

CARNETS
DE
SCIENCES



Gérard Guillot

La planète Fleurs

éditions
Quæ

Gérard Guillot

La planète
Fleurs

Éditions Quæ

Éditions Quæ
RD 10
78026 Versailles Cedex, France

© Éditions Quæ, 2010
ISBN : 978-2-7592-0627-8
ISSN en cours

En couverture : fleur d'hémérocalle cultivée.

Le Code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction, même partielle, du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, 75006 Paris

SOMMAIRE

Préface	5
Qu'est-ce qu'une fleur ?	11
Qui sont les plantes à fleurs ?	13
Portrait d'une fleur	16
Une fleur, c'est quoi ?	18
Le développement de la fleur	22
La fleur, mode d'emploi	25
Fleur géante ou inflorescence ?	29
Les inflorescences dans l'espace-plante	31
Florilège d'inflorescences	34
Quand l'inflorescence se métamorphose en... fleur !	42
Le double cercle des apparences	63
Sépales ou pétales ? Pas si simple !	65
Quand les bractées jouent aux sépales ou aux pétales !	70
Sépales et calices	76
Pétales et corolles	82
Une innovation révolutionnaire : l'éperon	88
Pollen : la poudre magique	97
De la constance dans la forme et l'aspect des étamines... ..	99
... à l'extrême variabilité du nombre !	103
La libération du pollen	104
La présentation du pollen	108
Présenter le pollen en deux temps	112
Des étamines adeptes de la soudure	117
Le pollen, l'or jaune des plantes à fleurs	120
Le pollen aggloméré, une révolution ?	124

La chambre nuptiale	135
Les carpelles, de simples feuilles repliées.....	137
Le gynécée, spécialiste ès-soudures !	138
Porter haut les organes sexuels !	142
L'ovaire enfoui dans la fleur	143
Le stigmate, passage obligé pour la reproduction.....	144
Le style, l'antenne du gynécée.....	155
Varié les styles	158
Quand le gynécée fait chambre à part... ..	164
Des couleurs, des formes, des odeurs et des goûts	173
Vive la couleur !.....	175
De l'art de la symétrie dans la géométrie florale	188
Se mettre au parfum.....	196
Le goût divin du nectar	203
Références bibliographiques.....	206

PRÉFACE

Les fleurs sont, avec les arbres, ce qui nous apparaît le plus voyant dans le monde végétal. Mais qu'est-ce que ce monde végétal, dont l'instinct nous renvoie immédiatement à l'idée d'un monde vert, à la fois si familier et si étrange ?

On sait aujourd'hui que le grand programme scientifique qui consiste à classer les êtres vivants a pour mission de les regrouper en fonction des degrés relatifs d'apparentement : on met ensemble dans un groupe ceux qui sont les plus étroitement apparentés entre eux. Les figures en forme d'arbre qui traduisent des degrés d'apparentement – qu'on appelle aussi des « phylogénies » – servent à faire des classifications. Le terme commun de « végétal » n'a jamais reçu d'assignation officielle sur un arbre phylogénétique. Il faut donc s'entendre sur ce qu'on appelle « les végétaux ». Si l'on entend par « végétal » tout ce qui fait photosynthèse, alors les végétaux ne sont pas un groupe naturel. En effet, de multiples endosymbioses passées entre des micro-organismes photosynthétiques et des cellules d'origines diverses réalisées voici plus d'un milliard d'années font que plusieurs lignages d'eucaryotes ont acquis la capacité photosynthétique plusieurs fois indépendamment. Ainsi les algues brunes ne sont pas apparentées aux algues vertes, mais aux diatomées. Si l'on entend par « végétaux » les organismes qui réalisent la photosynthèse grâce au chloroplaste, alors le groupe des végétaux correspond à l'acquisition première du chloroplaste et sont appelés « lignée verte » (qui comprend les algues rouges, les glaucophytes, les algues vertes et les plantes érigées). Enfin, si l'on entend par « végétaux » les organismes dotés de certains pigments photosynthétiques, à savoir les chlorophylles a et b (responsables de la couleur verte), alors les végétaux sont synonymes de chlorobiontes (algues vertes et plantes érigées). Au sens phylogénétique et dans les classifications modernes, le « règne végétal » (de Reviers, 2002), dans son contenu traditionnel, n'existe plus.

Mais qu'en est-il des végétaux à fleurs ? La situation est beaucoup moins compliquée. En effet, la fleur comme organe nous renvoie à un groupe bien défini, celui des angiospermes. Cette fleur est constituée fondamentalement de quatre séries de pièces. Les pièces stériles sont externes (les sépales composent le calice et les pétales composent la corolle) ; les pièces fertiles sont internes (les étamines forment l'androcée et les carpelles forment le gynécée). De plus, les angiospermes réalisent une double fécondation très particulière (qui sera

décrite dans cet ouvrage). Les couleurs des pétales, les senteurs développées par les fleurs et les fruits charnus produits par beaucoup de ces plantes vont poser à notre rigueur un problème d'une autre nature. En effet, les fleurs stimulent tellement nos sens que les premières appréhensions du monde végétal sont entachées d'une coupure qui résulte d'une logique divisive : n'a-t-on pas fait les « cryptogames » et les « phanérogames » ? Les programmes scolaires de l'école élémentaire ne comportaient-ils pas, il n'y a encore qu'une petite dizaine d'années, une « connaissance » du vivant où l'on apprenait qu'il existe des « plantes à fleurs » et des « plantes sans fleurs » ? Tout se passait comme si la fleur constituait un pôle attractif tellement fort qu'il provoquait dans nos esprits une sorte de négation de ce qui ne porte pas fleurs pour mieux glorifier ce qui en porte. Certes, ces réflexes intellectuels relèvent davantage, on le sait, de considérations de valeurs que d'une classification véritablement scientifique. On a déjà vu cette même logique se mettre à l'œuvre pour d'autres groupes qui ne sont que des promontoires à la perfection humaine : les procaryotes qui n'ont pas de noyau cellulaire (ce sont les eucaryotes, dont l'homme, qui possèdent le noyau), les invertébrés qui n'ont pas de vertèbres (ce sont les vertébrés, dont l'homme, qui les possèdent), les poissons qui ne sont pas sortis de l'eau (ce sont les tétrapodes, dont l'homme, qui possèdent les membres marcheurs), les prosimiens qui n'ont pas les deux os frontaux unis en un seul (ce sont les simiens, ou singes, dont l'homme, qui les ont), etc. Dans une classification scientifique, tous les objets méritent d'être regroupés pour ce qu'ils ont vraiment, et non par l'absence d'une propriété particulière. La raison en est simple : on peut faire n'importe quel assemblage hétéroclite d'objets et les mettre dans un ensemble sous prétexte qu'ils n'ont pas quelque chose. La liste des attributs absents est potentiellement infinie. Les groupes justifiés par une privation sont un non-sens logique ; ils ne doivent leur existence qu'à un discours de valeur qui ne devrait pas – en principe – interférer avec la logique scientifique.

Les fleurs ont donc bien constitué, dans l'histoire des hommes, l'un de ces pôles attractifs générateurs de non-groupes. Les groupes dans leur acception traditionnelle comme les bryophytes (hépatiques, anthocérotes, mousses), les ptéridophytes (lycophytes, filicophytes, sphénophytes), les gymnospermes (gingkophytes, pinophytes, cycadophytes) sont tous des promontoires soulignant la « perfection » évolutive des plantes à fleurs (les angiospermes). Mais la logique phylogénétique a rattrapé les botanistes. Les plantes terrestres (les embryophytes) allaient être reclassées pour ce qu'elles partagent vraiment. Ces anciens groupes ont donc éclaté ou bien ont été redéfinis : ainsi par exemple, les bryophytes ne comprennent plus que les mousses véritables. Aujourd'hui,

c'est-à-dire depuis pas plus de trois décennies, le grand programme qui consiste à classer par les degrés relatifs d'apparement est même venu bouleverser notre classification des plantes à fleurs. Le bouleau est plus appareté au haricot qu'au platane. Ce bouleversement est pour une certaine part produit par l'accès aux caractères moléculaires, mais pas seulement. Les changements dans nos modes de pensée et nos méthodes de travail y sont pour beaucoup. L'analyse des traits anatomiques continue de contribuer à ce vaste chantier de la compréhension de la diversité des plantes à fleurs.

Durant les 130 millions d'années de leur existence connue, les plantes à fleurs ont contribué à remodeler les paysages à tel point que nous avons du mal à imaginer un monde jurassique sans fleurs. De cette histoire sont issues actuellement quelque 240 000 espèces répertoriées (Lecointre et Le Guyader, 2006), dont les relations sont – scientifiquement parlant – en chantier. Mais cette histoire est surtout génératrice de faits d'évolution dont il nous reste des traces aujourd'hui, traces que nous décrit Gérard Guillot dans le présent ouvrage. Étudier la biodiversité ne consiste pas seulement à compter les espèces. C'est aussi spécifier des différences, des ressemblances et des liens entre entités, des entités qui peuvent être des populations, d'espèces ou même d'écosystèmes. Ces liens sont de nature fonctionnelle lorsqu'on est écologue ou physiologiste. Mais ces liens sont aussi, dans la profondeur de l'histoire, des liens généalogiques que le systématien traduira en degrés relatifs d'apparement. À l'heure de la synthèse des connaissances, ces deux approches doivent être pensées en même temps. Sinon on aboutit à des contradictions. Car pensée en termes fonctionnels, la biodiversité du Jurassique comparée à celle d'aujourd'hui vous fera conclure que les dinosaures ont disparu. Pensée en termes structuraux, classificatoires (et donc historiques), la même comparaison conclura que les dinosaures n'ont pas disparu : les oiseaux portent encore la marque de fabrique des dinosaures, même s'ils sont fonctionnellement très différents de ceux du début du Jurassique. Pensés en terme fonctionnels, on échoue à interpréter l'existence de l'appendice ou bien le trajet du nerf contrôlant le diaphragme chez l'homme. Pensés en termes historiques, la première est un reliquat, le second le fruit historique d'une structure dont le trajet qui la sépare de l'arrière de la tête ne cesse de s'allonger depuis 380 millions d'années.

Comprendre la biodiversité, c'est donc comprendre ce que l'on regarde (le « quoi »), qui passe par la taxonomie, la systématique, l'anatomie comparée, la phylogénie, parce que la question « quoi » est indissociable, dans la biologie d'aujourd'hui, de la question « d'où cela vient-il ? ». Comprendre la biodiversité, c'est ensuite comprendre son fonctionnement qui relève de la question

« comment cela marche-t-il ? », autant posée dans l'organisme (génétique, biochimie, physiologie, embryologie...) qu'à l'extérieur de celui-ci (écologie, éthologie, sociologie...). Gérard Guillot réussit ce tour de force de parvenir à nous conter la biodiversité des plantes à fleurs en mariant les deux exigences, pour le plus grand bonheur du botaniste amateur, du naturaliste, de l'enseignant et même du scientifique... non botaniste.

Guillaume Lecointre,
professeur au Muséum national d'histoire naturelle

Bouleau à papier en fleurs : les bouleaux sont plus apparentés aux haricots qu'aux platanes !



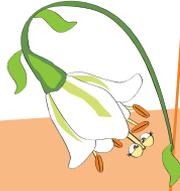




Qu'est-ce
qu'une fleur ?



Qu'est-ce qu'une fleur ?



Dans le langage courant, sans même en avoir conscience, on utilise constamment le mot **fleur** dans deux sens fort différents : soit il désigne une fleur au sens strict et scientifique, c'est-à-dire une partie de la plante qui correspond à son appareil reproducteur, soit il concerne toute la plante dès lors qu'elle porte ou est susceptible de porter... des fleurs. Ainsi, si l'on vous dit « je viens de voir une très belle rose », vous ne savez pas d'emblée si votre interlocuteur parle de la plante entière, le rosier, couverte de fleurs, des roses, ou d'une seule fleur prise isolément, une rose ! Si l'on vous offre ou que vous offrez un bouquet de fleurs, que contient-il vraiment : des fleurs certes mais aussi des tiges et des feuilles ! Quand vous semez des fleurs, vous semez des graines qui vont germer et donner des plantes qui vont fleurir ! Autrement dit, le langage courant entretient en permanence cette confusion entre le tout et la partie. Tout ceci n'a rien de surprenant au regard de la puissance évocatrice, symbolique et culturelle que véhiculent les fleurs en elles-mêmes ; de plus, il faut reconnaître qu'elles se détachent tellement le plus souvent du reste de la plante que l'on ne retient plus qu'elles et que l'on attache leur nom à la plante entière ! Évidemment, dans la suite de cet ouvrage, nous n'utiliserons plus le terme de fleur que pour désigner la structure – et donc la partie – et celui de plante à fleurs pour désigner l'organisme qui porte la ou les fleurs – c'est-à-dire le tout.



■ Page précédente

Fleurs de nielle des blés
(*Agrostemma githago*).



■ Qui sont les plantes à fleurs ?

Le vocable de plantes à fleurs peut paraître de prime abord dénué de valeur scientifique. Pourtant, il énonce clairement ce qu'il dénomme. Nous parlons bien de plantes, c'est-à-dire de végétaux terrestres, ancrés sur un support, des embryophytes au sens scientifique, caractérisés par la présence de fleurs. Or, dans le cadre de la classification par parentés ou classification phylogénétique qui vise à regrouper les espèces vivantes en fonction de leur histoire évolutive (voir encart p. 14-15), la fleur a été retenue comme attribut, c'est-à-dire comme caractère particulier partagé par un grand nombre d'espèces et par elles seules : toutes les espèces qui possèdent cet attribut partagent une histoire commune dans le sens où elles ont hérité de cet attribut, la fleur donc, d'une espèce ancêtre commun. Au cours de l'histoire des végétaux terrestres, à un moment donné, chez une espèce nouvelle, une nouvelle structure complexe – la fleur – s'est formée : c'est une innovation au sens évolutif car elle n'existait pas auparavant et sera transmise à toutes les espèces descendantes même si elle subit au passage une infinité de changements tout en conservant la structure fondamentale qui permet de la reconnaître ; elle est devenue un caractère dérivé partagé ou synapomorphie. On peut parler en quelque sorte de signature permettant de définir un groupe d'espèces toutes issues d'un même ancêtre commun, que l'on peut nommer « plantes à fleurs » sans ambiguïté. Les scientifiques parlent d'anthophytes (de *anthos*, fleur et *phyton*, plante) mais ce terme est peu usité. On notera bien que le groupe des plantes à fleurs, comme tous les groupes de la classification, n'est pas une entité existant en soi mais une construction intellectuelle et scientifique argumentée à partir de critères choisis et faisant l'objet d'un consensus. Il reste à définir clairement ce qu'est une fleur, notamment pour délimiter ce qui n'est pas une fleur, difficile question en dépit de l'apparente évidence de la notion !

Pourtant, les plantes à fleurs, en tant que groupe de la classification, ne se définissent pas que par la seule présence d'une fleur : les scientifiques



ont retenu d'autres attributs partagés qui sont autant d'innovations acquises chacune au cours de l'évolution. Deux de ces attributs, qui concernent aussi indirectement la fleur, sont assez faciles à appréhender :

- les ovules, qui deviendront à maturité les graines, se retrouvent enfermés et protégés dans un organe complètement clos, le pistil qui, lui-même à maturité, deviendra le fruit. Attention, d'autres plantes que les plantes à fleurs possèdent des graines tels les Conifères : ce qui fait vraiment la différence c'est leur localisation dans le fruit. Il s'agit ici du fruit au sens botanique, c'est-à-dire l'organe contenant les graines, et non pas du fruit au sens alimentaire beaucoup plus restrictif. Ainsi, la gousse du haricot ou le parachute du pissenlit sont des fruits au même titre que la pomme ou la noix. De fait, les plantes à fleurs pourraient tout aussi bien être nommées plantes à fruits. Cet attribut leur a d'ailleurs valu l'appellation scientifique, très utilisée celle-ci, d'angiospermes (de *angeion*, pot ou récipient et *sperma*, graine ou semence) ;

- les grains de pollen, eux aussi présents dans d'autres groupes proches comme les Conifères, sont très réduits et ne comportent plus que deux cellules dont l'une d'elles, la cellule reproductrice, se divisera en deux pour donner les deux cellules reproductrices mâles ou spermatozoïdes.

En synthèse, pour être complets, on pourrait donc parler de « plantes à fleurs, à fruits et à grains de pollen *a minima* » pour désigner les angiospermes des scientifiques.



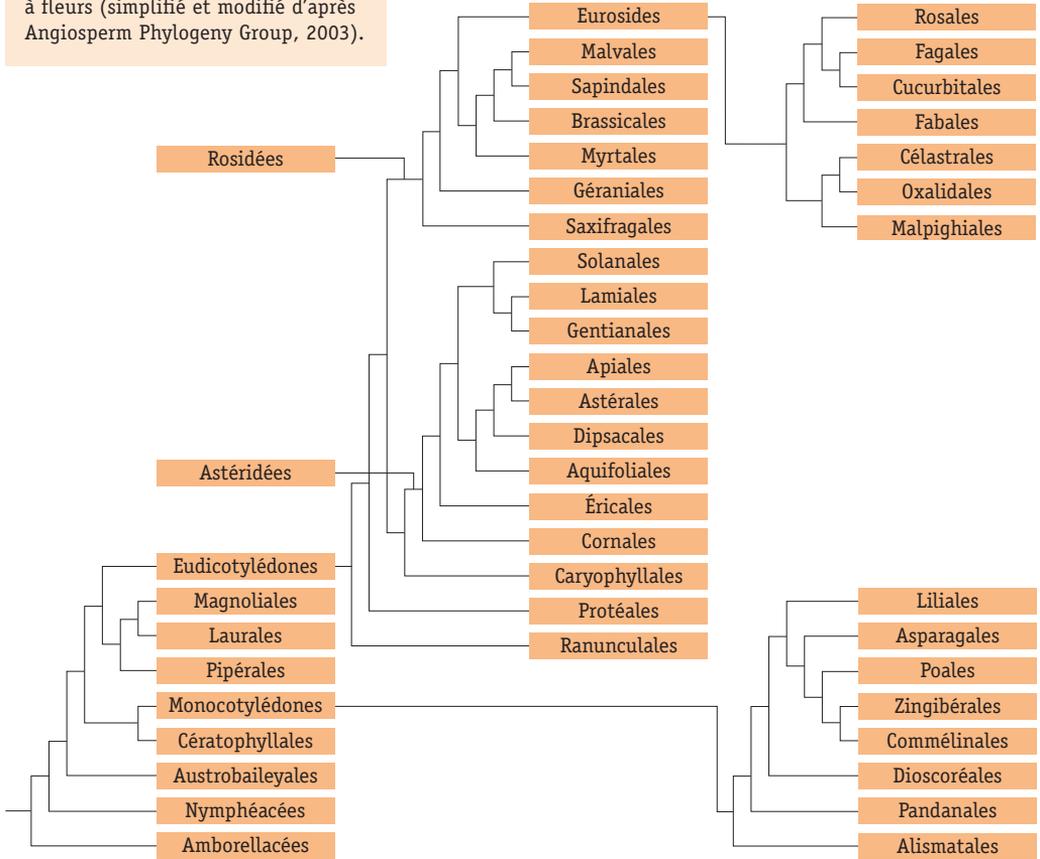
La classification phylogénétique ou classification par parentés

Depuis la publication de « L'origine des espèces » de Charles Darwin et les développements ultérieurs de la théorie synthétique de l'évolution, la classification du monde vivant se fait sur le principe des relations de parenté et cherche à déterminer « qui est le proche parent de qui ? ». Le but est donc de classer les êtres vivants, dont les plantes à fleurs, selon un ordre qui reflète leur histoire évolutive ; autrement dit, on regroupe les espèces selon leur « généalogie », terme impropre qui ne s'applique qu'aux relations entre individus identifiés et auquel on substitue le terme de phylogénie.

Pour établir cette classification phylogénétique, on compare chez les êtres vivants des structures dites homologues, c'est-à-dire qui entretiennent avec le reste de l'organisme des relations de connexion comparables. On ne regroupe ensemble que les espèces partageant un même ancêtre commun sur la base du partage de caractères uniques traduisant de vrais liens de parenté. Les principes et méthodes de la classification phylogénétique sont hors du champ de cet ouvrage et demanderaient un développement considérable pour être explicités.

On aboutit à la construction d'un arbre phylogénétique qui permet de visualiser les parentés mises en évidence ; les groupes frères partagent un même ancêtre commun ; les groupes les plus proches de la « racine » de l'arbre, c'est-à-dire ceux qui s'en détachent en premier, possèdent des caractères plus

Arbre phylogénétique des plantes à fleurs (simplifié et modifié d'après Angiosperm Phylogeny Group, 2003).



proches de l'ancêtre commun : historiquement, leurs ancêtres sont donc apparus plus tôt que ceux dont les branches se détachent plus loin de la racine.

Actuellement, cet arbre se trouve constamment remodelé et remis en cause dans ses détails (mais pas dans son principe) compte tenu de la découverte de nouveaux caractères dont ceux liés aux analyses du génome via l'ADN et qui permettent d'affiner considérablement les liens de parenté et d'inclure de plus en plus d'espèces.

L'arbre de parentés des plantes à fleurs proposé ci-dessus correspond à un consensus moyen de la communauté scientifique botanique ; compte tenu de son ampleur, nous n'avons fait figurer que les ordres (avec des terminaisons en « ales ») qui regroupent eux-mêmes des familles apparentées et nous n'avons retenu que les ordres abondamment représentés dans notre flore, qu'elle soit indigène ou cultivée, et mentionnés dans la suite de cet ouvrage.





■ Portrait d'une fleur

Dans une première approche, nous pouvons simplement définir la fleur comme une structure complexe dédiée à la reproduction sexuée. Elle produit, *via* les organes floraux ou pièces florales dont elle est constituée :

- le pollen composé de grains de pollen qui assurent la fécondation, c'est la fonction mâle ;
- des ovules qui deviendront des graines encloses dans un fruit, c'est la fonction femelle.

On peut donc considérer la fleur comme un appareil reproducteur ; autrement dit, quand vous admirez un tulipier de Virginie couvert de milliers de fleurs, vous avez devant vous un être couvert d'autant d'appareils reproducteurs, une vraie débauche de sexualité en somme ! Mais le plus de la fleur, c'est de posséder, outre ces organes reproducteurs, des parties stériles dont le calice et la corolle, assurant entre autres fonctions la protection de la fleur : aussi devrait-on, pour être complet, parler de « fleurs vraies » car les Conifères, par exemple, possèdent des structures regroupant des organes sexuels appelées cônes mais sans organes de protection en plus.

Nous allons d'abord découvrir les différentes parties d'une fleur complète, ce qui signifie qu'elle possède les quatre grands types d'organes floraux existants ; il ne s'agit en aucun cas d'un archétype ou d'une fleur modèle car nous verrons ultérieurement qu'il existe une infinité de variantes. Il faut donc bien garder en vue que la description donnée ci-dessous ne concerne que l'exemple choisi, celui de la fleur du cerisier (*Prunus avium*).

La fleur est organisée en quatre séries de pièces florales disposées en cercles successifs, appelés cycles ou verticilles : deux cycles internes d'organes reproducteurs et deux cycles externes d'organes stériles. Toutes ces pièces sont insérées sur un support, le réceptacle floral, porté au bout d'un axe, le pédicelle (de *pedunculus*, petit pied) lequel porte à sa base une petite feuille modifiée ou bractée (de *bractea*, feuille de métal).

Au centre de la fleur, se trouvent donc les organes reproducteurs :

- tout au centre, des organes reproducteurs femelles : les carpelles refermés sur eux-mêmes et donc clos (de *carpos*, fruit) contenant les ovules ; l'ensemble des carpelles, forme le gynécée (de *gynê*, femme) ou pistil (de *pistillum*, pilon). Chaque carpelle, ou l'ensemble des carpelles quand ils sont soudés entre eux, possède une partie renflée à la base, l'ovaire, qui se prolonge par un style et se termine par un renflement, le stigmate (de *stigma*, point) ;
- puis, autour du pistil, des organes reproducteurs mâles : les étamines composées d'un filet portant au bout une anthère, partagée en deux loges



Fleur de cerisier vue de profil. On a enlevé deux pétales sur les cinq pour mieux visualiser l'intérieur de la fleur. De bas en haut, on note : le pédicelle, c'est-à-dire la « queue » de la fleur et du futur fruit ; l'ovaire caché dans un réceptacle ; le cercle des sépales rabattus teintés de rouge formant le calice ; le cercle des pétales blancs formant la corolle ; le cercle des étamines avec leurs filets blancs et leurs anthères jaunes formant l'androcée ; tout au centre, cachés plus ou moins au milieu des étamines, les styles jaune clair qui appartiennent au gynécée.

Fleur de cerisier en coupe longitudinale. L'ovaire unique vert se trouve enchâssé dans le réceptacle en forme de coupe creuse et se prolonge par le style ; on notera que les filets des étamines s'insèrent sur les bords du réceptacle bien au-dessus de l'ovaire.



Fleur de cerisier vue par-dessus. On voit nettement le long style vert clair coiffé par un groupe de stigmates, entouré d'un bouquet d'étamines.

ou thèques, partagées elles-mêmes intérieurement en deux sacs polliniques. Le pollen est fabriqué dans ces sacs polliniques. L'ensemble des étamines forme l'androcée (de *andros*, mâle). Notons au passage que cette structure des anthères des étamines en deux thèques constitue un autre attribut qui permet de caractériser les plantes à fleurs au même titre que la fleur, le fruit ou les grains de pollen réduits.

Autour de cette partie centrale reproductrice, on trouve deux cycles de pièces florales stériles dont l'ensemble forme le péricarpe (de *peri*, autour et *anthos*, fleur) :

- à l'extérieur, un ensemble de pièces vertes, les sépales (de *sepalum*, enveloppe) formant le calice (de *calix*, vase à boire) ;
- à l'intérieur, un ensemble de pièces colorées, les pétales (de *petalum*, feuille) formant la corolle (de *corolla*, petite couronne).

La présence de ce péricarpe est indissociable du reste de la fleur et de sa fonction reproductrice pour en faire une vraie fleur, unique en son genre et signature du groupe.



■ Une fleur, c'est quoi ?

Pour le botaniste, une fleur est une tige modifiée, partant de la base d'une feuille, ou bractée, terminée par un axe très court et très condensé, ou réceptacle, portant des feuilles modifiées qui sont les pièces florales : sépales, pétales, étamines et carpelles. En somme, on doit regarder une fleur comme un rameau feuillé très concentré et modifié ! Ainsi, selon cette définition, un pétale serait une feuille très amincie et colorée, une étamine ne serait qu'une feuille très réduite portant sur son bord les sacs polliniques et un carpelle serait une feuille portant sur les bords de sa face interne des ovules, feuille repliée et refermée sur elle-même avec un rétrécissement au sommet qui aurait donné le style et le stigmate.

Cette définition moderne de la fleur ne laisse guère de place à la poésie ; et pourtant, c'est bien un écrivain savant allemand, poète de génie, Johann Wolfgang von Goethe dit Goethe (1749-1832) qui en 1790 émit cette idée en publiant son *Essai sur la métamorphose des plantes*. En tout cas, selon son approche globale dite holistique, la reproduction d'une plante et donc ses fleurs ne pouvait être comprise qu'en lien avec le développement végétatif de la même plante, c'est-à-dire tout ce qui concerne la tige et les feuilles. Selon son modèle de métamorphose, tous les organes des plantes pouvaient être considérés comme équivalents ou analogues à un seul et même type d'organe, la feuille, dont ils dériveraient par transformation ; Goethe ne fournissait pas pour autant de modèle de développement ou d'évolution pour expliquer l'origine des autres organes. Il avait simplement introduit l'idée de transformations au cours du temps et de l'importance de l'étude du développement pour comprendre l'histoire des végétaux : tout ceci résonne comme les prémisses de la notion d'évolution !

Pour autant, comme le prétend la chanson, « le poète a-t-il toujours raison » ? Allons à la rencontre des faits et abandonnons un temps nos préconceptions, à savoir que la fleur serait unique, singulière et ne pourrait être réduite au simple rang de paquet de feuilles ! Les faits et observations se sont accumulés depuis la publication de l'essai de Goethe pour confirmer cette théorie et la compléter en apportant un éclairage sur les mécanismes en jeu. Nous allons d'abord découvrir quelques preuves observables de cette origine foliaire des fleurs.

L'élaboration d'une fleur ou d'un groupe de fleurs appelé inflorescence se fait à partir d'un bourgeon floral qui fonctionne sur le même principe qu'un bourgeon de tige feuillée : dans un petit massif en forme de bosse ou méristème, des cellules-souches se divisent activement, puis s'associent en

ensembles et se transforment selon le point précis où elles sont produites en cellules différenciées aptes à assurer telle ou telle fonction. Ainsi s'élaborent les quatre cycles typiques de la fleur, le cycle des carpelles se formant au centre de la fleur.

Les pièces du périanthe, sépales et pétales, conservent en général une structure qui rappelle très fortement celle d'une feuille. Ainsi, les sépales sont généralement aplatis et élargis, et ils conservent la couleur verte et la capacité à faire la photosynthèse, fonction typiquement foliaire ; les pétales sont certes plus modifiés mais conservent comme une feuille une forme aplatie avec une face dorsale tournée vers l'extérieur et une face ventrale tournée vers l'intérieur de la fleur et, comme dans la feuille, l'épiderme de la face dorsale apparaît plus différencié.

Les anomalies ou monstruosité affectant les fleurs engendrent parfois des formes révélatrices de leurs potentialités cachées qui ne s'expriment qu'exceptionnellement. Ainsi, on observe très rarement des fleurs dites prolifères : au centre de la fleur, une pousse feuillée se développe, prolongeant la fleur et montrant de ce fait que le centre de celle-ci conserve le potentiel pour fabriquer une tige et/ou des feuilles. L'exemple présenté de ce trèfle blanc (*Trifolium repens*) illustre bien cet étonnant phénomène.

Chez de nombreuses espèces de plantes à fleurs ornementales, on sélectionne ainsi des anomalies des fleurs survenant à la suite de mutations pour en faire des variétés nouvelles comme les fleurs dites doubles. Prenons l'exemple des pivoines (*Paeonia*) : si les espèces sauvages ont 5 grands pétales et de nombreuses étamines de forme classique, les variétés à fleurs doubles se singularisent par la présence de nombreux pétales roses et, surtout, vers



Fleurs prolifères de trèfle blanc. Cette anomalie rare se manifeste par la croissance au centre de la fleur d'une tige comme si la fleur n'existait pas.



Fleur de pivoine cultivée vue de dessus.

l'intérieur d'un groupe de pièces blanches étroites qui ne sont autres que des étamines transformées en « presque pétales » ; d'ailleurs quelques-uns portent un vestige de sac à pollen à leur sommet mais souvent non fonctionnel. Par contre, la fleur conserve au centre son cycle de carpelles teintés de rouge. Autrement dit, cet exemple démontre que potentiellement, une étamine peut redevenir pétale ; or, nous avons vu précédemment qu'un pétale se résume structurellement à une feuille : ceci amène donc à penser que les étamines sont aussi des feuilles modifiées !

On peut toujours rétorquer à propos de l'exemple des pivoines qu'il s'agit de variétés obtenues artificiellement même si le processus des mutations en jeu est, lui, naturel. Allons donc voir du côté des espèces dites ancestrales, c'est-à-dire les plus proches parentes de l'ancêtre commun de toutes les plantes à fleurs en faisant l'hypothèse qu'elles ont peut-être conservé des traces de cette métamorphose du rameau feuillé en fleur, étant peut-être moins modifiées que les espèces de groupes apparus plus récemment et donc plus dérivées. Intéressons-nous aux nymphéas (*Nymphaea*) : ils appartiennent avec les vrais nénuphars (*Nuphar*) au groupe des Nymphéacées qui, dans l'arbre de parentés des plantes à fleurs, s'enracine très près de la base. Examinons de près une fleur de nymphéa : rien de plus facile car sa grande fleur s'ouvre

largement au ras de l'eau ! On constate d'abord que les différentes pièces ne sont pas en cercles successifs mais disposées en spirale continue sans interruption. Mais surtout, on note une série de transitions bien perceptibles si on pratique « l'effeuillage » d'une fleur : d'une part entre les sépales externes bordés de rose nacré vers les pétales plus internes ; d'autre part entre ces mêmes pétales blanc nacre vers les étamines jaune vif éclatantes se trouvent des pièces mi-pétale, mi-étamine, des intermédiaires en somme entre pétales et étamines. Ainsi, voit-on s'opérer harmonieusement, sous nos yeux, la métamorphose sépale-pétale-étamine !

Pour terminer, évoquons un dernier argument rigoureusement non scientifique : celui des mots d'usage dans le langage populaire. En effet, ne dit-on pas que l'on « effeuille la marguerite » quand on lui arrache une par une



Pièces florales disséquées et disposées dans l'ordre où on les rencontre dans la fleur en partant de l'extérieur.

Fleur de nymphéa cultivé, vue de dessus.



De gauche à droite : un sépale, une pièce intermédiaire et un pétale.



De gauche à droite : un pétale, des pétales-étamines, des étamines.



Les languettes blanches de la marguerite que l'on « effeuille »

ses languettes blanches dont nous verrons que chacune d'elles correspond à une fleur modifiée ? Le mot *pétale* n'a-t-il pas pour racine *petalum* qui signifie... feuille ou encore n'appelle-t-on pas foin la partie centrale de l'artichaut, faite de centaines de minuscules fleurs élémentaires portant chacune un paquet de filaments poilus ?

Vous voilà donc désormais, pensons-nous, définitivement convaincus de la nature foliaire de la fleur ! Des esprits chagrins vont s'insurger contre les briseurs de rêve que sont les scientifiques mais en échange si vous acceptez

de changer votre regard sur la fleur, vous allez désormais la considérer comme un système vivant issu d'une série de transformations graduelles opérées au cours du temps et qui ont fait d'un rameau feuillé une superbe structure formée de quatre cycles de pièces ! La fleur prend de fait un vrai sens auréolé de son histoire évolutive fascinante et de surprenante métamorphose sans rien déflorer de sa légendaire beauté ! Néanmoins, les « preuves » exposées ci-dessus ne sont que des faits bruts, des constats ; il manque toujours le « comment » que Goethe lui-même n'avait pas résolu, et pour cause. C'est l'étude du développement de la fleur depuis le stade de bourgeon floral ou méristème qui va nous permettre de comprendre les mécanismes en jeu, tout aussi fascinants que le résultat.

■ Le développement de la fleur

Le fait que la fleur provienne d'un rameau feuillé profondément transformé, pour extraordinaire qu'il paraisse, n'en est pas moins assez logique au regard de ce que l'on sait des processus de l'évolution : les innovations évolutives telles que la fleur ne sont, le plus souvent, que des détournements d'organes ou de structures déjà existants à la suite de mutations ; c'est ce que certains appellent « le bricolage de l'évolution » ou « faire du neuf avec du vieux ». N'oublions pas que les êtres vivants se transforment tout en continuant à vivre et à fonctionner : ils ne vont pas, comme une voiture que l'on veut transformer en véhicule plus puissant par exemple, au garage le temps d'intervenir. On est donc conduit à imaginer que les différents organes de la fleur ont évolué par changements graduels successifs, résultats d'autant de mutations, depuis une structure ancestrale feuillée.



Contrairement à ce qui se passe chez la plupart des animaux, les plantes à fleurs ne connaissent pas de période d'adolescence vu que leurs appareils reproducteurs, les fleurs, ne se forment qu'à l'âge adulte alors qu'un animal naît avec ses organes reproducteurs au moins partiellement formés et atteint la maturité sexuelle en cours de développement. Arrivée à un certain stade de son développement dont le facteur déclenchant peut être par exemple la taille ou le nombre de feuilles, la plante à fleurs va subir un profond bouleversement : une partie de ses bourgeons végétatifs qui fabriquent des tiges et des feuilles va se transformer en bourgeons d'inflorescence et en bourgeons floraux. Il s'agit là encore d'une véritable métamorphose, une super-crise d'adolescence où tout arrive d'un coup !

La métamorphose sexuelle de la plante à fleurs, la transformation donc de bourgeons végétatifs en bourgeons floraux contenant des fleurs prêtes à éclore le moment venu, s'effectue en trois temps successifs :

- des signaux de l'environnement tels que les périodes de froid hivernales ou la longueur du jour, des signaux internes tels que la taille de la plante elle-même et des messagers chimiques internes (les phytohormones telles que l'auxine, les cytokinines, l'éthylène...) induisent le déclenchement de la transformation de bourgeons végétatifs ;

- la transformation du massif de cellules-souches du bourgeon végétatif ou méristème en méristème apte à fabriquer une inflorescence puis des fleurs porte plusieurs jolis noms : on parle d'évocation florale ou de virage floral ! Le méristème végétatif opère alors un changement radical de programme : il va bouleverser son fonctionnement pour fabriquer d'abord l'axe d'une inflorescence si les fleurs sont regroupées, puis des fleurs individuelles. La découverte de ce processus sous contrôle génétique complexe fait partie des grandes découvertes de la biologie de la fin du XX^e siècle : elle doit beaucoup à une petite plante insignifiante qui a servi de modèle à des générations de chercheurs en physiologie et en génétique végétales, l'arabette des dames que d'aucuns qualifient de « drosophile du monde végétal » (voir encart sur *Arabidopsis thaliana* p. 24). Ce sont au moins quatre gènes homéotiques ou gènes du développement qui dirigent la mise en place des « bons » organes aux « bons » endroits et au « bon » moment par un système complexe de commutation génétique et de régulation : des gènes sont successivement activés ou réprimés. Rappelons qu'un gène est un segment d'ADN porteur d'une information génétique. On a pu reconstituer en partie ce puzzle génétique grâce aux nombreux mutants de l'arabette des dames provoqués artificiellement par des traitements « de choc » ou récoltés dans l'environnement. Ainsi, il existe un mutant dont toutes les pièces florales sont remplacées par... de petites feuilles vertes disposées

L'arabette des dames, la star des laboratoires de génétique végétale



Inflorescence d'arabette des dames vue de dessus. On notera la structure de la fleur typique de la famille des Brassicacées.

Arabette des dames, *Arabidopsis thaliana* (L.)

Famille des Brassicacées :

- plante annuelle haute de 5 à 50 cm selon les conditions de vie ;
- une rosette de feuilles basales ;
- longue grappe de fleurs blanches ;
- fruits allongés ou siliques plus ou moins recourbés ;
- plante des terrains cultivés, des lieux dénudés, perturbés par l'homme ;
- très commune partout mais très discrète du fait de sa taille ;
- floraison de mars à mai.

Le cycle de vie peut être bouclé en deux semaines (de la germination des graines à la production de nouvelles graines) ce qui explique en partie le choix de cette espèce comme modèle biologique. Elle est, de plus, facile à cultiver et se reproduit par autofécondation. Le génome de cette espèce a été entièrement décodé dès 2000.



Pied fleuri d'arabette des dames.

en quatre cercles ! Et voilà l'hypothèse de Goethe superbement confirmée mais aussi expliquée par ce subtil jeu d'interactions génétiques ;

- quand le méristème a accompli sa mutation interne, les organes de la fleur se mettent en place ; un bouton floral complet se forme, prêt, le moment venu, à éclore.

Ces découvertes ouvrent évidemment des perspectives fabuleuses pour comprendre ce qui a pu se passer au cours de l'évolution et comment la métamorphose du rameau feuillé en fleur s'est déroulée : toute mutation affectant l'un de ces gènes homéotiques aura des répercussions sur le développement, soit sur le type d'organes fabriqués, sur leur position, sur leur séquence dans le temps... Ainsi, on comprend mieux comment des transformations aussi extraordinaires ont pu se faire par touches successives, les unes minimes, d'autres peut-être plus radicales ; seules celles conservant la capacité de survie de la plante et son succès reproductif pour que les dites transformations soient transmises à la descendance

ont été conservées par le jeu de la sélection naturelle. Leur ajout successif au cours du temps a pu conduire à l'apparition de la fleur qui n'a alors plus rien de magique ou de divin. Notons que ces gènes du développement et les protéines



dont ils contrôlent la production demeurent remarquablement conservés au sein des plantes à fleurs, témoin supplémentaire de leur importance dans l'existence même des fleurs.

■ La fleur, mode d'emploi

Nous avons précédemment qualifié la fleur d'appareil reproducteur ce qui, faute de poésie, résume bien sa fonction principale : assurer la descendance *via* la reproduction sexuée en produisant des graines susceptibles de produire de nouveaux individus. Cette fonction reproductrice, la fleur l'assure par ses organes reproducteurs : les étamines qui produisent les grains de pollen contenant les cellules reproductrices mâles ou spermatozoïdes et les carpelles qui fabriquent les ovules contenant chacun une oosphère ou cellule reproductrice femelle. Chaque ovule pourra se transformer en graine si l'oosphère qu'il contient est fécondée par un spermatozoïde apporté par un grain de pollen. La fécondation ou fusion des deux cellules reproductrices réunit donc un lot de chromosomes portés par le noyau de l'oosphère dans l'ovule et un lot porté par le noyau d'un spermatozoïde transporté par le grain de pollen. On obtient une cellule-œuf avec, donc, deux lots complémentaires de chromosomes qui, en se divisant, donnera un embryon, plus connu sous le nom de germe, la future plantule qui émergera de la graine lors de la germination. L'ovule tout entier – incluant donc l'embryon – deviendra, lui, une graine.

Tout ceci suppose donc la rencontre d'un ovule et d'un grain de pollen. Or, la plante à fleurs se trouve confrontée à deux obstacles face à ce challenge : d'abord, elle est une... plante, plantée dans le sol et donc incapable de se déplacer pour permettre ou faciliter cette rencontre ; ensuite, nous avons vu que ses ovules se trouvaient enclos dans des carpelles, donc hors de portée directe des grains de pollen. Face à ces contraintes, une double solution a été sélectionnée au cours de l'évolution : le pollen sous forme de poudre composée de grains de pollen est transporté jusque sur un carpelle, sur le stigmate précisément, par des éléments extérieurs qui peuvent être des animaux ou des éléments naturels comme l'air ou l'eau. De là, chaque grain de pollen tente d'atteindre un ovule caché au cœur du carpelle par germination des grains de pollen et qui s'achève par la fécondation que nous allons détailler ci-après. Il s'agit là d'une étape clé de la reproduction des plantes à fleurs, la pollinisation. Signalons dès maintenant que le périanthe regroupant le calice et la corolle joue aussi souvent un rôle déterminant dans la réussite du transport du pollen vers le stigmate et a donc son mot à dire dans la reproduction bien qu'étant constitué des pièces florales stériles, les sépales et les pétales.



Atteindre l'ovule !

Chaque grain de pollen qui a atterri sur un stigmate, au sommet du ou des carpelles, entre rapidement en germination après une sévère sélection exercée par le même stigmate selon l'origine du grain de pollen comme nous le verrons plus loin : par une ouverture de sa paroi résistante, ou aperture, émerge un tube qui s'allonge, le tube pollinique. Ce tube s'insinue dans le style situé en dessous : à l'intérieur de celui-ci, des files de cellules verticales étroites formant le tissu de transmission subissent un gonflement de leurs parois et se dissocient partiellement, donnant une sorte de gelée de mucilage qui nourrit en partie le grain de pollen en plein allongement. Le tube parcourt ainsi, en se faufilant entre les cellules, toute la longueur du style. Il progresse par allongement de sa paroi cellulaire au niveau de la pointe et utilise pour cela dans un premier temps les réserves qu'il contient ce qui explique entre autres que les grains de pollen constituent une nourriture énergétique pour les pollinisateurs ! Puis dans un second temps, il mobilise les nutriments libérés par les cellules du passage du style. Bel exploit pour un organisme aussi petit que le grain de pollen dont la taille varie entre 10 et 350 micromètres (soit des millièmes de millimètres) et dont le tube peut avoir ainsi à parcourir plusieurs centimètres selon la longueur du style ! Au passage, tordons le cou à une idée reçue très tenace selon laquelle le tube pollinique serait attiré par des sécrétions chimiques des ovules et du style : il n'en est rien et le tube n'est en fait guidé dans sa progression que par des interactions entre sa membrane et celles des cellules du tissu de transmission.

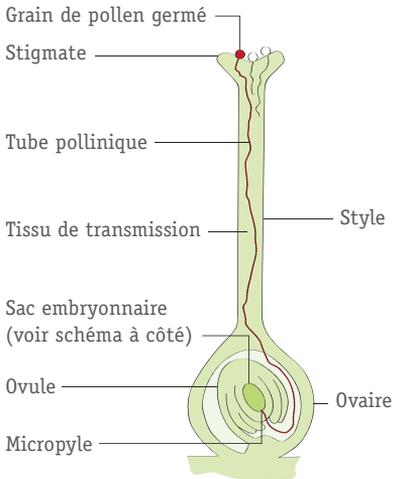
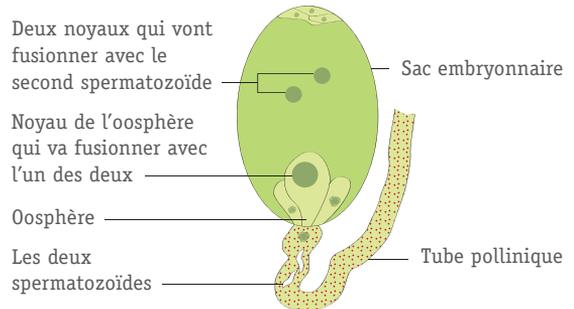


Schéma de la double fécondation.



Zoom sur l'extrémité du tube pollinique et le sac embryonnaire. Les noyaux cellulaires en vert foncé concernent des cellules du sac embryonnaire (de chaque côté de l'oosphère et en haut du sac embryonnaire) et à l'extrémité du tube pollinique qui n'interviennent pas directement dans la fécondation.



Féconder l'ovule !

Arrivé près d'un ovule, dans la partie basse renflée du carpelle ou ovaire, le tube s'oriente vers une minuscule ouverture de cet ovule (ou micropyle). Là, il accède à un petit massif de huit cellules groupées, le sac embryonnaire, avec, parmi elles, la cellule reproductrice femelle ou oosphère. L'extrémité du tube s'ouvre et libère deux spermatozoïdes. Là, se produit un évènement très original dans le monde vivant : chacun des deux spermatozoïdes va s'unir avec des cellules différentes du sac embryonnaire. L'un des deux s'unit et fusionne avec l'oosphère ce qui va donner la cellule-œuf qui deviendra l'embryon ou germe, future nouvelle plante. L'autre spermatozoïde s'unit avec deux noyaux cellulaires du sac embryonnaire pour donner une cellule particulière vu que, résultant de la fusion de trois noyaux, elle possède au final trois lots de chromosomes au lieu de deux : cette cellule va se diviser et donner naissance à un tissu sans forme propre qui se charge de réserves nourricières, l'albumen. Ainsi parle-t-on de double fécondation pour désigner ce processus. Elle engendre donc deux organismes « jumeaux » mais génétiquement très différents : l'embryon et l'albumen. Pour se développer, le premier va se nourrir aux dépens des réserves du second ; ainsi, l'un des « jumeaux », l'albumen, assure la survie de l'autre, très fragile, l'embryon.

Terminons cette entrée en matière par quelques mises au point :

– la double fécondation est un processus de grande précision. Les deux spermatozoïdes sont accolés au moment de leur libération au bout du tube et atteignent donc en même temps leurs cibles respectives. Des études récentes suggèrent qu'ils ne se vaudraient pas et qu'ils ne se répartissent pas au hasard. Autrement dit, il y aurait là aussi une possibilité de régulation du devenir du matériel génétique transmis !

– l'utilisation du terme d'ovule prête à confusion car l'ovule végétal n'est pas équivalent à l'ovule chez les animaux, par exemple. Ici, l'ovule est un organe formé de cellules nombreuses, dont le sac embryonnaire, lui-même constitué de huit cellules. Le vrai ovule au sens habituel serait en fait l'oosphère ;

– l'ovule, organe femelle, se transforme en graine. Or, il est amusant de se rappeler que dans l'imaginaire populaire sur la reproduction animale, la graine vient du père et correspond au sperme contenant les spermatozoïdes, la semence... autre nom utilisé à propos de la graine !

– en dépit des différences essentielles majeures citées ci-dessus avec la reproduction sexuée animale, il n'en reste pas moins qu'il y a quand même union de deux cellules reproductrices pour former un nouvel individu !



A close-up photograph of a cluster of small, white flowers with bright yellow centers. The flowers are surrounded by large, green leaves that are covered in numerous small, clear dew drops. The background is softly blurred, showing more green foliage. An orange, semi-transparent rectangular box is overlaid on the lower right portion of the image, containing white text.

Fleur géante
ou
inflorescence ?



Fleur géante ou inflorescence ?



Chez la grande majorité des espèces, les fleurs se trouvent rarement réparties au hasard mais regroupées en ensembles structurés ou **inflorescences** dont nous allons découvrir l'extraordinaire diversité. Comme nous venons de le voir pour la fleur elle-même, une inflorescence peut être assimilée à un **axe feuillé portant des fleurs** ; de cet axe principal, peuvent se détacher des axes latéraux portant à leur tour une ou des fleurs ; l'ensemble s'organise dans un espace à trois dimensions où la géométrie règne en maître avec des axes et plans de symétrie, des dichotomies, des spirales... organisés selon une régularité stupéfiante. Le terme d'architecture s'impose bel et bien pour décrire les inflorescences.

La généralisation du regroupement des fleurs en inflorescences plus ou moins complexes reflète la puissance de la pression de sélection naturelle. En effet, l'architecture des inflorescences détermine une bonne part du succès reproductif des espèces en modifiant la visibilité et l'accessibilité de chaque fleur ou groupes de fleurs vis-à-vis des agents assurant la pollinisation (des animaux, le vent ou l'eau), étape cruciale dans la reproduction d'une plante à fleurs. Simultanément, elle subit des contraintes mécaniques comme la capacité des tiges à soutenir des fleurs par exemple, la prédation éventuelle par les amateurs de fleurs fraîches qui peuvent ainsi ruiner la réussite de la reproduction et le coût en termes de matériaux et d'énergie pour construire de telles super-structures. Chaque inflorescence, au-delà de sa singularité, devra donc être considérée à travers cette grille de lecture d'un compromis évolutif, entre avantages sélectifs et contraintes.



■ Page précédente

Inflorescence composée de l'euphorbe des neiges (*Euphorbia marginata*) ; chacun des éléments ressemblant à une fleur correspond à une cyathe.



■ Les inflorescences dans l'espace-plante

Pour définir la position de la ou des inflorescences sur une plante, il faut d'abord pouvoir délimiter clairement celles-ci. En général, les inflorescences se repèrent sans problème, par exemple du fait de la modification des feuilles qui accompagnent les fleurs (les bractées) et qui les distinguent sans équivoque du reste de la plante comme chez la digitale pourpre (*Digitalis purpurea*). Cette différenciation n'est pas qu'une vue de l'esprit car on a montré, notamment chez l'arabette des dames, que le contrôle de la floraison dépend de deux types de gènes : les uns dirigent la fabrication de l'inflorescence et les autres, celle des fleurs unitaires composant l'inflorescence. La preuve en est l'existence de mutants de l'arabette qui fabriquent un axe ayant l'aspect d'une inflorescence mais... sans fleurs ! Dans ce cas, les gènes contrôlant la formation des fleurs ne s'expriment pas ; ceci montre que l'inflorescence constitue une entité en soi, au moins dans ce cas. Par contre, la situation s'avère nettement moins claire quand les fleurs se trouvent disposées une par une à l'aisselle de feuilles ordinaires tout le long d'un rameau terminal : doit-on parler de fleurs solitaires mais se retrouvant côte à côte ou de véritable inflorescence dans laquelle les bractées ont conservé un aspect feuillé ? Seule une étude du développement au cas par cas peut alors départager !



Inflorescence de digitale pourpre. La grappe florale se distingue nettement du reste de la plante.



La position des inflorescences sur la plante détermine largement le succès de la pollinisation des fleurs qui la composent : selon que les inflorescences se retrouvent noyées dans le feuillage ou, au contraire, bien détachées de ce dernier, on comprend que cela va influencer grandement leur pouvoir attractif et la facilité d'accès vis-à-vis des pollinisateurs animaux qui transportent le pollen d'une fleur à l'autre ou bien l'efficacité d'un autre agent de transport du pollen tel que le vent.

Le plus souvent, l'inflorescence se forme sur une tige jeune, soit au sommet de celle-ci comme chez la digitale pourpre, soit à l'aisselle d'une feuille tel un rameau latéral. Plus rarement, les fleurs ou inflorescences se forment directement sur des troncs âgés d'arbres ou sur des branches : on parle respectivement de cauliflorie ou de ramiflorie. Ce type de floraison résulte soit de l'activité tardive de bourgeons profondément enfouis sous l'écorce ou de rameaux très courts croissant très lentement sur les branches jeunes et ne fleurissant qu'au bout de nombreuses années. De ce fait, les fruits de ces arbres se retrouvent accrochés directement sur les troncs : l'exemple le plus célèbre reste le cacaoyer (*Theobroma cacao*) avec les grappes de cabosses pendant du tronc. La cauliflorie caractérise des arbres et arbustes tropicaux appartenant à diverses familles non parentes entre elles : la plupart des espèces concernées, mais pas toutes, sont pollinisées par des chauves-souris

Branche d'arbre de Judée couverte de fleurs.





qui disposent d'un accès facile aux fleurs sans l'obstacle du feuillage. Près de nous, dans le Bassin méditerranéen, le caroubier (*Ceratonia siliqua*) et l'arbre de Judée (*Cercis siliquastrum*) présentent aussi de telles inflorescences caulifores. Ce sont des reliques de la riche flore d'affinités tropicales qui peuplait le Sud de l'Europe au cours de la seconde moitié de l'ère tertiaire vers – 25 millions d'années, sous un climat plus chaud et sec que le climat actuel, flore qui a été décimée par les dernières glaciations.

Plus surprenantes encore sont des inflorescences qui se développent directement sur des feuilles :

on parle alors de fleurs ou d'inflorescences épiphyllées. Ce type de floraison spectaculaire, des fleurs comme posées sur la nervure centrale des feuilles, ne concerne que quelques espèces des forêts tropicales telles *Phyllobotryon spathulatum*, *Monophyllea singularis*... (la racine *phyllo* dans le nom de genre signifiant feuille). Néanmoins, il semble bien que dans la plupart des cas, ces fleurs-feuilles ne soient qu'un artefact

résultant de la soudure précoce de l'axe d'une inflorescence très courte avec le pétiole, c'est-à-dire la « queue » de la feuille, et la nervure centrale de la feuille. D'ailleurs, plus près de nous, sur l'inflorescence des tilleuls, elle aussi portée par une feuille jaunâtre qui est une bractée, on observe bien la trace de soudure entre l'axe de l'inflorescence et la nervure de la bractée. Mais il y a aussi des faux-amis très trompeurs tel le fragon (*Ruscus aculeatus*), dont les baies rouge vif sont recherchées comme décoration de Noël sous le surnom de petit houx. Chaque fleur s'épanouit isolément sur ce qui ressemble fortement à une feuille

raide piquante mais s'avère être en fait une tige aplatie verte appelée cladode comme l'indique entre autres la présence d'une petite feuille à sa base. En dépit des apparences, la position des fleurs reste donc bien classique puisque se faisant sur une tige. Signalons que le fragon est décidément un spécialiste des faux semblants puisque, contre toutes les apparences, il n'est pas du tout parent avec le houx mais bien un proche parent... du muguet et de l'asperge !

