $1_2$ , les résultats sont quelque peu différents; en effet, le front distal des zones à forte densité méristématique remonte plus haut le long du limbe que la limite distale des zones 4. Qu'en penser ? Il existe deux régions à forte densité mitotique, situées dans la moitié inférieure de la foliole, qui correspondent respectivement aux zones  $4_1$  et  $4_2$ . Restent deux massifs à forte densité mitotique, situés dans la moitié supérieure du limbe, n'ayant pas leurs correspondants sur la "carte histophotométrique". Une observation atten-

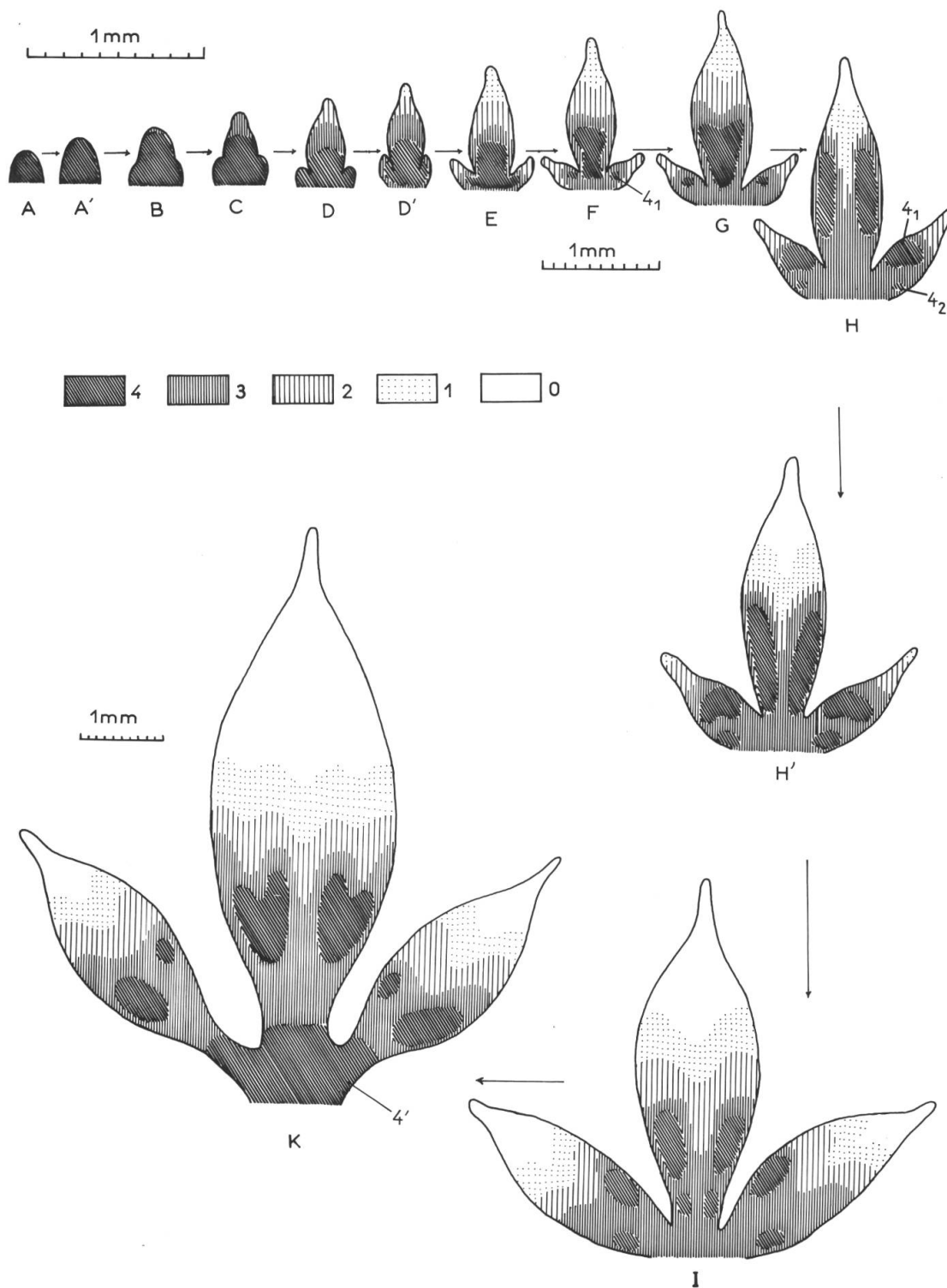


Fig. 9. — Interprétation schématique du mode de croissance de la feuille. (Mêmes abréviations qu'en fig. 8).

tive de l'emplacement des mitoses permet d'établir que ces deux massifs à forte activité méristématique sont liés à la différenciation de nervures: en effet, l'observation montre que les mitoses sont réparties au niveau de cordons procambiaux en voie de différenciation. Comme le remarquait Lund (1872), "il s'agit de préciser la valeur des diverses divisions cellulaires".

Nous sommes donc conduit à tracer une limite d'application à la méthode des relevés mitotiques: il existe des divisions cellulaires liées à la croissance en surface du limbe et des divisions cellulaires liées à la différenciation des nervures; les premières correspondent aux régions globalement actives de la feuille du point de vue méristématique, régions délimitées par la méthode histophotométrique; les secondes correspondent aux travées procambiales, à une différenciation tissulaire (tout comme les mitoses formatrices de stomates) que la méthode histophotométrique ne met pas en évidence.

### *3.6. Conclusions du chapitre 3*

Les études histophotométriques n'ont, pas plus que la répartition des mitoses, permis de déceler de croissance apicale dans l'ébauche foliaire. En effet, le sommet des folioles voit très tôt son activité méristématique décroître par rapport aux régions basales. De même, l'hypothèse du méristème marginal ne semble pas devoir être retenue. Lors de l'initiation du limbe, le maximum d'activité méristématique se localise au niveau du phyllopodium et, ultérieurement, devient submarginal (il n'est jamais strictement marginal). L'activité méristématique, homogène dans les tout premiers stades (A), devient très rapidement hétérogène, la zone de croissance à activité maximale se localisant dans la région subbasale de la feuille; puis, au niveau de la foliole terminale, cette zone se scinde en deux portions symétriques par rapport à la nervure médiane, ceci étant dû à la lignification de cette nervure; par la suite, chaque zone latérale se scinde à son tour en deux du fait de la lignification des nervures secondaires qui se comportent chacune comme la nervure principale. Au niveau des folioles latérales, le processus est très comparable, mais il existe une dissymétrie entre bord interne et bord externe. La feuille n'apparaît donc pas comme un organe simple, mais comme un ensemble d'éléments, chacun constitué d'une nervure et du parenchyme qui l'entoure.

La maturation est plus tardive au niveau des folioles latérales qu'au niveau de la foliole terminale. Chaque foliole considérée isolément connaît une différenciation basipète. La différenciation tissulaire est plus précoce au niveau des nervures qu'au niveau des tissus du mésophylle voisin. La maturation de la nervure médiane est plus précoce que celle des nervures secondaires.

Le pétiole et les pétiolules n'apparaissent que tardivement, alors que la feuille est pratiquement constituée (la nervure principale étant mise en place). On sait que le méristème intercalaire qui leur donne naissance est situé au contact entre limbe et ébauche pétiolaire (ou pétiolulaire), c'est-à-dire dans les zones les plus proximales du limbe. Cette apparition très tardive correspond bien à un phénomène basal pour le limbe, et confirme le sens basipète de différenciation que nous avons décrit.

#### 4. La nervation foliaire

##### 4.1. Méthode

Les échantillons, décolorés par la même méthode que pour l'observation des mitoses, sont montés dans du chlorallactophénol. Tous les dessins de nervation sont faits à partir de photographies.

##### 4.2. Aperçu sommaire sur l'ontogénie de la nervation principale

La lignification des nervures se fait à partir de points nodaux et se développe de manière nodifuge. Au stade 1 mm (fig. 10: 1) aucun élément lignifié n'est encore visible. La première trace de lignification apparaît vers le stade 1.5 mm, et au stade 1.7 mm (2) la nervure médiane de la foliole terminale est totalement lignifiée. Les nervures d'ordre 2 se différencient alors, cependant que la nervure médiane des folioles latérales ne commence à se lignifier qu'au stade 3.4 mm environ (3); cette lignification est complète au stade 4 mm (4, 4'), où des nervures d'ordre 3 apparaissent au niveau de la foliole terminale. Peu après, au stade 4.7 mm, les nervures d'ordre 2 se lignifient dans les folioles latérales, en même temps que commencent à apparaître les nervilles de la foliole terminale (6). Ce n'est qu'au stade 6 mm environ (7) que se forment les nervilles des folioles latérales. A ce stade apparaît, vers la base et le long du bord externe de la foliole terminale, un élément lignifié qui donnera dans les stades ultérieurs (8) deux nervures latérales submarginales remontant très haut le long de la marge et dont la trace basipète descend le long de la nervure médiane dans le pétiole. Sur le bord externe de la foliole latérale du stade 7 se différencie une nouvelle nervure submarginale, dont la trace basipète (fig. 11a) ne se raccorde pas immédiatement au faisceau pétioleaire, mais suit un trajet parallèle.

En définitive, la nervation foliaire de la feuille du *Jasminum nudiflorum* Lindl. semble pouvoir être schématisée comme dans la figure 11b. Pour l'explication de ce schéma, nous ne pouvons que nous en rapporter à Fermond (1868) qui pensait que "la feuille longicomposée du Jasmin se fait par voie de trisection". Ainsi, "on voit souvent la foliole terminale se triséquant"; toutefois il signale que "l'inégalité de l'exstosie de chaque côté de la foliole ... fait que le principe de trisection est dissimulé". Et cet auteur conclut ainsi: "bien que nous n'ayons jamais suivi la germination du Jasmin, nous pouvons prédire d'avance que la marche de la composition des feuilles se fera de la manière suivante: 1. Cotylédons et feuilles primordiales simples ou trilobées; 2. Feuilles trifoliolées; 3. Feuilles quintifoliolées, puis enfin feuilles septemfoliolées et même novemfoliolées". Des observations que nous avons faites sur du matériel d'herbier concernant plusieurs dizaines d'espèces de jasmin sont en parfait accord avec les idées de Fermond.

