



HYPOTHÈSES SUR LES CAUSES D'APPARITION D'UNE FORME INHABITUELLE DE L'INFLORESCENCE CHEZ *CAMPANULA RHOMBOIDALIS* L.

Roland KELLER

Au cours de l'excursion du CVB du 27 juin 2003, en bordure du chemin de la Vy Jaccard, l'attention de Jean-Louis Moret et d'Alexandre Vez a été attirée par le port inhabituel d'une campanule (cf. p. 48). Après consultation du Nouveau Binz, force est de constater que la plante correspond à *Campanula rhomboidalis* L. L'aspect un peu étrange réside dans la forme de l'inflorescence qui, au lieu d'être courbée vers le haut, est bien dressée. D'autre part, les fleurs sont disposées en spirale et non pas unilatéralement vers le sommet de la tige (ou du pédoncule).

Jean-Louis Moret avança l'hypothèse qu'un herbicide pourrait être responsable de cette anomalie étant donné que ce genre de traitement est devenu assez fréquent, même sur les tronçons forestiers des petites routes de montagne. Bien qu'il soit prématuré d'avancer une explication (la démarche scientifique imposant de retourner voir si la plante «refait le même coup» l'année prochaine), on peut se demander si le comportement déviant est inscrit génétiquement, auquel cas il doit se reproduire chaque année, ou alors si l'on a affaire à une sorte d'accident du développement que les futures tiges ont peu de chance de montrer. De toutes manières, dans les deux cas, on pourrait avoir une interaction entre des conditions particulières du milieu (traitements herbicides compris) et le déroulement de l'expression du génome*. [Les noms marqués d'une * sont définis dans un lexique, p. 84].

A remarquer que ce qui dérange dans notre perception de l'individu comme membre de l'espèce *Campanula rhomboidalis* est que la variation concerne deux caractères à la fois (la phyllotaxie* et l'orientation du pédoncule). Une telle conjonction de faits pousse le biologiste à écarter l'hypothèse d'une seule mutation génétique* ou somatique*. Mais si l'on peut démontrer que les deux caractères sont liés, le phénomène devient moins improbable puisque la variation d'un des deux caractères serait à l'origine de la variation de l'autre. Il faut préciser ici que c'est pratiquement uniquement sur ce point là que la discussion portera au vu de faits qui seront exposés. La nature génétique, somatique ou «environnementalo-génétique» ne pouvant, elle, être déduite qu'à partir de nombreuses autres observations.

Observations personnelles

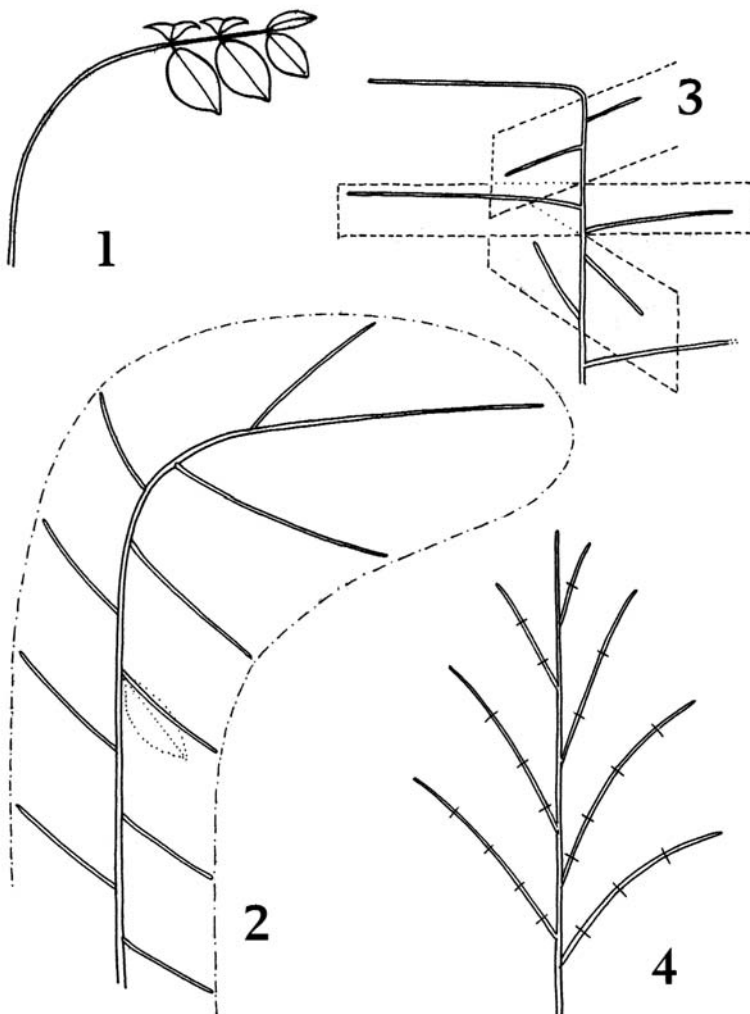
On trouve de nombreux exemples de plantes, dans la nature, dont les tiges dressées se courbent soudainement, cette courbure est associée à la croissance primaire de l'axe et fait partie du programme ontogénétique* de l'individu. Certains chèvrefeuilles (*Lonicera xylosteum* L., *Lonicera caerulea* L.) en fournissent de remarquables exemples (fig. 1).

