

EXPÉRIENCES SUR LA FRAGMENTATION
DES TIGES DE *FUNARIA HYGROMETRICA* L.

par C. SIRONVAL

Docteur en Sciences ; Chef de Travaux à l'Université de Liège.

Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique, Tome 84, p. 281 (mai 1952). — Communication présentée à la séance du 2 décembre 1951.

ÉDITIONS J. DUCULOT, S. A. GEMBLoux

EXPÉRIENCES SUR LA FRAGMENTATION DES TIGES DE *FUNARIA HYGROMETRICA* L.

par G. SIRONVAL

Docteur en Sciences ; Chef de Travaux à l'Université de Liège.

INTRODUCTION

Depuis le siècle dernier, beaucoup de bryologues se sont servi des néoformations de tiges feuillées pour propager des mousses diverses. Élie et Émile MARCHAL (1907-1911 ; 1.) ont même cultivé des néoformations provenant de sporanges, et ils ont obtenu ainsi des plantes diploïdes.

Bien que la technique était d'application courante, l'étude physiologique des conditions et des modalités de la néoformation à partir des tiges de mousses a été cependant longtemps négligée. Le premier essai important dans ce domaine est celui de J. WESTERDIJCK (1907 ; 3.). Malheureusement, cet auteur n'a pas assez considéré la morphologie des organes néoformés. Il s'est contenté d'énumérer, au seuil de son travail, une série de caractères arbitrairement choisis pour définir d'une part la « notion » rhizoïde et d'autre part la « notion » protonéma (*der Begriff Rhizoïd und Protonema*). Ses définitions, s'appuyant de surcroît sur les données d'auteurs anciens, sont imparfaites ainsi que nous l'avons montré dans un article paru en 1947. Elles constituent certes un moyen de classification commode pour WESTERDIJCK, mais il est difficile de déterminer à quoi elles correspondent exactement dans les faits. Chaque auteur a d'ailleurs à cet égard sa classification propre.

La confusion provient de ce que les divers aspects sous lesquels une muscinée donnée peut se présenter n'ont pas été suffisamment observés en rapport avec le développement à partir de la spore. En suivant pas à pas le développement de *Funaria Hygrometrica* L., nous avons pu constater pour notre part (SIRONVAL-1947 ; 2.) que le protonéma comporte deux stades successifs. La germination de la spore donne un premier type de filaments, le chloronéma, qui, lorsque les conditions sont favorables, produit à son tour une forme filamenteuse tout à fait différente : le caulonéma ; les tiges apparaissent à partir de cette deuxième forme ; elles portent à leur base une troisième sorte de filaments : les rhizoïdes.

En possession de ces données qui apportent quelque peu d'ordre dans la description des diverses formes filamenteuses de *Funaria Hygrometrica* L., il nous a paru utile de reprendre et d'approfondir les expériences de WESTERDIJCK sur la néoformation d'organes à partir des tiges de cette mousse, d'autant plus que, d'une façon générale, les phénomènes de néoformation jouent un rôle important dans la pratique. L'étude de ces phénomènes constitue, chez les végétaux supérieurs, la base des connaissances relatives au bouturage, à la multiplication par bourgeonnement, etc... ; elle touche au problème de la différenciation, à celui des corrélations entre les diverses parties d'un organisme, et en général, au problème du développement.

On peut espérer que les enseignements tirés d'essais sur une plante inférieure sont susceptibles d'éclairer quelque peu certains problèmes posés à l'échelle des plantes à fleurs.

* * *

Notre matériel d'expérience consiste en tiges feuillées de *Funaria Hygrometrica* L., cultivées dans des erlenmeyers exposés à la lumière naturelle, à la température ordinaire de la serre, sur milieu de Marchal gélosé. Au moment de la mise en expérience, les tiges ont plus de 20 feuilles et elles portent à leur base une touffe de rhizoïdes qui s'enfoncent dans le substrat.

Ces rhizoïdes diffèrent fortement du chloronéma et du caulonéma, non seulement par leur position à la base de la tige, mais aussi par leur forme (1) : la cellule apicale est hyaline ; les autres cellules ont des membranes progressivement plus brunes ; toutes sont dépourvues totalement de chloroplastes. Les cloisons transversales sont obliques par rapport à l'axe. Enfin, les rhizoïdes sont généralement peu ramifiés.

