
La fleur : un système biologique unique

Christian Dumas, professeur émérite, École normale supérieure de Lyon

Résumé

La fleur est un des moyens de résoudre l'équation d'un certain bonheur scientifique, une équation à plusieurs termes : un peu d'art, de poésie et de philosophie, beaucoup d'observations, et quelques données scientifiques pour montrer en quoi elle constitue un système biologique unique. Unique parce qu'elle a réuni dans une même trilogie botaniste, poète et généticien, que d'autre part, elle a un mode de mise en place singulier, et qu'elle est le siège d'une reproduction sexuée totalement originale. Enfin, sans fleur, il n'y a ni graine, ni fruit et plus des trois quarts de nos productions agricoles sont issus du bon fonctionnement des fleurs.

Cette présentation sera divisée en 3 parties :

- Diversité et unité des fleurs
- Floraison et florigène ?
- Fleur et sexualité

Introduction

On dit souvent que la science est austère. La fleur est un bon support pour démontrer l'équation d'un certain bonheur scientifique ; une équation avec plusieurs termes : un peu d'art, de poésie et d'histoire des sciences, le tout complété par quelques données scientifiques plus récentes.

Dans l'art

La fleur est un objet qui a été magnifié par de très nombreux artistes comme Claude Monet avec ses *Nymphéades* ou Pierre-Joseph Redouté, surnommé le *Raphaël des fleurs*, qui a illustré de très nombreux ouvrages, dont *La Botanique* de Jean-Jacques Rousseau et une série de trois volumes sur *Les Roses*. On peut aussi citer Édouard Manet avec son célèbre tableau *Le vase de pivoines sur piedouche* mêlant des fleurs épanouies avec des fleurs étiolées sur le point de se faner.

Il illustre la naissance, le développement et la sénescence d'une fleur et donc sa beauté éphémère.

Dans la poésie

Là encore, les exemples sont très nombreux. On peut citer Pierre de Ronsard avec son poème *Mignonne*



Le vase de pivoines sur piedouche, Édouard Manet

allons voir si la rose, dédié à Cassandre, et paru dans la dernière pièce des *Amours* publiée en 1553. Cassandre Salviati était la fille d'un banquier florentin qu'il rencontra à Blois en 1545 ; elle aurait été son premier amour. Plus récemment, on peut aussi mentionner le poème de Boris Vian : *Je ne voudrais pas crever* (1962)

[...] Je ne voudrais pas mourir
Sans qu'on ait inventé
Les roses éternelles [...]

Dans l'histoire des sciences

La fleur a réuni dans une étonnante trilogie botanistes, poètes et généticiens.

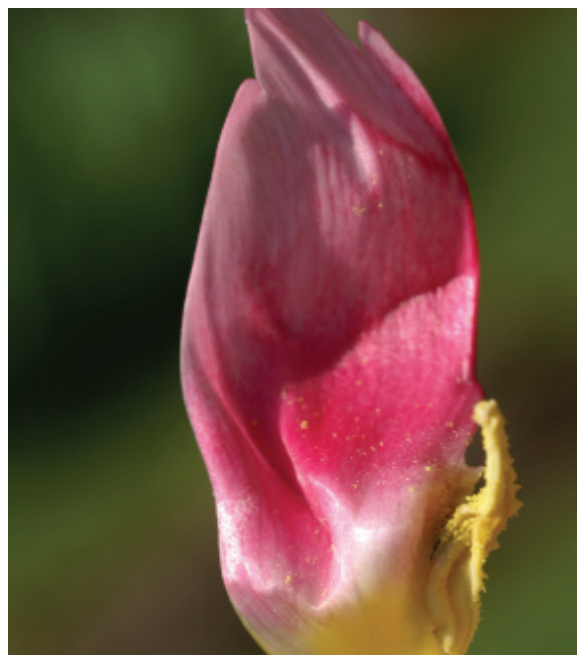
Enfin, la fleur est un système biologique unique par sa diversité, qui masque en réalité une certaine unité de développement, et par la mise en jeu d'une hormone longtemps restée hypothétique, le florigène. Enfin, n'oublions pas que sans fleur, il n'y a ni graine, ni fruit, et que plus des trois quarts des productions agricoles sont issus de son bon fonctionnement qui aboutit à deux fécondations simultanées.