LA LANGUE DES FLEURS

En anglais, le chou-fleur se nomme *cauliflower*, qui sonne étrangement comme « caulifleur » alors que l'inflorescence du chou-fleur que l'on mange n'a rien à voir avec ce qui a été décrit ci-contre. En fait, ce mot dérive par transformation de *cole-flower* qui signifie « fleur de chou » ! Comme quoi, dans le langage aussi, l'évolution des mots peut aboutir à des formes dont il est difficile de décrypter d'emblée l'origine !



Fleurs de fragon. Chaque fleur se trouve sur une tige aplatie coriace piquante en forme de feuille ou cladode.



■ Florilège d'inflorescences

La diversité des inflorescences mérite de s'y attarder pour mieux apprécier la puissance des processus évolutifs qui les ont façonnées. À partir du thème *a priori* simple du regroupement de fleurs en ensembles structurés sur une même plante, la pression de la sélection naturelle sur le développement a conduit à l'émergence d'un foisonnement quasi infini de formes et structures retenues successivement depuis près de 150 millions d'années, date approximative de l'apparition des premières plantes à fleurs. Entrons donc dans l'intimité de l'architecture des inflorescences et apprenons à aiguïser notre regard pour mieux en comprendre le sens en tant qu'élément clé dans le succès des plantes à fleurs.

Les cymes ou l'art de fleurir au pas cadencé

On nomme cymes (de *cyma*, jeune pousse) tout un ensemble d'inflorescences construites sur le même modèle : le premier axe floral formé se termine par un bourgeon floral qui s'épanouit. Ainsi apparaît la première fleur dite d'ordre un. En dessous de cette première fleur, en général à l'aisselle d'une ou deux feuilles modifiées ou bractées, un ou deux axes se développent sur les côtés en s'écartant et se produisent chacun au bout d'une fleur de second rang. Et ainsi de suite... ce qui, de loin, donne une architecture de type fourchu. À chaque fois, la mise à fleur du bourgeon qui termine l'axe arrête automatiquement la croissance : c'est une différence majeure entre bourgeons végétatifs et bourgeons floraux. Aussi, à propos des cymes, parle-t-on d'inflorescences déterminées ou définies pour signifier que leur croissance se fait par une succession de croissances élémentaires : un bourgeon élabore un axe avec une fleur et s'arrête, le relais étant pris par le ou les bourgeons floraux en dessous... autrement dit une floraison au pas cadencé ! Toutes les inflorescences définies peuvent être peu ou prou rapportées au modèle cyme.

En cadence : 1-2, 1-2 ou 1-3, 1-3...

À la base de la première fleur, peuvent émerger deux axes opposés croissant de la même longueur en s'écartant un peu de l'axe central ; l'unité de base se compose alors de trois fleurs : on parle de cyme bipare. Si la ramification ne s'arrête pas là et se poursuit, apparaissent successivement des fleurs d'ordre 3, puis d'ordre 4... et donc une cyme composée. La belle symétrie de ce modèle théorique est loin d'être respectée avec une infinité de variantes, y compris d'un individu à l'autre au sein d'une même espèce, se manifestant par des pertes d'axes, des axes raccourcis par rapport à d'autres, des



regroupements... Ce modèle se rencontre notamment dans de nombreuses espèces de la famille des œillets et des stellaires ou Caryophyllacées tel le céraïste tomenteux (*Cerastium tomentosum*) plus connu sous l'appellation de « corbeille d'argent ». S'il émerge plus de deux axes latéraux sous la première fleur, on parle alors de cyme multipare.

En résumé, on reconnaît « de loin » une cyme de type 1-2 à sa structure en fourches successives superposées, s'écartant les unes des autres selon un certain angle. Et on touche peut-être là du doigt un avantage procuré par cette architecture (avantage hypothétique qu'il faudrait démontrer par une étude expérimentale) : chaque fleur nouvelle se retrouve ainsi hissée au-dessus de la précédente déjà fanée, tout en s'écartant, occupant ainsi tout le volume disponible autour, au fur et à mesure que le nombre de fleurs augmente ; autrement dit, les éventuels pollinisateurs animaux trouvent au premier plan un maximum possible de fleurs fraîches.

Inflorescence en cyme bipare de céraïste tomenteux ou corbeille d'argent.



En cadence : 1-droite, 1-droite...

Dans cette variante ou cyme unipaire, un seul nouvel axe se développe sous la première fleur et produit une fleur d'ordre 2 ; sous celle-ci se forme un nouvel axe qui donne une fleur d'ordre 3, et ainsi de suite... Si les ramifications se font toujours du côté intérieur de l'axe, toutes les fleurs se retrouvent dans un même plan et l'axe s'enroule sur lui-même au début de son développement : on aboutit ainsi à des architectures très élégantes en forme de queue de scorpion, des cymes scorpioïdes. La floraison se fait comme sur un escalier roulant qui

se déroulerait vers l'extrémité, présentant sur chaque marche une nouvelle fleur ; au fur et à mesure de la floraison, la rangée de fleurs disponibles ne cesse donc de se raccourcir comme chez la phacélie (*Phacelia tanacetifolia*), plante californienne très cultivée comme engrais vert ou pour ses propriétés

La cyme scorpioïde, un signe de parenté

Les vipérines et les myosotis sont classés dans la famille de la bourrache ou Boraginacées. Dans le cadre de la classification phylogénétique selon les parentés, on a élargi cette famille en lui adjoignant les phacélies qui, auparavant étaient classées dans une famille à part, les Hydrophyllacées, avec comme attribut commun, entre autres, la présence de ces cymes scorpioïdes si particulières.

mellifères, ou chez les myosotis (*Myosotis*). Toutes les bractées se retrouvent sur la face interne de l'axe. Sur une touffe de vipérine vulgaire (*Echium vulgare*) qui peut porter de nombreuses cymes, seules quelques fleurs par cyme demeurent disponibles à un instant donné et leur présentation enroulée peut servir de guide visuel pour un insecte butineur en action.

Inflorescence de phacélie enroulée en « queue de scorpion ».





Inflorescence de glaïeul cultivé en cyme hélicoïde, vue de dos.



UN FAUX-AMI !

LA LANGUE DES FLEURS

Le genre *Heliconia* regroupe des plantes à fleurs tropicales dont les inflorescences très élégantes et vivement colorées connaissent un grand engouement pour les compositions florales. Chaque inflorescence se compose d'un axe dressé ou pendant selon les espèces, plus ou moins en zig-zag, portant en alternance de grandes bractées en forme de coque, l'ensemble dessinant une spirale en hélice. Dans chaque bractée, se niche de nouveau une inflorescence de fleurs tubulaires disposées en cyme scorpioïde qui se déploie progressivement chaque jour. Or, bien qu'il évoque la structure en hélice de l'inflorescence, le nom d'*Heliconia* a une toute autre étymologie : Linné créa ce nom de genre pour célébrer le site mythique du mont *Helicon* en Béotie, séjour des Muses après avoir attribué le nom de genre *Musa* aux bananiers, proches parents des Héliconies !

En cadence : 1-droite, 1-gauche...

Quand dans une cyme unipare, les ramifications se font alternativement d'un côté et de l'autre de l'axe portant la fleur précédente, on obtient une cyme en zig-zag plus ou moins prononcé dite cyme hélicoïde. Ce type caractérise la plupart des espèces classées dans la famille des iris ou Iridacées : chez les glaïeuls (*Gladiolus*), l'alternance droite/gauche se voit surtout au « dos de l'inflorescence » car chaque fleur est partiellement tordue vers l'avant ; chez les iris, toutes les fleurs se retrouvent pratiquement dans un même plan, parallèle à celui des feuilles aplaties si particulières, ce qui participe grandement à leur élégance générale : on appelle *rhpidium* ce type de cyme hélicoïde en éventail. La structure en hélice apparaît encore plus nettement quand les fleurs des iris sont encore en bouton, chacune d'elles étant enveloppée dans une grande bractée ayant l'aspect de papier soie.

Chez le célèbre oiseau-de-paradis des fleuristes (*Strelitzia reginae*), originaire d'Afrique du Sud, l'inflorescence en cyme hélicoïde très compacte se trouve nichée au creux d'une énorme bractée charnue en forme de coque de bateau avec la proue pointue redressée, perchée au bout d'un long pédoncule. La cyme cachée à sa base comporte quatre fleurs très modifiées (voir photo



p. 102) qui s'ouvrent selon une séquence bien réglée de une par semaine ; la structure en cyme hélicoïde favorise ainsi le déploiement en éventail de chacune des fleurs qui monte progressivement, suivie bientôt par une autre fleur.

On voit avec ce dernier exemple spectaculaire l'avantage que procurent en général ces cymes tant hélicoïdes que scorpioïdes : elles se prêtent très bien à une floraison séquentielle cadencée avec une présentation de quelques fleurs à la fois vers le haut ou vers l'avant qui facilite l'accès. Or, une floraison ainsi ordonnée dans le temps favorise la reproduction croisée car elle incite les pollinisateurs éventuels à changer d'inflorescence après avoir visité les quelques fleurs disponibles à la fois.

Les grappes et les épis ou l'art d'empiler à la verticale

Nous quittons les cymes, inflorescences définies, pour aborder avec les grappes et épis les inflorescences indéfinies ou indéterminées qui se résument à un axe central unique à croissance ininterrompue : le bourgeon terminal ne fleurit pas et se consacre à l'élaboration de l'axe de l'inflorescence et à la distribution des bourgeons floraux tout au long de sa progression. La floraison progresse de la base, avec les fleurs élaborées en premier, vers le sommet : on pourrait la comparer à la flamme d'une mèche à explosif allumée, dressée, et qui n'aurait pas de fin !

Les grappes simples se composent d'un axe unique portant des fleurs rattachées sur l'axe par des pédicelles bien nets, c'est-à-dire les « queues » des fleurs. L'axe central peut se ramifier et porter une inflorescence de type grappe sur chacun des axes latéraux : on obtient ainsi une inflorescence composée, une grappe de grappes appelée panicule. La ramification peut se réaliser plusieurs fois successives et la panicule devient alors très rameuse et... complexe à interpréter !

Les inflorescences de type grappe prédominent dans certaines familles : citons la famille des haricots et des pois ou Fabacées avec les grappes pendantes des glycines (*Wistaria*), la famille du chou ou Brassicacées avec les grappes du colza (*Brassica napus*), la famille du muguet ou Convallariacées avec les grappes de clochettes du muguet (*Convallaria majalis*) ou encore la famille du plantain ou Plantaginacées avec les opulentes grappes unilatérales des digitales vues précédemment...



LA LANGUE DES FLEURS

Le terme de grappe peut prêter à confusion car le modèle populaire de référence, la grappe de raisins, n'est pas du tout une grappe au sens scientifique mais un thyrses, une inflorescence composée, déterminée qui plus est ! L'ambiguïté se retrouve dans le nom scientifique ou racème qui vient de *racemus*, grappe de raisins.

De la même manière, le sureau à grappes (*Sambucus racemosa*), espèce montagnarde à fleurs jaunes et qui fleurit tôt au printemps avant l'apparition de son feuillage, se retrouve bien mal nommé car ses inflorescences sont elles aussi des thyrses !

Pour ne pas laisser une désagréable impression de « tout faux », citons le muscari à grappe (*Muscari racemosum*) qui orne les vignes au printemps de ses... vraies grappes bleu céleste.



Quant aux épis, ils ne sont en fait qu'une variante des grappes dans laquelle les fleurs s'insèrent directement sur l'axe sans pédicelle : on parle de fleurs sessiles. Nous ne parlerons que plus loin des épis les plus célèbres, ceux des graminées car ce sont des inflorescences mixtes complexes !

Le rapprochement des fleurs dans les épis ou les grappes et leur floraison qui progresse de bas en haut favorisent la visite des animaux pollinisateurs qui disposent là de repères visuels très orientés pour aborder la plante fleurie. De plus, comme dans les cymes, ce type d'inflorescence se prête bien à une floraison séquentielle de quelques fleurs à la fois au sein de chaque inflorescence ; ainsi les visiteurs n'explorent que quelques fleurs fraîchement ouvertes par inflorescence et sont incités *de facto* à se rendre sur une autre inflorescence, dispositif qui favorise largement la reproduction croisée. Notons aussi que dans le cas des grappes ou épis à fleurs pendantes ou tournées toutes du même côté, l'attractivité pourra être grande vis-à-vis de pollinisateurs tels que les bourdons dont l'atterrissage et la progression se trouvent ainsi facilités. Enfin, le regroupement de fleurs renforce la visibilité surtout quand il s'agit de fleurs qui, individuellement, sont déjà elles-mêmes colorées ou avec des formes attractives et facilement repérables comme, par exemple, les digitales.

LA LANGUE DES FLEURS

Dans le Midi de la France, la lavande à feuilles larges (*Lavandula latifolia*) est plus connue sous le nom d'aspic ; cette lavande, la moins renommée des trois espèces cultivées pour leur parfum, se distingue à ses inflorescences ramifiées au contraire de la lavande vraie (*Lavandula angustifolia*) (voir photo p. 47-48) et du lavandin (hybride des deux autres espèces). Le surnom d'aspic dérive de l'ancien nom latin de cette lavande, *Lavandula spica*, *spica* signifiant « en épi » et qui s'est transformé à l'usage en aspic. Il s'agit en réalité d'un épi mixte composé de pseudo-verticilles de fleurs disposés en épi !



Corymbes et ombelles ou l'art de tout mettre à plat

Le modèle à plat, dans lequel des fleurs se trouvent regroupées au même niveau et rapprochées les unes des autres, s'est largement développé sous des formes variées dans de nombreuses familles de plantes à fleurs, devenant un modèle basique dans certaines d'entre elles. Trois grands modèles de développement ou de configuration des inflorescences peuvent conduire à cette disposition.

Les corymbes

Les corymbes (de *corymbos*, touffe élevée) constituent, d'un strict point de vue esthétique humain, une tentative plus ou moins imparfaite de regroupement à l'horizontale : il s'agit en fait d'une variante de grappe dans laquelle les pédicelles des premières fleurs formées, situées les plus bas dans l'inflorescence, s'allongent fortement de sorte que les fleurs portées se retrouvent



Inflorescence en corymbe du tabouret toujours vert, vue de profil.

au même niveau que les suivantes, bien que partant de niveaux différents ; vu de profil, on découvre donc un système d'axes en éventail correspondant aux pédicelles des fleurs, de plus en plus courts en montant vers le sommet de l'inflorescence ; vu de dessus, l'ensemble des fleurs ainsi rapprochées forme une surface un peu bombée. Le tabouret toujours vert (*Iberis sempervirens*), plante ornementale bien connue, illustre bien ce type d'inflorescence et montre sur une même plante la transition entre

grappe et corymbe ; notons d'ailleurs que la majorité des espèces de la famille du tabouret ou Brassicacées, possède une inflorescence de type grappe.

Les ombelles

Avec les ombelles (de *umbella*, parasol), on accède à la quintessence de l'art de la mise à plat selon le modèle du parapluie, considération sans valeur évolutive ! Tous les pédicelles floraux partent du même point et forment les rayons de l'ombelle ; les fleurs d'une ombelle dessinent soit une surface parfaitement plate soit une courbe convexe. Le plus souvent, l'ombelle est composée de deux, voire trois, étages successifs d'ombelles : les rayons primaires de l'ombelle composée portent chacun une nouvelle ombelle ou ombellule formée de rayons secondaires. C'est en contre-plongée que l'on apprécie le mieux cette architecture harmonieuse à la géométrie fascinante. Souvent, à la base des rayons, on note une collerette de petites feuilles modifiées ou bractées : à la base des rayons primaires, elle forme un involucre (de *involucrum*, enveloppe) et à la base des rayons secondaires, un involucelle ! Selon les espèces concernées, on peut avoir un involucre et pas d'involucelles ou l'inverse ou aucun des deux, ce qui constitue souvent un bon critère d'identification facile à observer d'un coup d'œil.

Ombelle évoque immédiatement, même pour les botanistes peu chevronnés, la célèbre famille des Ombellifères, la famille du céleri et de la carotte, désormais nommée Apiacées dans le cadre de la nomenclature moderne (de *Apium*, nom de genre du céleri). Effectivement, au sein de cette famille, on découvre un véritable délire d'ombelles qui sont autant de variations quasi infinies sur le même thème portant sur les rayons (nombre, longueur, épaisseur, orientation)



et sur l'involucre et l'involucelle (présence/absence, importance, soudure ou pas des bractées) ; ombelles sans involucre mais avec involucelle de la grande berce (*Heracleum sphondylium*) ; opulentes ombelles arrondies de l'angélique sylvestre (*Angelica sylvestris*) ; ombellules contractées à involucelle en forme de coupe du buplèvre à feuilles rondes (*Bupleurum rotundifolium*)...

On observe chez de nombreuses Apiacées une nette tendance à une différenciation des fleurs au sein de l'ombelle. Ainsi, chez la grande berce, les fleurs de la périphérie des ombellules se distinguent par leurs trois pétales externes bien plus grands que les deux internes. Si on prend de la hauteur, tel un insecte butineur, à l'échelle de l'ombelle toute entière, chaque ombellule prend alors l'aspect d'une grande fleur. Un pas supplémentaire a été franchi chez l'orlaya à grandes fleurs (*Orlaya grandiflora*), belle plante des moissons en voie de disparition accélérée, où seules les ombellules périphériques arborent de telles fleurs modifiées, faisant alors ressembler l'ombelle toute entière à une méga-fleur !

Il ne faut pas croire pour autant que l'ombelle soit l'apanage de la seule famille des Apiacées : on en retrouve çà et là au sein de familles diverses comme dans celle du lierre (*Hedera helix*) ou Araliacées, très apparentée aux Apiacées. Il faut en revanche se méfier des noms populaires qui ont attribué des ombelles à des espèces qui n'en ont pas (voir encart « La langue des fleurs » ci-contre).

L'observation de la floraison dans une ombellule de grande berce permet de comprendre l'origine de ce type d'inflorescence : elle progresse de l'extérieur, les fleurs les plus âgées étant bien épanouies, vers l'intérieur avec les fleurs en boutons vers le centre ; ceci conduit à concevoir l'ombelle des Apiacées comme une grappe particulière dans laquelle les pédicelles des fleurs auraient migré et se seraient fixés en un même point de l'axe. Cet exemple nous rappelle ainsi que, au cours de



Ombelle composée de grande berce vue par-dessous. On note les grands rayons verts de l'ombelle portant chacun à leur sommet une ombellule. On remarque aussi que les pétales de la périphérie des ombellules sont plus grands.

LA LANGUE DES FLEURS

Comme pour les grappes, les cas de « faux-amis » ne manquent pas dans la langue des fleurs. Ainsi, l'ornithogale en ombelle (*Ornithogalum umbellatum*) porte-t-elle... un superbe corymbe dressé d'une dizaine de fleurs et l'épervière en ombelle (*Hieracium umbellatum*) une longue panicule en corymbe au sommet ; par contre, le butome en ombelle ou jonc fleuri (même si ce n'est pas un jonc !) (*Butomus umbellatus*) et l'holostée en ombelle (*Holosteum umbellatum*) méritent bien leur nom !



l'évolution, les structures nouvelles telles que l'ombelle se forment le plus souvent à partir de structures déjà existantes comme la grappe par le jeu du développement et que les modifications peuvent être spectaculaires au point de ne plus reconnaître la structure d'origine. Il nous montre aussi qu'à partir de la structure grappe, par deux séries de transformations différentes – les corymbes et les ombelles –, on aboutit à un résultat du même type : des fleurs à plat !

La mise à plat et le rapprochement de nombreuses fleurs dans les corymbes et ombelles fournit aux visiteurs ailés que sont les insectes une superbe plateforme d'atterrissage, à l'image d'un hélicoptère perché sur un toit d'immeuble ! Les insectes butineurs, à la recherche de nectar ou de pollen, n'éprouvent aucune difficulté pour se poser et se déplacer ensuite de fleur en fleur en marchant sur l'ombelle : nul besoin de faire du vol sur place ou de bénéficier d'un grand sens de l'équilibre pour aborder et exploiter une telle inflorescence. Les généralistes comme les spécialistes trouvent leur place sur une ombelle ! Ajoutons à cela l'effet d'affichage visuel de la surface colorée et des plans superposés et l'on comprend le pouvoir attractif de telles inflorescences. Ainsi, sur les ombelles des grandes berces ou les corymbes du sureau noir, par exemple, peut-on observer des foules d'insectes butineurs les plus variés se pressant avec frénésie, se bousculant les uns les autres : papillons de jour, syrphes, mouches, longicornes, cétoines, guêpes, abeilles... Les ombelles deviennent même le lieu de rendez-vous idéal pour nombre d'insectes dans la quête d'un partenaire pour s'accoupler. Posséder des ombelles ou des corymbes pour une plante à fleurs garantit en quelque sorte l'attraction des insectes pollinisateurs y compris les plus généralistes. Par contre, la facilité de circulation des insectes au sein de chaque ombelle ou corymbe présente un inconvénient : le risque que le pollen d'une fleur soit transmis à une autre fleur de la même inflorescence devient élevé, ce qui favorise l'autoreproduction ou autogamie, facteur qui peut altérer à moyen terme le succès reproductif de l'espèce, comme nous le verrons.

■ Quand l'inflorescence se métamorphose en... fleur !

Les inflorescences évoquées jusqu'ici, pour complexes ou transformées qu'elles soient, conservent une certaine identité des fleurs qui les composent : on peut facilement distinguer les fleurs une par une même si elles sont très rapprochées. En revanche, dans les cinq types d'inflorescences que nous allons découvrir maintenant, les transformations sont telles que l'inflorescence



ressemble à s'y méprendre à... une super-fleur. De plus, elles sont chacune assez étroitement associées à une ou deux familles de plantes dans lesquelles elles prédominent au lieu d'être présentes de manière transversale dans diverses familles éloignées.

Le capitule ou l'art abouti du plateau garni de fleurs

Qui, en voyant un champ fleuri de pissenlits (*Taraxacum officinale*) ou de tournesols (*Helianthus annuus*), ne pense pas instantanément : quelles grosses fleurs ! Et pourtant, une simple coupe en travers de la supposée fleur de l'un ou un zoom sur la surface de l'autre (voir photo p. 113) révèle rapidement sa vraie nature : une série de mini-fleurs en forme de tube ou fleurons comme plantées individuellement, côte à côte, très serrées sur un plateau ou réceptacle ; leur nombre avoisine les deux cents chez le pissenlit et bien plus chez le tournesol. Par ailleurs, l'un comme l'autre, présentent une collerette fournie de mini-feuilles vertes, des bractées formant un involucre, terme déjà utilisé à propos des ombelles. En fait de grosse fleur, on a donc affaire à une inflorescence très serrée de petites fleurs sans pédicelle fixées directement sur le réceptacle et enveloppées par



Capitule de pissenlit en coupe longitudinale. Les fleurs individuelles ou fleurons sont posées sur un réceptacle en plateau ; la collerette de bractées vertes constitue l'involucre.



un involucre : c'est un capitule (du latin classique *capitulum*, petite tête) qui imite à la perfection une fleur individuelle ; les botanistes parlent d'ailleurs de pseudanthe, ce qui mot à mot signifie une pseudo-fleur.

L'illusion d'une fleur unique n'est pas que visuelle mais aussi fonctionnelle ; en effet, le capitule tout entier peut se comporter comme une seule fleur. Ainsi, les capitules du pissenlit s'ouvrent par beau temps dès cinq heures du matin pour se fermer complètement à la tombée de la nuit : en Suisse, on le surnomme d'ailleurs horloge du berger ! Par temps de pluie, dans la journée, les capitules peuvent aussi se refermer, assurant ainsi la protection du pollen. Dans le même ordre d'idée, les célèbres mouvements des capitules de tournesols par rapport au soleil relèvent d'une même réaction unitaire ou héliotropisme : ils regardent l'est le matin et l'ouest le soir d'où le nom de tournesol. Ce mouvement est rendu possible par des renflements des tiges avec des cellules plus ou moins remplies de liquide et qui modifient l'orientation des capitules portés. Rappelons que les végétaux n'ont ni muscles ni système nerveux (voir encart « La langue des fleurs » p. 48) !

L'observation de la progression de la floraison chez le tournesol par exemple indique une inflorescence de type indéterminée puisque plus on va vers le centre, plus les fleurs sont jeunes avec les fleurons centraux encore verts à peine formés. On interprète donc le capitule comme une ombelle de fleurs sessiles sans pédicelles qui serait hyper-contractée formant un plateau central sous lequel des bractées se seraient regroupées. Autrement dit, une fois de plus, ce qui semble être une innovation totale ne serait qu'une transformation poussée d'un type d'inflorescence déjà existant.

Le capitule, selon le modèle décrit ci-dessus, caractérise la famille des Asté-racées, connue auparavant sous le nom populaire de Composées, la plus grande famille de plantes à fleurs dans laquelle on regroupe près de 23 000 espèces ! En parcourant le catalogue des espèces de cette vaste famille, on découvre la diversité de l'incroyable collection de capitules dont on peut dégager quelques grandes tendances évolutives :

- un premier niveau de diversité concerne la forme des fleurs élémentaires qui composent les capitules. Ce sont soit des fleurs en tube allongé de structure régulière comme chez le tournesol, soit des fleurs irrégulières en languette déjetée sur le côté et à trois pointes ou ligules comme chez le pissenlit ;
- un second niveau de diversité se manifeste par une différenciation des fleurs de la périphérie par rapport à celles du disque central, tendant ainsi à renforcer l'illusion d'une vraie fleur. La différenciation peut se réaliser uniquement à partir de fleurs tubuleuses comme chez les centaurées dont le bleuet (*Centaurea cyanus*), les fleurs périphériques avec une corolle plus grande



formant alors une couronne qui rayonne tout autour. Un second modèle très répandu associe un disque central dense de fleurs tubuleuses couplé avec une couronne périphérique de fleurs en languette ou ligules : les languettes peuvent être de la même couleur que le disque comme chez le tournesol ou d'une couleur différente comme chez la grande marguerite cultivée (*Leucanthemum X superbum*). Chez cette dernière, l'ensemble mime parfaitement une fleur avec l'involucre vert comme calice, la couronne de ligules comme corolle blanche et les fleurons en tube comme étamines et pistils jaunes au centre. Les horticulteurs ont sélectionné des variations portant sur la couronne de ligules comme chez les dahlias pour sublimer cette structure en soleil radiant : les ligules surnuméraires, repliées en cornet, forment la tête ébouriffée des innombrables cultivars de dahlias ;

Capitule de grande marguerite cultivée en coupe longitudinale.



– un troisième niveau de diversité se dégage par une tendance répétée à une extrême condensation des capitules réduits à quelques fleurs très serrées. Par exemple, chez l'achillée millefeuille (*Achillea millefolium*), chaque capitule se compose de quelques fleurs tubuleuses au centre avec 4 ou 5 fleurs à ligules périphériques alors que les capitules de l'eupatoire chanvrine (*Eupatorium cannabinum*), se résument chacun à quatre fleurs roses en tube. En revanche, cette réduction des capitules devenus très petits se trouve compensée par leur association en inflorescences mixtes très voyantes, des corymbes composés de capitules dans les deux cas précédents. Cette tendance aboutit à l'architecture en plate-forme d'atterrissage, bel exemple de convergence évolutive avec les ombelles des Apiacées. Ceci explique notamment la grande attractivité de ces espèces vis-à-vis des insectes pollinisateurs (l'eupatoire chanvrine par exemple attire de nombreux papillons). Le stade extrême est peut-être atteint chez les chardons-boules tel l'échinops à tête ronde (*Echinops sphaerocephalus*) : chaque tête ronde est en fait un super-capitule composé de centaines de mini-capitules élémentaires réduits chacun à une seule fleur avec son involucre vert de bractées pointues !

Inflorescence d'achillée millefeuille vue de dessus. Ce qui ressemble à une fleur correspond à un capitule de 4 à 5 fleurs, chacune représentée par une ligule blanche simulant un pétale.





Capitule composé d'échinops à tête ronde en coupe longitudinale. On remarque l'involucre vert qui marque chacun des centaines de capitules élémentaires composant ce super-capitule en forme de boule.

– un dernier niveau de diversité concerne l'involucre sous le capitule (ce thème sera abordé dans le prochain chapitre à propos des bractées).

D'une manière générale, on remarque une convergence vers un modèle de capitule ressemblant de plus en plus à une fleur unique, avec une attractivité renforcée vis-à-vis des insectes pollinisateurs. Attirés par les fleurs rayonnantes, ils se posent sur celles-ci en priorité avant d'aller visiter les fleurs du centre : la différenciation oriente en quelque sorte l'activité des butineurs en suivant la séquence de floraison de l'extérieur vers l'intérieur.

On retrouve une variante des capitules dans la famille des Cardères et Scabieuses ou Dipsacacées, le groupe-frère des Astéracées, ce qui signifie que ces deux familles sont plus apparentées entre elles qu'avec toute autre. Les fleurs se regroupent en têtes arrondies ou bombées avec un involucre et un réceptacle commun mais sur lequel chaque fleur conserve une bractée à sa base : le cabaret des oiseaux (*Dipsacus fullonum*) arbore ses splendides capitules en forme de brosses hérissés de bractées recourbées en forme d'épines.

En revanche, dans diverses familles éloignées, on observe des inflorescences en forme de boules rondes dans lesquelles les fleurs sont sans pédicelles mais sans avoir pour autant de réceptacle commun ni involucre comme chez les trèfles par exemple.



La tendance à la concentration en boules ou en étages s'est exprimée dans d'autres familles avec d'autres formes d'inflorescences, moins condensées et surtout moins élaborées dans le sens où elles ne présentent pas ou très peu de différenciation.

Les inflorescences en boules rondes si caractéristiques des ails ressemblent au premier abord à des ombelles simples. Ainsi, chez l'ail rocamboule (*Allium ampeloprasum*) (voir photo p. 71) on observe de nombreux rayons portant chacun une fleur. Pourtant, l'observation de la progression de la floraison indique clairement que ce sont des pseudo-ombelles : la floraison progresse en effet du centre vers l'extérieur, indiquant en cela une inflorescence de type déterminée. Autrement dit, il s'agit d'une inflorescence de type cyme très contractée. Voilà un exemple de plus de convergence évolutive où, au cours de l'évolution, deux structures différentes, la grappe et la cyme, se transforment et aboutissent à un moment donné à un arrangement identique en apparence. De telles pseudo-ombelles se retrouvent donc dans la famille des ails, ou Alliacées, mais aussi dans celle de l'amaryllis et du narcisse, ou Amaryllidacées.

La disposition en étages serrés superposés permet un autre mode de présentation des fleurs mises ainsi au même niveau. Elle rappelle celle des verticilles (de *verticillus*, peson de fuseau) de feuilles insérées de manière rayonnante au même niveau de la tige. Cette disposition est particulièrement typique dans la famille de la lavande et de la menthe ou Lamiacées, comme



Détail d'une partie de l'inflorescence en épi composé de la lavande vraie : chaque étage correspond à un verticillastre.



Les capitules avec des ligules périphériques et des fleurons centraux, qualifiés de radiés, ont depuis longtemps frappé les hommes par leur ressemblance avec le soleil et ses rayons et tout particulièrement ceux du... tournesol cultivé. Ainsi, retrouve-t-on cette image prégnante avec les surnoms populaires de soleil, de *sun-flower* en anglais et la construction du nom de genre *Helianthus* (de *helios*, soleil et *anthos*, fleur). Le tournesol est une plante originaire d'Amérique du Nord introduite en Europe pour la première fois en Espagne en 1514. La première description en Europe fut réalisée par Nicolas Monardes, botaniste espagnol, qui décrit « l'herbe du soleil » en ces termes : « C'est une fleur étrange, la plus grande des fleurs, et la plus originale qui soit ; elle est plus grande que le plus grand des plats et déploie différentes couleurs ; elle présente un aspect merveilleux dans les jardins ». La confusion fleur/capitule était déjà là !

De même, les asters tirent leur nom de cette évocation de l'astre solaire (*aster*, astre) ; on a d'ailleurs retenu ce nom de genre pour rebaptiser l'ex-famille des Composées en Astéracées afin de respecter les règles de la nomenclature moderne qui imposent qu'un nom de famille soit construit à partir d'un nom de genre inclus dans celle-ci.



l'illustre la lavande vraie (*Lavandula angustifolia*). Mais, une observation fine montre que ces fleurs ne sont pas fixées une par une autour de la tige mais en deux lots opposés, reliées entre elles dans chaque groupe selon le modèle d'une cyme bipare très condensée. Autrement dit, on a affaire à de faux verticilles ou verticillastes ! Cette structure s'observe aisément chez les calaments (*Calamintha*), membres de cette famille des Lamiacées chez lesquels la contraction des cymes n'a pas eu lieu, tout en adoptant la disposition par étages. Remarquons que ces faux-verticilles sont eux-mêmes répartis tout au long des tiges selon une inflorescence de type épi, à croissance indéterminée : on peut donc parler au final d'un épi de faux-verticilles.

Enfin, on a regroupé sous le terme de glomérules toute une série d'inflorescences en petites boules de fleurs très serrées sans pédicelle et pour lesquelles on a du mal à reconstituer clairement la structure d'origine dont elles dérivent, celle-ci pouvant être aussi bien un épi qu'une cyme. Les cuscutes (*Cuscuta*), plantes parasites sans chlorophylle, présentent ainsi des tiges filamenteuses fleuries d'une multitude de glomérules.

Le spadice ou le coup de la massue de fleurs qui chauffe !

Tout le monde connaît les superbes « fleurs » en cornets blanc pur des arums des fleuristes (*Zantedeschia*), originaires d'Afrique du Sud : une fois de plus, ce que l'on prend pour « une » fleur correspond en fait à une inflorescence très spécialisée appelée spadice (du grec *spadiks*, branche de palmier), caractéristique des plantes de la famille des arums (les Aracées) mais aussi de celle des palmiers (les Arécacées). L'arum tacheté (*Arum maculatum*) (connu sous les noms populaires de gouet ou pied-de-veau) nous servira de modèle pour découvrir la structure intime de ce spadice. On retrouve le fameux cornet, ici



Inflorescence d'arum tacheté révélée par le découpage de la spathe jaunâtre qui entoure le spadice.



de couleur vert jaunâtre, qui enveloppe l'ensemble et se déploie en partie à maturité : c'est une spathe, organe spécifique au groupe des Monocotylédones (voir l'arbre de parentés, p. 15). La base de la spathe se replie sur elle-même mais laisse émerger une sorte de massue charnue au-dessus, rouge foncé. En déchirant la base de la spathe, on révèle les fleurs disposées en étages successifs sur un axe prolongé par la massue. De bas en haut, on trouve des fleurs femelles prolongées par leurs styles (les premières sont fertiles ; avec les ovaires gonflés, elles donneront les futurs fruits si elles sont fécondées) ; puis, au-dessus, des fleurs stériles avec un style filamenteux ; ensuite, un anneau rouge ou brun de fleurs mâles très réduites qui produisent du pollen à maturité ; enfin, un dernier anneau de fleurs femelles stériles transformées en poils raides qui ferment l'ouverture de la spathe. Il est assez facile d'interpréter cette inflorescence comme un épi très transformé et ayant subi une forte différenciation au niveau des fleurs.

Dans la famille des Aracées, on observe une tendance au gigantisme du spadice comme chez le célèbre arum titan (*Amorphophallus titanum*), au nom scientifique évocateur à double titre (*Amorphophallus*, « pénis difforme » et *titanum*, gigantesque) : chez cet arum des forêts tropicales de Sumatra, le spadice peut atteindre 2,50 m de hauteur, drapé dans une

PAS TOUJOURS FLEURIE !

Une telle structure n'a pas manqué d'intriguer l'imagination populaire et a valu aux arums une série de surnoms des plus évocateurs : manteau de la Vierge à cause de la spathe, vit-de-chien à cause de la massue dressée (et qui lui a aussi valu d'être considéré comme une plante aphrodisiaque !) ou encore en anglais « *Lords and ladies* » à cause des fleurs des deux sexes !



Spadice de palmier-chanvre (*Trachycarpus fortunei*) en début de floraison.

superbe spathe en forme de cloche évasée. Un exemplaire est cultivé dans les serres du jardin botanique de Kew à Londres et fleurit en moyenne tous les dix ans. Sa floraison très médiatisée lui vaut alors souvent le titre de plus grande fleur du monde, à tort donc puisqu'il s'agit d'une inflorescence ! Chez d'autres Aracées, les fleurs occupent le spadice jusqu'à son sommet comme chez les anthuriums des fleuristes, originaires d'Amérique tropicale.

Une particularité étonnante de ce spadice, déjà repérée par Lamarck en 1778, est la production de chaleur ou thermogénèse, processus surprenant chez un végétal. La massue colorée dégage en effet une forte quantité de chaleur pouvant

faire monter la température plus de 35 °C au-dessus de la température ambiante pendant 1 à 2 jours ; cette production de chaleur résulte d'une hyper-activité des cellules de la surface de la massue. De plus, on a mis en évidence la production d'acide salicylique, la molécule active de l'aspirine, qui stimule ce dégagement de chaleur. Cette production de chaleur, au moins dans un second temps, semble favoriser la diffusion de molécules odorantes attractives pour les pollinisateurs mais pourrait aussi en elle-même être attirante : un bon coin chaud au creux d'une spathe protectrice ! Notons que la thermogénèse liée à la floraison existe dans d'autres familles très éloignées des Aracées comme dans la famille des nénuphars (ou Nymphéacées) ou la famille des aristoloches (ou Aristolochiacées).

Les inflorescences des palmiers de la famille des Arécacées comportent aussi une grande spathe enveloppante mais la structure du spadice est plus complexe avec souvent des ramifications nombreuses ; la floraison s'accompagne aussi d'un notable dégagement de chaleur.

Tous les spadices décrits ci-dessus possèdent une spathe enveloppante ; mais, il existe des spadices sans spathe comme ceux des massettes (*Typha*), connus sous les surnoms de cigares ou de quenouilles qui désignent bien ces inflorescences très denses : le cigare du haut correspond aux fleurs mâles fixées une par une sur l'axe et pratiquement réduites à leurs étamines tandis que le gros cigare brun foncé se compose de milliers de fleurs femelles groupées



en petites inflorescences contractées. Si l'usage populaire qualifie souvent les massettes de roseaux, pour le botaniste il s'agit de plantes bien différentes non apparentées de manière étroite : les massettes sont classées dans l'ordre des Typhales tandis que les roseaux sont des Poales.

Les chatons ou l'histoire d'une méprise historique

Le terme de chaton en botanique recouvre un certain flou car il désigne toute inflorescence de forme allongée, dressée ou pendante, formée de nombreuses fleurs peu apparentes et, en général, d'un seul sexe. Une telle définition laisse une importante marge d'interprétation qui a généré historiquement une longue méprise concernant la place des « plantes à chatons » dans la classification des plantes à fleurs.

À la fin du XIX^e et au début du XX^e siècle, la classification de l'école allemande de H.G.A. Engler (1846–1930), un des premiers systèmes de classification universelle incluant tous les végétaux dont ceux à fleurs, fait largement autorité et va s'imposer jusque dans la seconde moitié du XX^e siècle. Les systématiciens de cette école, c'est-à-dire les spécialistes de la classification, avaient constitué un groupe des Amentifères (de *amentum*, courroie) dans lequel ils plaçaient d'une part la famille des saules et peupliers (ou Salicacées) mais aussi d'autres familles telles que celles des chênes, châtaigniers et hêtres (ou Fagacées), celles des bouleaux, aulnes, charmes et noisetiers (ou Bétulacées), celle des noyers (ou Juglandacées) et celle des platanes (ou Platanacées). Ils considéraient implicitement ces familles comme primitives, proches de l'état ancestral, à cause de leurs fleurs réduites, très simples et de leur pollinisation par le vent. De ce fait, ils plaçaient les Amentifères en tête de la classification des plantes à fleurs considérant que l'évolution n'avait pu se faire que dans le sens du simple vers le complexe. À partir de la seconde moitié du XX^e siècle, la réalité de l'existence du groupe des Amentifères en termes de groupe de parenté a commencé à être sérieusement remise en cause par une comparaison des chatons selon les familles :

- dans la famille des Salicacées, les chatons se composent de fleurs certes réduites mais

Chatons mâles avec étamines de saule marsault au tout début du printemps. On remarque l'absence de feuilles puisque la floraison a lieu avant la sortie des feuilles.





isolées une par une, chacune sous-tendue par une minuscule écaille ; autrement dit, on a affaire à un épi dense, pendant ou dressé selon le sexe des fleurs ou les espèces. Si les chatons des peupliers (*Populus*) sont bien pollinisés par le vent, ceux des saules (*Salix*) comme les chatons mâles du saule marsault (*Salix caprea*) ont des fleurs parfumées et un calice produisant du nectar, indices forts d'une pollinisation par des insectes. Effectivement, aux premiers jours du printemps, période de floraison de nombreuses espèces de saules, les premiers papillons qui ont hiverné et les premières abeilles solitaires comme l'osmie rousse fréquentent assidûment les chatons des saules, source quasi unique de nectar à cette époque de l'année. Les fleurs des saules ont secondairement acquis la capacité à être pollinisées par des insectes, ce qui indique un état dérivé, loin du supposé état primitif de ces plantes ;

– dans la famille des Juglandacées, les chatons mâles du noyer commun (*Juglans regia*), pollinisés par le vent, sont formés de groupes très contractés de fleurs modifiées ; on retrouve des chatons de même type dans les familles des Bétulacées ou des Fagacées (le nombre de fleurs et le degré de transformation varie considérablement d'un genre à l'autre mais le schéma de base reste le même). Dans ces familles, les chatons ne sont pas des épis simples mais des inflorescences complexes de type cymes, à croissance déterminée.

Il n'y a donc aucune correspondance directe entre ces derniers chatons et ceux des Salicacées si ce n'est une ressemblance externe liée à une adaptation à un même mode de pollinisation par le vent. Il s'agit donc d'un nouvel exemple trompeur de convergence évolutive. La seconde erreur commise par les tenants des Amentifères était de considérer les fleurs de ces plantes comme ancestrales puisque réduites et peu apparentes. En fait, c'est tout le contraire : les fleurs de ces chatons, quelques soient les familles concernées, constituent des modèles de structures ayant subi de nombreuses transformations, donc correspondant à un état très dérivé au sens évolutif. On avait autrefois du mal à accepter l'idée qu'évolution ne rime pas toujours avec complexification : la simplification des fleurs est une sophistication si on la considère vis-à-vis du mode de pollinisation par le vent – l'absence de pièces florales diminue les obstacles au vent, porteur le plus souvent du pollen !

Les données récentes de la génétique moléculaire par l'analyse du génome ont confirmé largement ces suppositions basées sur la seule morphologie : dans la classification selon les parentés, les Salicacées se placent au sein de l'ordre des Malpighiales aux côtés des Euphorbiacées ou des Passifloracées, familles avec des fleurs très complexes. Quant aux Bétulacées, Fagacées et Juglandacées, elles se placent dans l'ordre des Fagales. Ces deux ordres ne sont pas étroitement apparentés : ils sont éloignés l'un de l'autre sur l'arbre



phylogénétique ; ils ne se situent pas non plus près de la base de l'arbre des parentés des plantes à fleurs (voir p. 15). Les données paléontologiques nous apprennent par ailleurs que les premières plantes à fleurs n'étaient sans doute pas pollinisées par le vent : la pollinisation par le vent n'a été conquise que secondairement et résulte donc d'une évolution ultérieure ! Il n'empêche que même dans des ouvrages récents, on continue à parler des Amentifères comme d'un groupe de la classification alors qu'il ne s'agit au plus que d'une catégorie écologique : les faux-semblants ont la vie dure sans doute à cause de leur simplicité séduisante !

La cyathe ou l'illusion parfaite

Dans l'immense famille des Euphorbiacées avec plus de 6 900 espèces, les euphorbes (*Euphorbia*) se distinguent par un type d'inflorescence unique en son genre : la cyathe (du latin *cyathus*, coupe). Pour bien comprendre ce qu'est une cyathe, il faut d'abord prendre en compte le fait que la plupart des euphorbes ont des inflorescences mixtes constituées de plusieurs types d'inflorescences emboîtés avec une architecture fort complexe mais ayant toujours pour unité de base la cyathe : il faut chercher celle-ci tout au sommet des inflorescences comme élément ultime d'un édifice d'inflorescences.

L'euphorbe characias (*Euphorbia characias*), espèce indigène méditerranéenne de plus en plus cultivée comme ornementale, se prête bien à une visite guidée de la cyathe compte tenu de

Cyathe d'euphorbe characias vue de dessus et inflorescence globale.





ses couleurs bigarrées. D'emblée, la ressemblance avec une fleur élémentaire saute aux yeux. Le décodage des différentes parties en partant de l'extérieur s'avère surprenant : la collerette vert foncé en deux parties qui enveloppe la cyathe est un involucre de deux bractées et simule un calice ; la couronne de cinq pièces charnues brun rouge foncé avec des pièces vertes correspond à des glandes sécrétrices de nectar, portées au sommet d'un cercle de bractées soudées entre elles et qui forment la coupe de la cyathe : elle ressemble à une corolle ; avec les étamines aux anthères jaune vif qui dépassent, on croit enfin revenir à de l'ordinaire : en fait, chacune d'elles correspond à une fleur mâle hyper-réduite à sa plus simple expression ; enfin, tout au centre, se trouve une fleur femelle sous la forme d'une boule velue, l'ovaire qui donnera le fruit, portée sur un pédoncule qui se courbe et surmontée de trois styles et stigmates écartés. Les deux éléments vert jaune de chaque côté en forme de bec d'oiseau sont de jeunes cyathes en bouton qui vont s'épanouir plus tard, témoins de la ramification par étage des cyathes. Évidemment, d'une espèce à l'autre, il y a des variations de couleurs et de formes. Au total, la cyathe, en dépit de sa forte apparence de fleur unique, est bien une inflorescence avec plusieurs fleurs mâles hyper-réduites entourant une fleur femelle unique. On atteint ici des sommets dans la concentration et la réduction des fleurs à partir d'une inflorescence de type cyme bipare.

Les euphorbes seules ont connu un succès évolutif récent considérable avec pas moins de 2 000 espèces actuelles, chiffre exceptionnel pour un seul genre. Ce foisonnement d'espèces s'est évidemment accompagné de fortes variations dans la structure de la cyathe. Ainsi, chez de nombreuses espèces, les glandes périphériques fabriquent-elles des appendices en forme de pétales colorés très décoratifs : rouges et flamboyants chez les célèbres poinsettias tropicaux (*Euphorbia pulcherrima*) ou blancs laiteux chez l'euphorbe des neiges (*Euphorbia marginata*, p. 28-29), originaire d'Amérique du Nord et souvent cultivée dans les jardins. Les euphorbes illustrent à quel point une série de transformations profondes d'un type d'inflorescence déjà existant, la cyme bipare, aboutit à l'apparition d'une innovation évolutive, la cyathe. Celle-ci a dû participer grandement à la vague de diversification ou radiation évolutive au sein de la lignée des euphorbes, en améliorant sans doute leur succès reproductif. Cet exemple nous rappelle aussi qu'il est impossible de prédire ce que peut devenir une structure donnée au cours de l'évolution : qui aurait pu concevoir qu'une cyme bipare se transformerait au fil du temps en cyathe sans connaître le résultat à l'avance, c'est-à-dire les euphorbes actuelles ? Enfin, il montre que les transformations évolutives ne s'arrêtent jamais et que toute innovation, à peine a-t-elle émergé, connaît à son tour des retouches comme en attestent les poinsettias !



Inflorescence de dactyle aggloméré en pleine floraison. On remarque surtout les étamines aux longs filets.

L'épillet ou l'art du dépouillement extrême

Demandez à plusieurs personnes de citer au hasard une dizaine de plantes à fleurs très communes qu'ils connaissent et vous aurez très peu de chances de voir citer même une seule fois une seule espèce de la famille des Graminées devenues les Poacées dans la nomenclature moderne, les herbes en langage populaire. Alors pourquoi les graminées n'ont-elles pas acquis ce statut, justifié scientifiquement, de plantes à fleurs malgré leur abondance extrême dans nos environnements comme les prairies ou les pelouses et dans nos cultures au travers des céréales ? Pour convaincre le public que ces herbes sont bien des plantes à fleurs, on peut d'abord avancer deux arguments simples : les graminées produisent des graines et tout le monde connaît les effets allergisants du pollen des graminées au cœur du printemps sur certaines personnes. Néanmoins, les conifères comme les pins, par exemple, produisent des graines et du pollen et pour autant n'ont pas de fleurs mais des cônes. En revanche, spontanément, tout le monde sait que ces mêmes graminées si mal connues possèdent des épis à cause évidemment des céréales. Mais on ne relie les épis qu'aux seules « graines » sans faire de lien avec les fleurs. Alors, où sont les fleurs des graminées et pourquoi les méconnaît-on ainsi ?

Prenons l'exemple du dactyle aggloméré (*Dactylis glomerata*), une espèce de graminée facile à reconnaître et répandue dans les prairies ou sur les accotements.



Au printemps, vers la mi-mai, on ne peut pas manquer les épis en forme de grosses pelotes avec un halo jaune et rouge d'étamines qui tremblote au moindre vent et disperse son abondant pollen. En se rapprochant, on remarque une structure ramifiée sur deux rangs avec des bouquets d'écailles vertes pointues d'où émergent d'une part de longues étamines portant des anthères jaune vif et, à la base, entre les écailles, des fils plumeux blancs qui sont les stigmates du pistil. Les voici donc les fleurs très dépouillées des graminées : quelques écailles vertes, des étamines et un pistil. Certes, il n'y a rien de coloré ni de clinquant là-dessous !

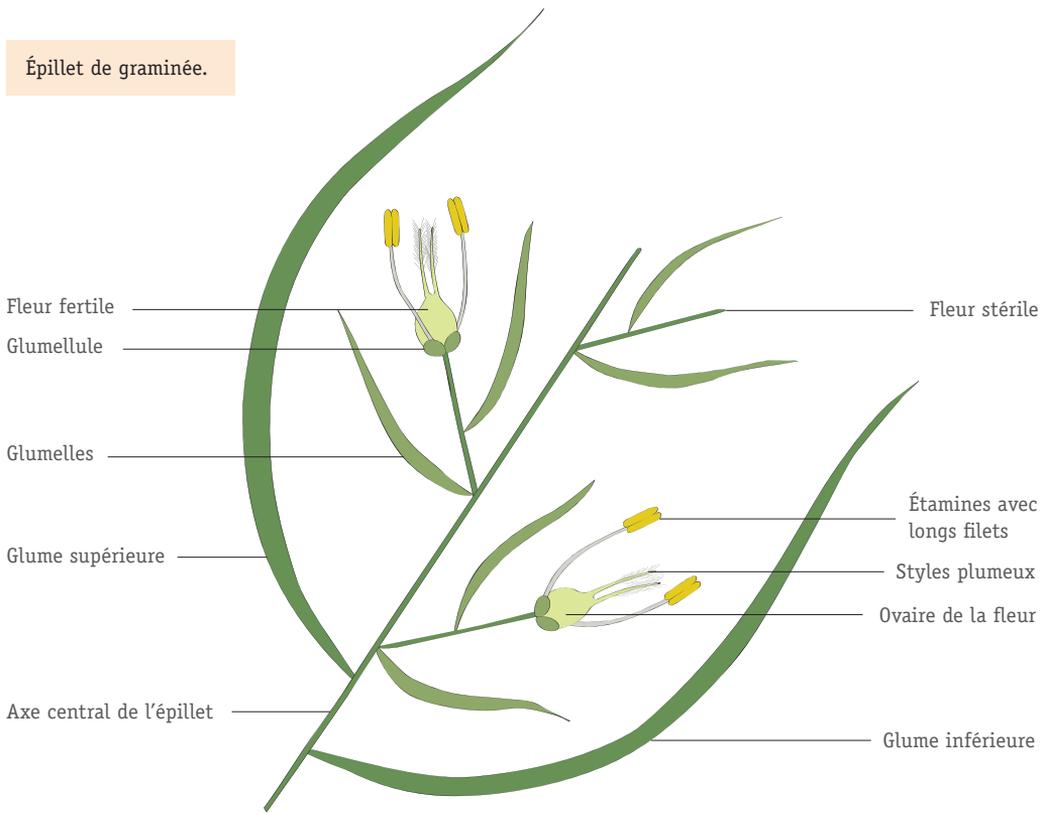
Le brachypode penné (*Brachypodium pinnatum*), graminée caractéristique des pelouses sèches, permet d'y voir plus clair avec ses épillets raides espacés. Le long de l'axe central de l'épi s'insèrent les épillets, éléments-unités de l'inflorescence de toutes les graminées. Chaque épillet s'interprète comme une micro-inflorescence très contractée. Compte tenu de sa petitesse et son extrême modification par rapport aux standards auxquels nous sommes habitués en matière de fleurs, nous allons d'abord repérer les composants de

Épillets de brachypode penné en début de floraison.





Épillet de graminée.



cet épillet sur le schéma ci-dessus. À la base, deux écailles vertes, les glumes (du latin *gluma*, pellicule) enveloppent l'épillet. Juste au-dessus, trois fleurs se détachent insérées latéralement sur l'axe de l'épillet. Chaque fleur est encadrée à son tour par deux écailles, les glumelles ; elle contient quatre étamines, un ovaire, le futur grain, surmonté de trois styles et stigmates plumeux qui se déploient à maturité ; enfin, à la base de l'ovaire, on note deux minuscules pièces un peu écartées, les glumellules. Sur la photo du brachypode, seule la première fleur de chaque épillet est épanouie avec les deux glumes bien écartées, les anthères jaunes pendantes et les styles plumeux blancs. L'écartement des glumelles et donc l'ouverture de la fleur résulte du gonflement des glumellules (non visibles sur la photo car cachées à la base de l'ovaire). Les écailles superposées qui suivent cette fleur épanouie sont autant de glumelles indiquant la présence d'autres fleurs qui s'ouvriront successivement.

À maturité, les fleurs fécondées donnent chacune un fruit qui correspond au « grain » : c'est à ce stade sans doute que le nombre de fleurs est le plus



Épillets mûrs
d'avoine élevée.

facile à repérer comme sur un épillet mûr d'avoine élevée (*Avena fatua*) : les deux glumes jaunes encadrent deux fleurs, chacune révélée par la longue arête coudée portée par la glumelle inférieure poilue. D'un genre à l'autre, la composition de chaque épillet varie en nombre de fleurs allant de une à plus d'une dizaine et en taille et en ornementation des glumes et glumelles.

En tout cas, on ne pourra plus dire que les graminées ne fleurissent pas et on peut même affirmer que leur floraison ne manque pas d'une certaine élégance raffinée propice à la photographie... pour qui ne souffre pas du rhume des foins ! Maintenant, on comprend mieux que chaque grain mûr d'un épi de blé ou d'orge provient d'une fleur fécondée dans un épillet dont il conserve les glumes qui l'enveloppent ce que, à la campagne, on appelle la « balle » du blé, mot dérivé d'emballage.

La diversité des inflorescences chez les graminées s'exprime surtout au niveau supérieur, c'est-à-dire dans l'association des épillets en inflorescences mixtes plus ou moins complexes. Le type le plus répandu

dans les graminées de la flore de France reste la panicule ou groupe de cymes ramifiées mais déclinée sous une infinité de variantes : panicule en forme d'épi allongé ou court comme chez la fléole des champs (*Phleum pratense*) ; épis avec deux rangs d'épillets comme chez la digitale sanguine (*Digitaria sanguinalis*) regroupées en panicule étalée ; grande panicule en pyramide ramifiée du roseau phragmite (*Phragmites australis*) qui persiste en hiver ; panicule étalée et lâche de l'avoine élevée (*Avena fatua*) ; panicule ample composée de rameaux fins comme des cheveux portant des épillets en forme de cœur à la manière d'un mobile chez l'amourette (*Briza media*)...

