

Paul Mazliak

Le déterminisme de la floraison

Contrôles génétiques et épigénétiques

COURS

Licence 3, Master de biologie
végétale, Concours de
l'enseignement supérieur,
et Doctorat



de boeck

LMD

Le déterminisme de la floraison

**Contrôles génétiques
et épigénétiques**

Ouvrages disponibles aux éditions De Boeck

Collection LMD

Biologie et physiologie cellulaires et moléculaires – Transmission des savoirs et préparation aux examens, Ivan Couée, Laurence Fontaine-Poitou, Valérie Guillaume.

Écologie de la santé et biodiversité, Michel Gauthier Clerc, Frédéric Thomas.

Introduction à l'épidémiologie intégrative, Jean-François Guégan, Marc Choisy.

Perception et communication chez les animaux, Stéphane Tanzarella, Annie Marnecier.

Biochimie structurale et métabolique, Christian Moussard.

Biologie moléculaire, Christian Moussard.

Collection Mémento Sciences

Biochimie métabolique, S. et K. Meyer-Rogge.

Physiologie animale, P. Hilber.

Génomique, Sophie Gaudriault, Rachel Vincent.

Immunologie humaine, Jean-Luc Aymeric, Gérard Lefranc.

Le cycle cellulaire, Simon Gallas, Simon Descamps, Anne-Marie Martinez.

Génétique moléculaire, Rachel Vincent.

La reproduction des vertébrés, Nathalie Ferry, Vân Nguyễn-Truster.

Chez le même éditeur

Biologie, Peter Raven.

Biologie évolutive, Thierry Lefevre, Michel Raymond, Frédéric Thomas.

Dictionnaire de biologie, Jacques Berthet, Alain Amar-Costesec

Dico de bio, Romaric Forêt.

Quand le gène est en conflit avec son environnement, Bernard Swynghedauw.

Biologie du XXI^e siècle – Évolution des concepts fondateurs, Paul-Antoine Miquel.

L'essentiel de la génétique, Pierce.

Paul Mazliak

Le déterminisme de la floraison

Contrôles génétiques et épigénétiques

COURS

biologie



de boeck

Pour toute information sur notre fonds et les nouveautés dans votre domaine de spécialisation, consultez notre site web : **www.deboeck.com**

© De Boeck Supérieur s.a., 2013
Rue des Minimes 39, B-1000 Bruxelles

Tous droits réservés pour tous pays.

Il est interdit, sauf accord préalable et écrit de l'éditeur, de reproduire (notamment par photocopie) partiellement ou totalement le présent ouvrage, de le stocker dans une banque de données ou de le communiquer au public, sous quelque forme et de quelque manière que ce soit.

Imprimé en Belgique

Dépôt légal :

Bibliothèque nationale, Paris : mars 2013

Bibliothèque royale de Belgique, Bruxelles : 2013/0074/076 ISBN 978-2-8041-7553-5

En hommage au professeur Pierre Chouard (1903-1983)

Introduction

Le cycle de vie de tous les organismes pluricellulaires peut se résumer de la façon suivante : naître, croître, puis se reproduire avant de mourir. Les fleurs sont les organes utilisés pour la reproduction de toutes les angiospermes¹, dernier grand groupe de végétaux apparu sur Terre à la période crétacée de l'ère secondaire.

Au moment de la genèse des fleurs, la sexualisation des plantes n'est pas encore commencée, mais elle se produit de manière précoce dans les jeunes organes floraux. Dans les étamines, les cellules-mères du pollen, comme dans l'ovule, à l'intérieur du pistil, les cellules-mères du sac embryonnaire subissent la méiose, division cellulaire spéciale, précédant toujours la reproduction sexuée. Chaque méiose donne quatre cellules-filles (les tétraspores) dont certaines peuvent dégénérer. Celles qui subsistent sont à l'origine des cellules reproductrices ou gamètes présents dans la fleur mature : anthérozoïdes mâles des grains de pollen et oosphères femelles des sacs embryonnaires. Il faut bien noter que ce ne sont pas les méioses qui déterminent la mise à fleurs, mais au contraire la mise à fleurs qui précède les méioses et la reproduction sexuée.

Les fleurs attirent généralement les insectes par les couleurs éclatantes de leurs pétales (jaunes, bleus, rouges, voire blancs), par leurs glandes souvent très odoriférantes et par leurs glandes sécrétrices de nectars sucrés dont se repaissent les abeilles, les papillons et maintes autres espèces. Ces insectes sont « pollinisateurs » : en recherchant leur nourriture, ils transportent les gamètes mâles (ou anthérozoïdes) du pollen d'une première fleur vers le pistil contenant les gamètes femelles (ou oosphères) d'une seconde fleur. Ainsi se réalise, chez les angiospermes, la fécondation croisée des oosphères d'une fleur par les anthérozoïdes provenant d'une autre fleur.

Les groupes de plantes apparus au cours de l'évolution, avant les angiospermes, n'ont pas ce type de fécondation croisée par les insectes parce qu'ils ne forment pas de fleurs ; les algues, les mousses, les fougères, les prêles, les pins ou les sapins ne portent jamais de fleurs. En revanche, chez les angiospermes ou plantes à fleurs, même si la fécondation croisée par les insectes est la plus fréquente, il existe aussi d'autres agents de fécondation croisée : le vent, les oiseaux, les chauves-souris, etc. De plus, certaines fleurs s'autofécondent sans intermédiaire.

La recension des facteurs internes (génétiques, hormonaux, nutritionnels), des rythmes endogènes, ainsi que des facteurs environnementaux (température, lumière, sécheresse) qui interviennent dans la mise à fleurs des angiospermes et

¹ Ces végétaux ont leurs graines (*sperma* en grec) enfermées dans une petite urne (*aggeion* en grec) formée par les carpelles qui sont des pièces florales.

qui contrôlent ce phénomène fut l'œuvre de la physiologie végétale du XX^e siècle. L'étude du développement des végétaux, des phases de leur cycle de vie accompagnant ou succédant à la phase de croissance purement végétative (sans reproduction sexuée) fut en vérité assez difficile, malgré les nombreuses observations réalisées sur ce sujet depuis le XIX^e siècle. Les conséquences agronomiques des recherches sur les facteurs de floraison s'étant révélées très importantes, les débats scientifiques sur la question furent souvent très vifs et dépassèrent parfois le strict cadre scientifique. Ce fut notamment le cas pour la malheureuse affaire Lyssenko qui assombrît la science en Union soviétique de 1936 à 1950².