Nous préparons les tiges comme suit en vue de la néoformation : elles sont extraites de l'erlenmeyer de culture et privées de leur base ; elles sont ensuite déposées à plat sur un substrat solide (milieu de Marchal gélosé) couvrant le fond d'une boîte de Pétri, dans une atmosphère saturée d'eau. Les boîtes sont exposées à la lumière artificielle d'une cave maintenue constamment à 23°C. On éclaire à l'aide de lampes Philips de 200 Watts distantes des cultures de 75 cm.

* * *

DESCRIPTION DES EXPÉRIENCES.

a) Première expérience.

Nous mettons en culture, selon la technique exposée ci-dessus, trente tiges de *Funaria Hygrometrica* L., et nous faisons trois séries :

— la première comprend 15 tiges entières (témoins), dont on enlève seulement les rhizoïdes de la base.

(1) En ce qui concerne la description du chloronéma et du caulonéma, le lecteur consultera notre travail de 1947.

— la seconde comprend 15 tiges auxquelles on a enlevé les rhizoïdes de la base et le bourgeon terminal.

— la troisième comprend les bourgeons terminaux de ces 15 tiges. On place le tout dans la cave à la lumière artificielle pendant 14 jours.

Nous exprimons au tableau I les résultats de cette expérience.

L'examen du tableau montre d'emblée qu'on n'observe nulle part la présence de filaments néoformés de protonéma sur les tiges en expérience. Il apparaît seulement des rhizoïdes et aussi des bourgeons feuillés. Dans les deux premières séries (tiges entières et tiges sans bourgeon terminal), on trouve des bourgeons néoformés et des rhizoïdes ; dans la troisième (bourgeons terminaux isolés), des rhizoïdes seulement.

La néoformation a lieu à partir de l'une ou l'autre cellule située toujours, le long de la tige, dans une zone qui surmonte l'insertion d'une feuille quelconque. Cette cellule donne naissance à une cellule nouvelle faisant saillie, et dont les recloisonnements s'organisent de deux façons différentes selon qu'un bourgeon ou un rhizoïde s'en dégage.

L'examen du nombre ainsi que de la disposition des bourgeons et des rhizoïdes néoformés est plein d'enseignements.

Les bourgeons néoformés sont surtout nombreux dans la série des tiges dépourvues de leur bourgeon terminal. Il y a dans cette série 27 bourgeons nouveaux, tandis qu'on en compte 4 seulement dans la série des tiges entières (pourvues de leur bourgeon terminal), et qu'il n'y en a pas un seul dans la série des bourgeons terminaux isolés. Si on distingue la base des tiges en expérience de leur milieu et de leur sommet, en y délimitant trois zones égales ; (A-base), (B-milieu) et (C-sommet), on constate en outre que, dans la série des tiges entières, les 4 bourgeons nouveaux sont tous localisés dans la zone basale (A) la plus éloignée du bourgeon terminal. Au contraire, dans la série des tiges dépourvues de leur bourgeon terminal, on trouve des bourgeons néoformés dans les trois zones (A) (B) et (C).

Ainsi, la présence du bourgeon terminal gêne visiblement la formation d'autres bourgeons. Cette conclusion est soulignée par la série des bourgeons isolés, à partir desquels nous n'obtenons pas le moindre bourgeon nouveau.

Quant aux rhizoïdes, il s'en forme dans les trois séries de notre essai. Les tiges munies de leur bourgeon terminal présentent des rhizoïdes presque exclusivement dans la zone basale (A) (113 rhizoïdes en (A), 53 en (B), 0 en (C)). Cette localisation en (A) ne peut cependant pas être imputée à un effet inhibiteur du bourgeon terminal. Car d'une part, la série des bourgeons isolés montrent des rhizoïdes, et d'autre part, la localisation des rhizoïdes à la région basale de la tige se produit aussi dans la série dépourvue de bourgeons terminaux. Par ailleurs, l'étude attentive des tiges mises en expérience montre que chaque segment compris entre deux feuilles successives néoforme en moyenne 0,5 rhizoïde lorsqu'il n'est pas porteur de bourgeon néoformé, tandis que, lorsqu'il en est porteur, il néoforme en moyenne 4,1 rhizoïdes,