D'aucuns auraient tendance spontanément à considérer les fleurs de graminées comme archaïques, primitives, mal finies en quelque sorte et donc inférieures. Pourtant, ce jugement hâtif ne tient compte que de l'aspect esthétique, vu par un œil humain, jugement sans fondement dès lors qu'on se place dans une perspective évolutive. En effet, les épillets des graminées sont des machines



à se reproduire très efficaces dans le cadre d'une pollinisation par le vent, mode de pollinisation qui concerne quasiment toutes les espèces issues de la vaste famille des Graminées ou Poacées (8 700 espèces) : c'est la quatrième famille en nombre d'espèces parmi les plantes à fleurs. Les glumes et glumelles jouent leur rôle essentiel d'écaillés protectrices par leur consistance coriace mais sans gêner ni la dispersion du pollen depuis les anthères des étamines à longs filaments pendants, ni sa capture par les stigmates plumeux déployés à la base de chaque fleur ; le dépouillement extrême de ces fleurs facilite donc grandement la pollinisation. En cela, les épillets rejoignent, par leur dénuement, les chatons des arbres et arbustes pollinisés par le vent. À une différence notoire près : les graminées sont des plantes herbacées basses, même si les bambous font exception, avec des tiges et feuilles au moment de la floraison alors que la plupart des arbres à chatons fleurissent avant l'apparition des feuilles. La dispersion du pollen dans ces conditions s'avère donc délicate. Les épillets doivent au contraire s'interpréter comme des structures très évoluées – ce qui ne signifie pas pour autant supérieures car une telle appréciation n'a pas plus de sens dans une perspective évolutive que le qualificatif d'inférieur –, c'est-à-dire comme étant le fruit d'une longue série de transformations évolutives. Récemment, sur la base de l'étude des gènes du développement chez le maïs, et par comparaison avec l'arabette des dames, on a pu reconstituer

LA LANGUE DES FLEURS

Plusieurs noms de graminées s'inspirent de manière récurrente de la forme des épis composés.

L'image des doigts se retrouve dans plusieurs noms scientifiques. Les digitaires (*Digitaria*) et le chiendent dactyle (*Cynodon dactylon*) partagent la même physionomie avec 2 à 6 épis fins et grêles écartés comme les doigts d'une main ; mais les épis du chiendent dactyle partent d'un même point alors que ceux de la digitale sanguine sont légèrement décalés au niveau de leur insertion. Pour le dactyle aggloméré, l'image du doigt (*Dactylis*) se rapporterait plutôt à un gros pouce tant les épillets sont resserrés et denses ; il a été suggéré que le choix du mot « dactyl » renvoyait au fait que ce nom se composait de trois syllabes, la première seule appuyée à la prononciation suivie de deux autres non appuyées... à l'image de l'épi composé qui comporte le plus souvent un groupe dense au sommet avec deux groupes plus petits juste en dessous. Belle leçon de subtilité linguistique ! Notons que les noms populaires reprennent volontiers cette image des doigts avec le chiendent dactyle surnommé « pied-de-poule ».

Une autre image concerne les épis très denses et cylindriques comparés à des queues d'animaux : la queue-de-renard pour le nom populaire des vulpins (*vulpes* est le nom latin du renard roux) ou pour leur nom scientifique, *Alopecurus* (de *alopex*, le renard polaire et *ouros*, la queue) ; une variante se retrouve pour le nom scientifique de la crételle avec *Cynosurus* (de *cyno*, chien et *ouros*, queue). Enfin, le lagure ovale, belle graminée des dunes et bords de mer, mérite bien son nom tiré de *lago*, lapin ou lièvre et *ouros*, queue et son surnom évocateur de « patte de lièvre » !





clairement l'origine des différentes pièces florales : les glumes sont des bractées ou feuilles modifiées à la base de l'inflorescence, les glumelles sont des sépales et les glumellules des pétales ! Ainsi, pour dépouillées qu'elles paraissent, les fleurs des graminées n'en sont pas moins des fleurs complètes avec calice, corolle, étamines et pistil mais avec un tel degré de transformation que seule la génétique moléculaire permet de s'y retrouver !

Les premières espèces de graminées identifiées sans ambiguïté apparaissent il y a environ 55 millions d'années et ont réussi la conquête des milieux ouverts (prairies, steppes, savanes, clairières...) en devenant prédominantes dans ces environnements il y a 20 millions d'années. La pollinisation par le vent, aidée par la conformation des épillets, a constitué un avantage certain dans la conquête de ces espaces nouveaux qui se libéraient suite au grand changement climatique global amorcé alors avec un refroidissement et assèchement général, en plus de nombreux autres caractères végétatifs acquis par ces plantes. D'autres avantages non négligeables concernent le moindre coût en matériaux de construction pour élaborer une inflorescence aussi réduite, la résistance des épillets aux vicissitudes climatiques compte tenu de leur rigidité et leur persistance autour des fruits intervenant dans leur dispersion à maturité : pensez aux épillets d'orge sauvage (*Hordeum murinum*) qui se plantent dans nos chaussettes !



L'épi composé du vulpin, semblable à une queue de renard, lui a valu tant son nom populaire que son nom scientifique.



Il faut noter qu'une autre famille importante en nombre d'espèces, celle des laïches et scirpes ou Cypéracées a, elle aussi, acquis une structure de type épillet au cours de son évolution mais de manière indépendante, en parallèle de ce qui s'est passé chez les Poacées. D'ailleurs, dans la classification selon les parentés, les Cypéracées se placent dans l'ordre des Joncales auprès des joncs alors que les Graminées font partie des Poales.

Ce tour d'horizon des inflorescences, pour très incomplet qu'il soit, nous a fait entrer de plain-pied dans l'univers de la diversité infinie des plantes à fleurs. Il nous montre que l'acquisition de la fleur en elle-même n'a été qu'une étape dans l'évolution des plantes à fleurs : le regroupement organisé et structuré des fleurs en inflorescences constitue un autre pan majeur de leur histoire et a ouvert l'accès à cette unité d'ordre supérieur, l'inflorescence, avec toute sa gamme de nouvelles possibilités notamment dans la reproduction *via* le transport, la diffusion et la capture du pollen. Des tendances répétées se dégagent au cours de cette histoire qui se poursuit sous nos yeux : condensation avec les ombelles par exemple, réduction des fleurs avec les chatons, différenciation au sein de l'inflorescence comme chez les capitules radiés... Les cas extrêmes montrent une forte tendance à une évolution de l'inflorescence vers une apparence de super-fleur comme dans les capitules, les cyathes ou les épillets... au point que l'œil humain non averti se laisse berner ! Nous avons pu constater que toutes ces inflorescences, aussi variées soient-elles, dérivent presque toutes de quelques types fondamentaux, les cymes ou les grappes le plus souvent, mais par des séries de transformations souvent spectaculaires et que la divergence a été telle que l'on a parfois du mal à reconstituer ce long parcours. Enfin, à de nombreuses reprises, nous avons relevé de trompeuses convergences, c'est-à-dire l'acquisition de structures se ressemblant en apparence et remplissant des fonctions similaires mais acquises selon des chemins fort différents ou à partir d'une structure ancestrale bien différente. Alors, regardons les inflorescences comme des architectures complexes, fruits d'une longue évolution dont nous parvenons lentement à décrypter l'histoire et, à leur esthétique, s'ajoutera cette beauté intérieure de la connaissance et de la compréhension de ce qui nous entoure !

LA LANGUE DES FLEURS

PAS ASSEZ RICHE !

Dans la langue française populaire, nous n'avons pas de mot pour faire cette distinction entre « vraie » fleur et fausse fleur-inflorescence : nous les nommons indifféremment fleurs, entretenant ainsi la confusion dont nous avons longuement parlé. En revanche, dans la langue anglaise, connue pour son vocabulaire plus riche et plus précis en général, il existe, en plus du classique *flower* équivalent à notre mot fleur, le terme de *blossom*, traduit par floraison ou par fleur(s), et qui s'applique de manière parfaite à ces inflorescences condensées, à ces groupes de fleurs. Si on voulait inventer un mot en français, ce pourrait être, à la manière de nos amis québécois, une « inflorescence » !





A close-up photograph of several bright orange flowers with dark, almost black, centers. The flowers are in various stages of bloom, with some fully open and others as buds. The petals have a slightly ruffled texture. The background is filled with large, green, textured leaves, some of which are in sharp focus while others are blurred. The lighting is bright and natural, highlighting the vibrant colors of the flowers and the intricate details of the leaves.

**Le double
cercle des
apparences**



Le double cercle des apparences

La reproduction sexuée, fonction primaire de la fleur, peut se décliner selon trois grandes sous-fonctions : produire des ovules qui deviendront des graines, produire et libérer des grains de pollen, capter et guider le pollen vers les ovules pour les féconder. Toute fleur possède ainsi les organes reproducteurs assurant ces fonctions de base (étamines et carpelles, ensemble dans la même fleur ou dans des fleurs séparées).

Au cours de l'évolution, d'autres fonctions secondaires, assurées par l'une ou l'autre des pièces florales, se sont développées au niveau de la fleur : protéger les organes reproducteurs, favoriser l'arrivée du pollen sur les stigmates et réguler le mode de reproduction au niveau de la plante entière (soit une fécondation par son propre pollen ou reproduction directe, soit une fécondation par du pollen d'une autre plante ou reproduction croisée).

Comme pour les inflorescences, la diversité règne en maître dans l'organisation de la fleur. On parlera de fleur complète si les quatre cercles qui la composent sont présents (le double cercle interne des organes reproducteurs et le double cercle externe de périlanthe), de fleur incomplète si l'un des quatre manque à l'appel et de fleur nue en cas d'absence de périlanthe, c'est-à-dire des fleurs sans calice ni corolle.

Le périlanthe se compose classiquement de deux cercles distincts avec le calice formé de sépales, qui assure une fonction de protection des jeunes organes floraux centraux, et la corolle formée de pétales, qui remplit une fonction d'attraction vis-à-vis des pollinisateurs.

Une fois ces grandes tendances énoncées, il ne reste plus qu'à les démanteler tant les exceptions abondent ! Le périlanthe est l'une des parties de la fleur qui a subi les transformations les plus profondes au cours de l'évolution et à qui l'on doit une bonne part de l'immense diversité des fleurs.



■ Double page précédente

Fleurs de la suzanne aux yeux noirs (*Thunbergia alata*).



■ Sépales ou pétales ? Pas si simple !

Très souvent, on définit sépales et pétales d'après leurs positions respectives : les plus externes sont les sépales et les plus internes les pétales. Il est plus rigoureux de s'appuyer sur toute une série de caractères qui en moyenne semblent plus communs chez les uns que chez les autres, résumés dans le tableau ci-dessous.

La relativité de la plupart de ces caractères indique d'emblée que, dans la pratique, les cas litigieux ne manquent pas, véritables casse-têtes chinois de la botanique ! On pourrait s'interroger sur l'intérêt qu'il y a à se poser des questions « futiles » en apparence telles que « qu'est-ce que cela change si

	Sépales	Pétales
Position	Les plus à l'extérieur	Les plus à l'intérieur
Structure	Robustes Verts Base élargie Sommet rétréci souvent pointu Plus ou moins persistants	Fins et fragiles Colorés Base rétrécie Sommet élargi Souvent éphémères
Développement	Croissance lente Se forment en premier Initiés les uns après les autres	Croissance rapide et brutale Se forment tardivement juste avant l'ouverture de la fleur Initiés pratiquement tous ensemble
Dans la fleur en bouton	Se chevauchent fortement et enveloppent le bouton	Se recouvrent plus ou moins et souvent de manière lâche
Fonction principale	Protection des autres organes floraux	Attraction des pollinisateurs



Fleur d'ophrys araignée.
On notera
le labelle brun
velouté marqué
d'une tache
centrale violacée.

tel organe s'avère être plutôt un sépale qu'un pétale ? ». La réponse se trouve dans l'approche évolutive de la botanique : faire ce travail de décodage revient à décrypter l'histoire des espèces et permet d'accéder à un niveau de lecture passionnant. Comprendre comment les processus évolutifs transforment un même type d'organe dans des directions radicalement différentes y compris chez des espèces très proches apporte autant d'émerveillement que d'en admirer la beauté esthétique ! Nous allons parcourir quelques exemples de périanthes « problématiques » en choisissant des exemples parmi des espèces relativement apparentées : les comparaisons dans un cadre de relations de parenté facilitent la lecture historique évoquée ci-dessus.

Dans le vaste groupe des monocotylédones, d'une manière générale, les deux cercles du périanthe montrent une parfaite identité de couleur et d'aspect si bien qu'on utilise le terme de tépales pour les désigner. Les lis et les tulipes (famille des Liliacées) en sont des exemples bien connus ; la fleur de tulipe vue de dessus montre de plus que les six pièces du périanthe s'organisent en fait en deux cercles de trois, l'un interne par rapport à l'autre et chaque pièce interne alterne avec une pièce externe. Cette disposition rappelle l'ordre sépales externes/pétales internes ; pour l'instant, on n'a pas de preuves génétiques



que le cercle externe équivaut bien à des sépales et l'interne à des pétales. Si chez les lis et tulipes, les tépales ressembleraient plutôt à des pétales, chez la parisette (*Paris quadrifolia*) les pièces vertes en pointe sont aussi des tépales... à allure de sépales ! La clochette du muguet (*Convallaria majalis*) s'interprète, elle aussi, comme formée de six tépales soudés.

Toujours parmi les monocotylédones, dans la famille des Orchidées, on retrouve les deux cercles mais avec une forte transformation du cercle interne : chez l'ophrys araignée (*Ophrys sphegodes*), le cercle interne se distingue par une pièce pendante veloutée pourpre foncé, le labelle, et deux petites pièces dressées aux bords ondulés comme des antennes. On a rétabli pour les Orchidées la distinction entre les trois pièces vert jaune externes assimilées à des sépales et le labelle, et les deux autres pièces considérées comme des pétales. Mais en fait, rien ne prouve dans l'état actuel des connaissances que ces deux cercles soient différents en termes de développement et de contrôle génétique ! Signalons pour en terminer avec les monocotylédones que certaines d'entre elles comme le beau butome en ombelle (*Butomus umbellatus*), surnommé abusivement « jonc fleuri », présentent un périanthe différencié en sépales rose foncé et en pétales blancs et larges. On ne sait pas si l'ancêtre commun des monocotylédones avait un périanthe en deux parties, tel le butome en ombelle, qui aurait ensuite évolué vers le périanthe à tépales ou *vice versa*.

En dehors des monocotylédones, des tépales à allure de pétale s'observent au sein de familles « anciennes », classées près de la base de l'arbre de parentés. L'insertion en spirale des pièces florales ne permet pas de délimiter clairement le cercle interne de l'externe : chez le magnolia étoilé (*Magnolia stellata*), les tépales prennent l'aspect de grands pétales voyants alors que chez l'arbre aux anémones (*Calycanthus floridus*), ils forment une couronne garnie étalée. On trouve encore des tépales comme chez

Fleur de magnolia étoilé. Les grands tépales blancs nombreux ressemblent à des pétales.





les patiences (genre *Rumex*) ; chaque fleur comporte six tépales verts : trois petits externes surplombant trois autres internes, aux ailes membraneuses et flanqués ou pas d'un granule blanc épais.

Dans la famille des renoncules ou Renonculacées, de fortes variations du périanthe existent entre espèces très proches. Ainsi, si les sépales des renoncules à fleurs jaunes (*Ranunculus*), les « boutons d'or », se distinguent sans difficulté des pétales, chez les hellébore ou « roses de Noël », les cinq sépales externes prennent un aspect de grands pétales colorés tandis que les pétales se réduisent à un cercle de cornets verdâtres remplis de nectar comme chez l'hellébore orientale (*Helleborus orientalis*). Chez le populage des marais (*Caltha palustris*), le périanthe se réduit à un seul cercle de cinq pièces jaunes : on observe que chaque pièce chevauche légèrement la suivante d'un seul côté ce qui les rapproche fortement de la disposition typique des sépales ; la comparaison avec l'hellébore permet de confirmer que ces pièces jaune d'or sont en fait des sépales pétaloïdes ! Enfin, chez la clématite vigne-blanche (*Clematis vitalba*), les quatre pièces blanches du périanthe peuvent aussi être assimilées à un calice pétaloïde, les sépales ayant d'ailleurs une consistance

Fleur d'hellébore orientale. À partir de l'extérieur, on note les sépales violacés, les pétales sous forme de cornets verts ou jaunes, les étamines et les carpelles pourpre foncé tout au centre.





charnue qui assure la fonction de protection dans le bouton floral. Dans ces deux derniers cas, le cercle des pétales a donc disparu et le relais a été pris par le calice qui continue de protéger le bouton tout en devenant coloré et attractif.

Dans la famille des œillets ou Caryophyllacées, le périanthe varie aussi beaucoup d'un genre à l'autre. Dans les fleurs minuscules de la sagine apétale (*Sagina apetala*), les pétales ont disparu et le calice persiste tout en

restant vert ; mais cette espèce pratique l'autoreproduction sans passer par des pollinisateurs si bien que l'absence de corolle attractive ne constitue pas un inconvénient et permet même à la plante d'économiser des ressources : une corolle en moins à fabriquer par fleur, c'est autant de gagné pour une si petite plante annuelle ! Chez les silènes, les œillets ou les lychnis comme la coquelourde (*Lychnis coronaria*), les cinq pétales allongés forment deux parties à angle droit : un onglet vertical enfermé dans le tube du calice, prolongé par une petite languette dressée et la partie externe aplatie étalée. En fait de pétales, il s'agirait d'étamines stériles modifiées ; cette assertion résulte de fines observations du développement et de la disposition des étamines par rapport à ces pseudo-pétales. La confusion ne se limite donc pas à sépale/pétale mais aussi à pétale/étamine et invite à la plus grande méfiance avant d'affirmer que des organes en apparence identiques sont équivalents.

On voit donc que la distinction calice/corolle est loin d'être évidente dans de nombreux cas et que l'un peut devenir l'autre ou remplacer l'autre. Mais la « confusion » ainsi engendrée ne s'arrête pas là puisque d'autres organes comme les bractées peuvent remplacer l'un des deux cercles du périanthe et l'imiter presque à la perfection.



Fleur de coquelourde en coupe. Une partie du calice en forme de coupe a été enlevé.



■ Quand les bractées jouent aux sépales ou aux pétales !

La bractée, cette feuille modifiée qui sous-tend une fleur à la base de son pédicelle, fait partie intégrante de l'architecture florale, même si elle ressemble souvent beaucoup à une feuille... Mais nous avons vu que la fleur n'était rien d'autre qu'une structure à base de feuilles. Elle peut être parfois accompagnée de bractées plus petites, des bractéoles, situées au-dessus, sur le pédicelle.

Des bractées qui jouent aux sépales...

La fonction primaire des bractées consiste à protéger les organes de la fleur en bouton c'est-à-dire... la même fonction que des sépales ! Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que, au cours de l'évolution, dans diverses lignées non apparentées, les bractées aient pris la place des sépales soit au niveau des inflorescences, soit au niveau des fleurs individuelles.

... au niveau des inflorescences

Nous avons déjà vu que les glumes qui encadrent les épillets des graminées étaient des bractées hautement protectrices de ces inflorescences contractées. Elles ne se contentent d'ailleurs pas de ce seul rôle puisqu'elles conservent leur capacité de photosynthèse en tant que feuilles, couvrant près de la moitié des besoins de la plante alors que les vraies feuilles se dessèchent très vite au cours du cycle de développement. Les pseudo-ombelles des ails se trouvent enveloppées au début du développement dans un involucre membraneux à consistance de papier, formé d'une seule ou de deux bractées soudées, formant une véritable « cagoule » qui enveloppe complètement la tête de fleurs : c'est une spathe (du latin *spatha*, spatule). Chez l'ail rocamboule (*Allium ampeloprasum*), la rupture de cette spathe lors de l'éclosion de l'inflorescence, avant sa chute définitive, donne lieu à des scènes dignes d'un défilé de mode ! On notera au passage le comportement de super-fleur de cette inflorescence si on la compare avec la fleur des pavots par exemple (voir ci-contre). De même, l'involucre qui couvre le dessous du capitule des Astéracées se compose de bractées : son rôle protecteur vis-à-vis de l'ensemble des fleurons du capitule reste évident notamment chez le pissenlit quand le capitule se referme. L'involucre de bractées devient alors le super-calice de la super-fleur qu'est le capitule ! Mais la protection assurée par l'involucre atteint des sommets chez les « Composées épineuses » souvent confondues sous le terme populaire très vague de « chardons », confondant des dizaines de genres différents au sens botanique. En plus du feuillage souvent épineux, nombre de ces espèces possèdent un



Inflorescence d'ail rocambale en tout début de floraison. La spathe blanche membraneuse s'est déchirée et se trouve repoussée vers le sommet de l'inflorescence comme un chapeau.

involucre bardé d'épines rigides impressionnantes ou de crochets, qui les rendent quasi intouchables comme en témoignent le chardon-Marie (*Silybum marianum*), la centaurée chausse-trape (*Centaurea calcitrapa*), la grande bardane (*Arctium lappa*) ou le chardon aux ânes (*Onopordon acanthium*).

... au niveau des fleurs

Les exemples de bractées remplaçant ou secondant les sépales dans leur rôle de protection passent facilement inaperçus compte tenu de la qualité de l'imitation souvent poussée. Chez le liseron des haies (*Calystegia sepium*), deux bractées en forme de cœur renversé enveloppent la base de la fleur et cachent presque entièrement le vrai calice formé de cinq sépales verts pointus soudés : si on n'écarte pas ces deux pièces en cœur, on reste persuadé qu'il s'agit là du calice. De même, dans plusieurs familles non apparentées, un petit cercle de bractées s'est intégré juste sous le calice formant un épicalice qui double le calice. On l'observe facilement par en dessous chez les mauves, les roses trémières ou les lavatères de la famille des Malvacées ou, chez les fraisiers ou les potentilles de la famille des Rosacées.



Chez la suzanne aux yeux noirs (*Thunbergia alata*, p. 62–63), plante ornementale grimpante, deux bractéoles rapprochées enveloppent le tube de la corolle : il faut enlever ce faux-calice pour découvrir le vrai, réduit à un cercle de minuscules sépales pointus. Le comble de la confusion est atteint avec la belle-de-nuit (*Mirabilis jalapa*) : ce qui ressemble à une superbe corolle rouge correspond en fait à un calice formé de sépales soudés... à consistance de pétales et ce qui ressemble à un calice vert à la base est en fait un involucre de bractées incorporé à la fleur. Cette reconstitution s'appuie sur l'observation d'autres espèces proches de la même famille des Nyctaginacées chez qui plusieurs fleurs se trouvent regroupées dans un même involucre.

Des bractées qui jouent aux pétales

Mais la capacité des bractées à s'intégrer complètement dans la fleur ne s'est pas arrêtée à la seule fonction de protection : dans diverses lignées, elles ont accédé au rang de pétales colorés en prenant en charge tout ou partie de la fonction d'attraction visuelle des pollinisateurs essentiellement à l'échelle des inflorescences, renforçant ainsi l'illusion d'une super-fleur.

On observe chez diverses Apiacées ou Ombellifères une tendance à l'évolution de l'involucre de bractées qui sous-tend les rayons des ombelles vers une

Astrances
majeures fleuries
dans une pelouse
d'altitude.





pseudo-super-corolle colorée, comme pour compenser la petite taille des fleurs. Chez la grande astrance ou radiare (*Astrantia major*), un cercle rayonnant de nombreuses bractées argentées simule une corolle sous chaque ombelle de l'ombelle simple : chaque ombelle prend ainsi l'aspect d'une super-fleur à la manière des capitules. D'ailleurs, imaginons un instant que l'ombelle se condense à l'extrême et que l'involucre se soude : on obtiendrait un capitule ! Ce stade a été quasiment atteint par les panicauts où chaque ombelle est devenue une tête de fleurs sur un réceptacle, encadré par un involucre épineux protecteur et souvent coloré d'un beau bleu profond, couleur très

attractive pour divers insectes pollinisateurs dont les papillons comme chez le chardon bleu des dunes (*Eryngium maritimum*). Les bractées accèdent ainsi au double rôle de protection et d'attraction visuelle, à la fois sépales et pétales !

L'involucre des capitules des Astéracées ou Composées peut devenir, en sus de sa fonction protectrice comme chez les « chardons », attractif par une coloration vive qui s'ajoute à celle des fleurons comme chez les carlines ou « chardons dorés » : le cercle le plus interne de bractées s'est transformé en languettes raides jaune d'or qui rayonnent tout autour du capitule, imitant ainsi les capitules radiés comme ceux des marguerites. Chez les euphorbes, nous avons déjà signalé les appendices en forme de pétales fabriqués par les glandes des cyathes mais les bractées intégrées dans la cyathe prennent elles aussi souvent des couleurs vives, dans les tons de jaune doré, renforçant ainsi l'attraction visuelle.

Tout le monde croit bien connaître les fleurs des bougainvillées (*Bougainvillea*) mais en fait de fleurs, il s'agit d'inflorescences habillées par des bractées colorées qui simulent une superbe corolle rouge vif ou orange selon les cultivars. Chaque inflorescence se compose de deux ou trois fleurs dressées en long tube à corolle blanc crème, chacune accolée à sa base sur une grande bractée colorée ayant la consistance du papier et simulant un superbe pétale. Notons au passage que les bougainvillées sont classées dans la même famille que la belle de nuit évoquée précédemment chez qui un involucre de bractées se trouve aussi intégré mais au niveau des fleurs individuelles.



Inflorescence de bougainvillée. Les vraies fleurs sont en forme de tube au centre et les trois bractées pourpres simulent des pétales.



Plusieurs espèces d'arbres et arbustes possèdent aussi des inflorescences condensées habillées par des bractées colorées. L'arbre aux mouchoirs (*Davidia involucrata*), originaire de Chine, se couvre au printemps de grandes « fleurs » blanches qui sont en fait des inflorescences coiffées par deux grandes bractées blanc pur du plus bel effet. Chaque inflorescence en forme de boule se compose de nombreuses fleurs mâles très réduites entourant une seule fleur femelle : les deux bractées démesurées apportent ainsi l'attractivité visuelle que ne peuvent procurer les périanthes très réduits de ces fleurs condensées. Cette floraison spectaculaire lui a valu un grand succès comme espèce ornementale et de nombreux surnoms très évocateurs : arbre aux pochettes, arbre aux fantômes ou arbre aux colombes ! Chez ses proches parents, les grands cornouillers « à fleurs » d'Amérique du Nord ou d'Asie, quatre grandes bractées blanches ou rose rayonnent sous une inflorescence en forme de tête condensée.

Enfin, chez de nombreuses plantes à fleurs exotiques, la plupart au sein des monocotylédones, on observe des bractées vivement colorées et très voyantes incorporées dans des inflorescences : dans la famille de l'ananas ou Broméliacées, de nombreuses espèces sont connues comme ornementales très décoratives comme les *Tillandsia* aux bractées violettes ; chez « l'oiseau de paradis » déjà évoqué dans le chapitre précédent, une énorme bractée charnue et un peu colorée en forme de coque de bateau contient l'inflorescence en cyme hélicoïdale.

Bien souvent, le rôle des bractées ne s'arrête pas à la seule protection de l'inflorescence puisqu'elles peuvent jouer aussi un rôle dans la dispersion des fruits, issus de la transformation des fleurs. Ainsi, chez la bougainvillée, à maturité, chaque bractée se détache, portant avec elle le fruit sec et facilitant sa dispersion par le vent. Les crochets des bractées des bardanes (*Arctium*) sont connus de tous pour leur capacité exaspérante à s'incruster dans les vêtements. On prétend que l'inventeur du Velcro, G. de Mestral, eut cette idée en 1948 après avoir passé une soirée entière à débarrasser la fourrure de son chien des capitules de bardanes qui s'y étaient accrochés ; il aurait conçu ce tissu de velours synthétique bouclé s'agrippant sur un autre aux boucles coupées en deux (Velcro vient de *vel*, velours, et *cro*, crochets). Les capitules à maturité contiennent les fruits secs ou akènes : au cours du transport par « animal-stop », les capitules se désagrègent et sèment leurs fruits. En tout cas, ces crochets ont valu aux bardanes une pléthore de surnoms populaires : tire-cheveux, peignerolle, gloutteron, gratton, herbe-à-la-teigne... On retrouve là une autre tendance forte au cours de l'évolution : toute innovation peut se trouver détournée de sa fonction originelle tout en continuant à assurer celle-ci, dès lors que cela augmente le succès reproductif : on parle



Arbre aux mouchoirs. Trois inflorescences entourées chacune par deux grandes bractées blanches simulant des pétales.



Détail de l'inflorescence en boule formée de nombreuses fleurs mâles très petites, réduites chacune à une étamine.

d'adaptation. Il se peut aussi que la nouvelle fonction, soumise à la sélection naturelle, prenne le dessus sur la première et devienne prépondérante : les voies de l'évolution sont décidément impénétrables !

Il ressort de tous ces exemples que, au cours de l'évolution, de nombreux transferts de fonction ont eu lieu entre bractées, sépales et pétales créant autant de situations différentes : bractées-sépales, bractées-pétales, sépales pétaloïdes... Cette plasticité remarquable caractérise bien l'évolution générale des fleurs, et tout particulièrement celle du périanthe, avec l'apparition des « fantaisies » les plus extravagantes, pour le plus grand plaisir de l'œil humain ! Nous verrons que les organes reproducteurs au centre de la fleur n'ont pas connu des transformations aussi poussées : le périanthe ne subit pas les mêmes contraintes que les organes reproducteurs dont la fonction vitale ne peut s'accommoder de n'importe quelle transformation.

Découvrons donc maintenant l'extrême diversité des seuls « vrais » calices et « vraies » corolles, ceux et celles des fleurs individuelles en prenant comme fil conducteur les fonctions qu'ils ou elles endossent selon les espèces.



■ Sépales et calices

Les différentes fonctions endossées par les « vrais » calices des fleurs individuelles serviront de fil conducteur pour en parcourir la diversité.



Fleur de pavot de Californie en cours d'éclosion. Le calice vert formé de deux sépales soudés se déchire et se trouve soulevé par la croissance et le déploiement des pétales repliés en drapeau.

Un calice protecteur

La fonction primaire des sépales et donc du calice reste la protection des jeunes organes dans le bouton floral, et tout particulièrement celle des organes reproducteurs dont l'intégrité constitue un facteur-clé évident dans le succès reproductif : ceci explique la forte pression de sélection qu'a subi le développement du calice ou de ses substituts comme les bractées dans ce rôle protecteur. Cette protection peut se décliner dans de nombreuses directions simultanées : protection contre le froid dont les gelées printanières par exemple sous nos climats ; protection contre les attaques de parasites tels que les champignons pathogènes ; protection contre les hordes d'herbivores, les insectes et leurs larves essentiellement, pour qui une fleur en bouton représente un mets de choix, frais et juteux avec en plus la possibilité de s'y abriter ; protection mécanique contre les risques de frottements et de déchirements quand le vent secoue les rameaux et les tiges ; protection thermique facilitant la poursuite du développement des organes dans le bouton ; protection contre les rayons du soleil trop ardents pour des organes aussi fragiles que pétales et étamines...

Le plus souvent, les sépales persistent longtemps dans la fleur, voire même connaissent un second développement à maturité. Mais, dans certaines familles comme celle des pavots ou Papavéracées, sitôt la fleur éclos, les sépales tombent. Ceci donne lieu chez ces espèces à des images cocasses le bref temps pendant lequel le calice déchiré reste encore accroché à la fleur dont les pétales tout chiffonnés se déploient : les deux sépales poilus du coquelicot vulgaire s'écartent tandis que chez le pavot d'Orient, le calice se déchire et forme temporairement un chapeau ; le pavot de Californie s'offre, lui, un chapeau pointu des plus élégants !



Dans le bouton floral, les sépales se chevauchent généralement sur les bords, disposition résultant de leur mode de mise en place relativement lent et selon une hélice très condensée. On nomme préfloraison la position respective des sépales et pétales dans le bouton floral : il en existe de nombreuses variantes complexes à analyser mais qui servent de critère de classification. Ainsi, chez les camélias, des bractéoles et les cinq sépales se chevauchent comme les écailles d'un poisson et protègent efficacement les superbes pétales délicats à venir ; ce type de préfloraison dite imbriquée prédomine dans la plupart des calices. Chez la rose trémière (*Alcea rosea*) et dans la famille des Malvacées en général, les sépales se touchent étroitement par les bords fermant aussi efficacement le bouton floral : on parle alors de préfloraison valvaire.

On note une forte tendance, notamment dans les groupes plus récents, à une soudure des sépales entre eux, soit uniquement par la base mais avec les pointes qui dépassent, soit entièrement : c'est la gamosépalie comme chez le lamier blanc (*Lamium album*). Cette soudure améliore la protection du bouton et de la base de la fleur après son éclosion en transformant le calice gamosépale en étui, en coupe ou en tube. Cette soudure peut être la règle au sein de familles entières telles les Lamiacées avec, en plus, un renforcement au niveau des zones de soudure qui rigidifient l'ensemble comme chez le lamier blanc.

Lamier blanc.
Groupe de fleurs
vues par en dessous.
Le calice vert taché
de violacé à la base
est formé de cinq
sépales soudés
en tube dont les
pointes dépassent
au sommet.





Une variante originale concerne le calice renflé en forme de ballon caractéristique de certaines espèces de silènes comme le silène vulgaire (*Silene vulgaris*). Ses fleurs étaient bien connues des enfants à la campagne qui, en pinçant le bout de la fleur en bouton et en frappant sur la main, obtenaient un petit bruit de pétard : d'où les surnoms populaires de claquet, pétarde, petarola... ou *crackers* en anglais ! En plus de protéger le bouton et la fleur, ce calice renflé protège probablement contre les insectes pollinisateurs tricheurs comme les bourdons. En effet, ces derniers, plutôt que de se « fatiguer » à accéder au nectar par le haut de la fleur, ce qui demande souvent toute une gymnastique et donc du temps, essaient souvent d'accéder directement à la base de la corolle là où se trouve le nectar. Soit ils écartent la base des pétales si ceux-ci ne sont pas soudés en tube, soit ils percent la base du tube de la corolle : dans les deux cas, ils prélèvent le nectar mais sans assurer la pollinisation puisqu'ils contournent ainsi les étamines et les stigmates. Une fois le chemin ouvert par effraction par les bourdons, d'autres pollinisateurs moins robustes comme les abeilles apprennent vite à utiliser ce détour bien plus facile. Ceci anéantit donc toute chance pour la fleur d'être fécondée et diminue le succès reproductif de l'espèce si les bourdons généralisent ce comportement. On pourrait donc penser qu'un calice soudé de type gamosépale constituerait une barrière mais les bourdons, avec leur puissante trompe, réussissent néanmoins à percer ces calices. En revanche, dans le cas de notre silène vulgaire, le gonflement du calice fait que la langue est trop courte ou à peine assez longue pour atteindre le nectar convoité ! Le renflement du calice serait donc un « plus » assurant une protection spéciale anti-tricheurs et donc un avantage adaptatif qui explique sans doute la sélection de ce caractère nouveau chez les silènes. Il est probable que les deux bractées en cœur du liseron des haies évoquées précédemment assurent la même protection.

Les sépales peuvent renforcer leur rôle protecteur par des dispositifs très variés selon les familles ou les espèces :

- plusieurs morelles (*Solanum*) possèdent sur leur calice un revêtement de poils raides épineux très dissuasifs. L'aubergine, une morelle elle aussi (*Solanum melongena*), possède ainsi parfois sur son calice quelques épines qui peuvent faire mal si on la saisit sans précautions. On avait déjà vu de telles protections mais sur les bractées des capitules des Composées épineuses de type « chardons » par exemple ;

- les sépales épais et charnus de la bignone à grandes fleurs (*Campsis grandiflora*) assurent une protection maximale de la jeune fleur en bouton mais aussi, plus tard, de la « trompette de Jéricho », c'est-à-dire de sa corolle en long tube. La soudure quasi totale des sépales renforce évidemment ce



Bignone à grandes fleurs. Trois fleurs en cours d'éclosion. On notera les nectaires en forme de verrues sur le calice charnu à la base de chaque fleur.

rôle. Mais, un second dispositif plus subtil renforce cette protection mécanique passive : sur les sépales, des glandes productrices de nectar ou nectaires en forme de boutons attirent les fourmis dont on connaît l'agressivité combattive envers tout autre insecte, à l'exception des pucerons dont elles récoltent le miellat ; de tels nectaires existent aussi sur les tiges. On pourrait parler de lutte biologique contre les prédateurs herbivores ! Ces nectaires à fourmis se retrouvent fréquemment chez de nombreuses espèces tropicales ;

- une sorte de corne dure prolonge la pointe de chaque sépale de la passiflore bleue (*Passiflora caerulea*) ; la réunion de ces appendices presque épineux au sommet du bouton floral complète la protection des bractées à la base ;

- chez certaines plantes tropicales, on connaît un curieux dispositif appelé calice à eau décrit d'abord chez le tulipier du Gabon (*Spathodea campanulata*) ce qui lui a valu en anglais le surnom d'arbre fontaine. La fleur en bouton fermée est remplie d'un liquide plus ou moins épais élaboré par un tapis de poils situé sur la face interne des tépales : les jeunes organes floraux baignent donc littéralement dans ce liquide. On ne connaît pas la signification de ce calice à eau, observé aussi dans d'autres familles. On peut seulement penser qu'il s'agit d'une forme de protection mais on ne sait pas contre quoi exactement.



Un calice attractif

Plus rarement, le calice joue un rôle dans l'attractivité vis-à-vis des pollinisateurs animaux. La bignone évoquée ci-dessus montre ainsi un calice orangé presque aussi vivement coloré que la corolle. Chez le clérodendron de Chine (*Clerodendron trichotomum*), le calice rouge foncé contraste vivement avec la corolle blanche. Les effets de contraste s'avèrent souvent plus importants que les couleurs en elles-mêmes dans l'attraction des pollinisateurs. Dans la fleur de la grande capucine, le calice se prolonge par un long éperon qui élabore du nectar ; dans son pays d'origine, le Pérou, cette provende attire les colibris qui assurent au passage sa pollinisation. Cependant, chez la majorité des fleurs, l'éperon, quand il existe, résulte d'une expansion de la corolle.

Un calice qui joue les prolongations

Assez souvent, le calice persiste et s'incorpore au fruit issu de la fécondation d'une fleur et participe ensuite à sa protection et à sa dispersion, autre processus clé dans le succès reproductif d'une espèce de plante à fleurs. Le calice du clérodendron de Chine, cité ci-dessus, persiste après la floraison : on parle de calice accrescent ; il apporte de nouveau son contraste coloré avec cette fois le fruit, une baie bleu vif, jouant ainsi un rôle majeur dans l'attraction des oiseaux frugivores. Belle leçon de recyclage de fonction !

Flleurs de grande capucine en boutons ; le calice finement velouté se prolonge en arrière par un long éperon en forme de corne.





Chez le marrube vulgaire, les fleurs agglomérées en groupes serrés étagés ou verticillastres conservent leurs calices à maturité : les fruits secs, des akènes durs, restent au fond du calice et les pointes des sépales soudés en tube se durcissent et se recourbent. Si un animal à fourrure ou les vêtements d'un humain viennent à se frotter contre cette inflorescence, les pointes s'accrochent et des calices s'arrachent avec à l'intérieur les fruits. Depuis longtemps, les bergers avaient noté que le marrube abondait le long des drailles, ces chemins de transhumance qui parcourent les piémonts et les plaines du Midi : la laine des moutons constitue, en effet, un transporteur idéal de fruits de marrube. D'ailleurs, avec le déclin du pastoralisme ovin, le marrube, autrefois plante commune, est devenu rare en de nombreuses régions. D'autres espèces de la même famille que le marrube, les Lamiacées, ont développé des dispositifs équivalents à partir des pointes des sépales transformées en dents épineuses avec plus ou moins d'efficacité comme les galéopsis ou les calaments.

Les rhinanthes (*Rhinanthus*) des prairies de fauche sèches possèdent un calice enflé aplati qui protège la base de la corolle en tube et qui, à maturité, s'agrandit puis sèche et persiste, protégeant la capsule sèche avec les graines et évitant ainsi que les graines ne tombent avant la fenaison. Quand on marche au milieu de rhinanthes secs dans un pré, on entend un bruit caractéristique de graines secouées dans leurs calices secs, ce qui leur a valu toute une batterie de surnoms populaires comme « crécelle du foin » ou « crécelle jaune » ; en Suède, un dicton populaire disait que quand on « entendait crépiter les rhinanthes », il était temps de faucher les prés.

Encore plus spectaculaire est le célèbre amour en cage, le fruit du coqueret alkékengé (*Physalis alkekengi*) dont le calice enfle considérablement après la fécondation, prenant la forme d'une lanterne japonaise verte, puis rouge, qui perdure une bonne partie de l'hiver, protégeant une baie orange vif ; la cage se délite en cours d'hiver et finit par se détacher, roulant au sol quand il y a un fort vent et assurant ainsi la dispersion des fruits. La ressemblance avec une vessie (les nervures simulant des vaisseaux sanguins) avait frappé les esprits des médecins médiévaux qui avaient, de ce fait, attribué au coqueret des propriétés diurétiques favorables en cas de calculs urinaires, en vertu de la théorie des



Fruit de coqueret alkékengé. La « cage grillagée » correspond au calice accrescent en cours de décomposition et entoure une baie orange vif.



signatures : celle-ci stipulait que le « Créateur » avait laissé des signes pour indiquer les vertus médicinales des plantes de manière à soulager les maux de ses créatures. À l'usage, il s'est avéré que le coqueret était effectivement un bon diurétique, ce qui ne signifie pas que la dite théorie marche à tous les coups !

On observe au niveau du calice la même tendance à la multifonction avec des transferts de fonctions, autant d'innovations apparues indépendamment dans des lignées très diverses de plantes à fleurs.

■ Pétales et corolles

Demandez à quelqu'un de vous décrire une fleur au hasard : immanquablement, même s'il n'en cite pas le nom, il commencera par parler des pétales, pour la simple raison que la corolle en général est la partie la plus visible, la plus voyante, d'une fleur. Comme nous avons tendance à réduire une plante à fleurs à ses seules fleurs, nous réduisons de même la fleur à sa seule corolle, en oubliant ou en négligeant le reste. Ce faisant, nous tombons en plein dans le panneau publicitaire que représente la corolle puisque l'attraction d'éventuels pollinisateurs et leur guidage vers les organes reproducteurs constitue sa fonction primaire la plus répandue. Autrement dit, pour briser un mythe typiquement anthropomorphique, les fleurs ne sont pas belles pour se faire admirer – surtout par nous, humains – mais parce que le succès reproductif de chaque espèce passe entre autres par une pollinisation la plus efficace possible. Il se trouve que, parmi les structures ou dispositifs retenus au cours du temps par la sélection naturelle, un certain nombre flattent nos sens (mais ne faisons-nous pas partie comme les pollinisateurs du monde animal ?) mais une fleur « laide » possède très souvent une pollinisation efficace qui s'appuie sur des éléments non esthétiques à nos yeux !

L'attractivité de la corolle repose sur de nombreux paramètres : les couleurs, les odeurs, le toucher, les formes, des récompenses... autant de points liés à la perception sensorielle que nous détaillerons dans le chapitre final tant ils sont essentiels et surtout diversifiés au sein des plantes à fleurs. En revanche, nous allons ici visiter les autres éventuelles fonctions que peut assurer la corolle et parcourir deux grandes tendances évolutives qui affectent pétales et corolles : d'une part la tendance à la soudure ou à la concentration et, d'autre part, la tendance à l'élaboration de nouveaux organes tels que les éperons.

Une corolle à tout faire

La formation des pétales se fait tardivement dans le développement de la fleur, souvent juste avant l'éclosion, par une croissance rapide et brutale. De



ce fait, les pétales restent globalement des organes délicats avec de grands espaces intercellulaires qui fragilisent leur structure et sont donc, de fait, peu aptes à protéger. Pourtant, au moment de l'éclosion, la corolle peut prolonger la protection des organes reproducteurs tant que la fleur n'est pas complètement ouverte et prendre alors le relais des sépales. Ceci dépend avant tout du mode de préfloraison des pétales : s'ils se chevauchent largement et se trouvent étroitement associés, ils continuent de protéger l'intérieur de la fleur. Cela peut donner lieu à de très belles figures : chez la digitale laineuse (*Digitalis lanata*), la lèvre inférieure se comporte comme un clapet qui se déploie au fur et à mesure que la fleur s'ouvre ; dans les fleurs de l'ipoméée tricolore (*Ipomoea tricolor*), la préfloraison torsadée dans le sens des aiguilles d'une montre, comme un parapluie replié, empêche toute intrusion directe ; les boutons floraux du platycodon à grandes fleurs (*Platycodon grandiflora*), proche parente des campanules, lui valent le surnom mérité de fleur-ballon – la corolle en forme de cloche évasée grandit tout en restant fermée au sommet jusqu'à son ouverture brutale (*Platycodon* signifie large cloche).

Exceptionnellement, les pétales peuvent persister et participer à la construction du fruit comme chez la corroyère, arbuste méditerranéen dont les fruits noir luisant disposés par cinq en étoile se retrouvent entourés par les pétales rouges charnus persistants ; l'ensemble simule ainsi une baie. Les pétales jouent alors le même rôle que les sépales rouges du clérodendron de Chine évoqué précédemment. On le voit, une fois de plus, la polyvalence en matière de transfert de compétences règne au niveau du périanthe des plantes à fleurs !



Digitale laineuse. Quatre inflorescences en grappes en cours de floraison. En détail, une fleur du sommet juste éclos avec le pétale inférieur rabattu comme un clapet protecteur.





L'union fait la force

La réputation de l'amertume apéritive de la gentiane jaune n'est plus à faire !



On constate dans plusieurs lignées de plantes à fleurs une très forte tendance à l'union et à la soudure partielle ou totale des pétales, la sympétalie (de *syn*, ensemble), ce qui donne fondamentalement trois grands modèles : corolle en tube à la base et surmontée par les lobes correspondant aux parties libres des pétales comme la fleur des chèvrefeuilles, corolle en cloche ouverte ou

clochette fermée comme la fleur des campanules ou corolle en entonnoir (ou en trompette) comme celle des liserons (ou ipomées). Cette tendance se manifeste un peu dans le groupe des Rosidées et surtout de manière massive et généralisée dans le groupe des Astéridées dans lequel nous allons choisir des exemples représentatifs. La position de ces deux groupes est fléchée sur l'arbre de parentés des plantes à fleurs.

Les Astéridées, un groupe moderne !

Le groupe des Astéridées avait déjà été identifié en grande partie par de Jussieu en 1789 sous le nom évocateur de *Monopetalae* (un seul pétale, sous-entendu « pétales soudés en une seule pièce ») et, depuis les années 1990-2000, a été reconnu comme vrai groupe de parentés dans la classification phylogénétique : ceci signifie que toutes les espèces regroupées ici partagent un ancêtre commun. Des caractéristiques partagées de l'ADN ont permis de délimiter ce groupe mais aussi des caractères non génétiques : ainsi les Astéridées incluent pratiquement toutes les plantes à fleurs contenant des substances chimiques très particulières, les iridoïdes et les alcaloïdes du type

tropane. Ces substances confèrent d'ailleurs à de nombreuses espèces de ce groupe des propriétés médicinales largement reconnues et validées scientifiquement comme par exemple la valériane officinale (sédatif nerveux), la gentiane jaune (principe amer digestif) ou la griffe du diable (*Harpagophytum*), célèbre antirhumatismal ! Ce sont ces mêmes iridoïdes qui provoquent le noircissement des fleurs coupées.

Ce groupe occupe avec les Rosidées une position dite dérivée sur l'arbre des plantes à fleurs : le groupe s'est détaché plus tardivement que les autres et a donc une histoire plus récente. Il est le plus riche en espèces de la classification ; il englobe des familles très diversifiées comme les Astéracées (23 000 espèces) ou les Lamiacées (plus de 7 000 espèces). On y trouve des inflorescences très spécialisées comme les capitules des Astéracées ou des fleurs hautement transformées avec des structures entièrement nouvelles comme dans les Apocynacées. Autrement dit, l'apparition de la sympétalie dans ce vaste groupe s'intègre dans un contexte évolutif très buissonnant et a largement contribué au succès évolutif des Astéridées en général.



Liste des principales familles du groupe des Astéridées ayant des espèces indigènes représentées en France

Cornales	Famille des cornouillers : Cornacées
Éricales	Famille des bruyères et rhododendrons : Éricacées Famille des primevères et cyclamens : Primulacées Famille des impatientes : Balsaminacées
Apiales	Famille des carottes, angéliques, berces... : Apiacées (ex-Ombellifères) Famille des lierres : Araliacées
Dipsacales	Famille des chèvrefeuilles, valérianes et cardères : Caprifoliacées (au sens large)
Astérales	Famille des campanules, raiponces et jasiones : Campanulacées Famille des pissenlits, épervières, marguerites, tournesols... : Astéracées (ex-Composées)
Solanales	Famille des morelles, des daturas... : Solanacées Famille des liserons et ipomées : Convolvulacées
Lamiales	Famille des véroniques, digitales et plantains : Plantaginacées Famille des scrophulaires : Scrophulariacées Famille des orobanches et lathrées : Orobanchacées Famille des lamiers, lavandes, thyms... : Lamiacées (ex-Labiées) Famille de la verveine officinale : Verbénacées Famille des acanthes : Acanthacées



La fusion des pétales, au moins à leur base, peut se faire dès leur mise en place et être suivie d'une élongation qui permet la naissance d'un tube : ce processus concerne les Astérales et les Dipsacales et semble être le plus facile et le plus efficace. Dans les autres cas, la soudure se fait après la formation des pétales, donc libres au départ, comme chez les Campanulales, les Gentianales ou les Lamiales. Au premier abord, on pourrait considérer cette soudure comme un épiphénomène sans importance, juste une petite fantaisie ! Pourtant, l'acquisition de la sympétalie a été une innovation clé dans l'histoire évolutive des plantes à fleurs avec des conséquences majeures en termes de diversification :

– du fait de leur soudure à la base, les pétales peuvent recevoir plusieurs faisceaux de vaisseaux conducteurs de sève alors qu'en temps normal, la base des pétales est rétrécie et n'autorise que l'arrivée d'un faisceau de vaisseaux ; ils accèdent donc à un meilleur ravitaillement en éléments nutritifs. Globalement, on constate une texture plus ferme, plus épaisse des pétales soudés ; ils vont donc pouvoir participer activement à la protection du bouton floral et améliorer les chances d'éclosion des fleurs dans un bon état ;



Ipomée pourpre.
Fleur fraîchement
écloso, le matin.
On note les zones de
renforcement de la
corolle en entonnoir
qui apparaissent
rouges.

– la soudure des pétales entre eux augmente considérablement la stabilité de la corolle, partie généralement la plus fragile de la fleur. Un bel exemple facile à observer nous est fourni par les superbes corolles en entonnoir des volubilis, les ipomées pourpres (*Ipomoea purpurea*) : chaque secteur de la corolle se trouve renforcé par une double côte longitudinale qui joue en quelque sorte le rôle d'une baleine de parapluie et qui autorise en plus la courbure vers l'extérieur et l'évasement de la corolle – ce caractère important facilite l'atterrissage des insectes pollinisateurs. Ces côtes correspondent au passage de groupes de

vaisseaux conducteurs de sève. Il n'est pas anodin que parmi les plus grandes fleurs connues, on ne trouve que des fleurs à pétales soudés comme celles des daturas en arbre dont les fleurs en trompette peuvent atteindre 40 cm de long. La sympétalie a donc ouvert de nouvelles possibilités, auparavant exclues, en donnant accès à l'acquisition de fleurs de grande taille ;

– la formation d'un tube floral étroit et resserré assure de nouvelles fonctions *a priori* avantageuses pour le succès reproductif. Il protège de la pluie le pollen et le nectar, récompenses pour les pollinisateurs, particulièrement pour les plantes tropicales soumises à de fortes précipitations ; il empêche l'évaporation du nectar, liquide coûteux à produire pour la plante et dont la disponibilité conditionne les visites des pollinisateurs ; il sélectionne fortement les types de pollinisateurs qui pourront avoir accès au nectar ou au pollen au fond de ce passage rétréci, plus ou moins long, et écarte de ce fait bon nombre de voleurs de nectar, ceux qui prennent mais sans assurer le transport de pollen, comme les fourmis, et diminuent le succès reproductif. Ce dernier aspect a eu des conséquences évolutives considérables car il a enclenché, entre autres, des processus de coévolution en ouvrant la voie à la mise en place de relations privilégiées avec certains pollinisateurs ou à l'évitement des voleurs

ou des tricheurs. Il s'agit là d'un immense domaine qui, à lui seul, mérite un ouvrage tant les implications et les mécanismes en jeu sont innombrables, complexes et passionnants. Ainsi, le nectar des fleurs à long tube fin de la valériane rouge (*Centranthus ruber*) ou du chèvrefeuille d'Étrurie (*Lonicera etrusca*) n'est mécaniquement accessible, dans nos régions, qu'aux insectes à longue trompe comme les papillons ; dans d'autres pays, des oiseaux tels que les colibris ou les souimangas peuvent aussi accéder à de telles fleurs grâce à leur longue langue ;

– souvent, les étamines viennent s'intégrer à ce nouvel édifice qu'est la corolle soudée, renforçant encore plus la rigidité de la fleur et favorisant l'émergence de nouvelles structures associant intimement corolle et androcée, et élargissant encore plus le champ des possibles en matière de diversification, aspect qui sera évoqué dans le chapitre suivant. Le développement de dispositifs de protection tels qu'un anneau de poils raides comme chez les pulmonaires (*Pulmonaria*) à l'entrée du tube renforce encore plus cette sélection à l'entrée ;

– la soudure des pétales crée un micro-climat interne à la corolle soudée. Les corolles en cloches penchées des campanules, par exemple, abritent du vent, de la pluie et maintiennent une température un peu plus élevée que la température externe. Cette particularité n'a pas échappé à bon nombre d'insectes pollinisateurs, lesquels ne disposent pas pour la plupart de mécanismes de régulation de leur température interne, et qui viennent s'y réfugier notamment le matin ou par temps de pluie, assurant éventuellement au passage la pollinisation de la fleur. Ceci a même conduit à la mise en place de relations très spécifiques comme entre une petite abeille solitaire, la mélitte rouge (*Melitta haemorrhoidalis*) et la campanule à feuilles de pêcher (*Campanula persicifolia*) ou d'autres espèces de campanules très proches : les femelles de cette abeille butinent exclusivement le nectar et le pollen des campanules pour se nourrir et ravitailler leurs larves tandis que les mâles passent la nuit dans les fleurs, les femelles dormant dans leurs nids souterrains. Il est facile d'observer cette relation pour peu que l'on plante au jardin les bonnes espèces et que l'on accepte de ne pas traiter avec des pesticides ! Cet exemple montre à quel point une innovation banale en apparence, la soudure des pétales, peut générer des relations inattendues entre espèces vivantes.

Mâle de mélitte rouge au repos au fond de la corolle en cloche d'une campanule à feuilles de pêcher.





Les fleurs-papillon du sainfoin (*Onobrychis viciifolia*) de la famille des Fabacées.