Un jeune plant de *Dendrobangia boliviana* Rusby (*Icacinaceae*, Guyane française), montre une phyllotaxie parfaitement distique* sur la partie verticale du tronc , puis ce dernier se courbe pour devenir presque horizontal (fig. 2). En pointillé, l'enveloppe des rameaux et une des feuilles axillantes.

Chez un jeune plant de *Tapura antillana* Gleas. (*Dichapetalaceae*, Guadeloupe), la phyllotaxie a un comportement chaotique, en partie distique, en partie spiralée (fig. 3), ceci juste en-dessous de la partie horizontale de l'extrémité du module. La courbure intervient très brusquement. En pointillé, trois plans successifs mettant en évidence les angles formés entre les branches et le tronc, angles mesurés dans un plan horizontal.

Chez le charme, *Carpinus betulus* L. (fig. 4), les branches produites par le tronc sont à phyllotaxie distique. Les méristèmes* apicaux meurent en automne (les branches sont donc sympodiales*). Les unités de croissance (séparées par des barres sur la figure) deviennent de plus en plus obliques au cours des ans, les branches les plus anciennes se rapprochent ainsi de l'horizontale. Attention ! le dessin montre des branches disposées distiquement sur le tronc, il s'agit d'un artifice graphique pour mettre en évidence les angles que font les branches avec le tronc, en réalité la phyllotaxie est spiralée sur le tronc.

Tous ces cas illustrent des manifestations du plagiotropisme d'une tige. Le plagiotropisme est la faculté pour un organe de pousser de façon perpendiculaire à la direction d'un stimulus* physique (champ gravitationnel, trains d'ondes de lumière et, peut-être, champ électrique). En particulier une tige plagiotrope (ou plagiogéotrope* car le phénomène est en toute vraisemblance non influencé par la lumière) est une tige qui pousse plus ou moins horizontalement.



Divers exemples de phyllotaxie
 1. *Lonicera xylosteum*
 2. *Dendrobangia boliviana*
 3. *Tapura antillana*
 4. *Carpinus betulus*

Illustrations dans «Flora Helvetica»

Les photos de diverses campanules dans «Flora Helvetica» (LAUBER et WAGNER 2000) sont assez pertinentes:

Campanula rhomboidalis L. montre clairement des feuilles en disposition spiralées suivies de fleurs aussi en disposition spiralée, puis l'extrémité de la tige se courbant et portant des fleurs disposées unilatéralement.

Campanula barbata L. montre un pédoncule à fleurs orientées dans un même secteur et (observations personnelles) ce même pédoncule se courbe sous la fleur terminale.

Chez *Campanula trachelium* L., le phénomène est moins marqué, mais on devine la courbure du sommet du pédoncule.

Dans tous les cas exposés de phyllotaxie alterne, l'apparition de la distique (ou d'une phyllotaxie s'écartant d'une spirale régulière) précède l'acquisition de la plagiotropie. Quant aux chèvrefeuilles, arbustes à phyllotaxie opposée, il faudrait examiner de plus près comment varie l'angle entre paires consécutives de feuilles juste en-dessous de la courbure de la tige. A remarquer que la phyllotaxie opposée-distique n'a encore jamais été observée chez les plantes vasculaires, tout ce qu'on peut observer est (chez les axes à feuilles opposées) l'apparition de pseudo-distiques où la disposition de feuilles dans un même plan se réalise indépendamment de l'activité du méristème apical (par torsion des pétioles ou torsion alternative des entre-nœuds, KELLER 1994).

Donc l'apparition de la phyllotaxie distique entraînerait, à plus ou moins brève échéance, l'acquisition de la plagiotropie, précocement chez *Dendrobangia boliviana*, tardivement chez *Carpinus betulus*. La contre-implication est évidemment la suivante: la persistance d'une phyllotaxie spiralée conserverait la manifestation de l'orthotropie*. Des exemples sont très bien illustrés par les photos de diverses espèces de campanules (toujours dans Flora Helvetica): *Campanula spicata* L., *C. thyrsoides* L., *C. glomerata* L. *C. cervicaria* L., *C. rapunculus* L. montrent des tiges parfaitement verticales et des fleurs bien disposées en spirale.

