



PANACHURE DU FEUILLAGE D'UN FORSYTHIA SP.
© INRA, A. CADIC

Botanique

À LA POURSUITE DE TOUTES LES CHIMÈRES

Par Alain Cadic

Le mot chimère fait référence à l'animal fantastique de la mythologie grecque portant une tête de lion sur un corps de chèvre et pourvu d'une queue en forme de tête de dragon. Même si elles revêtent un caractère moins fantasmagorique que dans l'imaginaire antique, l'existence de chimères est avérée chez les animaux, y compris chez l'homme¹. Chez les végétaux, l'existence de chimères est connue de longue date et l'exploitation à des fins horticoles en a été banalisée.

Par analogie au mythe ancien, le mot chimère pourrait s'appliquer à des animaux ou des végétaux dont le corps est constitué de cellules, de tissus ou de parties génétiquement distinctes. Cependant, cette définition très large a été fréquemment restreinte pour ne s'appliquer qu'aux seuls tissus. L'exemple le plus évident est celui d'une répartition de tissus chlorophylliens et non chlorophylliens dans les panachures du feuillage.

On doit au botaniste allemand Hans Winkler (1877-1945) l'emploi, dès 1907, de ce terme.

— LES CHIMÈRES AU SENS RESTREINT —

La chimère, au sens habituel, désigne l'arrangement de tissus constitués de cellules portant des informations génétiques distinctes. Ces chimères peuvent avoir pour origine une mutation naturelle mais elles peuvent également résulter de traitements mutagènes².

Des chimères peuvent survenir chez tous les végétaux, mais elles disparaissent rapidement chez les plantes annuelles ou bisannuelles qui ne survivent pas à la formation de leurs fruits. Chez les plantes pérennes, arbustives ou vivaces, les chimères ont été de longue date repérées par les horticulteurs et désignées chez les anglo-saxons par le vocable 'sport'. Elles peuvent être conservées par multiplication végétative.

— ORIGINE DES CHIMÈRES : LE MÉRISTÈME —

Les bourgeons sont des structures organisées protégées par des écailles. Leur dissection laisse apparaître des structures foliacées rudimentaires organisées selon la phyllotaxie³ propre à chaque espèce. La partie terminale, ou méristème, se présente sous la forme d'un dôme où les cellules sont (ou seront) soumises à des divisions nombreuses pour donner des pousses végétatives axillaires nouvelles ou pour se transformer en inflorescence.

Les divisions cellulaires, qui se produisent par mitose, donnent des cellules dont le patrimoine génétique est identique à celui de la cellule qui leur a donné naissance. Ce processus est ordinairement régulier et la stabilité de son déroulement garantit le maintien de l'identité des caractéristiques génétiques. C'est un effet de positionnement et de régulation qui font que les cellules formées deviendront des cellules épidermiques, des stomates, des vaisseaux, des poils, du parenchyme, ... (Voir encadré).

Ce bel ordonnancement peut être perturbé par les mutations naturelles ou provoquées.

— AVENIR DES CELLULES MUTÉES DANS LE MÉRISTÈME —

Dans un méristème, chaque cellule peut être considérée comme une cible indépendante à l'égard de la mutation. La probabilité qu'à un instant donné, deux cellules portent strictement la même mutation est extrêmement faible et l'on doit donc considérer qu'un méristème peut porter une à plusieurs mutations distinctes. Dans un but de simpli-

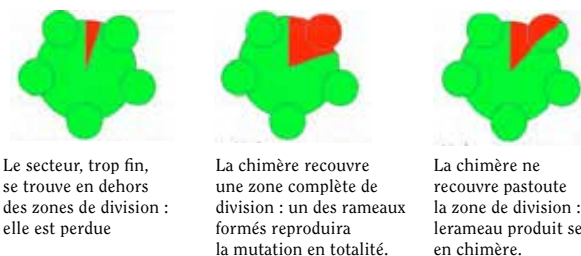


FIGURE 1 : AVENIR D'UNE CHIMÈRE SECTORIELLE SELON SON AMPLÉUR ET SON POSITIONNEMENT. LE MÉRISTÈME EST VU DE DESSUS ET 5 MÉRISTÈMES AXILLAIRES SONT REPRÉSENTÉS.

fication, on peut envisager qu'une seule mutation affecte une seule cellule et, dans cette situation simplifiée, l'avenir de la cellule affectée peut être varié.