En dehors des Astéridées, dans le groupe voisin des Rosidées, tout aussi dérivé que le précédent, on observe des tendances vers le rassemblement et le rapprochement des pétales mais sans soudure associée à un calice aux sépales soudés en tube qui sert de « support » au tube de la corolle. Ainsi, dans la famille des œillets, les faux-pétales à onguet observés précédemment sur la coquelourde sont tenus serrés et droits par le tube du calice allongé et dressé tandis que la partie plane s'étale à l'extérieur, formant un plateau. Les faux-pétales restent en fait libres mais demeurent emprisonnés dans le calice et, en apparence, le résultat ressemble beaucoup à celui des fleurs en vrai tube. Dans la famille des Fabacées (les ex-Papilionacées), bien connues pour leurs fleurs-

papillons, seuls deux pétales inférieurs se soudent légèrement et forment la carène dans laquelle les organes reproducteurs se logent ; la base des pétales se trouve cachée par le calice soudé en tube peu prononcé comme chez les fleurs des pois ou des haricots.

■ Une innovation révolutionnaire : l'éperon

Au cours de l'évolution, à de nombreuses reprises et de manière indépendante, sépales et pétales ont pu produire des expansions qui se sont ajoutées aux pièces florales « de base », jouant souvent un rôle déterminant dans son attractivité vis-à-vis des pollinisateurs : les éperons en sont l'exemple le plus répandu avec d'importantes conséquences évolutives.

On appelle éperon tout appendice ou excroissance creuse en forme de sac plus ou moins allongé, élaboré le plus souvent à partir d'un pétale. En général, il contient du nectar, visible souvent par transparence, qui s'accumule dans son extrémité, nectar sécrété par ses parois ou près de son entrée par d'autres organes. La fonction essentielle consiste à fournir en récompense le nectar aux pollinisateurs mais en ne le rendant accessible seulement qu'à ceux dotés d'une trompe ou d'une langue assez longue pour en atteindre l'extrémité : papillons diurnes ou nocturnes à longue trompe dont les sphinx, diptères à longue langue comme les bombyles, bourdons ou abeilles à langue longue, colibris ou autres oiseaux nectarivores. Néanmoins, il faut tout de suite pointer deux exceptions notoires : d'un côté, les fleurs à éperon mais sans nectar qui



attirent les pollinisateurs sans rien leur délivrer tout en profitant de leur visite pour assurer leur pollinisation (elles pratiquent la pollinisation par tromperie) ; de l'autre côté, les insectes tricheurs comme les bourdons qui percent l'éperon près de sa base pour y puiser directement le nectar comme on l'a évoqué pour les silènes.

En général, il n'y a qu'un éperon par fleur comme chez les capucines (*Tropaeolum*), les dauphinelles (*Delphinium*), la valériane rouge (*Centranthus ruber*), mais il peut aussi y en avoir plusieurs, un par pétale ou tépale : cinq chez les ancolies (*Aquilegia*) ou six chez les lis-crapauds (*Tricyrtis*). Les éperons issus de sépales sont rares comme chez les capucines.

En termes de développement, l'élaboration d'un éperon ne requiert qu'une dilatation suivie d'une croissance et le développement d'une capacité sécrétrice : son apparition ne demande donc pas de profonds bouleversements de l'architecture florale.

Dauphinelle des moissons ou pied d'alouette. Fleurs en bouton au sommet de l'inflorescence vues de profil.



LA LANGUE DES FLEURS

La présence d'éperon(s) dans une fleur modifie souvent profondément son aspect et peut engendrer des formes surprenantes qui ont depuis longtemps frappé les esprits humains et inspiré des noms originaux en lien avec des comparaisons animales.

Les dauphinelles tiennent leur nom populaire de la ressemblance des fleurs en boutons avec la silhouette d'un dauphin héraldique ; cette observation se retrouve dans le nom scientifique *Delphinium* (de *delphis*, dauphin), nom sous lequel on classait autrefois toutes ces espèces dont une partie se retrouve désormais dans le genre voisin *Consolida*. Attention, il ne faut pas confondre ce terme avec *delphinensis*, qui signifie « du Dauphiné », c'est-à-dire les terres du Dauphin, avec une majuscule cette fois. Ces mêmes dauphinelles ont reçu un autre nom populaire étrange à première vue de pied d'alouette. Cette appellation s'appuie sur le sens aigu de l'observation des gens de la campagne qui n'avaient pas manqué de faire le rapprochement entre l'éperon de la dauphinelle des moissons (*Consolida regalis*), une plante qui habite les champs de céréales, et le doigt arrière de l'alouette des champs doté d'une forte griffe, la pratique du miroir aux alouettes et la consommation du pâté d'alouette ayant dû faciliter la connaissance de l'anatomie intime des alouettes ! Cette image de l'alouette a été reprise aussi dans le nom scientifique des corydales, plantes dont les fleurs sont elles aussi prolongées par un éperon, *Corydalis* signifiant alouette.

Les ancolies avec leurs cinq éperons en cercle ont aussi largement inspiré nos aïeux : en Grande-Bretagne comme en France, revient le surnom de colombine (*columbine* en anglais), allusion aux cinq éperons dans la fleur en bouton ressemblant à cinq pigeons perchés sur un anneau. L'origine exacte du nom scientifique *Aquilegia*, tiré de *Aquila* l'aigle, reste discutée : selon certains, elle fait allusion aux cinq éperons simulant les serres d'un aigle mais pour d'autres, cette plante était censée fournir une vue perçante... comme celle d'un aigle !

Dans les noms scientifiques d'espèces, un des épithètes qui indique la présence d'un éperon, *calcarata*, est un faux-ami à ne pas confondre avec *calcareus* qui signifie « aimant le calcaire ». Ainsi, une des belles pensées de la flore alpine, *Viola calcarata*, est-elle la pensée éperonnée et non pas la pensée du calcaire !



La répartition de cet organe au sein des familles de plantes à fleurs est loin d'être uniforme. Dans les Monocotylédones, on ne trouve des éperons que dans la grande famille des Orchidées où ils ont connu un extraordinaire développement mais pas chez toutes les espèces, et chez quelques espèces proches des Liliacées comme les lis-crapauds (*Tricyrtis*). Ailleurs, les éperons sont présents dans de nombreuses familles mais souvent de manière ponctuelle, uniquement dans un ou quelques genres qui constituent la famille. Ainsi, dans la grande famille des renoncules ou Renonculacées, la plupart des espèces n'ont pas d'éperons sauf dans quelques genres comme les ancolies ou les dauphinelles. Il n'y a guère que dans la famille des impatientes ou Balsaminacées que toutes les espèces possèdent un éperon plus ou moins développé comme la balsamine de l'Himalaya (*Impatiens glandulifera*). L'éperon occupe donc la fonction du tube floral évoqué plus haut à la différence près que des genres n'ayant pas forcément des pétales soudés ont pu y accéder.

Cette « inconstance » des éperons comme caractère distinctif indique que cet organe a dû apparaître de nombreuses fois indépendamment dans diverses lignées : le développement s'est fait au « cas par cas ». De ce fait, le mot éperon recouvre des structures très différentes et originales même si la forme et la fonction restent globalement identiques. Les combinaisons aboutissant au même résultat sont multiples comme vont le montrer les quelques exemples qui suivent.

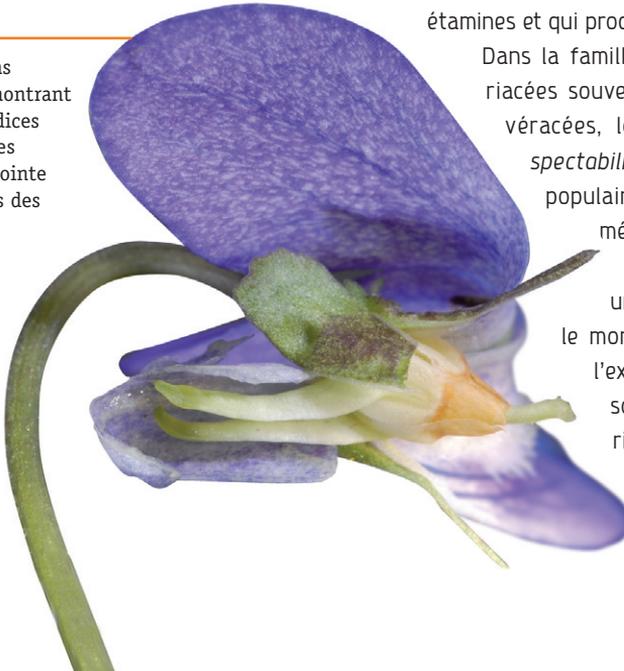
La fleur de la violette de Rivin (*Viola riviniana*) possède un gros éperon blanchâtre issu d'une expansion d'un pétale ; l'originalité tient à son ravi-taillement par deux appendices issus de deux des cinq étamines et qui produisent le nectar.

Dans la famille des fumeterres ou Fumariacées souvent intégrées dans les Papavéracées, le cœur-de-Marie (*Dicentra spectabilis*), plante ornementale très populaire dans les jardins de curé, mérite le détour et nous invitons les lecteurs à « sacrifier » une fois une fleur comme nous le montrons ici pour en découvrir l'extraordinaire complexité sous son apparence banale. Extérieurement, les deux pièces rose vif sont les deux pétales externes élargis au sommet

Violette de Rivin.
Fleur de profil
avec l'éperon épais
plus clair.



Coupe dans
l'éperon montrant
les appendices
nectarifères
blancs à pointe
verte issus des
étamines.





en éperon en forme de sac : il y a donc déjà deux éperons (d'où le nom scientifique de *Dicentra*). Les deux pièces blanches vaguement teintées de rose au bout qui émergent sont deux pétales internes en forme de capuchon enveloppant les stigmates et les étamines. Si on enlève les pétales roses et un des deux capuchons, on découvre une ossature en forme de cœur élaborée par les deux faisceaux d'étamines réunies en bas en un seul groupe : le nectar est sécrété par la base des étamines et s'accumule

dans les éperons en sac ! Les abeilles domestiques qui visitent ces fleurs à floraison printanière se suspendent par l'entrée et s'enfoncent pour récolter le nectar dans les poches : au passage, elles repoussent le capuchon blanc et assurent la pollinisation.

Chez les diascias, plantes ornementales originaires d'Afrique du Sud, la fleur vue de face présente deux entrées qui conduisent vers deux éperons distincts nettement visibles par derrière : le nom scientifique *diascia* signifie « deux sacs ». Néanmoins, ces deux éperons n'ont strictement rien à voir avec ceux du Cœur-de-Marie ci-dessus ; en effet, les pollinisateurs, ici des abeilles mélittidés (genre *Rediviva*), viennent récolter... des huiles végétales élaborées par des poils au fond des éperons en plongeant leurs deux pattes antérieures simultanément chacune dans un éperon. La fenêtre transparente au dos de la fleur absorbe les ultraviolets et guide les abeilles dans leur récolte. Dur de faire plus sophistiqué et en tout cas, il s'agit là d'un superbe exemple de coévolution avec la mise en place d'une relation spécifique entre partenaires.

Enfin, dans la famille des Orchidées, un grand nombre d'espèces possèdent un éperon avec une très grande diversité de formes : droit ou arqué, fin et effilé, court et épais, renflé en sac... À chaque type d'éperon correspond plus ou moins une catégorie de pollinisateurs potentiels compte tenu de la sélection imposée par la forme de l'éperon et l'accessibilité du nectar. En France, les deux espèces très proches de platanthères illustrent bien cet aspect. La platanthère à deux



À gauche : cœur-de-Marie. Deux fleurs sur une inflorescence. En détail : une fleur dont on a enlevé les deux pétales roses externes et un des deux pétales blancs internes.



Diascia. On note les deux éperons en forme de corne sous la fleur et la tache colorée de jaune dans la corolle vers l'entrée des deux éperons.

feuilles (*Platanthera bifolia*) se distingue par ses fleurs blanc immaculé en forme d'étoile avec le tépale inférieur ou labelle en forme de langue allongée ; ce dernier se prolonge vers l'arrière par un éperon remarquable, très fin et long de 2 à 3 cm, au fond duquel s'accumule du nectar ; ces fleurs dégagent de plus un parfum très agréable de vanille. Les observations sur le terrain montrent que cette espèce est visitée essentiellement par des sphinx, ces grands papillons nocturnes qui déroulent leur longue trompe qu'ils plongent dans l'éperon en passant par l'orifice étroit à la base du labelle... le tout sans se poser, en vol sur place à la manière des colibris. En effectuant cette récolte, la base de la trompe touche les organes sexuels et assure incidemment la pollinisation, processus qui sera abordé dans

le chapitre sur l'androcée. Les sphinx semblent être les seuls à avoir une trompe assez longue pour accéder au nectar sans se poser car le labelle étroit en forme de langue n'autorise guère de possibilité d'atterrissage pour un gros insecte du moins. La platanthère verdâtre (*Platanthera chlorantha*) ressemble beaucoup à la précédente mais son éperon est plus court et épais, ses fleurs peu odorantes et plus larges : cette espèce est aussi visitée par des papillons nocturnes mais cette fois-ci, ce sont essentiellement des noctuelles à trompe plus courte et qui butinent en se posant ! La couleur blanche commune aux deux espèces semble être déterminante dans l'attraction de papillons nocturnes mais la différence au niveau des groupes d'espèces attirées par l'une et l'autre, sphinx ou noctuelles, tient à la forme de l'éperon et aussi à l'odeur dégagée. Pour spectaculaire que paraisse l'éperon de la platanthère à deux feuilles, il fait très pâle figure à côté de celui d'espèces exotiques comme les Orchidées-comètes (genre *Angraecum*) de Madagascar dont l'éperon peut atteindre 30 cm de long ! Elles aussi sont pollinisées par des sphinx à très longue trompe : Darwin, en son temps, avait d'ailleurs étudié ces espèces malgaches, intrigué par la longueur démesurée de leur éperon, et avait cherché à comprendre quel pollinisateur pouvait accéder au nectar au fond d'une telle fleur.

Éperons et tricheurs !

Dans les exemples d'Orchidées présentés ci-dessus, du nectar s'accumule dans l'éperon et les visiteurs, même si la récolte n'en est pas toujours évidente, en tirent un profit certain, compte tenu de la valeur nutritive de ce nectar. Mais, en y regardant de plus près, on s'est rendu compte que chez bon nombre d'espèces d'Orchidées avec un éperon et régulièrement visitées par des insectes



qui introduisent leur langue ou trompe dans cet éperon assurant au passage la pollinisation... il n'y avait jamais de nectar ! Autrement dit, ces espèces sont des tricheuses qui pratiquent la pollinisation par tromperie, offrant l'apparence de fleurs à nectar mais sans en offrir. Pour ces Orchidées, l'avantage est évident car fabriquer du nectar riche en sucres mobilise des ressources importantes, autant de moins allouées à la fabrication et à la maturation des graines. À la différence des espèces avec nectar, la nature des visiteurs semble bien plus hétéroclite : fourmis, abeilles, bourdons... sans spécificité pointue comme chez les platanthères, par exemple. Au cours des deux dernières décennies, ce mode de pollinisation par tromperie qui a de nombreuses autres variantes a fait l'objet d'importantes études dans une perspective évolutive : comment expliquer qu'un tel système perdure sans que les insectes dupés n'apprennent rapidement à éviter ces fleurs et pourquoi un tel système ne se généralise-t-il pas à toutes les espèces puisqu'il est avantageux pour la plante ? C'est un des nombreux sujets passionnants de l'étude de la pollinisation mais qui ne sera pas abordé ici. Il montre en tout cas qu'en matière d'évolution, la croyance naïve du « meilleur des mondes harmonieux » où les plantes œuvrent pour le bien-être des insectes pollinisateurs, et *vice versa*, s'effondre et tombe dans la longue série des anthropomorphismes inadaptés à la lecture des processus vivants.

Dans notre flore, de telles espèces tricheuses ne manquent pas comme l'orchis mouche (*Gymnadenia conopsea*) pourtant doté d'un fin éperon rappelant les platanthères, l'orchis pourpre (*Orchis purpurea*) ou l'orchis bouc (*Himantoglossum hircinum*). Cependant, notamment chez ce dernier, on a récemment découvert en Europe centrale des populations locales dont les fleurs fabriquent un peu de nectar : sans doute, une des réponses à la question de la durabilité d'un tel système dans la mesure où de telles populations « brouillent les pistes » et n'incitent pas les insectes locaux à renoncer à la visite des fleurs des orchis boucs.

Notons tout de suite que la réciproque existe aussi : des insectes trichent en perçant les éperons à leur base pour accéder rapidement au nectar sans avoir à passer par l'entrée de la fleur et donc sans aucune chance pour la fleur d'être pollinisée ; les bourdons dotés d'une forte langue excellent dans cette tricherie, notamment sur les fleurs de la linaria vulgaire (*Linaria vulgaris*). Il faut dire que, à la décharge des bourdons, la fleur de linaria demande de sacrés efforts pour

Orchis bouc. En détail : une fleur de profil avec l'éperon court et épais, vide de nectar, sous le casque et à la base du labelle.



Orchis bouc. Épi de fleurs : on voit dépasser les longs labelles en forme de lanière torsadée.





Fleur d'ancolie bleue (variété ornementale à fleurs roses) vue par derrière et montrant les cinq éperons longs et fins au fond desquels se trouve le nectar.

accéder au nectar : il faut appuyer de toutes ses forces sur la bosse orange de la lèvre inférieure pour l'abaisser, s'insinuer dans la gorge de la fleur, étirer au maximum sa langue pour enfin aspirer le nectar ! Les abeilles domestiques, spécialistes de l'opportunisme à tout crin, repèrent vite ces effractions et les exploitent à leur tour.

L'éperon, un aiguillon pour l'évolution ?

Dans plusieurs familles où quelques genres seulement ont acquis un ou des éperons, on observe une tendance chez ces derniers à une forte diversification, c'est-à-dire un grand nombre d'espèces assez proches ; d'où l'hypothèse que l'éperon serait une innovation clé dont l'acquisition dans une lignée susciterait une explosion rapide du nombre d'espèces, ce que l'on appelle une radiation évolutive. Dans la famille des Renonculacées, le genre ancolie (*Aquilegia*), qui possède cinq éperons par fleur, a retenu à ce propos l'attention de chercheurs nord-américains : on classe dans ce genre près de 70 espèces dont une grande majorité en Amérique du Nord. Ce qui frappe d'emblée quand on parcourt le catalogue des espèces d'ancolies, c'est leur diversité de formes d'éperons, de couleurs, d'orientation des fleurs, pendantes ou dressées, associée à la diversité écologique – puisqu'on les trouve depuis les hauts sommets des Rocheuses jusqu'à dans les oasis des déserts – et la diversité des pollinisateurs incluant colibris, sphinx, papillons, bourdons, abeilles. Une autre particularité réside dans leur forte capacité à s'hybrider entre elles dès qu'elles vivent côte à côte ; une analyse génétique confirme d'ailleurs la faible variabilité de leur ADN entre espèces. Tout concourt donc pour indiquer que la lignée des ancolies a connu une radiation évolutive brutale, rapide et récente. Si on compare avec les deux genres les plus apparentés aux ancolies, les isopyres (*Isopyrum*) et les pigamons (*Thalictrum*), qui eux possèdent des fleurs sans éperons et sont pollinisés par toutes sortes d'insectes voire par le vent, on constate que ces deux genres comptent très peu d'espèces alors que leur répartition géographique est très proche de celle des ancolies. D'où l'hypothèse forte que l'acquisition d'éperons chez les ancolies a constitué une innovation clé déterminante dans leur explosion évolutive.

Les observations et expérimentations menées sur le terrain semblent confirmer cette hypothèse : des variations de la longueur ou de la couleur des éperons suffisent à changer la nature des pollinisateurs et donc participent à une séparation progressive des populations. Ainsi, chez l'ancolie bleue (*Aquilegia caerulea*), les variantes à fleurs bleues sont plutôt visitées par les



bourdons alors que les blanches reçoivent plutôt la visite des colibris ; comme l'abondance de ces deux pollinisateurs et leurs milieux de vie diffèrent, on comprend que cela puisse conduire à une différenciation des deux populations. De même, il a été montré que deux espèces voisines, l'ancolie rouge et l'ancolie pubescente, s'hybrident très peu même quand elles se retrouvent dans le même environnement alors que potentiellement, elles sont inter-fertiles car l'une est pollinisée plutôt par les colibris et l'autre par les sphinx. Ainsi, du fait des pollinisateurs différents, un isolement reproducteur s'est instauré entre les deux espèces : le même processus pourrait conduire des populations d'une même espèce à diverger l'une de l'autre sans échanger, ou très peu, de gènes entre elles. Ces observations vont donc dans le sens d'un rôle stimulant des éperons sur les processus évolutifs ce qui se conçoit assez facilement compte tenu de la plasticité de cet organe : quelques mutations suffisent pour en changer la longueur, la couleur ou la forme et, donc, changer éventuellement de pollinisateurs. Cette médiation de la pollinisation comme agent évolutif n'est cependant pas complètement démontrée et n'est sans doute pas applicable dans d'autres familles ou pour d'autres innovations.

Moro-sphinx visitant une fleur de pied d'alouette.



L'isopyre faux-pigamon est le plus proche parent des ancolies.



A close-up photograph of a blue flower, likely a poppy, with several bright yellow stamens. The background is a soft, out-of-focus green. A semi-transparent, reddish-brown rectangular box is overlaid on the bottom right of the image, containing white text.

**Pollen :
la poudre
magique**



Pollen : la poudre magique

En poursuivant cette visite de la fleur en partant de l'extérieur, nous entrons dans sa partie reproductrice matérialisée par deux cercles successifs dans la majorité des cas, c'est-à-dire, pour les fleurs hermaphrodites : le cercle des étamines (ou androcée) qui produit les grains de pollen, organites porteurs des cellules reproductrices mâles, et le cercle des carpelles (ou gynécée) qui produit les ovules porteurs chacun d'une cellule reproductrice femelle. Nous allons ici découvrir le premier cercle des étamines, le cercle du pollen.



■ Page précédente

Étamines d'une « misère » (*Tradescentia x andersoniana*).
Les filets des étamines portent des poils avec des grains en chapelets qui simulent des grains de pollen.



■ De la constance dans la forme et l'aspect des étamines...

En général, repérer les étamines dans une fleur reste une tâche facile même pour un néophyte tant elles adoptent une forme relativement constante à travers l'immense diversité des plantes à fleurs. Une étamine « basique » comprend deux parties visibles : un filet allongé, le pédoncule de l'étamine en quelque sorte et l'anthere portée au sommet du filet, lieu de production et de libération du pollen. D'ailleurs étymologiquement, le mot étamine vient de *stamen* qui signifie filament.

Le filet de l'étamine

Le filet présente souvent un aspect transparent, très délicat. Il rappelle que les étamines sont des organes éphémères qui, en général, une fois leur fonction de libération du pollen assurée, disparaissent très vite en se desséchant ou en tombant. Les étamines concourent largement avec les pétales à donner cette impression d'extrême fragilité de la fleur qui a tant inspiré des générations de poètes. Un groupe de vaisseaux conducteurs de sève parcourt le filet et assure le ravitaillement de l'anthere, le temps que celle-ci acquière sa maturité. La fragilité des filets résulte en grande partie de leur croissance rapide : le plus souvent, ils s'allongent très brièvement juste avant l'ouverture de la fleur. Cette croissance peut même être quasi explosive : le record absolu de vitesse de croissance dans le monde végétal semble d'ailleurs détenu par les filets des étamines des Poacées ou Graminées qui s'allongent de 1 à 2 cm en quelques minutes, à l'ouverture de l'épillet ; les filets sont tellement fragiles qu'ils ne peuvent se tenir dressés et pendent, livrant les anthères aux caprices des courants d'air ce qui permet la dispersion du pollen : on parle d'étamines oscillantes (voir photo p. 60). Dans la famille des roses ou Rosacées, la croissance des étamines a lieu avant l'ouverture et les filets se courbent vers l'intérieur, réunissant les anthères au cœur de la fleur comme chez l'aigremoine eupatoire



Deux inflorescences d'arbre de soie. Les étamines aux filets rouges et à anthères jaunes assurent l'essentiel du pouvoir attractif.

(*Agrimonia eupatorium*) ; à l'éclosion, les filets se redressent gracieusement déployant le cercle des étamines.

La longueur des filets, du fait de leur relative fragilité, reste très limitée, surtout quand les fleurs sont dressées. Quelques espèces réussissent à contourner cette contrainte architecturale par un regroupement à la base des filets, autorisant un allongement des filets associé à des anthères très petites donc légères. L'arbre de soie ou acacia de Constantinople (*Albizia julibrissin*) en est une belle illustration : ce que l'on prend pour une fleur est en fait une tête serrée de fleurs au périanthe très réduit ; chaque fleur arbore un bouquet d'étamines des plus gracieuses de 4 cm

de long pour cette espèce mais pouvant atteindre 10 cm dans d'autres espèces de la même sous-famille des Fabacées Mimosoïdées.

Nous avons vu dans le chapitre 1 qu'étamines et pétales étaient équivalents en terme de développement ; l'exemple des nymphéas montre bien cette transition pétale/étamine. Il nous éclaire sur l'origine probable du filet – un pétale modifié – ce qui explique aussi sa fragilité originelle. Chez les magnolias, les étamines se réduisent pratiquement aux seules anthères, le filet très court et à peine différencié se fondant avec la base de l'anthère ; ces étamines se détachent très vite, à peine la fleur entrouverte, tombent sur les grands tépales en forme de coupe à la base et y déposent en abondance le pollen : il s'agit d'un bel exemple de présentation secondaire du pollen, c'est-à-dire un dispositif mettant le pollen bien en vue à la disposition des pollinisateurs. On notera la position basale, c'est-à-dire proche de la racine, dans l'arbre des parentés des plantes à fleurs des deux groupes auxquels appartiennent ces deux exemples : les Nymphéales et les Magnoliales. Ils nous renvoient une image ancestrale des origines des étamines mais plus ou moins déformée par l'évolution qu'ont connue les fleurs de ces deux groupes.

Les filets peuvent porter des poils aux fonctions variées. Dans les fleurs des molènes ou bouillons-blancs (*Verbascum*), les étamines supérieures portent des poils denses auxquels s'agrippent les pollinisateurs pour récolter le pollen abondant. Des longs poils colorés couvrent les filets des misères (*Tradescantia*, p. 96–97), plantes ornementales très communes, et présentent une structure très particulière en chapelets de grains. On pense que ces grains abusent les abeilles et guêpes qui visitent ces fleurs et croient ainsi récolter du pollen : l'attraction des étamines se trouve ainsi renforcée et la probabilité que les anthères libèrent leur pollen sur l'insecte affairé s'en trouve largement amplifiée.



L'anthère de l'étamine

L'anthère (du grec *anthêros*, fleuri) représente la partie fertile de l'étamine ; elle se compose de deux thèques allongées parallèles, chacune étant différenciée en deux sacs polliniques. Cette organisation en thèques caractérise les étamines des plantes à fleurs et les distingue de celles des conifères par exemple. C'est dans les sacs polliniques qu'ont lieu la fabrication des grains de pollen et leur maturation.

Un connectif fixe l'anthère sur le sommet du filet. L'articulation avec le filet peut se faire sur le dos, sur le ventre, à la base ou à la pointe de l'anthère, voire sur toute la longueur du filet. Un cas très particulier concerne les anthères dites versatiles qui peuvent basculer et pivoter autour de leur articulation avec le filet qui se fait juste au milieu du dos. Les étamines de la passiflore bleue (*Passiflora caerulea*) sont courbées vers l'extérieur et l'anthère se trouve orientée à 90° avec le filet ; quand une abeille domestique vient récolter le nectar, elle se pose sur une couronne de filaments et, tout en tournant autour de la fleur, s'acharne à puiser le nectar entre les filaments de la couronne ; ce faisant, son dos peut frotter sur les anthères qui suivent le mouvement en basculant sur leur articulation. Ce dispositif facilite donc la pollinisation par les insectes. Il existe de nombreux autres exemples de telles anthères versatiles comme les lis (*Lilium*).

Abeille domestique en train de récolter le nectar d'une fleur de passiflore bleue. L'abeille plonge sa langue entre les filaments de la couronne tandis que son dos se trouve surplombé par les anthères jaunes ouvertes et articulées sur le filet de l'étamine entre les gros stigmates violacés.





L'oiseau de paradis ou la quintessence de l'art de la pollinisation

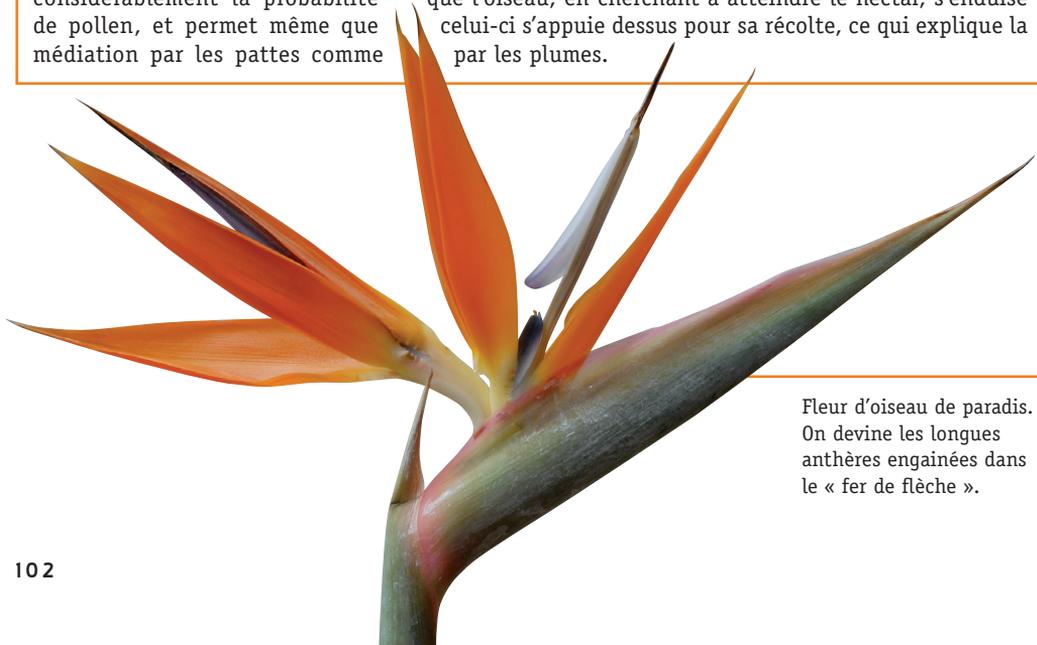
L'oiseau de paradis, une des cinq espèces du genre *Strelitzia*, est très prisé pour ses fleurs ornementales uniques en leur genre. Rappelons d'abord que ce qui est appelé fleur dans le langage populaire est en fait une inflorescence, une cyme hélicoïdale de 4 à 5 fleurs qui se déploient successivement de l'intérieur d'une énorme bractée en forme de coque de bateau.

Chaque fleur comporte trois tépales orange vif dont les deux supérieurs dressés forment un étendard très voyant, le troisième restant au début inclus dans la bractée. Les trois tépales internes bleus se regroupent en une structure étrange en forme de fer de flèche traversée par un sillon allongé : les deux supérieurs soudés forment une carène qui enveloppe cinq étamines très longues (avec des anthères de 5 cm de long !) et le style, rigide comme du fil de fer, qui laisse émerger à son sommet le stigmate (la pointe de la flèche), de plus de 3 cm de long et très collant. Le troisième tépale bleu, plus court, recouvre la base de la fleur par ses deux « oreilles » et cache l'entrée vers le nectar, secrété par l'ovaire du pistil. Le fer de flèche forme une structure élastique que l'on peut écarter en appuyant sur les deux « ailes » bleues latérales ce qui expose les anthères cachées dans le sillon, protégé par deux replis ondulés blancs.

L'organisation de chaque fleur, on le voit, n'est pas sans évoquer celle des Fabacées (les ex-Papilionacées) si bien que l'on utilise la même terminologie pour désigner les pièces florales ; il s'agit là d'un remarquable cas de convergence évolutive pour des plantes extrêmement éloignées en termes d'apparementement.

Dans son environnement naturel, en Afrique du Sud, l'oiseau de paradis est visité par une espèce d'oiseau nectarivore, le souïmanga à plastron rouge (*Nectarinia afra*). Celui-ci se perche sur la robuste bractée en coque de bateau et sur le fer de flèche : en effet, contrairement aux célèbres colibris sud-américains, il ne vole pas sur place. Il cherche le nectar en écartant le tépale en forme d'oreilles à la base de la fleur ; au cours de sa manœuvre, il appuie sur le fer de flèche qui s'écarte et dépose du pollen sur ses pattes ou ses plumes et s'il porte déjà du pollen d'une autre fleur, celui-ci peut être collecté par le stigmate visqueux.

Les anthères se trouvent rigidifiées par des couches de cellules lignifiées tout comme le style « fil de fer ». Cette rigidité autorise donc l'existence de ces anthères géantes qui augmentent considérablement la probabilité de pollen, et permet même que celui-ci s'appuie dessus pour sa récolte, ce qui explique la médiation par les pattes comme que l'oiseau, en cherchant à atteindre le nectar, s'enduit celui-ci s'appuie dessus pour sa récolte, ce qui explique la par les plumes.



Fleur d'oiseau de paradis. On devine les longues anthères engainées dans le « fer de flèche ».



Les anthères peuvent, elles aussi, porter des poils ou divers appendices. Chez le laurier-rose (*Nerium oleander*), des appendices allongés couverts de poils prolongent les anthères et semblent guider les pollinisateurs (des papillons nocturnes) vers le fond du tube où ils ne trouveront... rien puisque cette plante pratique la pollinisation par tromperie ; ces poils peuvent aussi gêner l'intrusion de voleurs opportunistes.

La taille des anthères se trouve aussi limitée et contrainte avant tout pour des raisons de sécurité de la reproduction : les anthères sont le siège de divisions cellulaires complexes, synchronisées, à l'origine des précieux grains de pollen, le sésame indispensable pour la reproduction. Accéder à une grande taille pourrait altérer ce mécanisme très précis sans compter que l'anthère devrait ensuite être supportée par le filet, lequel est nous l'avons vu par essence fragile. La taille moyenne des anthères se situe donc en moyenne en dessous du centimètre. Une exception notoire remarquable est l'oiseau de paradis qui possède des anthères de 5 cm de long et constitue apparemment le record absolu dans les plantes à fleurs : ses fleurs bien connues et tellement spécialisées valent le détour.

■ ... à l'extrême variabilité du nombre !

De tous les organes floraux, les étamines détiennent sans doute le record de variabilité dans leur nombre par fleur selon les espèces, ce qui contraste avec la quasi-constance de leur forme. Les extrêmes vont d'une seule étamine avec une demi-anthère par fleur pour les cannas à plus de 2 000 étamines dans les fleurs des baobabs.

Pour analyser le nombre et la répartition des étamines dans une fleur, il est commode de se référer au nombre fondamental de la fleur c'est-à-dire le nombre de base de pièces des deux cercles du périanthe. Le nombre d'étamines peut coïncider avec le nombre de base de la fleur. Mais ce cas de figure reste rare et deux tendances opposées se dégagent dans la variation de ce nombre d'étamines. D'un côté, on peut observer une augmentation du nombre total d'étamines, souvent par multiplication du cercle initial, qui concerne essentiellement des fleurs régulières : chez les orpins (*Sedum*), deux cercles de cinq étamines se succèdent mais chez les pavots et coquelicots (*Papaver*), on dépasse la centaine d'étamines. De l'autre, on observe une réduction du nombre d'étamines par rapport au nombre de base dans un certain nombre d'espèces avec des fleurs irrégulières : la valériane rouge (*Centranthus ruber*) ne conserve qu'une seule étamine ; les fleurs des véroniques (*Veronica*), bien que seulement un peu irrégulières avec un pétale plus petit que les trois autres



n'ont que deux étamines pour un nombre de base de quatre. Toutes les espèces de la famille des Lamiacées n'ont que quatre étamines alors que corolle et calice comptent cinq pièces, la perte d'une étamine étant probablement liée à la réorganisation de la fleur en deux lèvres (voir photo du lamier blanc, p. 77).

Cette grande variabilité du nombre d'étamines résulte notamment de la forte pression sélective exercée sur la fonction mâle, c'est-à-dire la production de pollen, qui détermine en partie le succès de la reproduction avec en contrepartie la contrainte de l'investissement des ressources de la plante dans la production de pollen riche en protéines, molécules coûteuses à élaborer. Un autre aspect majeur concerne l'attraction des pollinisateurs par le truchement de la ressource pollen proposée ; elle se situe au cœur de la relation avec des groupes d'insectes tels que les abeilles chez qui la collecte du pollen est devenue une ressource essentielle pour nourrir leurs larves. On voit qu'une infinité de possibilités se sont dégagées au cours de l'histoire des plantes à fleurs à partir de ce contexte.

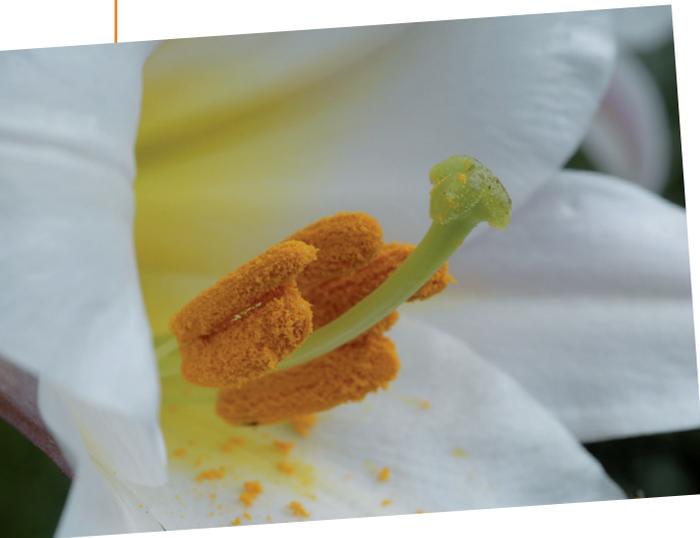
■ La libération du pollen

À maturité, les anthères du lis royal (*Lilium regale*) s'ouvrent et exposent le pollen.

Si produire le pollen est bien la fonction primaire des étamines et plus particulièrement des anthères, libérer ce dernier et le rendre disponible aux agents transporteurs qu'ils soient animaux ou non constitue un enjeu de taille pour le succès reproductif d'une espèce : produire du pollen sans être capable d'optimiser sa distribution a beaucoup de chances de conduire à l'échec, sauf si la plante opte pour l'autoreproduction ; et encore, même dans ce cas, le pollen doit sortir de l'anthère pour aller sur le stigmate. Dans la plupart des cas, l'anthère libère passivement son pollen en s'ouvrant : c'est la déhiscence ; son orientation dans la fleur déterminera, par ailleurs, l'orientation de cette libération.

La déhiscence des anthères

En règle générale, chaque anthère, à maturité, se fend selon une ligne longitudinale qui sépare les deux paires de sacs polliniques. Avant l'ouverture, les deux sacs d'une même thèque confluent et réunissent leur pollen dans une seule et même chambre interne, une loge pollinique.





Ce sont les deux loges parallèles qui s'ouvrent chacune selon une fente. Ce modèle à deux fentes prédomine largement dans les plantes à fleurs. L'ouverture de la paroi de l'anthere se fait selon un mécanisme qui rappelle étrangement celui des sporanges des fougères : une couche de cellules possède des parois lignifiées sur plusieurs faces sauf celle tournée vers l'extérieur ; cette dernière plus mince se dessèche et finit par se déchirer : c'est le *stomium*. On remarquera donc que la sécheresse relative détermine l'ouverture de l'anthere ; il s'agit d'une condition favorable à la dispersion du pollen : la pluie reste un ennemi très sérieux à la dissémination du pollen, notamment pour la flore des régions tropicales humides ou équatoriales.

Comme toujours, les exceptions à la règle ne manquent pas ! Chez l'oiseau de paradis évoqué précédemment, chaque sac pollinique conserve sa propre ouverture si bien qu'il y a quatre fentes par anthère. Chez les rafflésies (*Rafflesia*), plantes parasites des forêts de Bornéo avec les plus grandes fleurs du monde, chaque anthère est partagée en petits sacs avec jusqu'à 60 sacs par anthère. Chaque sac produit son propre pollen mais celui-ci est quand même libéré par un seul pore au sommet, vers lequel tous les sacs convergent. Notons au passage que cette famille des Rafflésiacées diffère de toutes les autres plantes à fleurs sur de nombreux points dont celui des étamines : absence de feuilles, de tiges, de racines, dépendance totale de leur hôte pour se nourrir, fleurs géantes... Les différences s'avèrent telles que l'on a du mal à les classer dans l'arbre de parentés. L'analyse de leur ADN semble indiquer leur position au sein de l'ordre des Malpighiales.

Dans plusieurs lignées basales ou à divergence précoce, qui se sont donc différenciées historiquement plus tôt que les suivantes, on trouve un autre dispositif d'ouverture des anthères : les clapets. Chaque anthère s'ouvre par un ou deux hublots qui, dans certains cas, peuvent même se rabattre, protégeant le pollen en cas d'intempéries. Chez le laurier sauce (*Laurus nobilis*), chaque anthère s'ouvre par deux larges clapets qui se soulèvent depuis la base et expulsent vers le haut le pollen visqueux. Chez diverses espèces, l'ouverture des anthères se fait par des pores situés à leur extrémité : on parle de déhiscence poricide. Mais, surtout, ce mode d'ouverture nouveau se trouve couplé avec un mode de pollinisation très original : la pollinisation par bourdonnement, ce que les anglo-saxons appellent le *buzzing* ou *buzz-pollination*.

Cette innovation, en apparence banale et anecdotique, procure des avantages essentiels aux espèces qui l'ont acquise :



Les anthères à deux clapets du laurier-sauce.



– le pollen n'est accessible qu'aux seules espèces d'insectes capables de faire vibrer les anthères, donc des espèces spécialisées. Cela limite considérablement la gamme des visiteurs potentiels et augmente donc les chances que le pollen soit transporté sur d'autres fleurs de la même espèce et permet d'établir des relations privilégiées avec certains d'entre eux. Cela permet aussi d'écarter une bonne partie des voleurs de pollen généralistes ;

– le pollen est distribué à la demande et à petites doses ce qui prolonge le potentiel reproducteur mâle de la fleur ;

– le pollen se trouve protégé des intempéries, point très important sous les tropiques et qui explique la grande fréquence de la déhiscence poricide chez les plantes à fleurs tropicales. Ainsi, sur les tepuis du Venezuela, ces hauts plateaux perchés et très arrosés, une forte proportion des plantes à fleurs pratique ce mode de pollinisation.



Quand les pollinisateurs font le buzz...

La pollinisation par bourdonnement reste la spécialité exclusive de certains groupes d'hyménoptères, ordre d'insectes qui regroupe entre autres les abeilles et les bourdons. Ces insectes s'accrochent aux anthères poricides tout en battant énergiquement des ailes ce qui produit un bourdonnement typique : sous l'effet des vibrations engendrées, le pollen tombe par les pores ouverts et saupoudre le corps velu de l'insecte sur lequel il s'accroche ; l'insecte récoltera une partie de ce pollen en brossant sa « toison ». Au passage, l'insecte peut aussi déposer du pollen qu'il avait capté sur une autre fleur sur le stigmate de la fleur visitée. Ce mode de pollinisation n'a été décrit en détail qu'assez récemment dans les années 1960 et, surtout, sa signification évolutive n'a été comprise qu'au cours des dernières décennies. Néanmoins, dès 1793, C. K. Sprengel, auteur d'un ouvrage allemand remarqué sur la structure et la reproduction des fleurs avait déjà observé que « les abeilles frappaient les anthères ».

Les hyménoptères « buzzeurs » se répartissent dans certaines espèces, au sein de certaines familles de cet ordre très vaste : en milieu tropical, ce sont les abeilles euglossines qui prédominent ; dans nos régions tempérées, citons les bourdons, les champions dans la catégorie, et diverses abeilles dites solitaires : des anthophores, des mélittes, des halictes, des andrènes... Les abeilles domestiques peuvent le faire ponctuellement mais ce n'est pas leur spécialité. La pratique du *buzzing* s'avère très sélective car elle demande à l'insecte une capacité énergétique élevée : il doit contracter ses muscles du vol selon une fréquence très rapide et seules les espèces à métabolisme élevé en sont capables. Ces mêmes espèces ont en général un corps velu ce qui procure une certaine isolation thermique et améliore leurs capacités. D'un point de vue agronomique, cela révèle l'importance des bourdons et des abeilles solitaires dans la pollinisation de certaines espèces cultivées telles que tomates, aubergines, poivrons...

Les plantes à fleurs dotées d'anthères poricides pollinisées par *buzzing* se rencontrent dans de nombreuses familles. Parmi les exemples les plus représentatifs, on peut citer :

– les morelles (genre *Solanum*) dans la famille des Solanacées. La grande biodiversité de ce seul genre, soit plus de 1 000 espèces, doit sans doute beaucoup à ce dispositif. Notons par ailleurs que ces fleurs ne produisent pas de nectar : ce sont des fleurs à pollen. La tomate, qui a été classée dans le genre *Solanum* et qui est actuellement placée dans un genre à part (*Lycopersicon*),



n'a pas, en dépit des apparences, des anthères poricides : celles-ci s'ouvrent à l'intérieur du tube formé par leur réunion ;

- dans la famille des Éricacées, certaines bruyères et surtout les rhododendrons ;
- les saintpaulias ou violettes du cap dans la famille des Gesnériacées ;
- enfin, citons une famille entièrement tropicale, les Mélastomatacées, chez lesquelles les anthères poricides prennent des formes extravagantes de cornes ; une espèce ornementale, *Medenilla magnifica*, originaire des Philippines, en est une bonne illustration.

La comparaison des différentes espèces de plantes à fleurs concernées a conduit à dégager un ensemble de caractères communs à ces espèces que certains qualifient de « syndrome de la pollinisation par *buzzing* » :

- une corolle en forme de roue plate étalée ;
- souvent, des pétales rabattus vers l'arrière ;
- des anthères grandes, souvent très voyantes (jaunes en général), à déhiscence poricide et de forme tubulaire allongée ;
- des étamines aux anthères réunies en forme de cône ;
- des filets courts et épais ;
- un stigmate très petit en forme de point.

Cette notion de syndrome porte en elle une connotation finaliste qui laisse à croire que les fleurs sont ainsi pour être pollinisées par *buzzing* ; en fait, ces caractères ne sont que des convergences sélectionnées et acquises successivement au cours de l'histoire évolutive et plusieurs d'entre elles, comme le stigmate en forme de point, ne sont pas l'apanage exclusif de ces fleurs. À l'inverse, certaines plantes à fleurs ont de tels caractères sans être pollinisées ainsi !



Gros plan sur les anthères d'un cerisier d'amour (*Solanum pseudocapsicum*). Chaque anthère, formée de deux loges, s'ouvre à son extrémité par un pore.

Il s'agit donc bien d'une innovation clé qui améliore le succès reproductif des espèces qui en sont équipées. Une analyse de la répartition de ce dispositif montre qu'il est présent dans plus de cinquante familles différentes et parfois dans quelques genres seulement au sein d'une famille donnée et pas spécialement apparentées. Tout ceci indique une apparition répétée indépendante dans de nombreuses lignées au cours de l'histoire évolutive des groupes. On sait que de nombreuses abeilles pratiquent le *buzzing* sur des espèces à fleurs à anthères non poricides : tel est le cas par exemple des petites abeilles solitaires qui se ruent les matins d'été sur les fleurs de coquelicots ou de pavots fraîchement ouvertes et se vautrent littéralement au milieu des étamines en vibrant de tout leur corps ; le bourdonnement alors émis, très strident, s'entend à plusieurs mètres ! Pourtant, les anthères des fleurs de la famille des coquelicots ou Papavéracées s'ouvrent « normalement » par deux fentes latérales. On pense donc que ce comportement de *buzzing* est apparu en premier chez certains insectes pollinisateurs. Par la suite, la pression de sélection a sans doute favorisé les espèces de plantes à fleurs dotées d'anthères un peu plus longues et tubuleuses jusqu'à l'apparition de la déhiscence poricide. Les insectes auraient donc imposé leur *tempo* évolutif aux plantes à fleurs !



Les anthères
du sureau noir
sont tournées
vers l'extérieur.

On connaît par ailleurs des espèces avec des anthères poricides mais qui ont évolué vers de nouveaux modes de pollinisation. Par exemple, chez certaines Mélastomatacées, pour que le pollen sorte, l'anthère doit être compressée à la manière d'un soufflet ; au passage, la structure de la paroi de l'anthère a changé. Le bricolage inventif de l'évolution ne s'arrête jamais !

L'orientation des anthères dans la fleur

Si l'on observe un grand nombre de fleurs d'espèces différentes à maturité, on notera que, dans une énorme majorité, les anthères s'ouvrent vers l'intérieur de la fleur : on dit qu'elles sont introrses. Ce fait n'a rien de surprenant car on comprend aisément que le pollen se trouve *de facto* orienté vers le centre de la fleur, là où se trouve le plus souvent le nectar s'il y en a, et aussi vers le ou les stigmates. La contrepartie est que cette disposition peut favoriser l'auto-reproduction, mode de reproduction aux conséquences souvent négatives en termes de succès reproductif.

Les exemples d'anthères extrorses sont rares et souvent liés à une conformation particulière de fleurs irrégulières comme chez les iris. Les étamines des sureaux (*Sambucus*) possèdent des anthères extrorses : les petites fleurs sont visitées par toute une foule de pollinisateurs les plus divers qui circulent en tous sens sur les vastes ombelles et dispersent ainsi le pollen en passant de fleur en fleur.

■ La présentation du pollen

Dans de nombreuses familles de plantes, on constate la mise en place de dispositifs ou de mécanismes de présentation du pollen, dans lesquels les anthères participent activement à la libération du pollen et à sa mise à disposition vis-à-vis des pollinisateurs potentiels au-delà de la simple ouverture passive des anthères. Des innovations étonnantes sont ainsi apparues au cours de l'histoire évolutive des plantes à fleurs, indépendamment dans de nombreuses lignées, à de nombreuses reprises, et ne manquent pas d'évoquer quelque part de véritables comportements même s'il s'agit là d'une vision anthropomorphique car les végétaux n'ont pas de comportements au sens animal du terme !

L'exemple de la parnassie des marais (*Parnassia palustris*), espèce des tourbières et marais de montagnes proche parente des fusains, illustre bien cette impression de comportement. Après l'ouverture de la fleur, chaque jour, une des cinq étamines se courbe vers le centre de la fleur et expose son anthère juste au-dessus du stigmate. Le lendemain, cette étamine revient à sa position



initiale et perd son anthère tandis qu'une autre prend le relais et se courbe à son tour. Pendant toute la durée de ce balai coordonné, les stigmates restent non réceptifs car ils ne développent pas de papilles à leur surface : à ce stade, la fleur ne peut donc que délivrer du pollen sans être fécondée, mécanisme qui prévient l'autofécondation. Ensuite, quand toutes les étamines ont perdu leurs anthères, les stigmates deviennent réceptifs et peuvent alors capter du pollen sur un pollinisateur venu d'une autre fleur encore au premier stade. Cette fleur présente ainsi méthodiquement son pollen tout en évitant l'autoreproduction.

Des étamines à pédales !

Les « étamines à pédales » des sauges (*Salvia*) et d'autres genres apparentés de la famille des Lamiacées, comme les phlomis (*Phlomis*) servent souvent de modèle pédagogique pour illustrer la pollinisation par les insectes dans les manuels scolaires. Les fleurs de ces espèces possèdent une lèvre supérieure en forme de casque très recourbé et étroit qui enferme comme dans un étui les étamines et le style relié à l'ovaire. Quand on observe cette lèvre supérieure par en dessous, on ne voit pratiquement pas les organes reproducteurs tant la lèvre est refermée sur elle-même, ne laissant presque apercevoir qu'une fente. L'ovaire situé au fond de la gorge de la fleur secrète du nectar à sa base ; donc, un insecte qui vient récolter le nectar devrait normalement l'atteindre sans toucher ni aux étamines ni au stigmate qui sont cachés dans la lèvre supérieure.

En début de floraison, les étamines sont mûres mais pas les stigmates. Observons un bourdon ou une abeille domestique, insectes visitant le plus souvent ces fleurs, en train de butiner : il se pose sur la lèvre inférieure, s'arc-boute pour avancer sa tête et l'enfonce dans la gorge pour atteindre le nectar en étirant sa langue ; à ce moment-là, sortant de la lèvre supérieure de la fleur, deux étamines courbées s'abaissent gracieusement et viennent s'appuyer sur le dos de l'insecte. Les étamines déposent du pollen sur son dos comme sur ce bourdon affairé sur une fleur de sauge de Jérusalem (*Phlomis fruticosa*) : le secret de ce mouvement inattendu

Bourdon en train de butiner une fleur de sauge de Jérusalem. Les quatre étamines courbées et le style fourchu se sont rabattus sur le dos du bourdon qui a introduit sa tête dans la gorge de la fleur pour aller puiser le nectar.





de la part d'une plante réside dans la transformation profonde de la paire d'étamines. Chaque étamine possède un filament très court qui la fixe à la gorge de la corolle ; l'anthère est réduite à une seule loge pollinique fertile portée par un long connectif tandis que l'autre s'est transformé en un lobe stérile à la base en forme d'oreille ; la soudure des deux lobes en oreille des deux étamines forme une sorte de cuiller creuse qui agit comme un levier, articulé avec le filament : la tête de l'insecte qui s'avance dans la gorge appuie sur cette cuiller et provoque le basculement des anthères. Plus tard, alors que les anthères sont vides de pollen, le style s'allonge et se courbe tandis que les deux lobes du stigmate fourchu s'écartent : si un nouvel insecte, portant du pollen suite à la visite d'un autre pied de sauge, vient butiner cette fleur, les stigmates désormais réceptifs vont effleurer son dos et ainsi récolter le pollen étranger.

Des poignées pour ouvrir les anthères !

Bien moins connu et beaucoup plus subtil à observer est le mécanisme de levier dont la manipulation actionne l'ouverture des anthères qui, à maturité, se fendent en long mais restent fermées. Un exemple nous est fourni par l'incarvillée (*Incarvillea delavayi*), originaire de Chine, et souvent plantée dans les jardins comme « herbe aux taupes » censée éloigner ces dernières. Elle fait partie de la famille des Bignoniacées et partage avec la bignone une corolle en

Gros plan sur les organes reproducteurs d'une fleur d'incarvillée. La corolle en tube a été déchirée pour mettre à jour les anthères groupées par deux et dotées d'une minuscule corne par en dessous servant de poignée. Le style terminé par des stigmates en forme de feuille traverse les anthères accolées.





forme de trompette. Pour découvrir le mécanisme, il faut déchirer le dessus de la corolle : faites-le une fois sur une fleur car le spectacle vaut le détour ! On découvre alors quatre étamines aux anthères couplées par deux et encadrant le long style terminé par un stigmate aplati en forme de double feuille ; la courbure des filets maintient en temps normal les anthères adossées contre la lèvre supérieure. Si on se rapproche des anthères, on note en dessous un petit appendice pointu qui dépasse de chaque loge. Quand un pollinisateur, en général un bourdon, s'introduit dans le tube de la fleur, il pousse cette corne en avant ce qui tord la loge pollinique, provoque son ouverture et libère le pollen. Pour que les leviers fonctionnent, les anthères doivent bénéficier d'un support rigide : ici, elles s'appuient d'une part l'une sur l'autre, sur la lèvre supérieure et sur la tige rigide du style. Ce dispositif original peu commun se retrouve dans les fleurs des *Torenia*, autres plantes ornementales classées dans la famille des Scrophulariacées ; cette fois les anthères se soudent complètement entre elles mais ne s'appuient pas sur le style, tout en restant là aussi adossées à la lèvre supérieure. Cet exemple montre qu'au cours de l'évolution, dans des lignées différentes, on peut aboutir à un même dispositif fonctionnel mais avec la mobilisation d'éléments différents dans la fleur.