La fin du XX^e siècle et les dix premières années du XXI^e furent des périodes de grands progrès dans l'étude des facteurs de floraison. La question de la mise à fleurs se présente aujourd'hui de la manière suivante : à un moment bien précis du cycle de développement d'une plante, un ou plusieurs bourgeons végétatifs, construits d'abord pour donner des tiges et des rameaux feuillés, se transforment en fleurs. C'est ce que Goethe avait déjà appelé la « métamorphose florale ». De nouveaux organes — bractées, sépales, pétales, étamines et carpelles — remplacent les feuilles du ou des bourgeons jusqu'alors « végétatifs ». Les tout premiers événements de la transformation du bourgeon végétatif en bourgeon reproducteur (souvent invisibles à l'œil nu) forment collectivement *l'induction* ou *l'évocation florale*.

Le déterminisme de cette profonde « métamorphose » est multifactoriel. Les facteurs génétiques de l'évocation florale ont été découverts à la fin du XX^e siècle grâce à l'étude approfondie d'une série de mutants de la plante modèle préférée des généticiens, *Arabidopsis thaliana*, une brassicacée. Les facteurs environnementaux (lumière et température principalement) qui assurent le contrôle épigénétique³ de la floraison ont été très activement étudiés par les physiologistes tout au long du XX^e siècle. Des chercheurs de toutes nationalités ont multiplié les expériences sur un grand nombre de plantes différentes : cultivées ou sauvages, vivaces, annuelles ou bisannuelles, sur des petites plantes à port herbacé et sur les grands arbres des forêts. Ainsi furent mis en lumière les phénomènes si importants du contrôle de la floraison par la température (vernalisation et thermopériodisme) ou par la lumière (photopériodisme). Des pigments nouveaux furent découverts, jouant le rôle de photorécepteurs des lumières déclenchant (ou réprimant) la mise à fleurs : ce sont les phytochromes et les cryptochromes, différents des chlorophylles et carotènes intervenant dans la photosynthèse.

Les travaux de ces dernières années ont enfin permis de comprendre les mécanismes essentiels du contrôle épigénétique de la floraison, intéressant davantage

2 Voir Lecourt, D., Lyssenko, *histoire réelle d'une science prolétarienne*, Maspero, Paris, 1976, 257 pages ou Roll-Hansen, N. *The Lysenko effect*, Humanity Books, New York, 2005, 335 pages.

3 Ces contrôles épigénétiques sont indépendants des informations codées dans l'ADN.

le mode d'expression des gènes que les gènes proprement dits. Dans ce processus, les facteurs environnementaux cités précédemment jouent évidemment un rôle essentiel. Ces découvertes récentes entraîneront sans aucun doute la production de nouvelles plantes dont on aura modifié le génome (grâce aux biotechnologies), ce qui ne peut manquer d'avoir d'importantes applications en horticulture ou en agromonie. Toutefois, plus que les probables applications agricoles, c'est la résolution des différentes énigmes posées par le déterminisme de la floraison qui a, d'ores et déjà, apporté les plus grandes satisfactions aux chercheurs en physiologie du développement des plantes. On peut penser qu'il en sera de même pour les lecteurs de cet ouvrage qui, spécialistes ou non, s'intéressent à la vie des plantes.

Chapitre 1

La diversité des types de fleurs et d'inflorescences

1. Divers types de fleurs — p. 7
2. Divers types d'inflorescences — p. 11

La diversité des morphologies florales est très grande ; depuis Tournefort (1656-1708), Linné (1707-1778) et Jussieu (1748-1836), pour ne citer que trois grands botanistes des siècles passés, la classification des angiospermes utilise largement la variété des organisations florales parce que l'appareil reproducteur des plantes est moins soumis aux contraintes environnementales que l'appareil végétatif. De ce fait, l'appareil reproducteur présente une morphologie plus fixe que la partie feuillée de la plante.

1. Divers types de fleurs

Nous ne donnerons ci-dessous qu'un aperçu des principales morphologies florales rencontrées chez les angiospermes, en distinguant trois grands groupes taxonomiques : les angiospermes dicotylédones primitives (ou archédicotylédones), les dicotylédones vraies et les monocotylédones. La division traditionnelle des plantes à fleurs en mono- et dicotylédones¹ a été introduite par le botaniste italien Andréa Cespino (1519-1603). Bien qu'assez profondément remaniée par les récentes classifications phylogénétiques moléculaires², la division traditionnelle des angiospermes en mono- et dicotylédones est encore généralement employée par la plupart des botanistes par simple commodité.

1.1. Fleur de renoncule âcre

La fleur de renoncule âcre (*Ranunculus acris*), une dicotylédone primitive (figure 1), montre un ensemble de pièces florales fixées sur l'extrémité renflée (ou *réceptacle*) d'un axe ou *pédoncule* floral. Le pédoncule est lui-même inséré sur une tige, à l'aisselle d'une feuille réduite et simple : la *bractée*. De l'extérieur vers l'intérieur de la fleur, on distingue :

- ◆ un *périanthe* (du grec, *peri*, autour et *anthos*, fleur), ensemble de pièces stériles formé d'un *calice* de cinq *sépales* libres, d'aspect verdâtre et d'une *corolle* de cinq *pétales* libres, bien développés et colorés par un pigment jaune éclatant. Sur la face interne de chaque pétale, à la base, se trouve un *onglet* (terminé par une languette) derrière lequel s'accumule le nectar, sécrété par une glande microscopique, le *nectaire*. Les insertions des pétales alternent avec celles des sépales ;
- ◆ un premier ensemble de pièces fertiles, mâles, l'*androcée*, groupant de nombreuses *étamines* disposées en spirale sur le réceptacle. Chaque étamine comprend un *filet* et une *anthère* à deux loges polliniques ;

1 Cette division est fondée sur le nombre unique ou double des cotylédons (ou premières feuilles) portés par les embryons enfermés dans les graines.

2 Voir Mazliak, P., *L'évolution chez les végétaux*, Vuibert/Adapt, Paris, 2009, 360 pages.

- ♦ un second ensemble de pièces fertiles, femelles, le *gynécée* ou *pistil*, formé d'un grand nombre de phyllomes³ verts refermés sur eux-mêmes, les *carpelles*, distribués sur une spirale à la surface du réceptacle. Chaque carpelle est formé de trois parties : à la base, l'*ovaire*, renflé, contenant l'ovule, puis le *style*, sorte de col fin prolongé par une sorte de grosse papille velue : le *stigmate* gluant.

