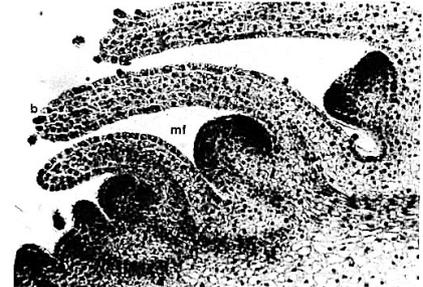


Chapitre 4. La floraison

Le terme « floraison » signifie communément l'épanouissement des fleurs. Mais pour le physiologiste, le praticien, le phénomène le plus important - « la mise à fleur » - se situe bien avant.

Dans le cycle de développement d'une Angiosperme, la mise à fleur correspond à une étape de différenciation au cours de laquelle le végétal passe de l'état végétatif à l'état reproducteur. On appelle également « virage floral » ce bouleversement dans la vie d'une plante qui se traduit par l'arrêt progressif d'activité de l'apex végétatif et sa transformation en méristème reproducteur. L'ensemble des modifications morphologiques de la différenciation florale (ou initiation) peut être suivi microscopiquement (photos 1).

Figure 1: Méristèmes floraux de digitale laineuse. b=bractée
mf= méristème floral.



La croissance des ébauches florales peut se produire dès leur mise en place ou être différée si le bourgeon floral entre en dormance (dès le mois d'août chez le poirier), une levée de dormance hivernale permet la reprise de sa croissance et l'épanouissement de la fleur (début avril pour le poirier).

La floraison est toujours précédée d'une phase de développement végétatif plus ou moins longue.

- Chez les espèces monocarpiques - qui ne fleurissent qu'une fois dans leur vie, la floraison et la fructification entraînent la mort inéluctable de la partie végétative (plantes annuelles, tomate ; plantes bisannuelles, carotte ; plantes pluriannuelles, l'agave, qui reste végétatif 10 ans).
- Chez les espèces polycarpiques - qui fleurissent plusieurs fois au cours de leur vie - les organes végétatifs résistent à la sénescence provoquée par la floraison- fructification. Leur pérennité est assurée également par certains bourgeons végétatifs, incapables de se différencier en bourgeons reproducteurs (arbres).

Chez certains végétaux, la tomate par exemple, le virage floral a lieu spontanément, selon un programme interne, indépendamment des facteurs de l'environnement. La floraison de nombreuses espèces de pays tempérés, est, au contraire, déclenchée, synchronisée par les variations annuelles des facteurs climatiques. Température, lumière, mais aussi alimentation et corrélation d'organes sont différents paramètres qui interagissent ou agissent séparément, selon les espèces, pour réaliser, au niveau de l'apex végétatif, les conditions requises à la différenciation florale.

4.1. Facteurs internes

4.1.1. Maturité de floraison.

Pour qu'une plante puisse fleurir il faut qu'elle ait atteint un certain développement végétatif. On appelle ce stade maturité de floraison. L'acquisition de cette maturité de floraison est de durée très variable selon les espèces. Avant ce stade la plante est dans un état dit juvénile et ne pourra fleurir quels que soient les traitements.

A titre d'exemple cette maturité de floraison est atteinte à des stades de développement différents :

Seigle : 7 feuilles

Tomates : 13 entre-nœuds

Chez les arbres ce temps est beaucoup plus long : Poiriers 5 -7 ans, Chêne plusieurs dizaines d'années.

La notion de maturité de floraison repose sur des explications empiriques. La plus vraisemblable est de nature trophique il ne serait pas bon pour une plante de fleurir avant qu'elle ait suffisamment développé son système végétatif (feuilles, racines) afin de permettre l'alimentation des organes le plus souvent non chlorophylliens – fleurs, fruits, graines – qui vont résulter de la floraison. Un minimum de développement végétatif, correspondant à sa maturité de floraison, est exigé pour que l'initiation florale ait lieu.

Ce développement minimal est variable selon les plantes : treize entre-nœuds chez la tomate, de quatre à sept ans chez les arbres fruitiers, de l'ordre de cinquante ans chez le chêne.

4.1 2. Alimentation carbonée.

Un certain équilibre alimentaire au niveau de l'apex végétatif, entre les substances carbonées (C) issues de la photosynthèse et les substances azotées (N) pro venant de l'absorption minérale par les racines, favorise l'initiation florale. Le rapport carbone/azote doit être voisin de 15-20.