Une explosion de pollen

Le mode explosif de présentation du pollen se rencontre sous deux formes bien différentes. Chez certaines plantes à pollen dispersé par le vent ou à la surface de l'eau pour des plantes aquatiques, les anthères, par temps sec, explosent brutalement ; le pollen se trouve projeté au hasard dans un jet en spirale qui, avec de la chance, sera emporté par un courant d'air ou d'eau et atterrira peut être sur un stigmate d'une fleur de la même espèce. La durée de l'explosion est de l'ordre du millième de seconde ! Chez les orties (*Urtica*), les filaments des étamines se trouvent repliés dans le bouton floral des fleurs mâles ; à l'ouverture, les filets se déplient brutalement et les anthères projettent un nuage de pollen. Chez la mercuriale vivace (*Mercurialis perennis*), les anthères des fleurs unisexuées mâles se trouvent encerclées par le connectif qui les relie aux filets, image qui rappelle étrangement les sporanges de fougères qui s'ouvrent eux aussi par temps sec de cette manière. Le périanthe très réduit laisse facilement s'échapper le pollen ainsi projeté.

L'autre mode explosif, indirect pourrait-on dire, se base sur le principe de mise sous tension, dans le bouton floral, des organes reproducteurs dont les étamines, suite à la croissance différentielle des organes plus ou moins enclos dans des pièces soudées du périanthe. Ce dispositif existe chez diverses plantes exotiques comme dans les familles des Marantacées ou des Protéacées mais



Fleur de genêt à balais après la visite d'un bourdon. Les étamines et le style se retrouvent enroulés après leur libération brutale.

aussi dans notre flore indigène sur les espèces de la tribu des genêts dans la famille des Fabacées, les ex-Papilionacées. L'exemple ultra typique en est le genêt à balais (*Cytisus scoparius*) : dans une fleur fraîchement ouverte vue de face, deux pétales soudés forment la carène avec juste une fente entre les deux, par-dessus, encadrée par deux pétales surnommés ailes et surmontée par un étendard en drapeau. La carène enferme les étamines et le style dès le stade du bouton floral comme dans un capuchon. Ces fleurs ne produisent pas de nectar mais attirent néanmoins des pollinisateurs tels que les abeilles et les bourdons qui recherchent aussi du pollen pour ravitailler leurs larves. Pour accéder à ce pollen, ils doivent appuyer sur la carène et la faire basculer vers le bas ce qui, brutalement, libère les étamines et le style, enroulés en force dans la carène, qui se déplient et aspergent l'insecte de pollen tandis que le stigmate peut également capter du pollen. Cette explosion ne peut avoir lieu qu'une fois : les organes ne reviennent pas à leur position initiale si bien que la pollinisation d'une fleur donnée relève du tout ou rien et ne peut se faire qu'en une seule visite ! Il devient donc possible d'un seul coup d'œil de savoir quelles fleurs ont déjà été visitées : elles se reconnaissent de loin à leur style enroulé en « cor de chasse » flanqué des étamines ouvertes dépassant de la fleur. Notons que le même genêt à balais utilise aussi le principe de l'explosion pour disperser ses graines depuis ses gousses sèches : une plante explosive à tous égards !

■ Présenter le pollen en deux temps

Dans deux grandes lignées de plantes à fleurs, les Astérales et les Fabales, est apparu un dispositif très sophistiqué connu sous le nom de présentation secondaire du pollen : dans la fleur en bouton, avant sa floraison, les anthères libèrent leur pollen et le déposent soit sur le style chez les Astérales avec un dispositif à piston, soit vers la pointe de la carène chez les Fabales. Ce dispositif évoque une mise en scène ou un affichage ostentatoire du pollen. La déhiscence des anthères a donc lieu avant l'ouverture de la fleur. Ce pollen sera pris en charge par les pollinisateurs depuis ce lieu de dépôt qui le met en quelque sorte en avant, à la disposition des pollinisateurs : il s'agit d'un dispositif de facilitation de la pollinisation qui procure une indéniable amélioration du succès reproductif. La non-réceptivité du stigmate au moment de cette présentation est le corollaire de ce dispositif. En effet, les fleurs concernées ont une sexualité de type protandre : d'abord mâles puis femelles, ce qu'il faut en fait traduire par les organes mâles ou étamines, mûrs d'abord et dans un second temps, les organes femelles ou pistils dont les stigmates.



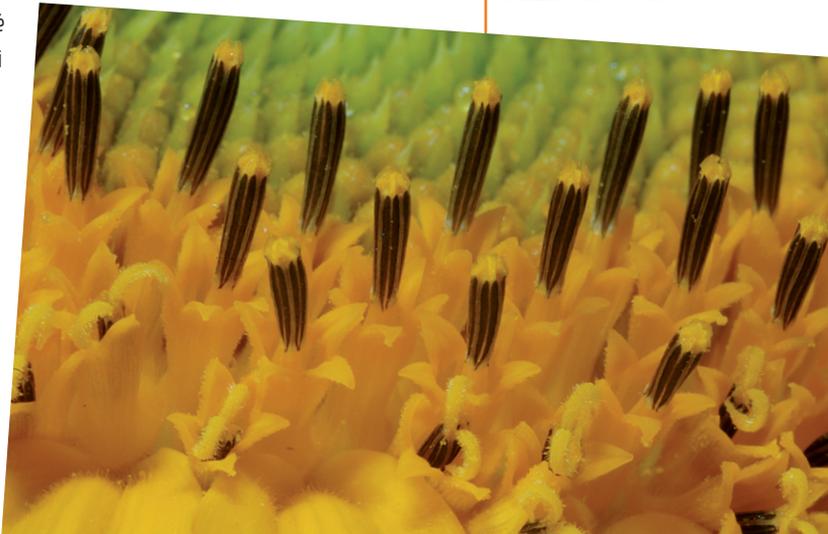
Les fleurs à piston des Astérales

L'ordre des Astérales comprend deux familles principales de par leur taille : les Campanulacées avec 2 200 espèces et les Astéracées ou ex-Composées, la plus grande famille de plantes à fleurs avec au moins 23 000 espèces. Le tournesol cultivé (*Helianthus annuus*), une Astéracée, nous servira d'exemple de découverte. Les étamines, fixées sur le tube de la corolle et donc « perchées » un peu en hauteur dans la fleur se trouvent associées étroitement par leurs anthères soudées entre elles et forment de fait un tube étroit. Dans le bouton floral, le style entreprend sa croissance en partant de l'ovaire en dessous et s'engage dans le tube formé par les anthères ; celles-ci libèrent leur pollen et le style ramone littéralement le tube en grandissant et pousse devant lui le paquet de pollen comme un piston. Les deux stigmates à l'extrémité restent repliés l'un sur l'autre à ce stade si bien que l'on ne voit qu'une pièce fendue en deux en long. Une touffe de poils spécialisés ou un appendice en forme de coupe sert de collecteur à pollen. Le pollen se retrouve donc perché en haut du style, mis en avant à l'ouverture de la fleur. Comme ces fleurs sont réunies en capitules et que la maturation progresse de l'extérieur vers l'intérieur, on voit donc un anneau de fleurons ou fleurs élémentaires surmontées fièrement de leur pollen ! Quand la pollinisation a eu lieu suite aux visites des insectes pollinisateurs et que le pollen a été récolté, les deux stigmates s'écartent et deviennent réceptifs à leur tour : c'est la phase femelle du processus. Comme les insectes se posent le plus souvent sur le bord du capitule avant d'aller vers le centre, ils passent sur ces fleurs aux stigmates déployés, cherchent du nectar le plus souvent abondant et s'ils portent du pollen récolté sur d'autres capitules, ils vont les polliniser. Ultime pirouette finale : les stigmates, bien souvent, s'enroulent sur eux-mêmes vers l'intérieur et viennent en contact avec le style en contrebas encore porteur d'un peu de pollen récolté au cours du ramonage. Ainsi, si la pollinisation n'a pas eu lieu, la fleur assure sa reproduction, certes par autofécondation (par son propre pollen) mais elle l'assure quand même ! Le scénario reste identique dans les espèces à capitule formé de fleurs à languettes comme chez les pissenlits ou les chicorées.

Capitule de tournesol cultivé vu de profil.



Vue de détail de la partie externe fleurie du tournesol. De l'extérieur vers l'intérieur, on note des fleurs au stade femelle avec les deux styles déployés puis les fleurs au stade mâle avec les anthères brunes dressées et soudées en tube et le piston chargé de pollen qui émerge au sommet de ce tube.





Corolle de campanule gantelée vue de face. Les étamines sont fanées à ce stade ; les trois stigmates sont étalés et commencent à se recourber vers l'axe du style.

Dans la famille des Campanulacées, les campanules telle que la campanule gantelée (*Campanula trachelium*) illustrent à leur manière le même processus. Les anthères s'ouvrent dans la fleur en bouton alors qu'elles sont rassemblées autour du style qui s'allonge ; celui-ci porte une brosse de poils orientés vers le haut qui emporte le pollen à son passage. Quand la fleur s'ouvre, les anthères sont déjà flétries et les stigmates se déploient pour capter le pollen. Enfin, comme pour les Astéracées, il reste la solution de secours : le repliement des stigmates sur eux-mêmes pour s'autopolliniser si rien ne s'est passé.

Ce dispositif de la présentation à piston du pollen constitue une signature du groupe des Astérales, une innovation clé qui a certainement eu un rôle majeur dans la radiation évolutive considérable de cet ordre. Il représente un dispositif très élaboré avec en plus la sécurité de reproduction assurée. Rappelons que dans la famille des Astéracées, une autre innovation clé, l'inflorescence en capitule, s'est révélée un outil majeur dans le succès reproductif de ces plantes et que son association avec la présentation en piston explique largement la réussite incontestable de cette famille si diversifiée et si vaste.

Du pollen à « la proue du bateau »

Dans l'ordre des Fabales, et tout particulièrement dans la grande famille des Fabacées qui compte au moins 18 000 espèces, la présentation secondaire du pollen se fait souvent à la pointe de la carène, cette structure en forme de coque de bateau issue de la fusion partielle, ou presque complète, des deux pétales inférieurs de la corolle. Étamines et style se cachent dans la carène, elle-même encadrée et parfois unie par deux pétales latéraux, les ailes. Sur les dix étamines, neuf sont soudées entre elles à la base formant un tube étroit qui encercle le style et l'ovaire ; la dixième reste libre sauf exception. Le nectar, récompense en plus du pollen, est sécrété à la base de l'ovaire. Pour y accéder, les insectes pollinisateurs disposent de deux entrées possibles : une à la base des pétales libres, dans le calice mais pas facile d'accès et une autre par devant en passant la langue ou la trompe par l'orifice laissé par la dixième étamine libre non soudée au tube ! Avant l'ouverture, les anthères libèrent leur pollen et le style en croissance le récolte avec une sorte de brosse de poils raides puis



le dépose dans la proue du bateau, à la pointe de la carène comme chez la bugrane (*Ononis repens*). Au cours de sa récolte, l'insecte appuie sur la carène ce qui finit par exposer le paquet d'étamines et le style, et la pollinisation peut donc avoir lieu. Contrairement à ce qui se passe chez les genêts, de la même famille des Fabacées, la carène, après la visite, revient à sa position initiale et ré-encapuchonne les étamines et le style ; la pollinisation peut donc se faire à l'occasion de plusieurs visites. La structure de la brosse au sommet du style varie d'un genre à un autre ce qui indique que cette brosse à pollen est apparue plusieurs fois indépendamment (au moins huit fois semble-t-il) dans plusieurs lignées de Fabacées.

Darwin s'était déjà interrogé sur le fait que chez la plupart de ces plantes autocompatibles, c'est-à-dire fécondables par leur propre pollen, le pollen déposé sur le stigmate à l'ouverture de la fleur ne germait pas. On a découvert que ce dernier était en fait recouvert d'une membrane protectrice qui sera déchirée lors de la visite d'un insecte ; le stigmate se trouvera alors réellement exposé et prêt à recevoir du pollen.



Des étamines qui n'en sont plus : les staminodes

Dans certaines fleurs irrégulières, on constate une réduction du nombre d'étamines par rapport au nombre de base de la fleur. Par exemple, dans les fleurs qui ont une corolle à cinq pétales, la restructuration de la fleur en tube à deux lèvres a souvent conduit à la suppression d'une étamine sur les cinq originelles ou bien à sa transformation en un organe stérile sans anthère : un staminode. Très souvent, ces staminodes, quand ils existent, restent très discrets, voire infimes, ce qui confirme leur statut vestigial : d'ailleurs, souvent on les détecte parce qu'on note ce hiatus entre le nombre de base de la fleur et le nombre d'étamines ; on cherche alors si un minuscule organe ne traîne pas quelque part dans la corolle ! Ainsi, dans la belle fleur du catalpa de Virginie (*Catalpa bignonioides*) qui comporte cinq pétales, trouve-t-on en plus des deux étamines, trois appendices filiformes qui sont les vestiges des trois autres étamines réduites à un filet très court : ce sont des staminodes. Dans la majorité des cas cependant, les staminodes perdent les anthères originelles ce qui peut

Fleur de bugrane vue de face. Vers la pointe de la carène rose vif en forme de proue, la tache un peu jaune correspond à un amas de pollen présenté secondairement.



Fleur de penstemon cultivé vue de profil, la corolle ayant été déchirée. De haut en bas, on voit le style, les étamines recourbées vers le haut avec des anthères pourpres et le staminode terminé par une brosse de poils jaunes.

rendre leur identification problématique. Chez les penstemons (*Penstemon*), ces fleurs ornementales bien connues toutes originaires d'Amérique du Nord et centrale qui possèdent quatre étamines fonctionnelles, on observe la présence d'un staminode de forme et de taille très variée. Chez certains penstemons, le staminode se présente sous la forme d'un filet doté au bout d'une brosse de poils raides. Il semble qu'il joue un rôle dans la pollinisation notamment quand ces fleurs sont visitées par de petites espèces d'abeilles : le staminode amènerait à un contact plus étroit entre le corps de l'insecte et les organes reproducteurs de la fleur au-dessus. Il est en tout cas frappant que chez les espèces pollinisées par des colibris qui, eux, ne se posent pas sur la fleur, le staminode soit petit et sans poils alors que chez les espèces pollinisées par des abeilles, il est long et poilu ce qui indique bien un lien avec le mode de pollinisation. Dans notre flore indigène, les scrofulaires (*Schrophularia*), qui appartiennent à la même famille que les penstemons, possèdent aussi un gros staminode foncé qui émerge en haut de leurs fleurs brunes et participe sans doute à l'attraction des mouches qui pollinisent ces fleurs.

Dans les fleurs de la parnassie des marais (*Parnassia palustris*) déjà évoquées, le cercle des cinq étamines se double d'un second cercle d'organes très découpés en filaments portant chacun à leur sommet une fine gouttelette brillante qui imite du nectar. Ces staminodes originaux jouent un rôle attractif indéniable quand on voit les pollinisateurs, des syrphes ou des abeilles, essayer de récolter ce faux nectar. Bel exemple de pollinisation par tromperie même s'il reste le pollen à récolter !

Chez les Monocotylédones, dont le nombre de base est souvent 3 ou 6, on constate dans certaines familles une forte tendance à la réduction des

étamines à une seule et à la transformation des autres étamines en staminodes qui deviennent très voyants et miment alors des... pétales ! Les trois « pétales » dressés au-dessus de la fleur des cannas (*Canna*) sont donc en fait des staminodes, l'un d'eux portant d'ailleurs contre lui la seule étamine fertile réduite à un filet court arborant une demi-anthère !





Ce dernier exemple renforce une hypothèse selon laquelle les pétales ne seraient que des staminodes très transformés voués à l'attraction visuelle dans la fleur. De la même manière, on interprète désormais les expansions portées par les corolles sous forme d'écailles ou d'onglets comme étant d'origine staminodiale : ces écailles peuvent se trouver réunies en couronnes ou coronas. La double couronne des passiflores, sous forme de deux cercles de franges bigarrées (voir photo p. 101), contribue largement à rendre ces fleurs très voyantes et attractives en plus d'imposer une contrainte aux pollinisateurs pour accéder au nectar. Dans la famille des Boraginacées, la couronne prend des formes variées très surprenantes : celle de la bourrache (*Borago officinalis*) avec ses appendices complexes prend une forme de tiare du plus bel effet.



Fleur de bourrache blanche vue de profil. Au centre, émerge le style, encadré par les anthères brunes, elles-mêmes entourées par les appendices de la couronne.

■ Des étamines adeptes de la soudure

On constate au sein des plantes à fleurs une tendance répétée à la soudure des étamines soit entre elles soit avec le périanthe ou encore avec le gynécée, ce dernier cas étant abordé dans le chapitre suivant. Pour autant, cette tendance à la soudure semble moins importante en ce qui concerne l'androcée que pour le périanthe ou le gynécée. Peut-être la position du cercle des étamines, entre le périanthe et le gynécée, impose-t-elle une contrainte architecturale ? On constate effectivement que la soudure inter-étamines serait plus répandue dans les fleurs unisexuées mâles avec uniquement des étamines et pas de pistils que dans les fleurs bisexuées hermaphrodites.

Des étamines soudées entre elles

On appelle synandrie (*syn*, ensemble ; *andros*, mâle) la soudure partielle ou totale des étamines d'une fleur entre elles : l'androcée est alors qualifié de synandre. Au cours de l'évolution, la réalisation de la synandrie semble souvent avoir été retenue sous la pression de sélection exercée par les pollinisateurs : présenter un bouquet d'étamines augmente sa visibilité, peut faciliter la récolte du pollen et rend les étamines solidaires entre elles quand le pollinisateur agit sur la fleur. Secondairement, la synandrie a pu permettre l'accession à des dispositifs complexes comme la présentation secondaire du pollen chez les Astéales et les Fabales abordée dans la section précédente en faisant du



Les bouquets d'étamines du millepertuis perforé.

tube staminal ainsi créé une cheminée dans laquelle le style ramone le pollen. On voit de nouveau qu'au cours de l'évolution, toute innovation comme un androcée syndandre peut ultérieurement en générer d'autres : on peut parler d'opportunisme évolutif ou dire que l'innovation appelle l'innovation !

La soudure des étamines peut ne concerner que les filets entre eux, cas le plus fréquent dans les fleurs hermaphrodites. Dans de très nombreuses espèces, les filets, tout en étant entièrement libres, se trouvent *de facto* très rapprochés à leur base : le pas à franchir pour passer à la syndandrie ne demande donc guère

de grand bouleversement dans le développement. Les fleurs des millepertuis (*Hypericum*) possèdent cinq bouquets d'étamines surnommés phalanges ou fraternités d'étamines, encerclant la base de l'ovaire. Ces étamines se trouvent juste attachées à leur base : elles sont connées. Le nombre de cinq faisceaux n'est pas anodin car il correspond au nombre de base de la fleur soit cinq pétales et cinq sépales : au moment de la mise en place, il y a bien cinq centres initiateurs ou primordias mais ensuite ils se partagent en centres secondaires.

Le stade suivant, la soudure à la base entre les filets, se retrouve dans le tube staminal des fleurs des Fabacées qui encadre là aussi la base de l'ovaire productrice du nectar et oblige les pollinisateurs à passer par une des deux entrées disponibles. Le tube staminal devient presque complet chez de nombreuses espèces de la famille des Malvacées : seule l'extrémité des filets reste libre avec les anthères. Les fleurs des hibiscus ornementaux (*Hibiscus*) en sont une merveilleuse illustration mais la même structure existe dans les fleurs des mauves, des guimauves, des lavatères... Le regroupement en tube autorise un plus grand allongement comme chez les hibiscus, ce qui a pu conduire à l'établissement de relations avec des pollinisateurs différents comme des colibris ou des chauves-souris qui volent sur place devant la fleur. On remarquera que ce dispositif rappelle de prime abord la présentation à piston des Astérales : ici aussi, le style traverse le tube formé par les étamines alors que les stigmates ne sont pas réceptifs au cours de la phase « mâle » d'une fleur protandre ; mais, chez les Malvacées, il n'existe pas de dispositif apte à collecter le pollen au cours du passage du style et à le présenter. Ensuite, au cours de la phase femelle, les stigmates se déploient comme des rayons. Comme



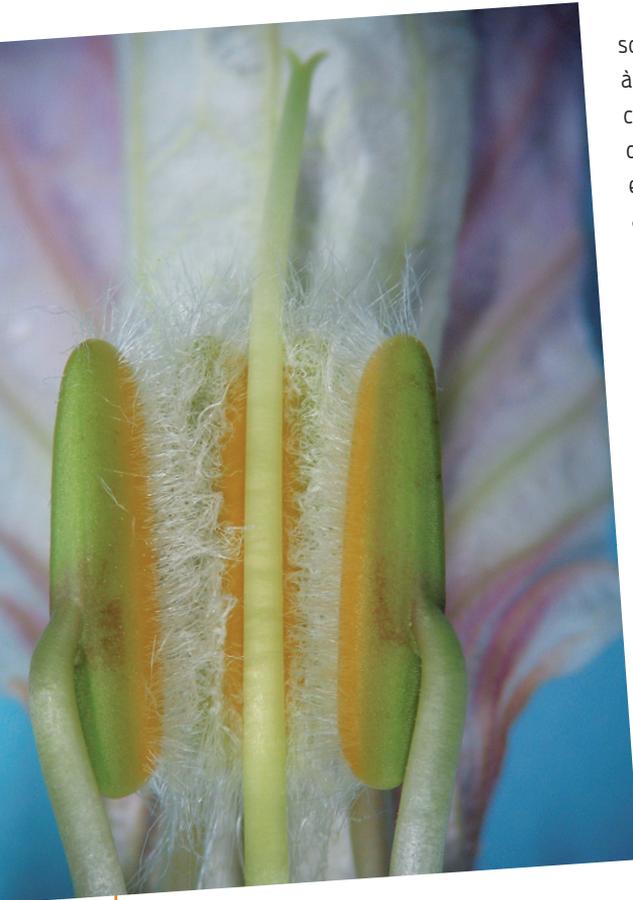
chez les Astérales, si la pollinisation n'a pas eu lieu, les stigmates se recourbent entièrement et viennent toucher les anthères des étamines supérieures : s'il reste du pollen, l'autofécondation restera là aussi possible. Chez certains hibiscus, au cours de cette phase finale, si jamais du pollen extérieur arrive sur les stigmates, ceux-ci arrêtent leur courbure, évitant l'autofécondation.

Le stade ultime, la soudure complète des filets ne laissant que les anthères, se trouve atteint chez l'arbre à chapelet (*Melia azedarach*), souvent planté sur les avenues du Midi : les filets complètement soudés constituent un tube étroit coiffé par les anthères jaunes et doublées d'appendices sombres. Au fond du tube, un disque nectarifère entoure l'ovaire : seuls les insectes à trompe ou langue assez longue tels les abeilles et les papillons de nuit peuvent atteindre ce nectar depuis le sommet du tube... en s'appuyant sur les anthères.

La soudure, ou tout au moins le rapprochement étroit des anthères, a déjà été largement commenté à propos de l'androcée des Astérales et de la présentation secondaire du pollen. Chez les acanthes (*Acanthus*), les bourdons visitent les grosses fleurs voyantes en se posant sur la lèvre inférieure et en soulevant le casque pourpre pour se glisser à l'intérieur. Là, sous le casque, se trouvent quatre étamines aux filets épais et coudés et aux étranges anthères collées entre elles par des brosses de poils blancs : le dos du visiteur va donc être saupoudré de pollen quand les anthères seront mûres tandis que le stigmate légèrement fourchu, placé en avant, récoltera d'abord le pollen étranger sur

Fleur d'hibiscus cultivé. La colonne des étamines émerge nettement de la fleur couronnée par les cinq stigmates rouges étalés.





Les anthères de l'acanthé portent des brosses de poils blancs.

son dos. La réunion des anthères renforce la « brosse à frotter le dos » ! Chez les Cucurbitacées dont les courgettes et courges (*Cucurbita*), les fleurs mâles, distinctes des fleurs femelles, ont un androcée entièrement soudé incluant à la fois les filets et les anthères, ces dernières devenant indistinctes tant elles sont soudées étroitement.

Des étamines soudées à la corolle

La soudure des étamines peut aussi se faire avec les pétales de la corolle, notamment dans les fleurs en tube, permettant le positionnement en hauteur des étamines tout en ayant une grande rigidité par soudure du filet avec la corolle : on parle alors d'étamines épipétales. Cette association pétales/étamines a aussi conduit à des dispositifs particuliers dans le cadre de la pollinisation. La fleur du liseron des haies (*Calystegia sepium*) possède des étamines fixées à la base de la corolle soudée en forme d'entonnoir. L'ensemble des filets élargis à la base et portant une rangée de poils glanduleux forme une grille étroite autour du disque nectarifère de l'ovaire et ne laisse que cinq accès sous forme d'orifices visibles de dessus. Un pollinisateur doit donc s'y prendre en cinq fois

pour récolter le nectar ce qui l'oblige à circuler au fond de la fleur, augmentant ainsi les chances d'entrer en contact avec les anthères au-dessus. Chez les primevères (*Primula*), les étamines aux filets très courts se fixent plus ou moins haut sur le tube de la corolle.

■ Le pollen, l'or jaune des plantes à fleurs

Nous avons vu dans le premier chapitre le rôle du pollen dans la reproduction *via* le processus de la double fécondation après la germination du grain de pollen sur la surface du stigmate et la croissance d'un tube pollinique à l'intérieur du style qui transporte les cellules reproductrices. Ici, nous allons nous intéresser aux caractéristiques du pollen liées à l'acte essentiel de la pollinisation et notamment sa dispersion d'une fleur à l'autre par les agents pollinisateurs...



Des petits grains, des petits grains...

Au cours de leur fabrication dans les anthères, les grains de pollen résultent de la division particulière ou méiose, division qui réduit de moitié le nombre initial de chromosomes, de cellules souches qui subissent deux divisions successives, produisant quatre grains de pollen chacune. Fondamentalement donc, le pollen est produit par groupe de quatre cellules ; mais, dans la majorité des cas, ces quatre grains issus d'une même cellule se séparent et deviennent libres. Néanmoins, au cours de l'histoire évolutive des plantes à fleurs, à plusieurs reprises et de manière indépendante, une tendance à l'agglomération du pollen s'est mise en place. Ce pollen aggloméré, de diverses manières plus ou moins complexes, a pu modifier profondément la donne dans les rapports entre pollinisateurs animaux et plantes à fleurs. Cet aspect fera l'objet d'un développement ultérieur (p. 124), tant il a donné lieu à des innovations spectaculaires.

Le pollen classique se présente donc sous la forme d'une poudre contenant des grains microscopiques de pollen. La taille varie de 10 millièmes de millimètre pour les myosotis par exemple à 100 millièmes de millimètre chez le liseron des haies où ils commencent à être visibles à l'œil nu, jusqu'à 200 à 250 millièmes de millimètre chez les courges.

La surface des grains est sculptée, ornée d'une multitude de reliefs très variés : épines, crêtes, verrues, ponctuations, saillies... aux fonctions souvent inconnues. Néanmoins, les « épines » sur le pollen des Cucurbitacées ou des Astéracées semblent bien faciliter l'accrochage sur les poils des insectes pollinisateurs. À l'inverse, le pollen de nombreuses plantes pollinisées par le vent présente souvent une surface lisse ou presque ce qui diminue la résistance au vent. L'autre élément marquant de la surface des grains, ce sont les ouvertures, nom collectif pour désigner toutes les ouvertures sous forme de pores ou de sillons présentes à la surface et qui serviront de porte de sortie pour le tube pollinique au moment de la germination des grains de pollen sur le stigmate. Selon leur nombre, leur disposition, leur forme, on distingue des dizaines de catégories différentes qui servent de critère essentiel dans la classification par parentés des plantes à fleurs. *Grosso modo*, on distingue deux grands groupes : ceux qui ont des grains avec une seule ouverture et ceux qui en ont trois dits tricolpés. Le nombre d'ouvertures semble

Grains de pollen de gesse à grandes feuilles au microscope.





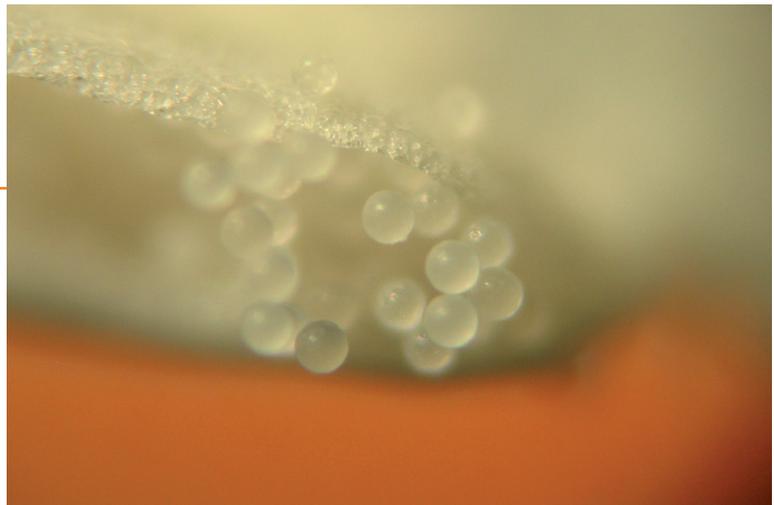
bien avoir de l'importance car il améliore le succès de la germination des grains de pollen sur le stigmate : plus il y a d'ouvertures, plus il y a de chances que l'une d'elles se trouve en contact avec le stigmate ce qui facilitera l'émergence du tube pollinique.

La botte secrète du grain de pollen : son enveloppe

La paroi du grain de pollen se compose de deux couches superposées : une couche interne, l'intine, formée de cellulose et de pectine, matériaux classiques pour des cellules végétales ; une couche externe, l'exine, de structure complexe, contient une substance très particulière, la sporopollénine. Il s'agit sans doute là d'une des substances naturelles les plus résistantes y compris aux rayonnements ultra-violets. C'est grâce à elle que le pollen, une fois emprisonné dans des sédiments, peut se conserver pendant des millions d'années et servir de témoignage très précis sur la flore du passé : c'est le domaine d'une science à part entière, la palynologie. Ainsi, a-t-on pu reconstituer les fluctuations climatiques au cours des dernières périodes glaciaires par l'analyse du pollen fossilisé dans la vase ou la tourbe et à partir duquel on reconstitue la végétation, indicateur indirect du climat. La sporopollénine n'est pas l'apanage des plantes à fleurs mais se retrouve, comme son nom l'indique, dans la paroi des spores de nombreux autres végétaux, témoin indirect de la filiation des plantes à fleurs qui en ont hérité de leurs ancêtres plantes à spores.

La surface de l'exine comporte de nombreux creux ultra microscopiques dans lesquels se déposent des substances collantes plus ou moins fluides,

Grains de pollen de liseron des haies sur une anthère ouverte. Vus au microscope.





rajoutées par la surface interne de l'anthere, formant un manteau pollinique qui comble les creux de la surface. Ce manteau forme un revêtement visqueux appelé pollenkitt, riche en matières grasses, et contient des pigments colorés ; il libère des substances volatiles odorantes, attractives ou répulsives vis-à-vis des insectes pollinisateurs. On trouve ce pollenkitt chez pratiquement toutes les espèces pollinisées par des animaux : il semble faciliter la dispersion des grains en les collant entre eux et sur le corps du pollinisateur. Par contre, beaucoup d'espèces pollinisées par le vent ou qui pratiquent la pollinisation par bourdonnement en sont dépourvues, ce qui semble confirmer le lien avec la pollinisation. D'autre part, ce revêtement joue aussi un rôle majeur en tant qu'interface de contact entre le stigmate et le grain de pollen, et il participe aux réactions de rejet ou d'acceptation du pollen selon son origine, ce que l'on appelle la compatibilité. Or, ce mécanisme, innovation spécifique des plantes à fleurs, constitue une des clés de voûte des systèmes de reproduction des plantes à fleurs. On ne commence que tout juste à élucider le rôle du pollenkitt et parmi ses fonctions supposées, peu ont été démontrées clairement. Notons qu'une famille de plantes à fleurs, les Brassicacées ou Crucifères, se distingue par un type de manteau différent du grain de pollen appelé tryphine.

En tout cas, on voit clairement que le grain de pollen se trouve à l'avant-garde en tout ce qui concerne le processus de reproduction, ce qui est normal vu sa fonction. Au cours de l'histoire évolutive, la pression considérable de la sélection naturelle compte tenu de son rôle de pivot dans la reproduction a conduit à la mise en place de toute cette diversité et de ces mécanismes dont nous commençons juste à comprendre l'importance.

Le pollen, du « beefsteak » pour le développement des pollinisateurs !

Tout le monde connaît l'importance du pollen comme source de nourriture pour les abeilles même si, souvent, on le confond avec le nectar, autre source de nourriture. Une majorité d'insectes visitent les fleurs à la recherche de nectar, riche en sucres rapides, donc apte à produire de l'énergie pour le vol comme les papillons, par exemple, qui le prélèvent avec leur trompe enroulée en spirale. Seuls certains insectes récoltent le pollen, en plus du nectar pour eux-mêmes s'il y en a, et s'en servent essentiellement pour nourrir leurs larves comme les hyménoptères sociaux de la famille des abeilles. Ils possèdent d'ailleurs des organes particuliers comme les brosses à pollen sur les pattes postérieures des bourdons. La présence de protéines et d'acides aminés constitue la richesse du pollen : ceci en fait une ressource azotée idéale pour le développement des larves, les protéines étant les molécules constitutives des organes. Le pollen



contient par ailleurs aussi de l'amidon, un peu de sucres, des vitamines et des sels minéraux.

Contrairement à une idée reçue typiquement finaliste, les plantes à fleurs ne fabriquent pas du pollen pour les « bons insectes butineurs ». Elles fabriquent du pollen dans le cadre de leur reproduction mais il se trouve que le grain de pollen est riche en protéines indispensables pour permettre au grain d'élaborer son tube pollinique car il lui faut fabriquer de la paroi et du cytoplasme. D'ailleurs, les espèces de plantes à fleurs ayant un pollen à haute teneur en protéines sont celles qui ont un style relativement long, ce qui demande au grain de pollen de fabriquer un tube au moins aussi long ; ce ne sont pas celles qui cherchent à attirer plus les pollinisateurs ! Il se trouve que dans le cadre des interactions qui se sont tissées entre insectes et plantes à fleurs, certains insectes ont dû découvrir cette source de nourriture et se sont mis à l'exploiter, sans doute favorisés eux-mêmes par leur corps poilu facilitant la collecte, ce qui en retour a dû favoriser les plantes à fleurs qui en offraient plus ou de meilleure qualité : la spirale évolutive était enclenchée avec sa multitude de tentatives, d'essais et d'innovations ! On peut dire que l'utilisation du pollen comme moyen d'attirer des insectes constitue une exaptation évolutive, c'est-à-dire un détournement d'une particularité, la richesse en protéines, à d'autres fins !

■ Le pollen aggloméré, une révolution ?

Nous avons vu que les grains de pollen, dans la grande majorité des cas, se retrouvaient indépendants au moment de leur libération bien que produits quatre par quatre. Pourtant, dans au moins 42 familles de plantes à fleurs sur un total de plus de 450 dans la classification par parentés retenue dans cet ouvrage, on trouve des espèces présentant sous une forme ou une autre du pollen aggloméré, c'est-à-dire des grains groupés au moins par quatre ou bien plus. Les dispositifs en jeu sont très variés et plus ou moins élaborés.

Dans 34 familles sur les 42 concernées, seule une partie des genres qui les composent possèdent ce pollen aggloméré alors que les autres conservent le pollen poudreux formé de grains libres. Une analyse rapide montre que les familles concernées se trouvent réparties un peu partout dans l'arbre des parentés ce qui suggère une apparition répétée et indépendante de ce dispositif ; la diversité des dispositifs en jeu, y compris parfois au sein d'une même famille, amène à penser que le pollen aggloméré est apparu au moins 39 fois indépendamment dans les différentes lignées de plantes à fleurs. Ceci conduit inévitablement à se poser la question « pourquoi un tel pollen a-t-il été



conservé de manière récurrente quand la majorité des espèces se reproduit avec du pollen poudreux ? », ce qui revient à questionner les avantages fournis en termes de succès reproductif. Se pose aussi, bien sûr, la question de l'origine des divers dispositifs et des voies qui ont conduit à leur apparition.

Deux par deux, quatre par quatre...

Le mode d'agrégation le plus simple, de notre point de vue d'humains, concerne le regroupement des grains de pollen par paquets : pour des groupes de deux grains, on parle de dyades, très rares ; pour des groupes de quatre par quatre, on parle de tétrades, le modèle le plus répandu ; au-delà de quatre, il s'agit de polyades. Cette agrégation résulte d'une non-séparation des quatre grains au cours des deux divisions successives de la méiose : l'acquisition de ce dispositif ne demande donc pas de profonds bouleversements en termes de développement.

Les grains de pollen par tétrades caractérisent par exemple la famille des Éricacées avec les bruyères et les rhododendrons. Les polyades demeurent la spécialité des vrais acacias (*Acacia*), connus sous le nom populaire impropre de mimosas : les tétrades se trouvent associées en paquets plus importants de 8, 16 ou 32 grains, tant et si bien que chaque anthère ne contient souvent qu'une polyade. Fait intéressant qui éclaire sur l'intérêt de ces regroupements : on a constaté que le nombre d'ovules par ovaire dans chaque fleur est corrélé avec la taille des polyades en étant toujours au plus égal à ce nombre ou inférieur. Ainsi pour quarante espèces d'acacias ayant des polyades de 16 grains, le nombre d'ovules varie entre 5 et 16 ! Cela signifie qu'une polyade qui atterrit sur un stigmate donnera en germant suffisamment de grains pour féconder tous les ovules avec une quasi-certitude et que, même, une certaine compétition pourra avoir lieu entre eux pour accéder aux ovules en sous-nombre.

On peut remarquer que, en fait, même chez les espèces à pollen poudreux à grains libres, il existe *de facto* une certaine agrégation à cause du manteau pollinique et du pollenkitt qui enrobe les grains. Ainsi, une étude menée sur des narcisses (*Narcissus*) et sur les papillons pollinisateurs a montré que



Chez de nombreuses espèces, le pollen est naturellement agglutiné comme chez ce lis cultivé.



près de 86 % des grains récoltés sur les trompes des papillons se trouvaient inclus dans des paquets avec une taille moyenne de 7 grains par paquet et un record de 150 ! Néanmoins, cette agrégation reste très lâche et au cours des déplacements du pollinisateur, les paquets peuvent sans doute se désagréger facilement. En tout cas, on retiendra que chez toutes les plantes à fleurs pollinisées par des animaux, les grains libres ne sont pas si indépendants que cela et que leur transport se fait sous forme de paquets de taille très variable et instable. Le chemin évolutif vers l'agrégation des grains par tétrades était donc en quelque sorte déjà balisé !

Des fils entre les grains

Dans quelques familles de plantes à fleurs, on observe un curieux dispositif d'agrégation du pollen sous la forme de filaments visqueux formant comme une toile d'araignée dans laquelle les grains de pollen se trouvent prisonniers, ces grains pouvant par ailleurs être déjà agrégés en tétrades !

Dans la famille des Onagracées, ces fils deviennent particulièrement visibles notamment comme chez l'onagre à grandes fleurs (*Oenothera erythrosepala*) : les fleurs jaunes superbes offrent leur corolle largement ouverte en coupe avec des étamines aux filets courbés et aux longues anthères ; chaque fleur ne dure qu'une nuit et la matinée et s'ouvre dès le soir. Elle laisse s'échapper des guirlandes filamenteuses de pollen collant. Certains insectes visiteurs se retrouvent littéralement englués dans ce filet visqueux et ont parfois du mal à



Fleur d'onagre vue de profil. Le style porte en avant les quatre stigmates déployés en croix, loin en avant des étamines ; les anthères laissent s'échapper des guirlandes visqueuses de pollen.



s'extirper, couverts de fils jaunes. Ces fils de viscine, composés de sporopollénine, sont issus de la couche externe des grains pendant leur fabrication. Chaque grain possède ses propres filaments souples. On ne retrouve de tels fils de viscine que chez les azalées (*Rhododendron*) dans la famille des Éricacées.

Chez quelques autres genres éparpillés dans des familles très diverses, le pollen aggloméré par des fils existe aussi mais sous une autre version : cette fois, les fils sont ajoutés après la fabrication des grains en même temps que la couche de pollenkitt. Tous les grains ne possèdent donc pas forcément de fils contrairement au cas précédent. Ceci signifie qu'il s'agit d'une autre voie évolutive qui a abouti indépendamment à un résultat du même type mais non équivalent. Ces fils d'origine externe se rencontrent par exemple chez l'oiseau de paradis (*Strelitzia*), les passiflores ou chez les arums.

Le top du pollen aggloméré : les pollinies

Les pollinies, masses compactes et cohérentes de grains de pollen qui se comportent comme un seul paquet, représentent la forme d'agrégation du pollen la plus sophistiquée, la plus dérivée en termes évolutifs. Elles sont apparues et se sont diversifiées dans deux familles de plantes à fleurs très spécialisées, pas du tout apparentées et avec une forte biodiversité : au sein des Apocynacées qui regroupent 2 100 espèces, dans quatre sous-familles autrefois réunies dans la famille des Asclépiadacées (qui n'est plus valide) et chez les Orchidées avec plus de 20 000 espèces ! Dans les deux cas, cette forme de pollen aggloméré se double souvent de l'existence de tétrades et se trouve associée à la mise en place de nouveaux organes dans la fleur par soudures de l'androcée mais aussi avec le gynécée, aspect qui sera abordé dans le chapitre suivant. Compte tenu de l'extraordinaire diversité de ces pollinies, allant des modèles les plus simples au plus complexes, nous ne ferons qu'aborder un ou deux exemples faciles à observer dans chacune des deux familles.

Les pollinies des orchidées

Nous prendrons comme exemples quelques espèces d'orchidées sauvages communes en France, même si elles ne représentent qu'une petite partie de l'extraordinaire diversité au sein de cette gigantesque famille, une des plus importantes parmi les plantes à fleurs. Chez nos orchidées possédant des pollinies, il faut d'abord signaler qu'il ne reste qu'une étamine fertile réduite à une anthère avec deux sacs polliniques, le filet ayant disparu. De plus, chez la majorité des espèces, le pollen se trouve déjà associé en tétrades.

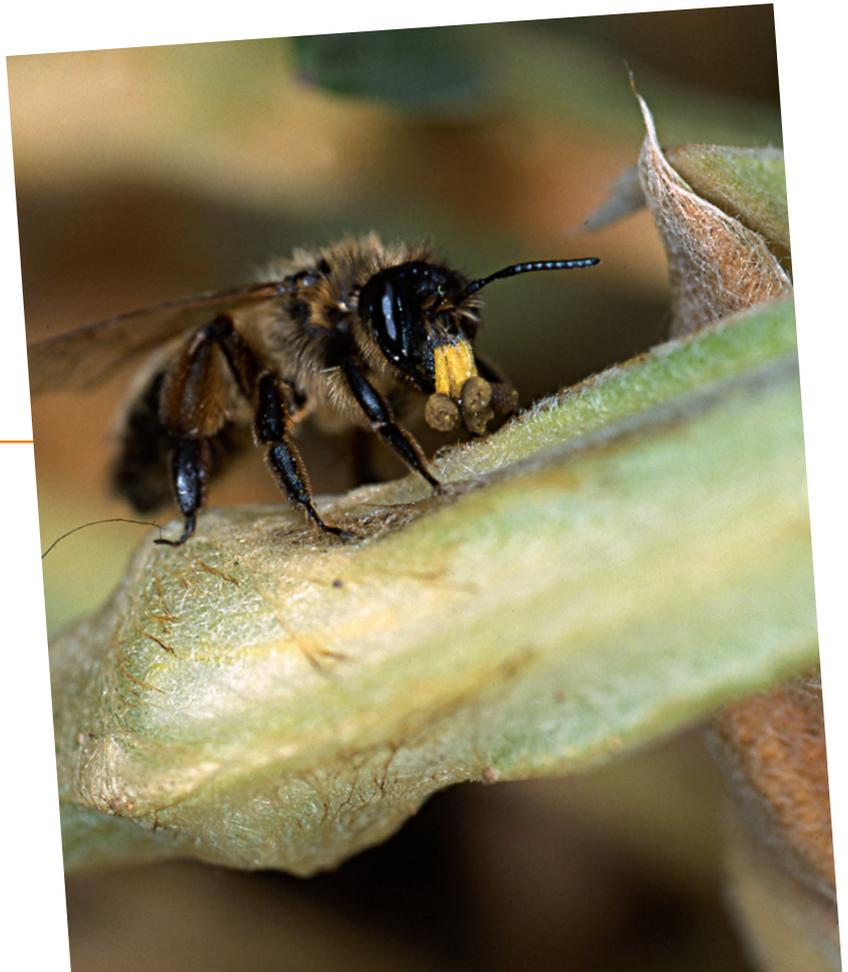


Masses de pollen aggloméré ou pollinies chez une orchidée du genre *Phalaenopsis*.



Les fleurs de l'ophrys araignée (*Ophrys sphecodes*) (voir photo p. 66) émettent une odeur qui imite la phéromone sexuelle de certaines femelles d'abeilles solitaires, c'est-à-dire l'odeur libérée par la femelle et qui attire les mâles en période de reproduction. Les mâles, abusés en plus par l'aspect velu et sombre du labelle qui rappelle un abdomen, tentent de s'accoupler. La tête vient heurter la base de la colonne et bute sur deux petites protubérances brillantes transparentes qui sont deux petits disques collants accolés formant le rétinacle et qui adhèrent fortement à la tête de l'insecte. Quand celui-ci se retire, sans rien en récompense, il emporte avec lui les deux masses de pollen aggloméré (ou pollinies) rattachées à ce rétinacle par deux petites tiges, les caudicules. En introduisant une herbe au même endroit,

Pollinies d'ophrys araignée récoltées sur une herbe introduite au centre de la fleur. On remarque qu'elles sont en train de se recourber.



Abeille solitaire venant de visiter des fleurs d'orchis bouc. Les pollinies brunes sont collées sur la tête et portées par les caudicules jaunes.



on peut obtenir le même résultat et observer la torsion presque à 90° des caudicules dans la minute qui suit leur enlèvement. L'insecte repart chargé des deux pollinies désormais orientées en avant ; si l'insecte se laisse abuser de nouveau, condition pas toujours évidente, quand il aborde une fleur de la même espèce, les pollinies vont se trouver juste en face du stigmate réceptif, le creux en dessous du rétinacle.

Chez d'autres espèces, l'attraction se fait de manière passive, du fait de la structure de la fleur qui ressemble à nombre de fleurs productrices de nectar. Ainsi, cette abeille a dû visiter deux fois des fleurs d'orchis bouc (*Himantoglossum hircinum*) et se retrouve flanquée de deux paires de pollinies un peu encombrantes mais solidement collées : l'élasticité des caudicules empêche le décollement des pollinies quand l'insecte tente de s'en débarrasser en se toilettant avec ses pattes !

L'ophrys abeille (*Ophrys apifera*) pratique l'autopollinisation : ses longs caudicules flexibles se courbent à peine la fleur épanouie si bien que les pollinies finissent par entrer en contact avec le creux stigmatique situé en dessous.

Fleur d'ophrys abeille de profil. Les deux caudicules ont entamé leur courbure qui va amener les pollinies en contact avec le stigmate réceptif situé en contrebas.

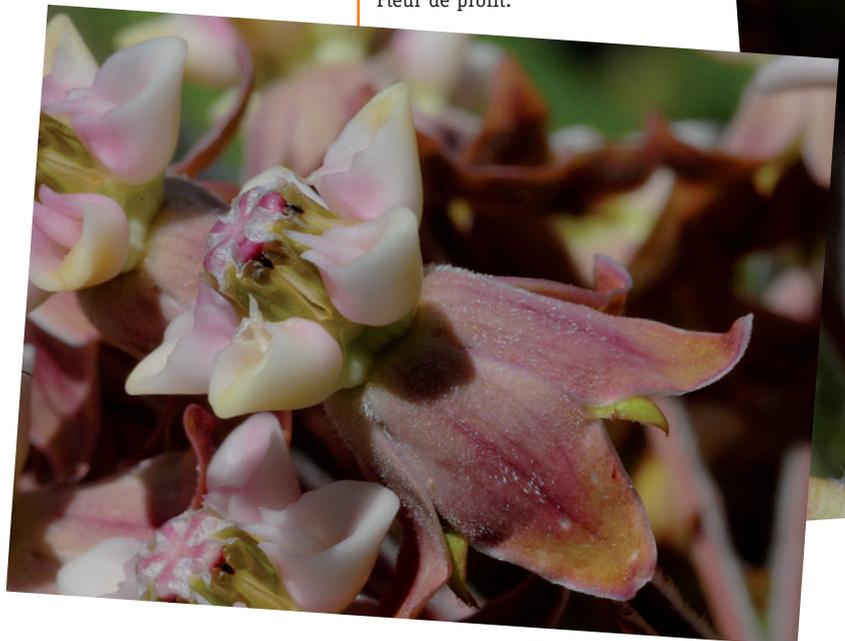


Les pollinies des asclépiades

La famille des Apocynacées représente le second exemple de fleurs dotées de pollinies et comme chez les Orchidées, celles-ci prennent des formes variées dans les quatre sous-familles qui la composent ; on y trouve des formes à pollen libre, à pollen en tétrades et des ébauches de pollinies ; dans le genre *Asclepias* (les asclépiades), on trouve des pollinies très élaborées en liaison avec une profonde transformation de la structure de la fleur. Nous ne présenterons que cet exemple, d'autant plus que plusieurs de ces espèces, non indigènes, se cultivent fréquemment dans les jardins.

L'asclépiade de Syrie (*Asclepias syriaca*), connue sous les surnoms populaires « d'herbe aux perruches » ou « d'herbe à la ouate », était très cultivée dans les jardins de campagne pour ses fruits décoratifs en forme d'oiseau vert avec un bec. Des ombelles opulentes de fleurs rose chair fleurissent en été sur les tiges robustes. Seule une observation très rapprochée permet de dévoiler la structure extraordinairement complexe à interpréter de ces fleurs en apparence banales. Les cinq lobes roses réfléchis vers le bas forment la corolle... classique jusque-là ! Au-dessus, s'élève une sorte de colonne massive, le gynostège, organe complexe qui regroupe les étamines, le gynécée et une couronne. Les cinq cornets avec une corne à l'intérieur correspondent à une couronne qui encadre une tête massive englobant les cinq étamines soudées avec le stigmate très large. Vu de dessus, on voit la surface plate de

Fleur de profil.



Vues de détail d'une fleur d'herbe à la ouate.



cette tête avec un dessin en étoile rose vif dont chaque branche conduit à une tache noire, située au sommet de la fente verticale. Chacune des cinq fentes verticales entre les cornets donne sur une chambre dont les parois constituent la partie réceptive du stigmate ; par contre le dessus de la tête, la partie plate, n'est pas réceptif. Du nectar produit par le stigmate s'écoule dans les cornets de la couronne ce qui ne manque pas d'attirer une foule d'insectes visiteurs, les plus zélés étant les bourdons et les abeilles mais aussi des scarabées comme les cétoines. La présence d'une corne dans chaque coupe partage celle-ci en deux, tant et si bien que les insectes n'accèdent au nectar qu'en dix points de part et d'autre de chaque corne : la comparaison avec un barillet de revolver a conduit à les qualifier de « fleur-revolver », ce qui oblige les pollinisateurs à tourner tout autour et, donc, augmente la probabilité que l'un d'eux ne se prenne une patte dans la fente des pollinies.

Quand un insecte se pose sur la tête centrale qui, vue du ciel, prend des allures d'héliport avec son étoile de marquage au sol, une de ses pattes peut glisser dans une des cinq fentes et se coller sur une pollinie cachée dans la chambre. L'insecte tire pour se déloger, ce qui lui demande de gros efforts, allant parfois jusqu'à l'épuisement et arrache la pollinie, aplatie, ayant la consistance du nougat dur, mais reliée par une sorte de tige coudée, le trans-lateur, à une autre pollinie située dans la fente d'à côté. L'insecte se retrouve



Fleur vue de dessus visitée par une fourmi tricheuse qui dérobe du nectar.

Pollinie à demi-extraite de sa loge verticale.





avec les deux pollinies réunies par leurs translateurs en un point noir et s'il va visiter une autre fleur et s'il dérape à nouveau, une des pollinies peut entrer dans une chambre vide et assurer ainsi la fécondation ! Ouf, ça y est !

Au total, il y a cinq paires de pollinies et chaque paire possède donc la propriété surprenante d'être à cheval sur deux anthères consécutives ! Rien n'est simple dans cette fleur et on ne peut qu'être sidéré de l'ampleur des transformations qui ont été nécessaires pour arriver à ce dispositif et surtout de la difficulté à reconstituer qui vient de quoi. Ainsi, les caudicules et le corpuscule qui relient deux pollinies proviennent de sécrétions du stigmate. L'observation des autres espèces de la famille avec, souvent des dispositifs moins élaborés, permet de saisir que tout cela ne s'est pas fait d'un coup mais sous la forme d'une série de transformations dans plusieurs directions.

Nous espérons que désormais cela changera le regard sur ces fleurs insignifiantes d'aspect mais qui sont de pures merveilles de « technologie végétale » dédiée à la pollinisation.

Pollen aggloméré et évolution

Si on analyse ce qui se passe chez la majorité des plantes à fleurs à pollen à grains libres, on constate que le nombre de grains de pollen produits outre-passe très largement le nombre d'ovules à féconder pour une fleur donnée ce qui indique un fort taux d'échec dans le transfert du pollen. Or, chez les espèces à pollen aggloméré, le nombre de grains de pollen produit par fleur devient beaucoup plus bas : l'agrégation du pollen doit donc être comprise comme une tentative d'économie sur le pollen en améliorant sa probabilité de féconder les ovules. Ce dont on est sûr, c'est que cette évolution a toujours eu lieu à partir de pollen à grains libres qui représente l'état ancestral.

Il apparaît que les familles dans lesquelles le pollen aggloméré s'est développé sous une forme ou une autre ont connu une très forte diversification dont on peut penser que cette innovation clé aurait servi d'amplificateur. Cela ne signifie pour autant que cette solution est « la bonne » car sinon, sous la pression de la sélection, une écrasante majorité de plantes à fleurs aurait acquis ce dispositif apparu à de nombreuses reprises ce qui indique, rappelons-le, une certaine facilité d'acquisition.