La feuille du jasmin étudié peut être considérée comme résultant de la soudure incomplète de plusieurs folioles élémentaires, par deux pour les folioles latérales, par 3 pour la foliole terminale, et pourrait donc représenter une feuille initialement septemfoliolée. La dissymétrie de constitution des folioles latérales permet d'expli-

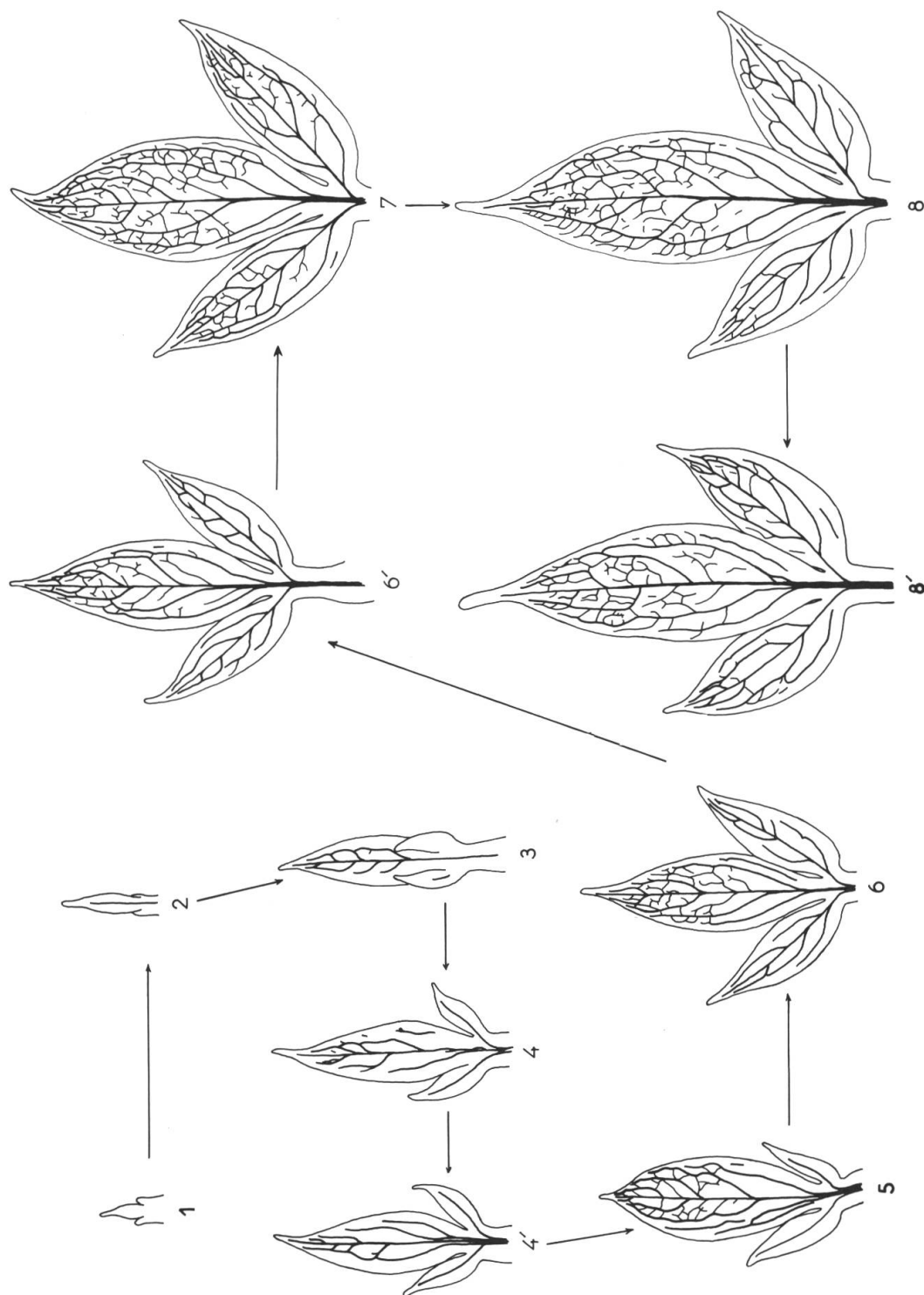


Fig. 10. — Ontogénie de la nervation foliaire.  
 Les chiffres désignent les échantillons de taille et d'âge croissants (des feuilles 4 et 4', 6 et 6', 8 et 8' ont, respectivement, le même âge).

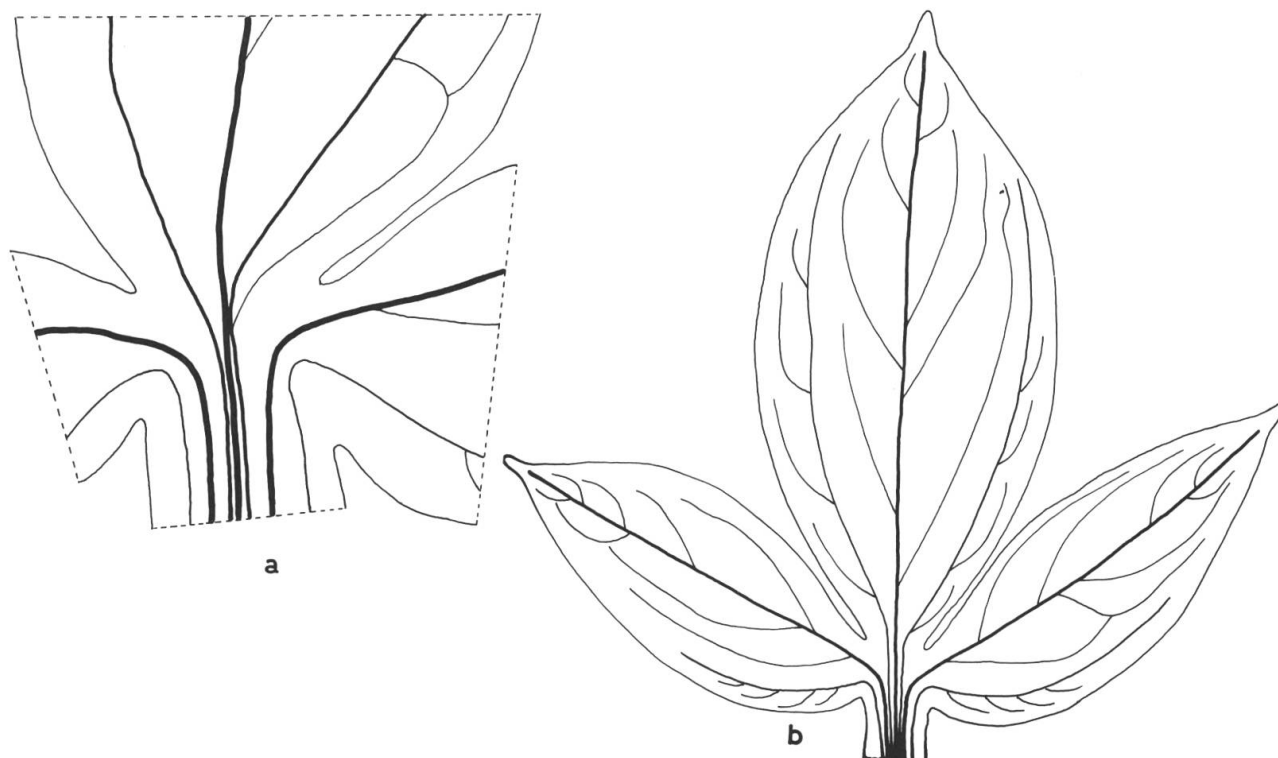


Fig. 11. — a, détail de la nervation de la portion basale d'une feuille; b, schéma représentant la nervation foliaire.

quer les inégalités de répartition de mitoses existant entre bord interne et bord externe: la différenciation d'une nervure sur le bord externe entraîne une augmentation à ce niveau du nombre des mitoses; de même, cela explique la position basale de la zone  $4_2$ , par rapport à la zone  $4_1$ , la zone  $4_2$  se localisant autour du point d'initiation de cette nervure latérale.

#### 4.3. Des nervilles

Les nervilles, ou "minor venation", sont, d'après les travaux de Cusset (1970), non pas des nervures à valeur métamérique, ou phylogénétique, mais des nervures à valeurs physiologique.

Dans la feuille étudiée, le développement basipète de cette nervation se fait, à partir de l'apex foliaire, de telle façon qu'il est possible de tracer un cercle ayant pour centre le point de jonction des nervures médianes des 3 folioles et un rayon tel que ce cercle soit tangent au front proximal de la zone où cette nervation est lignifiée. En d'autres termes, la zone dans laquelle cette nervation n'est pas lignifiée s'étend, pour chaque foliole, sur une distance égale à partir du point de jonction des 3 folioles (fig. 10: 6-8').

Une telle observation est à mettre en rapport avec celle qui a déjà été faite par l'étude des densités mitotiques (paragraphe 2.3.3.). En même temps que le front distal de la zone où on observe des mitoses se déplace vers la base de la feuille, le front proximal de la zone où les nervilles sont lignifiées se déplace, de façon également basipète, avec toutefois un certain retard.

#### *4.4. Conclusions du chapitre 4*

On peut considérer qu'il existe, dans la feuille en cours de croissance, trois régions, s'individualisant en direction acropète, qu'on peut caractériser de la manière suivante: la première, la plus basale, présente une forte activité méristématique; la seconde, intermédiaire, montre des mitoses associées aux travées procambiales, mais son activité méristématique globale est faible; la troisième, la plus distale, ne présente aucune mitose et les éléments lignifiés des nervilles s'y différencient.

Plus généralement, chaque fois qu'il y a lignification d'une nervure, il y a perte d'activité méristématique à son niveau; ainsi la différenciation des nervures principales se traduit par une invagination des zones de croissance (que nous avons distinguées au paragraphe 3.4.) à leur niveau; celle des nervilles se traduit par une perte totale de l'activité méristématique de tous les tissus foliaires. Plus exactement, la différenciation et la lignification des nervilles coïncident avec la perte d'activité méristématique des tissus foliaires, et donc avec une modification de l'état physiologique des tissus.

### **5. Des poils**

#### **5.1. Méthode**

Les feuilles déjà colorées par la méthode de Feulgen sont utilisées: les poils y sont visibles. Des cartes de répartition de poils sont faites grâce à un microscope à projection. Des coupes transversales ont été utilisées pour vérifier la localisation des poils sur chaque face.

#### *5.2. Différents types de poils*

Il existe deux types de poils sur la feuille du jasmin étudié: des poils unicellulaires, résultant de la simple élongation de cellules épidermiques, et des poils pluricellulaires glandulaires, composés d'une tête de 4, 8 ou 16 cellules portée par un pédicelle formé d'une ou deux cellules.



### 5.2.1. Localisation des poils.

Les poils unicellulaires sont situés pour la plupart sur la marge foliaire; il en existe également sur le limbe de la feuille âgée, sur la face supérieure, dans la région basale des folioles, et sur la face inférieure, sur la partie basale de la nervure médiane.