Un rapport $\frac{C}{N}$ trop bas, inférieur à 15 par suite d'une alimentation minérale trop riche (chez le jeune arbre ou si la fumure azotée est trop forte au moment de l'initiation), favorise le développement de l'appareil végétatif aux dépens de l'appareil reproducteur.

C'est pourquoi, chez les arbres fruitiers, la présence du feuillage qui améliore le rapport $\frac{C}{N}$ favorise la floraison alors que souvent les jeunes fruits de l'année qui consomment les produits de la photosynthèse, favorisent l'alternance : ils inhibent l'initiation des bourgeons floraux et ainsi la production de l'année suivante.

Dans le même ordre d'idée, des bulbes d'iris ou de tulipe trop petits restent végétatifs ; en effet, la grosseur du bulbe dépend de l'intensité de la photosynthèse des feuilles

4.2. Facteurs externes

Certaines espèces, pour fleurir, obéissent à un signal de leur environnement, à condition toutefois que les exigences trophiques soient satisfaites. Si la nature des exigences thermiques ou lumineuses des différentes espèces est connue, l'ensemble du système de relais dans la plante, entre le signal extérieur et la réponse florale qu'il déclenche, l'est moins et reste bien souvent hypothétique.

4.2.1. Température

4.2.1.1. Températures froides : *Vernalisation*

Certaines plantes, pour fleurir, doivent subir pendant suffisamment longtemps l'action des températures basses de l'hiver (ces plantes deviennent aptes à fleurir) : ce phénomène s'appelle la vernalisation. Aucune modification morphologique n'est décelable dans les apex végétatifs d'une plante vernalisée ; celle-ci ne différenciera qu'ultérieurement ses ébauches florales soumises à d'autres conditions favorables (malgré ces conditions favorables, par exemple une bonne photopériode, l'apex non vernalisé resterait végétatif).

A. Besoins de vernalisation des différentes espèces

On distingue classiquement trois groupes de plantes:

- *Les indifférentes* : Ce sont toutes les plantes annuelles (haricot, tomate) qui, plantées au printemps, fleurissent la même année sans avoir à subir le froid de l'hiver et certaines espèces pérennes dont les arbres fruitiers.
- *Les préférées* : Le phénomène de vernalisation a été découvert à partir de l'étude des céréales d'hiver.

Le blé d'hiver (annuelle d'hiver) doit être semé à l'automne. La plantule subit le froid de l'hiver ; ainsi « vernalisée » la plante donne des épis en été, à la même période que les blés de printemps semés au printemps. Le besoin en froid des céréales d'hiver n'est pas absolu ; si elles sont semées au printemps, l'épiaison sera tardive et mauvaise.

Les céréales d'hiver ont un intérêt économique supérieur aux céréales de printemps. Or, ces variétés ne peuvent être cultivées dans des pays à hiver très rigoureux (Sibérie). C'est ce qui a conduit le russe *Lyssenko* (1928) à mettre au point une technique de « vernalisation » en chambre froide des céréales d'hiver (+1° à 2 °C pendant un mois sur des graines imbibées) ; ces céréales ainsi « vernalisées » peuvent être semées au printemps.

- *Les plantes à vernalisation obligatoire*: Ce sont les bisannuelles (chou, betterave, carotte, jusquiame noire) chez lesquelles le cycle végétatif se déroule en deux ans. La première année, la plante forme une rosette de feuilles et accumule des réserves dans ses racines plus ou moins tubérisées. Le froid de l'hiver sur les feuilles permet la deuxième année à la plante de « monter en graine » (si la plante est maintenue artificiellement à température tiède, elle restera végétative ; semée trop tôt, elle montera la première année).

De nombreuses vivaces (olivier) ont un besoin de froid absolu pour fleurir. Tous les bourgeons ne sont pas vernalisés, sinon le développement végétatif ne serait plus assuré.

Ces différents besoins de vernalisation traduisent une plus ou moins grande inaptitude de la plante à se développer autrement que végétativement.

B. Caractères de la vernalisation

a. Maturité de vernalisation

Le stade de développement à partir duquel la plante peut réagir à l'action du froid vernalisant diffère selon les cas. Les semences imbibées de certaines espèces sont vernalisables (blé, laitue, chicorée), voire même sur le pied-mère alors qu'elles ne sont pas encore déshydratées. D'autres espèces ne peuvent être vernalisables que lorsqu'elles ont atteint un certain développement végétatif qui correspond à leur « maturité de vernalisation » (exemple: au stade rosette chez la jusquiame bisannuelle)

Dans tous les cas, c'est le bourgeon qui perçoit le froid.

