

Zeitschrift: Saussurea : journal de la Société botanique de Genève
Herausgeber: Société botanique de Genève
Band: 5 (1974)

Artikel: Évolution du fonctionnement méristématique au cours du développement chez le *Pteris cretica* L. : apports des moyens d'études modernes
Autor: Michaux-Ferrière, Nicole
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1099306>

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: 17.04.2026

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

Evolution du fonctionnement méristématique au cours du développement chez le *Pteris cretica* L. Apports des moyens d'études modernes

NICOLE MICHAUX-FERRIÈRE

RÉSUMÉ

L'application des méthodes histoautoradiographique et cytophotométrique à l'étude du méristème caulinaire du *Pteris cretica* L. a permis de superposer au schéma structural obtenu par les techniques histocytologiques classiques, un schéma fonctionnel du point végétatif jeune et adulte. La variation du rôle joué par la cellule apicale dans le fonctionnement méristématique au cours du développement de la plante a pu ainsi être mise en évidence.

SUMMARY

In *Pteris cretica* L., the stem meristem has been studied at different developmental stages by means of histoautoradiographical and cytophotometrical methods. The results obtained enable the author to draw a functional scheme of the young and adult apical growing point in combination with the structural one, obtained by means of classical histocytological techniques. Thus the author shows the variation in the meristematic function of the apical cell in the course of the development of the plant.

ZUSAMMENFASSUNG

Der Autor studiert mit Hilfe zytophotometrischer und histoautoradiographischer Methoden das Stammmeristem von *Pteris cretica* L. Die so gewonnenen Ergebnisse, kombiniert mit denen der klassischen histocytologischen Technik ermöglichen die Erarbeitung eines Funktionsschemas junger und alter apikaler Vegetationskegel. Der Autor weist auf die unterschiedliche Funktion der apikalen Meristemzelle im Laufe der Entwicklung der Pflanze hin.

Introduction

Le regain d'intérêt pour l'étude des méristèmes a été provoqué, il y a maintenant vingt ans, par la mise à la disposition des chercheurs, de nouveaux moyens d'investigation. Des méthodes nouvelles complémentaires et quantitatives – l'histoautoradiographie et la cytophotométrie – permettaient enfin de réaliser une étude

dynamique des systèmes étudiés et d'aboutir ainsi à la compréhension du fonctionnement apical autrement que par simple déduction de la structure histocytologique. Au cours de ces dernières années, l'application de ces méthodes a permis d'expliquer le fonctionnement apical des végétaux supérieurs et d'aboutir à un schéma structural et fonctionnel peu discutable (Nougarède, 1967).

En ce qui concerne les Ptéridophytes qui, pour la plupart, ont un méristème caractérisé par une cellule apicale particulière, l'interprétation du fonctionnement méristématique soulève encore de nombreuses controverses (Gifford, 1960; Steeves, 1963; Soma, 1966; D'Amato & Avanzi, 1967; Sossountzov, 1969). Certes, Wardlaw et ses élèves, par le biais de la morphologie expérimentale, ont apporté de nombreux faits concernant les corrélations existant entre le méristème lui-même et les organes issus de lui ou entre différents territoires du méristème (Wardlaw, 1957; 1953, 1966), mais peu de données existent dans la littérature sur les caractéristiques métaboliques et fonctionnelles des diverses zones apicales.

Sossountzov (1969) a étudié au niveau des différents méristèmes caulinaires du *Marsilea*, le métabolisme du DNA et du RNA par la technique histoautoradiographique après incorporation de thymidine et d'uridine tritiées.

D'Amato & Avanzi chez le *Marsilea* (1965) et l'*Equisetum* (1967), ont montré par la méthode cytophotométrique que les cellules apicales radicales ou caulinaires ne pouvaient être endopolyploïdes.

Mais, à notre connaissance, aucune étude utilisant conjointement ces deux méthodes, pourtant complémentaires, n'a été réalisée sur le même matériel.

C'est pourquoi, afin d'aboutir à un schéma fonctionnel généralisable du méristème caulinaire des Ptéridophytes, nous nous sommes attachée à étudier à l'aide des mêmes techniques, le méristème d'un seul exemple: le *Pteris cretica* L., mais à diverses époques de sa vie. Ainsi, l'évolution au cours du temps, du fonctionnement méristématique et du rôle joué par l'apicale a pu être établie.

Matériel et méthodes d'étude

Matériel

La structure et le fonctionnement du méristème à l'état jeune, ainsi que sa mise en place dans l'embryon, ont été étudiés sur des jeunes sporophytes et des prothalles obtenus par la culture de spores en conditions stériles sur un milieu de Knop diulé au 1/4 auquel ont été adjoints des oligo-éléments de Berthelot. Lorsque les plantules possèdent 4 à 5 feuilles, elles sont transférées dans un bac "Riviéra" sur de la Vermiculite, puis, lorsque 10 à 12 feuilles sont présentes, en serre, en pleine terre sous des conditions contrôlées de température ($20^{\circ}\text{C} \pm 2$), d'humidité (80%) et d'éclairement ($8 \cdot 10^4 \text{ ergs cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Ces conditions, favorables à un bon développement, permettent d'étudier, tout au long de l'année, des plantes en état de croissance active.

Méthodes d'étude

Techniques histologiques

L'observation de sections sériées, longitudinales et transversales, permet tout d'abord, d'établir la structure du méristème dans l'espace et de préciser le fonctionnement plastochronique, ainsi que les diverses étapes de la différenciation de la feuille et du système vasculaire.

Techniques histochimiques

Les caractères métaboliques de chaque zone apicale définie par l'histologie sont ensuite dégagés par les résultats issus de quelques réactions histochimiques:

- la réaction de Feulgen (Lison, 1960) qui met en évidence le DNA nucléaire;
- le test de Brachet (Lison, 1960) qui révèle la plus ou moins grande abondance de RNA cytoplasmique et nucléolaire;
- la méthode de Barnett & Seligman (1952), qui permet la détection des protéines à groupement – SH;
- la technique du PAS (Lison, 1960) qui colore en rouge pourpre les composés polysaccharidiques donc l'amidon;
- les lipides enfin, sont colorés par le noir Soudan B sur des échantillons préalablement fixés par le mélange de Méves.