Nous appellerons *Us* les poils unicellulaires de la face supérieure de la feuille et des marges, et *Ui* les poils unicellulaires de la face inférieure.

Les poils glandulaires se répartissent sur les deux faces de la feuille, mais différemment; en effet, ils se localisent au niveau de la nervure médiane sur la face supérieure des folioles, et de part et d'autre de la nervure médiane sur la face inférieure. Nous appellerons *Ps* les poils pluricellulaires de la face supérieure de la feuille et *Pi* ceux de la face inférieure.

### 5.2.2. Ordre d'apparition des différents types de poils.

Les premiers poils à apparaître sont les poils *Ps*. Ils se forment sur la face supérieure de la feuille, au niveau de la zone de la nervure médiane de la foliole terminale, alors que la feuille entière ne mesure qu'environ 0.5 mm (fig. 12 D).

Lorsque la foliole terminale mesure environ 1 mm (stade F) apparaissent les poils *Pi* (fig. 12 F), qui se forment en position submarginale, de part et d'autre de la bande occupée par les poils *Ps*, à la face inférieure de la feuille. A ce stade, les folioles latérales sont encore dépourvues de tout poil.

En troisième lieu se forment les poils *Us*: ils apparaissent tout d'abord en position marginale sur la foliole terminale (fig. 12 G), cependant que des poils *Ps* se forment sur les folioles latérales, puis en position submarginale (échantillon H, 2 mm de longueur); enfin, ils finissent par se rencontrer sur toute la largeur des folioles, vers leur base (stade I), alors qu'à la surface des folioles latérales sont successivement apparus, au fur et à mesure de la croissance, les poils *Pi* et les poils *Us*.

En dernier lieu, il y a apparition des poils *Ui*, à la face inférieure des folioles, sur la nervure médiane, où ils se développent en direction acropète (échantillons I et K).

De même que pour les mitoses, nous avons étudié la répartition des différents types de poils d'un point à un autre des folioles, répartition longitudinale et répartition transversale. Les échantillons déjà utilisés pour les études histophotométriques ont été étudiés, ce qui a permis des comparaisons (les lettres utilisées sur les figures désignent les mêmes échantillons que précédemment).

## 5.3 Etude de la répartition longitudinale des différents types de poils

Seule la répartition des poils pluricellulaires a été étudiée ici. Les diagrammes construits de la même manière que ceux qui concernaient la répartition longitudinale des mitoses, sont représentés dans la figure 13.

### 5.3.1. Poils pluricellulaires de la face supérieure (*Ps*).

Un rapide examen des diagrammes montre qu'il n'y a jamais formation de ce type de poil au sommet des folioles. Dans les stades jeunes, le maximum de densité des



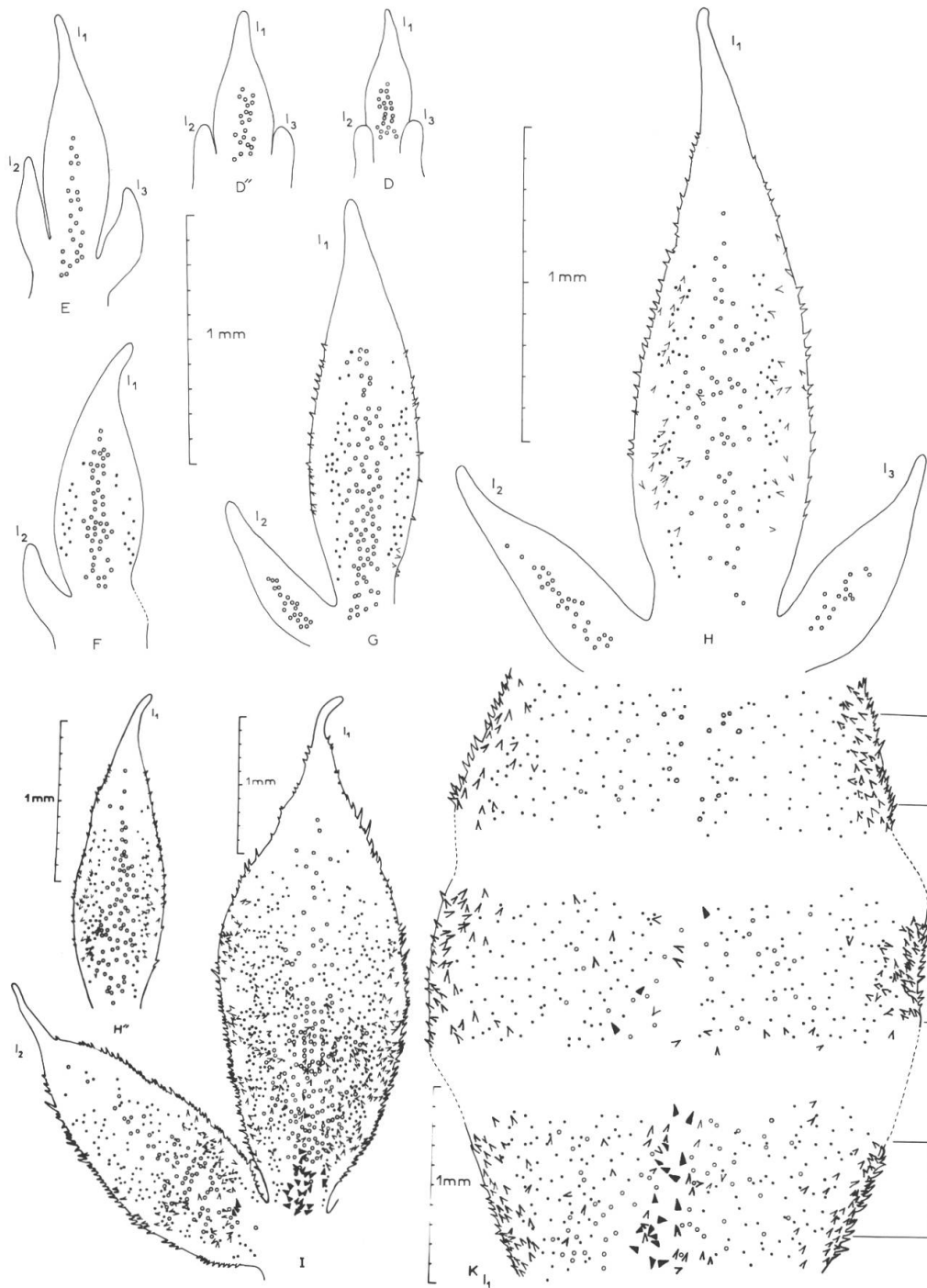


Fig. 12. — Cartes de répartition des différents types de poils à divers stades du développement de la feuille. Cercles = poils pluricellulaires de la face supérieure (Ps); points = poils pluricellulaires de la face inférieure (Pi); signes anguleux = poils unicellulaires de la face supérieure et des marges (Us); triangles noirs = poils unicellulaires de la face inférieure (Ui). En K, les trois bandes reproduites se situent au quart inférieur, au milieu et au quart supérieur de la foliole médiane. (Mêmes abréviations qu'en fig. 1, p. 303).

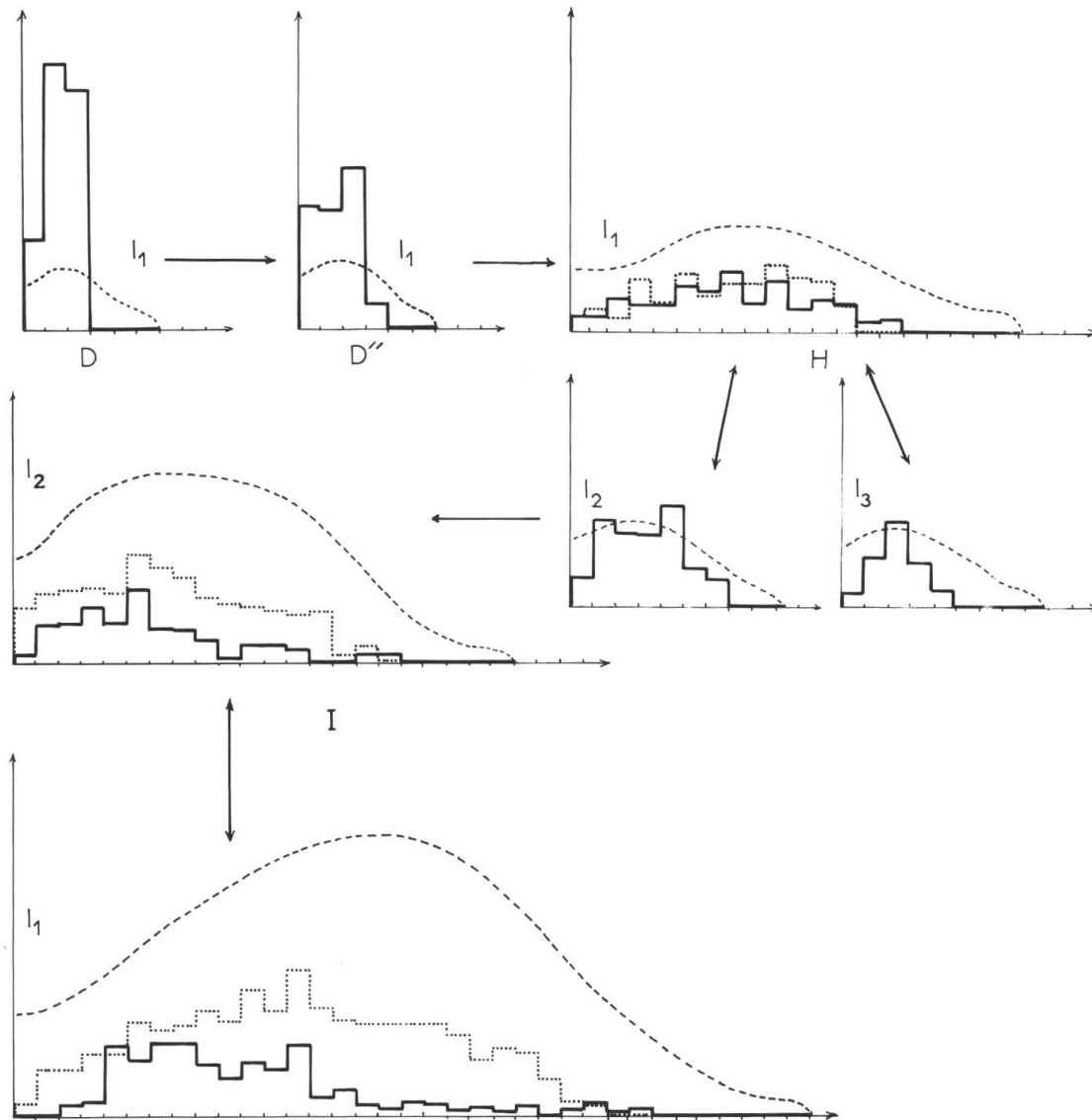


Fig. 13. — Diagrammes représentatifs des variations de la densité des poils pluricellulaires de la base au sommet.