La préparation de la mise à fleur par le froid n'est possible que chez un végétal actif, en cours de division cellulaire (semence imbibée - bourgeon non dormant) qui possède un niveau trophique suffisant (d'où la maturité de vernalisation) Pendant l'action du froid, la croissance n'est pas interrompue ; le froid « oriente » la croissance progressivement vers une organogenèse reproductrice.

b. Besoins quantitatifs de froid

La quantité de froid (durée d'application d'une certaine température) varie selon les espèces. Elle est de un mois à 2 °C pour les céréales, de dix semaines à 13°C pour l'olivier. Le froid peut être donné en une ou plusieurs fois (effet cumulatif), la vernalisation s'installant progressivement.

c. Dévernalisation

L'état vernalisé n'est pas acquis définitivement et, sous certaines conditions, des bourgeons perdent leur aptitude à fleurir (températures trop élevées, mauvaises photopériodes ultérieures, dominance apicale)

L'état vernalisé se transmet au cours de la division cellulaire de la cellule mère aux cellules filles. Quand un méristème a été vernalisé, tous les bourgeons qu'il donne le seront.

C. Remplacement du froid : Paradoxalement, des températures chaudes remplacent l'effet du froid vernalisant chez certaines espèces (exemple : la scrofulaire vernalisé en huit semaines à +3°C ou en trois semaines à 32 °C).

Les régulateurs de croissance, type gibbérellines, peuvent remplacer l'effet du froid ou réduire sa durée d'application (chez certaines espèces seulement : les bisannuelles à l'état de rosette)

D. Mécanisme: Le fait que l'état vernalisé soit transmissible par greffe, et que les gibbérellines remplacent l'effet du froid, laisse supposer que des substances hormonales gibbérelliques participent au processus de vernalisation. Il n'est toutefois pas question de les considérer comme hormone de vernalisation.

Les transformations opérées par le froid au niveau de l'apex végétatif sont d'ordre subcellulaire. Elles permettent l'acquisition d'un rythme de fonctionnement (rythme de mitoses) qui va permettre de modeler dans un bref délai les organes reproducteurs. Tout facteur dévernalissant modifie le fonctionnement de ce rythme et les plantes reprennent alors le rythme de croissance caractéristique de l'état végétatif. Chez les plantes à besoin nul de froid, ce rythme de fonctionnement des points végétatifs est endogène. Chez les préférentes, le froid accélère le rythme endogène.

4.2.1.2. Températures chaudes

Chez l'iris bulbeux par exemple, une période de températures élevées supérieures à 20°C est obligatoire, en fin de grossissement du bulbe, pour qu'il devienne apte à fleurir (apte à différencier une fleur quand il est placé ultérieurement dans des conditions de températures différentes). Si la période de température élevée est trop courte, le bulbe restera végétatif, et ne différenciera que trois feuilles.

4.2.2. Photopériodisme floral

La lumière contrôle la mise à fleur non uniquement par son intensité, mais aussi par sa durée relative par rapport à la nuit, variable au fil des saisons.

Un cycle photopériodique de vingt-quatre heures comprend une période lumineuse (ou héméropériode) et une période obscure (ou nyctipériode). Couramment, le terme photopériode désigne la période lumineuse.

4.2.2.1. Comportement photopériodique des différentes espèces

Toutes les plantes doivent recevoir par jour un minimum d'éclairement (le minimum trophique mT) pour satisfaire leurs besoins photosynthétiques. Selon leurs exigences photopériodiques, on distingue trois groupes de plantes:

A. Les plantes indifférentes

Elles fleurissent quelle que soit la durée relative des jours et des nuits (tomate, tabac, pois, cerisier, lilas, rosier, cyclamen, pélarгонium, zinnia). Les plantes, comme la tulipe, qui différencient leurs ébauches à l'obscurité, appartiennent à ce groupe, les réserves du bulbe couvrant les besoins nutritifs.