Le diagramme floral (figure 1. f.) est une coupe théorique transversale de la fleur qui suppose toutes les pièces florales représentées au même niveau. La formule florale représente de façon abrégée la constitution de la fleur. Pour la renoncule, la formule s'écrit : $5S + 5P + nE + nC$. Par convention, S = sépale ; P = pétale ; E = étamine ; C = carpelle.

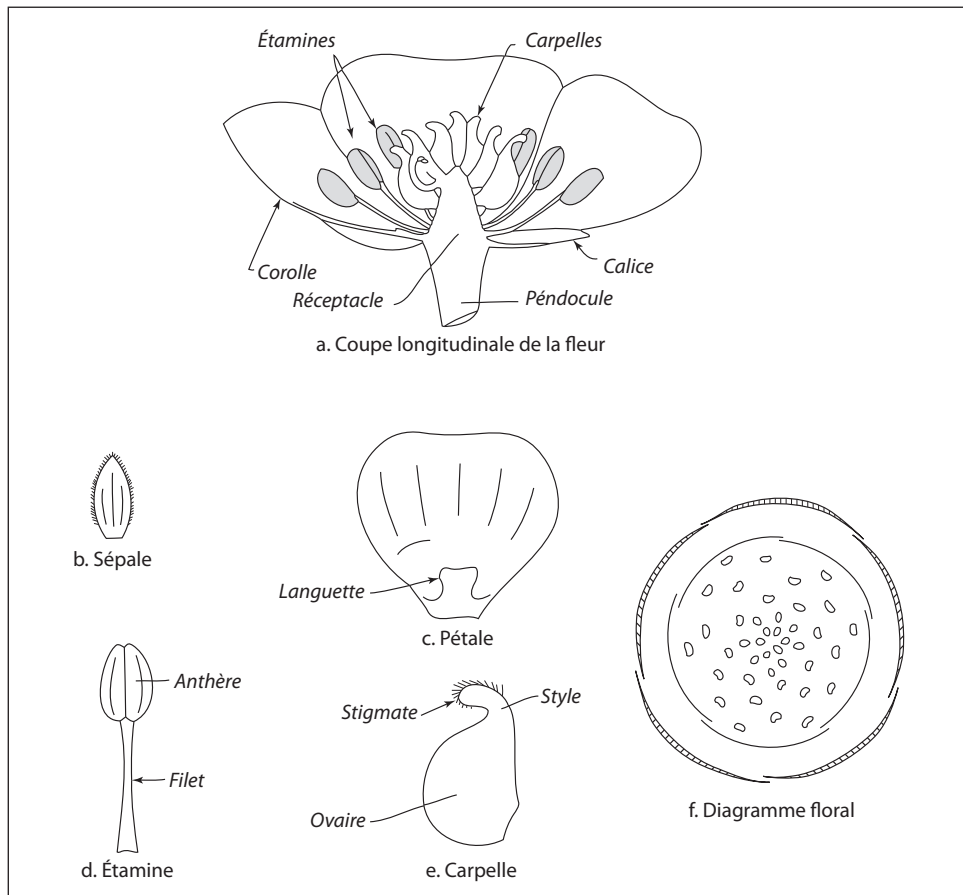


Figure 1 – Fleur de *Ranunculus acris*, renoncule âcre (renonculacée, dicotylédone primitive)

3 Un phyllome est une pièce florale dérivée d'une feuille.

1.2. Fleur de giroflée

La fleur de giroflée (*Cheiranthus cheiri*) (figure 2), une dicotylédone vraie de la famille des brassicacées (anciennes crucifères), montre l'organisation d'une fleur « régulière » ou *actinomorphe*, à symétrie rayonnante et nombre réduit de pièces florales. La formule florale de la giroflée est :

$$4_{(2+2)}S + 4P + 6E_{(2 \text{ petites } E \text{ à nectaires} + 4 \text{ grandes})} + 2C_{(\text{soudés sur toute leur longueur})}$$

Les quatre pétales jaunes, veinés de brun, sont disposés en croix, ce qui est caractéristique de la famille des crucifères ou brassicacées (chou, colza, moutarde, radis, arabette, etc.).

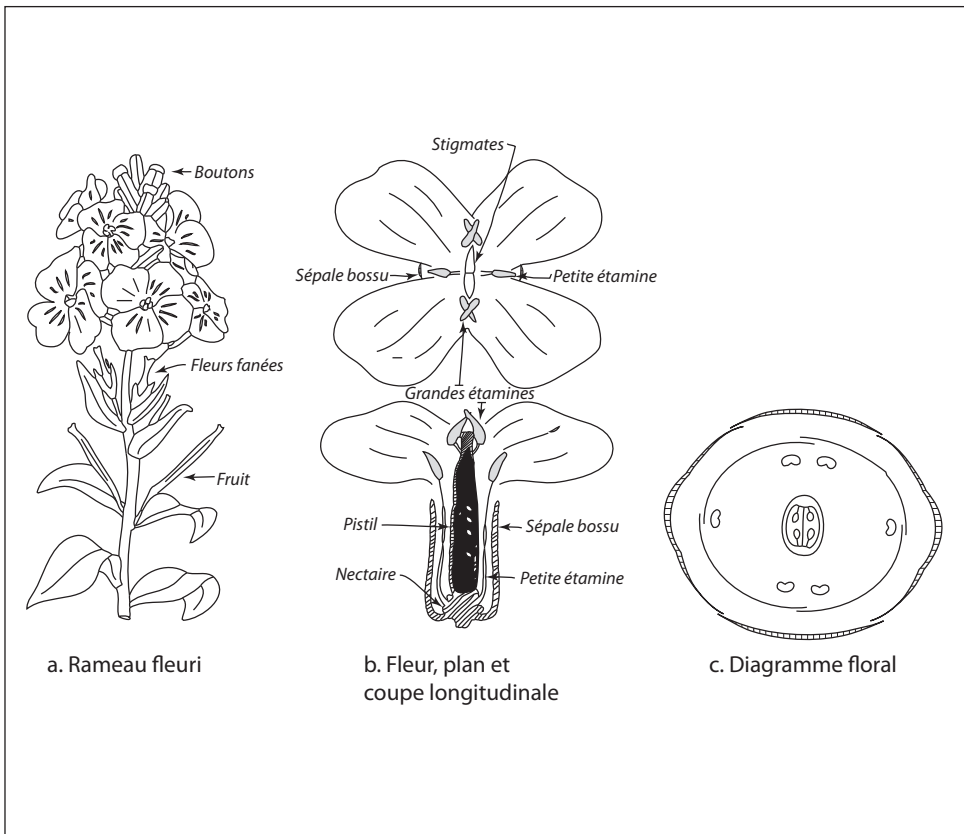


Figure 2 – Fleur de *Cheiranthus cheiri*, giroflée (brassicacée, eudicotylédone ou dicotylédone vraie)

