



L'arbre *Barteria fistulosa* (à droite) héberge des fourmis *Tetraponera aethiops* (à gauche, à l'intérieur d'une domatie), qui le défendent avec ardeur. En Afrique centrale, les femmes adultes étaient attachées à l'arbre et subissaient les assauts des insectes.



BIBLIOGRAPHIE

K. YAMAZAKI ET S. LEV-YADUN, Dense white trichome production by plants as possible mimicry of arthropod silk or fungal hyphae that deter herbivory, *Journal of Theoretical Biology*, vol. 364, pp. 1-6, 2015.

J. BRODMANN ET COLL., Orchid mimics honey bee alarm pheromone in order to attract hornets for pollination, *Current Biology*, vol. 19, pp. 1368-1372, 2010.

M. PFEIFFER ET COLL., Myrmecochorous plants use chemical mimicry to cheat seed-dispersing ants, *Functional Ecology*, vol. 24, pp. 545-555, 2010.

J. GRANGIER ET COLL., Mechanisms driving the specificity of a myrmecophyte-ant association, *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 97, pp. 90-97, 2009.

M. HILKER ET T. MEINERS, Early herbivore alert: insect eggs induce plant defense, *Journal of Chemical Ecology*, vol. 32, pp. 1379-1397, 2006.

de pucerons et attire plusieurs espèces de syrphes prédateurs de ces insectes qui la pollinisent. Sur le même principe, la fleur de *Dendrobium sinense*, endémique de l'île de Hainan, en Chine, mime l'apparence et les phéromones d'alarme de l'abeille mellifère : le petit frelon prédateur d'abeilles *Vespa bicolor*, trompé, assurera la pollinisation.

Une fois la pollinisation réalisée et les ovules fécondés, les fleurs se transforment en fruits renfermant des graines. La dispersion des graines à distance de leur plante mère est un autre problème chez les végétaux et la solution passe très souvent par la zoochorie : le transport par les animaux. Chez les Angiospermes, la diversité des fruits est comparable à celle des fleurs et bien souvent ceux-ci émettent également des signaux visuels et olfactifs attractifs. Un des scénarios les plus courants est celui de l'endozoochorie : l'animal, par exemple un singe hurleur, attiré par l'odeur d'un fruit mûr le cueille, le mange en entier et rejette les graines dans ses excréments à plusieurs dizaines de mètres de là.

Parfois les graines sont elles-mêmes attractives. Chez de nombreuses plantes herbacées, telle la violette odorante, *Viola odorata*, elles sont pourvues d'un appendice, un élaïosome, très attirant pour les fourmis. Comme l'indique l'étymologie du mot (*elaïos*, huile, et *soma*, corps), les élaïosomes sont souvent riches en composés lipidiques. Les fourmis qui récoltent les graines à la source les transportent jusqu'à leur nid, y

consomment les élaïosomes puis rejettent les graines à l'extérieur. Mais certaines plantes produisent des graines à faux élaïosomes qui ne fournissent aucune récompense aux fourmis. Ces élaïosomes factices que l'on rencontre sur les graines d'anémone sylvie, *Anemone nemorosa*, et d'ail des ours, *Allium ursinum*, sont des structures annexes beaucoup plus discrètes et moins coûteuses à produire pour la plante que les vrais élaïosomes. Ils sont néanmoins attractifs en raison de composés chimiques similaires à ceux que l'on trouve à la surface de ces derniers.

AU SERVICE DE LA PLANTE

Au-delà de cette interaction trophique négative qu'est l'herbivorie, qui les oppose et les relie au sein des écosystèmes terrestres, plantes et animaux entretiennent des relations positives où leurs fonctions sont complémentaires. Lors de ces interactions, lorsque la plante communique avec l'animal, le message transmis reste excessivement simple. Si à de rares occasions le signal vis-à-vis de l'animal est répulsif (aposematisme, mimétisme agressif), il s'agit la plupart du temps d'un « appel » à l'animal. C'est grâce cette proximité entre les deux protagonistes, parfois entretenue (quand le signal est honnête) par des récompenses disponibles sur place, que l'animal pourra rendre un service à la plante. En d'autres termes, lorsqu'une plante communique avec un animal, elle requiert avant tout de ce dernier ce qui lui manque fondamentalement : la capacité de se déplacer. ■

L'ESSENTIEL

● Chez les plantes à fleurs, le modèle de sexualité fondé sur des plants mâles et des plants femelles est rare.