B. Les plantes de jours longs (JL)

Ce sont, en général, les plantes qui fleurissent du milieu du printemps jusqu'à l'été (épinard, laitue, carotte, betterave, gloxinia, œillet, pétunia, bégonia tubéreux) (fig.2)

a. Plantes de jours longs absolues

Elles exigent, pour fleurir, un minimum de cycles photopériodiques (de un à trente selon les espèces). La période lumineuse du cycle photopériodique doit être supérieure à un certain seuil : cette valeur critique (LC) est variable selon les espèces, entre dix et quatorze heures, douze heures sur la figure 2.

Si la longueur du jour est inférieure à la longueur critique, la plante ne fleurit pas.

Plus la durée de l'éclairement quotidien est supérieure à la valeur critique, plus rapide est la mise à fleur.

b. Plantes de jours longs préférées

Elles auront une floraison de moins en moins rapide si la durée d'éclairement diminue (en régime de jours courts).

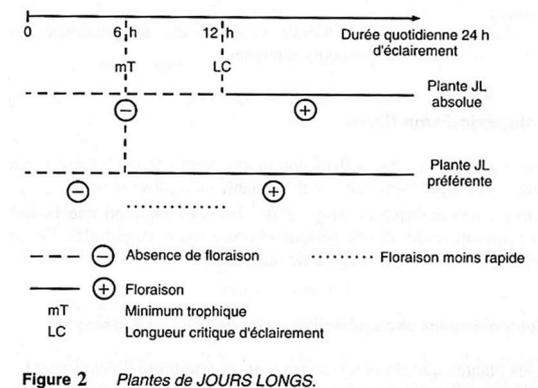


Figure 2 Plantes de JOURS LONGS.

C. Plantes de jours courts (JC)

Ce sont, en général, les plantes qui fleurissent à la fin de l'été et en automne (asperge, maïs, topinambour, azalée, freesia, kalanchoë, chrysanthème, bégonia X elatior) (fig. 3).

a. Plantes de jours courts absolues

Elles exigent, pour fleurir, une durée d'éclairement inférieure à une certaine longueur critique. Au dessus de ce seuil, la lumière inhibe la floraison, la plante de JC ayant besoin pour fleurir d'une période d'obscurité.

Le xanthium est une plante de jours courts très étudiée car un seul cycle de bonne photopériode permet sa mise à fleur.

b. Plantes de jours courts préférées

Leur floraison est possible, mais lente, si la longueur du jour augmente (si la nuit diminue).

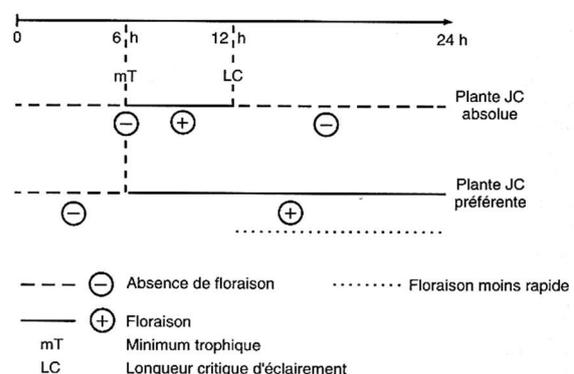


Figure 3 Plantes de JOURS COURTS.

I.4.2.2.2. Mécanisme de l'induction photopériodique

A. Stimulus photopériodique: La photopériode est perçue par les feuilles. La photopériode efficace déclenche la naissance d'un « signal floral » dans la feuille « induite » auquel répondent un ou plusieurs bourgeons végétatifs en passant à l'état reproducteur.

Ce facteur de stimulation (ou stimulus photopériodique), né dans les feuilles, migre jusqu'aux bourgeons. Différentes expériences de greffe entre plante induite et plante non induite prouvent que le stimulus photopériodique, transmissible par greffe, est de nature hormonale. La nature exacte de ce facteur hormonal de floraison n'est jusqu'ici pas encore élucidé ; il s'agirait d'un complexe hormonal dans lequel entreraient sans doute les gibbérellines.

B. Inhibiteur photopériodique: Inversement, les feuilles placées en mauvaise photopériode synthétisent un inhibiteur. Il s'agirait, peut-être, de l'acide abscissique.

Ainsi dans la feuille, des phénomènes complexes mal élucidés, peuvent produire des substances inhibitrices ou stimulantes, dont l'interaction détermine la réponse florale. Les conditions (nuit, jour) dans lesquelles est induite la synthèse de l'agent de stimulation (ou de l'inhibition) de floraison, s'opposent d'un groupe photopériodique à l'autre.