

4. L'état reproducteur

4.1. Facteurs de répression et d'expression de l'état reproducteur

Bien que programmée pour fleurir et produire les graines qui assureront sa pérennité une Angiosperme ne fleurira que si un certain nombre de conditions favorables sont rencontrées, et parfois même successivement réalisées. Dans le cas contraire, la formation des fleurs n'aura pas lieu, soit parce que le passage à l'état reproducteur ne s'effectue pas (la plante demeure végétative), soit parce que, après un début de réalisation qui interrompt l'état végétatif (et notamment la production de feuilles et de rameaux), les ébauches florales ne peuvent se former ou se développer. Il y a à cela plusieurs raisons

- Alors que certaines plantes différencient parfois des ébauches florales dès les premières phases de la germination, au stade plantule (plantes néoténiques), d'autres exigent pour fleurir d'avoir atteint un certain degré de développement, dit maturité de floraison.
- Il est également nécessaire que l'état trophique de la plante soit satisfaisant, et notamment son alimentation hydrique, minérale et carbonée. Mais à l'inverse, une alimentation trop riche favorise le développement végétatif au détriment de la floraison.
- Ces conditions réalisées, les facteurs liés à l'environnement, et perçus par les différentes parties de la plante, pourront agir : ce sont notamment les températures basses (vernalisations) ou les alternances de températures basses et élevées (thermopériodisme), la lumière (photopériodisme).

4.2. Les différentes étapes du passage à l'état reproducteur

L'acquisition de l'état reproducteur comporte une suite de processus où l'on peut distinguer plusieurs étapes, dont les limites sont au demeurant imprécises et qui peuvent se chevaucher plus ou moins. On peut les répartir en deux phases principales

4.2.1. La première phase, que l'on peut désigner sous le terme évocateur de virage floral, porte essentiellement sur le changement d'orientation du méristème.

Elle com- porte deux étapes :

4.2.1.1.1' **induction florale** (induction, du latin *inducere*, diriger), où certains organes de la plante, sous l'effet de stimulus extérieurs, envoient au méristème un message, le signal de floraison, le faisant passer d'un programme de développement végétatif à un programme de développement reproducteur ;

4.2.1.2.1' **évocation florale** (évocation, du latin *evocare*, faire venir), où le méristème se réorganise en fonction de ce programme, en procédant à des mitoses dans des secteurs appropriés.

4.2.2. La deuxième phase assure la morphogénèse florale, réalisée en deux temps :

4.2.2.1.1' **initiation florale**, où se différencient les ébauches des pièces florales; à ce stade le bourgeon végétatif est devenu bourgeon à fleur;

4.2.2.2.1' **floraison** proprement dite, avec développement des pièces florales, débourre - ment des bourgeons et enfin épanouissement de la fleur.

Voyons plus en détail les caractéristiques de ces étapes.

- **L'induction florale**, étape préparatoire, plus ou moins longue (elle peut s'étendre sur des mois), est d'origine multifactorielle. Toutes les plantes, à des degrés divers, y sont plus ou moins soumises. D'une manière générale, l'action de la température lorsqu'elle est nécessaire, doit précéder celle de la lumière, qui est souvent le facteur le plus impur tant de la mise à fleur.

Au cours de cette période, si les traitements ne sont pas appliqués avec assez d'intensité ou de durée, des retours en arrière sont possibles. Ainsi on peut observer, concernant l'action de la température, des phénomènes de dévitalisation ou, s'agissant de la lumière, des réversions à l'état végétatif. Cependant, en règle générale, et en dehors de conditions climatiques extrêmes, une fois le signal de floraison transmis et l'évocation florale réalisée, la mise à fleur est un processus irréversible.

La nature du signal de floraison est aujourd'hui encore inconnue. Le fait qu'il soit inductible, plus ou moins quantifiable, et transmissible d'une plante ou d'un organe induit à un individu non induit, fait pendant longtemps assimiler à une sorte d'hormone de

floraison (florigène). L'hypothèse d'un signal de nature purement hormonale est maintenant abandonnée devant l'impossibilité d'isoler une telle substance et la complexité du message.