1.3. Fleur de tulipe

L'analyse d'une fleur complète de monocotylédone, la tulipe (*Tulipa sp.*) (figure 3) correspond à la formule :

$$3S_{\text{(pétaloïdes, de même aspect que les pétales)}} + 3P + 6_{(2 \times 3)}E + 3C_{\text{(soudés en un ovaire unique)}}$$

La fleur possède donc des pièces florales stériles ou fertiles groupées par multiples de trois ; une fleur de type 3 est caractéristique des monocotylédones.

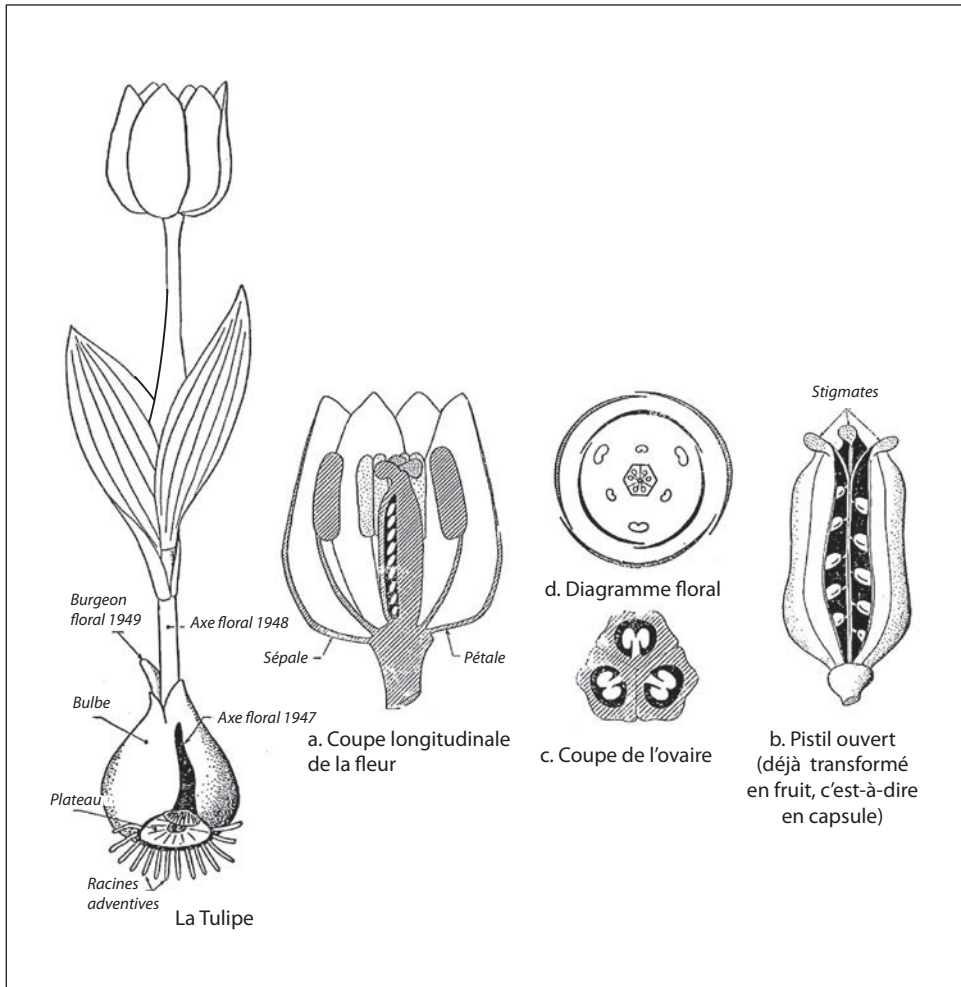


Figure 3 – Fleur de tulipe, *Tulipa sp.* (monocotylédone, liliacée)

1.4. Fleur de lamier blanc

Un dernier exemple, le **lamier blanc** (*Lamium album*) (figure 4), dicotylédone vraie de la famille des lamiacées (anciennes labiées), nous offre l'occasion de présenter une fleur complète « irrégulière » ou *zygomorphe* (à symétrie bilatérale) de type 5. La fleur possède une corolle à deux lèvres (supérieure et inférieure), formée de cinq pétales soudés (trois pour la lèvre inférieure, deux pour la lèvre supérieure) ; les deux « lèvres » justifient l'ancien nom de la famille de plantes à laquelle appartient le lamier : les labiées (sauge, thym, romarin, menthe, etc.). Les cinq sépales qui entourent la corolle sont verts et presque égaux. Il y a quatre étamines (deux grandes et deux petites) soudées à la lèvre inférieure de la corolle et deux carpelles soudés formant un ovaire à quatre loges contenant chacune un seul ovule. Le style (du pistil), long et fin, se termine par deux stigmates situés à hauteur des anthères. La formule florale est la suivante : $5S + 5_{(3+2)}P + 4_{(2+2)}E + 2C$.

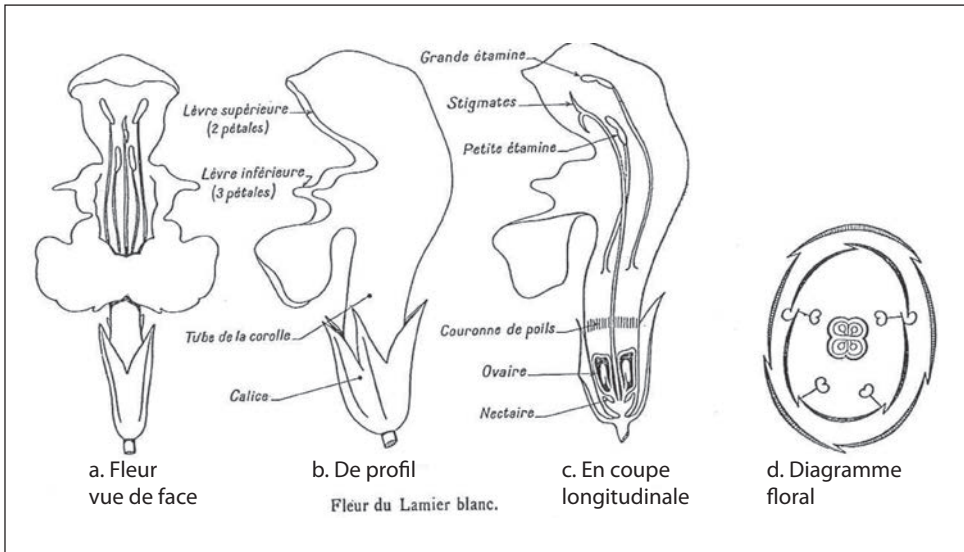


Figure 4 – Fleur irrégulière de *Lamium album*, lamier blanc (lamiacée, eudicotylédone)