● On trouve plutôt une large diversité de modèles, où l'hermaphrodisme est fréquent et l'autofécondation une solution souvent retenue.

● Pour comprendre l'apparition et le maintien de cette pluralité des sexes, on doit se tourner vers la théorie du gène égoïste.

● Elle révèle que la clé est la transmission des gènes d'une génération à l'autre.

L'AUTEUR



PIERRE-OLIVIER CHEPTOU
Directeur de recherche
(CNRS) au Centre d'écologie
fonctionnelle et évolutive
à Montpellier

La très riche sexualité des plantes

Le schéma mâle et femelle des humains est d'une simplicité confondante à côté de la diversité des modes de reproduction des plantes à fleurs. Elle ne se comprend qu'à l'aune de la théorie du gène égoïste.



Chez le thym, on trouve des plants femelles et des plants hermaphrodites. Est-ce viable ?

D

ans le jardin, les fleurs de thym éclosent en de multiples corolles délicates, d'un léger violet. Elles embaument et donnent des airs de Provence à n'importe quel parterre. Derrière cet air fragile, se cache une étrange sexualité : certains plants sont femelles, d'autres sont hermaphrodites. Cet exemple est loin d'être isolé.

Comme l'a décrit Darwin, on peut trouver chez les plantes à peu près toutes les situations : combinez les organes mâles et femelles de différentes manières, au sein des fleurs, entre fleurs, entre individus et il y a toutes les chances que cette situation existe dans la nature !

Comment expliquer cette pluralité des systèmes de reproduction chez les plantes à fleurs ? Pour répondre, les biologistes de l'évolution sont amenés à étudier les forces évolutives qui ont façonné les systèmes de reproduction et à manier des concepts clés tels que la théorie du gène égoïste selon laquelle le gène se répliquant en plus grand nombre impose sa fonction dans la population et de ce fait conditionne l'évolution. Mieux, ils peuvent voir ces forces à l'œuvre tant la sexualité des plantes peut évoluer rapidement selon l'environnement.

Chez les animaux supérieurs, tel l'humain, le modèle mâle et femelle est la règle. En revanche, chez les plantes à fleurs, la situation ➤



© Lonspera/Shutterstock.com

► la plus fréquente est l'hermaphrodisme, les individus étant souvent à la fois mâle et femelle. Notons que l'hermaphrodisme existe aussi chez les animaux, par exemple chez les mollusques. Dans nos contrées, une plante cueillie au hasard dans une prairie a statistiquement 70 % de chance de porter des fleurs hermaphrodites. Beaucoup moins fréquemment, on trouvera des espèces où il y a à la fois des mâles et des femelles, éventuellement des femelles et des hermaphrodites et très rarement des mâles et des hermaphrodites (voir l'encadré page ci-contre).

La fonction des fleurs est bien sûr la reproduction (la production de graines) en favorisant la rencontre de l'ovule dans le pistil et du spermatozoïde porté par le grain de pollen. Au cours de l'évolution, les plantes ont mis en place toutes sortes d'artifices pour favoriser cette rencontre. Chez certaines espèces, dites anémogames, le vent transporte le pollen. Elles ont le plus souvent des fleurs peu colorées, produisant beaucoup de pollen car la destination d'un grain de pollen porté par le vent est incertaine.