La densité des poils (unités arbitraires), calculée de la même façon qu'avait été calculée la densité mitotique, est portée en ordonnées; la longueur des folioles de leur base à leur sommet est portée en abscisses où chaque unité représente 0.1 mm. Traits pleins = poils pluricellulaires de la face supérieure (*Ps*); pointillés = poils pluricellulaires de la face inférieure (*Pi*); le profil des folioles est figuré en tiretés. Des flèches à double sens relient les diagrammes relatifs aux folioles latérales et celui relatif à la foliole médiane d'une même feuille.

poils *Ps* se localise au niveau de la plus grande largeur de la foliole (stades D, D'', H); ce maximum s'étale au fur et à mesure que le limbe s'accroît.

Puis, il y a déplacement du maximum vers la base des folioles (stade I), du fait que, dans les stades plus âgés, les poils *Ps* n'occupent plus seulement la zone de la nervure médiane, mais toute la partie basale de la feuille.

### 5.3.2. Poils pluricellulaires de la face inférieure (*Pi*).

Les poils *Pi* ont une répartition longitudinale telle que leur maximum de densité correspond à la plus grande largeur de la feuille. Ils ne se forment jamais au sommet des folioles, et ne viennent pas, à de rares exceptions près, occuper la zone de la nervure médiane.

## 5.4. Etude de la répartition transversale des différents types de poils

La même méthode que pour l'étude de la répartition transversale des mitoses a été utilisée; les diagrammes (fig. 14) sont construits de la même façon.

### 5.4.1. Poils pluricellulaires de la face supérieure (*Ps*).

Cette répartition se traduit par des courbes en "cloche", dont le maximum est situé au niveau de la nervure médiane. Notons que dans les stades un peu âgés, au niveau des folioles latérales (I:  $l_2$ ; J:  $l_3$ ) ce maximum est déplacé vers le bord interne de la foliole, du fait de la dissymétrie des deux parties de la lame foliaire (la nervure médiane ne partage pas le limbe en deux parties égales mais est située plus près du bord interne que du bord externe). Il convient également de remarquer qu'il n'y a jamais de poils *Ps* en position marginale ou immédiatement submarginale.

### 5.4.2. Poils pluricellulaires de la face inférieure (*Pi*).

Les diagrammes de répartition transversale des poils *Pi* sont caractérisés par l'existence de deux pics, encadrant une dépression correspondant à la nervure médiane. Au niveau des folioles terminales, ces deux pics de densité sont approximativement symétriques; par contre, en ce qui concerne les folioles latérales (I:  $l_2$ ; J:  $l_3$ ), le pic externe est beaucoup plus important que le pic interne, et on retrouve là une dissymétrie comparable à celle enregistrée dans la répartition transversale des mitoses au niveau des folioles latérales. Il n'est pas impossible que l'excédent (ou une partie de l'excédent) de mitoses observé sur le bord externe des folioles latérales soit à mettre en rapport avec la formation de poils *Pi*.

### 5.4.3. Poils unicellulaires de la face supérieure (*Us*).

Il existe deux maximums marginaux de densité des poils *Us*, encadrant une dépression médiane (fig. 15). Cette dépression, très étendue dans les stades jeunes

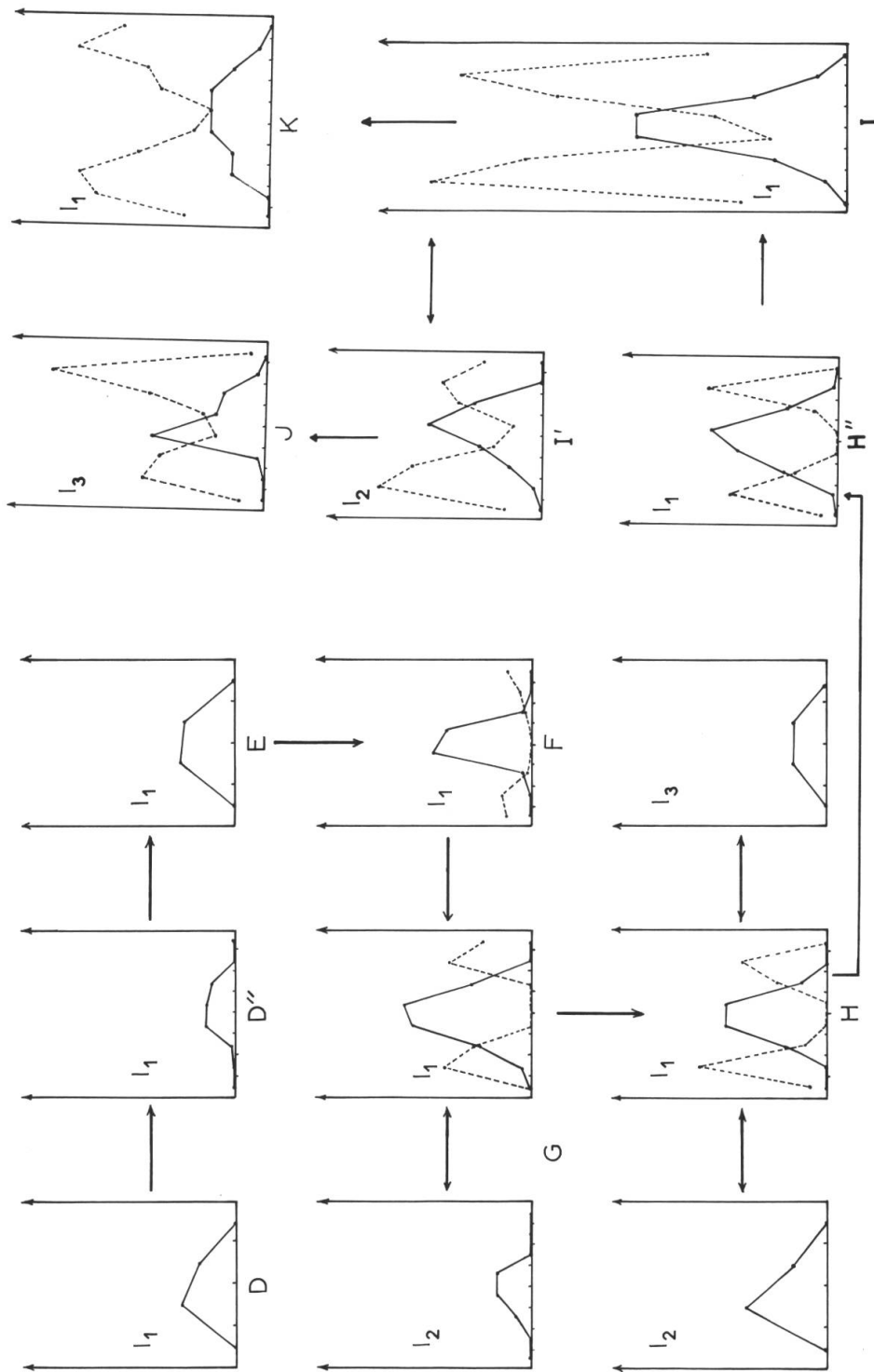


Fig. 14. — Diagrammes représentatifs de la répartition transversale des poils pluricellulaires. En trait plein, poils  $P_3$ ; en tireté, poils  $P_1$ . La feuille a été divisée en quatre ou huit (pour K: en dix) fuseaux longitudinaux et le nombre de poils rencontrés dans chaque fuseau est reporté en ordonnées. L'axe des abscisses, qui a été ramené, pour tous les échantillons, à une longueur constante, représente la largeur de la feuille. Des flèches à double sens relient les diagrammes relatifs aux folioles latérales à celui relatif à la foliole médiane d'une même feuille. (Mêmes abréviations qu'en fig. 1, p. 303).

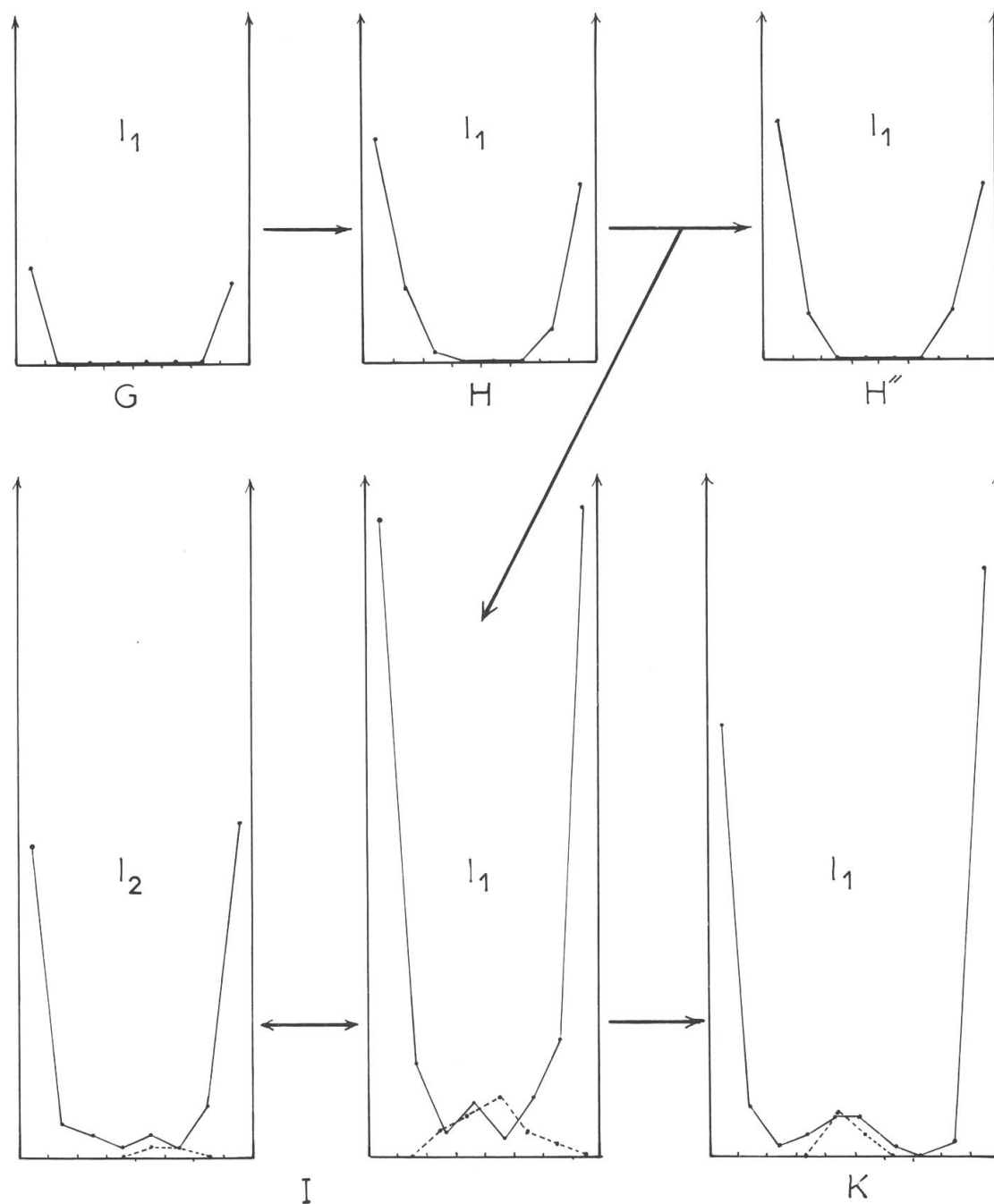


Fig. 15. — Diagrammes représentatifs de la distribution transversale des poils unicellulaires. Ces diagrammes sont construits de la même façon que ceux de la fig. 14. En trait plein, poils  $U_s$ ; en tiretés, poils  $U_i$ .