2. Divers types d'inflorescences

Dans la plupart des espèces d'angiospermes, plusieurs fleurs (mâles, femelles ou hermaphrodites) produites par la même plante sont regroupées en inflorescences. Dans la flore actuelle, on distingue trois types d'inflorescences chez les angiospermes : inflorescences indéfinies, définies et composées.

2.1. Les inflorescences indéfinies

Elles n'ont pas de fleur terminale et leur croissance est théoriquement illimitée ; le bourgeon terminal finit cependant par avorter après un temps de croissance assez long. Les fleurs apparaissent à partir de bourgeons latéraux, à l'aisselle de bractées, les plus âgées se trouvant au bas des rameaux. Les bractées stériles peuvent se rassembler à la base de l'inflorescence pour former un involucre.

Les principales inflorescences indéfinies sont : la grappe, l'épi, l'ombelle et le capitule. Ce dernier type d'inflorescence (type *Leucanthemum vulgare*, la marguerite, figure 5) se compose de fleurs aux pédoncules très contractés, disposés souvent sur un réceptacle en plateau, entouré de bractées (*Taraxacum dens leonis*, pissenlit, *Centaurea cyanus*, bleuet).

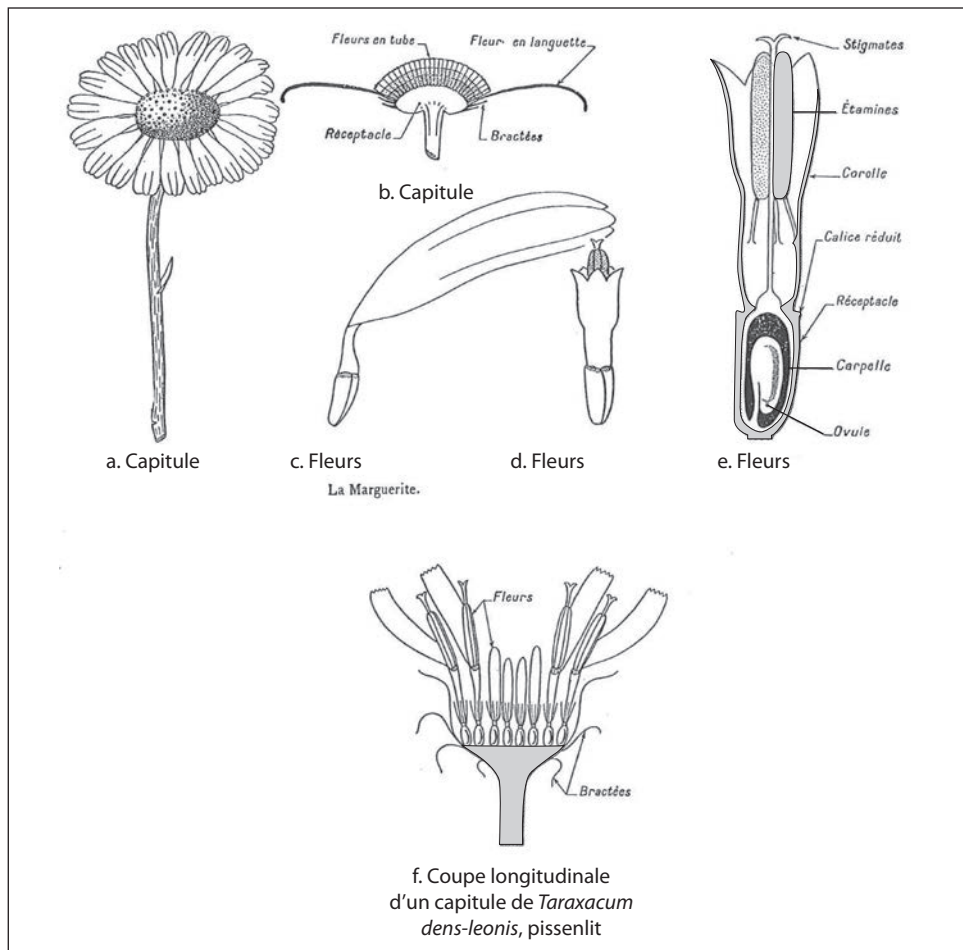


Figure 5 – Inflorescence de *Leucanthemum vulgare*, marguerite

2.2. Les inflorescences définies

Elles ont un axe portant une fleur terminale. Les types d'inflorescences sont les mêmes que les précédents, mais on les dit « fermés » alors que les inflorescences indéfinies sont des types « ouverts ». La grappe des épilobes (*Epilobium sp.*) est ouverte ; les grappes fermées sont des *cymes*.

2.3. Les inflorescences composées

Ce sont des inflorescences formées d'une première inflorescence portant des inflorescences secondaires, dont les combinaisons sont très variées. On connaît notamment :

- ◆ des grappes de grappes (chou, colza) ;
- ◆ des ombelles d'ombelles (carotte) ;
- ◆ des épis d'épillets (graminées) ;
- ◆ des cymes de capitules (composées ou astéracées [nom plus moderne]), etc.

Chapitre 2

Le virage floral

1. Théorie de la métamorphose florale — p. 17
2. Bourgeon végétatif — p. 20
3. Formation de la tige et des premières feuilles — p. 22
4. Photomorphogenèse liée à la croissance de la tige ; mise en évidence du rôle des phytochromes — p. 23
5. Transformation du bourgeon végétatif en bourgeon floral ; aspects cellulaires — p. 29
6. Aspects nutritionnels du virage floral ; corrélations entre organes — p. 33

Lors de la floraison d'une angiosperme, un méristème¹ végétatif, dissimulé dans un bourgeon terminal ou axillaire, dont la prolifération aurait antérieurement déterminé la croissance d'une tige ou d'un rameau feuillés, se transforme en un autre méristème, reproducteur, différemment conformé, pour produire un appareil floral (inflorescence ou fleur isolée). Le « virage floral » est précisément ce passage de l'état végétatif à l'état sexualisé qui se produit lorsque la plante a atteint sa « maturité de floraison » (sorte de puberté) ; ce virage floral est soumis au déterminisme complexe de « l'induction florale » qui constitue le sujet des chapitres suivants.