Les insectes constituent un vecteur de transport de pollen plus précis pour les nombreuses espèces dites entomogames. Dans ce cas, les plantes usent de stratégies variées pour attirer les insectes dans une relation en général à bénéfice réciproque où l'insecte trouve dans les fleurs une ressource alimentaire (nectar, pollen) en échange de la rencontre des gamètes pour la plante. Le cas des orchidées du genre *Ophrys* est remarquable. Chez l'*Ophrys* abeille (*Ophrys apifera*), la plante mime l'abeille femelle, jusqu'à émettre une odeur semblable à celle de l'insecte, et attire ainsi l'abeille mâle. Celui-ci, croyant copuler avec une femelle, pollinise la fleur.

Certaines fleurs hermaphrodites ne semblent présenter aucune adaptation particulière pour le transport du pollen. De fait, elles n'en ont pas besoin, car elles pratiquent l'autofécondation (elles sont autogames). C'est le cas de la plante modèle en génétique *Arabidopsis thaliana* qui pratique presque exclusivement l'autofécondation. Au sein d'espèces proches, une réduction de la taille de la fleur et de sa couleur est souvent le signe d'une évolution vers l'abandon de la fécondation croisée. Quelques espèces sont si spécialisées dans l'autofécondation que la fleur ne s'ouvre plus, la pollinisation ayant lieu à l'intérieur. On trouve cette cléistogamie, par exemple, chez *Lamium amplexicaule*.

D'autres espèces hermaphrodites mettent au contraire des barrières physiologiques à l'autofécondation grâce à un système d'auto-incompatibilité : un grain de pollen ne peut pas germer sur le pistil du même individu.

Cette grande diversité a suscité l'intérêt des biologistes de l'évolution dont Darwin

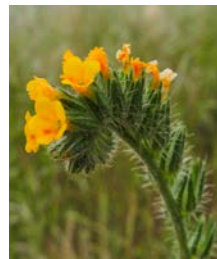
constitue un contributeur incontournable puisqu'il a consacré trois ouvrages à cette question. Pourquoi telle espèce est constituée de mâles et de femelles? Pourquoi d'autres sont hermaphrodites? Pourquoi certaines espèces pratiquent l'autofécondation? Selon Darwin, les facteurs de pollinisation constituent l'élément central de l'évolution. Lorsque le transport du pollen est difficile, l'autofécondation apparaît comme une assurance pour se reproduire. Si la vision darwinienne reste dans une certaine mesure pertinente, l'avènement de la génétique des populations dans la deuxième moitié du xx^e siècle a révolutionné ce champ de recherches.

LÀ OÙ IL Y A DES GÈNES...

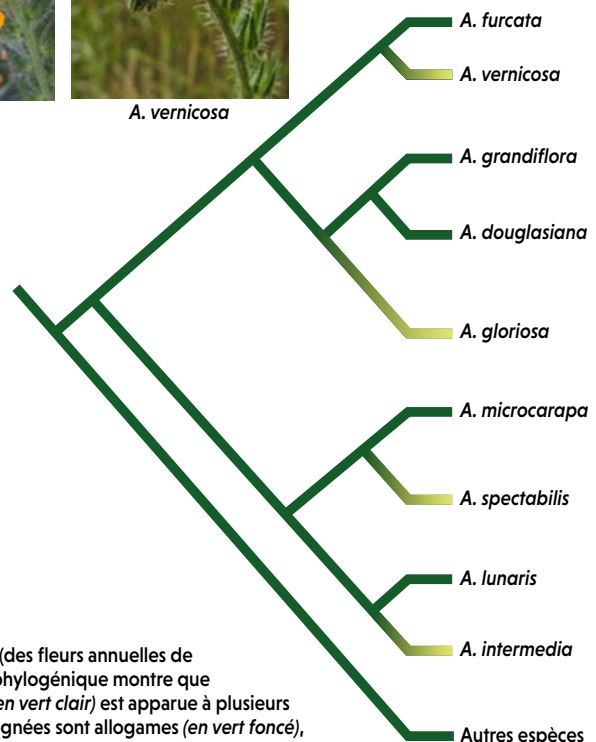
Les systèmes de reproduction ont fait l'objet d'une attention particulière en sciences de l'évolution, car au-delà de la diversité des formes florales, ils déterminent les règles de transmission des gènes d'une génération à l'autre. Ils sont donc responsables de la structure du génome des individus. Ainsi, une plante qui pratique l'autofécondation crée dans sa descendance des individus en associant par la voie mâle et la voie femelle deux moitiés d'un même génome. Au contraire, une plante adepte