Techniques cytologiques

Les caractéristiques cytologiques de chaque zone sont précisées par une étude en microscopie photonique puis en microscopie électronique. Pour les observations en microscopie électronique, les échantillons sont orientés, lors de leur inclusion dans l'araldite, de façon à obtenir des sections les plus longitudinales possibles. La réalisation de sections semi-fines permet de contrôler, par leur observation en microscopie photonique, si le plan de coupe est satisfaisant. Des sections ultra-fines, autant que possible sériées, sont alors réalisées dans la zone intéressante.

Le fonctionnement du méristème dans son ensemble et de la cellule apicale en particulier est ensuite abordé par les méthodes quantitatives de détermination des index mitotiques avec application des tests statistiques et par les méthodes histoautoradiographique et cytophotométrie, toutes deux soumises aux mêmes appréciations quantitatives.

Technique histoautoradiographique

La technique histoautoradiographique visualise les lieux d'incorporation d'un précurseur radioactif. Si l'on fournit à une plante un précurseur spécifique d'un acide nucléique marqué au tritium (thymidine tritiée, précurseur spécifique de DNA

par exemple) on peut localiser, au niveau de son méristème, les synthèses nucléiques qui se sont effectuées durant le temps de contact avec le traceur.

Les différences d'intensité du métabolisme du DNA peuvent ainsi être mises en évidence dans les diverses zones apicales, à condition qu'une étude critique des modalités d'incorporation de la thymidine tritiée par la plante ait été préalablement réalisée.

En suivant, pour une zone donnée, l'évolution en pourcentage des noyaux marqués au cours d'incorporations de durée de plus en plus longue, on peut déterminer le temps d'incorporation nécessaire pour obtenir dans cette zone, un pourcentage de noyaux marqués proche de 100%.

Si l'on considère que l'ensemble cellulaire étudié est asynchrone, c'est-à-dire que toutes les cellules qui constituent cet ensemble ont chacune autant de chances de se trouver, au moment du traitement, à n'importe quel stade de leur cycle mitotique, on peut dire que le temps d'incorporation nécessaire pour obtenir 100% de noyaux marqués est égal à la durée totale du cycle mitotique "T" des cellules étudiées. Cette technique est celle dite du "marquage continu" (Clowes, 1961; Saint-Côme, 1969).

La technique du marquage bref ou "Flash labelling" (Wimber, 1960; Kusanagi, 1964; Sparvoli & al., 1966) permet de déterminer, pour chaque ensemble cellulaire étudié, la durée de chacune des quatre phases du cycle; M: mitose, G₁: phase de pré-synthèse, S: phase de synthèse et G₂: phase de post-synthèse.

On fournit aux échantillons étudiés de la thymidine tritiée durant un temps bref relativement à T. Après lavage à l'eau courante puis à la thymidine froide, les plantes traitées sont remises en culture sur milieu non radioactif. Les méristèmes sont prélevés et fixés après des temps de remise en culture de plus en plus longs.

Au cours du temps d'incorporation, seuls les noyaux alors en synthèse, deviennent radioactifs. Lors de la remise en culture sur milieu non radioactif, ces noyaux poursuivent normalement leur cycle; ils passent en phase de post-synthèse, G₂, puis en mitose, M. Ces mitoses sont alors radioactives. Le temps de remise en culture nécessaire pour obtenir, sur les échantillons étudiés les premières mitoses marquées, est égal à la durée de la phase G₂. Si l'on étudie une population de cellules qui se divisent très activement (méristèmes radiculaires par exemple), la courbe du pourcentage des mitoses marquées en fonction du temps de remise en culture sur milieu normal permet d'évaluer la durée de chacune des quatre phases du cycle, en particulier celle de la mitose, M, et de la phase de synthèse, S. Connaissant la durée de G₂, M et S ainsi que celle de T (durée totale du cycle mitotique) obtenue par la technique du marquage continu, on peut aisément calculer la longueur de la phase de pré-synthèse, G₁.

Lorsque les cellules se divisent peu fréquemment (cas des méristèmes caulinares des Ptéridophytes) on ne peut valablement établir la courbe du pourcentage des mitoses marquées en fonction du temps de remise en culture.

La durée de la phase de synthèse, S, peut cependant être évaluée si l'on applique le raisonnement de "Montezuma de Carvalho" (1962); "Le pourcentage de noyaux radioactifs, observé après une période minimale de traitement avec le traceur (nS), correspond à la fraction du cycle en % durant lequel une cellule synthétise du DNA (tS)": T étant connu; $tS = T \times nS/100$.

Pour calculer la durée de la mitose, M, on considère que, les cellules étudiées étant asynchrones, le rapport nM/tM (dans lequel nM est l'index mitotique) est égal au rapport nS/tS.

Ainsi, la durée de M, tM , est égale à: $nM \times tS/nS$.

Toutefois, ces durées ainsi déterminées ne sont qu'approximatives; elles n'ont pas de valeur absolue; elles ne sont intéressantes que dans la mesure où elles permettent de savoir si les cellules étudiées ont un cycle caractérisé par une phase G_1 ou G_2 prédominante.

Les résultats obtenus sur le cycle mitotique par la méthode histoautoradiographique ne peuvent être correctement interprétés que si certaines précautions sont prises:

- les ensembles cellulaires étudiés doivent regrouper des cellules ayant à peu près le même comportement;
- les pourcentages de noyaux marqués, calculés pour chaque zone, doivent être comparés entre eux par le test statistique du χ^2 qui indiquera si les différences enregistrées entre les diverses zones sont ou non significatives.

Afin de savoir si les synthèses décelées par cette méthode sont bien les prémices de futures divisions, on doit établir pour chaque zone, des comparaisons entre le pourcentage de noyaux marqués et l'index mitotique. Mais seule la méthode cytophotométrique permettra de savoir si une polyploïdisation s'installe dans une zone donnée, donc si les synthèses observées sont ou non suivies de mitoses.

