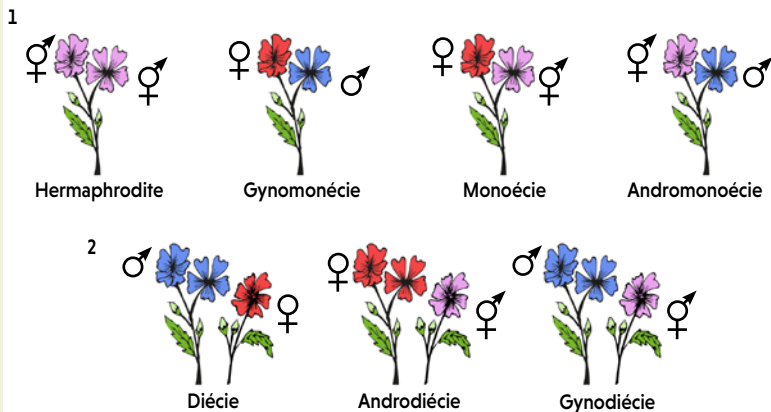


LE KÂMA SUTRA DES FLEURS



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 centaurees *Centaurea 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 si 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

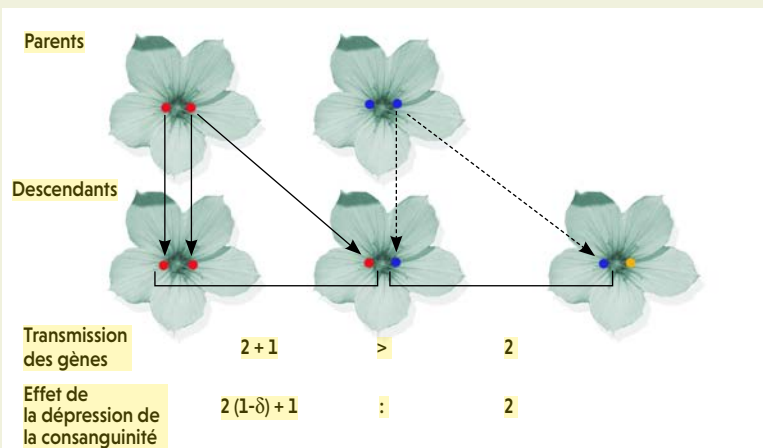
Récemment, Pierre Saumitou-Laprade et ses collègues, des universités de Lille 1 et de Montpellier ont élucidé chez l'espèce *Phillyrea angustifolia* (voir la figure page ci-contre en bas), une espèce proche de l'olivier, un mécanisme original, permettant le maintien des mâles et des hermaphrodites. Ils 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 ? ■