(G), se réduit peu à peu au cours de la croissance (H); puis il y a formation de poils  $P_s$  vers la base de la feuille sur toute la largeur (I, K): on constate alors qu'un pic de densité faible se marque au niveau de la nervure médiane (ce petit pic est décentré dans l'échantillon I:  $l_2$  du fait qu'il s'agit d'une foliole latérale).

#### 5.4.4. Poils unicellulaires de la face inférieure ( $U_i$ ).

Ils ne se forment que dans les stades âgés (I, K) sur la face inférieure de la nervure médiane. Ils n'existent jamais sur la marge de la feuille (tout au plus peut-on en observer en position submarginale). Un diagramme en "cloche" traduit leur répartition transversale.

### 5.5. Conclusions du chapitre 5

Le sommet de la feuille est la première région qui perd toute activité méristématique épidermique aussi bien que profonde, et ce, de manière brutale: on n'y observe aucun poil.

La marge foliaire perd son activité rapidement — moins rapidement toutefois que l'apex foliaire: il y a formation de poils unicellulaires.

La nervure médiane s'épaissit, sur sa face inférieure, de manière acropète (Foster 1935 fait la remarque, chez *Carya*, que "the maturation of the adaxial meristem proceeds acropetally"; il s'agit chez le jasmin étudié d'un "méristème abaxial", mais les deux méristèmes jouent le même rôle: épaissir la nervure): il s'y forme des poils unicellulaires qui apparaissent en direction acropète.

Dans les stades jeunes apparaissent, au niveau de la zone de la nervure médiane, qui est la plus active, des poils pluricellulaires sur la face supérieure (la face inférieure de la zone médiane de la feuille est moins active que la face supérieure).

Plus tard, de part et d'autre de la nervure médiane, au niveau des zones les plus actives du limbe, se forment d'autres poils pluricellulaires, sur la face inférieure. Les pics de densité des poils  $P_i$  en répartition transversale correspondent aux pics de densité des mitoses.

Dans les régions qui perdent très brutalement toute activité de croissance, il n'y a pas formation de poils (apex des folioles); dans les régions où la perte d'activité est moins rapide, les poils unicellulaires se forment (marge foliaire). Tout se passe de la même façon pour les lobes de la feuille du *Ranunculus aquatilis* L. où se forme, dès qu'il y a ralentissement de la croissance, un bouquet subapical de poils unicellulaires.

La région basale du limbe des folioles du jasmin perd très progressivement son activité, mais l'épiderme devient très tôt inactif: cette différence d'intensité de croissance existant entre épiderme et mésophylle entraîne une pousse de poils unicellulaires.

La différenciation d'un poil unicellulaire est le résultat d'un phénomène d'auxésis; l'auxésis survient après le processus de mérisis et traduit un épuisement de l'activité multiplicatrice des tissus. Les cellules d'un tissu en voie de différenciation augmentent donc leurs dimensions sans se segmenter; dans le cas présent, les cellules épidermiques de la feuille se différencient en poils du type unicellulaire. Ces remarques sont à mettre en rapport avec les observations de Mer (1883) qui avait

observé, chez la feuille du *Syringa Varinii*, que “les poils ... sont surtout larges et abondants à la surface des nervures” (poils du type *Ui* dans le jasmin) et qu’ils “se forment donc quand il y a ralentissement de la végétation”, ce qui est très net chez l’espèce que nous avons étudiée.

Ce même auteur attribuait la formation des stomates aux mêmes causes que l’apparition des poils: “comme les poils, les stomates apparaissent quand il y a ralentissement dans la croissance des tissus voisins”. Nous n’avons pas étudié l’apparition des stomates, mais les travaux de Lee (1952) et de B. Jeune (non publiés) viennent confirmer ces observations: les stomates se forment en direction basipète sur des feuilles dont la différenciation est basipète. Un stomate provient d’une multiplication cellulaire, donc d’un phénomène de mérisis: mais les mitoses formatrices sont immédiatement suivies d’une différenciation cellulaire et interviennent dans des régions qui connaissent une perte d’activité méristématique. En définitive, l’apparition des stomates, de même que celle des poils unicellulaires, constitue un excellent “marqueur” des zones inactives d’une feuille, non seulement de l’épiderme, mais aussi du mésophylle.

La situation est toute différente en ce qui concerne les poils pluricellulaires de la feuille de jasmin. En effet, ces poils se forment au niveau des zones les plus méristématiques de la jeune feuille: les diagrammes de répartition transversale de ces poils ont le même aspect que les diagrammes de répartition transversale des mitoses. Ces poils sont le résultat d’un phénomène de mérisis, alors que toutes les autres cellules des tissus voisins de leurs points de formation sont méristématiques: il n’est pas impossible qu’un excès de substances de division, arrivant à l’épiderme depuis les tissus sous-jacents, induise la formation de ces poils; ils se forment en effet au niveau des zones où se différencient les tissus conducteurs — nervure médiane pour les poils du type *Ps*, nervures secondaires pour les poils du type *Pi* — par l’intermédiaire desquels pourraient arriver les substances de division.

## 6. Conclusions générales

Il convient maintenant d’envisager nos résultats en fonctions de ceux jusque-là obtenus par d’autres auteurs. Comme le faisait fort justement remarquer Lund (1872): “il est évident ... que nécessairement on doit distinguer entre la croissance apicale, la croissance latérale et la croissance intercalaire”. Nous envisagerons donc successivement les notions de croissance apicale, de croissance marginale et de croissance intercalaire.

### 6.1. De la notion de croissance apicale

La croissance apicale du primordium foliaire a été, nous l’avons vu, décrite par de nombreux auteurs. Généralement, la méthode d’étude utilisée est celle des coupes histologiques. Or, sur une coupe longitudinale de primordium, les divisions cellulaires sont rares, et on est obligé d’utiliser des moyens indirects: orientation des parois cellulaires, alignements cellulaires, aspect des cellules; c’est ainsi que si on



trouve une grande cellule située à l'apex du primordium foliaire et dans l'axe, on conclut qu'il s'agit d'une cellule "initiale", même si cette cellule est différenciée, avec un cytoplasme hautement vacuolisé et un noyau présentant peu d'affinité pour les colorants chromatiques; si à l'apex du primordium existent deux cellules superposées, on conclut qu'il s'agit de deux "initiales"; si, enfin, on ne peut arriver à distinguer aucune cellule remarquable à l'apex du primordium, on émet l'hypothèse de l'existence d'un groupe de cellules initiales (cf. Gifford 1951: "it is difficult to demonstrate a discrete subapical initial; rather the initiation seems to proceed from a group of initials").

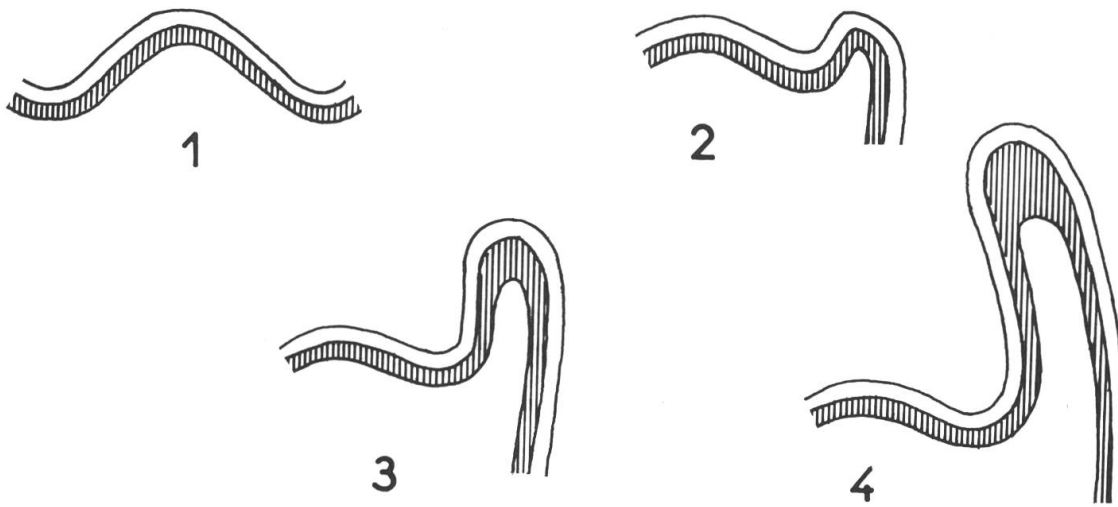
Il serait inexact d'affirmer que la feuille se développe dès les premiers stades par sa base; en effet, nombreux sont les auteurs qui ont observé que le sommet de la jeune ébauche foliaire est plus méristématique que sa base (notamment Vintejou 1964: "les ébauches foliaires ... montrent un état méristématique plus marqué dans leur région distale que dans leur région proximale"). Pour notre part, nous avons montré que chez le *Jasminum nudiflorum* Lindley, la croissance de l'ébauche était tout d'abord sub-apicale. Mais que doit-on penser de la théorie des initiales? Cross (1942) les décrit ainsi: "two cells, conspicuous for their larger size, may be seen at the apex of the primordium. These are the apical initials", mais précise que "The 'sub-apical initials' are inactive mitotically" et conclut de la manière suivante: "early vertical growth of the foliar primordium is due to general mitotic activity".