A. furcata

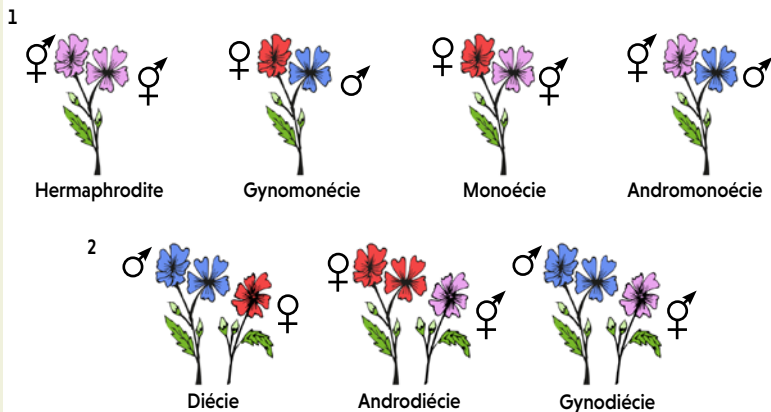


A. vernicosa



Chez les *Amsinckia* (des fleurs annuelles de Californie), l'arbre phylogénique montre que l'autofécondation (en vert clair) est apparue à plusieurs reprises. Plusieurs lignées sont allogames (en vert foncé), comme on le suppose l'était l'ancêtre commun.

LE KÂMA SUTRA DES FLEURS



On peut classer les systèmes de reproductions chez les plantes sur la base de la répartition des sexes mâles et femelles dans les fleurs ou dans les individus. Si une population ne comporte qu'un seul type d'individus (1) ceux-ci peuvent porter des fleurs hermaphrodites (cas le plus fréquent), des fleurs mâles et des fleurs femelles (l'espèce est monoïque). Plus rarement, on peut trouver sur les individus une combinaison de fleurs hermaphrodites et femelles (gynomonioïque) ou réciproquement de fleurs hermaphrodites et mâles (andromonoïque). Une population comportant deux types d'individus (2) peut associer mâles et femelles (dioïque), femelles et hermaphrodites (gynodioïque) ou plus rarement mâles et hermaphrodites (androdioïque).

de la fécondation croisée (allogame) associera, à chaque génération, la moitié de son génome à une autre moitié issue d'un individu différent. Les conséquences sont importantes.

Pour un individu porteur d'un gène délétère qui se croise avec un autre qui en est dépourvu (il a une copie fonctionnelle), la fonction du gène restera assurée dans la descendance. À l'inverse, avec l'autofécondation, les deux copies du gène sont très probablement identiques : des gènes déficients seront tous deux transmis à la descendance qui ne bénéficiera plus de la fonction assurée par le gène normal.

Ce mécanisme est la dépression de consanguinité, bien connue des éleveurs. Elle consiste en la diminution des performances d'un individu issu de croisements consanguins, dont l'autofécondation constitue une forme extrême. Ce phénomène est général chez les êtres vivants, plantes et animaux : les individus issus de croisements consanguins sont souvent plus petits et moins résistants que ceux issus d'une fécondation croisée. La dépression de consanguinité est ainsi une force évolutive majeure favorisant la fécondation croisée.

Dès lors, pourquoi l'autofécondation est-elle si répandue chez les plantes à fleurs ? Et plus généralement, pourquoi un régime de reproduction particulier est-il privilégié plutôt qu'un autre ? Pour analyser cette question, on peut adopter la vision du gène égoïste, popularisée par



Les petites centaurées *Centaurium erythraea* se reproduisent de façon croisée dans les milieux ruraux (à gauche) : les organes mâles (étamines) et femelles (pistil) de la fleur sont spatialement séparés. À l'inverse, dans les populations urbaines (à droite) le rapprochement des organes mâles et femelles favorise l'autofécondation.

l'éthologue Richard Dawkins dans son livre éponyme paru en 1976. L'idée principale est que l'échelle pertinente à laquelle s'applique la sélection naturelle est celle du gène et non celle de l'individu ou de l'espèce.