La diversité des fleurs ne masque-t-elle pas une certaine unité ?

Pour comprendre le sens caché de cette interrogation, il faut se pencher sur la trilogie étonnante constituée de botanistes, de poètes et de généticiens.

- Le botaniste est Carl Linné (1707-1778). À sa naissance, on connaissait environ 3 000 espèces. À sa mort, ce nombre avoisinait les 9 000. Aujourd'hui, près de 300 000 espèces de plantes à fleurs ont été identifiées, d'autres sont encore découvertes chaque année. Il y a souvent une certaine confusion dans les noms communs ou vernaculaires des plantes. Ainsi, derrière le vocable de rose, se cachent des espèces très différentes. *Le Rosier des chiens* dont, selon Pline, la racine guérissait de l'hydrophobie induite par la rage, est différent de la *Rose de Chine*, qui est un hibiscus. Il y a aussi la *Rose de porcelaine*, la *Rose de Noël*, la *Rose d'Inde*, etc., et même la *Rose des vents* ! Pour éviter ces confusions, des règles scientifiques de dénomination ont été définies en 1753 par Linné dans son célèbre ouvrage *Species Plantarum*. Ces règles ont ensuite été généralisées aux autres êtres vivants et sont toujours en vigueur. Elles impliquent un nom de genre suivi d'un nom d'espèce, en latin, la langue scientifique de l'époque, suivis du nom de l'auteur qui en a fait la première description, ou de son abréviation (ex : *Rosa canina* L.).

- Si le botaniste est Linné, le poète est Johann Wolfgang von Goethe. L'auteur des *Souffrances du jeune Werther* ou de *Faust* fut très inspiré par le traité de philosophie botanique de Linné qui était, selon ses propres écrits, son sujet d'étude quotidien. Goethe était d'ailleurs un excellent botaniste ; il participa à l'organisation du parc botanique du château de Weimar où il séjourna, à partir de 1774, invité par le duc Charles-Auguste. C'est là qu'il fit de nombreuses observations à l'issue desquelles il écrivit, en 1790, un remarquable *Traité sur la métamorphose des plantes*. Il observa, en effet, quelque chose qu'il interpréta comme la transformation progressive des pièces d'un type, par exemple les feuilles, en pièces d'un autre type, les sépales, puis les étamines, etc. (fig.2). Goethe souhaitait partir des formes les plus simples pour aller vers les plus complexes. L'idée de la métamorphose et de l'origine des espèces le hantait dans le parallélisme qu'il cherchait à établir entre la métamorphose des plantes et celle des insectes ou des vers, pour en tirer des considérations plus générales. Ainsi, il écrivait : « *La plante pousse nœud par nœud et se termine enfin par la fleur et la graine. Le taenia (ver solitaire) et la chenille procèdent également par anneaux et finissent par la tête* ». Pour lui, l'organe type du végétal est la feuille. L'essai de Goethe sur la métamorphose reçut un accueil glacial du public et de la plupart des botanistes et sociétés savantes de l'époque.



Transformation d'une étamine en pétale chez une tulipe horticoles

Jean-Jacques Rousseau, adepte de Linné, avait fait des observations botaniques nombreuses et était arrivé à la conclusion que les étamines ou les pistils pouvaient se transformer en pétales : « *La multiplication des pétales entraîne la disparition des organes reproducteurs transformés en pétales brillants* » écrivait-il dans une de ses Lettres à Madame Delessert dans les années 1770. Cette multiplication du nombre de pétales est une transformation qualifiée du terme savant de méristique.