De son côté, Flot (1905-1907) arrive ainsi à la notion de cellule initiale: "... se voient deux files de grandes cellules ... qui, par leur ressemblance, par leurs cloisonnements principaux placés à la même hauteur, semblent provenir d'une cellule primitive unique"; ce raisonnement n'est rien moins que subjectif!

Girolami (1954) n'observe pas la croissance apicale du primordium foliaire chez le *Linum usitatissimum*: "Although such a cell has the appearance of an apical initial, there is no evidence that it functions as one. This apically situated cell divides, of course, but the frequency of anticlinal divisions is greater below the apex of the primordium".

Quoi qu'il en soit, les partisans de la croissance apicale estiment qu'elle ne dure que peu de temps. Ainsi, Foster (1936) écrit: "true apical growth ceases relatively early ...", et Pottier (1921) "estime que la cellule initiale d'une feuille ne fonctionne que très peu de temps"; on ne peut que leur donner raison si on examine les figures fournies par Massey (1928) concernant le développement de chimères chlorophylliennes péricleines dont nous donnons une représentation schématisée dans la figure 16: il apparaît nettement qu'il y a eu, entre les stades 2 et 3, et 3 et 4, multiplication des cellules subapicales, mais cette multiplication est très faible comparativement à celle qui s'est produite au-dessous et qui est responsable de l'élongation du primordium. Examinons de plus près ces schémas. Dans l'hypothèse où la croissance s'effectue à partir de l'activité de cellules initiales, il faut admettre l'existence de 3 initiales superposées. Si on adopte la terminologie de Lund (1872), la cellule initiale externe du "périnome" est une cellule apicale du 5<sup>e</sup> degré; la cellule initiale du pycnome est une cellule apicale du 4<sup>e</sup> degré; quant à la cellule initiale interne du périnome, elle n'appartient à aucun des types fondamentaux décrits par Lund, mais fonctionne à la fois comme une cellule apicale des 3<sup>e</sup> ou 4<sup>e</sup> degré et du 5<sup>e</sup> degré. Cette cellule se présente donc comme un tronc de pyramide, qui produit des cellules en abondance selon ses différentes faces, et qui produit quelques cellules selon sa petite base. Il faut donc admettre, dans cette hypothèse, un fonctionnement différentiel de la cellule initiale sur ses diverses faces. Tout





**Fig. 16.** — Schéma de l'histogenèse foliaire chez un mutant de l'*Arabis albida* présentant une déficience chlorophyllienne péricline (d'après Massey 1928). La couche cellulaire déficiente en chlorophylle est représentée en hachures. 1, coupe longitudinale de l'apex caulinaire; 2, 3, 4, stades successifs du développement primordial de la feuille.

au contraire, si on admet qu'il n'y a pas de cellules initiales, les faits observés sont beaucoup plus plausibles: en effet, s'il y a croissance en longueur généralisée, il est clair que toutes les couches cellulaires de l'apex impliquées dans la croissance du primordium foliaire doivent se diviser par des cloisonnements périclines par rapport au plan tangent au sommet de ce primordium.

Que penser enfin des observations de Belostokov (1965) ? Cet auteur admet la croissance apicale de la jeune ébauche foliaire, tout en précisant que "apical growth of the rudimentary leaves ceases early", en partant de l'observation *in situ* des mitoses: nos observations ont montré qu'il existait un maximum subapical de densité mitotique dans les stades jeunes, mais nous n'avons jamais observé de croissance apicale stricte, et nos résultats concordent parfaitement avec ceux de B. Jeune (inédit). Nous sommes réduit à admettre que ce maximum subapical d'activité est ce que Belostokov appelle "apical growth". Bien plus, nous assimilons la croissance apicale des auteurs au maximum d'intensité mitotique subapical que nous avons mis en évidence, et nous mettons en doute l'existence de cellules initiales apicales fonctionnant comme telles.

## 6.2. De la notion de "méristème marginal"

Partant de l'observation *in situ* des mitoses, de celle de coupes transversales et de celle du développement de chimères chlorophylliennes, de nombreux auteurs ont conclu à l'existence d'un "méristème marginal" qui, par son activité, engendrerait, de part et d'autre du phyllopodium, le limbe et concourrait à son extension en largeur.

La répartition des mitoses au sein de l'ébauche foliaire ne nous a pas permis de déceler l'existence d'un méristème marginal différencié. Nos observations s'accordent parfaitement à celles de Fuchs (1966) et de B. Jeune (inédit). Nous ne pouvons donc que mettre en doute les conclusions de Belostokov (1965). Toutefois, notre étude de la répartition transversale des mitoses nous a amené à trouver, pour certains stades de croissance (fig. 4 H et I), des maximums de densité mitotique submarginiaux; de même, les courbes histophotométriques effectuées transversalement montrent des maximums submarginiaux à ces stades (fig. 7 G, H, I et J). Il est possible que le "méristème marginal", tel que le comprend Belostokov, corresponde à ces maximums: il s'agirait alors, non pas d'un méristème marginal, mais plutôt d'un méristème submarginal.

Tel qu'il est défini par les auteurs de langue anglaise travaillant d'après des coupes transversales, le méristème marginal est en tous points identique à ce qu'avait décrit Lund (1872): ce méristème fonctionnerait à partir de l'activité de cellules initiales marginales, dérivées des cellules initiales apicales (cf. Carlquist 1957: "Observations on cells lineages in tips of young leaf primordia indicate that marginal and submarginal initials are present"; voir fig. 17: 1), produisant les différentes couches du mésophylle (fig. 17: 2). Foster (1937) délimite ainsi le méristème marginal: "limited to a narrow longitudinal zone at the very edge of the wing". Plusieurs types de méristème marginaux ont été décrits (Foster 1936, Hara 1957) comportant soit une seule rangée de cellules initiales marginales (type rare), soit deux rangées de cellules initiales marginales superposées, une marginale et une submarginale (type le plus fréquent); certains auteurs, notamment Lund (1872) ont admis qu'il pouvait exister également un type comportant 3 rangées de cellules initiales marginales superposées: ce dernier type correspond au "middle type" du "submarginal type" selon Hara (1957). Pour chaque type de "méristème marginal" ont été décrites des lignées cellulaires, cette description se fondant sur l'orientation des recloisonnements cellulaires. A cela, nous nous contentons de fournir, en guise d'objection, cette phrase de Maksymowych & Erickson (1960): "In our study on the sections of *Xanthium* leaves, we have failed to understand the basis on which one can draw conclusions about cell lineage".

Pour ce qui est de l'existence même de cellules initiales, les mêmes auteurs émettent quelques doutes en ces termes: "in *Xanthium* we have examined and counted several hundred sections, and have found only 2 division figures in the submarginal position". Foster (1937) lui-même écrit: "nevertheless, the frequency of cell division, as well as the early loss of alignment of cells of common origin, constitute serious difficulties in the way of precise interpretation".

Quel est, en fait, le rôle exact du "méristème marginal"? Tout d'abord, il met en place les différentes couches du mésophylle: sur ce point, les auteurs sont unanimes. Dans quelle mesure sert-il à l'extension en largeur du limbe? Pour Avery (1933) "the ridge-like projections are initiated by the activity of a row of subepidermal cells" et "marginal growth continues ... until the leaf is several centimeters long"...: l'élargissement de la jeune feuille semble donc résulter de la seule activité du méristème marginal. Mais la plupart des autres auteurs considèrent le méristème marginal seulement en tant qu'initiateur du limbe, l'élargissement provenant des divisions cellulaires du "ground meristem" ou du "plate meristem": "increase in width is initiated by submarginal initials... and is supplemented by derivatives from the plate meristem" (Shushan & Johnson 1955); Maksymowych & Erickson (1960) attribuent l'extension en largeur de la feuille au "plate meristem"

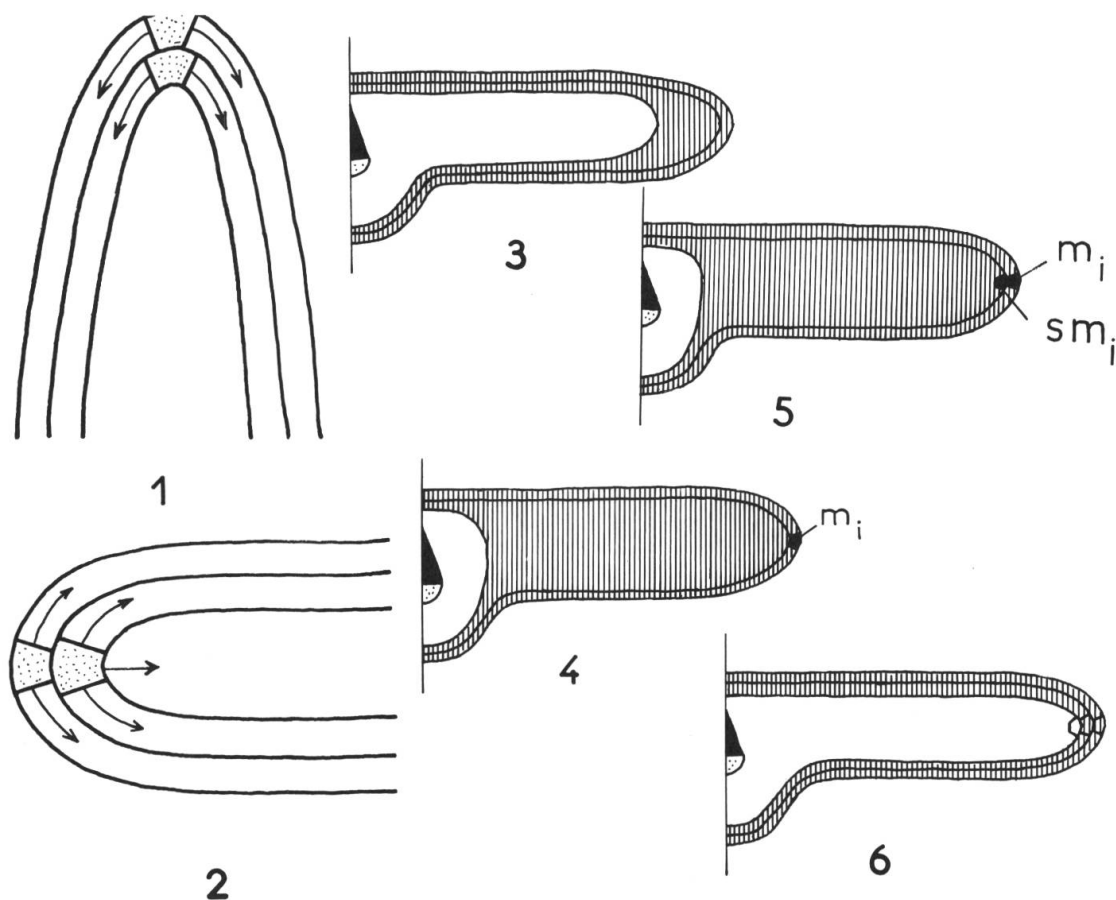


Fig. 17. — Schémas illustrant les hypothèses qui expliquent la croissance en largeur de la feuille. 1, L'origine des rangées de cellules initiales marginales (d'après divers auteurs). 2, Le fonctionnement des initiales marginales dans l'hypothèse où il existe 3 rangées d'initiales. 3, La constitution du mésophylle qu'on observe chez un mutant présentant une déficience chlorophyllienne péricleine (la zone déficiente en chlorophylle est représentée en hachures). 4, 5, 6, L'extension que prendrait la zone déficiente en chlorophylle (en hachures) si, respectivement, une, deux ou trois rangées de cellules initiales superposées étaient entièrement responsables de l'élargissement du limbe foliaire.

et différencient le "plate meristem" du "marginal meristem" de la manière suivante: "the marginal meristem should probably also be characterized by a high proportion of oblique, and a low proportion of parallel division. The plate meristem can be characterized by its low proportion of oblique and high proportion of perpendicular divisions" et proposent de réduire à une largeur équivalente à 4 diamètres cellulaires la largeur du méristème marginal. Shushan & Johnson (1955) notent que "the plate meristem ... may well be thought of as a basal or intercalary meristem"; cette opinion nous paraît être à retenir.