Si la mutation est létale, la cellule n'a aucune descendance par mitose et le méristème continue sa croissance et son développement sans altération perceptible.

Si la mutation est non létale, sa contribution va dépendre de ses capacités de division et de son positionnement ; il peut arriver que la mutation conduise à une diminution d'activité telle que la cellule soit peu compétitive par rapport à ses voisines et que ses capacités de colonisation soient faibles au point même de faire disparaître la mutation.

— ORGANISATION DES CHIMÈRES —

Chez les angiospermes⁴, les chimères sont classées selon la répartition de la mutation par rapport au tissu d'origine.

On parle de chimère péricline lorsque le tissu muté a envahi les couches périphériques du méristème et en particulier la couche cellulaire qui conduit à la formation de l'épi-

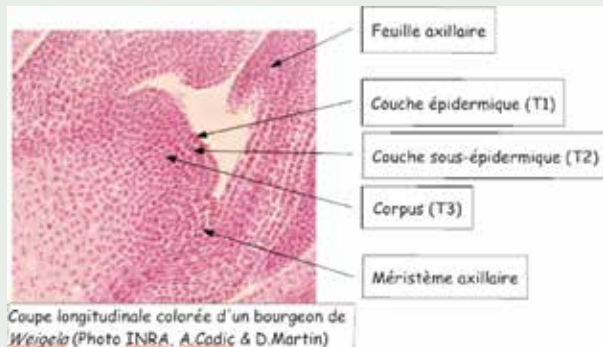
1- Naturellement, des échanges de cellules entre la mère et le fœtus ont été montrés chez l'homme. Chez le ouistiti, des œufs fécondés peuvent fusionner et donner des individus complètement chimériques. Artificiellement on a pu créer un animal chimérique entre une chèvre et un mouton. Pour les besoins de la connaissance, des cellules chimériques sont créées, en particulier à partir de cellules souches.

2- Voir dans Jardins de France N°628, 629 et 630 'La mutagénèse en pleine mutation'

3- La phyllotaxie définit l'ordre dans lequel les feuilles sont disposées sur les rameaux

4- Le méristème des conifères fonctionne d'une manière légèrement différente ; s initiales de l'apex sont responsables de la formation des axes feuillés

LA DIFFÉRENCIATION D'UN MÉRISTÈME VÉGÉTATIF



Les travaux de l'école française (R.Buvat, 1914-2001/L. Plantefol, 1891-1983) et de l'école américaine (H.Dermen, 1896-1977) ont conduit à considérer que les méristèmes d'angiospermes sont constitués d'un corpus (T3 ou L3) qui conduit à la formation des racines, des parenchymes et des vaisseaux libéro-ligneux. Ce corpus est recouvert de deux couches principales, la tunica 2 (T2 ou L2) d'où pro-

viennent les gamètes et, en périphérie, la tunica 1 (T1 ou L1) qui donne les structures épidermiques (épiderme, stomates et aiguillons comme ceux des ronces ou des rosiers). L'étude des chimères de nombre de chromosomes ainsi que celle des panachures du feuillage ont permis de mieux comprendre l'organisation des méristèmes. D'un point de vue pratique, si une chimère est localisée dans le corpus, l'horticulteur a de bonnes chances d'obtenir un mutant homogène en réalisant des boutures de racine ou en favorisant la régénération de plantes entières à partir de cet organe. Si le mutant est localisé en L2, une descendance sexuée peut permettre de sauvegarder la mutation mais la régénération à partir de tissus prélevés dans cette zone sera très efficace. Enfin, si la chimère affecte la couche épidermique, seule une régénération à partir de cellules épidermiques permettra d'obtenir un mutant homogène à l'abri de tout retour au type.

derme. Des exemples sont connus : les mûres sans épines, les mutants du cépage Pinot, les mutants de coloration de l'épiderme de divers fruits ou, plus complexes à mettre en évidence, les mutants du nombre de chromosomes entre l'épiderme et les structures plus internes des fruits comme la pomme. C'est d'ailleurs ces derniers mutants qui ont permis de mieux comprendre le fonctionnement des méristèmes. Ces chimères sont relativement stables dans le temps et au cours de la multiplication végétative.