Discussion

Ces observations n'apportent bien sûr qu'une présomption et ne constituent pas une preuve. Pour cela il faudrait connaître les causes biochimiques de cette forme de gravitropisme* qu'est le plagiotropisme. Il faut dire que l'étude des tropismes en physiologie végétale n'est plus de grande actualité, c'est surtout le phototropisme des tiges et le géotropisme des racines qui ont fait l'objet de recherches. Quant aux phénomènes de volubilité, on ne s'en occupe plus vraiment depuis TRONCHET (1977). Il est intéressant de constater que, sur les 377 références bibliographiques de l'ouvrage de HART (1990) sur les tropismes, une seule concerne directement le plagiotropisme ... de racines. En outre, aucune des références citées concerne les corrélations entre phyllotaxie et direction de croissance, quoique BAILLAUD et CORTOT (1995) aient effleuré le sujet. Il faut encore mentionner les recherches de NOZERAN et de ses collaborateurs (1971, non cités par Hart) qui ont, entre autres, abordé le thème des corrélations entre croissance d'un axe principal et direction de croissance des axes latéraux, et encore les études de PFIRSCH (1965) sur la plagiotropie des stolons de *Stachys sylvatica*. Remarquons encore que, chez le pédoncule de notre campanule, les axes latéraux sont les pédoncules des fleurs, les feuilles (bractées) ou les pédoncules seraient donc les organes impliqués dans ces corrélations de croissance.

Conclusion

Finalement, un autre concept, très important en botanique développementale, est celui de l'hétérochronie. L'hétérochronie est la variation dans le temps relatif de la mise en place d'organes chez un individu par rapport à ses ancêtres (LI et JOHNSTON 2000). Pour donner un exemple d'hétérochronie, citons le cas de l'absence d'un cycle d'étamines qui conduit à l'obdiplostémonie (le cycle externe des étamines fait alors face aux pétales au lieu de leurs être alterné). Le cas de cette campanule à pédoncule dressé pourrait être une manifestation d'hétérochronie si la phyllotaxie spiralée observée sur les bractées persiste suffisamment longtemps. Peut-être ne suffirait-il que d'un seul gène affectant l'horloge développementale pour permettre au pédoncule d'une campanule rhomboïdale de rester vertical ou au pédoncule d'une campanule en épi de se courber ? Ces phénomènes seraient alors tout aussi banals (ce qui ne veut pas dire fréquents !) que l'apparition de fleurs blanches chez le lilas, la pervenche, etc.

Lexique

Génome: ensemble de l'ADN cellulaire responsable de l'hérédité.

Gravitropisme: tropisme où la gravité seule est cause du changement d'orientation d'un organe.

Méristème: zone de cellules conservant la capacité de se diviser pour former de nouveaux tissus.

Mutation somatique: variation d'un facteur cytoplasmique affectant de manière durable des cellules issues d'une même lignée, ce genre de variation peut aussi être héréditaire.

Ontogénétique: relatif au développement de l'organisme de sa naissance jusqu'à sa mort.

Orthotropie: faculté de pousser verticalement.

Phyllotaxie: arrangement des feuilles le long d'une tige.

Phyllotaxie distique: arrangement particulier des feuilles quand elles se disposent dans un même plan et se suivent de manière alternée, à gauche, puis à droite, puis à gauche, etc.

Plagiogéotropie: faculté de pousser dans le sens perpendiculaire au champ de gravitation (donc horizontalement).

Tropisme: faculté pour un organe (généralement en croissance chez une plante) de s'orienter spécifiquement *par rapport à une source physique ou chimique*.

Bibliographie

BAILLAUD L. et CORTOT Y., 1955. Corrélations et polarités dans la morphologie d'un Cyprès. *Ann. Sci. Univ. Besançon, 2ème sér. Bot. 6*: 83-93.

HART J., 1990. Plant tropisms and other growth movements. Unwin Hyman, London.

KELLER R., 1994. Neglected vegetative characters in field identification at the supraspecific level: phyllotaxy, serial buds, syllepsis and architecture. *Bot. J. Linnean Soc. 116*: 33-51.

LAUBER K., WAGNER G., GFELLER E., 2000. Flora Helvetica. Haupt, Berne.

LI P. et JOHNSTON M.O., 2000. Heterochrony in plant evolutionary studies through the twentieth century. *The Bot. Rev. 66*: 57-88.

NOZERAN R, BANCILHON L. et NEVILLE P., 1971. Intervention of internal correlations in the morphogenesis of higher plants. *Adv. in Morphogenesis 9*: 1-66.

PFIRSCH E., 1965. Déterminisme de la croissance plagiotope chez les stolons épigés de *Stachys sylvatica* L. Mise en évidence d'un mécanisme d'autocorrélation. *Ann. Sci. Nat., 12e sér. 6*: 339-360.