Un problème se pose néanmoins, concernant le fonctionnement du méristème marginal. En effet, la plupart des auteurs s'accordent à penser que ce sont les cellules dérivées des initiales qui, par leurs divisions, élargissent le limbe. Le développement

des chimères périclinales, chromosomiques ou chlorophylliennes ne semble pas en accord avec cette théorie, contrairement aux affirmations de Schwarz (1927). Nous avons figuré un schéma des observations faites concernant les chimères périclinales, qu'elles soient chromosomiques (travaux de Dermen 1951) ou chlorophylliennes (travaux de Renner 1935a, b; Rischkow 1936; Imai 1936; Massey 1928), dans la figure 17: 3. Considérons le cas où les 2 couches externes, épiderme et hypoderme, sont par exemple déficientes en chlorophylle: à l'état adulte, il existe une marge blanche dans la feuille, preuve que les deux couches cellulaires externes entourant la feuille ont produit du mésophylle profond. Il semblerait donc qu'il existe une croissance marginale. Mais la situation serait tout autre si seules les cellules dérivées des initiales entraient dans la composition du mésophylle; la figure 17: 4 illustre l'hypothèse de l'existence d'une seule cellule marginale ( $m_i$ ): dans ce cas, la totalité du mésophylle devrait être déficiente en chlorophylle; le résultat serait tout identique s'il existait deux cellules initiales ( $m_i$  et  $sm_i$ ; figure 17: 5); il faut donc admettre l'existence de 3 cellules initiales superposées dès le départ, cas envisagé par Lund (1872), mais dans cette hypothèse, la cellule initiale intermédiaire n'appartient à aucun des types décrits par cet auteur (le problème est en tous points identique à celui qui se posait pour la croissance apicale). Notre figure 17: 6 illustre le cas où il existerait trois rangées de cellules initiales marginales fonctionnant selon le schéma de Lund, ou bien le cas où il n'y aurait aucune croissance marginale. Nous sommes donc amené à rejeter l'hypothèse du méristème marginal tel qu'il est compris par les auteurs de langue anglaise, au profit de l'hypothèse selon laquelle l'extension en largeur du limbe résulte d'une croissance généralisée; nous rejoignons donc en cela les idées de Bugnon et de ses collaborateurs.

### 6.3. De la notion de croissance intercalaire

Nous avons vu que la plupart des auteurs admettent la croissance intercalaire de l'ébauche foliaire, qu'elle soit ou non précédée de la croissance apicale. De même, l'extension en largeur du limbe résulte principalement d'une croissance intercalaire du mésophylle, qu'il y ait ou non un méristème marginal. Ainsi, pour Tetley (1932), "The development of the leaf does not proceed simply from apex to base, nor can it be said to be marginal. Cell division followed by differentiation go on simultaneously throughout the whole of the mesophyl". Pour Fuchs (1966), aucune région ne "présente une activité particulière jusqu'au début de la différenciation cellulaire". Girolami (1954) pense que la croissance "results primarily from intercalary divisions". Aucun de ces auteurs ne signale l'existence de zones de croissance privilégiées existant au sein de la jeune feuille; pour eux, la croissance de l'ébauche foliaire est le résultat de divisions cellulaires se produisant dans tout le volume des tissus, sans qu'il existe, à aucun moment, prédominance de l'activité méristématique d'une région par rapport à celle d'une autre région. Nous avons montré, chez le *Jasminum nudiflorum* Lindley, que la situation était toute différente. L'opinion de Slade (1957) semble devoir être prise en considération: il admet que l'extension de l'ébauche foliaire se fait principalement par croissance intercalaire, mais précise ainsi la limite de fonctionnement entre croissances apicale et marginale et croissance intercalaire: "the origin of the major veins on the one hand and of the minor venation on the other, appears to be related to the changes in the distribution of meristematic activity in the leaf. The major veins arise while the leaf

exhibits peaks of meristematic activity at the apex and margin, while the minor venation appears during general intercalary extension of the embryonic organ". Une précision s'impose: Slade veut-il parler de l'apparition du procambium des nervures, ou bien de l'apparition des éléments lignifiés ? S'il s'agit de l'apparition des traces procambiales des futures nervures, alors son observation est à retenir avec toutefois quelques réserves concernant la valeur qui doit être attribuée aux notions de croissance apicale et de croissance marginale (cf. paragraphes 6.1. et 6.2.). En effet, le procambium est un tissu qui se différencie très tôt, et, dans l'espèce que nous avons étudiée, la trace de la nervure médiane se différencie alors que la croissance de l'ébauche est subapicale, la trace des nervures secondaires, alors que les densités mitotiques maximales sont submarginales. Si, par contre, Slade considère l'apparition des éléments lignifiés, alors son observation est à rejeter en ce qui concerne le *Jasminum nudiflorum* Lindley: en effet, la lignification de la nervure médiane commence au stade 1.5 mm, alors que le maximum de densité mitotique est déjà subbasal; nous avons également vu que la lignification basipète de la "minor venation" marque la fin de l'activité mitotique des tissus foliaires.

Les idées les plus précises ayant été émises concernant la croissance intercalaire sont celles de Bugnon et de ses collaborateurs, de 1966 à 1969: croissance généralisée du primordium, suivie de la croissance de chaque secteur foliaire. Nos observations rejoignent cette conception. Nous avons toutefois montré la descente basipète le long de la feuille de la zone à activité méristématique maximale. D'autre part, nous avons précisé l'interaction qui existe entre le développement du parenchyme et celui des nervures, l'activité maximale des tissus se rencontrant toujours vers la base des nervures principales: cela nous rapproche des idées d'A.-P. de Candolle: allongement des nervures par leur base et croissance simultanée du parenchyme voisin.

#### 6.4. Essai sur les rapports existant entre la tige et la feuille

Nous ne saurions commencer ce paragraphe que par cette citation de Steinheil (1837): "ce n'est certainement plus une idée neuve ou hasardée que de comparer une feuille à un scion". Les travaux de Cusset (1970) ont d'ailleurs montré que la feuille angiospermienne primitive est un système d'"axes" munis de "feuillettes". Les expériences de microchirurgie apicale effectuées entre autres par Sussex (1955) ont fourni à ce sujet des résultats très intéressants. En effet, cet auteur isole de l'apex caulinaire, par des incisions, des initiums, des primordiums ou de jeunes ébauches foliaires. Si l'incision isole un initium, cet initium se développe et fournit, en l'absence de l'influence de l'apex caulinaire primaire, un apex caulinaire secondaire qui se développe en une tige productrice de feuilles et à croissance indéfinie. Si l'incision pratiquée isole de l'apex caulinaire un initium âgé ou un jeune primordium foliaire, alors la portion isolée se développe en un organe à symétrie radiaire (caractère de tige) mais à croissance limitée (caractère de feuille). Un primordium âgé ou une ébauche foliaire isolés se développent en une feuille. En d'autres termes, soustraits à l'influence apicale, l'initium foliaire se développe en une tige, le primordium foliaire en un organe à symétrie de tige mais à croissance de feuille, l'ébauche foliaire en une feuille. Cela revient à dire que les productions latérales de l'axe ont, potentiellement, la valeur d'axes, mais que l'apex caulinaire, par son action, les induit en organes à croissance limitée et à symétrie bilatérale (processus



de foliarisation sensu stricto). On est donc conduit à imaginer l'existence d'au moins deux substances sécrétées par l'apex caulinaire, agissant sur ses productions latérales successivement dans le temps, la première déterminant ces productions latérales en tant qu'organes à croissance définie, c'est-à-dire inhibant leur croissance apicale, la seconde déterminant ces productions latérales en tant qu'organes à symétrie bilatérale.

Il s'agit là d'idées qui avaient déjà été pressenties dès 1868 par C. de Candolle qui écrivait: "Tout semble donc concourir à faire considérer la feuille comme un rameau dont le cône terminal serait frappé de stérilité, tantôt sur une zone plus ou moins étendue de son sommet même,... tantôt sur le sommet à la fois et sur la face postérieure".

Il convient également de remarquer qu'il existe certains rapports entre le mode de croissance de la feuille et celui de la tige. A ce sujet, Naudin (1842) écrivait: "il y a donc une différence capitale entre le développement des axes et celui des appendices, que, chez les premiers, ce développement se fait aussi bien à l'extrémité que dans les entre-nœuds, tandis que chez les seconds, les parties déjà sorties de l'axe ne prennent qu'un accroissement proportionnellement faible, comparé à celui qui a lieu vers la base de l'organe, et que son extrémité, surtout, demeure stationnaire".

Le principal accroissement de la tige se fait généralement à la base des entre-nœuds, et le principal accroissement de la feuille s'effectue dans sa portion basale; bien plus, au niveau de chaque élément foliaire, de chaque "métamère", l'accroissement principal est basal. En d'autres termes, la feuille se comporte, au cours de sa croissance, exactement comme une tige dont le sommet serait inhibé, et ce, qu'on considère la feuille dans son ensemble ou dans chacune de ses parties.

Tous ces faits ne font que confirmer l'idée selon laquelle la feuille provient de la modification d'un axe ou d'un système d'axes.