1. Théorie de la métamorphose florale

Johann Wolfgang von Goethe (1749-1832), grand écrivain et botaniste amateur, publia un essai intitulé *La métamorphose des plantes* à Stuttgart en 1831. Cet essai s'inscrivait dans le courant de la *naturphilosophie* allemande, dominant les esprits outre-Rhin, depuis le XVIII^e siècle, avec les noms de Schelling, Oken, Kiemeyer, etc. Cette *naturphilosophie*, à laquelle Geoffroy Saint-Hilaire adhérait en France, s'efforçait de trouver, dans tous les domaines, des « types primitifs » dont on puisse suivre les « métamorphoses » successives. En zoologie, Goethe et Oken ont proposé la théorie vertébrale du crâne : la boîte crânienne résultait, selon ces auteurs, de l'union d'un certain nombre de vertèbres, soudées et « contractées » en un ensemble fonctionnel (pour la protection du cerveau). Dans le même domaine, Geoffroy Saint-Hilaire découvrit de nombreuses homologues entre membres des quadrupèdes et nageoires des poissons, entre arcs mandibulaires des vertébrés et arcs branchiaux des poissons, etc. ; pour ce savant, un même type commun d'organisation présidait au développement de tous les animaux. Geoffroy Saint-Hilaire écrit dans les *Annales du Muséum* de 1807 :

« La nature emploie constamment les mêmes matériaux et n'est ingénieuse qu'à en varier les formes. Comme si, en effet, elle était soumise à de premières données, on la voit tendre toujours à faire reparaître les mêmes éléments... »

Goethe appliquera avec un certain bonheur cette recherche des « archétypes » à la botanique : dans la première rédaction de son essai *La métamorphose des plantes*, datant de 1790, il définit lui-même le but qu'il poursuit :

« Ramener à un principe général et simple les multiples phénomènes particuliers du splendide jardin de l'univers. »²

Pour le poète, la feuille est l'organe-archétype de tous les végétaux ; dans la fleur, par exemple, les diverses pièces florales (bractées, sépales, pétales, étamines, carpelles) résultent de la métamorphose de la feuille primitive. Le texte de l'essai *La*

1 Un méristème est un ensemble de cellules embryonnaires. Un méristème est dit végétatif lorsqu'il ne donne aucun organe reproducteur.

2 Goethe, J. W., *La métamorphose des plantes*, 1790, cité par Vallade, J. (2008).

métamorphose des plantes se compose d'une suite de 123 courts paragraphes (la traduction d'Henriette Bideau est citée dans la bibliographie). Voici ce qu'écrit le poète :

« On a nommé métamorphose des plantes l'action par laquelle un seul et même organe se montre à nous diversement transformé. » (§ 4)

« La nature a donc formé le calice en réunissant autour d'un point central, et la plupart du temps en nombre et en ordre déterminés, plusieurs feuilles, et en conséquence plusieurs nœuds, qu'elle aurait produits l'un après l'autre, et à quelques distances les uns des autres. » (§ 38)

« Nous pouvons déceler dans plus d'un cas le passage du calice à la corolle... L'affinité de la corolle avec les feuilles de la tige se montre aussi à nous de plus d'une manière; car on voit paraître, sur plusieurs plantes, des feuilles de la tige déjà plus ou moins colorées, longtemps avant qu'elles [les plantes] ne s'approchent de la floraison; d'autres se colorent complètement vers cette époque. Ainsi naissent des calices équivoques, qui peuvent être tenus à bon droit pour des corolles. » (§ 40)

« [De nombreux exemples démontrent] la proche parenté entre les pétales et les étamines. » (§ 46)

« La nature nous montre fréquemment le cas où elle transforme le style et les stigmates en pétales. » (§ 72)

« Que la plante produise des feuilles, des fleurs ou des fruits, ce sont toujours les mêmes organes qui, en vue de remplir différentes fonctions et souvent en changeant de forme, satisfont aux demandes de la nature. Le même organe qui, sur la tige, s'étale sous l'aspect d'une feuille, de forme parfois extrêmement compliquée, se contracte aussi bien dans le calice, s'étale à nouveau dans le pétale, se contracte encore dans les organes sexuels, pour s'étaler une dernière fois sous la forme d'un fruit. » (§ 115)

De façon totalement indépendante de la *naturphilosophie*, les intuitions de Goethe sont aujourd'hui acceptées par la très grande majorité des botanistes ; les deux arguments majeurs suivants étayaient cette théorie de la métamorphose.

1. L'existence, dans certains groupes d'angiospermes archaïques (nymphéacées, groupe des nénuphars, renonculacées, groupe des renoncules ou « boutons d'or »), de formes transitoires entre feuilles chlorophylliennes vertes et pièces florales pigmentées. La feuille-archétype, le *phyllome* de certains morphologistes, peut ainsi se transformer en organe porteur de gamètes : écailles à microspores ou macrospores des cônes de conifères ; étamines et carpelles des fleurs d'angiospermes. Les fleurs de nymphéacées montrent l'insertion successive, sur plusieurs hélices du réceptacle (partie terminale renflée d'une tige), de pièces florales vertes (sépalés), puis colorées (pétales), puis progressivement transformées en étamines ou en carpelles [voir la figure 6, résultant des observations du botaniste français Georges Mangenot (1899-1985)]. Citons cet auteur :

« Chez les espèces d'angiospermes les plus évoluées, les hélices d'insertion des ébauches florales sur le réceptacle sont rompues en un certain nombre de cercles (*cycles* ou *verticilles*) et le nombre de pièces florales se stabilise. Le passage du bourgeon foliaire (méristème végétatif) au méristème floral, qui arrête la croissance,

résulte du changement des vitesses de croissance respectives du dôme central et de l'anneau périphérique produisant les pièces florales à la place des feuilles. Dans le méristème végétatif assurant la croissance de la tige, le rythme de production des feuilles (plastochrone) est compatible avec la reconstitution du dôme méristématique après chaque émergence foliaire; en revanche, lors de l'induction florale et de la mise à fleur, la production très rapide des pièces florales envahit le dôme qui n'a plus le temps de se régénérer et disparaît. La fleur termine l'axe. »