- Il faudra attendre deux siècles avant que deux équipes de généticiens, celle d'Elliot Meyerowitz aux Etats-Unis et celle d'Enrico Coen en Angleterre, réexaminent la question en décrivant et en exploitant une série de mutants artificiels d'*Arabidopsis thaliana* ou de mufler chez lesquels l'identité des organes produits par le méristème floral est modifiée (1991). Ils découvrent que ces mutants d'*A. thaliana* présentent des modifications dites homéotiques, c'est-à-dire qu'un type d'organe, une étamine par exemple, est transformé en pétale. Ils bâtissent alors un schéma unitaire du développement des fleurs à partir de trois fonctions A, B et C responsables de la mise en place des différents organes de la fleur : sépales, pétales, étamines et carpelles. Plus récemment, au début des années 2000, d'autres mutants nommés SEPALLATA 1, 2 et 3 sont obtenus ; ils entraînent une perte des fonctions A, B et C et démontrent que les gènes SEP représentent une autre classe de gènes homéotiques, nommés E. Ainsi, pour faire un pétale, il est nécessaire d'avoir la combinaison de fonctions A+B+E ; pour une étamine : B+C+E ; et enfin pour un carpelle C+E. Un quadruple mutant SEPALLATA 4, décrit en 2004, permet enfin de revenir au niveau basal, c'est-à-dire au stade feuille,

point central de la théorie de Goethe : « *Tout est feuille, et par cette simplicité la plus grande diversité devient possible* ».

Les gènes mutés chez la fleur s'apparentent aux gènes homéotiques dont la découverte chez la *mouche à vinaigre* ou drosophile valut un prix Nobel à leurs auteurs, en 1995. Ce sont de tels gènes qui expliquent la segmentation des vers à laquelle Goethe s'intéressait dans sa recherche d'une unité du monde vivant.

Mais si les organes floraux ne sont que des feuilles transformées, que sont alors les éléments modificateurs ? Par quels mécanismes ces différents gènes interagissent-ils ? La plupart de ces gènes d'identité d'organe codent pour des protéines de type MADS, protéine à boîte homéo, petite séquence très conservée chez les êtres vivants qui permet à une protéine de se lier à l'ADN. L'utilisation de techniques de recherche d'interacteurs, comme le double hybride et la transformation de feuilles par des transgènes exprimant les différents composants des complexes responsables, a permis l'élaboration d'un modèle, le *quartet model*, suivant lequel l'identité des organes floraux est déterminée par quatre combinaisons de protéines à boîte homéo, des protéines de type MADS. Deux dimères de chaque tétramère reconnaîtraient deux sites différents sur l'ADN. La recherche de gènes cibles et des modalités de fonctionnement de ces tétramères est en cours pour tenter de valider ce modèle.

Une forme pélorique, du grec *péloros*, monstrueux, est une anomalie naturellement observée chez une fleur zygomorphe qui devient parfaitement actinomorphe. Cette transformation d'une fleur irrégulière à symétrie bilatérale en une fleur régulière à symétrie axiale a été décrite par Linné aussi bien chez une linaria que chez le muflier. Dans le cas d'inflorescence, c'est souvent la fleur terminale qui présente cette anomalie. On en trouve des exemples aussi chez des lamiers : *Lamium galeobdolon* ou *L. maculatum*, la digitale pourpre, etc. On voit se dessiner l'évolution de la botanique : au départ science d'observation (on décrit, on nomme, après on classe, et enfin on pose des hypothèses permettant d'expliquer ces phénomènes). Aujourd'hui, on observe mais avec d'autres outils (microscopes), on essaie de comprendre (modèle ABCE), puis on décrit les réseaux de gènes jusqu'aux modèles issus de la physique ou des mathématiques pour modéliser la fleur.