Au cours de la croissance de la feuille, il y aurait donc, dans un premier temps, inhibition de la croissance apicale par l'intermédiaire d'une substance venue de l'apex caulinaire. Par la suite, on assiste à une "descente basipète" le long de la feuille de la limite distale de la zone présentant une activité méristématique; nous avons vu, chez le *Jasminum nudiflorum* Lindley, que cette "descente" s'effectuait de manière synchrone pour les 3 folioles. Cela nous amène à imaginer un système régulateur de la croissance qui pourrait être le suivant: il existerait, à l'apex de la feuille — soit, pour l'espèce que nous avons étudiée, à l'apex de chacune des trois folioles — une substance inhibitrice de l'activité méristématique des tissus (substance de différenciation); par la base de la feuille arriverait, depuis l'apex caulinaire, une substance activatrice de l'activité méristématique (substance de croissance). A tout moment, il y aurait équilibre entre l'action de ces deux substances; au début du développement foliaire, l'ébauche étant située près de l'apex caulinaire, la substance de croissance l'emporterait sur la substance de différenciation. Au fur et à mesure que la jeune feuille s'éloigne de l'apex caulinaire, la quantité de substance de croissance fournie diminuerait et la différenciation tissulaire s'effectue de manière basipète. Enfin, le limbe entier subirait l'influence de la substance de différenciation. La progression basipète de la limite proximale d'action de la substance de différenciation pourrait être suivie, le long du limbe, soit par la "descente basipète" de la limite distale de la zone à activité méristématique, soit par l'apparition basipète de la "minor venation".

Il pourrait également s'agir d'un seul facteur (ou d'un ensemble de facteurs) agissant à des concentrations différentes ou ayant une action différente selon la région où il intervient. Cette hypothèse paraît étayée par les variations, que nous avons montrées, dans la formation des méristémoïdes. En effet, Moha (1969) a pu montrer qu'une piqûre brève d'Eriophide sur des feuilles d'orme se traduit soit par une élongation des membranes cellulaires (formation de poils unicellulaires) soit par une importante multiplication nucléaire (sans que les membranes des "cellules" dérivées aient le temps de se former). Ces variations sont corrélatives de l'intensité de la piqûre, et notamment de la quantité de substance injectée. Il y a certainement lieu de dresser un parallèle entre ces observations et les nôtres.

Mais ce sont là, bien évidemment, de simples hypothèses qui nécessiteraient de longues recherches physiologiques pour décider de leur validité.

#### BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

- Arber, A. (1950) *The natural philosophy of plant form*. (247 p.) Cambridge.
- Avery, G. S. (1933) Structure and development of the tobacco leaf. *Amer. J. Bot.* 20: 565-592.
- Belostokov, G. P. (1965) [Morphogenetic features of leaf primordia of certain Far Eastern woody plants]. *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 164: 941-944. (Russie).
- Bower, F. O. (1889) The comparative examination of meristems of ferns as a phylogenetic study. *Ann. Bot. (London)* 3: 305-392.
- Bugnon, F., H. Dulieu & M. F. Turlier (1969) Rapports entre les directions fondamentales de croissance dans l'ébauche et la nervation foliaires. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 268: 48-50.
- Candolle, A.-P. de (1827) *Organographie végétale, ou description raisonnée des organes des plantes*. 2 vol. (558+304 p.) Paris.
- Candolle, C. de (1868) Théorie de la feuille. *Arch. Sci. Phys. Nat.* ser. 2, 32: 32-64.
- Carlquist, S. (1957) Leaf anatomy and ontogeny in *Argyroxiphium* and *Wilkesia* (Compositae). *Amer. J. Bot.* 44: 696-705.
- Chodat, R. (1920) *Principes de botanique*. (842 p.) Paris.
- Cross, G. L. (1942) Structure of the apical meristem and development of foliage leaves of *Cunninghamia lanceolata*. *Amer. J. Bot.* 29: 288-301.
- Cusset, G. (1970) Remarques sur des feuilles de Dicotylédones. *Boissiera* 16 (210 p.)
- Dermen, G. (1951) Ontogeny of tissues in stem and leaf of cytochimera apples. *Amer. J. Bot.* 38: 753-760.
- Dulieu, H. & F. Bugnon (1966) Chimères chlorophylliennes mériclines et ontogénie foliaire chez le tabac (*Nicotiana tabacum* L.) *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 263: 1714-1717.
- (1967) Sur le mode de formation du limbe foliaire chez l'œillet (*Dianthus caryophyllus* L.) *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 264: 1020-1023.
- M. F. Turlier & F. Bugnon (1967) Sur l'ontogénie du limbe foliaire chez le *Linum grandiflorum* Desf.; comparaison avec les cas du tabac et de l'œillet. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 264: 1414-1416.



- Fermond, C. (1868) *Essai de phytomorphie, ou étude des causes qui déterminent les principales formes végétales*. Vol. 2 (645 p.) Paris.
- Flot, L. (1905-1907) Recherches sur la naissance des feuilles et sur l'origine foliaire de la tige. *Rev. Gén. Bot.* 17: 449-472, 519-535; 18: 26-43, 110-129, 167-185, 220-240, 281-288, 311-320, 344-352, 379-384, 428-432, 466-471, 499-508; 19: 29-41, 70-90, 116-124, 169-192.
- Foster, A. S. (1932) Investigations on the morphology and comparative history of development of foliar organs III. Cataphyll and foliage-leaf ontogeny in the black hickory (*Carya buckleyi* var. *arkansana*). *Amer. J. Bot.* 19: 75-99.
- (1935) Comparative histogenesis of foliar transition forms in *Carya*. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 19: 159-186.
  - (1936) Leaf differentiation in angiosperms. *Bot. Rev. (Lancaster)* 2: 349-372.
  - (1937) Structure and behavior of the marginal meristem in the bud scales of *Rhododendron*. *Amer. J. Bot.* 24: 304-316.
  - (1952) Foliar venation in Angiosperms from an ontogenetic standpoint. *Amer. J. Bot.* 39: 752-766.
- Fuchs, C. (1966) Observations sur l'extension en largeur du limbe du *Lupinus albus* L. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 263: 1212-1215.
- Gifford, E. M. (1951) Early ontogeny of the foliage leaf in *Drimys winteri* var. *chilensis*. *Amer. J. Bot.* 38: 93-105.
- Girolami, G. (1954) Leaf histogenesis in *Linum usitatissimum*. *Amer. J. Bot.* 41: 264-273.
- Guern, J. (1964) *Corrélations de croissance entre frondes chez les Lemnacées*. (Thèse) Paris.
- Imai, Y. (1936) The structure of albo-marginata and medio-albinata forms. *J. Genet.* 31: 53-65.
- Lignier, O. (1887) *Recherches sur l'anatomie comparée des Calycanthées, des Mélastomacées et des Myrtacées*. (Thèse, 455 p.) Paris.
- Lison, L. (1960) *Histochimie et cytochimies animales. Principes et méthodes*. 2 vol. Paris.
- Lund, S. (1872) Baegeret hos kurvblomsterne, et histologisk forsøg på at haevede udvikligens enhed i planteriget. (Le calice des composées. Essai sur l'unité du développement dans le règne végétal.) *Bot. Tidsskr.* ser. 2, 2: 1-260.
- Maksymowich, R. & R. O. Erickson (1960) Development of the lamina in *Xanthium italicum* represented by the plastochrom index. *Amer. J. Bot.* 47: 451-459.
- Massey, K. (1928) The development of the leaves in certain periclinally variegated plants. *J. Genet.* 19: 357-372.
- Mer, M. E. (1883) Recherches sur les causes de la structure des feuilles. *Bull. Soc. Bot. France* 30: 110-129.
- Miller, H. A. & R. H. Wetmore (1946) Studies in the developmental anatomy of *Phlox drummondii* Hook. III. The apices of the mature plant. *Amer. J. Bot.* 33: 1-10.
- Moha, C. (1969) Cytologie des premiers stades de la cécidogénèse et de l'évolution de la galle d'*Eriophyes brevitaris* Focken sur *Alnus glutinosa* Gaertn. *Bull. Soc. Bot. France* 116: 145-164.
- Naudin, C. (1842) Résumé de quelques observations sur le développement des organes appendiculaires des végétaux. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 2, 18: 360-365.
- Pottier, J. (1921) Recherche sur le développement de la feuille des mousses. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 10, 3: 1-144.
- Renner, O. (1935a) Zur Kenntnis der nicht mendelnden Buntheit der Laubblätter. *Flora* 130: 218-290.
- (1935b) Zur Entwicklungsgeschichte randpanaschierter und reingrüner Blätter von *Sambucus*, *Veronica*, *Pelargonium*, *Spiraea*, *Chlorophytum*. *Flora* 130: 454-466.

- Rischkow, V. L. von (1936) Buntblättrige Chimaeren und der Ursprung des Mesophylles bei Dikotyledonen. *Genetica* 18: 313-336.
- Sachs, J. von (1874) *Traité de botanique, Traduit par Ph. Van Tieghem*. (1120 p.) Paris.
- Schwarz, W. (1927) Die Entwicklung des Blattes bei *Plectranthus fruticosus* und *Ligustrum vulgare* und die Theorie der Periklinalchimären. *Planta* 3: 499-526.
- Shushan, S. & M. A. Johnson (1955) The shoot apex and leaf of *Dianthus caryophyllus* L. *Bull. Torrey Bot. Club* 82: 266-283.
- Skutch, A. F. (1930) On the development and morphology of the leaf of the banana (*Musa sapientum* L.). *Amer. J. Bot.* 17: 252-271.
- Slade, B. F. (1957) Leaf development in relation to venation, as shown in *Cercis siliquastrum* L., *Prunus serrulata* Lindl. and *Acer pseudoplatanus* L. *New Phytol.* 56: 281-300.
- Steinheil, A. (1837) Observations sur le mode d'accroissement des feuilles. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 2, 8: 257-304.
- Sussex, I. M. (1955) Morphogenesis in *Solanum tuberosum* L.: experimental investigation of leaf dorsiventrality and orientation, in the juvenile shoot. *Phytomorphology* 5: 286-300.
- Tetley, U. (1932) The development and cytology of the leaves of healthy and "silvered" *Victoria* plum trees. *Ann. Bot. (London)* 46: 633-652.
- Trécul, A. (1853) Mémoire sur la formation des feuilles. *Ann. Sci. Nat. Bot.* ser. 3, 20: 235-314.
- Turlier, M. F. (1968) Observations sur l'ontogenèse précoce chez une Aracée, *Scindapsus argyrea* Engl. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 266: 2067-2070.
- Van Tieghem, P. (1891) *Traité de botanique*. 2 vol. (1856 p.) Paris.
- Vintejoux, C. (1964) Sur l'ontogenèse des feuilles et de leurs dépendances: les utricules chez *Utricularia neglecta* L. (Lentibulariacees). *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 258: 665-667.