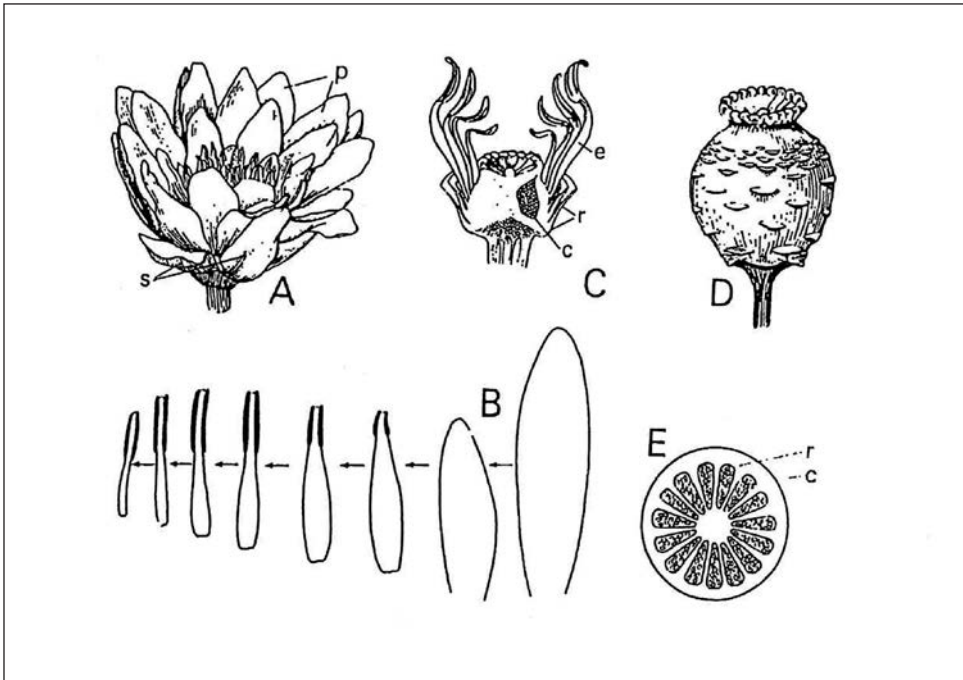


Figure 6 – Fleur de *Nymphaea*, nénuphar, montrant la transformation des feuilles en pièces florales

- a. Vue d'ensemble ; p : pétales ou feuilles pétaloïdes ; s : sépales
 - b. Transformation en étamines des pièces pétaloïdes internes
 - c. Coupe d'une fleur ; r : réceptacle ; e : étamines ; c : carpelles
 - d. Réceptacle floral prolongé par les carpelles au centre de la fleur ; l'organe est couvert des cicatrices des pièces florales et des étamines arrachées ; ces insertions dessinent des spirales sur le réceptacle
 - e. Coupe transversale du réceptacle floral ; les carpelles (c) sont noyés dans le réceptacle (r)
2. La découverte des gènes maîtres (homéogènes) induisant la transformation des pièces florales les unes en les autres (sépales en pétales, pétales en étamines, etc.) ou les ramenant à l'état de feuilles (*voir chapitre 3*). L'étude moderne des mutants d'*Arabidopsis thaliana*, recensés par les généticiens, confirme totalement la théorie de la métamorphose. Les mutants présentent des fleurs

anormales, dont les pièces d'un verticille sont remplacées par les pièces d'un autre verticille. Par exemple le mutant *agamous* (*ag*⁻) n'a plus ni étamines, ni carpelles dans ses fleurs ; ces pièces florales fertiles sont remplacées par des pétales et des sépales, stériles. Le mutant *apetala* (*ap*²) n'a plus de sépales ni de pétales, remplacés dans les fleurs anormales par des carpelles, des étamines, etc. Nous détaillerons plus loin (*voir chapitre 3*) l'apport de la biologie moléculaire à la compréhension de l'architecture florale.

En adoptant dès maintenant la théorie de la métamorphose, nous pouvons suivre le botaniste français Jean-François Leroy (1915-1999) définissant la fleur comme « un organe s'étant constitué, au cours de l'évolution, par condensation d'un système reproducteur ramifié. » Pour le botaniste arménien Armen Takhtajan (1910-2009), la fleur angiospermienne originelle avait un axe allongé portant un grand nombre d'appendices libres, insérés selon une spirale ; elle était bisexuée, à symétrie rayonnante, similaire à un cône de gymnosperme, portant des phyllomes sexués pouvant être accompagnés de phyllomes stériles. Quand l'organe reproducteur condensé en fleur se mit en place, il y eut arrêt de la croissance et inhibition de toute capacité de ramification. Il n'y eut plus de bourgeons à l'aisselle des phyllomes reproducteurs. La sexualisation des phyllomes s'est sans doute réalisée brusquement au cours de l'évolution : ce fut une vraie métamorphose.

2. Bourgeon végétatif

La croissance en longueur des tiges est due à un méristème primaire formant le bourgeon apical. Ce bourgeon apical est également responsable de la croissance des feuilles et de l'établissement des bourgeons axillaires, présents à l'angle de raccordement du pétiole des feuilles avec la tige. Le développement des bourgeons axillaires provoque la ramification des tiges.

Le bourgeon végétatif de l'apex caulinaire est une tige feuillée miniaturisée. Dans la zone axiale du bourgeon, on trouve un dôme terminal formé de cellules en divisions peu actives : c'est une sorte de réservoir de cellules analogues aux cellules souches animales. Les territoires organogènes proprement dits forment un anneau entourant le dôme terminal : cet anneau (initial ou organogène) apparaît sous forme de *méristèmes de flancs*³ sur la coupe longitudinale d'un apex de tige (figure 7). L'ensemble du méristème apical est entouré de trois couches de cellules (figure 8) formant une enveloppe (la *tunica*) donnant, après multiplication et différenciation, les parties externes des feuilles et de la tige. Ce méristème apical fonctionne de façon périodique en initiant successivement les ébauches des différentes feuilles pourvues de leurs bourgeons axillaires (figure 9). On nomme *plastochrone* le temps séparant l'initiation de deux feuilles successives.