Si on se concentre sur le seul cas des pollinies, formes les plus élaborées d'agrégation du pollen, on remarquera que l'agrégation extrême comme chez

Les pollinies de l'herbe à la ouate ont une structure double et l'aspect de la nougatine !





certaines orchidées, où même les pollinies d'une fleur se trouvent unies entre elles en une seule unité, impose que tous les grains vont voyager ensemble et vont féconder les ovules d'une seule et unique fleur. Il y a déjà là un facteur de risque majeur : le pollinisateur peut chercher à se débarrasser de ce fardeau gênant en voyage ou en se toilettant pour récolter la poudre de pollen récoltée par ailleurs ! En revanche, une seule visite par fleur suffit à distribuer le pollen. Mais surtout, ce processus va avoir une conséquence génétique : tous les grains de pollen qui vont féconder les ovules d'une fleur seront identiques (de vrais jumeaux en quelque

sorte) ; la diversité génétique va donc s'en trouver altérée. Autrement dit, il n'y a pas que des avantages à avoir du pollen aggloméré et il semble que ce dispositif ne fonctionne que dans des contextes très particuliers et parce que des mécanismes de grande précision ont été sélectionnés comme, par exemple, la torsion de la pollinie des orchidées qui évite l'autopollinisation et facilite la pollinisation d'une autre fleur ou encore la forte adhésion des pollinies au corps des insectes. Chez de nombreuses orchidées, il semble y avoir un lien avec la pratique de la pollinisation par tromperie qui consiste à attirer les insectes par des leurres sans fournir ni nectar ni pollen : ces fleurs restent relativement peu visitées car les pollinisateurs peuvent apprendre à éviter de telles fleurs. Un autre contexte favorable pourrait être environnemental : des espèces rares avec des pieds très dispersés comme de nombreuses orchidées auraient plus d'avantages avec ce système.

Enfin, dans les deux familles à pollinies, cette évolution s'est accompagnée d'un profond remaniement des organes reproducteurs avec une fusion androcée-gynécée qui a complété le dispositif et fourni sans doute une seconde impulsion évolutive qui explique la forte diversification au sein de ces familles.



L'inflorescence lumineuse de l'asclépiade de Curaçao, espèce exotique ornementale proche de l'herbe à la ouate.



A close-up photograph of purple flowers. In the foreground, a single purple flower is in focus, showing its five petals and central stamens. Behind it, a dark brown, textured flower bud is visible. A small, white, spider-like insect is perched on the stem of the bud. The background is a soft, out-of-focus green.

La chambre nuptiale



La chambre nuptiale



Le gynécée, la partie reproductrice femelle de la fleur, ressemble en général plutôt à une bouteille ou un vase clos au cœur de la fleur car il présente une très forte tendance au regroupement serré et aux soudures en tous genres. Bien que souvent peu voyant et méconnu, le périanthe et éventuellement les étamines attirant bien plus l'attention, le gynécée n'en reste pas moins la structure la plus compliquée de la fleur et aussi la plus secrète du fait de son organisation refermée sur elle-même. Structure clé de la reproduction des plantes à fleurs puisqu'elle produit les ovules qui, fécondés, deviendront les graines, elle a subi plus que tout autre la pression de la sélection naturelle comme sésame du succès reproductif. Le gynécée, souvent appelé pistil, comprend tous les carpelles de la fleur ou un seul s'il n'y en a qu'un ! Le carpelle assure deux fonctions essentielles : la pollinisation par la collecte avec la germination du pollen sur le stigmate et la fécondation du ou des ovules logés et protégés dans un ovaire basal clos *via* le style, partie en général étroite qui relie le stigmate à l'ovaire et site de passage et de croissance des tubes polliniques émis par les grains de pollen germés et porteurs des cellules reproductrices mâles.



■ Page précédente

Fleurs femelles de compagnon rouge (*Silene dioica*). Chez cette espèce, les deux sexes sont séparés ; on reconnaît les pieds femelles aux longs stigmates poilus qui dépassent de la corolle.



■ Les carpelles, de simples feuilles pliées

De nombreux indices notamment paléontologiques autorisent à penser que les carpelles des plantes à fleurs proviennent du repliement sur elle-même d'une feuille dite carpellaire portant des ovules sur les bords, lesquels se trouvaient donc complètement à nu. De telles feuilles existaient chez de nombreux végétaux disparus de l'ère primaire ou secondaire tels que les Glossoptéridales, plantes à allure de fougères arborescentes. Un autre argument attestant de cette origine foliaire se trouve chez des végétaux actuels, les cycas, plantes tropicales étranges à allure de palmier mais qui ne sont pas des plantes à fleurs : chez le cycas (*Cycas revoluta*), souvent cultivé comme plante ornementale, les pieds femelles distincts des pieds mâles produisent des feuilles modifiées, découpées en dents de peigne, qui portent à leur base, sur les bords, deux rangées d'ovules complètement découverts. Or, dans la classification par parentés des végétaux, les cycas font figure de prétendant au titre de groupe-frère des plantes à fleurs, c'est-à-dire de groupe le plus apparenté à celles-ci. Enfin, l'étude de leur développement montre que les carpelles se forment à partir d'une structure ouverte dont les parois poussent l'une vers l'autre avant de se souder.

En général, la multitude des transformations évolutives qui se sont produites depuis les débuts de cette histoire ont largement effacé les traces de cette feuille originelle et la rendent méconnaissable. Néanmoins, dans quelques familles, la structure originelle peut encore s'observer et notamment dans les fruits qui, rappelons-le, dérivent de la transformation du pistil après la fécondation des ovules. Il peut s'agir de plantes avec des carpelles simples non soudés entre eux comme ceux des pivoines (*Paeonia*) : la ligne rouge correspond à la suture de la feuille carpellaire qui s'est repliée sur elle-même, laissant dépasser au sommet le stigmate un peu torsadé. À maturité, le fruit sec appelé follicule se



Carpelles ou pistils de pivoine cultivée dans une fleur fanée. On remarque la ligne rouge, prolongée par le stigmate, trace de la suture de la feuille carpellaire.



fend selon la ligne de suture et révèle les graines rouge foncé, les ex-ovules fécondés alignés sur les bords de l'ex-feuille carpellaire. La première plante fossile à carpelles connue à ce jour, *Archaeofructus liaoningensis*, qui date de 140 millions d'années, avait des carpelles ressemblant fortement à ceux des pivoines mais les deux bords étaient sans doute seulement jointifs, réunis peut-être par une sécrétion collante et non réellement soudés.

Il semble que la soudure ait d'abord résulté d'une fermeture à partir de sécrétions collantes qui ont réuni les deux bords : on retrouve cet état dans des lignées proches de la racine de l'arbre de parentés des plantes à fleurs chez les Nymphéacées par exemple. Ensuite, au cours du développement, après mise en place de la feuille originelle, celle-ci se soude, gardant dans un premier temps la trace d'un canal sécréteur avant de le perdre complètement. Cet isolement des ovules, ou plutôt leur confinement, est une innovation clé qui constitue un des critères de définition des angiospermes et qui explique entre autres leur succès évolutif et leur radiation évolutive considérable depuis la fin de l'ère secondaire jusqu'à nos jours. Mais, cette protection efficace des ovules a imposé en retour le développement du processus de pollinisation et de germination des grains de pollen pour atteindre les ovules cachés dans l'ovaire en passant par le stigmate et le style.

Ce rôle des soudures ne s'est pas arrêté là et n'a pas cessé de s'exprimer au cours de l'histoire évolutive : le gynécée, plus que toute autre partie de la fleur, s'en trouve profondément bouleversé ce qui a donné lieu à la mise en place d'une extraordinaire diversité de situations, même si extérieurement elles paraissent souvent peu spectaculaires d'aspect.

■ Le gynécée, spécialiste ès-soudures !

Soudures entre carpelles

Près de 80 % des espèces de plantes à fleurs possèdent des carpelles soudés entre eux, partiellement ou totalement, chiffre qui en dit long sur l'importance de ce processus de soudure inégalé dans les autres parties de la fleur : on parle alors de gynécée syncarpe ou de syncarpie comme pour l'androcée.

Les gynécées libres

Nous allons d'abord observer les 20 % d'espèces chez qui les carpelles ne sont pas soudés entre eux pour mieux comprendre l'intérêt de cette tendance aussi généralisée. Parmi elles, 10 % ont un gynécée composé d'un seul carpelle et, évidemment, il ne peut y avoir de soudure entre carpelles ! La grande majorité de ces espèces appartient à l'ordre des Fabales et plus particulièrement à



Le pistil du pavot somnifère résulte de la soudure de nombreux carpelles en une seule masse centrale.

la famille des Fabacées, les ex-Papilionacées : le fruit, en général une gousse, conserve souvent le style à son extrémité comme chez les lupins, les pois ou les haricots et possède deux rangées d'ovules. Les autres 10 % concernent les espèces à carpelles plus ou moins nombreux mais entièrement libres même s'ils peuvent être serrés : on parle alors de gynécée apocarpe ou de dialycarpie. Ce cas de figure semble bien d'ailleurs correspondre à l'état ancestral.

Ainsi, les premières fleurs fossiles connues, datant de – 127 à – 120 millions d'années, ressemblent à celles des magnolias actuels avec de nombreux carpelles libres. Il n'y a donc rien de surprenant à constater que les espèces à gynécée libre se répartissent majoritairement dans des groupes plutôt proches de la racine de l'arbre des parentés, donc dans des groupes peu dérivés et assez proches de l'état ancestral. Les magnolias actuels constituent un bon exemple avec leur réceptacle couvert de carpelles libres mais très serrés, formant comme une sorte de cône allongé (voir photo p. 67). À maturité, ces carpelles donnent autant de follicules secs qui se fendent comme chez les pivoinés et laissent entrevoir des graines rouge vif. Les fleurs des renoncules (*Ranunculus*) dans l'ordre des Ranunculales présentent, elles aussi, une couronne de carpelles aplatis coiffés d'un stigmate en forme de crochet très court. Chez les Rosales, les Rosacées comme la benoîte urbaine (*Geum urbanum*) ont de nombreux carpelles couvrant le

À maturité, les carpelles libres de la benoîte urbaine deviennent autant de fruits accrocheurs.





réceptacle d'une boule verte hérissée avec les styles qui dépassent ; à maturité, chaque carpelle devient un petit fruit accrocheur à cause du style terminé en crochet et qui persiste sur le fruit contenant une seule graine.

Les gynécées soudés

La soudure des carpelles, la syncarpie, situation donc largement prédominante au sein des plantes à fleurs, peut s'exprimer à divers degrés. Nous allons parcourir quelques exemples contrastés parmi l'infinie palette des possibles en s'attardant surtout sur les critères pratiques pour déceler la syncarpie et reconstituer le nombre de carpelles impliqués.

Les nigelles (*Nigella*) illustrent les premières étapes vers la soudure des carpelles entre eux. Chez la nigelle de Damas (*Nigella damascena*), la soudure concerne quasiment l'ensemble des cinq ovaires mais les styles restent entièrement libres. À maturité, le fruit en forme de grosse vessie gonflée laisse clairement apparaître les sutures entre carpelles ; une coupe transversale vers la base de ce fruit révèle les cloisons juxtaposées, soudées mais ayant conservé, malgré tout, chacune leur autonomie. Chez d'autres espèces de nigelles, la soudure est encore moins avancée puisque la partie sommitale des ovaires reste libre. Les nigelles appartiennent à la même famille que les renoncules



Fleur de nigelle de Damas en fin de floraison. Les cinq carpelles soudés au centre de la fleur ont commencé à gonfler ; les styles allongés et un peu torsadés restent libres.

dont les carpelles sont entièrement libres. On voit donc ici se réaliser une ébauche de syncarpie mais incomplète : chaque carpelle conserve son style et les ovules qu'il contient seront fécondés par les seuls grains de pollen déposés sur son propre style.

Les lis (*Lilium*) semblent en apparence proches des nigelles avec leurs fruits en forme de capsules allongées cloisonnées en six parties correspondant à six carpelles ; par contre, au niveau de la fleur, le style unique est bien terminé par un stigmate unique. La soudure a donc été bien plus poussée dans ce dernier cas et les six carpelles partagent les mêmes style et stigmate. Petite différence de détail diront certains... sauf que cela change tout pour la fécondation : compte tenu de cette soudure étroite, les carpelles mettent en commun le tissu conducteur du style ou *compitum* ; les ovules de n'importe quel carpelle peuvent alors être fécondés par l'un quelconque des grains de pollen germés



sur le stigmate commun. Ce dispositif augmente nettement les chances de fécondation car autrement il faudrait des grains sur chacun des stigmates. Mais, en même temps, il impose une sélection plus efficace des grains en termes de compatibilité par centralisation du contrôle ! Il s'agit d'un progrès décisif puisqu'il touche directement au contrôle de la reproduction. Ceci explique la fréquence de cette forte tendance à la soudure des carpelles qui augmente le succès reproductif... sans en avoir l'air.

On devine donc la difficulté qu'il peut y avoir à connaître le nombre de carpelles de l'extérieur ! La situation se complique encore plus quand les cloisons entre carpelles soudés disparaissent, cédant la place à une grande chambre commune comme chez les silènes (*Silene*) : sur une fleur coupée en travers vers sa base, on observe les ovules tous groupés en une masse centrale dans une chambre unique. Pourtant, dans la fleur, on remarque la présence de cinq longs styles coiffant le sommet de cet ovaire commun (voir photo p. 134–135). Ceci permet donc de déduire que cet ovaire résulte en fait de la fusion totale des ovaires de cinq carpelles. Ainsi, on peut recourir aux styles quand ils sont encore présents pour compter les carpelles : la présence de deux grands lobes stigmatiques au sommet du style des fleurs des Astéracées comme chez le tournesol (voir photos p. 113) permet d'affirmer qu'il y avait originellement deux carpelles alors que l'ovaire ne contient qu'une seule loge avec un seul ovule. De la même manière, le stigmate à deux lobes au sommet du style unique de la fleur de pomme de terre (*Solanum tuberosum*) indique que le pistil unique provient de la soudure de deux carpelles.

Des rapprochements spectaculaires avec l'androcée

À quelques reprises au cours de l'histoire des plantes à fleurs, des fusions étroites entre gynécée et androcée ont eu lieu, combinant alors ces deux structures en une seule. Dans deux familles particulières, les orchidées et les asclépiades, déjà abordées dans le chapitre précédent à propos du pollen aggloméré, une structure entièrement nouvelle et originale s'est ainsi mise en place.

Les fleurs d'orchidées, comme celles des *Oncidium* d'Amérique du Sud, se singularisent par leur long ovaire qui semble porter la fleur comme un pédoncule et se raccorde sur le périanthé jaune taché de rouge avec un grand tépale élargi vers le bas, le labelle. De face, au cœur de la fleur, on distingue un creux verdâtre brillant cerclé de jaune et coiffé par une anthère en capuchon contenant la pollinie : c'est le gynostème, issu de la fusion styles, stigmates et anthères. Les lobes stigmatiques réceptifs au pollen encadrent la zone verte en deux plis jaunes tandis que le troisième au milieu (le

Fleurs d'*Oncidium*, orchidée exotique.





petit point rouge), le *rostellum*, forme une barrière empêchant le contact direct entre le propre pollen de la fleur et ses stigmates. L'association très étroite des deux structures a permis la mise en place du système très sophistiqué des pollinies. Chez les asclépiades, dans la famille des Apocynacées, la fusion conserve la symétrie rayonnée de la fleur en cinq secteurs, encerclé par la couronne de coupes et de cornes (voir photos des asclepiades p. 130–131) : les étamines se trouvent soudées entre elles et avec le gynécée sous la forme d'une tête stigmatique aplatie épaisse. On remarque la consistance épaisse et charnue de tous ces organes, indispensable pour conférer une certaine rigidité à cet édifice remarquable. Ces deux familles n'ont aucun apparentement et on voit bien que les structures mises en place, même si elles assurent des fonctions un peu similaires, restent fondamentalement différentes et non équivalentes. Cependant, dans les deux cas, cette soudure gynécée-androcée a accompagné l'évolution vers le pollen aggloméré en pollinies en y participant activement notamment par le biais de sécrétions du stigmate, par exemple. La voie unique vers un type de dispositif n'existe pas dans le cadre des processus évolutifs et la prédiction d'une nouvelle voie possible reste impossible tant les transformations sont nombreuses et s'enchaînent, finissant par oblitérer entièrement les structures originelles.

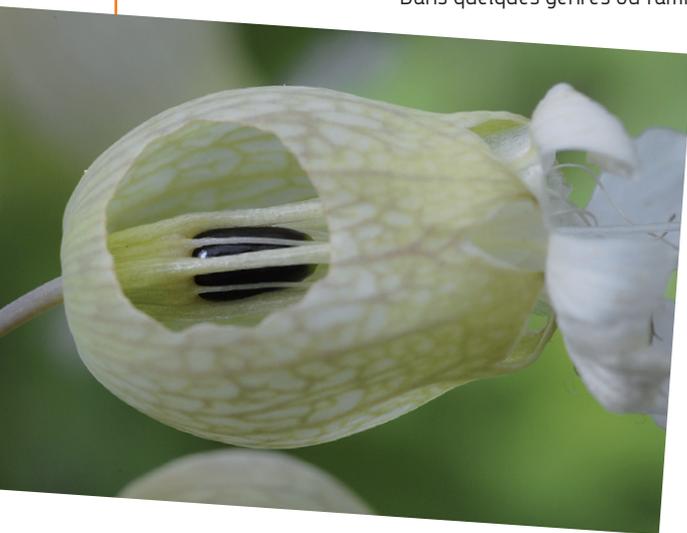
Fleur de silène vulgaire ouverte sur le côté : on voit le pistil noir surélevé.

■ Porter haut les organes sexuels !

La fixation du gynécée sur un réceptacle commun avec les étamines, le calice et la corolle peut présenter l'inconvénient relatif de tout mettre au même niveau.

Dans quelques genres ou familles, on observe l'apparition d'un pied qui surélève le gynécée (un gynophore) ou, mieux encore, un pied qui surélève le gynécée et l'androcée (un androgynophore).

Certains silènes comme le silène vulgaire (*Silene vulgaris*) possèdent ainsi un gynophore sous la forme d'un pied vert qui surélève l'ovaire noir, bien visible quand on déchire le calice renflé en forme d'outre. Cela permet aux styles, au moment de leur allongement, de dépasser nettement hors de la fleur. Chez la passiflore bleue, un androgynophore, sorte de colonne centrale, porte à la fois les cinq étamines versatiles et les trois styles nettement au-dessus du reste de





la fleur (voir photo p. 101). Comme les insectes butineurs tournent tout autour de la couronne à la recherche de l'abondant nectar caché dessous, leur dos effleure les anthères et aussi les gros stigmates violacés ; l'ovaire se présente sous la forme d'une boule verte centrale juste sous le « parapluie » des étamines et styles déployés. La hauteur de cet androgynophore varie beaucoup parmi les 600 espèces de passiflores notamment chez celles dont la corolle forme un long tube ; la longueur de cet organe semble bien liée au type de pollinisateurs : abeilles, colibris ou chauves-souris.

LA LANGUE DES FLEURS

LES PASSIFLORES OU FLEURS DE LA PASSION

Des fleurs aussi spectaculaires et aussi élégantes ont depuis longtemps attiré l'attention des hommes. Des missionnaires espagnols qui découvrirent ces fleurs en Amérique du Sud furent les premiers à associer les organes floraux de cette fleur à des symboles chrétiens et tout particulièrement à la Passion du Christ sur la croix. Et, la foi stimulant sans doute beaucoup l'imagination, ils finirent par y trouver tous les symboles possibles et imaginables : les trois stigmates violets et épais en forme de tête représentent les clous de la crucifixion ; les cinq étamines béantes (elles s'ouvrent en long), les blessures infligées au Christ ; la double couronne de franges bleues et blanches, la couronne d'épines ; les dix pièces vertes du périanthe (sépalés cornus et pétales internes), les dix apôtres (Judas et Pierre étaient absents !) ; les vrilles des feuilles, les fouets des bourreaux ! Alors, devant un tel déballage de signes « évidents », cette fleur ne pouvait qu'avoir été créée par Dieu ! CQFD.



■ L'ovaire enfoui dans la fleur

Si on compare la position globale du ou des ovaires dans la fleur par rapport aux autres pièces florales, on peut distinguer très grossièrement trois cas de figure même s'il existe de nombreux intermédiaires et des faux-amis... comme toujours :

- les pièces florales autres que le gynécée telles que le périanthe et l'androcée se trouvent fixées à la base du ou des ovaires si bien que ceux-ci se retrouvent au-dessus du reste de la fleur ; on parle alors d'ovaire supère ou bien l'on dit que la fleur est hypogyne (*hypo*, en dessous et *gyne* pour gynécée) comme celle de l'hellébore orientale (voir photo p. 68) ;

- les pièces florales sont fixées au-dessus du ou des ovaires qui se retrouvent enfoncés dans une coupe à laquelle ils sont soudés ; l'ovaire est infère et la fleur est épigyne comme au-dessus de l'ovaire ; la coupe qui enveloppe et protège les ovaires s'appelle un *hypanthium* (de *hypo*, dessous et *anthium*, fleur) ;

- les pièces florales autres que le gynécée sont « perchées » sur les bords d'une coupe ou d'un tube au fond duquel se trouve le ou les ovaires mais sans être soudés à cette coupe ; l'ovaire est supère puisqu'il est plus bas que les pièces florales mais la fleur est dite périgyne, ce qui la distingue du cas précédent (voir photo p. 17).

Les épilobes sont des plantes bien connues de la même famille que les onagres, c'est-à-dire les Onagracées ou Énothéracées. Le nom d'épilobe (*Epilobium* en latin scientifique) a été fondé par C. Gesner (1516-1565), naturaliste suisse qui a introduit la notion de genre en botanique : ce nom indique la position (*epi*, au-dessus) de la corolle au sommet de l'ovaire très allongé (*lobium*, pour les lobes de la corolle). Ce nom revient donc à dire ovaire infère et fleur épigyne ! Comme ce nom scientifique est passé dans l'usage populaire, beaucoup de gens croient qu'il vient du mot épi à cause de l'inflorescence qui est en fait une grappe car les fleurs sont pédonculées.



Le type ovaire supère correspond à l'état ancestral : c'est celui que l'on observe sur les premières plantes à fleurs fossiles connues ; il prédomine dans les lignées basales actuelles. L'ovaire infère est apparu de nombreuses fois dans diverses lignées et domine dans les groupes les plus dérivés comme les Astérales ou dans la famille hyper florissante des Orchidées avec plus de 20 000 espèces. D'autre part, même dans des groupes fossiles relativement anciens, on trouve déjà des ovaires infères : tout ceci indique clairement que l'ovaire infère doit, d'une façon ou d'une autre, procurer un ou des avantages adaptatifs qui augmentent le succès reproductif des espèces qui en sont dotées. L'hypothèse la plus communément admise mais qui reste à démontrer serait que l'enfouissement de l'ovaire dans une coupe à la base de la fleur le protégerait des morsures ou des piqûres des insectes attirés par les fleurs soit par le nectar et le pollen dans

le cadre de la pollinisation mais aussi tout simplement pour manger car la fleur en général est plutôt une bonne affaire du point de vue alimentaire ! On sait par ailleurs combien l'herbivorie, c'est-à-dire la consommation des parties végétales par les animaux n'a cessé de conditionner l'évolution des végétaux dans tous leurs organes et les fleurs ne font pas exception à la règle. Et, qu'y a-t-il de plus précieux dans une fleur que l'ovaire avec ses ovules ? De plus, l'ovaire, après la fécondation des ovules, se transforme en fruit et l'*hypanthium* associé à l'ovaire infère va participer à l'élaboration du fruit et à sa protection : double avantage donc !

■ Le stigmate, passage obligé pour la reproduction

Au vu des modalités de la reproduction chez les plantes à fleurs, le(s) stigmate(s), plus que tout autre organe de la fleur, apparaît(en)t comme le goulot d'étranglement, le passage obligé pour accéder aux ovules bien cachés dans le(s) carpelle(s). D'apparence insignifiant, souvent peu voyant, il n'en contrôle pas moins l'étape clé de la reproduction : la capture du pollen et sa germination.



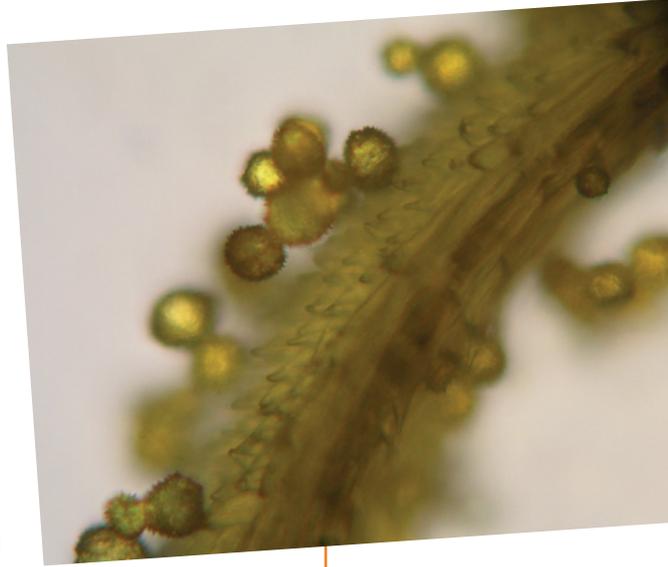
Stigmates de pissenlit recourbés en fin de floraison et recouverts de pollen.



Le stigmate, une éponge à pollen

Suite à l'acquisition du carpelle fermé, la grande nouveauté – et donc une innovation supplémentaire chez les plantes à fleurs – a été la réalisation de la pollinisation non plus directement au contact des ovules mais sur le carpelle lui-même au niveau de sa pointe transformée en un nouvel organe, le stigmate. Les grains de pollen doivent d'abord adhérer au stigmate avant d'entrer éventuellement en germination. La surface du stigmate joue donc un rôle central dans la « capture » du pollen même si celle-ci est souvent passive dans la mesure où un agent pollinisateur apporte le pollen.

Le plus souvent cette surface se trouve hérissée de papilles aux formes les plus variées et dont la taille est souvent corrélée avec celle des grains de pollen : ces papilles, qui sécrètent des substances collantes, servent en quelque sorte de piège à grains de pollen ; des stigmates de pissenlit (*Taraxacum officinale*) couverts de pollen observés au microscope ressemblent à une micro-forêt hérissée qui retient les grains de pollen. Suite à une activité intense de sécrétion, la surface peut devenir humide et se couvrir d'une pellicule épaisse collante qui va faciliter la germination quasi immédiate du pollen. À l'inverse, chez d'autres espèces, la surface du stigmate reste sèche avec juste une fine couche liquide ; quand les grains de pollen adhèrent et qu'ils sont reconnus, la surface s'hydrate ce qui autorise alors la germination. L'interaction de contact entre la surface stigmatique et les grains de pollen va décider de leur germination ou pas.



Détail d'un stigmate et de ses aspérités qui retiennent les grains de pollen, eux-mêmes avec une surface hérissée.

Le rejet de soi : une spécialité du stigmate

Dans près de la moitié des espèces de plantes à fleurs, le stigmate est le siège d'un processus d'identification du pollen particulièrement sophistiqué : l'auto-incompatibilité. Il s'agit d'une innovation spécifique aux seules plantes à fleurs aux conséquences génétiques considérables. Nous ne présenterons ici qu'un très bref aperçu des processus physiologiques complexes mis en jeu dans l'auto-incompatibilité ; ils font l'objet d'études approfondies et acharnées, compte tenu notamment des enjeux agronomiques, mais n'entrent pas dans le propos de cet ouvrage consacré avant tout aux formes et pas à la physiologie.



Les petites fleurs de la renouée des oiseaux sont caractéristiques des plantes autogames et donc autocompatibles.

Quand il y a auto-incompatibilité, la surface externe des grains de pollen mâles qui atterrissent sur le stigmate femelle entre en interaction avec ce dernier *via* des protéines de surface. Une réaction de type immunitaire, de rejet du soi, a lieu sous le contrôle génétique d'un seul gène présentant de nombreuses versions ou allèles. Si le stigmate d'une plante auto-incompatible reconnaît du pollen comme provenant d'elle-même, que ce soit de la même fleur ou d'une autre fleur de la même plante, deux scénarios peuvent se dérouler :

- le pollen commence à germer et les tubes polliniques s'insinuent dans le style ; l'interaction entre le tube et les tissus du stigmate et du style enclenche alors un dépôt de callose dans le tube, substance qui forme un bouchon et bloque la croissance du tube ; il semble que ce soit le cas le plus fréquent ;
- le pollen ne germe pas dès lors qu'il est reconnu comme appartenant au soi.

Le contrôle génétique des deux modalités diffère profondément mais le résultat reste identique : la fécondation des ovules s'avère impossible.

Chez les espèces non dotées de ce système, les fleurs peuvent en revanche être pollinisées par leur propre pollen ou par du pollen de fleurs de la même plante mais aussi par le pollen d'autres fleurs de la même espèce : ces espèces sont donc autocompatibles.

L'acquisition ou non de cette barrière qu'est l'auto-incompatibilité interfère profondément avec le mode de reproduction auquel la plante peut accéder :

– si la plante est auto-incompatible, alors la fécondation des ovules d'une fleur ne devient possible qu'avec du pollen issu d'une fleur d'une autre plante de la même espèce ; le mode de reproduction imposé *de facto* devient la reproduction croisée ou allogamie obligatoire. Mais, même si la plante est autocompatible, d'autres dispositifs peuvent rendre l'autoreproduction très improbable tant et si bien que 80 % des espèces de plantes à fleurs actuelles pratiquent l'allogamie dominante. Ces dispositifs sont souvent d'ordre physique ou temporel, empêchant l'autopollinisation, le dépôt du pollen sur son propre gynécée ou sur ceux des fleurs de la même plante ; certains de ces dispositifs très élaborés seront abordés dans la suite du chapitre. Ceci confirme rétrospectivement les observations de C. Darwin qui, dès 1876 avait avancé l'hypothèse forte que la majorité des plantes à fleurs évitaient l'autopollinisation alors qu'il ne disposait que d'une base de données bien plus restreinte ;



L'autogamie, un système qui n'a pas que des inconvénients

La plupart des fleurs sont hermaphrodites, possédant les deux types d'organes sexuels. Le rapprochement physique des étamines et des carpelles porteurs des stigmates devrait en toute logique faire de l'autogamie le mode de reproduction dominant. Or, nous avons vu que ce n'est pas le cas mais que néanmoins 20 % des plantes à fleurs pratiquent l'autogamie dominante : cela prouve que, au-delà d'inconvénients majeurs, il doit y avoir quelques avantages.

L'inconvénient majeur de l'autogamie touche à la variabilité génétique très faible qu'elle induit : on obtient une descendance consanguine, ce qui diminue considérablement la viabilité des graines et plantules : graines avortées, faible nombre de graines par fruit, taux de germination très faible, plantules faibles qui ne réussissent pas à se développer au-delà d'un certain stade... Bref, autant de conséquences sans appel sur les chances de maintien de l'espèce dans le moyen terme ! Remarquons que l'autogamie entre fleurs d'une même plante ou géitonogamie peut s'avérer très légèrement moins défavorisante car des mutations peuvent se produire dans les bourgeons qui produisent les fleurs et introduire une faible variabilité génétique sur une même plante.

Pourtant, à y regarder de plus près, il existe bien des avantages à l'autogamie :

- elle apporte l'assurance d'une reproduction à tous les coups, notamment si les individus sont rares ou dispersés ou si l'environnement ne procure pas de pollinisateurs potentiels. Ainsi, les plantes autogames ont beaucoup plus de chances de réussir dans les actes de colonisation ponctuelle de nouveaux milieux à partir d'un seul ou de quelques individus. Ceci explique la fréquence de l'autogamie chez les plantes des milieux bouleversés par l'homme tels que les cultures, les terrains vagues, les chantiers... D'ailleurs, nous avons vu que des plantes autrement allogames pratiquent une autogamie facultative en dernier recours comme chez les Astérales où les stigmates se recourbent en fin de floraison pour aller cueillir leur propre pollen, récupéré par le style, si la pollinisation externe n'a pas eu lieu ;

- elle engendre certes une faible variabilité génétique mais c'est mieux que la reproduction asexuée par clonage comme le bouturage naturel par exemple ;

- elle permet d'économiser les ressources. Pas besoin de produire du nectar ni du pollen en grande quantité, ni des fleurs au périanthe voyant... ; l'autogamie reste plus fréquente chez les espèces annuelles à petites fleurs ; par exemple, dans la flore des champs cultivés ou des lieux perturbés par l'homme, on trouve de nombreuses espèces à autogamie dominante comme l'arabette des dames (*Arabidopsis thaliana*), le géranium fluet (*Geranium pusillum*) ou la renouée des champs (*Polygonum aviculare*) ;

- enfin, l'autogamie permet à de petites populations très localisées de s'adapter à un environnement hostile si une mutation favorable très rare apparaît et autorise la colonisation ; l'autogamie empêche que cette mutation rare ne se retrouve diluée et éliminée par le jeu des croisements. C'est ainsi que se forment des espèces nouvelles très locales de Graminées adaptées à des terrils hyper pollués par des métaux lourds dans d'anciennes mines.

Dans la pratique, la plupart des plantes autogames pratiquent ponctuellement la reproduction croisée quand les circonstances s'y prêtent : les autogames obligatoires sont très rares. Sans le savoir, au cours de son histoire, l'homme s'est appuyé sur l'autogamie pour domestiquer diverses céréales. Il a sélectionné des populations locales de Graminées sauvages aux grains nourrissants, qui ne tombaient pas trop tôt et qui conservaient ces qualités de génération en génération du fait de leur autogamie. Ainsi, le blé pratique l'autopollinisation automatique dans la fleur en bouton. L'avantage majeur, c'est que les qualités sélectionnées ne seront pas diluées par les croisements et seront conservées.



– si la plante est autocompatible, elle peut donc être pollinisée par son propre pollen mais souvent l'autopollinisation n'a pas lieu. Pourtant, on sait maintenant que 20 % des espèces de plantes à fleurs ont développé une autogamie prédominante voire obligatoire dans des cas extrêmes. Autrement dit, ces plantes contredisent en apparence l'hypothèse précédente ; en tout cas, elles nous disent que l'autogamie doit apporter aussi certains avantages.

Le cas le plus extrême d'autogamie obligatoire concerne les fleurs qui ne s'ouvrent jamais et dans lesquelles a lieu l'autopollinisation : on parle de fleurs



cléistogames (de *cleistos*, fermé et *gamos*, mariage). Ce processus est bien connu chez de nombreuses violettes comme la violette hérissée (*Viola hirta*) qui, après les fleurs de printemps à reproduction croisée produit sous les feuilles, à la base de la plante, de petites fleurs roses fermées insignifiantes, qui donnent autant de fruits sous forme de capsules rondes et blanches. Les grains de pollen germent dans les anthères, transpercent la paroi de celles-ci et atteignent les stigmates tout

Capsules blanches de la violette hérissée issue de fleurs cléistogames en fin de printemps.

près compte tenu du format compacté et réduit de ces fleurs. On interprète cette production tardive en fin de printemps comme une assurance de reproduction au cas où la première vague aurait échoué ce qui arrive parfois à cause des gelées tardives par exemple. Ce processus existe, souvent méconnu et difficile à déceler, chez diverses plantes comme certaines onagres où toutes les fleurs sont alors cléistogames, des balsamines...

Il semblerait que dans l'histoire évolutive des plantes à fleurs, l'auto-incompatibilité corresponde à l'état ancestral mais ceci reste impossible à prouver directement sur les plantes fossiles vu qu'il s'agit d'un processus physiologique. Certains ont proposé que la fermeture des carpelles sur eux-mêmes à partir d'une feuille carpellaire avait été sélectionnée du fait qu'elle évitait la fécondation directe du pollen sur les ovules : le carpelle impose, lui, le passage par le stigmate et donc la possibilité d'un contrôle comme un poste-frontière en somme ! Dans cette hypothèse, l'autocompatibilité serait donc un état dérivé acquis secondairement par perte de l'auto-incompatibilité. Cela va à l'encontre



de la fausse idée souvent répandue en matière d'évolution comme quoi les changements vont du simple au compliqué. Ici, si cette hypothèse est avérée, ce serait l'inverse ! Dans un avenir proche, les analyses génétiques devraient permettre d'avancer un début de réponse à cette question en précisant la répartition de l'auto-incompatibilité au sein des familles dans l'arbre de parentés.

Le stigmate à l'horloge sexuelle

Parmi les dispositifs évoqués précédemment supposés rendre l'autogamie improbable, celui du décalage dans le temps de la maturité des étamines et du ou des stigmates a été très largement retenu au cours de l'évolution des plantes à fleurs : on estime en effet que 87 % des espèces présentent, au moins à un certain degré, une séparation dans le temps de la fonction mâle – présence d'étamines et libération du pollen – et de la fonction femelle – réceptivité des stigmates et germination possible des grains de pollen. Ce dispositif quasi-universel a, donc, reçu le nom de dichogamie (de *dichê*, divisé en deux et *gamos*, mariage). On perçoit immédiatement l'intérêt de ce décalage temporel : dans une fleur donnée, le pollen ne peut polliniser les stigmates de sa propre fleur même s'il se dépose dessus (et encore faut-il que les stigmates soient déployés et accessibles). Rien n'empêche, en revanche, que du pollen venant d'une autre fleur de la plante n'arrive sur un stigmate, s'il se trouve réceptif en même temps. Dans de nombreux cas, cependant, cette séparation n'est que partielle : il peut y avoir un certain chevauchement entre les deux phases successives.

Cette dichogamie au sein de la fleur peut se retrouver à des échelles supérieures comme celle des inflorescences, ce qui renforce son efficacité et évite la géitonogamie, la pollinisation entre fleurs de la même plante :

- la synchronisation du stade mâle ou femelle dans une partie d'une inflorescence comme par exemple dans les inflorescences des Lamiacées où les fleurs d'un même étage fleurissent de manière synchrone ; ceci n'empêche pas la circulation du pollen d'un étage à l'autre mais il se trouve que souvent les insectes ne butinent qu'un étage et passent à une autre plante ;

- la synchronisation de toutes les fleurs d'une plante, au même stade, en même temps, qui est connue dans une quarantaine de familles.

Deux grandes modalités de la dichogamie existent parmi les plantes à fleurs :

- la version « mâle d'abord, femelle ensuite » avec, en premier lieu, la maturité et la déhiscence des étamines puis, quelques jours plus tard, la réceptivité des stigmates, ce qui pourrait se traduire par : c'est la protandrie



Fleur d'épilobe à feuilles étroites juste épanouie, de profil, au stade mâle. Le style est rabattu en arrière et les stigmates sont groupés en une seule masse ; les anthères des étamines se tiennent en avant.



Fleur au stade femelle, trois jours plus tard, de face. Le style est revenu en avant et les stigmates se sont déployés en croix ; on note le pollen qui les recouvre ; les anthères des étamines commencent à se flétrir.

(de *prôtos*, le premier et *andros*, mâle) ; on parle donc de fleur protandre. C'est la variante de loin la plus répandue ;

– la version inverse « femelle d'abord, mâle ensuite » : c'est la protogynie (de *gynê*, femelle) et on parle de fleurs protogynes.

Nous avons déjà évoqué la protandrie à propos de la présentation secondaire du pollen sur le modèle en piston dont elle était le corollaire indispensable : les stigmates ne mûrissent et ne s'écartent qu'après avoir traversé le tube formé par les étamines mûres. Nous allons ici détailler le cas de l'épilobe à feuilles étroites (*Epilobium angustifolium*), exemple historique dont J. G. Kölreuter (1733–1806) avait fait en 1761 un rapport détaillé dans son ouvrage fondateur de *La Science de la pollinisation (Vorläufige Nachricht)*. Cette espèce colonise en masse les clairières forestières. Les longues grappes de fleurs rose vif s'épanouissent en été et la floraison progresse typiquement du bas vers le haut : on voit successivement des fruits allongés issus de fleurs fécondées, des fleurs épanouies, des fleurs en bouton prêtes à s'ouvrir et des boutons à peine formés au sommet. Une fleur donnée s'ouvre toujours au stade mâle : les anthères des étamines en avant, commencent à s'ouvrir tandis que le long style



se trouve rabattu en arrière et que les quatre stigmates restent groupés : on devine à peine les lignes de séparation entre ces stigmates. Dès le lendemain, le style entreprend une lente rotation vers l'avant tandis que les quatre stigmates commencent à se séparer légèrement. Deux à trois jours plus tard, alors que les anthères sont vides, le style se retrouve en avant avec les stigmates largement déployés en croix et déjà couverts du pollen déposé au cours des visites des bourdons et des abeilles, ardents pollinisateurs de ces épilobes. Pendant ce temps, la fleur située juste au-dessus qui s'est épanouie un jour après, elle, se trouve au stade mâle. Le comportement des bourdons participe à limiter la géitonogamie : ils abordent l'inflorescence par en bas, souvent déjà chargés de pollen, et trouvent donc des fleurs au stade femelle sur lesquelles ils récoltent du nectar avant de monter visiter les fleurs au stade mâle et de récolter du nouveau pollen. Ils ne butinent souvent que quelques fleurs par inflorescence pour passer ensuite à une autre plante proche, d'autant que cette plante croît toujours en peuplements denses. Ce dernier comportement, outre des motifs de rentabilité de récolte, serait une parade contre les araignées souvent campées en embuscade sur les inflorescences : autrement dit, l'attitude des bourdons n'a rien d'une quelconque attention envers l'épilobe et son mode de reproduction !

Donc, en pratique, pour repérer les stades sexuels d'une plante, il faut observer l'état des anthères (fermées, ouvertes ou vides et flétries) et des stigmates (refermés ou déployés, couverts de pollen). Ainsi, chez la rose trémière (*Alcea rosea*), la position déployée en feu d'artifice des stigmates indique que la fleur se trouve au stade femelle et que ses étamines situées en dessous sont vidées de leur pollen. Le bourdon qui visite cette première fleur à peine ouverte au stade mâle récolte du nectar à la base et s'enduit de pollen mais les stigmates sont repliés. Sur une autre fleur au stade femelle, les stigmates déployés collecteront le pollen transporté.

La protogynie, bien moins répandue, domine dans certains groupes comme les magnolias. Dans les inflorescences complexes des arums (voir photo p. 49), la spathe fonctionne comme un piège : des mouches, spécialistes des matières en décomposition, sont attirés à la fois par l'odeur forte

Bourdon en train de butiner dans une fleur de rose trémière. Le bouquet d'étamines déployées saupoudre le corps velu du bourdon.





Fleur protogynie d'une magnolia : les carpelles sont déjà fanés alors que les étamines s'ouvrent.

d'urine et la chaleur dégagée par le spadice en massue. Ils entrent en franchissant la barrière de poils raides stériles qui empêche les visiteurs plus gros, indésirables, d'entrer et restent emprisonnés car les parois internes de la spathe deviennent très glissantes. Le temps de leur séjour forcé qui va durer un à deux jours, ils vont féconder les fleurs femelles à la base avec le pollen, issu d'une autre inflorescence, qu'ils portaient en arrivant ; puis les fleurs mâles s'épanouissent et aspergent les moucherons de pollen ; les parois internes de la spathe se rident rendant la fuite possible. Le flétrissement des fleurs stériles qui gardent l'entrée ouvre grand les portes du piège : les mouche-

rons peuvent s'échapper, couverts de pollen et... prêts, peut-être, à se refaire piéger ! Dans de nombreux genres de plantes à fleurs, les espèces protandres et protogynes se côtoient même si les secondes restent minoritaires.

La rareté relative de la protogynie s'explique sans doute par le fait que le gynécée se développe après l'androcée dans la fleur et que cela suppose un contrôle plus complexe. Pourtant, la protogynie semble plus efficace car, dans ce cas, il n'existe aucun risque que du pollen aille sur les stigmates de la fleur alors que dans une fleur protandre au stade femelle, il peut toujours rester un peu de pollen résiduel du stade mâle. Ceci permet de supposer que la contrainte du développement l'emporte sur l'avantage reproductif. D'autre part, il semble que les espèces protogynes soient plutôt pollinisées par le vent ou par des insectes tels que des coléoptères, comme chez les magnolias : il y aurait donc un lien avec le mode de pollinisation. Il faut aussi remarquer que bon nombre d'espèces, qu'elles soient protandres ou protogynes, restent par ailleurs auto-incompatibles, ce qui ressemble à une double sécurité un peu contradictoire et coûteuse ! Donc, la dichogamie doit procurer d'autres avantages que la simple imposition de la reproduction croisée. Une hypothèse a été avancée à ce propos : la protandrie éviterait que du pollen se dépose inutilement sur les stigmates de la fleur – puisque souvent elle est auto-incompatible et que ce pollen ne peut germer – et qu'en plus, il occupe une place qui serait non disponible ensuite pour d'autres grains. La protandrie optimiserait ainsi la dispersion du pollen en le mobilisant entièrement. Reste à le démontrer.



Quand le stigmate se fait masculin...

Dans une fleur, les étamines peuvent bénéficier de deux atouts attirant des pollinisateurs qui pourront prendre en charge du pollen : le nectar, produit à leur base même si ce n'est pas forcément par elles-mêmes et le pollen – le gynécée et tout particulièrement le(s) stigmate(s) ne peu(ven)t au maximum offrir que du nectar. Le pouvoir d'attraction des stigmates se trouve donc d'emblée défavorisé ce qui peut diminuer le succès reproductif dans sa phase femelle pour la capture du pollen et la fécondation. Ce problème se trouve renforcé chez les espèces à fleurs unisexuées séparées, soit des fleurs mâles à étamines, soit des fleurs femelles à pistils. Sous la pression de la sélection naturelle, chez diverses espèces à fleurs unisexuées, on note ainsi l'apparition de stigmates d'aspect très particulier qui les font ressembler à... des étamines, ce qui permet de contourner le point faible évoqué ci-dessus, quitte à abuser les clients ! L'exemple des courges (*Cucurbita*) ne manque pas de convaincre : les fleurs femelles présentent un aspect surprenant avec des stigmates volumineux qui ressemblent étrangement à... des anthères soudées entre elles typiques des fleurs mâles : on peut assimiler cette ressemblance à une forme de mimétisme, le sexe femelle imitant le sexe mâle ce qui attirerait les pollinisateurs en quête de pollen et faciliterait la fécondation. On remarquera de plus que, dans le cas des courges, les fleurs mâles et les fleurs femelles se trouvant sur une même plante, la probabilité qu'un bourdon visite une fleur femelle après avoir visité une fleur mâle est grande, d'autant qu'il aura conservé l'image de la fleur mâle et de sa provende de pollen.

Bourdon roux en train de butiner une fleur femelle de coloquinte. Les quatre stigmates déployés en croix simulent étrangement des anthères ; le pollen sur le dos du bourdon provient de la visite d'une fleur mâle avant celle-ci.





Entrée de la corolle en forme de trompette d'une fleur de bignone. Le stigmate présente ses deux lobes aplatis dépliés en avant, des étamines aux anthères groupées deux par deux.

Des stigmates chatouilleux

Chez les bignonées (*Campsis*), le stigmate présente deux lobes aplatis en forme de feuille dont seules les faces internes assurent la réception du pollen. Ce stigmate déplié se trouve positionné un peu en avant des étamines à l'entrée de la gorge du tube floral et, de ce fait, ne passe pas inaperçu. Quand un insecte pollinisateur entre dans la fleur, il se pose sur la lèvre inférieure qui sert de piste d'atterrissage ; sa tête ou son dos entre d'abord en contact avec le stigmate et y dépose du pollen sur les faces internes des lobes bien exposées, s'il en porte du fait de la visite d'une autre fleur ; aussitôt, les deux lobes se replient et, quand l'insecte sort à reculons, couvert du nouveau pollen sur son dos – car les anthères s'appuient sur le plafond de la corolle –, il ne touche plus que les faces externes des lobes non réceptives. Au bout d'un certain temps, les deux lobes se redéplient. Ce type de stigmate ne se retrouve que dans quelques familles de fleurs et encore au sein d'une partie des espèces de chacune d'elles, ce qui indique une apparition indépendante. Ce dispositif offre deux avantages : il prévient l'autopollinisation car, quand l'insecte sort, le stigmate ne peut être pollinisé et il avertit les autres visiteurs potentiels que, momentanément, le bar à nectar est fermé puisqu'il vient d'être vidé. Ceci peut conduire à une meilleure fidélisation des pollinisateurs pour qui la récompense est assurée.



■ Le style, l'antenne du gynécée

Le style relie l'ovaire au stigmate et sert de lieu de passage aux tubes polliniques issus de la germination des grains de pollen sur le stigmate. Cette fonction reste évidemment capitale vu qu'elle conditionne la réussite de la fécondation. Mais le style assure souvent une autre fonction majeure dans la reproduction : en tant qu'antenne porteuse des stigmates, il conditionne leur positionnement dans l'espace de la fleur et notamment par rapport aux anthères. Si la position du ou des stigmates diminue très fortement la probabilité de capter directement (sans intervention extérieure) du pollen des anthères de la même fleur, alors les risques d'autopollinisation ou d'encombrement du stigmate par du pollen non compatible et d'autogamie s'en trouveront considérablement réduits, ce qui améliore le succès reproductif. C'est une forme d'hercogamie (de *herco*, barrière et *gamos*, mariage), c'est-à-dire la séparation dans l'espace de la présentation et de la réception du pollen.

La mise à l'écart du stigmate

La forme la plus classique d'hercogamie se manifeste par une position extérieure du style et du stigmate par rapport aux anthères des étamines. Elle peut s'obtenir par un style plus long que les filets et qui place le ou les stigmates au-delà des anthères comme dans le cactus de Noël (*Schlumbergera*) originaire d'Amérique du Sud : les colibris qui visitent cette fleur s'approchent de face, touchent en premier le stigmate rouge vif et y déposent éventuellement du pollen s'ils en portent sur eux ; puis, en s'approchant encore plus pour puiser le nectar avec leur langue dans le tube de la corolle, ils vont toucher les étamines et recueillir à leur insu du pollen. On parle dans un tel cas d'hercogamie dite d'approche.

La distanciation stigmate-anthères peut aussi résulter d'une forte courbure du style qui ainsi s'écarte de l'androcée comme dans les fleurs d'hémérocalles (voir encart « La langue des fleurs » p. 156). Dans les fleurs à corolle en tube, il suffit que le stigmate se projette un peu en avant des anthères pour que le dispositif fonctionne comme chez les penstemons (voir photo p. 116) avec, en prime, le staminode en bas mis aussi en avant.

Fleur de cactus de Noël de profil. Le stigmate en massue, rouge vif, se trouve placé bien en avant des anthères jaunes des étamines aux filets blancs par le long style courbé rouge.



L'HÉMÉROCALE, LA « FLEUR D'UN JOUR »

Les hémérocailles (*Hemerocallis*) sont connues depuis l'Antiquité et cultivées en Chine depuis près d'un millénaire. Leur berceau se situerait de l'Europe centrale à l'Asie jusqu'en Corée mais on a du mal à délimiter l'aire de répartition spontanée pour ces espèces qui se naturalisent facilement à partir des jardins. Le nom hémérocaille provient directement de leur nom grec latinisé (*Hemerocallis*) construit sur les racines *hemera*, jour et *kalos*, belle, « beauté d'un jour » par allusion à la brièveté des fleurs qui ne restent ouvertes qu'une journée et fanent. On retrouve cette particularité dans le nom anglais de *daylily* (lis d'un jour). Dans le calendrier républicain, le 21 mai s'appelle hémérocaille !

Introduites en Europe dès le premier siècle après Jésus-Christ, ces fleurs ont connu un succès bien mérité qui n'a jamais cessé et qui a conduit à la sélection et à la création de près de 38 000 cultivars !

Fleur d'hémérocaille cultivée de profil. Le style orangé terminé par un stigmate clair se tient à l'écart des anthères des étamines redressées presque à la verticale.



Souvent, l'hérogamie se combine avec la dichogamie c'est-à-dire la séparation dans le temps. C'est le cas pour l'épilobe à feuilles étroites longuement détaillée à propos de la dichogamie : au début, le style s'écarte des étamines mises en avant puis se déplie pour revenir devant et placer les stigmates en avant des étamines. Dans la présentation secondaire du pollen à piston chez les Astéracées, les stigmates, après l'ascension du style, se retrouvent de la même manière perchés bien au-dessus des étamines.

Chez les iris (*Iris*), la transformation du style lui-même participe à une forme originale d'hérogamie. La fleur comporte six tépales ayant l'aspect de pétales :

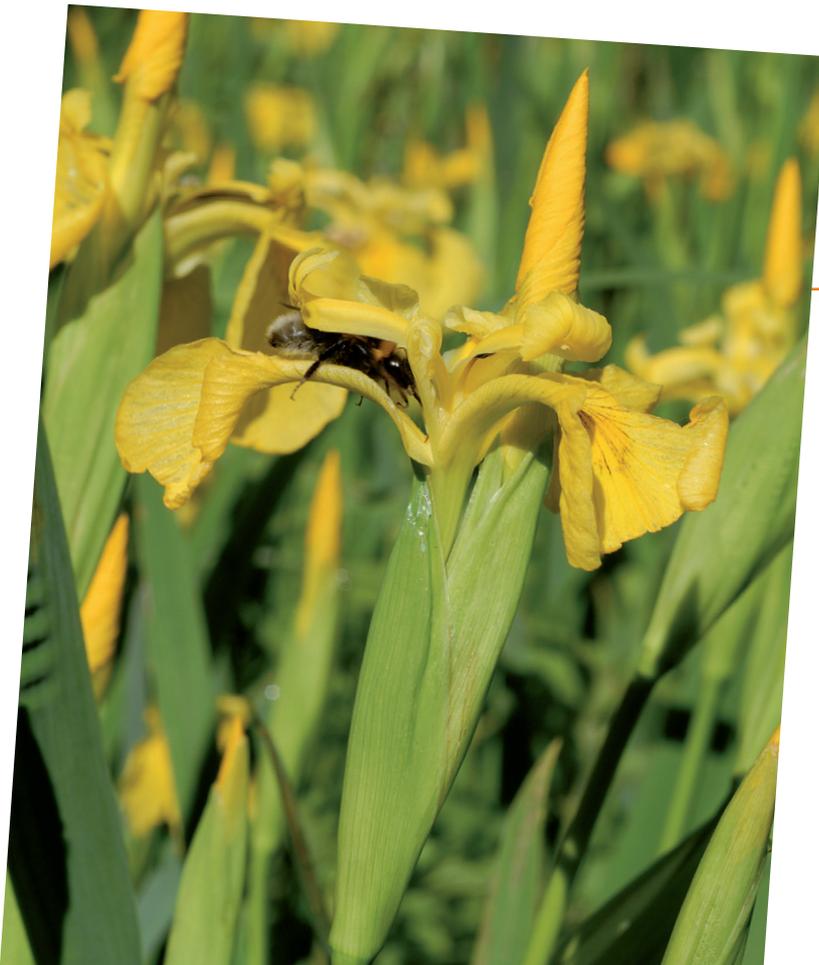


Fleur d'Iris d'Allemagne (*Iris germanica*) vue de dessus : on a enlevé un style. Les trois tépales externes avec leur barbe jaune sont recouverts chacun par une coiffe claire, le style, terminé par une languette recourbée, le stigmate. L'étamine unique blanche avec une anthère courbée apparaît sous le style qui a été enlevé.



trois internes, les étendards, dressés au centre et trois externes qui retombent comme des langues et portent une crête de poils colorés. Ces derniers sont coiffés d'une lame claire aplatie qui correspond au style et terminée par une languette redressée qui est le stigmate ! Chacun des trois styles en forme de pétale cache sous sa courbure une étamine unique tournée vers l'extérieur. Quand un bourdon veut accéder au nectar sécrété tout au fond de la fleur, il se pose sur le tépale retourné en forme de langue, s'avance et touche alors la face externe du stigmate en languette, seule réceptive, face à lui, et y dépose du pollen s'il en porte. Ensuite, il s'insinue sous le style en soulevant et en appuyant ce qui explique que les bourdons soient pratiquement les seuls à y arriver ; au passage, il se fait barbouiller le dos velu avec le pollen de l'anthère déployée au-dessus de lui. Il ressort à reculons mais cette fois son dos ne va toucher que le dessous du stigmate qui, lui, n'est pas réceptif !