Technique cytophotométrique

Cette méthode repose sur la spécificité de la réaction de Feulgen pour le DNA et sur la proportionnalité qui existe entre l'intensité de la coloration obtenue et la quantité de DNA présente. Les mesures cytophotométriques réalisées sur les noyaux entiers contenus dans les sections préalablement traitées par la réaction de Feulgen, permettent d'estimer, en unités arbitraires, la quantité de DNA nucléaire donc le degré de ploïdie ou de polyploïdie des noyaux étudiés. Pour obtenir des mesures les plus reproductibles possibles, la méthode de Patau (1952) et Ornstein (1952) est utilisée. Pour chaque noyau étudié, cette méthode nécessite des mesures à deux longueurs d'ondes différentes.

Les quantités de DNA des noyaux étudiés sont des quantités relatives par rapport aux valeurs moyennes correspondant à 2C et 4C (quantité de DNA des noyaux à $2n$ et $4n$ chromosomes) déterminées par une étude préalable des noyaux respectivement en télophase ou en métaphase. Pour chaque ensemble de noyaux, les séries de valeur sont regroupées en histogramme de densité de fréquence (Michaux, 1971b).

Les résultats obtenus permettent, non seulement de déceler les noyaux polyploïdes (quantité DNA $> 4C$) mais également de déterminer dans un ensemble de cellules diploïdes, le pourcentage de cellules à 2C; 2C-4C; 4C, cellules qui, au moment de leur fixation, étaient respectivement en phase G_1 , S et G_2 .

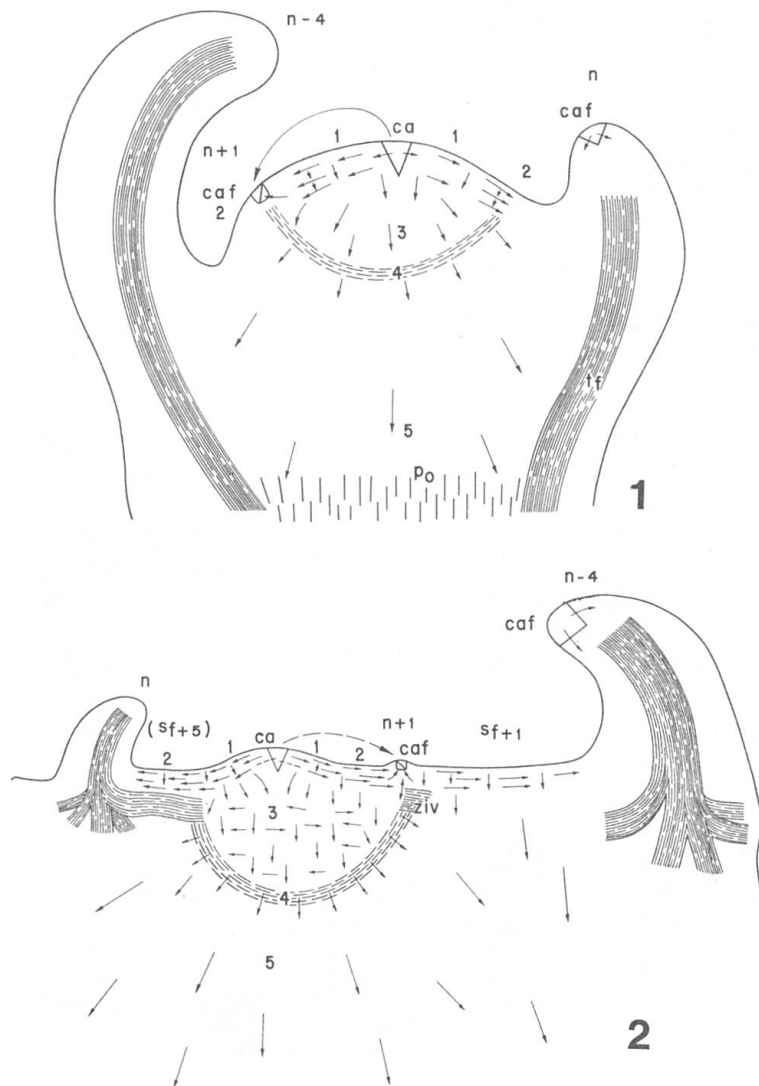


Fig. 1 et 2. — Schémas structurels et fonctionnels du méristème apical caulinaire jeune et adulte du *Pteris cretica* L.

Ca, cellule apicale; caf, cellule apicale foliaire; 1, 2, 3, 4, 5, les cinq zones histologiques. Les petites flèches situées à l'intérieur du méristème indiquent l'origine des cellules constituant les diverses zones et leur devenir. La densité de ces flèches traduit la fréquence plus ou moins grande des mitoses, leur sens précise l'orientation des cloisonnements.

Détail de la figure 1. — n , $n+1$ et $n-4$, primordiums de rang n , $n+1$ et $n-4$; tf, trace foliaire; po, protostèle. La grande flèche reliant la cellule apicale de la tige à l'apicale foliaire de la future feuille $n+1$, indique le rôle régulateur joué par l'apicale de la tige sur l'initiation des apicales foliaires.

Détail de la figure 2. — $n+1$, n , $n-4$, primordiums et ébauche foliaire de rang $n+1$, n et $n-4$; sf+1 et sf+5, segments foliaires en construction des feuilles de rang $n+1$ et $n+5$; ziv, zone d'initiation vasculaire. Les petites flèches en pointillé partant de l'apicale vers la zone 1 indiquent que les dérivées de l'apicale ne sont plus formées régulièrement. La grande flèche en pointillé reliant la cellule apicale du rhizome à l'apicale foliaire de rang $n+1$ témoigne d'une relation possible entre le fonctionnement de l'apicale caulinaire et la mise en place des apicales foliaires.

Résultats

Structure et fonctionnement du jeune méristème

Le méristème, situé à l'aisselle de la première feuille (pl. Ia, F1) et qui vient de former la feuille de rang 2, F2, est déjà bien structuré. Une étude histocytologique (Michaux, 1971a) permet de reconnaître cinq zones.