3 Nés, semble-t-il, de cellules filles des cellules souches du dôme qui, dans l'anneau, se différencient.

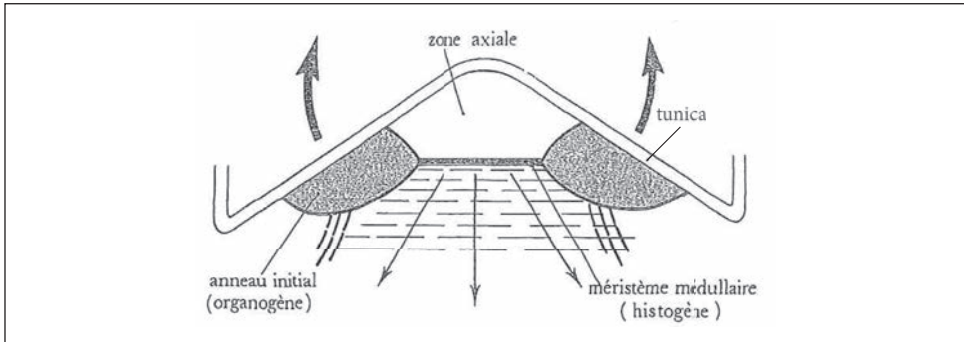


Figure 7 – Structure schématique d'un apex de tige coupé longitudinalement

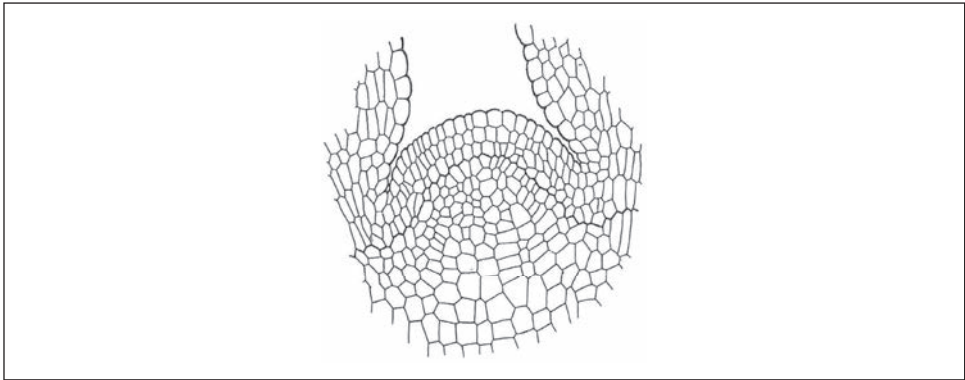


Figure 8 – Coupe longitudinale à travers l'apex végétatif de *Vinca minor*, pervenche, entourant le dôme terminal ; on voit nettement la tunica enveloppante formée de trois couches de cellules superposées

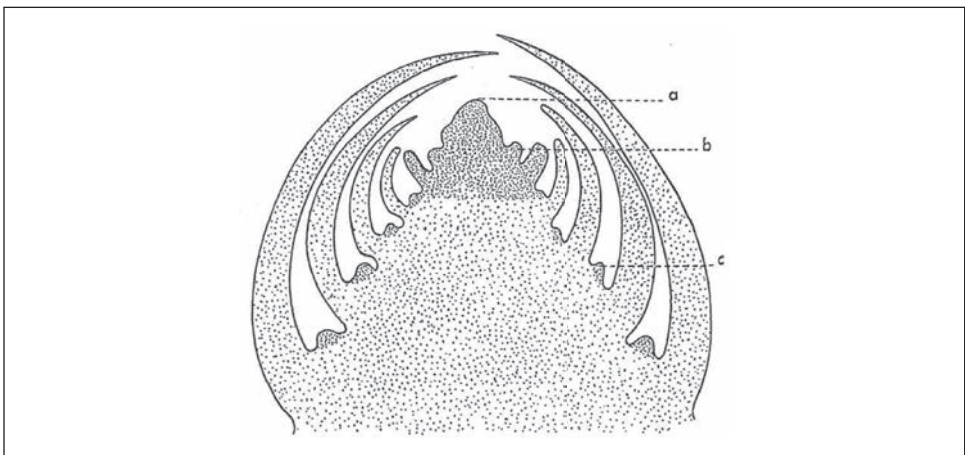


Figure 9 – Coupe schématique du sommet d'une tige de plante vasculaire
a. Méristème caulinaire terminal ; b. Ébauche foliaire ; c. Ébauche de bourgeon axillaire

Paul **Mazliak**

Le déterminisme de la floraison

Contrôles génétiques et épigénétiques

Cette ouvrage présente, **pour la première fois et de façon très didactique**, les clés pour comprendre la **vernalisation** (exigence de températures définies, fraîches ou chaudes, pour la mise à fleurs) et le **photopériodisme** (exigence d'une photopériodicité définie : jours longs ou jours courts, pour la floraison).

Trois séries de recherches visant à expliquer les mécanismes de la floraison sont exposées :

- ▶ les recherches physiologiques des XIX^e et XX^e siècles mettant en évidence l'influence de la température et de la longueur du jour ;
- ▶ les recherches génétiques de la seconde moitié du XX^e siècle qui ont révélé l'existence des gènes de floraison et de plus de cent gènes régulateurs contrôlant leur expression ;
- ▶ les recherches épigénétiques (2003-2011) qui ont permis de comprendre comment les plantes « calculaient » la longueur des jours ou le degré de température nécessaires à leur floraison.



Les «plus»

- ▶ Premier ouvrage français consacré à la floraison.
- ▶ Présentation conjointe des données physiologiques et génétiques.
- ▶ Exposés historiques des découvertes de la vernalisation et du photopériodisme.
- ▶ Nombreux schémas pédagogiques.

*Professeur à l'université Pierre et Marie Curie (Paris VI), **Paul Mazliak** y a dirigé pendant vingt ans le Laboratoire de Physiologie cellulaire et moléculaire des Plantes. Il a coordonné en 1998 la publication d'un traité collectif de Physiologie végétale.*

DETFLO

ISBN : 978-2-8041-7553-5



www.deboeck.com

Dans le cadre du nouveau Système Européen de Transfert de Crédits (E.C.T.S.), ce manuel couvre en **France** les niveaux : Licence 3, Master 1 et 2, Doctorat.

En **Belgique** : Licence 3, Master 1 et 2, Doctorat.

En **Suisse** : Licence 3, Master 1 et 2, Doctorat.

Au **Canada** : Licence 3, Master 1 et 2, Doctorat.