- **L'évocation florale** (terme introduit par Evans en 1969) consiste en une réorganisation de l'architecture de l'apex, préparatoire à la différenciation des ébauches. Cette évolution n'est pas décelable à l'œil nu : on ne peut la caractériser qu'au niveau microscopique ou biochimique, par des changements de morphologie ou de composition cellulaires. On observe ainsi une accélération du métabolisme énergétique, sous l'influence d'un afflux de substrats (saccharose notamment), une augmentation de l'activité mitochondriale ainsi que de la synthèse de RNA, de protéines nouvelles, de polyamines, etc.).

C'est au cours de cette étape que sont déreprimés certains gènes, dont l'expression sera à l'origine de l'initiation florale

- **L'initiation florale**, première étape de la morphogénèse florale, succède à l'évocation florale. On peut considérer que celle-ci est achevée (parfois depuis longtemps) lorsque le méristème, d'aspect végétatif jusqu'alors, commence à manifester les premiers signes visibles de changements morphologiques, qui peu à peu vont lui donner l'aspect d'un méristème préfloral ou, dans le cas d'une inflorescence, d'un méristème inflorescentiel.

Dans le cas d'une fleur unique terminale, les diverses pièces florales (sépalles, pétales, étamines, carpelles) sont initiées progressivement à la surface du méristème préfloral. Dans le cas d'une inflorescence, le méristème inflorescentiel porte des méristèmes floraux, eux-mêmes initiateurs de pièces florales.

Enfin intervient la dernière étape, qui correspond à la floraison, au sens ordinaire du terme. Elle consiste dans le développement des ébauches florales précédemment édifiées : différenciation de tissus particuliers, notamment dans les carpelles et les étamines, où va avoir lieu la méiose et la formation des gamètes, croissance des diverses pièces florales à l'intérieur du bouton floral, et finalement épanouissement des fleurs.

Toutes ces étapes, depuis la réception du signal de floraison sont sous le contrôle de gènes, inexprimés jusqu'ici, les gènes d'identité florale (ou inflorescentielle).

En réponse au signal, ces gènes vont être activés et réguler (induire, réprimer, moduler)

l'activité d'autres gènes, pour interrompre le programme de développement végétatif et initier le programme de développement floral.

4.3. Réorganisation du méristème caulinaire

Ainsi, la mise à fleur engage le méristème caulinaire dans une voie nouvelle : sa structure et son fonctionnement changent. Nous avons vu qu'une caractéristique de l'anneau initial est d'être restauré régulièrement après chaque initiation foliaire, d'où une organogenèse illimitée des tiges feuillées (Figure 11).

Au contraire, la construction florale utilise la totalité du méristème résiduel. Aucune restauration n'étant plus assurée, l'évolution est maintenant limitée. À « l'embryogenèse végétative indéfinie » s'oppose ainsi « l'embryogenèse reproductrice définie ». La disparition du rythme plastochronique et la mise en place de phase préflorale d'un matériel cellulaire disponible expliquent la rapidité généralement constatée de l'initiation des pièces florales. Les ébauches de sépales constituant le calice apparaissent les premiers. La corolle se différencie ensuite avec soulèvement, successif ou simultané, des primordiums de pétales. Sépales et pétales forment le périanthe, stérile et protecteur de la fleur.