La cellule apicale, Ca, aisément repérable par sa forme, ses dimensions et son aspect cytologique est bordée de quelques grandes cellules prismatiques. L'ensemble constitue la zone 1 (pl. Ia, 1). De part et d'autre, de petites cellules cubiques parmi lesquelles s'individualisent les apicales foliaires forment la zone 2 (pl. Ia, 2). Cette zone initiatrice de feuilles et qui présente des caractères beaucoup plus méristématiques que la zone 1 est organogène. Sous la zone 1, un petit massif de cellules isodiamétriques, ou zone 3 (pl. Ia, 3) est limitée en profondeur par une ou deux assises de cellules allongées qui constituent la zone 4 (pl. Ia, 4). Cette zone fonctionne comme un méristème médullaire et fournit les cellules de la zone 5 (pl. Ia, 5) qui se différencient rapidement en éléments vasculaires de la protostèle centrale. Les observations en microscopie électronique, l'évaluation du rapport nucléoplasmique (RNP) et les études histochimiques (Michaux, 1971b) montrent l'existence de deux gradients de dédifférenciation: depuis l'apicale jusqu'aux cellules de la zone 2 et depuis l'apicale jusqu'aux cellules de la zone 4.

Ce méristème ainsi structuré émet régulièrement des feuilles grâce à son fonctionnement plastochronique. Chaque apicale foliaire se différencie à partir d'une cellule superficielle de la zone 2 (pl. Ib, cs) qui s'accroît en augmentant sa méristématité, puis se divise obliquement. Cette division donne naissance à l'apicale foliaire et à sa première dérivée.

La simultanéité entre le recloisonnement de l'apicale caulinaire et la mise en place de l'apicale foliaire (pl. Ib), souvent remarquée dans les jeunes méristèmes, incite à penser que l'apicale de la tige joue un rôle régulateur dans la mise en place des feuilles donc dans le fonctionnement des hélices foliaires.

La détermination de la durée des cycles mitotiques dans les diverses zones histologiques par la méthode histoautoradiographique après incorporation de thymidine tritiée (Michaux, 1971c) ainsi que les résultats issus de la méthode cytophotométrie (Michaux, 1971b) conduisent à une interprétation fonctionnelle (fig. 1).

La cellule apicale possède un cycle mitotique régulier diploïde de 72 heures (pl. IIa) au cours duquel, elle s'arrête plus de 36 heures en phase de post-synthèse, G₂ (Michaux, 1971c). Elle émet donc régulièrement, chaque trois jours, sur l'une de ses faces une dérivée. La cellule apicale jeune est histogène.

Les dérivées de l'apicale et leurs descendantes se recloisonnent de façon anticline et péricline de plus en plus vite à mesure qu'elles se rapprochent puis s'intègrent à la zone 2 organogène dont les cellules ont un cycle d'une durée de 36 heures (Michaux, 1971c). En même temps que la durée du cycle diminue le long du gradient de dédifférenciation, la durée relative de G₂ par rapport à T devient brève; par contre celle de la phase G₁ augmente (Michaux, 1971c).

Les premiers cloisonnements périclines subis par les dérivées immédiates de l'apicale alimentent la zone 3 dont les cellules se recloisonnent dans toutes les directions

et fournissent en particulier la zone 4. Les cellules de cette zone, par une activité essentiellement péricline, donnent le matériel cellulaire de la zone 5. Dans la zone 5, les cellules commencent à se différencier alors qu'elles sont en phase G_1 puis certaines d'entre elles subissent une dernière synthèse de DNA et poursuivent leur différenciation alors qu'elles sont en phase de post-synthèse G_2 donc avec un contenu en DNA égal à $4C$ (Michaux, 1971b).

Structure et fonctionnement du méristème adulte

Lorsque le méristème a formé une douzaine de feuilles, l'axe de la plante n'est plus une tige érigée orthotrope mais un rhizome plagiotrope. Ce changement morphologique et anatomique témoigne du passage de la plante à l'état adulte. Une section longitudinale axiale telle que celle présentée par la planche IIb, montre que les cinq zones histologiques décelées dans le méristème jeune se retrouvent dans le méristème adulte avec des dimensions accrues. La zone 5, constituée par un tissu parenchymateux, est particulièrement développée. C'est son importance qui explique le volume atteint par le méristème adulte. Les deux gradients de dédifférenciation décelés dans le méristème jeune sont encore repérables à l'état adulte, bien que, dans son ensemble ce méristème acquiert un aspect différencié remarquable (Michaux, 1968; 1971a). La cellule apicale en particulier accuse davantage encore qu'à l'état jeune son originalité par rapport aux autres cellules du méristème. Très volumineuse (pl. III), elle renferme un noyau arrondi, N, peu chromatique; son rapport nucléoplasmique (RNP) a été évalué à $1/55$. Dans les membranes latérales restées fines, de très nombreux plasmodesmes, pd, témoignent des relations étroites qui l'unissent à ses voisines. Le vacuome, v, est très développé et le cytoplasme peu abondant est réduit à un film périnucléaire relié à la couche pariétale par de fins trabécules, tc. Ce cytoplasme est de plus envahi de plastides amylofères volumineux (pl. III, pa) et de nombreux globules lipidiques, l; de ce fait le pourcentage de cytoplasme libre donc actif est particulièrement réduit.

Les feuilles s'élaborent au niveau de la zone 2 (voir pl. IIb, P) de la même façon que dans le méristème jeune; toutefois, le fonctionnement plastochronique est plus lent (Michaux 1971b et Michaux-Ferrière, 1973). Le système vasculaire, qui n'est plus à ce stade une protostèle mais une dictyostèle, se différencie dans la zone 5 au contact de la zone 4 qui représente, sur une section longitudinale axiale, la "zone d'initiation vasculaire" (Michaux, 1971a).

Si l'on essaie d'établir le rôle joué dans le méristème adulte par l'apicale d'après les seules observations histocytologiques et histochimiques, on ne peut conclure qu'à l'inactivité d'une cellule aussi différenciée. Les résultats obtenus par les techniques histoautoradiographique et cytophotométrique permettent d'apporter quelques précisions et d'aboutir à un schéma fonctionnel (fig. 2).

Les mesures cytophotométriques réalisées sur un grand nombre de méristèmes adultes montrent (tableau 1) que le contenu en DNA nucléaire de l'apicale peut atteindre $16C$. L'apicale adulte est donc capable à un certain moment de sa vie adulte de devenir endopolyploïde par endoduplication. De ce fait, certaines synthèses de DNA subies par l'apicale ne sont pas suivies de mitose. A un certain moment, l'apicale adulte ne fournit donc plus régulièrement de dérivées. Elle a perdu le rôle histogène qu'elle possédait à l'état jeune (Michaux, 1970, 1971b).