TABLEAU I.

| N° des tiges en expé- riences | Série des tiges entières | | | | | | Série des tiges sans bourgeon terminal | | | | | | Série des bourgeons ter- minaux seuls | | | | |
|---|----------------------------------|----------|----------|----------------------------------|------------|-----------|--|------------|----------|----------------------------------|-----------|-----------|---|-----------------------------------|-----------|----------|-----------|
| | Nombre de bourgeons néoformés | | | Nombre de rhizoïdes néoformés | | | Nombre de bourgeons néoformés | | | Nombre de rhizoïdes néoformés | | | Nbre de bourgeons néoformés | Nbre de rhizoïdes néoformés | | | |
| | en A | en B | en C | Total | en A | en B | en C | Total | en A | en B | en C | Total | | | | | |
| 1 | — | — | — | 0 | 10 | 2 | — | 12 | 1 | 1 | 3 | 9 | 4 | 6 | 19 | — | 2 |
| 2 | 1 | — | — | 1 | 11 | 2 | — | 13 | — | — | 1 | 12 | — | 4 | 16 | — | — |
| 3 | — | — | — | 0 | 16 | 3 | — | 19 | 1 | 1 | 2 | 15 | 2 | 14 | 31 | — | 2 |
| 4 | — | — | — | 0 | 17 | 14 | — | 31 | — | — | 2 | 17 | 5 | 8 | 30 | — | 1 |
| 5 | 1 | — | — | 1 | 11 | — | — | 11 | 1 | 1 | 2 | 11 | 4 | 9 | 24 | — | 2 |
| 6 | 1 | — | — | 1 | 5 | — | — | 5 | 1 | 1 | 2 | 6 | 2 | 5 | 13 | — | — |
| 7 | 1 | — | — | 1 | 11 | 7 | — | 18 | 1 | — | 1 | 2 | 2 | 5 | 9 | — | 1 |
| 8 | — | — | — | 0 | 6 | — | — | 6 | 1 | 1 | 1 | 7 | 6 | 4 | 17 | — | 2 |
| 9 | — | — | — | 0 | 13 | 3 | — | 16 | 1 | 1 | 2 | 11 | 4 | — | 15 | — | 1 |
| 10 | — | — | — | 0 | 5 | — | — | 5 | — | — | 1 | 7 | — | 5 | 12 | — | — |
| 11 | — | — | — | 0 | 4 | — | — | 4 | 1 | 1 | 2 | 5 | 5 | 15 | 25 | — | 4 |
| 12 | — | — | — | 0 | 11 | — | — | 11 | 1 | 1 | 2 | 3 | 4 | 3 | 17 | — | — |
| 13 | — | — | — | 0 | 13 | 12 | — | 25 | 1 | 1 | 2 | 8 | 7 | 2 | 17 | — | 2 |
| 14 | — | — | — | 0 | 8 | 9 | — | 17 | 1 | 1 | 2 | 4 | 5 | 10 | 19 | — | 3 |
| 15 | — | — | — | 0 | 12 | 1 | — | 13 | 1 | — | 1 | 7 | 7 | 6 | 20 | — | — |
| Total | 4 | 0 | 0 | 4 | 153 | 53 | 0 | 206 | 8 | 7 | 12 | 27 | 125 | 70 | 92 | 0 | 22 |

c'est-à-dire 8 fois plus. On doit conclure que *la présence de bourgeons, loin d'inhiber, active la néoformation des rhizoïdes sur les segments de tige.*

Ceci cadre bien avec les faits qui ont été observés lors de notre étude du développement de *Funaria Hygrometrica* L. (SIRONVAL, 1947; 2.) et d'après lesquels les rhizoïdes apparaissent, pour la première fois au cours du développement, à la base des tout jeunes bourgeons des premières tiges feuillées. La relation entre bourgeons et rhizoïdes est tellement étroite qu'on doit se demander si la présence de bourgeons — induisant, comme nous le supposons, la formation des filaments de rhizoïdes —, n'empêche pas, par là-même, la néoformation d'une forme filamenteuse différente : le protonéma (chloronéma ou caulonéma). Afin d'éprouver pareille hypothèse, il faudrait obtenir des néoformations à partir de tissus de tiges, mais en l'absence de bourgeon.

b) *Deuxième expérience.*

Nous coupons une tige en fragments courts (comprenant une feuille et le tronçon de tige attendant), et nous disposons ces fragments dans une boîte de Petri, comme dans la première expérience.