Ce schéma de pensée est la pierre angulaire des théories de l'évolution des systèmes de reproduction. Schématiquement, il suffit de compter, par le raisonnement, les gènes passant d'une génération à l'autre, dans une situation donnée, pour estimer le succès d'un système de

**DANS UN MILIEU
APPAUVRI
EN POLLINISATEURS,
DES PLANTES
PEUVENT ACQUÉRIR
LA CAPACITÉ
DE S'AUTOFÉCONDER**

reproduction. Ainsi, un hermaphrodite transmet ses gènes d'hermaphroditisme à sa descendance selon deux voies : à travers ses ovules et son pollen qui féconde les ovules.

Puisque le nombre d'ovules et de pollen participant efficacement à la reproduction est strictement identique (chaque individu a un père et une mère), un individu uniquement femelle apparaissant dans une population d'hermaphrodites ne pourra en théorie se maintenir que s'il fabrique au moins deux fois plus d'ovules que l'individu hermaphrodite pour compenser la perte de la fonction mâle.

Selon ces premières théories, dans une espèce gynodioïque (comportant des femelles et des hermaphrodites), tel le thym, on s'attend à ce que les femelles produisent deux fois plus de graines que les hermaphrodites.

Par ailleurs, chez les hermaphrodites, un résultat théorique surprenant a été mis au jour par le biologiste et statisticien britannique Ronald Fisher : les gènes d'autofécondation ont un taux de transmission intrinsèque supérieur aux gènes d'allofécondation, ce qui devrait conduire l'autofécondation à évoluer « naturellement » et à supplanter l'allogamie. ➤

► Pour s'en convaincre, imaginons une population d'hermaphrodites pratiquant la fécondation croisée et regardons le nombre de gènes transmis par un individu qui acquiert par mutation la capacité à s'autoféconder (voir l'encadré page ci-contre). Dans la mesure le nombre de grain de pollen est beaucoup plus grand que le nombre d'ovules à féconder, l'individu nouvellement autogame qui « détourne » quelques grains de pollen pour autoféconder ses ovules transmet en moyenne trois copies de ses gènes (deux à sa descendance et une par la fécondation d'un autre plant) alors que l'individu allogame n'en transmet que deux.

En conséquence, les gènes d'autofécondation devraient envahir la population et mener à l'évolution de plantes autogames. Cependant, les effets néfastes de la consanguinité peuvent s'opposer à ce succès. De nombreux travaux expérimentaux ont mesuré la force de la dépression de consanguinité et montré qu'elle est en général élevée chez les espèces allofécondantes : d'éventuels gènes d'autofécondation se répandraient difficilement dans les populations.

Ces explications offrent un modèle cohérent pour expliquer la diversité des systèmes de reproduction. Cependant, plusieurs résultats ne sont pas en accord avec la théorie. Par exemple, nous avons dit que dans une espèce gynodioïque, les femelles doivent produire au moins deux fois plus de graines que l'hermaphrodite. Or ce n'est pas ce que l'on observe expérimentalement...

L'IMPORTANCE DU VÉHICULE

En cherchant les gènes qui inhibent la fonction mâle chez les hermaphrodites pour en faire des femelles, on s'est aperçu qu'ils ne sont pas des gènes nucléaires transmis par le pollen ou les ovules, mais des gènes des chloroplastes (les organites cellulaires où se déroule la photosynthèse) transmis quasi exclusivement par la voie femelle. Et cela change tout ! Dans ces conditions, il suffit que les femelles produisent juste un peu plus de graines que les hermaphrodites pour se répandre dans les populations !

Ce schéma illustre une idée intéressante : selon la fonction du gène, le véhicule de transmission sera celui qui favorise sa propre transmission (toujours le gène égoïste !), il est donc cohérent que les gènes « femelles » soient portés par la voie des chloroplastes.