	Zone 1	Zone 2	Zone 3	Zone 4	
	Cellule apicale	Dérivées de l'apicale			
2c	20	36.1	44.5	38.2	39.6
4c	40	46	46.6	47.3	50
8c	35	16.2	7.3	10.9	6.2
16c	5	1.7	1.6	3.6	4.2

Tableau 1. — Pourcentages de noyaux dans les quatre zones histologiques des méristèmes apicaux adultes selon la quantité de DNA (2c, 4c, 8c, 16c) qu'ils renferment. Mesures effectuées sur les noyaux de cinquante sections longitudinales axiales de méristème traités par la réaction de Feulgen, soit: 50 noyaux de cellules apicales, 248 noyaux de cellules dérivées de l'apicale; 440 noyaux de cellules de la zone 2; 230 noyaux de cellules de la zone 3 et 159 noyaux de cellules de la zone 4.

Les données fournies par l'histoautoradiographie (Michaux, 1971b) montrent que le long de deux gradients de différenciation le cycle mitotique est de plus en plus bref. Ce fait, incite à penser que l'activité histogène de l'apicale est transmise, lorsque celle-ci devient polyploïde, aux cellules prismatiques, voisines de la cellule apicale.

Les résultats histoautoradiographiques obtenus après incorporation de thymidine tritiée selon la méthode du marquage continu prouvent que les apicales adultes qui ne se divisent plus régulièrement subissent cependant toujours des synthèses rythmiques de DNA (Michaux-Ferrière, 1973).

Ainsi, lorsque l'apicale a un contenu de DNA égal à 4C, la synthèse de DNA suivante provoquera:

- soit une augmentation du niveau de ploïdie, si cette synthèse n'est pas suivie de mitose;
- soit l'émission d'une dérivée $4n$ si, au contraire, cette synthèse est suivie d'une mitose.

En effet, la présence de quelques cellules polyploïdes dans les diverses zones du méristème adulte (voir tableau 1) tend à prouver que l'apicale, une fois devenue endopolyploïde, peut cependant émettre de temps à autre des dérivées polyploïdes. Ainsi, s'édifierait peu à peu un méristème polyploïde, étape préliminaire à la formation d'une plante entièrement polyploïde.

Dans la zone 5 qui correspond à la zone de différenciation, la méthode cytophotométrique, associée à la technique histoautoradiographique, montre que les cellules commencent leur différenciation alors qu'elles sont en phase de pré-synthèse, G_1 , puis un certain nombre d'entre elles subissent des synthèses répétées de DNA,

synthèses non suivies de mitoses. Certaines cellules deviennent donc polyploïdes au cours de leur différenciation (Michaux, 1971b). Ces résultats sont tout à fait en accord avec ceux de D'Amato (1952) qui, par d'autres méthodes, a établi la fréquence des tissus polyploïdes chez les végétaux.

Conclusion

Evolution du fonctionnement méristématique

Connaissant les particularités structurales et fonctionnelles du méristème jeune et les différents états possibles atteints par le méristème adulte, on peut essayer de comprendre l'évolution de ce méristème au cours du développement de la plante.

Le stade de jeunesse est caractérisé morphologiquement par une tige érigée dont le système vasculaire est une protostèle. La cellule apicale possède à ce moment-là un cycle mitotique régulier, diploïde dont la phase de post-synthèse, G_2 , est prédominante; elle joue à l'intérieur du méristème un rôle histogène en émettant régulièrement des dérivées, mais aussi un rôle organogène puisque certaines de ses dérivées évolueront lorsqu'elles seront parvenues dans la zone 2, en apicales foliaires.

Lorsque la plante est devenue adulte, son axe est un rhizome plagiotrope dont le système vasculaire, complexe, est une dictyostèle. A mesure que la plante vieillit, le cycle mitotique de l'apicale devient plus lent. Cet allongement du cycle qui provoque la différenciation et l'augmentation de volume de l'apicale et du méristème dans son ensemble, peut être interprétée comme étant soit la cause, soit la conséquence du ralentissement du rythme plastochronique.

A un certain moment de sa vie, l'apicale adulte devient endopolyploïde. Il est difficile de préciser si ce phénomène intervient toujours à un moment précis de l'évolution de la plante. Mais si, comme l'affirme Clowes (1968) une longue phase de post-synthèse, G_2 , favorise l'endoduplication, on peut penser que l'apicale s'endopolyploïdise lorsque son cycle mitotique et en particulier la phase G_2 , atteint une durée déterminée.

Le fait que l'apicale s'endoduplique prouve qu'au cours d'un cycle, la mitose a été omise. L'apicale adulte parvenue à ce stade ne se divise donc plus régulièrement, elle a perdu le rôle histogène qu'elle possédait auparavant. Ce rôle est alors transmis aux cellules voisines. Cependant, l'apicale, devenue polyploïde subit toujours des synthèses régulières de DNA (Michaux-Ferrière, 1973). Ces synthèses sont suivies soit de l'augmentation du niveau de ploïdie, soit de l'émission d'une dérivée polyploïde après mitose.

La formation de dérivées polyploïdes provoque l'extension de la polyploïdie au méristème dans son ensemble puis à la plante entière. Ce processus très lent conduit, à notre avis, à la sénescence de la plante.

Ainsi, l'étude au moyen de techniques diverses et complémentaires, du *Pteris* au cours de son développement met en évidence l'évolution du rôle joué par l'apicale dans le méristème. C'est la variation de ce rôle qui explique peut-être l'importance différente accordée par les auteurs à la cellule apicale dans le fonctionnement méristématique.

Etudiée à l'état jeune (Gifford, 1960; Michaux, 1970, 1971b et c), l'apicale peut, par son activité, être considérée comme une initiale; elle est, en fait, à l'origine de tous les tissus de la plante. A l'état adulte, reconnue comme polyploïde (D'Amato & Avanzi, 1965, 1967; Michaux, 1970, 1971b) et observée comme étant particulièrement différenciée (Buvat & Liard, 1953; Sossountzov, 1969; Michaux, 1971a) cette cellule peut être considérée comme quiescente.