La floraison et la quête du florigène

La fleur se forme à la suite de la transition florale, transition majeure dans la vie de la plante. Le méristème localisé au sein du bourgeon floral ressemble à une usine de production bien organisée. La Zone Centrale formée de cellules souches alimente la Zone Profonde en matière première, les cellules, et la ZP les transforme en produits, les organes, dont l'émergence se fait selon une disposition et un ordre précis, la phyllotaxie. L'analyse de mutants d'*A. thaliana* a permis d'élucider son fonctionnement. Cette espèce modèle fleurit plus vite en jours longs (JL) qu'en jours courts (JC) : elle est dite de JL facultatif. Trois voies de signalisation ont été, en partie, disséquées génétiquement.

- La première met en jeu une protéine régulatrice centrale nommée CONSTANS (CO), protéine régulée au niveau transcriptionnel par l'horloge circadienne de la plante, elle-même sous le contrôle de la longueur du jour. Elle s'accumule le jour et est dégradée la nuit. Un des gènes cibles de CO est FT (*Flowering Time*). Son activation accélère la floraison. En attachant à FT une protéine, la GFP, on a pu suivre sa migration vers l'apex via le phloème. On peut même faire fleurir une tomate avec une FT de tabac, FT semblant universelle. S'agit-il du fameux florigène, terme créé par Chailakhyan en 1936 pour décrire le signal inducteur de la floraison émis par la feuille et transmissible par greffage ? La réponse est oui, en partie du moins, car d'autres composés interviennent, comme les miRNA¹.

- La deuxième, ou voie autonome, elle met en jeu notamment un facteur de transcription nommé FLC, pour FLOWERING LOCUS C.

- La troisième implique la température : c'est la vernalisation, du latin *vernalis*, le printemps (ex. : le colza, planté à l'automne, fabrique une rosette qui devra subir quelques jours à moins de 10 °C pour fleurir au printemps). Les gibbérélines ont été impliquées dans le florigène chez les graminées, l'éthylène chez les broméliacées. Chez les crassulacées, il y a des espèces de JL, d'autres de JC. Par greffage, il est possible de transmettre ce signal, le florigène, d'une espèce apte à fleurir chez une espèce inapte. Cette transmission à distance d'une substance inconnue correspond bien à la définition d'une hormone. Le florigène, dont l'existence a été supputée par Chailakhyan, est resté pendant cinquante ans un concept physiologique plutôt qu'une entité chimique.

¹ Les miRNA, ou petits ARN, caractérisés au début des années 1990 sont aujourd'hui reconnus comme formant une nouvelle classe de régulateurs biologiques. Ils interviennent de manière positive ou négative sur la régulation de l'expression des gènes et interviennent dans la plupart des processus biologiques. Leur découverte a valu à ses auteurs l'attribution d'un prix Nobel en 2006.

Là encore, la génétique a permis de faire progresser les connaissances sur le florigène. FT est une protéine qui a été trouvée dans la sève élaborée. Le mouvement de FT s'effectue bien de la feuille vers l'apex. S'il y a de nombreux exemples où la transmission du florigène entre les différentes espèces existe, il y a aussi des exemples contraires ! Est-ce que cela veut dire que dans ces derniers cas, le florigène n'est pas conservé ? C'est probablement un problème de concentration. Un mutant, *TFL1*, présente un homologue de FT, où le changement d'un seul acide aminé est capable de convertir la protéine *TFL1* de répresseur de floraison en activateur de floraison. Est-ce que l'ARNm de *TFL1* peut aussi se déplacer dans le phloème comme un signal interagissant avec FT ? C'est peu vraisemblable, car *TFL1* est fortement exprimé dans l'apex où il agit de manière antagoniste avec les gènes d'identité d'organe comme *LFY* et *API/AP2*. FT en réalité interagirait avec une autre protéine nommée FD et localisée dans l'apex, comme cela a été montré par différentes techniques, notamment des marqueurs fluorescents.