L'histoire ne s'arrête pas là, car il est toujours nécessaire d'avoir des producteurs de pollen dans la population. Quand les femelles deviennent trop fréquentes dans la population, les hermaphrodites peuvent reprendre l'avantage sur les femelles grâce à des gènes nucléaires restaurateurs de la fertilité mâle qui eux, peuvent se transmettre par le pollen.

Lamium amplexicaule est une espèce hermaphrodite dont certaines fleurs ne s'ouvrent pas. Dans ce cas de cléistogamie, l'autofécondation est obligatoire.



Phillyrea angustifolia est une espèce androdioïque comportant des individus mâles et d'autres hermaphrodites. un tel système de reproduction est un défi à la théorie classique.



Ces situations mettent au jour la notion de conflits génétiques qui a souvent cours dans les processus d'adaptation. Les gènes n'ont pas le même succès selon qu'ils sont portés par les mâles ou les femelles et l'évolution est souvent dirigée par ces conflits. Ce type d'argument permet-il d'expliquer le système de reproduction symétrique des espèces gynodioïques, celui des plantes androdioïques où coexistent seulement des mâles et des hermaphrodites? *A priori* non, puisque la voie mâle ne dispose pas de véhicule de gènes qui lui soit propre. Ainsi, le poids des arguments théoriques a même conduit à nier l'existence de telles espèces androdioïques dans la nature. Et pourtant, elles sont certes rares, mais bien réelles!

LE TROISIÈME SEXE

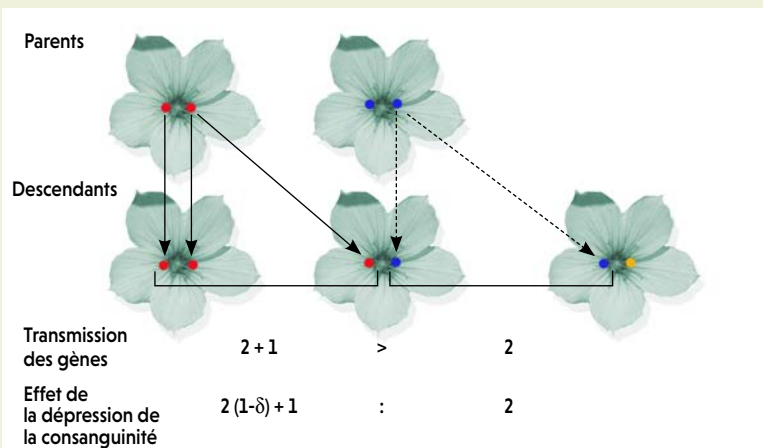
Récemment, Pierre Saumitou-Laprade et ses collègues, des universités de Lille 1 et de Montpellier ont élucidé chez l'espèce *Phillyrea angustifolia* (voir la figure page ci-contre en bas), une espèce proche de l'olivier, un mécanisme original, permettant le maintien des mâles et des hermaphrodites. Ils ont montré que les hermaphrodites sont dotés d'un système d'incompatibilité à deux groupes, les rendant compatibles avec seulement la moitié des hermaphrodites de la population. Les mâles, eux, peuvent féconder tous les hermaphrodites, soit deux fois plus que les hermaphrodites, ce qui leur permet de compenser l'absence de fonction femelle. On a donc une espèce où cohabitent trois sexes !

La grande diversité des formes florales résulte d'une diversification des stratégies de reproduction par la sélection naturelle. Les structures développées par les plantes sur lesquelles agit la sélection naturelle sont très variées (corolles plus ou moins colorées, système d'incompatibilité...), mais toutes peuvent se résumer par les règles de transmission des gènes précédentes.

Au cours de l'évolution, les changements de systèmes de reproduction ont été fréquents. Lorsqu'on reconstitue l'histoire évolutive d'un genre ou d'une famille botanique, on peut montrer que l'apparition de l'autofécondation à partir d'un ancêtre allofécondant chez les hermaphrodites est fréquente (voir la figure page 74). Dans la mesure où les formes allofécondantes sont encore présentes aujourd'hui, on peut supposer que les espèces autofécondantes s'éteignent plus souvent que les espèces allofécondantes, l'autofécondation ne constituerait pas une stratégie viable à l'échelle de la durée de vie des espèces.