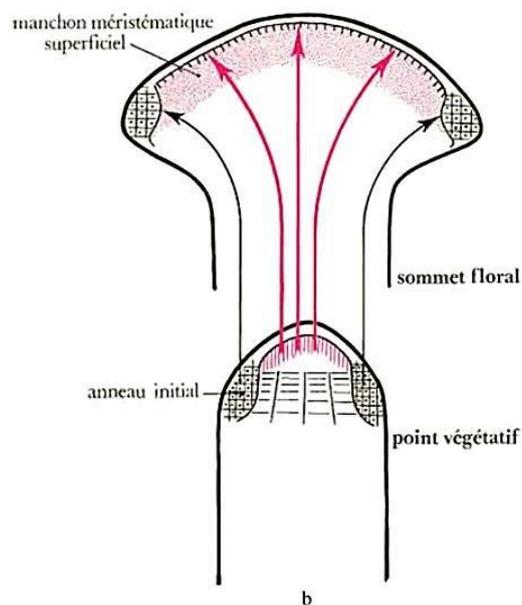


Figure 11. La phase préflorale au niveau de méristème apical caulinaire.

Leur structure rappelle encore beaucoup celle d'une feuille quoique la fonction assimilatrice y soit réduite ou nulle. Les ébauches d'étamines, constituant l'androcée, se soulèvent ensuite. Au centre, les carpelles formant le gynécée ou pistil sont habituelle-

ment les derniers formés des organes floraux. (Figure 11)

Au moment où l'activité végétative d'un apex caulinaire s'achève avec la formation des dernières ébauches foliaires, le méristème terminal *modifie sa forme et ses dimensions*. L'apex devient généralement plus saillant et plus bombé. Cette dilatation de l'apex amorce la formation du réceptacle floral.

L'extension des proliférations cellulaires à tout l'ensemble de l'apex, y compris le méristème d'attente qui jusqu'alors était une zone relativement inerte. Cette multiplication des cellules n'est pas en rapport dans l'immédiat avec une activité organogénétique ; elle accroît seulement la masse de tissus méristématiques à partir desquels se formera la fleur.

La différenciation dans l'apex transformé de 2 territoires cytologiquement distincts :

- Un manchon, qui est une nappe de tissus méristématiques, actifs, occupant toute la surface de l'apex. Ce manchon est formé, en partie par l'ancien anneau initial, qui en constitue donc les flancs, et pour une autre partie par l'ancien méristème d'attente, activé, qui en forme la région sommitale. Ce manchon méristématique sera à l'origine de toutes les pièces florales.
- Un socle parenchymateux, couvert par le manchon méristématique, et qui prolonge en se dilatant la moelle de la tige. Ce socle constitue le parenchyme médullaire du réceptacle floral.

A ces changements dans la taille et la forme, sont associées 2 séries de modifications structurales importantes

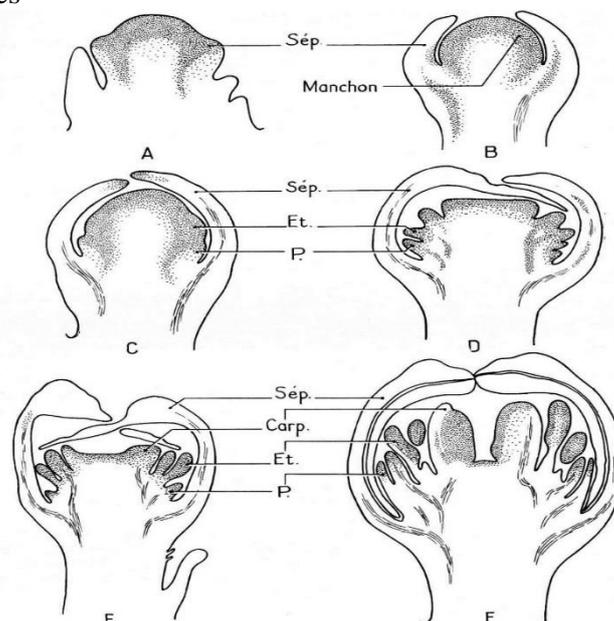


Figure 12. Développement de la fleur du *Papaver somniferum*
(coupes longitudinales)

A : formation des sepales ; B : formation du manchon ; C et D : formation des étamines ; E et F : formation des carpelles. *Carp.*, carpelle ; *Et.*, étamine ; *P.*, pétale ; *Sép.*, sépale.