La fleur : siège d'une sexualité singulière

« *La fleur est le sexe de la plante, et c'est ce qui fait son charme, mais un charme discret, inconscient. Qui donc, respirant une fleur, la passant à sa boutonnière ou l'offrant à une jeune fille, a présent à l'esprit cette fonction cynique et inconvenante ? La plante exhibe ses organes génitaux comme ce qu'elle a de plus brillant et de plus parfumé...* ». Petites proses, 1986.

Michel Tournier

Le XVIII^e siècle, ou siècle des Lumières, voit aussi la démonstration par le médecin et botaniste allemand Rudolph Camerarius (1694) du lien entre fleur et sexualité à l'aide d'expériences de castration réalisées notamment chez le ricin, où fleurs mâles et femelles sont séparées. Il démontre que l'étamine correspond au sexe mâle, le pistil au sexe femelle. Pour obtenir des fruits et des graines, il démontre aussi que les deux sexes sont nécessaires. La répartition des sexes chez les plantes à fleurs montre qu'il y a environ 75 % d'hermaphrodites, et 4 % d'espèces dioïques où sexes mâle et femelle sont portés par des individus différents. Chez les autres espèces, les sexes sont séparés mais portés par le même individu. On connaît très peu d'espèces pourvues de chromosomes sexuels, et le déterminisme du sexe est encore relativement méconnu sauf chez le melon ou chez un silène, porteur d'hétérochromosomes X et Y. Leur apparition est estimée à 30 millions d'années (Ma), à comparer avec les 300 Ma estimées chez les mammifères.

La nécessité de classer les êtres vivants est ancienne. Linné a proposé une classification des plantes basée sur le sexe ; l'analogie entre les sexualités animales et végétales était bien établie au début du XVIII^e siècle, suite aux travaux de Camerarius. C'est l'époque où la botanique devient classificatrice avec tout ce qu'a d'arbitraire une classification. Linné distinguait ainsi les plantes à mariages publics, celles portant des fleurs et des sexes visibles, aux plantes à mariages clandestins comme les mousses et les fougères. Sa classification suscita à l'époque l'ire d'un certain nombre de ses contemporains. Elle fit grand scandale, car il comparait l'étamine au pénis, par exemple. Aujourd'hui, les outils moléculaires utilisés par le consortium APG « *Angiosperm Phylogeny Group* » ont apporté des modifications majeures sur le positionnement de grands ensembles comme celui des monocotylédones par rapport aux dicotylédones primitives, qui comprend les formes les plus anciennes (ex. : le clade ANITA avec *Amborella trichopoda*, espèce unique endémique de Nouvelle-Calédonie, sœur de toutes les plantes à fleurs) et les dicotylédones les plus évoluées. Ou encore, ils ont permis de ranger des espèces ou des genres d'une manière plus satisfaisante que par les seuls caractères morphologiques (ex : APG III, 2009).

La fécondation

Dans le domaine végétal, les observations de l'algologue Gustave Thuret (1817-1875) aboutissent, en 1853, à montrer le rôle des anthérozoïdes (vs l'équivalent des spermatozoïdes animaux) dans la fécondation d'une algue, le fucus. Il réussit à croiser deux espèces différentes de fucus et à obtenir des hybrides à partir du développement des zygotes. Enfin, il remarque que si l'on isole un anthérozoïde d'une part et une « spore » (équivalent à l'oosphère) d'autre part, il n'y a pas de génération nouvelle. Le contact est indispensable. Cependant, Thuret ne pense pas qu'il y ait pénétration des anthérozoïdes directement dans la « spore ». La preuve définitive ne viendra que plus tard avec l'observation de la fusion de cellules sexuelles, en 1858, par le cryptogamiste allemand Pringsheim (1824-1894), alors professeur à Berlin. Il observe la pénétration de l'anthérozoïde dans l'oosphère, puis la formation d'une membrane interdisant l'accès du zygote fécondé à tout autre gamète mâle. Dans le monde animal, ce n'est que quinze ans plus tard, en 1875, que le zoologiste allemand Hertwig (1849-1922) décrit l'union des cellules sexuelles chez l'oursin (avec fusion des noyaux mâle et femelle).