— CHIMÈRES SECTORIELLES —

On parle de chimères sectorielles lorsque la mutation, dans un secteur du méristème, atteint toutes les couches contri-

buant à son architecture. La phyllotaxie (ordre d'apparition des feuilles axillaires sur une tige) peut ou non favoriser le maintien de la chimère. Pour que la mutation soit conservée, il faut qu'elle se trouve dans une zone d'émergence des feuilles axillantes (Figure 1)

Les chimères les plus couramment observées sont les panachures du feuillage. Mais attention toutes les panachures ne sont pas nécessairement des chimères : la différence de couleur des feuilles de *Pilea cadierei* est due à la présence de bulles d'air dans l'épiderme et au différentiel de réflexion de la lumière qui s'en suit ; les taches de couleur présentes sur les feuilles du *Codiaeum variegatum* ont une origine génétique tout comme les motifs en croix des fleurs de certaines variétés de *Petunia* et ne sont pas chimériques. Des carences diverses ou des maladies peuvent conduire à des taches de couleur qui n'ont rien à voir avec l'existence de chimères.

Les chimères sont des structures relativement instables et, dans le cas de panachures, il n'est pas rare d'observer soit des retours au type d'origine soit des rameaux complètement dépourvus de chlorophylle comme sur la photo ci-dessous.

— LES CHIMÈRES AU SENS ÉLARGI —

Dans son acception la plus large, la chimère intègre les plants produits par greffage. En effet, chez tous les végétaux soumis à cette technique de multiplication, le porte-greffe, le greffon et parfois l'intermédiaire proviennent de plantes génétiquement distinctes et parfois relativement éloignées d'un point de vue botanique. Le poirier commun (*Pyrus communis*) greffé sur cognassier (*Cydonia* sp.), les aubergines (*Solanum melongena*) greffées sur un *Solanum* sauvage sont bien des exemples de plants génétiquement hétérogènes, les racines appartenant à une espèce, la partie aérienne à une autre et répondent à la définition large de la chimère. Habituellement, ce mode de multiplication végétative conduit à la formation de plants très stables. Dans de très rares cas, on a pu observer l'apparition de sujets d'une nature intermédiaire qualifiés autrefois d'hybrides de greffe mais qu'il vaudrait mieux désormais nommer chimères de greffe, le mot hybride étant réservé au mode de reproduction par voie sexuée.

— DES DÉCOUVERTES RÉCENTES —

La première chimère de greffe est apparue en Toscane vers 1644 chez les Citrus. 'Bizzaria' est en effet une chimère provenant du greffage d'un *Citrus aurantium* (bigaradier ou orange amère) et d'un *Citrus medica* (cédratier). L'arbre produit des branches de l'une ou l'autre des espèces constitutives et des branches où les caractéristiques de l'une et de l'autre apparaissent en mélange. Plus tard, en 1825, à Vitry, un pépiniériste français, Jean-Louis Adam, a obtenu une chimère de greffe (+ *Laburnocytisus adamii*) en greffant un *Cytisus purpureus* sur un *Laburnum anagyroides*. Ces chimères ont été particulièrement étudiées par Lucien Daniel (1856-1940) à la fin du XIX^e et au début du XX^e siècles. Celui-ci a tenté d'en obtenir de nouvelles formes en favorisant l'émergence de bourgeons de néoformation au point de greffe. Ses théories sur la transmission de caractères héréditaires du porte-greffe vers le greffon et la 'modification' génétique qui en résulte ont été le sujet de controverses et le sont encore. Cependant, les effets physiologiques tels la



FORMATION D'UNE POUSSÉ SANS CHLOROPHYLLE À PARTIR D'UNE CHIMÈRE DE FORSYTHIA © INRA, A.CADIC

vigueur conférée par le porte-greffe au greffon, mêmes s'ils ne sont pas encore totalement expliqués, sont reconnus et exploités. La découverte, assez récente, de petites molécules d'acide ribonucléique dont on commence à connaître les effets inhibant du fonctionnement de certains gènes, ouvre de nouvelles portes sur la compréhension des relations à distance entre le porte-greffe et le greffon. Enfin, en utilisant des plantes transgéniques porteuses d'informations distinctes, on a montré récemment chez le poivron que des cellules chimériques pouvaient apparaître dans la zone de contact entre un greffon et son porte-greffe.

En horticulture, les chimères ont donc été largement exploitées pour donner naissance à des variétés nouvelles. Ces chimères sont, le plus souvent, d'origine naturelle et ne méritent pas les qualificatifs de bizarre ou de monstrueux qui leur ont souvent été attribués. Elles participent, tout simplement, à l'évolution du monde vivant.