Plus l'écart entre le stigmate et les anthères est grand et plus on doit s'attendre à une reproduction croisée dominante puisque l'autopollinisation se



Bourdon en train de butiner une fleur d'Iris faux-acore (*Iris pseudo-acorus*). Le bourdon a dû forcer le passage pour se glisser sous le style tout en s'appuyant sur le tépale en forme de langue rabattue ; le pollen de l'anthère de l'étamine cachée sous le style va déposer son pollen sur le dos du bourdon.



trouve très limitée. Cela a pu être vérifié expérimentalement chez certaines espèces mais il existe des exceptions. Ainsi, chez le narcisse à longue spathe (*Narcissus longispathis*) des montagnes du Sud-Est de l'Espagne, les fleurs en forme de trompette fleurissent tôt au printemps et présentent un style qui dépasse nettement des anthères, arrivant au niveau de la couronne qui encadre la gorge de la fleur. Or, une étude précise a montré que cette espèce produit beaucoup de graines par autogamie même si leur survie est moindre, y compris quand le stigmate est nettement éloigné des anthères. La réponse à cette anomalie se trouve dans le comportement des abeilles pollinisatrices : quand elles sortent de la fleur après avoir butiné le nectar au fond, elles restent un moment à se chauffer au soleil sur la couronne (nous sommes en montagne, au printemps), avant de repartir tout en se toilettant pour ramasser le pollen collé sur leurs poils : ce faisant, elles déposent du pollen de la fleur sur le stigmate même si elles avaient en entrant déposé du pollen extérieur. Cet exemple nous impose l'humilité dans l'interprétation et la généralisation des processus évolutifs et des soi-disant avantages que peut procurer un tel dispositif : tout dépend du contexte !

De toute façon, l'hercogamie ne présente pas une fiabilité totale : il suffit que le pollinisateur visite successivement plusieurs fleurs de la même plante. Mais, contrairement à la dichogamie, elle présente le gros avantage de tout assurer en une fois : récolte et dépôt du pollen. La distance stigmate-anthères varie souvent beaucoup selon les individus au sein d'une même espèce : ainsi, chez le narcisse évoqué précédemment, cette distance varie de 1 à 10 mm selon les individus. Cette variable peut donc faire l'objet de processus sélectifs selon le contexte et notamment selon les pollinisateurs. Notons enfin que, comme pour la dichogamie, l'hercogamie se trouve souvent associée à l'auto-incompatibilité ce qui prouve que la restriction de l'autogamie ne doit pas être la seule force qui a sélectionné aussi souvent l'hercogamie.

■ Varier les styles

Dans tous les cas précédents, même si les fleurs varient au cours du temps comme par exemple dans le cadre de la dichogamie, toutes les fleurs d'une même espèce et de surcroît toutes les fleurs d'une même plante possèdent la même conformation. Une autre voie offrant une barrière à l'autogamie a émergé dans diverses lignées par l'apparition, au sein d'une même espèce et souvent sur une même plante, de fleurs de conformation différente à partir de variations sur deux thèmes : la position des étamines et la longueur des styles.

Une première forme curieuse de telles variations concerne l'orientation des styles dans des fleurs par ailleurs régulières ou presque : soit ils sont dirigés vers la droite, soit ils sont dirigés vers la gauche. Ces deux formes ou morphes floraux existent le plus souvent sur la même plante : on parle d'énantiostylie (de *enantia*, opposé, inverse). Si l'on plaçait deux morphes devant un miroir, l'un serait l'image de l'autre. Dans un cas comme dans l'autre, le ou les styles se trouvent écartés des anthères : il s'agit donc d'une forme d'hercogamie. Cette position entraîne un dépôt du pollen sur un côté du corps de l'insecte visiteur ; s'il rend visite à une autre fleur de la même plante, il peut avoir affaire à une fleur orientée dans l'autre sens et auquel cas, le dépôt de son propre pollen a peu de chance de se produire sur le stigmate, le corps de l'insecte se trouvant en quelque sorte du mauvais côté. Un exemple connu de tous nous est fourni par les fleurs du saintpaulia (*Saintpaulia*) avec, par exemple, cette fleur droitère qui côtoie des fleurs gauchères sur le même pied. L'énantiostylie se retrouve chez de nombreuses espèces de morelles (*Solanum*). On pense que cette forme de dissymétrie a servi de tremplin à l'évolution vers les fleurs irrégulières ce qui est le cas chez le saintpaulia où la corolle présente une certaine dissymétrie.

Bien plus élaborée et subtile est l'hétérostylie avec deux ou trois formes de fleurs différentes pour une même espèce selon la position relative des stigmates et des anthères. Ce dispositif, connu actuellement dans au moins 25 familles de plantes à fleurs, avait déjà largement attiré l'attention de Charles Darwin qui y consacra un ouvrage en 1888, *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species* (Les différentes formes de fleurs sur des plantes de la même espèce) (voir encart sur C. Darwin p. 160), avec notamment un long chapitre consacré au cas des primevères et un autre aux salicaires, les deux exemples que nous allons détailler ci-dessous.

Rappelons d'abord quelques caractères morphologiques des fleurs de primevères en général : le calice soudé forme une outre côtelée qui enveloppe le reste de la fleur ; la corolle soudée elle aussi forme un tube allongé qui s'évase vers le haut et se termine par les lobes étalés des pétales souvent tachés de rouge ; les étamines épipétales à filet très court sont fixées sur le tube de la corolle ; un ovaire unique arrondi se loge au fond du calice surmonté d'un style

Fleur de saintpaulia. Le style est décalé vers la droite par rapport au bouquet d'anthères ; on remarquera aussi que la corolle est irrégulière avec ses trois pétales supérieurs nettement plus petits que les trois inférieurs.





Charles Darwin, chantre de l'hétérostylie

De Charles Darwin, la plupart des gens connaissent son ouvrage *De l'origine des espèces* qui a posé les bases de la théorie de l'évolution à partir, notamment, de son voyage au tour du monde à bord du Beagle. Mais ce que beaucoup ignorent, c'est la masse considérable de données accumulées par C. Darwin à partir d'observations et d'expériences réalisées pendant des décennies dans son jardin et ses serres. Son sens remarquable de l'observation et sa démarche scientifique très rigoureuse en ont fait un naturaliste hors pair, champion de l'accumulation patiente des faits et des observations. La botanique a toujours occupé une place centrale dans ses observations ; il a consacré plusieurs ouvrages aux végétaux dont un sur les effets de la reproduction croisée, un sur

les orchidées et leurs modes de pollinisation et il a, toute sa vie, échangé avec des botanistes de renom comme J. Hooker, l'un de ses meilleurs amis.

À propos des primevères, il a cultivé et étudié plusieurs espèces : la primevère officinale (*Primula veris*), la primevère vulgaire (*Primula vulgaris*) et diverses espèces exotiques ornementales. Son analyse s'appuie sur les sources les plus variées. Là, il note par exemple que les enfants de la campagne savent très bien faire la différence entre les deux morphes de primevère officinale quand il s'agit de faire des colliers de fleurs car ils ont remarqué que les fleurs à style long au tube plus large s'enfilaient plus facilement. Il mesure la longueur des styles, la taille des stigmates, le diamètre des grains de pollen... et dresse un portrait détaillé des deux morphes. Surtout, il entreprend sur plusieurs années des cultures expérimentales avec pollinisation croisée manuelle ou, au contraire, pose de filets autour des fleurs pour empêcher toute intervention extérieure, et compare la production de graines et leur viabilité en les mettant à germer. Il traite les données obtenues de manière statistique pour rendre possible les comparaisons. Il accumule en parallèle de patientes observations sur le terrain : nature des pollinisateurs habituels, fréquence des visites... Bref, son travail constitue un modèle du genre en matière de



Touffe fleurie de primevère officinale.

recherche scientifique expérimentale rigoureuse et suivie.

Il introduit un vocabulaire spécifique pour qualifier les différentes combinaisons possibles : il parle de « *legitimate union* » si l'une des formes est pollinisée par du pollen d'une autre forme et de « *illegitimate union* » si le pollen vient de la même forme, notamment au cours des pollinisations manuelles imposées. Ses résultats montrent clairement que les fécondations du premier type produisent beaucoup plus de graines avec un fort taux de viabilité que celles du second type. La meilleure traduction de cette expression n'est pas le terme « légitime » qui comporte une forte connotation finaliste et morale, ce qui n'était pas du tout l'esprit de C. Darwin, mais plutôt « qui fonctionne bien ».

C. Darwin avait déjà recensé 14 familles de plantes à fleurs pour lesquelles l'hétérostylie était confirmée alors que ce processus n'a été décrit pour la première fois qu'en 1793 par C.K. Sprengel qui n'avait pas pu alors expliquer le sens de cette hétéromorphie.

allongé terminé par un stigmate unique qui résulte de la fusion de plusieurs carpelles en un seul ; le nectar s'accumule autour de l'ovaire tout au fond du tube floral. Les insectes pollinisateurs qui sont essentiellement des bourdons ou des papillons de nuit se posent sur la partie évasée de la corolle et introduisent leur tête dans l'entrée pour atteindre avec la trompe ou la langue le nectar au fond.

La primevère officinale, le « coucou » des campagnes, présente deux types de pieds dans une proportion moyenne de 50 % portant chacun un type de fleurs différent :

- des fleurs de la forme « clou ». De l'extérieur, on ne voit émerger de la gorge de leur corolle que le gros stigmate rond mais les étamines ne sont pas visibles de l'extérieur ; si on déchire le calice et la corolle, on voit que les anthères se trouvent fixées à mi hauteur tandis que le style porte le stigmate à l'entrée de la gorge ; on parle de fleurs à style long ou longistylée ;

- des fleurs de la forme « paillette ». La gorge révèle les cinq anthères dressées en pyramide mais pas de stigmate visible ; une coupe montre le stigmate porté à peine à mi-hauteur du tube de la corolle tandis que les étamines se trouvent fixées à la gorge de la corolle ; ce sont des fleurs dites à style court ou brévistylées ; c'est pourquoi dans le cas des primevères, on parle de distylie.



Fleur longistylée de primevère officinale : le calice et la corolle ont été déchirés en long.



Fleur brévistylée de primevère officinale.



	Fleur à style long	Fleur à style court
Partie étalée de la corolle au-dessus des anthères	Longue	Courte
Forme du stigmate	Globuleux	Un peu en creux au sommet ; aplati
Forme des papilles microscopiques qui tapissent la surface du stigmate	Longues	Courtes (2 à 3 fois moins longues)
Diamètre moyen des grains de pollen imbibés d'eau	0,0254 mm Forme oblongue	0,038 mm Forme sphérique

Les différences ne s'arrêtent pas là comme le résume ce tableau comparatif, inspiré des données compilées par C. Darwin.

Quand un insecte visite par exemple une fleur à style court, le pollen de celle-ci se dépose sur une partie précise de son corps ; celle-ci, quand il va visiter une fleur à style long, va se trouver juste à la hauteur du stigmate. À l'inverse, dans une fleur à style long, le pollen va se déposer sur une autre partie du corps de l'animal, une partie de la trompe en fait, qui se retrouvera à la hauteur du stigmate de la fleur à style court. Dans les deux cas, anthères et stigmate se trouvent décalés, ce qui correspond à une forme classique d'hérogamie. De plus, les papilles à la surface du stigmate jouent un rôle d'intercepteurs des grains de pollen : compte tenu des tailles respectives de ceux-ci et de la forme des papilles, on voit que le pollen des fleurs à style court sera plus facilement retenu par les papilles des stigmates des fleurs à style long... et *vice versa*.

Le second cas encore plus impressionnant concerne la salicaire commune (*Lythrum salicaria*), une plante des lieux humides chez qui on recense trois formes florales différentes du fait de la présence de deux cercles d'étamines de longueur différente : style long-étamines moyennes et courtes ; style moyen-étamines longues et courtes ; style court-étamines longues et moyennes ; on parle donc de tristylie chez cette espèce.

Le plus surprenant aussi bien chez les primevères que chez les salicaires, c'est que cette hétérostylie se double d'une seconde sécurité : l'auto-incompatibilité ! Autrement dit, même si un insecte qui butine une fleur

Fleur de salicaire commune du type style long-étamines moyennes et courtes ; on a enlevé deux des pétales pour faciliter l'observation.

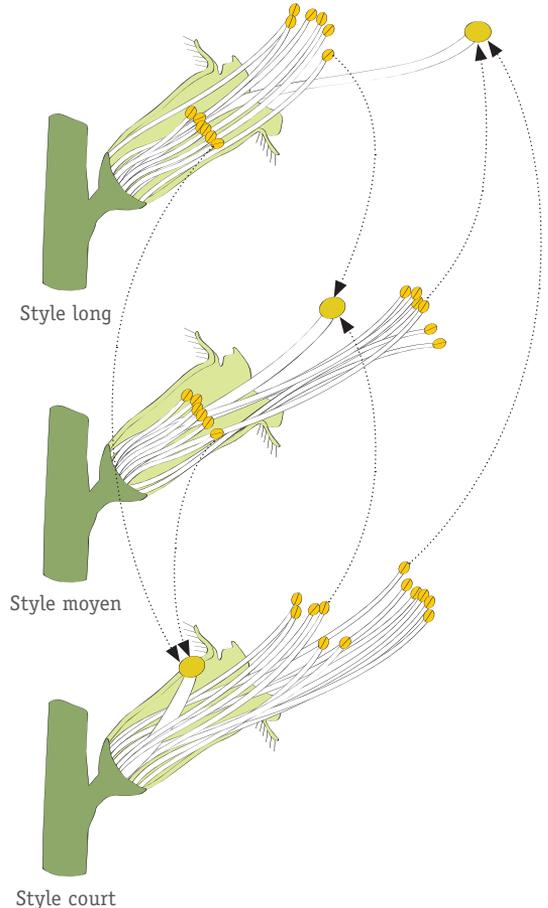


de primevère à style court prend du pollen à l'entrée et qu'il en dépose un peu sur le stigmate en dessous – ce qui paraît très peu probable compte tenu de l'endroit de la trompe où se sera déposé ce pollen –, ce pollen ne germera pas ou ne donnera que très peu de graines viables. Chez la salicaire, le schéma ci-dessous résume les combinaisons qui aboutissent à la fécondation réussie des ovules, les « *legitimate unions* » selon C. Darwin. La règle générale est assez facile à dégager : le pollen des étamines longues va avec le style long et ainsi de suite !

Le contrôle génétique des traits morphologiques des fleurs est assuré par des « super-gènes » qui dirigent par ailleurs le système d'incompatibilité, liant ces deux propriétés qui se complètent.

L'hétérostylie, apparue de nombreuses fois indépendamment au cours de l'évolution, domine dans certaines familles : les Linacées, les Lythracées avec les salicaires, les Boraginacées, les Gentianacées... La famille qui compte le plus d'espèces hétérostylées, sans doute plus que toutes les autres réunies, est celle des Rubiacées, la famille des garances, des gaillets, du café et des gardénias. Apparemment, l'hétérostylie ne peut se réaliser que dans des fleurs de taille moyenne avec un nombre assez bas d'étamines. La tristylie est nettement plus rare et connue notamment dans la famille de la jacinthe d'eau, les Pontédériacées, ou dans celle des oxalis, les Oxalidacées.

On peut s'interroger sur l'intérêt évolutif d'un tel dispositif dès lors qu'il se trouve complété par le système redoutablement efficace de l'auto-incompatibilité. Un raisonnement évolutionniste amène à affirmer que l'hétérostylie apporte forcément un plus à l'incompatibilité pour expliquer son occurrence répétée. L'hypothèse proposée et communément admise serait que l'hétérostylie empêche le dépôt de pollen sur le stigmate, pollen perdu puisque non compatible. Cela signifie absence de gaspillage de pollen pour la plante donc économie de ressources et d'énergie qui peuvent être allouées à d'autres



Les trois types de fleurs de la salicaire commune vues en coupe (reproduit avec l'autorisation de J. van Wyhe ed., *The Complete Work of Charles Darwin Online*, <http://darwin-online.rg.uk/>).



fonctions comme la production de graines et évitement de l'encombrement du stigmate par du pollen non compatible et donc autant de place en moins pour le pollen étranger à la plante.

■ Quand le gynécée fait chambre à part...

Le trait le plus surprenant peut-être des plantes à fleurs, comparées aux autres êtres vivants, c'est l'incroyable diversité des systèmes sexuels mis en œuvre dans leur reproduction. Nous en avons déjà abordé un certain nombre dans les chapitres précédents comme, par exemple, la dichogamie mais nous avons laissé de côté la répartition des sexes. C. Darwin avait interrogé cette diversité sexuelle et y a consacré au moins trois ouvrages.

Globalement, 85 % des espèces de plantes à fleurs ont des fleurs hermaphrodites ou bisexuées avec des organes reproducteurs mâles et femelles réunis dans la même fleur. Mais environ 15 % ne répondent pas à ce schéma général : on trouve dans cet ensemble une grande diversité de systèmes reproducteurs avec de nombreux intermédiaires, témoins de ce polymorphisme sexuel si particulier et souvent déroutant. On peut répartir ces 15 % d'espèces non hermaphrodites en trois grandes catégories que nous détaillerons ensuite et dont nous allons chercher à comprendre le sens évolutif :

- les deux sexes sont portés par des individus génétiquement distincts ; en langage populaire, on dira des pieds mâles et des pieds femelles – ce sont les plantes dioïques (de *di*, deux et *oikos*, habitation). Le processus associé s'appelle la diécie ou dioécie. Il concerne entre 4 et 6 % des espèces ;
- les deux sexes se trouvent représentés sur toutes les plantes mais dans des fleurs séparées. Il y a des fleurs mâles et des fleurs femelles sur la même plante ; ce sont les plantes monoïques et on parle de la monoécie qui concerne environ 5 % des espèces. Dans ces deux cas, les fleurs sont donc unisexuées ;
- enfin, véritable caverne d'Ali Baba de la sexualité, il existe des systèmes sexuels qu'on pourrait qualifier de mixtes associant des plantes ou fleurs hermaphrodites à des plantes ou fleurs mâles et/ou femelles, soit au moins cinq systèmes différents et une myriade d'intermédiaires !

La diécie ou la séparation radicale des deux sexes

Au moins 160 familles de plantes à fleurs comprennent quelques espèces dioïques ; parmi celles-ci, seules quelques-unes comptent une majorité de telles espèces comme par exemple la famille des orties ou Urticacées. Selon les espèces concernées, les pieds mâles et femelles peuvent être plus ou moins différenciés.



Fleurs de deux pieds de houblon. À gauche, fleurs staminées d'un pied mâle. À droite, fleurs pistillées d'un pied femelle.



Par exemple, chez le houblon (*Humulus lupulus*), les pieds mâles portent des fleurs à étamines en grappes rameuses pendantes tandis que les pieds femelles portent les fameux « cônes », inflorescences à pistils, utilisés dans la fabrication de la bière. En revanche, chez la bryone dioïque (*Bryonia cretica*), Cucurbitacée grimpante très commune, seule une observation rapprochée permet de distinguer les deux sexes : pieds à fleurs mâles avec des étamines en forme de stigmates comme chez les courges et pieds à fleurs femelles avec les ovaires infères bien visibles. Sinon, pour être sûr, il ne reste qu'un recours pratique : si le pied porte des fruits, alors il s'agit forcément d'un pied femelle. Parmi les espèces dioïques communes de notre flore, on peut citer le houx (*Ilex aquifolium*), les compagnons blanc et rouge (*Silene alba* et *dioica* p. 134–135), la grande ortie (*Urtica dioica*) ou la petite oseille (*Rumex acetosella*), les saules (*Salix*).

Chez les espèces dioïques cultivées pour leurs fruits ou leurs graines, la diécie autorise à planter une très forte proportion de plants femelles, seuls producteurs de fruits et seulement quelques pieds mâles pour assurer la pollinisation : c'est le cas pour le palmier dattier (*Phoenix dactylifera*), le papayer (*Carica papaya*) ou l'actinidier de Chine (*Actinidia esculenta*) plus connu sous le nom de kiwi. Dans le cas du dattier, dans les oasis sahariennes, on assiste même manuellement la pollinisation en grimpant dans l'arbre et en plongeant une inflorescence mâle dans la spathe de l'inflorescence femelle.

Le développement floral reste fondamentalement hermaphrodite dans le sens où, au début du développement, des ébauches des deux types d'organes



Seuls les pieds femelles de l'actinidier de Chine portent des fruits ou kiwis.



se forment. La formation des fleurs unisexuées se fait par une absence d'initiation ou un avortement au cours du développement de l'une des deux ébauches : il y a soit développement d'une stérilité mâle ce qui donne une fleur femelle, soit développement d'une stérilité femelle qui donne une fleur mâle. La fleur hermaphrodite est donc bien la condition ancestrale dont sont dérivées les fleurs unisexuées. Dans le cas d'un avortement des ébauches, celui-ci peut être complet ou pas, conduisant à la persistance d'organes réduits sous forme de staminodes ou de pistillodes ou, même, à des organes de l'autre sexe mais non fonctionnels. Ainsi, chez le compagnon rouge (*Silene dioica*), les fleurs femelles conservent à la base de leur ovaire des vestiges très réduits d'étamines non fonctionnelles. Dans six familles de plantes, on a pu montrer que, à la manière de ce qui se passe chez les animaux, des chromosomes sexuels contrôlent le développement des deux types de plantes : chez les silènes, il existe des individus porteurs de chromosomes sexuels X et Y qui sont les pieds mâles et des individus XX femelles comme chez les mammifères. Mais ce système n'a rien d'universel et varie selon les familles concernées.

Fleurs femelles d'un érable negundo qui donneront des fruits.



Une séparation radicale des deux sexes chez un petit nombre d'espèces dans un univers foncièrement hermaphrodite amène à s'interroger sur l'intérêt de la diécie. D'emblée, on comprend qu'elle impose la reproduction croisée et constitue un antidote radical à l'autogamie et à la consanguinité, devenue impossible, avantage reproducteur important comme nous l'avons vu. Mais, pour certains botanistes, l'avantage majeur serait ailleurs : pour une plante, répartir ses ressources différemment entre les deux sexes pourrait, dans certains contextes, s'avérer moins coûteux et plus efficace. L'érable negundo (*Acer negundo*), espèce exotique qui s'est propagée le long de nos cours d'eau, illustre bien cette hypothèse : la majorité des espèces d'érables ont des fleurs hermaphrodites pollinisées par des insectes alors que l'érable negundo, dioïque, est pollinisé par le vent. La séparation des deux sexes faciliterait la dispersion du pollen par les fleurs mâles seules sur leur arbre, sans l'obstacle des organes femelles. La plante mâle peut produire plus de pollen et de fleurs ce qui augmente les chances de réussite de la pollinisation par le vent ;



la plante femelle, de son côté, peut allouer un maximum de ressources à la production de graines et à leur maturation. En revanche, le point faible tout aussi évident concerne le fort risque d'échec de la reproduction car les deux individus de sexes opposés doivent se trouver non loin l'un de l'autre et le pollen être obligatoirement transporté de l'un à l'autre pour assurer le succès de la reproduction. Ceci explique sans doute la quasi-absence de la diécie chez les plantes herbacées qui colonisent les milieux perturbés ou instables. En tout cas, il ressort nettement que la diécie reste associée à des contextes particuliers, dont les conditions ont permis sa sélection et son maintien. Ainsi, on observe que la flore des grandes îles très éloignées des continents comporte une proportion anormalement élevée d'espèces dioïques : par exemple, 28 % des espèces des îles Hawaii sont dioïques.

Si on analyse la répartition des familles avec des espèces dioïques au sein de l'arbre de parentés, on constate un très fort éparpillement qui conduit à supposer que la diécie serait apparue indépendamment au moins une centaine de fois ! Il faut sans doute relier ce fait à la diversité des situations qui ont pu favoriser ponctuellement sa différenciation et son maintien. De plus, on a pu mettre statistiquement en évidence des corrélations significatives avec certaines caractéristiques écologiques : la diécie semble donc apparaître plus souvent chez des espèces tropicales ligneuses de type arbres, arbustes ou lianes, ayant une pollinisation par le vent ou par l'eau plutôt que par les animaux, et avec des fleurs et des inflorescences de petite taille et des fruits charnus. Une autre tendance répandue chez les plantes dioïques concerne leur aptitude à la multiplication végétative ; ainsi, l'élodée du Canada (*Elodea canadensis*), plante aquatique introduite en Grande-Bretagne dans les années 1830 sous la forme d'individus femelles, s'est propagée dans toute l'Europe uniquement par voie clonale en se bouturant naturellement tout en continuant à produire des fleurs femelles jamais fécondées.

Enfin, il faut noter que la diécie absolue reste en fait très difficile à prouver et que régulièrement chez des espèces réputées strictement dioïques, on trouve des individus – ou plus souvent des populations locales – hermaphrodites, ce qui dénote une constante évolution du système selon les variations des conditions.

La monoécie ou la séparation sans être séparés !

On peut dire qu'une plante monoïque est hermaphrodite avec des fleurs unisexuées : chaque plante peut produire du pollen et des ovules. Une bonne partie de ce qui a été dit pour la diécie s'applique donc plus ou moins au cas de la monoécie.



Rameau de noisetier en fin d'hiver portant les deux types de fleurs : les fleurs mâles regroupées en chatons pendants et une fleur femelle, petite ronde, repérable à ses stigmates charnus rouge vif.

De nombreuses plantes monoïques sont pollinisées par le vent. Parmi les Graminées, le maïs constitue un exemple connu de tous (*Zea mays*). Plusieurs familles d'arbres et arbustes des régions tempérées avec des inflorescences en chatons peuvent être considérées comme les champions de la monoécie : le bouleau blanc (*Betula alba*), au printemps, présente des chatons mâles pendants, très proches de ceux du noisetier, un autre membre de la famille des Bétulacées, et des chatons femelles plus discrets redressés ; chez le noisetier (*Corylus avellana*), la discrétion des fleurs femelles contraste avec les chatons mâles très voyants : elles ont l'aspect de bourgeons coiffés d'une couronne de stigmates rouge vif. Néanmoins, on trouve aussi des espèces monoïques pollinisées par des insectes comme parmi les Cucurbitacées avec les courges, courgettes et autres melons.

Comparée à la diécie, la monoécie offre l'avantage de faciliter la pollinisation vu que les fleurs

des deux sexes se trouvent côte à côte avec en contrepartie des risques de fécondation avec le pollen d'une fleur de la même plante. L'acquisition de la protandrie permet de contourner cet écueil avec la maturité décalée des fleurs mâles et femelles. On a observé de plus chez de nombreuses espèces d'arbres monoïques que les jeunes pieds ne produisent pratiquement que des fleurs mâles alors que les arbres plus âgés, qui ont eu le temps d'accumuler des réserves dans les tissus ligneux, se spécialisent dans la production de fleurs femelles et donc des fruits ; on atteint ainsi une sorte de diécie dans le temps très modulable. Et il semble bien que l'on touche là à l'avantage majeur que procure la monoécie : une grande plasticité pour répartir les ressources au cours du temps ou selon les fluctuations des conditions environnementales.

Si l'association étroite avec la pollinisation par le vent semble prévaloir, elle n'est pas la seule. Une étude récente sur 1 113 espèces d'arbres des forêts pluviales du Nord-Est de l'Australie indique une forte proportion d'espèces monoïques avec aussi des espèces dioïques. On pense que cette fréquence anormale s'explique par le mode de pollinisation de ces espèces : les fleurs sont visitées essentiellement par des insectes généralistes, peu spécialisés et peu efficaces en matière de transport du pollen comme des coléoptères, des mouches ou petites abeilles, en l'absence de pollinisateurs plus spécialisés



comme les chauves-souris, les oiseaux nectarivores ou les grandes abeilles. La monoécie, dans ce contexte, devient plus efficace que la diécie en rapprochant les fleurs unisexuées. Monoécie et diécie ne sont en fait que deux extrêmes d'un *continuum* de systèmes sexuels avec une foule d'intermédiaires dont nous allons présenter quelques exemples.

Sexualités mixtes : tout est permis !

En combinant les deux systèmes ci-dessus avec la conservation partielle de l'hermaphroditisme, on obtient, en théorie, au moins quatre combinaisons possibles :

- des plantes avec des individus mâles qualifiés de « femelles stériles » et des individus hermaphrodites (on parle d'espèces androdioïques) ;
- des plantes avec des individus femelles dits « mâles stériles » et des individus hermaphrodites (on parle d'espèces gynodioïques) ;
- des plantes avec des fleurs mâles et des fleurs hermaphrodites sur le même pied (on parle d'espèces andromonoïques) ;
- des plantes avec des fleurs femelles et des fleurs hermaphrodites sur le même pied (on parle d'espèces gynomonoïques).

Ces quatre systèmes sexuels existent dans la réalité même s'ils n'ont pas tous la même fréquence mais, en plus, on trouve des systèmes mélangés : par exemple des pieds hermaphrodites et des pieds mâles ou des pieds femelles ; tout dépend de l'échelle à laquelle on se place : station restreinte, population locale ou ensemble de l'aire de répartition. On appréhende ici la diversité et la complexité de la reproduction des plantes à fleurs, domaine d'études qui a connu ces dernières décennies un regain d'attention considérable notamment par rapport à l'évolution de ces systèmes selon les populations. Dans le cadre de cet ouvrage, nous ne ferons que citer, sans entrer dans les détails, un ou deux exemples passionnants néanmoins et qui nous apprennent beaucoup sur les mécanismes évolutifs. La complexité des systèmes eux-mêmes se double d'une difficulté de terrain : nombre d'espèces aux fleurs insignifiantes conservent en apparence un aspect hermaphrodite mais avec, par exemple, des étamines au pollen stérile, ce qui les rend fonctionnellement femelles !

Le terme de gynodioïque a été inventé par C. Darwin, dans un article de 1877 repris dans son ouvrage de 1888 (*op. cit.*)

Pieds de maïs fleuris : les fleurs mâles au sommet et les fleurs femelles à mi-hauteur.





à propos d'une espèce qui est restée d'actualité comme sujet d'études approfondies : le thym (*Thymus vulgaris*), plus connu sous le joli surnom de farigoule. C. Darwin avait remarqué l'existence de deux types de pieds : les uns à fleurs plus grandes et plus claires, faciles à repérer avec les étamines qui dépassent, sont les pieds à fleurs hermaphrodites ; les autres aux fleurs plus petites et plus foncées sont les pieds à fleurs mâles stériles, autrement dit « femelles » et dont ne dépasse que le style fourchu au bout. Comme pour les primevères, C. Darwin entreprit des cultures dans son jardin et constata que les pieds « femelles » produisaient en moyenne plus de graines que les pieds hermaphrodites. Prudemment, faute d'avoir plus d'informations sur les mécanismes sous-jacents, C. Darwin proposa que les pieds mâles stériles, n'ayant pas à produire de pollen, bénéficiaient d'une allocation de ressources plus importante leur permettant de produire plus de graines. Ce résultat fut confirmé dans les années 1980 avec des nuances du fait de possibilités d'autogamie entre fleurs hermaphrodites et d'hybridation entre les deux types de pieds. De plus, il a été montré que selon les conditions environnementales (milieu instable cultivé par l'homme ou milieu rocailleux aride), les proportions des deux types de pieds variaient et que la période de floraison des pieds mâles stériles était plus courte que celle des pieds hermaphrodites. Enfin, d'autres études sur des espèces de thym espagnols très proches ont montré que les fleurs femelles recevaient moins de visites de la part des abeilles domestiques du fait de leur taille plus petite mais réussissaient à avoir une charge de pollen étranger sur

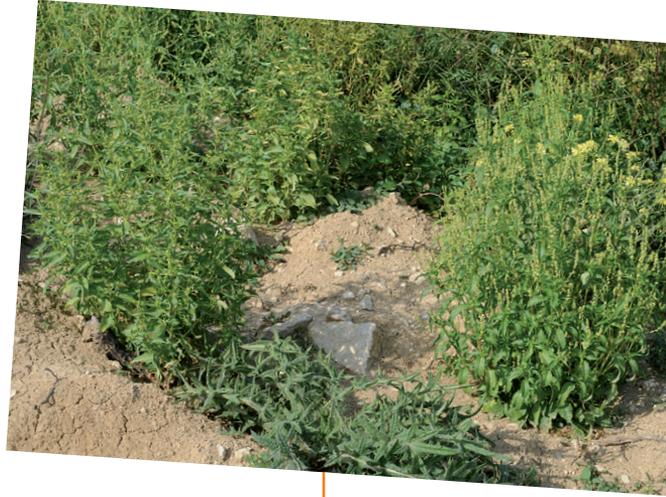
Thym vulgaire avec des fleurs femelles.



leurs stigmates supérieure à celles des fleurs hermaphrodites. L'analyse des graines produites par les fleurs femelles indique un poids moyen légèrement supérieur et un taux de germination supérieur, confirmant les résultats de C. Darwin. Si on ajoute les données génétiques et cytologiques avec deux types de gènes localisés dans des compartiments différents des cellules, on aboutit à un système incroyablement sophistiqué mais très plastique : le maintien de la gynodioécie chez une espèce ou dans une population locale résulte donc d'un subtil équilibre entre des facteurs en apparence contradictoires. Parmi les autres espèces gynodioïques, on peut citer de nombreuses plantes de la même famille que le thym (Lamiacées) : la marjolaine (*Origanum vulgare*), la menthe aquatique (*Mentha aquatica*), la brunelle vulgaire (*Prunella vulgaris*)... En revanche, la variante opposée, les plantes androdioïques, reste extrêmement rare et n'est connue que dans quelques cas.



Contrairement à ce qui se passe pour les espèces dioïques mixtes ci-dessus, la version monoïque mâle mixte ou andromonoïque reste assez courante notamment parmi les Apiacées ou ex-Ombellifères : certaines ombelles qui composent l'ombelle comportent des fleurs hermaphrodites et d'autres essentiellement des fleurs mâles. Repérer ces deux types de fleurs n'est pas évident chez ces espèces aux fleurs petites ; par contre, lorsque la floraison est achevée, en observant les ombelles fructifiées, on repère rapidement où étaient les fleurs mâles par l'absence de fruits formés.



La mercuriale annuelle (*Mercurialis annua*)

illustre la diversité des systèmes sexuels pouvant exister pour une même espèce à travers son aire de répartition et la difficulté à les ranger dans une catégorie sexuelle précise. Cette espèce, de la famille des Euphorbiacées, est très commune dans toutes sortes de milieux perturbés par les activités humaines : cultures, friches, chantiers... ; elle est pollinisée par le vent. Sur l'essentiel de son aire de répartition européenne, cette espèce est dioïque avec des pieds mâles à fleurs staminées presque nues et des pieds femelles aux fleurs réduites aux pistils. Mais on trouve des populations monoïques en Espagne centrale puis androdioïque en Espagne du Sud et Maroc, et d'autres populations monoïques au Maroc occidental ! On assiste actuellement à une progression des variantes dioïques vers le nord de l'Espagne où elles supplantent les variantes monoïques. L'équilibre entre ces différentes orientations sexuelles reste donc instable et soumis à de constants réajustements. Associées à cette diversité de systèmes sexuels, on note de fortes variations dans le nombre de chromosomes pouvant être multipliés de deux à douze fois, variations qui auraient permis ces changements de systèmes sexuels ! Cette complexité semble s'expliquer par des migrations anciennes après les dernières glaciations avec des changements chromosomiques au cours de celles-ci.

Mercuriale annuelle :
à gauche, un pied
femelle et à droite
un pied mâle.

On aura compris que la sexualité des plantes à fleurs se caractérise par une diversité foisonnante toujours en pleine effervescence ; dans ce contexte mouvant, le changement climatique actuel risque de bouleverser de nombreuses situations et de modifier profondément la reproduction de nombreuses espèces. Ce n'est rien d'autre que l'évolution toujours en marche dans un monde toujours instable !



A close-up photograph of two bright orange flowers, likely chrysanthemums, with numerous water droplets on their petals. The flowers are set against a background of lush green leaves. A small insect is visible on one of the petals. A semi-transparent brown rectangular box is overlaid on the bottom right of the image, containing white text.

**Des couleurs,
des formes,
des odeurs
et des goûts**



Des couleurs, des formes, des odeurs et des goûts



Dans les deux chapitres précédents, nous avons souligné un aspect essentiel de la reproduction des plantes à fleurs : éviter l'autoreproduction et assurer une reproduction croisée. Dans ce contexte, la pollinisation constitue le cœur de la reproduction et conditionne le succès reproductif de l'espèce. Au fil de l'histoire évolutive des plantes à fleurs, un réseau d'interactions extraordinairement complexe et diversifié s'est tissé avec les agents pollinisateurs et notamment avec les animaux. La mise en place de ces interactions s'est accompagnée, sous la pression permanente de la sélection naturelle, de transformations innombrables.

Les fleurs, résultent donc d'un long façonnage qui dure depuis près de 150 millions d'années ; tout dans la fleur, la couleur, la forme, l'odeur... a une histoire en grande partie liée à la pollinisation. Nos sens d'humains perçoivent les fleurs à travers nos références, les usages éventuels que nous pouvons en faire et notre histoire, laquelle se trouve complètement extérieure à ce réseau d'interactions : aucun de nos ancêtres dans la lignée humaine n'a jamais participé à la pollinisation des fleurs ! Notre lecture sensorielle anthropocentrée ne donne qu'une image complètement déformée de la réalité biologique de la fleur, un formidable outil dédié à la reproduction et tout particulièrement à la pollinisation ! Ce chapitre se propose donc de donner quelques clés pour décoder ce que disent les fleurs de leur histoire évolutive à travers les signaux visuels (formes et couleurs), olfactifs (odeurs, parfums) ou gustatifs (nourriture).



■ Page précédente

Capitules de souci officinal
(*Calendula officinalis*).

La coloration orange provient de la présence de pigments du type caroténoïdes.

■ Vive la couleur !

De tous les signaux émis par les fleurs, la couleur reste, pour l'œil humain, le plus attractif et le plus séduisant. Nos liens culturels et affectifs avec les fleurs s'enracinent dans cette perception visuelle, la vue étant notre sens prédominant dans la perception du monde qui nous entoure. Nous allons devoir d'emblée nous décentrer par rapport à cette déformation sensorielle et nous interroger notamment sur ce que voient réellement les pollinisateurs, au rang desquels ne figurent qu'une infime minorité de mammifères comme nous ! Il est bien vrai que les fleurs diffèrent fortement entre elles par le biais des couleurs mais nous négligeons d'autres signaux comme les odeurs pour lesquels nos compétences ne nous permettent guère de détecter de subtiles différences.

À quoi servent réellement les couleurs des fleurs ?

Notre perception humaine des couleurs a conduit historiquement à ne considérer celles-ci que comme moyen direct d'attirer les pollinisateurs avec la notion de syndromes de pollinisation, c'est-à-dire l'idée que des types de couleurs se trouvent associés à des types de pollinisateurs : les « fleurs à colibris », par exemple, seraient plutôt rouge écarlate ou les « fleurs à sphinx » plutôt blanches. Si l'on caricature, cela revient un peu à dire « telle fleur est de telle couleur pour attirer tel type de pollinisateur », énoncé finaliste s'il en est ! Il ne faut donc pas s'étonner si cette notion de syndromes de pollinisation, bien installée depuis le XIX^e siècle, a fait l'objet au cours des dernières décennies de polémiques et de réajustements.

La comparaison des capacités visuelles et neurosensorielles des divers types de pollinisateurs confirme pourtant cette idée de couplage couleur-pollinisateur : tous n'ont pas la même vision des couleurs, loin s'en faut. Ainsi, la plupart des insectes, sauf les papillons, perçoivent les ultra-violets que notre œil ne perçoit pas : cela signifie qu'ils ne voient pas les fleurs telles que nous les voyons ; les abeilles et bourdons perçoivent très peu le rouge et ont



du mal à le différencier du vert sous une lumière faible alors que certains papillons, eux, le perçoivent. Les oiseaux, dont les colibris connus pour leur rôle de pollinisateurs, perçoivent par contre bien le rouge, comme nous, tout en ayant un spectre visuel plus étendu dans cette gamme de couleur. D'autre part, de nombreuses fleurs changent de couleur au cours de la floraison ce qui modifie le comportement des pollinisateurs à leur égard. On peut donc légitimement penser que des couleurs différentes doivent attirer des clients différents. Mais, les faits et observations, tenaces, ne le confirment pas toujours, au contraire !

Ainsi, les colibris, dont on vient de dire qu'ils perçoivent fort bien le rouge, ne présentent pas expérimentalement de préférence pour cette couleur ; et pourtant, sur le terrain, la majorité des fleurs visitées par ces mêmes colibris sont rouges ! L'hypothèse avancée serait que les fleurs rouges sur fond vert attirent peu les abeilles et bourdons, concurrents directs des colibris pour l'accès au nectar. Dans la course à la fidélisation vis-à-vis du pollinisateur, course capitale pour assurer un transfert efficace du pollen entre fleurs de la même espèce, la sélection de la couleur rouge favoriserait donc la relation fleur rouge-colibri par défaut, en écartant en grande partie les abeilles et bourdons. Belle leçon d'humilité scientifique sur les faux-semblants ! Un autre exemple amène à se montrer plus circonspect envers les syndromes de pollinisation, celui des bourdons. Leurs yeux composés, comme ceux de tous les insectes, comportent des centaines d'unités, les ommatidies qui correspondent aux facettes de l'œil composé ; or, toutes les ommatidies d'un œil de bourdon ne perçoivent pas les mêmes gammes de couleurs et ne voient donc pas la fleur de la même couleur. Il se pourrait même que la vision soit différente d'un individu à l'autre ! Dans ce contexte, il devient délicat d'associer un type de couleur à un signal attractif pour la visite des bourdons.

Ces observations semblent plaider pour un rôle plus indirect et plus général de la couleur. Une fois de plus, C. Darwin, avec son remarquable sens naturaliste, avait pressenti cet aspect en proposant que la coloration des fleurs serait avant tout un moyen de fournir un contraste visuel fort par rapport au fond ambiant du feuillage vert, ce que les anglo-saxons nomment le contraste vert. Des études récentes sur les capacités neurosensorielles des insectes notamment confirment cette hypothèse : la capacité de résolution des yeux composés des insectes s'avère infiniment plus faible que celle de l'œil humain car la perception de la couleur d'une fleur requiert la stimulation d'au moins quinze yeux élémentaires ou ommatidies. Dans un tel contexte, le contraste vert permet aux insectes de repérer facilement de loin une fleur dans le décor ambiant. La poésie de la « fleur qui se fait belle pour attirer » s'effondre pour

se réduire à cette simple fonction de contraste ! Cela signifie de plus que la couleur en elle-même importerait moins que le contraste qu'elle procure par rapport au décor. Néanmoins, il convient de tempérer ce propos en distinguant le repérage préalable de loin de la perception rapprochée une fois la fleur détectée : là, de près, on entre alors dans la phase de différenciation entre espèces de plantes et de guidage du pollinisateur adepte du moindre effort pour de simples raisons d'économies d'énergie et donc de survie.

La beauté chimique des couleurs

Quand on évoque la couleur dans le monde vivant terrestre, trois grands groupes viennent immédiatement à l'esprit : les plantes à fleurs, les oiseaux et les insectes. Dans ces trois exemples, le spectre entier des couleurs s'exprime au travers de la biodiversité. Pourtant, les plantes à fleurs se distinguent nettement de la plupart de ces animaux par la manière dont elles produisent leurs couleurs. Chez ces derniers, le plus souvent, la coloration est de type physique et résulte de la réfraction de la lumière incidente sur les surfaces corporelles aux propriétés physiques complexes : c'est notamment ce qui fait que leur couleur change souvent un peu selon l'angle sous lequel on les observe par rapport à la lumière ; chez les plantes à fleurs, c'est la chimie qui préside aux couleurs par la synthèse de substances colorées, les pigments. Ceci explique entre autres pourquoi l'écrasante majorité des teintures naturelles provient de produits végétaux et non pas animaux : des plumes des oiseaux les plus bigarrés, on ne peut extraire aucune substance colorée ! Pour la même raison, il n'existe aucune fleur d'un bleu métallique iridescent comme les plumes du martin-pêcheur car il s'agit d'une couleur purement physique.

Contrairement à une idée reçue, une fleur rouge ne contient pas un pigment rouge mais un pigment qui absorbe le jaune, le vert et le bleu, ne laissant ressortir que le rouge, à nos yeux tout au moins car, pour des insectes, s'y ajouteraient les ultra-violets ; autrement dit, la couleur de la fleur correspond à la lumière

Une « fleur à colibri » nord-américaine, le penstemon barbu (*Penstemon barbatus*).





Les pigments floraux

Les flavonoïdes

Couleurs produites : gamme allant de ivoire à crème (flavones et flavonols) ; gamme de jaune à orange (aurones et chalcones) ; gamme de rouge à bleu (anthocyanes).

Propriétés chimiques : composés phénoliques solubles dans l'eau.

Synthèse : stockés dans les vacuoles des cellules ; la chalcone sert d'intermédiaire.

Exemples botaniques :

- couleur jaune de nombreuses Astéracées comme le pissenlit (aurone) ;
- couleur rouge magenta des mufliers ou bleu des pieds d'alouette (anthocyanes).

Certains absorbent fortement les ultra-violets et doivent donc être perçus par les insectes, notamment dans la gamme des jaunes.

Les bêtaïnes

Couleurs produites : rouge à pourpre ou jaune à orange.

Propriétés chimiques : composés azotés solubles dans l'eau.

Synthèse : stockés dans les vacuoles des cellules ; dérivés de la tyrosine.

Exemples botaniques : ces pigments sont spécifiques de l'ordre des Caryophyllales à l'exception de deux familles celles des Caryophyllacées (famille des œillets et des stellaires). Ils sont responsables de la couleur rouge brillante de la belle-de-nuit, du cactus de Noël (voir photo p. 155) ou de la bougainvillée au niveau des bractées colorées (voir photo p. 73). Ces pigments remplacent en fait les anthocyanes et leur localisation dans un seul ordre indique probablement une apparition par mutation dans les voies de synthèse.

Les caroténoïdes

Couleurs produites : gamme de couleurs de jaune (xanthophylles) à orange (bêta carotènes) ou orange foncé (lycopène).

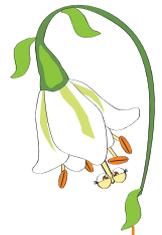
Propriétés chimiques : substances lipidiques solubles dans les matières grasses.

Synthèse : stockés dans les plastes des cellules ; le lycopène sert d'intermédiaire.

Exemple botanique : couleur orange des capitules de souci officinal (voir p. 172-173) ou couleur jaune vif des forsythias.



La splendide couleur rouge de la fleur du muflier provient de la présence de flavonoïdes.



réfléchi par celle-ci après passage au travers des parties pigmentées. Fondamentalement, les pigments végétaux peuvent être répartis en trois grandes catégories : les flavonoïdes, les bêtaïnes et les caroténoïdes.

On remarque d'emblée qu'une même couleur aux yeux de l'homme peut être obtenue de différentes manières : une fleur peut être rouge parce



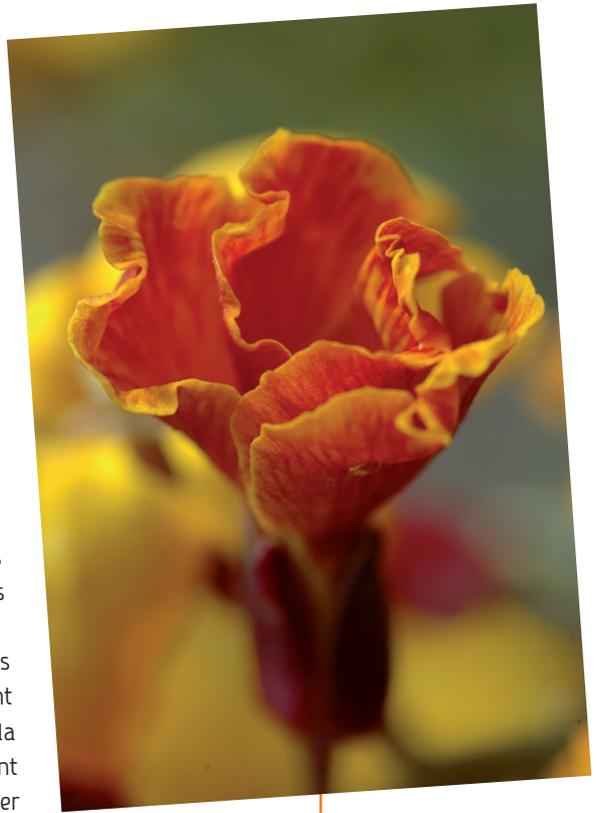
qu'elle contient des anthocyanes du groupe des flavonoïdes ou encore des bétalaines ou des caroténoïdes, ce qui renvoie à une grande souplesse dans les possibilités de changements évolutifs. La couleur blanche, elle, peut dériver soit de certains flavonoïdes soit être une couleur physique comme chez les oiseaux, liée à une structure de surface particulière qui réfléchit la lumière.

Dans la plupart des cas, les couleurs résultent d'un mélange subtil de plusieurs pigments de la même famille, voire de familles différentes. La belle couleur brun orangé chaud, pain d'épice, des pétales de la giroflée des murailles (*Cheiranthus cheiri*) provient de l'association de caroténoïdes jaunes dans les plastes avec des anthocyanes rouge magenta dans les vacuoles des mêmes cellules.

Il existe une autre voie subtile qui modifie les couleurs, celle dite des co-pigments : ce sont des pigments incolores ou presque mais dont la présence modifie la couleur d'un autre pigment présent simultanément ; on pourrait les qualifier de catalyseurs de couleurs. Les flavonols, pigments incolores ou jaune très pâle en constituent un bon exemple : associés à des anthocyanes rouges, ils peuvent soit donner la couleur orange, soit absorber les ultra-violet et modifier la couleur finale aux yeux des insectes, soit rendre la couleur plus brillante ou encore abaisser son intensité. On devine derrière ces modes d'action l'infinie variété des possibilités offertes au cours de changements évolutifs et donc la plasticité des couleurs.

La couleur peut aussi dépendre de la composition du sol. Tout jardinier amateur de fleurs sait que pour conserver des hortensias aux fleurs d'un beau bleu, il faut un sol acide enrichi en aluminium ; l'astuce classique consiste à ajouter des morceaux d'ardoise pilée au pied des hortensias. Cet effet résulte de l'interaction de l'ion métallique aluminium avec un anthocyane bleu, la delphinidine, qu'il stabilise en milieu acide. En milieu pauvre en aluminium, l'anthocyane instable se dégrade et les fleurs virent au rouge.

L'intensité des couleurs dépend de la quantité de pigments dans la partie colorée ; ainsi, les cultivars horticoles des bleuets (*Centaurea cyanus*) aux



Fleur de giroflée des murailles.



couleurs très vives contiennent-ils dans leurs pétales jusqu'à 15 % d'anthocyanes contre moins de 1 % dans les fleurs sauvages ! On peut remarquer à ce propos que synthétiser des pigments a un coût énergétique et requiert des ressources ce qui restreint cette synthèse dans des limites compatibles avec leur fonction d'attraction : le bleu éclatant des bleuets cultivés relève du grand luxe qui serait sans doute rapidement éliminé hors des conditions protégées de la culture ornementale.

La localisation des pigments influence aussi la qualité de la couleur : en général, ils se trouvent cantonnés dans les cellules de l'épiderme. La présence d'espaces intercellulaires remplis d'air sous les couches épidermiques colorées sert souvent de réflecteur qui rend les couleurs plus lumineuses et saturées. On a mis en évidence récemment la fréquence élevée de la présence de cellules en forme de papilles coniques à la surface des pétales : ces cellules concentrent la lumière et procurent un aspect scintillant ou velouté.

Deux fleurs de marronnier d'Inde. La tache colorée de la fleur de gauche a viré au rouge orangé indiquant que la fleur a été fécondée et ne produit plus de nectar.

Des changements de couleur en cours de floraison

Chez de nombreuses espèces, on observe au cours de la floraison un changement parfois radical de la couleur des fleurs dont la signification n'a pas manqué d'interpeller les naturalistes comme vont l'illustrer les deux exemples historiques suivants.

Dès 1793, C.K. Sprengel, auteur d'un ouvrage fondateur sur la structure et la fécondation des fleurs, avait décrit le cas du marronnier d'Inde (*Aesculus hippocastanum*). La floraison printanière attire les abeilles qui recherchent l'abondant nectar produit par un disque nectarifère à la base de la fleur : en début de floraison, une grande tache jaune marque le cœur des fleurs blanches ; quand la fleur devient plus âgée et que sa production de nectar baisse, la tache jaune vire au rouge en passant par une teinte intermédiaire orange. Or, nous avons vu que, si les abeilles voient parfaitement le jaune, elles ne perçoivent que mal et en partie le rouge : le changement de couleur les réoriente donc passivement vers les fleurs les plus avantageuses pour elles et *a priori*





non fécondées, ce qui est aussi avantageux pour le marronnier. De loin, ce changement de couleur discret passe relativement inaperçu : les abeilles ne doivent sans doute le percevoir que de près, après avoir repéré l'inflorescence en forme de chandelle dressée de loin, par contraste sur le feuillage vert. Remarquons de plus qu'à ce dispositif original s'en superpose un autre : les fleurs de la moitié supérieure de l'inflorescence ne possèdent qu'un rudiment de pistil tout



en ayant des étamines : elles jouent donc un rôle attractif et de distribution du pollen ; ceci explique pourquoi, à maturité, chaque inflorescence ne porte en général que quelques fruits dans le bas.

En 1877, F. Müller publie un article dans la revue *Nature* sur les plantes et les insectes et mentionne, entre autres, un arbuste tropical, le lantanié ou thé de Gambie (*Lantana camara*), exemple repris ultérieurement par C. Darwin : les fleurs du lantanié, groupées en inflorescences plates, jaune orange ou rose à l'éclosion virent ensuite au lilas, violet ou pourpre écarlate. Ces variations colorées spectaculaires lui ont valu un grand succès comme plante ornementale, cultivée dans le monde entier et qui, en s'échappant des jardins, est devenue dans plusieurs pays tropicaux une plante invasive redoutable. Il a été montré que le changement de couleur dépendait de l'état reproductif de la fleur selon qu'elle est fécondée ou pas : les papillons de jour, principaux pollinisateurs, se trouvent ainsi orientés vers les fleurs fraîches riches en nectar, celles qui sont fécondées étant en grande partie vides de récompense. Ce dispositif signalétique a deux conséquences avantageuses pour le lantanié : une fidélisation des pollinisateurs les plus efficaces qui gagnent du temps dans leur collecte de nectar et une amélioration de sa capacité d'attraction car le contraste coloré rend l'inflorescence encore plus visible de loin.

Ce changement de couleur en cours de floraison lié directement à la pollinisation a depuis été observé dans de nombreuses familles de plantes mais ne concerne souvent qu'une partie de la fleur sous la forme des guides à nectar qui seront évoqués plus loin. La fréquence d'un tel dispositif confirme

Inflorescences de lantanié à différents stades de floraison.



donc bien le rôle crucial de la couleur dans l'orientation des pollinisateurs au moins de près.