Quelques années plus tard, et indépendamment, le Russe Sergius Nawashin, en 1898, et le Français Léon Guignard, en 1899, élucident le devenir du second gamète mâle. Ils précisent, chez le lis martagon,

que le second gamète mâle pénètre lui aussi dans le sac embryonnaire et fusionne avec les deux noyaux polaires d'une grande cellule nommée cellule centrale. Guignard montre que cette seconde fécondation conduit à la formation d'un « tissu nourricier », véritable embryon, nommé albumen par les Français et endosperm par les Anglo-Saxons. Avec la découverte de cette double fécondation, les bases de la reproduction sexuée et de l'embryologie des plantes à fleurs sont ainsi complètement établies. Entre 1870 et 1890, zoologistes et botanistes unissent leurs efforts pour établir les bases de la division cellulaire et relèvent l'étonnante identité du comportement des chromosomes chez les plantes et les animaux, preuve de l'unité des organismes vivants. Cette unité des deux règnes se retrouve aussi dans une division particulière appelée réduction chromatique, qui intervient au cours de la méiose. Observée pour la première fois chez un ver parasite, l'ascaris, par le cytologiste belge Edouard Van Beneden, cette réduction participe à la méiose, phénomène décrit ultérieurement par Strasburger (1888) et Guignard (1889) chez les angiospermes. Cette division intervient chez les plantes au sein des étamines, dans les cellules à l'origine des grains de pollen, et dans les cellules à l'origine du sac embryonnaire. Strasburger propose les termes de « haploïde » et de « diploïde » pour qualifier ces stades différents de la vie d'un organisme. Strasburger est aussi l'un des premiers biologistes à penser, dès 1884, avec August Weissmann, que le noyau, ou quelques parties constantes de celui-ci, doivent contenir l'hérédité. Ils reconnaissent également la constance du nombre des chromosomes et le fait que, pour chaque espèce, les chromosomes se trouvent en nombre équivalents dans la cellule sexuelle mâle et dans la cellule sexuelle femelle. Mais, à cette époque, on ne dispose

pas encore de données assez précises sur la structure des chromosomes et on ignore tout des mécanismes de l'hérédité, redécouverts seulement en 1900 par Hugo de Vries. Strasburger a donc montré l'existence d'une alternance de générations, l'une haploïde, la suivante diploïde, phénomène entrevu sur le plan morphologique déjà par Hofmeister, quarante ans plus tôt. Enfin Guignard, en 1882, publie également un traité d'embryologie végétale dans lequel il décrit l'évolution de l'embryon qui passe par des formes particulières. C'est le début de l'embryologie comparée végétale. En 1994, la première fécondation *in vitro* chez les plantes est réalisée chez le maïs, puis ultérieurement, la mise en évidence d'un flux calcique à l'origine de l'activation de l'oosphère et de la formation ultérieure de l'embryon. Mais cette approche est réductionniste : ce qui est vu *in vitro* ne correspond peut-être pas à ce qui existe *in vivo*. Des études avec marquage des gamètes par la GFP et utilisation de la microscopie confocale, ainsi que l'analyse génétique de mutants, par exemple, seront nécessaires pour l'affirmer.

Pour conclure, il faut se tourner à nouveau vers la poésie :

- *Où sont les hommes ? demanda poliment le petit prince.*

La fleur, un jour, en avait vu passer une caravane.

- *Les hommes ? Il en existe, je crois, six ou sept.*

Je les ai aperçus il y a des années. Mais on ne sait jamais où les trouver. Le vent les promène.

Ils manquent de racines, ça les gêne beaucoup.

Antoine de Saint-Exupéry,

Le Petit Prince, 1946, New York