Les résultats sont donnés au tableau II.

TABLEAU II.

| N° d'ordre des fragments | Nombre de rhizoïdes néoformés | Nombre de filaments de caulonéma néoformés | Nombre de bourgeons néoformés |
|--------------------------|-------------------------------|--|-------------------------------|
| I | — | 3 | — |
| 2 | — | — | — |
| 3 | — | — | — |
| 4 | — | 6 | — |
| 5 | — | 3 | — |
| 6 | — | 2 | — |
| 7 | — | 4 | — |
| 8 | — | 16 | — |
| 9 | ⑥ | — | ① |
| 10 | ⑮ | — | ① |
| 11 | — | 12 | — |

14 jours après le début de l'expérience, 9 fragments n'ont pas formé de bourgeons, tandis que 2 autres en présentent. Les fragments munis de bourgeons portent en outre un nombre élevé de rhizoïdes. Par contre, les fragments dépourvus de bourgeon fournissent des filaments très différents, morphologiquement identiques au caulonéma. Ce caulonéma prospère parfaitement en culture pure, à la lumière artificielle, et il peut atteindre de grandes dimensions. Au bout d'un temps variable, certaines de ses cellules se divisent en donnant de jeunes bourgeons de tige, selon le processus qui a été souvent décrit par divers auteurs, et ces bourgeons forment à leur base des rhizoïdes.

La conclusion exposée ci-dessus, au terme de la première expérience, se vérifie

donc et se précise : *la présence d'un bourgeon n'excite pas seulement la formation des rhizoïdes ; elle empêche encore celle du caulonéma.*

Ayant acquis cette certitude, nous avons essayé de préciser l'origine de cette activité du bourgeon. On sait que le bourgeon s'édifie chez les mousses par les recloisements d'une cellule apicale unique entourée de quelques autres. La disposition des cellules est simple et relativement constante. Il est possible que leur fonctionnement, construisant la tige, contrôle également la formation des rhizoïdes. Dans ce cas, en tuant les cellules apicales d'un bourgeon, on pourrait s'attendre à observer une néoformation de caulonéma à partir des autres cellules de ce bourgeon.

c) *Troisième expérience.*

Nous tuons la cellule apicale et celles qui l'entourent en écrasant l'extrême pointe de bourgeons isolés et nous les plaçons ensuite dans l'atmosphère humide de nos boîtes de Pétri, en cave de culture. Nous considérons la cellule apicale comme morte lorsque le bourgeon ne croît plus.

Cette expérience, tout à fait brutale, nous donne les résultats consignés au tableau III où nous séparons les bourgeons à croissance nulle (cellule apicale écrasée) de ceux à croissance positive (cellule apicale restée vivante).

TABLEAU III.

| Série des bourgeons dont la cellule apicale est écrasée | | | | | Série des bourgeons dont la cellule apicale est vivante | | | | |
|--|-------------------------------------|---|-------------------------------------|--|--|-------------------------------------|---|-------------------------------------|---|
| N° d'ordre des bourgeons | Nombre de rhizoïdes néoformés | Nombre de filaments de caulonéma néoformés | Nombre de bourgeons néoformés | Contrôle de la croissance (+ ou —) | N° d'ordre des bourgeons | Nombre de rhizoïdes néoformés | Nombre de filaments de caulonéma néoformés | Nombre de bourgeons néoformés | Contrôle de la croissance (+ ou —) |
| 1 | 1 | — | — | — | 1 | 2 | — | — | + |
| 2 | — | 4 | — | — | 2 | 1 | — | — | + |
| 3 | 1 | — | 1 | — | 3 | 3 | — | — | + |
| 4 | 3 | 3 | — | — | 4 | 1 | — | — | + |
| 5 | 3 | — | 1 | — | 5 | 2 | — | — | + |
| 6 | 1 | 3 | — | — | 6 | 4 | — | — | + |
| 7 | 1 | — | — | — | 6 | 4 | — | — | + |
| | | | | | 7 | 1 | — | — | + |
| | | | | | 8 | 3 | — | — | + |
| | | | | | 9 | 3 | — | — | + |
| | | | | | 10 | 4 | — | — | + |
| Total : | 10 | 10 | 2 | la crois- sance est nulle partout | Total : | 24 | 0 | 0 | la crois- sance est partout positive |