Le changement de couleur en cours de floraison peut aussi n'avoir aucun lien direct avec la pollinisation mais provenir d'un changement physiologique interne comme celui lié aux variations de l'acidité interne (ou pH) des cellules des fleurs possédant des pigments de type anthocyanes. Ainsi, chez de nombreuses espèces de la famille des bourraches ou Boraginacées, les jeunes fleurs roses ou lilas virent au bleu profond en vieillissant en lien avec une augmentation sensible du pH : les cynoglosses (*Cynoglossum*) ou les pulmonaires (*Pulmonaria*) en sont de beaux exemples. Le changement ne provient ici que de l'évolution du pH interne : il n'empêche que, indirectement, cette faculté de changer de couleur tout en progressant dans la maturation, interfère avec la pollinisation en augmentant le contraste au sein des inflorescences et en signalant par une couleur différentielle les fleurs mûres riches en nectar.

Fleurs de
céphalanthère
rouge, de profil.

Duperie en couleur

Si le mimétisme chez les animaux connaît une large médiatisation, le mimétisme végétal reste ignoré ; et pourtant, comme chez les animaux, sous la pression de la sélection naturelle, de nombreuses formes de mimétisme sont apparues au

cours de l'évolution des plantes à fleurs et une partie d'entre elles concerne l'attraction des pollinisateurs. Dans ce type de relation entre êtres vivants, une espèce, l'imitateur, imite un modèle et tire des profits de cette ressemblance dans ses rapports notamment avec les pollinisateurs. Dès 1793, C.K. Sprengel, décidément fin observateur, s'était penché sur le cas des Orchidées dont au moins un quart des espèces n'offre aucune récompense aux visiteurs, ni nectar, ni pollen, ce dernier étant le plus souvent aggloméré en pollinies adhésives : il avait avancé l'idée que ces espèces imitaient d'autres espèces de leur environnement productrices de nectar.





La mise en évidence de telles relations de mimétisme s'avère loin d'être évidente sur le terrain comme le montre cet exemple choisi en Europe de l'Ouest où le modèle, en apparence, ne ressemble guère à l'imitateur. A. Nilsson, botaniste suédois, dans les années 1980, travaille sur la céphalanthère rouge (*Cephalanthera rubra*), une espèce d'orchidée rare qui habite les bois clairs et les lisières chaudes. Ses belles fleurs rose velouté ne produisent pas de nectar et pourtant des abeilles solitaires du genre *Chelostoma* les visitent et participent à leur pollinisation. Dans son environnement de forêts claires et sèches, vivent plusieurs espèces de campanules, dont la campanule à feuilles de pêcher (*Campanula persicifolia*), aux fleurs bleues en cloche, de forme et de couleur complètement différentes... mais pollinisées par les mêmes abeilles solitaires ! Et, surtout, les fleurs des campanules, elles, offrent un abondant nectar. Les abeilles qui visitent les fleurs de céphalanthère rouge, bien que ne trouvant pas de nectar, continuent pourtant de les butiner, ne faisant pas la distinction avec les fleurs des campanules. Une analyse physique de la lumière réfléchie a permis de résoudre cette énigme :

l'orchidée nous apparaît rouge car elle réfléchit la lumière correspondant au rouge, couleur non ou peu perçue par les abeilles ; par contre, dans la gamme des bleus et des ultra-violets, nettement perçue par les abeilles, la lumière réfléchie s'avère quasiment identique pour les deux espèces. Aux yeux des abeilles, campanules et céphalanthères apparaissent donc de la même couleur et comme le signal visuel coloré l'emporte dans le choix des fleurs à visiter, elles continuent à visiter indifféremment les deux espèces. L'étude du succès reproductif de la céphalanthère fournit une confirmation indirecte de la réalité de ce mimétisme : la production de fruits qui sont des capsules sèches atteint des valeurs en moyenne six fois plus élevées, dans les zones où elle côtoie les campanules par rapport aux zones où il n'y a pas de campanules ! La présence conjointe des campanules facilite bien les chances de pollinisation et donc de transformation des fleurs en fruits de la céphalanthère rouge.

Il convient à ce propos de lever une ambiguïté souvent entretenue dans les médias : la fleur, dans cette histoire, n'a aucune stratégie délibérée pour tromper l'abeille et en profiter ; la mise en place d'une telle relation résulte d'un très long processus de sélection, de transformations successives, dont les variantes favorables au succès reproductif persistent. De nombreux autres exemples ont ainsi été dévoilés : dans tous ces cas, la relation profite à l'imitateur tandis que



Fleur de campanule à feuilles de pêcher.



le pollinisateur, dupé en quelque sorte, y perd un peu de son efficacité. Une telle relation déséquilibrée peut persister si le modèle existe en nombre dans l'environnement proche de l'imitateur, sinon les abeilles finiront par apprendre à éviter ces fleurs sans nectar ; d'autre part, il faut aussi que ce dernier reste relativement rare, ce qui est le cas chez la plupart des orchidées qui ont des individus clairsemés sur le terrain. Du côté des abeilles, le désavantage doit rester limité car sinon ces espèces finiraient par disparaître : on pense que l'inconvénient ainsi induit ne dépasse pas celui, très ordinaire, de l'insecte qui visite des fleurs déjà butinées par d'autres et n'offrant plus de nectar.



Inflorescence
d'euphrase officinale
ou « casse-lunettes ».

Par ici le bon nectar !

Un très grand nombre de fleurs présentent des marques colorées vives et contrastées près du site où est produit le nectar. Les observations et expérimentations ont permis dans la majorité des cas de démontrer le rôle de guide de telles marques vis-à-vis des animaux pollinisateurs, leur facilitant l'accès au nectar, d'où l'appellation de guides à nectar ! Ces marques, très variées, combinent selon les cas taches, macules, nervures, points, rayures et convergent vers le lieu de production du nectar ; pratiquement, toutes les parties de la fleur peuvent en porter même si

la corolle reste le siège majoritaire des guides à nectar. La plupart du temps, ils présentent une grande visibilité, y compris pour l'œil humain, souvent séduit par de telles démonstrations colorées, comme en témoignent ces exemples parmi des milliers rien que dans la flore européenne. L'euphrase officinale (*Euphrasia rostkoviana*) était connue dès le XIV^e siècle sous le surnom de « casse-lunettes » à cause de ses supposées vertus ophtalmiques en lien avec la théorie des signatures : les veines pourpres et la marque jaune rappellent un œil injecté de sang ! Chez la balsamine de Balfour (*Impatiens balfouri*), les taches jaunes forment un chemin éclairé vers l'éperon en crochet situé derrière la fleur. Parfois, les guides à nectar ne sont visibles qu'une fois à l'intérieur de la fleur, notamment quand celle-ci est en forme de cloche pendante comme chez



la fritillaire impériale (*Fritillaria imperialis*), très connue comme ornementale sous le nom de couronne impériale : au fond de la corolle, le nectar abondant s'accumule en grosses perles scintillantes dans une coupelle noire et blanche ce qui donne un effet vraiment saisissant de cinq gros yeux globuleux quand on soulève délicatement les tépales. Enfin, de nombreux guides à nectar restent invisibles à nos yeux notamment lorsqu'il s'agit de marques qui absorbent les ultra-violets au milieu d'une partie qui réfléchit les ultra-violets : aux yeux des insectes, et tout particulièrement de ceux des abeilles et des bourdons, ils apparaissent alors comme des marques plus sombres, contrastées, sur un fond brillant. Ainsi, les fleurs en apparence toutes jaunes des potentilles (*Potentilla*) deviennent rayées de sombre aux yeux des insectes pollinisateurs, les rayures en long convergeant vers le centre de la fleur.

Une analyse globale des guides à nectar fait apparaître une prédominance nette du recours à la couleur jaune. On a proposé une explication évolutive à cette surreprésentation du jaune : historiquement, les premières fleurs n'offraient comme récompense que du pollen, le nectar n'étant apparu que plus tard. On pourrait donc penser que la couleur jaune des guides à nectar imite les anthères avec du pollen jaune et incite ainsi les insectes pollinisateurs à visiter la fleur.

Fleur de fritillaire impériale vue par en dessous. Les tépales ont été écartés et soulevés sur les côtés ; on aperçoit les filets blancs des étamines au centre.





D'autre part, la fréquence de ce dispositif laisse à penser qu'il doit procurer des avantages décisifs en matière de succès reproductif pour avoir été retenu aussi souvent par la sélection naturelle. En effet, les guides à nectar diminuent le temps de manipulation de la fleur par le pollinisateur, élément clé pour la survie de ce dernier, toujours contraint par des exigences énergétiques à assurer. Ceci a pu être démontré expérimentalement dans quelques cas : chez la monarde ponctuée (*Monarda punctata*), des points et lignes foncées guident les abeilles vers la source de nectar ; si on utilise des plantes mutantes sans ces guides à nectar, on constate que les insectes continuent d'être attirés mais, une fois posés, rejettent la fleur et ne cherchent pas à accéder au nectar pourtant présent. Ainsi, la fidélisation des pollinisateurs se trouve renforcée et autorise la mise en place de relations plus spécifiquement favorables à la pollinisation. D'autre part, les signaux visuels, en plus de guider l'insecte vers le nectar, l'amènent aussi à passer près du pollen et/ou du stigmate ce qui augmente les chances de pollinisation, notamment quand celle-ci exige un positionnement très précis du pollinisateur.

Fleur de ravenelle
de la forme
colorée jaune.



Les choix des pollinisateurs et l'évolution des couleurs

Depuis longtemps, on a tendance à considérer implicitement l'évidence de l'influence des pollinisateurs sur l'évolution des fleurs, notamment au niveau de la couleur, mais ceci n'a été démontré qu'assez rarement de manière explicite et claire.

La ravenelle ou radis sauvage (*Raphanus raphanistrum*) fournit un bon modèle pour étudier cette problématique compte tenu de la variation de la couleur de ses fleurs : parmi les nombreuses formes colorées de cette « mauvaise herbe » des cultures, la forme jaune et la forme blanche sont les plus

répandues. Les papillons de jour, des piérides essentiellement, et les abeilles visitent le plus souvent cette espèce et assurent sa pollinisation. Sur le terrain, la fréquence de la forme jaune peut varier de moins de 10 % à près de 60 %. Les piérides préfèrent très nettement les fleurs jaunes : on pourrait s'attendre à ce que cette forme devienne prédominante du fait de cet avantage. Pourtant son succès reproductif évalué par le nombre de graines produites par pied reste identique à celui de la forme blanche. La production de graines semble



en fait limitée par les ressources naturelles (sol, eau, lumière) ce qui atténue considérablement l'impact de la pollinisation. La forme blanche ne se maintient que parce que les abeilles butinent aussi bien les fleurs jaunes que blanches. Autrement dit, en matière d'évolution florale, la seule pollinisation ne suffit pas à tout expliquer !

Un autre facteur intervient dans cette évolution : celui de la compétition avec les autres espèces. On a tendance à ne considérer une espèce que seule dans son environnement mais l'offre est immense à l'échelle d'un champ fleuri. Des cultures expérimentales

ont ainsi testé l'attraction de la même ravenelle vis-à-vis des abeilles selon la présence et l'abondance d'un autre adventice vivant souvent en sa compagnie, le cirse des champs, lui aussi très nectarifère et attractif. Tant qu'il y a peu d'inflorescences de cirse épanouies, les ravenelles bénéficient d'un taux de visite plus élevé. On parle alors de facilitation : les cirses attirent les abeilles qui, au passage, visitent les ravenelles. Au-delà d'un nombre d'inflorescences de cirse épanouies, le taux de visite des fleurs de ravenelles ne cesse de décroître avec la montée en floraison des cirses : les ravenelles souffrent alors de la compétition des cirses jusqu'à atteindre un seuil où elles ne reçoivent plus aucune visite, les cirses monopolisant en quelque sorte les abeilles ! Imaginez maintenant la complexité de ces relations quand ce ne sont plus deux espèces en présence comme ici expérimentalement mais des dizaines d'espèces avec des couleurs différentes, des périodes de floraison différentes, des abondances variables d'une année à l'autre...

Autrement dit, pour comprendre l'évolution florale, il faut prendre en compte un très grand nombre de facteurs, fluctuants, complexes, souvent reliés entre eux : on est loin de la vision simpliste d'une évolution avec comme chefs d'orchestre les seuls pollinisateurs ! Il s'agit là d'un domaine de recherches en pleine ébullition actuellement.



Capitules fleuris de cirse des champs. Deux insectes sont en train de butiner les fleurs : une éristale (mouche) en arrière-plan et une cantharide (coléoptère) au premier plan.



■ De l'art de la symétrie dans la géométrie florale

Au-delà des couleurs, il convient de prendre aussi en compte les formes comme élément lié à la perception visuelle. Comme les fleurs restent fondamentalement des organes composites formées de plusieurs cercles composés chacun de plusieurs pièces, plus que la forme elle-même, c'est la symétrie des pièces florales qui influence le plus largement l'image visuelle véhiculée par la fleur. Cette symétrie s'apprécie le mieux à l'échelle de la partie la plus visible de la fleur, le périanthe, qui va servir de repère en la matière par le nombre et la disposition des pétales et/ou des sépales.

On constate qu'une écrasante majorité de fleurs affiche une symétrie affirmée dans l'architecture de leur partie colorée. La symétrie florale conditionne largement l'attractivité des fleurs vis-à-vis des pollinisateurs animaux au premier rang desquels figurent les insectes. On a ainsi pu montrer que les abeilles ne sont attirées que par des fleurs symétriques : si, artificiellement, on modifie la structure de fleurs visitées par les abeilles en les rendant asymétriques, le taux de visites chute considérablement. Une structure symétrique constitue, de loin, un repère visuel de choix indépendamment des couleurs qui facilite sans doute la mémorisation ; de près, elle va guider le pollinisateur dans son approche et l'aider à se positionner convenablement : le temps d'accès à la récompense offerte par la fleur s'en trouve diminué ce qui augmente

La fleur régulière du coquelicot argémone (*Papaver argemone*).





d'autant l'attractivité. La symétrie florale intervient donc largement dans le succès reproductif des espèces et, à ce titre, constitue un trait majeur dans la biologie des plantes à fleur et dans leur évolution.

Flours régulières ou irrégulières ?

La symétrie s'affirme donc comme la règle et se décline selon deux grands modèles :

- les fleurs dites régulières présentent des axes de symétrie disposés selon des rayons. On parle de symétrie rayonnée ou radiaire ou encore axiale et on les qualifie d'actinomorphes (de *actino*, rayon). Comme il y a plusieurs axes de symétrie, on parle encore de fleurs polysymétriques.

Tous ces termes se valent, même si l'appellation plus populaire de « régulière » porte en elle une certaine connotation de norme peu compatible avec une approche évolutive ! Les fleurs des tulipes, des lis, des coquelicots... en fournissent de beaux exemples connus de tous ;

- les fleurs dites irrégulières ont une corolle qui s'organise de part et d'autre d'un plan de symétrie, le plus souvent vertical, si bien que la fleur présente une partie dorsale et une partie ventrale. On parle alors de symétrie bilatérale ou dorso-ventrale et la fleur est qualifiée de zygomorphe (de *zygos*, le joug, qui rappelle donc la dualité de la structure). Comme il n'y a qu'un seul plan de symétrie, on parle de fleurs monosymétriques.

Cette symétrie se décline selon une infinité de versions possibles qui sont autant de plans ou d'architectures différentes que ce soit des fleurs à deux lèvres comme chez de nombreuses Lamiacées, des fleurs à éperon unique, des fleurs avec un labelle comme chez les Orchidées, des fleurs avec un étendard comme chez les Fabacées... autant d'exemples déjà évoqués ou illustrés dans les chapitres précédents. Il suffit de feuilleter l'ensemble des photos de cet ouvrage pour découvrir une part de cette exceptionnelle diversité.

Notons d'emblée que la présentation simplifiée ci-dessus suggère l'idée d'une symétrie parfaite dans les deux cas : la réalité s'avère toute autre. D'abord, la notion de fleur irrégulière s'applique avant tout à la partie la plus visible de la fleur qui est en général la corolle, du fait de sa capacité potentielle à attirer visuellement des pollinisateurs. Ainsi, la fleur des lamiers (*Lamium*) arbore une corolle hautement irrégulière avec un casque, une gorge étroite et deux lèvres



Les fleurs irrégulières de la fraxinelle (*Dictamnus albus*).



Fleur de haricot d'Espagne vue de face. La torsion de la carène centrale qui enveloppe le pistil et les étamines groupées entraîne une déformation du centre de la fleur qui la rend asymétrique.

alors que le calice formé de cinq sépales soudés en tube offre une symétrie rayonnée avec néanmoins une dent un peu plus longue que les quatre autres ! De même, souvent, l'androcée, l'ensemble des étamines, et le gynécée, l'ensemble des pistils, ne relèvent pas de la même symétrie que la corolle. D'autre part, une observation minutieuse des fleurs d'une même plante, qu'elles soient irrégulières ou régulières, montre qu'il existe toujours des écarts par rapport à une symétrie parfaite. En fait, les fleurs les plus constantes dans leur symétrie sont celles qui présentent des soudures ou des regroupements élaborés en structures nouvelles comme celles des Orchidées ou des Apocynacées : ceci montre les contraintes imposées par une architecture complexe et l'impossibilité d'une évolution indépendante de la symétrie par rapport au reste de la structure de la fleur.

Seules de rares espèces offrent des fleurs asymétriques : chez le haricot d'Espagne (*Phaseolus coccineus*), c'est la torsion d'une partie du périanthe qui provoque cette asymétrie ; chez les cannas (*Canna*), l'asymétrie

résulte d'une profonde transformation de la structure de la fleur suite à des réductions drastiques : il n'y a plus qu'une étamine réduite à une demi-anthère et des étamines devenues stériles, ou staminodes, prennent l'allure de pétales ; la fleur donne l'apparence d'un joyeux désordre avec des faux pétales dans tous les sens !

Symétrie et développement

La symétrie participe largement au pouvoir de séduction des fleurs vis-à-vis du genre humain et au côté magique ou divin qu'on a souvent accordé à cette particularité, faute d'explications rationnelles. On sait depuis longtemps que la symétrie constitue un caractère déterminé génétiquement ; mais les mécanismes intimes ne commencent que tout juste à être dévoilés grâce aux progrès de la génétique du développement.

On a cherché à mettre en corrélation la symétrie florale avec d'autres traits floraux selon le principe qu'elle s'insérerait dans une architecture globale et que l'on ne pouvait pas la considérer seule. Ainsi a-t-on mis en évidence diverses contraintes qui s'exercent sur l'apparition de la symétrie bilatérale, donc de fleurs irrégulières : elle ne semble concerner que les groupes pour lesquels



le nombre et la disposition des pièces florales reste relativement constant et peu élevé ; on comprend intuitivement que la réalisation d'une architecture complexe devient difficile si le matériau de base est trop diversifié, ce qui supposerait un grand nombre de changements. Pour prendre une image, il est bien plus facile et moins coûteux de rénover un bâtiment aux formes simples qu'un bâtiment aux formes complexes avec de nombreuses structures internes, sans rien casser bien entendu ! Une contrainte encore plus forte semble être le nombre d'étamines : plus il est élevé, moins les possibilités de réarrangement deviennent faciles. On observe effectivement chez les fleurs fortement irrégulières une forte réduction du nombre d'étamines allant de la perte d'une étamine sur cinq chez de nombreuses Lamiacées à la réduction extrême à une demi-étamine déjà évoquée chez les cannas. Ainsi, dans la famille des Papavéracées, les coquelicots aux fleurs régulières possèdent un grand nombre d'étamines tandis que les fumeterres ou les cœurs-de-Marie ont un nombre réduit d'étamines dans des fleurs fortement transformées et irrégulières.

On a identifié, au moins dans certaines espèces servant de modèles expérimentaux comme le muflier, un gène baptisé Cycloidea (Cyc en abrégé) avec plusieurs variantes qui contrôle la transformation de la fleur au cours de son développement avec la co-intervention de l'auxine, sorte d'hormone végétale impliquée dans de nombreux autres processus du développement. De plus, selon les espèces, on a constaté que le caractère irrégulier pouvait apparaître dès le début du développement embryonnaire mais aussi n'apparaître qu'en fin de développement. Inversement, comme chez la fameuse arabette des dames, au cours du développement, la fleur est d'abord irrégulière avant de se transformer pour finalement éclore régulière ! On le voit, ce domaine s'avère bien plus compliqué qu'il n'y paraît car tout ce qui touche à la symétrie affecte toute la fleur dans son ensemble et seule une approche globale dite holistique du développement permettra de comprendre les processus à l'œuvre. En tout cas, nul n'est besoin de recourir à un certain ésotérisme divin pour expliquer les formes les plus extravagantes et la réalité est toujours plus complexe et bien plus belle que le recours à des supposés intermédiaires mystérieux.

De l'intérêt de l'irrégularité

Dans une approche évolutive, l'existence de deux grands types de symétrie pose d'emblée la question de leurs avantages respectifs en lien avec leur rôle dans le cadre de la pollinisation.

On constate que la majorité des plantes avec des fleurs régulières sont dites généralistes dans le sens où elles reçoivent la visite de nombreuses espèces d'insectes appartenant à des groupes très variés. Le lierre (*Hedera*



helix) constitue un exemple caricatural de ce point de vue. Sa floraison attire une foule d'insectes butineurs des plus variés, d'autant plus qu'il fleurit en fin d'automne à un moment où les fleurs se font rares : des papillons de jour tels que les vanesses, des « mouches » comme les syrphes et éristales, des abeilles, des guêpes et des fourmis... Par ailleurs, de nombreuses espèces à fleurs régulières de petite taille s'autopollinisent et restent donc capables de se passer du recours aux insectes pollinisateurs.

En revanche, chez la majorité des espèces avec des fleurs nettement irrégulières, on observe une certaine spécialisation à des degrés divers dans la gamme des pollinisateurs pouvant aller jusqu'à la spécialisation extrême avec seulement une ou deux espèces pollinisatrices attirées. Ainsi, les fleurs de l'aconit tue-loup (*Aconitum lycoctonum*) sont visitées presque exclusi-

Fleur d'aconit
tue-loup
vue de profil.



vement par des bourdons. La symétrie bilatérale rend la structure de la fleur plus complexe et impose ainsi un mode d'emploi plus compliqué à acquérir par les insectes butineurs : seules les espèces capables d'intégrer les particularités de la fleur pourront devenir des clients fidèles ; en retour, celle-ci bénéficie d'une plus grande efficacité dans sa pollinisation et donc, un meilleur succès reproductif. De ce point de vue, l'acquisition de fleurs irrégulières procure un avantage. Une petite variation dans la structure complexe de la fleur au sein d'une population isolée va suffire pour filtrer dans la gamme des pollinisateurs ceux qui seront capables d'accéder rapidement à la récompense florale : ce processus peut conduire à l'isolement reproducteur de cette nouvelle population et donc à l'apparition d'une nouvelle espèce. Les statistiques de la biodiversité confirment ce processus : les familles regroupant un grand nombre d'espèces à fleurs fortement irrégulières sont celles qui comptent le plus grand nombre d'espèces. Citons à cet égard les Orchidées avec plus de 20 000 espèces, les Fabacées ou les Lamiacées.

La comparaison entre des espèces d'une même famille, donc proches parentes, éclaire bien la



différence entre les deux types de fleurs. Ainsi, dans la famille des Lamiacées, la menthe à feuilles rondes (*Mentha suaveolens*) possède des fleurs presque régulières visitées par de nombreuses espèces d'insectes dont des guêpes, des abeilles, des syrphes, des papillons... ; à l'opposé, le lamier blanc (*Lamium album*) de la même famille ne reçoit guère que la visite des bourdons, seuls capables de franchir la gorge étroite de la fleur très irrégulière.

Ces constats amènent donc, toujours dans une approche évolutive, à se demander dans quel sens général s'est effectué et s'effectue l'évolution de la symétrie florale : du modèle régulier vers le modèle irrégulier, ou l'inverse ?

De la régularité naquit l'irrégularité

Un large consensus règne au sein de la communauté scientifique sur cette question : le modèle de fleur régulière serait l'état ancestral et le modèle de fleur irrégulière aurait évolué plusieurs fois indépendamment dans des lignées différentes à partir du modèle régulier. Autrement dit, l'acquisition de fleurs irrégulières à symétrie bilatérale serait une innovation évolutive. Les arguments en faveur de cette hypothèse ne manquent pas :

1. Si on analyse le registre fossile, on constate que les toutes premières plantes à fleurs datées de – 150 Ma (millions d'années) sont régulières avec des pièces florales libres alors que les premières fleurs irrégulières n'apparaissent que vers – 70 Ma : ceci confirme largement l'état ancestral du caractère « fleurs régulières ». Entre ces deux dates, on voit apparaître des fleurs aux pièces soudées et, surtout, qui commencent à produire du nectar, nouvelle récompense florale. La relation étroite avec les insectes comme agents pollinisateurs ne s'est donc mise en place que dans un second temps avant d'évoluer vers la symétrie bilatérale : ceci renforce l'idée que l'acquisition de la symétrie bilatérale et donc de fleurs irrégulières s'inscrit bien dans le cadre des interactions insectes-plantes à fleurs, ce que l'on appelle la coévolution. Celles-ci vont littéralement exploser au début de l'ère tertiaire à partir de – 65 Ma et conduire à l'extraordinaire diversité que l'on connaît actuellement et au succès remarquable tant des plantes à fleurs que des insectes. On pourrait dire que l'acquisition de fleurs irrégulières a, entre autres, accéléré l'évolution des plantes à fleurs en ouvrant la fenêtre de la spécialisation possible dans le domaine des agents pollinisateurs.

2. Les fleurs régulières se trouvent très représentées dans les groupes proches de la base de l'arbre de parentés des plantes à fleurs, donc les plus anciens en termes d'émergence, alors que les fleurs irrégulières n'apparaissent de manière dominante que dans des groupes d'apparition nettement plus récente comme les Orchidées, les Fabacées ou les Lamiacées.



Inflorescence de lamier blanc dont la fleur centrale mutante est redevenue régulière.

3. Dans la nature, on connaît depuis longtemps chez diverses espèces à fleurs irrégulières des mutants isolés avec des fleurs régulières ou presque. Les premières descriptions faites par C. von Linné concernaient la linaria vulgaire (*Linaria vulgaris*) et furent baptisées péloriques ou formes péloriques. Plus tard, C. Darwin observa des mutants de muflier (*Antirrhinum*) aux fleurs régulières sans la gueule de loup caractéristique. Le lamier blanc aux fleurs hautement irrégulières peut ainsi présenter des fleurs très régulières et bien moins spectaculaires que celles de la version originale : le retour à la forme régulière s'accompagne du retour à un nombre équivalent des différents organes puisque ici on voit cinq pistils et cinq étamines contre un seul pistil et quatre étamines normalement. Essayez d'imaginer de telles mutations sur des êtres bilatéraux comme nous et qui deviendraient à symétrie rayonnante comme les étoiles de mer ! On sait provoquer l'apparition de tels mutants par traitements chimiques, par exemple, et ils servent de modèles expérimentaux précieux pour élucider les mécanismes génétiques sous-jacents. Or, si on connaît de nombreux mutants réguliers issus d'espèces aux fleurs irrégulières, l'inverse n'est pas observé ; tout ceci va donc dans le sens d'une antériorité historique de la forme régulière sur la forme irrégulière.



Le flux et le reflux des changements évolutifs

Présentée ainsi, on pourrait croire que l'évolution de la symétrie florale s'est faite en sens unique, du régulier vers l'irrégulier. Or, l'évolution n'a rien d'un processus à sens unique, loin s'en faut et l'exemple de la symétrie florale n'échappe pas à cette tendance des retours en arrière ou réversions évolutives répétés dans des lignées indépendantes ayant acquis des fleurs de type irrégulier vers des fleurs de type régulier au moins dans une partie du groupe.

L'exemple des véroniques (*Veronica*), dans la famille des Plantaginacées, illustre bien ce processus. La plupart des espèces classées dans cette famille – donc considérées comme très apparentées – et descendantes d'un même ancêtre commun possèdent des fleurs fortement irrégulières comme les mufliers, avec cinq pétales soudés en fleurs à deux lèvres et un éperon en bosse. La fleur des véroniques, telle celle de la véronique de Perse (*Veronica persica*) affiche une symétrie certes un peu approximative mais nettement régulière : quatre sépales, quatre pétales presque égaux dont un plus large que les autres, deux étamines et un pistil issu de la fusion de deux carpelles. On pense que le retour à un type de fleur régulière s'est accompagné dans ce cas de la soudure de deux pétales en un seul, plus grand (le pétale plus grand résulte de la soudure de deux pétales). Alors que les mufliers sont pollinisés par les abeilles et les bourdons, les véroniques reçoivent la visite de toute une foule de petits insectes, peu efficaces dans le transport du pollen mais répandus partout (moucheron, thrips, petites mouches...); autrement dit, elles ont retrouvé une pollinisation de type généraliste.

Le contexte de l'environnement permet parfois de proposer une explication au pourquoi de ces réversions. Ainsi, dans la famille du saintpaulia (ou Gesnériacées), la ramondie des Pyrénées (*Ramondia pyrenaica*) se distingue par ses fleurs nettement régulières qui tranchent avec les

Fleurs de véronique de Perse. On remarque le pétale plus petit et plus clair que les trois autres.





fleurs fortement irrégulières de la majorité des membres de cette famille. Or, cette espèce vit en haute altitude, donc dans des milieux pauvres en insectes pollinisateurs potentiels et notamment en abeilles ou bourdons. La réversion vers une fleur régulière aurait donc été sélectionnée par cette pauvreté en pollinisateurs, facilitant une pollinisation généraliste plus en adéquation à ce genre d'environnement.

■ Se mettre au parfum

Avec la couleur, le parfum représente la seconde arme de séduction irrésistible des fleurs... pour les humains ! Mais qu'en est-il de la fonction réelle des odeurs émises par les fleurs, dans le vrai monde où elles vivent, monde dans lequel les sentiments des hommes à leur égard n'ont guère d'importance face aux enjeux de survie et de conquête des espèces ? À qui s'adressent-elles ? À quoi servent-elles vraiment ? Comment ont-elles évolué ?

L'infinie diversité des parfums floraux

Le terme de parfum est ici employé au sens chimique d'un mélange de molécules organiques volatiles qui répandent une odeur, sans préjuger de savoir si elle est agréable ou désagréable à l'odorat humain car certains d'entre eux, comme nous allons le voir, s'avèrent repoussants ! L'intérêt économique des parfums floraux, pour ancien qu'il soit, s'est accentué au cours des dernières décennies avec la quête incessante de nouvelles senteurs pour rester concurrentiel sur le marché de la parfumerie et de la cosmétique. Des avancées technologiques récentes dont les analyses par spectromètre, ou nez artificiel, ont permis de mieux appréhender l'incroyable diversité de l'univers des odeurs florales.

D'un point de vue chimique, les parfums comportent de nombreuses petites molécules volatiles odorantes appartenant à quelques familles chimiques seulement. Les classer en fonction de la perception que nous en avons en odeurs agréables, imperceptibles et désagréables n'a pas grand sens dans une perspective évolutive où les acteurs principaux ne sont pas les humains mais les insectes ou, plus rarement, les chauves-souris.

Les voies de fabrication s'avèrent très complexes avec de nombreuses étapes métaboliques et font intervenir des enzymes dont bon nombre ne sont même pas clairement identifiées ni localisées. Dans un tel contexte, toute mutation affectant cette chaîne chimique va changer le produit final : ainsi, les variations sur les parfums sont-elles nombreuses et quasi infinies. On constate d'ailleurs souvent de fortes variations au sein d'une même espèce selon les populations et leur environnement : altitude, nature et richesse du sol, climat... Ces variations



complicquent la tâche des collecteurs de parfum car selon la variété cultivée ou récoltée la concentration du parfum, voire même sa composition, peuvent changer.

À l'échelle de la fleur, toutes les pièces florales pratiquement peuvent libérer de telles molécules selon les espèces : le plus souvent, les pétales assurent cette fonction comme dans les fleurs des agrumes telles celles des citronniers, célèbres pour leur parfum suave. Plus rarement, c'est le pollen qui dégage un parfum attractif comme cela a été démontré chez le rosier du Japon (*Rosa rugosa*) : ses fleurs ne produisent pas de

nectar mais attirent des abeilles et des bourdons qui viennent récolter le pollen. Si, expérimentalement, on supprime les anthères, les visites diminuent sensiblement ; si, par contre, on applique sur ces fleurs amputées de leur pollen de l'eugénol, molécule chimique odorante produite par le pollen de rose, les fleurs retrouvent leur attractivité aux yeux des insectes.

Les tissus producteurs peuvent se trouver dans l'épiderme de surface mais sont souvent organisés en glandes sécrétrices odorantes, les osmophores. En général, ces glandes se trouvent très localisées à la surface de la fleur et forment ainsi des guides à nectar de type odorant, invisibles pour l'homme.

Des pollinisateurs au parfum !

Les odeurs constituent un puissant moyen de communication entre les fleurs et les animaux pollinisateurs. Ceci n'a rien d'étonnant à double titre : d'une part, on connaît la capacité immense des végétaux à fabriquer toutes sortes de molécules chimiques et, d'autre part, on sait l'importance des odeurs notamment dans le cadre de la reproduction des insectes avec les phéromones, molécules chimiques émises par les femelles et qui attirent les mâles. Les insectes utilisent les odeurs florales pour repérer à distance les fleurs et s'en approcher, atterrir au bon endroit sur la fleur, trouver l'accès à la récompense florale si elle est cachée dans la fleur et conserver en mémoire le parfum pour optimiser leur recherche et améliorer leur efficacité alimentaire. Ce qui



Fleur de citronnier épanouie.



importe donc, c'est la perception olfactive des pollinisateurs et pas celle de l'homme observateur. Les animaux concernés par les odeurs, compte tenu de leur équipement sensoriel, restent avant tout les insectes mais aussi les chauves-souris dans les pays tropicaux ; en revanche, les oiseaux nectarivores tels les colibris ou les souï-mangas ont un odorat trop peu développé pour être concernés.

Chez les insectes, les organes de l'olfaction sont les antennes : sur celles-ci des pores laissent entrer les molécules volatiles qui déclenchent un signal analysé par le système nerveux central. Il y aurait au moins 130 types de récepteurs olfactifs différents sur les antennes des abeilles ! Percevoir des odeurs est une chose mais être capable de localiser la source dans un environnement varié en est une autre. Pour cela, l'insecte doit remonter le panache d'effluves jusqu'à la source : la paire d'antennes assure alors une perception olfactive en stéréo, permettant même d'apprécier le gradient de concentration.

Depuis les célèbres études de K. von Frisch sur les abeilles domestiques, on sait que celles-ci apprennent à localiser une source intéressante de nectar et/ou de pollen par la perception des odeurs portées par les ouvrières rentrant à la ruche ou plus directement par l'odeur de leurs charges de pollen. Des expériences menées sur des bourdons terrestres montrent, par exemple, que l'arrivée d'un individu chargé d'une bonne récolte de pollen dans la colonie est rapidement suivie d'un départ massif des autres membres vers cette source. De même, on peut apprendre aux abeilles domestiques à reconnaître une odeur

Le sens de l'olfaction des abeilles comme cette osmie rousse se trouve au niveau des antennes.





spécifique en leur offrant du nectar artificiellement parfumé : ensuite, quand on leur propose trois nectars parfumés avec trois parfums différents dont celui utilisé au cours de l'apprentissage, les abeilles choisissent à 80 % celui-ci. On sait de plus que ces mêmes abeilles peuvent laisser des marques odorantes sur les fleurs visitées, signifiant leur moindre intérêt. Depuis, d'autres études ont précisé leurs capacités olfactives : elles peuvent discriminer des milliers d'odeurs différentes, percevoir plusieurs molécules dans un mélange et apprendre à les associer avec des couleurs ou des formes. Autant dire que l'étendue des capacités olfactives et neurologiques des insectes dépasse largement ce que l'on imaginait auparavant.

Les papillons de nuit s'avèrent aussi de remarquables « nez » comme le montrent les études menées sur la noctuelle capsulaire (*Hadena bicruris*). Cette espèce commune dans toute l'Europe a une relation privilégiée à double titre avec les compagnons blancs : elle butine préférentiellement les fleurs blanches de cette espèce qui répandent à la nuit tombée un parfum suave et, en plus, elle y pond ses œufs, les chenilles consommant ensuite les fleurs et les graines des capsules. Par temps calme, la noctuelle peut capter le panache parfumé de loin et remonte à contre-courant ; arrivée près des fleurs, c'est l'image de recherche, celle d'un objet blanc en forme de fleur, qui la guide. Ensuite, elle se pose quand elle perçoit un signal odorant particulier qui entre dans la composition du parfum et se dirige vers le nectar au fond de la fleur, grâce à un guide à nectar odorant !



Fleur mâle de compagnon blanc. Chez cette espèce, les sexes sont séparés.

Des parfums manipulateurs

En tant qu'humains, nous connaissons bien la charge sensorielle véhiculée par un parfum et les effets qu'ils peuvent déclencher. Ce n'est pas par hasard si depuis les plus anciennes civilisations, les parfums ont toujours tenu une place importante dans les relations humaines. Les insectes pollinisateurs n'échappent pas, en tant qu'usagers, à cet aspect quelque peu manipulateur des parfums comme vont nous le montrer les exemples suivants.

Souvent, parmi les multiples molécules composant un parfum floral, se trouve une molécule clé en tant que déclencheur d'un comportement précis de la part du pollinisateur. Ainsi, chez les cierges d'argent (*Cimicifuga*), belles ornementales nord-américaines aux fleurs blanches pollinisées par des



Fleur d'aristoloche siphon. On notera la coloration générale terne dans les tons de brun et rougeâtre.

papillons de jour, deux composés du parfum prolongent le temps de visite des papillons au-delà de ce dont ils auraient besoin réellement pour prélever le nectar. Cette manipulation peut paraître anodine et plutôt sympathique mais replacée dans le contexte de la vie d'un papillon confronté à la nécessité de récolter suffisamment de nectar pour couvrir ses besoins énergétiques et assurer sa descendance, elle prend une autre dimension : s'attarder inutilement représente une perte de temps et un risque accru d'être capturé par un prédateur, par exemple une araignée en embuscade sur l'inflorescence.

Nous avons déjà évoqué la manipulation remarquable exercée par de nombreuses orchidées qui attirent les mâles de certaines espèces d'abeilles ou de guêpes en émettant un parfum proche de la phéromone sexuelle. Dans cette relation de tromperie, l'insecte ne récolte rien d'autre que des illusions. Il existe en revanche une variante impliquant des orchidées tropicales et des abeilles euglossines dans laquelle l'insecte tire un profit : les fleurs de ces orchidées produisent

des substances volatiles sécrétées par des osmophores, souvent sous forme de poils ou de papilles charnues, et récoltées par les mâles d'euglossines avec les pattes antérieures. Ceux-ci mélangent le produit de leur récolte avec de la salive avant de s'en servir comme parfum sexuel qui attire les femelles ! À l'occasion de ses visites, le mâle pollinise la fleur d'orchidée en transportant les pollinies. Cela dit, si les orchidées impliquées dans de telles relations semblent dépendre strictement des abeilles euglossines et parfois d'une espèce particulière, la réciproque n'est pas vraie puisque les mâles récoltent aussi des parfums sur des fruits pourris fermentés ou sur du bois mort.

Une autre version de tromperie par le parfum concerne les fleurs qui répandent une odeur pestilentielle de cadavre en décomposition ou d'excréments animaux et qui attirent ainsi de nombreuses mouches spécialisées dans l'exploitation de ces ressources alimentaires ; les mouches s'affairent sur les fleurs et participent à la pollinisation et, persuadées d'avoir affaire à un vrai cadavre, pondent leurs œufs dessus ; les asticots qui éclosent ensuite vont mourir de faim car la fleur ne correspond en rien à leur alimentation ! La tromperie va ici encore plus loin que chez les Orchidées puisqu'elle provoque indirectement la



mort de la descendance. Des exemples existent dans diverses familles : chez les aristoloches comme l'aristolochie siphon (*Aristolochia siphon*), chez les rafflésies (*Rafflesia*), les plus grandes fleurs du monde portées par des plantes parasites de Bornéo, ou les *Stapelia* dans la famille des Apocynacées. En plus de l'odeur très suggestive, on remarque que la couleur et la texture de la fleur marron brun ou rouge viande renforcent l'illusion de cadavre en décomposition : chez les arums comme le serpentaire (*Dracunculus vulgaris*), c'est le spadice de l'inflorescence qui dégage l'odeur en plus de produire de la chaleur qui amplifie la diffusion des parfums. D'autres espèces comme les asarets de la famille des Aristolochiacées imitent l'odeur de champignons en décomposition et attirent des moucheron spécialistes de ce genre de substrat. Une découverte récente a montré, au moins pour une espèce qui répand une odeur épouvantable, que sous celle-ci, se cachait un effluve doux et fleuri, imperceptible à notre odorat, qui jouait sans doute un rôle dans l'attraction à distance. Autrement dit, une fois de plus, méfions-nous de notre nez relativement limité pour appréhender les comportements des autres animaux !



Inflorescence d'arum serpentaire.
Le spadice et la spathe rouge chair attirent les mouches vertes spécialistes des cadavres par l'odeur de viande en putréfaction.





Odeurs en évolution

Compte tenu de l'importance des odeurs dans les relations fleurs-pollinisateurs, on imagine facilement que celles-ci aient pu et puissent jouer un rôle central dans les changements évolutifs. L'idée d'une coévolution entre ces deux groupes semble évidente et a conduit à associer des odeurs florales à des groupes de pollinisateurs précis selon le principe des syndromes de pollinisation. Ainsi, il y aurait des « fleurs à sphinx », autrement dit pollinisées essentiellement par des sphinx, qui répandent des odeurs douces fleuries la nuit comme celles des chèvrefeuilles ou des « fleurs à chauves-souris » dans les pays tropicaux qui libèrent des odeurs fortes de fermentation et d'ail comme celles des baobabs. Cette vision de relations bilatérales étroites et spécifiques correspond à une perception un peu naïve de « la nature bien faite et harmonieuse ». Dans les faits, les analyses chimiques confirment certes la présence de substances particulières, par exemple dans les « fleurs à chauves-souris » comme des sulfides, mais montrent aussi la présence très générale de nombreuses substances représentées chez de très nombreuses espèces. On peut aussi dresser des chauves-souris à retrouver leur nourriture, le nectar des fleurs, sur des dispositifs expérimentaux qui n'impliquent pas l'odeur. Une étude sur des espèces de magnolias, dont l'ADN montre qu'ils sont très proches parents, révèle de grandes divergences dans la composition de leur parfum et ce, alors qu'ils ont les mêmes types de pollinisateurs. Enfin, au sein d'un même groupe d'insectes comme les coléoptères, des études récentes ont

Les fleurs du chèvrefeuille des haies répandent leur parfum à la nuit tombée.



mis en évidence une grande diversité dans les moyens mis en œuvre pour repérer les fleurs visitées.

Une des raisons qui peut expliquer cette absence de correspondance étroite entre odeurs des fleurs pollinisées et groupes de pollinisateurs tient à la prise en compte d'autres éléments que la pollinisation. En effet, les odeurs émises par la plante agissent sur d'autres acteurs que les seuls pollinisateurs : elles peuvent attirer des opportunistes qui vont récolter le nectar sans polliniser, des consommateurs de feuillage ou de fleurs, des prédateurs qui peuvent s'attaquer aux visiteurs...



Bref, les odeurs se trouvent impliquées au cœur d'un réseau d'interactions fort complexes dont les effets sur les changements évolutifs peuvent être diamétralement opposés. L'exemple d'une polémoine (*Polemonium*) étudiée aux États-Unis est révélatrice à cet égard : cette espèce présente dans la nature des populations avec des fleurs à odeur douce et d'autres à odeur musquée forte. Les bourdons évitent nettement celles à odeur musquée et visitent très préférentiellement celles à odeur douce : le nectar de ces dernières leur serait plus favorable. Or, la pollinisation par les bourdons constitue un avantage pour la plante car ce sont des visiteurs assidus, relativement fidèles et efficaces. On devrait donc s'attendre à ce que les populations à odeur douce deviennent prédominantes ; or, on a découvert que celles-ci attirent par ailleurs fortement les fourmis qui les visitent abondamment, pillent le nectar sans les polliniser et les détériorent en consommant des morceaux, ce qui rend les fleurs moins attractives. Dans le même ordre d'idée, si on dépose sur des fleurs de tabac sauvage le parfum qui attire les sphinx pollinisateurs, on observe une moindre production de graines car cette odeur attire aussi des punaises qui piquent les jeunes graines pour se nourrir. Moralité : on n'est jamais seul dans la nature et notre approche humaine a toujours tendance à découper les problèmes sans prendre en compte la globalité des phénomènes, fort difficile à appréhender il est vrai ! La vision de relations privilégiées entre telles et telles espèces résiste rarement à l'épreuve des faits : la pression de la sélection naturelle est toujours multiforme.

■ Le goût divin du nectar

Les fleurs peuvent offrir deux récompenses alimentaires principales aux pollinisateurs : le pollen et le nectar. Nous avons déjà évoqué le pollen comme « beefsteak » des insectes. Historiquement, cette récompense était présente dès l'origine des plantes à fleurs vu que le pollen participe directement à leur reproduction. En revanche, le nectar représente une récompense florale au sens strict dans la mesure où sa seule fonction est bien de servir de nourriture aux pollinisateurs venus visiter la fleur. Son apparition dans le registre fossile, attestée par la présence de glandes à nectar, ne se fait que plusieurs dizaines de millions d'années après l'apparition des premières plantes à fleurs, ce qui conforte l'idée que la coévolution fleurs-insectes pollinisateurs ne s'est vraiment déployée que dans un second temps. Le nectar en tant qu'innovation évolutive a constitué de fait un déclencheur et un amplificateur majeur dans le développement des relations privilégiées fleurs-insectes : il a fourni une ressource alimentaire énergétique aux insectes butineurs et à d'autres



animaux nectarivores comme les oiseaux ou les chauves-souris et il a permis aux pollinisateurs d'associer une espèce ou un groupe d'espèces de fleurs à une récompense et donc d'optimiser l'exploitation de cette ressource. Cette innovation, à une petite exception près, reste l'apanage des plantes à fleurs, une de leurs signatures propres même si toutes les espèces ne fabriquent pas forcément du nectar.

Le nectar est produit par des glandes appelées nectaires. Ces glandes se trouvent localisées soit en surface ou en profondeur des organes avec des orifices permettant l'écoulement (qui sont des stomates ne fermant plus), soit dans des poils spécialisés. En principe, n'importe quel organe floral peut porter des nectaires.

Prenons l'exemple de la famille des Renonculacées où les nectaires peuvent occuper des positions très différentes selon les genres. Chez la renoncule bulbeuse (*Ranunculus bulbosus*), chaque pétale porte à sa base une écaille nectarifère brillante. En revanche, chez le populage des marais (*Caltha palustris*), très semblable d'aspect à la renoncule bulbeuse, le nectar est produit à la base des carpelles verts au centre de la fleur et, en fait de pétales, le populage possède un cercle de sépales simulant des pétales ! Les héliobores comme la « rose de Noël » orientale (voir photo p. 68) possèdent des pétales transformés en cornets remplis de nectar. Enfin, chez les ancolies (*Aquilegia*), le nectar s'accumule au fond d'éperons (voir photo p. 94).

Dans de nombreux cas, les nectaires se trouvent réunis sur le réceptacle, le socle de la fleur qui porte les pièces florales et forme un disque nectarifère scintillant comme chez la rue odorante (*Ruta graveolens*). Les insectes visiteurs se trouvent de fait obligés de circuler entre étamines et carpelles ce qui augmente les chances de pollinisation.

Le nectar se présente sous la forme d'un liquide contenant divers sucres dont du glucose, du saccharose et du fructose. On y trouve en plus toute une batterie de substances en faible quantité dont les fonctions restent mal connues : des huiles essentielles, des substances toxiques comme des alcaloïdes, des vitamines... Les sucres du nectar sont élaborés à partir

de l'amidon stocké dans les cellules sécrétrices. Autrement dit, la production de nectar représente un sérieux « coût » pour la plante : ce facteur exerce une très forte pression sélective sur les espèces vers le meilleur compromis possible entre production et efficacité au moindre coût, pouvant aller jusqu'à la tromperie complète évoquée précédemment chez certaines orchidées par exemple. Nous

Fleur de renoncule bulbeuse en gros plan. À la base de chacun des pétales, on note une écaille où le nectar est produit.





Fleur de rue odorante en gros plan. Le réceptacle vert et charnu scintille à cause du nectar ; il est coiffé par les carpelles verts à la surface piquetée.

avons évoqué aussi les changements de couleur, associés à la pollinisation, qui guident les visiteurs vers les fleurs encore productives.

La production de nectar se trouve aussi liée à l'état général de la plante soumise aux contraintes et aux variations de son environnement. Ainsi, l'épilobe à feuilles étroites (*Epilobium angustifolium*) soumise à une période de sécheresse prolongée baisse la quantité de liquide produit tout en conservant la concentration en sucres : elle économise du précieux liquide tout en se conservant les services des pollinisateurs même si le nectar se trouve de ce fait plus visqueux et peut-être moins facile d'accès pour certaines espèces. On appréhende ici les conséquences à long terme du changement climatique global en cours qui pourrait conduire à des changements de pollinisateurs du fait de telles réactions physiologiques. D'autre part, toujours chez les épilobes, on a constaté une très forte variabilité de la quantité de nectar produite allant d'un facteur 1 à 15 sans qu'il n'y ait forcément un lien avec l'état de la plante : on a constaté que les fleurs légèrement asymétriques produisaient moins de nectar que les fleurs parfaitement symétriques, ce qui pourrait conduire à une différenciation dans la gamme des visiteurs des unes et des autres, notamment vis-à-vis des abeilles qui apprennent vite à associer forme et quantité de nectar. La production de nectar constitue donc bien un puissant moteur de changements évolutifs au sein des populations selon des modalités complexes, dès lors que l'environnement peut interférer.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Angiosperm Phylogeny Group, 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants : APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141: 399–436.
- BARETT S.C.H., 2008. *Major evolutionary transitions in flowering plant reproduction*. Chicago/London, The University of Chicago Press, 209 p.
- BELL A.D., 2008. *Plant form. An illustrated guide to flowering plant morphology*. London/Portland, Timber Press, 432 p.
- BOURNÉRIAS M., BOCK C., 2006. *Le génie des végétaux. Des conquérants fragiles*. Paris, Belin, coll. Bibliothèque scientifique, 286 p.
- CHITTKA L., THOMSON J.D., 2005. *Cognitive ecology of pollination*. Cambridge University Press, 344 p.
- DARWIN C., 1888. *The Different forms of flowers on plants of the same species*. Albermale Street (UK), John Murray, 352 p.
- ENDRESS P.K., 1996. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press, 511 p.
- GLEDHILL D., 2008. *The Names of plants*. Cambridge University Press, 426 p.
- GLOVER B., 2007. *Understanding flowers and flowering. An integrated approach*. Oxford University Press, 227 p.
- HALLÉ F., 2008. *Aux origines des plantes. Des plantes anciennes à la botanique du XX^e siècle*. Paris, Fayard, 675 p.
- HARDER L.D., BARETT S.C.H., 2007. *Ecology and evolution of flowers*. Oxford University Press, 370 p.
- HEYWOOD V.H., 1996. *Les plantes à fleurs. 306 familles de la flore mondiale*. Paris, Nathan, 336 p.
- HICKEY M., KING C., 2000. *The Cambridge illustrated glossary of botanical terms*. Cambridge University Press, 208 p.
- JUDD W.S., CAMPBELL C.S., KELLOGG E.A., STEVENS P., 2002. *Botanique systématique. Une perspective phylogénétique*. De Boeck Université, 467 p.
- LECOINTRE G., 2009. *Guide critique de l'évolution*. Paris, Belin, 572 p.
- LECOINTRE G., LE GUYADER H., 2006. *Classification phylogénétique du vivant*. Paris, Belin, coll. Belin Sciences, 3^e édition revue et augmentée, 559 p.
- MABBERLEY D.J., 2008. *Mabberley's plant-book*. Cambridge University Press, 1019 p.
- MAGNIN-GONZE J., 2004. *Histoire de la botanique*. DELACHAUX ET NIESTLÉ, coll. Les références du naturaliste, 217 p.

MEYER S., REEB C., BOSDEVEIX R., 2004. *Botanique. Biologie et physiologie végétales*. Paris, Maloine, 461 p.

RAVEN P.H., EVERT R.F., EICHHORN S.E., 2000. *Biologie végétale*. Bruxelles, De Boeck Université, 944 p.

RAYNAL-ROQUES A., 1994. *La botanique redécouverte*. Paris, Belin/INRA éditions, 511 p.

REVIERS B. (de), 2002. *Biologie et phylogénie des algues*, tome 1, chapitre 1. Paris, Belin, coll. Belin Sup.

RICKLEFS R.E., MILLER G.L., 2000. *Écologie*. Bruxelles, De Boeck Université, 821 p.

SIMPSON M.G., 2006. *Plant systematics*. Elsevier Academic Press, 590 p.

SOLTIS D.E., SOLTIS P.S., ENDRESS P.K., CHASE M.W., 2005. *Phylogeny and evolution of angiosperms*. Sinauers Associates, Inc. Publishers (USA), 370 p.

TCHERKEZ G., 2002. *Les fleurs. Évolution de l'architecture florale des angiospermes*. Paris, Dunod, 178 p.

WASER N., OLLERTON J., 2006. *Plant-pollinator interactions. From specialization to generalization*. Chicago/London, The University of Chicago Press, 445 p.

WILLIS K.J., MC ELWAIN J.C., 2002. *The Evolution of plants*. Oxford University Press, 378 p.

ZOMLEFER W.B., 1994. *Guide to flowering plant families*. The University of North Carolina Press (USA), 430 p.

Crédit photographique : toutes les photos sont de l'auteur
sauf la photo du moro-sphinx, chapitre 3, page 95, de D. Bermudez.

Édition et coordination : Valérie Mary, éditions Quae, Inra Versailles

Maquette et couverture : Gwendolin Butter

Dessins, mise en page et infographie : Gwendolin Butter

Imprimeur : Imprim'Vert Louis Jean – Gap



Depuis quand la Terre est-elle la planète fleurie que nous connaissons ? Apparues il y a quelque 150 millions d'années, date récente à l'échelle des temps géologiques, les plantes à fleurs ont connu une extraordinaire diversification dans le cadre de l'évolution et comptent actuellement près de 230 000 espèces ! Elles ont changé la face de notre planète et règnent désormais en maître dans la végétation. Leur succès tient avant tout à une innovation géniale dédiée à la reproduction : la fleur.

Pourquoi certaines espèces déploient-elles des corolles somptueuses alors que d'autres se contentent de fleurs à l'esthétique plus ordinaire ? Quelles relations se sont tissées au fil du temps avec des partenaires tels que les insectes ? Qu'est-ce que la pollinisation ?... Autant de questions passionnantes que cet ouvrage s'attache à approfondir en s'appuyant sur des exemples d'espèces sauvages ou cultivées, connues de tous.

Cette approche naturaliste, éclairée par les recherches scientifiques les plus récentes, se situe dans une perspective résolument évolutive et révèle la multiplicité des structures florales acquises et retenues au cours de l'histoire des plantes à fleurs. La classification phylogénétique (selon les parentés) sert de fil conducteur à cette exploration jalonnée de couleurs, d'odeurs et de formes les plus extravagantes.

Bienvenue dans la « planète Fleurs » !

éditions
Quæ

Éditions Cemagref, Cirad, Ifremer, Inra
www.quae.com

Prix : 25 €

ISBN : 978-2-7592-0626-1



9 782759 206261

ISSN : en cours
Réf. : 02185