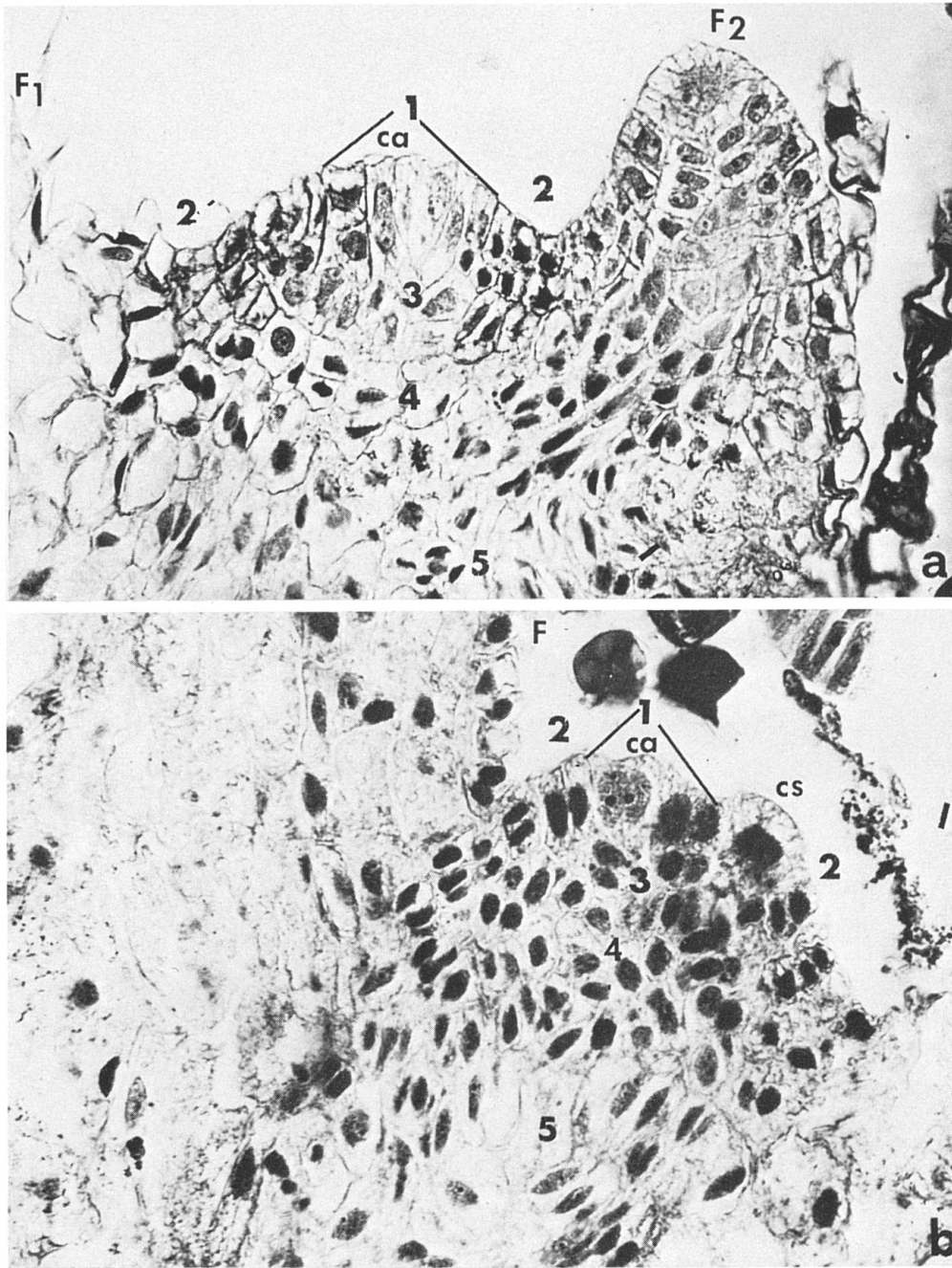
Cependant, si à un certain moment de sa vie dans le méristème adulte l'apicale perd son rôle histogène, elle semble conserver son rôle de régulation dans le fonctionnement des hélices foliaires puisque le rythme de ses synthèses de DNA correspond au rythme plastochronique (Michaux-Ferrière, 1973).

Il serait bien sûr, particulièrement intéressant de pouvoir préciser comment se réalise cette régulation, c'est-à-dire comment ou sous l'action de quels facteurs la synthèse du DNA au niveau de la cellule apicale déclenche la différenciation d'une apicale foliaire dans une zone précise du méristème.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