Le tableau montre que lorsque la croissance est nulle, des filaments de caulonéma poussent dans 3 cas sur 7, et des rhizoïdes dans 6 cas (1). Au contraire, lorsque la cellule apicale est vivante, on obtient partout des rhizoïdes.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

L'ensemble de ces faits peut être résumé comme suit :

- 1) Les tiges feuillées de *Funaria Hygrometrica* L. sont capables de néoformer soit des bourgeons, soit des rhizoïdes, soit du protonéma au stade caulonéma.
- 2) La néoformation de ces divers organes suit un certain nombre de lois :
 - a) La formation d'un bourgeon nouveau est défavorisée par la présence dans le voisinage d'un bourgeon plus ancien.
 - b) Au contraire, la néoformation des rhizoïdes est favorisée par la présence d'un bourgeon vivant.
 - c) Le caulonéma se néoforme uniquement en l'absence des cellules apicales vivantes d'un bourgeon.

WESTERDIJCK avait déjà observé ce dernier point en 1907. Cet auteur écrivait : « Le bourgeon terminal et le protonéma sont corrélatifs l'un de l'autre ; si le premier est enlevé, le dernier se forme. » En réalité, la présence de n'importe quel bourgeon, — même d'un bourgeon néoformé —, peut empêcher, chez *Funaria Hygrometrica* L., la formation du protonéma au stade caulonéma et induire celle des rhizoïdes. Il suffit pour cela que le bourgeon, disposant de cellules apicales vivantes, soit en train de croître.

Le caulonéma de néoformation est tout à fait identique au caulonéma que l'on rencontre au cours du développement de la mousse à partir de la spore. Il correspond au deuxième stade morphologique de ce développement et il donne naissance à un troisième stade : la tige feuillée. Dès lors, sa production à partir de tissus de tiges est sans doute l'expression d'un *processus de rajeunissement*, affectant, au cours de la néoformation, certaines cellules de ces tiges ou leur descendance.

Au contraire, la néoformation de rhizoïdes en présence de bourgeons vivants est l'indice d'un maintien du stade auquel sont parvenues les cellules de la tige feuillée. Tout se passe comme si les bourgeons en vie faisaient obstacle à la régression des organes néoformés vers un stade antérieur du développement, c'est-à-dire en somme, comme s'ils étaient capables de promouvoir le développement.

*Laboratoire de physiologie végétale.
Université de Liège.*

(1) Notons que, dans divers essais analogues, nous avons observé certains cas de production de caulonéma particulièrement heureux à partir des bourgeons écrasés. C'est ainsi que l'un de ces bourgeons a donné 26 filaments de caulonéma en un temps très court, alors que les autres tronçons de la même tige portaient au bout de ce laps de temps 0, 2, 1 et 1 filament de caulonéma.

AUTEURS CITÉS :

1. MARCHAL El. et Em. — Aposporie et Sexualité chez les mousses. *Bull. Acad. Roy. Belg.*, **1** : 1907 ; **2** : 1909 ; **3** : 1911.
2. SIRONVAL C. — Expériences sur les stades de développement de la forme filamenteuse en culture de *Funaria Hygrometrica* L. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, **79** ; p. 48-72 ; 1947.
3. WESTERDIJCK J. — Zur Regeneration der Laubmoose. *Rec. Trav. Bot. Néerl.*, **3**, p. 1-66, 1907.