Plus récemment, face aux changements planétaires et notamment face au déclin des pollinisateurs qui touche de façon directe les espèces à reproduction croisée, on a constaté que l'évolution vers l'autofécondation est possible, à très court terme. Ainsi, chez la petite

LE POIDS DE LA DÉPRESSION CHEZ LES HERMAPHRODITES



Chez les hermaphrodites, les gènes étant véhiculés à la fois par la voie mâle et la voie femelle, le nombre de gènes transmis est la somme des contributions du pollen et des ovules. Une plante qui acquiert la capacité à s'autoféconder (elle devient allogame) en détournant quelques grains de son pollen possède un avantage de 50 % en termes de nombre de gènes transmis : elle transmet ovule et pollen à sa descendance et continue à féconder d'autres plantes dans la population (flèches noires). Le génotype allogame ne transmet qu'une copie de ses gènes à ses descendants et une autre en pollinisant parmi la population (en pointillés). Cependant les descendants issus d'autofécondation ont une survie plus faible à cause de la dépression de consanguinité (δ). En terme de bilan, la stratégie allogame ou autogame dépend du nombre de gènes transmis, une fois la dépression prise en compte.

BIBLIOGRAPHIE

P. SAUMITOU-LAPRADE ET AL., *A Self-Incompatibility System Explains High Male Frequencies in an Androdioecious Plant*, Science, vol. 327, pp. 1648-1650, 2010.

R. DAWKINS (trad. N. Jones-Gorlin), *Le gène égoïste*, Odile Jacob, 2003.

P.H. GOUYON, J.P. HENRY et J. ARNOULD, *Les avatars du gène*, Belin, 1997.

C. DARWIN, *The different forms of flower on plants of the same species*. London, Murray, 1877.

centaurée *Centaurium erythraea*, une équipe belge a montré que les plants se développant en milieu urbain, appauvri en pollinisateurs, avaient développé la capacité de se reproduire par autofécondation alors même que les spécimens ruraux se reproduisent par fécondation croisée (voir la figure page 75).

Ce type d'évolution a été reproduit en conditions expérimentales chez la mimule *Mimulus guttatus*. Des chercheurs américains en ont cultivé avec ou sans pollinisateurs : en moins de cinq générations, le groupe de plantes sans pollinisateurs avait acquis la capacité à produire des graines sans pollinisateurs ! Ainsi, face aux changements environnementaux, les plantes sont en mesure de s'adapter rapidement. Est-ce une bonne nouvelle ? Pas si sûr... Si les plantes confrontées à la raréfaction des pollinisateurs acquièrent par l'autofécondation la capacité à s'en affranchir, de quelles ressources alimentaires disposeront les pollinisateurs dans le futur ? Assistera-t-on à la disparition d'une chaîne trophique dans les écosystèmes ? Verra-t-on dans nos campagnes des fleurs sans couleurs et sans odeurs ? ■

L'ESSENTIEL

- On a longtemps pensé que la chaîne alimentaire des océans était fondée sur deux groupes supposés majoritaires: le phytoplancton et le zooplancton.
- C'était sans compter les organismes mixotrophes, mi-plante, mi-animaux. Pour se nourrir, ils utilisent

la photosynthèse et chassent également des proies.

- Ces créatures hybrides auraient une influence majeure sur les niveaux globaux de dioxyde de carbone, sur les populations de poissons et les efflorescences d'algues toxiques.

L'AUTEURE



ADITEE MITRA
enseigne les sciences de la vie
à l'université de Swansea,
au Pays de Galles.

Le règne des plantes-garous

De minuscules créatures marines vivent comme des plantes, grâce à la photosynthèse. Cependant, il leur arrive aussi de chasser comme des animaux. Parce qu'ils régendent les populations de poissons, ces mixotrophes seraient les maîtres des océans.