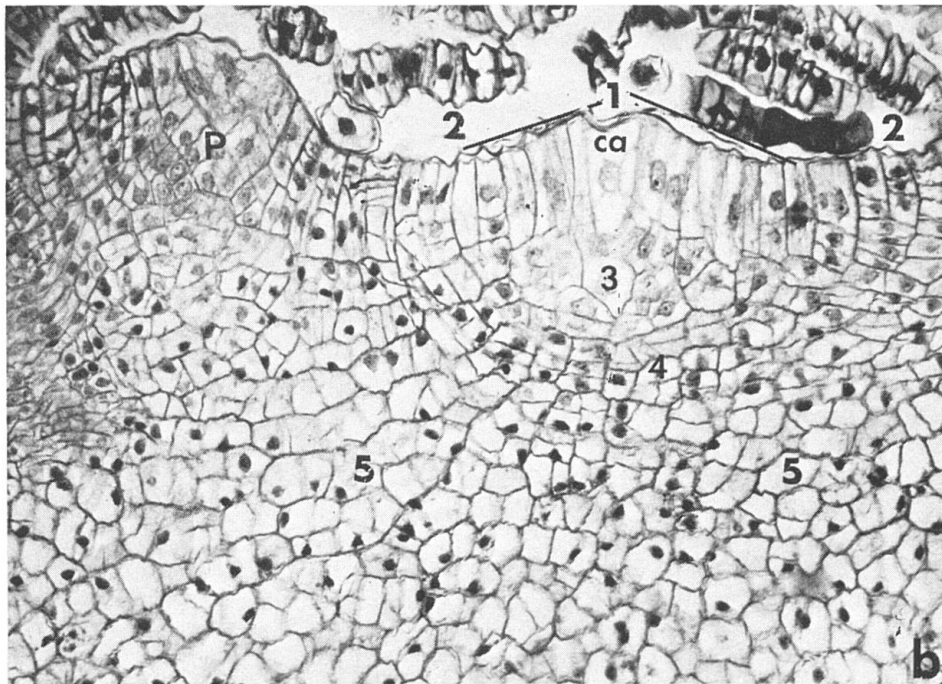
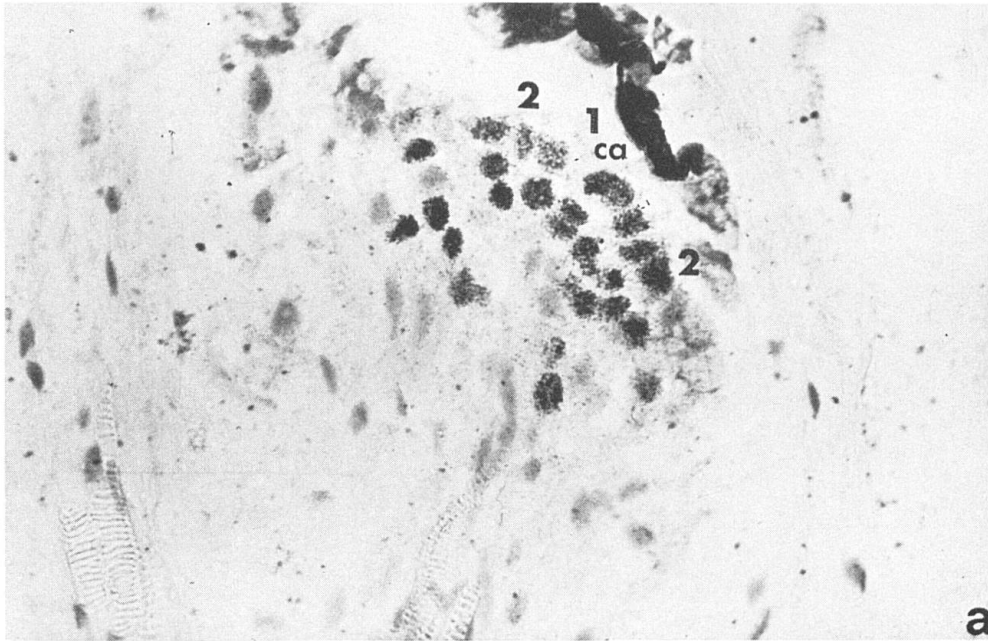
- Barnett, R. J. & A. M. Seligman (1952) Histochemical demonstration of protein bound sulfhydryl groups. *Science (Washington)* 116: 323-327.
- Buvat, R. & O. Liard (1953) Interprétation nouvelle du fonctionnement de l'apex d'*Equisetum arvense* L. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 237: 88-90.
- Clowes, F. A. L. (1961) Duration of the mitotic cycle in a meristem. *J. Ex. Bot.* 12: 283-293.
- (1968) The DNA content of the cells of the quiescent centre and root cap of *Zea Mays*. *New Phytol.* 67: 631-639.
- D'Amato, F. (1952) Polyploidy in the differentiation and function of tissues and cells in plants. *Caryologia* 4: 311-358.
- & S. Avanzi (1965) DNA content, DNA synthesis and mitosis in the root apical cell of *Marsilea strigosa*. *Caryologia* 18: 383-394.
- & S. Avanzi (1967) The shoot apical cell of *Equisetum arvense*, a quiescent cell. *Caryologia* 21: 83-89.
- Gifford, E. M. Jr (1960) Incorporation of H_3 thymidine into shoot and root apices of *Ceratopteris thalictroides*. *Amer. J. Bot.* 47: 834-837.
- Kusanagi, A. (1964) Cytological studies on *Luzula chromosoma*. Duration of the mitotic cycle in root meristem on *Luzula purpurea* as measured with thymidine H_3 . *Bot. Mag. (Tokyo)* 77: 77-80.
- Lison, L. (1960) *Histochimie et cytochimie animales*. Vol. I et II. Gauthiers-Villars, Paris.
- Michaux, N. (1968) Etude cytologique du méristème apical du *Pteris cretica* L. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 267: 1442-1444.
- (1970) Détermination par cytophotométrie de la quantité d'ADN contenue dans le noyau de la cellule apicale des méristèmes jeunes et adultes du *Pteris cretica* L. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 272: 656-659.
- (1971a) Structure et fonctionnement du méristème apical du *Pteris cretica* L. I. Etude cytologique, histochimique et histoautoradiographique. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 12, XII: 17-125.
- (1971b) Structure et fonctionnement du méristème apical du *Pteris cretica* L. II. Etude cytophotométrique. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 12, XII: 147-188.
- (1971c) Durée du cycle mitotique dans le méristème apical du jeune sporophyte du *Pteris cretica* L. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 273: 336-339.

- Michaux-Ferrière, N. (1973) Culture et comportement in vitro du méristème apical adulte du *Pteris cretica* L. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 277: 2149-2152.
- Montezuma de Carvalho, J. (1962) The period of DNA synthesis in the mitotic cycle of *Luzula purpurea*. *Bol. Soc. Brot.* 36: 179-185.
- Nougarède, A. (1967) Experimental cytology of the shoot apical cells during vegetative growth and flowering. *Int. Rev. Cytol.* 21: 203-351.
- Ornstein, L. (1952) The distributional error in microspectrophotometry. *Labor. Invest.* 1: 250-262.
- Patau, K. (1952) Absorption microphotometry of irregular shaped objects. *Chromosoma (Berlin)* 5: 341-362.
- Saint-Côme, R. (1969) Durée du cycle mitotique dans le point végétatif du *Coleus Blumei* Benth. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 268: 508-511.
- Soma, K. (1966) On the shoot apices of *Dicranopteris dichotoma* and *Diplopterygium glaucum*. *Bot. Mag. (Tokyo)* 79: 457-466.
- Sossountzov, L. (1969) Incorporation de précurseurs tritiés des acides nucléiques dans les méristèmes apicaux du sporophyte de la Fougère aquatique *Marsilea drumondii* A. Br. *Rev. Gén. Bot.* 76: 109-156.
- Sparvoli, E., H. Gay & B. P. Kaufman (1966) Duration of the mitotic cycle in *Haplopappus gracilis*. *Caryologia* 19: 65-71.
- Steeves, T. A. (1963) Morphogenetic studies on *Osmunda cinnamomea* L. The shoot apex. *J. Indian Bot. Soc.* 42A: 225-236.
- Wardlaw, C. W. (1947) Experimental investigations of the shoot apex of *Dryopteris aristata* Druce. *Philos. Trans. B* 232; 343-358.
- (1953) Comparative observations on the shoot apices of vascular plants. *New Phytol.* 52: 195-209.
- (1966) *Morphogenesis in plants: a contemporary study*. Methuen and Co Ltd. London.
- Wimber, D. E. (1960) Duration of the nuclear cycle in *Tradescentia paludosa* root tips as measured with H^3 -thymidine. *Amer. J. Bot.* 47: 828-834.



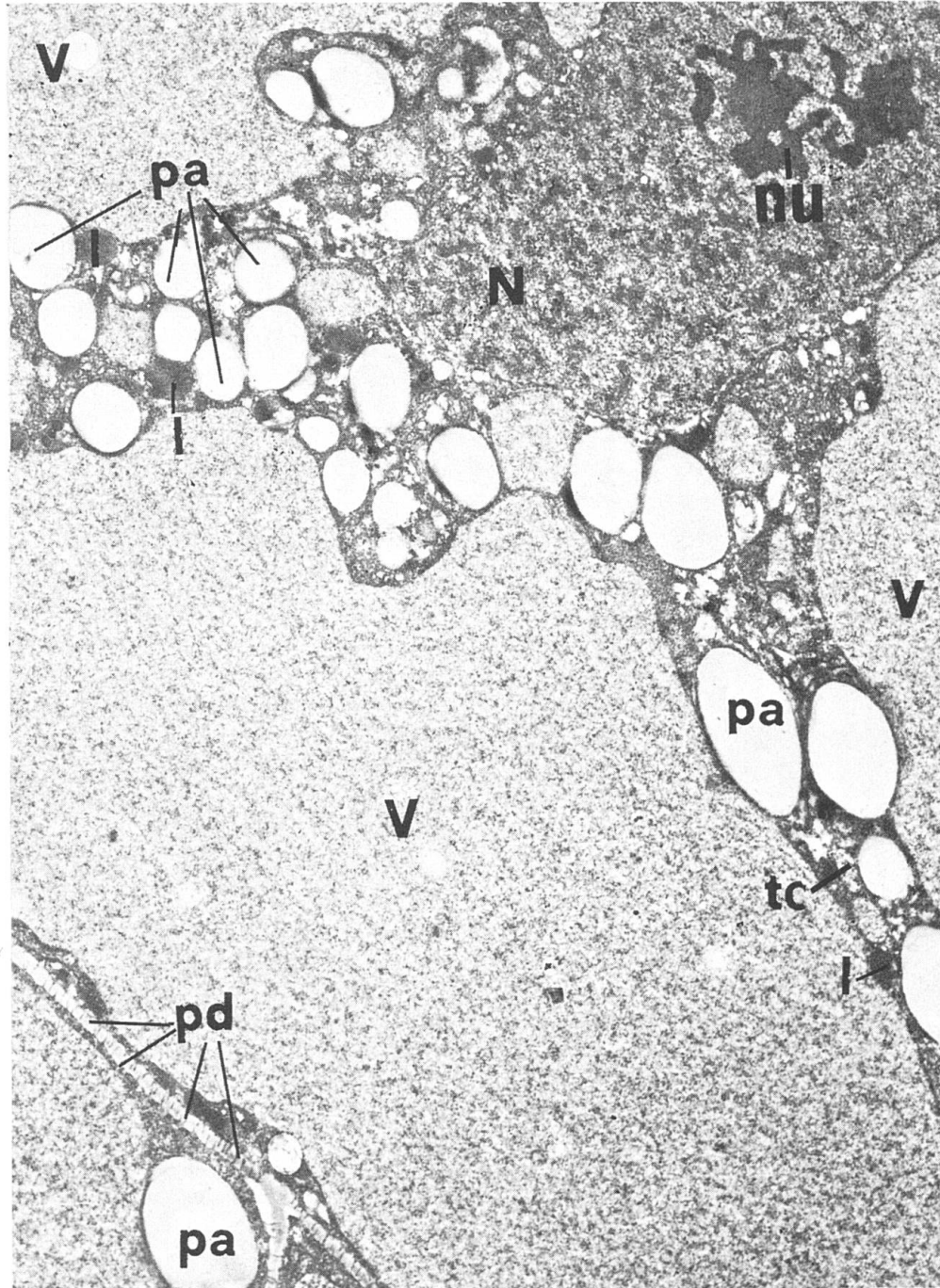
Sections longitudinales axiales du jeune méristème du *Pteris cretica* L.
 a, situé à l'aisselle de la première feuille, F₁, le méristème vient de construire la feuille de rang 2, F₂. Ca, cellule apicale; 1, 2, 3, 4, 5, les cinq zones histologiques. Ethanol, formol, acide acétique, vert de méthyle, pyronine (x 380).

b, une cellule superficielle, cs, de la zone 2 s'accroît; elle va subir une division oblique qui isolera l'apicale de la feuille de sa première dérivée. Noter la simultanéité entre le recloisonnement de l'apicale caulinaire, ca, et l'initiation de l'apicale foliaire. Navachine, hématoxyline (x 380).



a, histoautoradiographie d'une section longitudinale axiale du méristème caulinaire jeune du *Pteris cretica* L. Après une incorporation de thymidine tritiée (activité spécifique 4 Ci/mM, concentration 30 μ ci/ml) durant 72 heures, les noyaux des cellules du méristème et en particulier celui de l'apicale sont radioactifs. Bleu d'azur B (x 380).

b, section longitudinale axiale du méristème apical caulinaire adulte du *Pteris cretica* L. Ca, cellule apicale; 1, 2, 3, 4, 5, les cinq zones histologiques. Ethanol, formol, acide acétique, vert de méthyle, pyronine (x 240).



Aspect en microscopie électronique d'une partie de la cellule apicale adulte du *Pteris cretica* L. *l*, gouttelettes lipidiques; *N*, noyau; *nu*, nucléole; *pa*, plaste amylofère; *pd*, plasmodesme; *tc*, trabécule cytoplasmique; *v*, vacuole. Fixateur: glutaraldéhyde post osmié; contrastant K Mn O₄ (x 7250).