



## Variation florale *in planta* chez le palmier dattier

Abdourahman Daher<sup>\*</sup>, Abdoulrazack Idan Paul<sup>\*\*</sup>, Sabira Abdoukader<sup>\*</sup> et Nabil Mohamed<sup>\*</sup>

<sup>\*</sup>Institut des Sciences de la Vie / CERD-Centre d'Etude et de Recherche de Djibouti,  
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche, BP 486, Djibouti

<sup>\*\*</sup>Master Biologie-Environnement-Spécialité Génétique Ecophysiologie et Production  
Végétales-Université Blaise Pascal-Clermont II

---

\* Correspondance, courriel: [abd\\_daher@yahoo.fr](mailto:abd_daher@yahoo.fr)

### Résumé

Le palmier dattier (*Phoenix dactylifera* L.) est une plante pérenne tropicale qui produit des fruits très énergétiques, les dattes qui ont une forte valeur alimentaire pour les populations du désert. L'extension de la culture du palmier dattier à Djibouti et dans les pays phoenicioles s'effectue préférentiellement via la multiplication végétative par rejet ou par culture *in vitro*. Le suivi de la qualité de floraison et de fructification des vitroplants de palmiers dattiers plantés dans différentes palmeraies (CERD, de Damerjog et d'Ali-Sabieh) a révélé que la micropropagation clonale induit une anomalie affectant la morphogénèse florale, ce qui affecte considérablement la production des dattes. Le principal phénotype anormal observé *in planta* est la production des fruits parthénocarpique. L'étude de caractérisation morphologique et histologique révèle que les phénotypes variants résultent d'une malformation florale, des fleurs mâles fleurs mâles « bisexuelles » observées chez certains individus mâles ou des fleurs femelles avec des carpelles surnuméraires produites par les vitroplants femelles. Le développement de structures carpellaires chez les fleurs mâles « bisexuelles » conduit à une parthénocarpie plutôt qu'à un hermaphrodisme fonctionnel alors que les fleurs femelles anormales se caractérise par une perte de symétrie de carpelles et par une transformation homéotique de leurs organes floraux mâles. Enfin, les résultats de cette étude permettront d'ouvrir de réelles perspectives pour l'identification des marqueurs moléculaires de détection précoce des anomalies florales chez le palmier dattier.

### Introduction

Le palmier dattier est une espèce fruitière d'intérêt socio-économique considérable pour les régions arides et semi-arides de la planète. Le palmier dattier produit des dattes qui présentent une forte valeur alimentaire et commerciale (7 millions de tonnes dattes en 2008, FAO stat). De plus, il crée un micro-climat favorable à la vie des hommes et des animaux et au développement des cultures sous-jacentes (arbres fruitiers, cultures maraîchères,...). Le palmier dattier a été depuis longtemps multiplié par graines (reproduction sexuée) créant un

**Abdourahman Daher et al.**

énorme réservoir de diversité génétique (Ferry et al., 1998). Il est également propagé par reproduction asexuée (rejets et /ou culture *in vitro*).

Le développement floral a été étudié à partir du bourgeon inflorescentiel jusqu'à la maturation des organes floraux mâle et femelle (De Mason et al., 1982 ; Bouguedoura, 1991 et Daher et al., 2010). Neuf stades de développement floral ont été caractérisés sur la base d'une description morphologique et d'une étude histologique (Masmoudi et al., 2008 ; Daher et al., 2010) . Le méristème floral demeure potentiellement « bisexuel » jusqu'au stade V. Au-delà, le dimorphisme sexuel est établi et les fleurs mâles et les fleurs femelles ont des morphologies différentes.

Deux principaux types de variation de la morphogénèse florale du palmier dattier ont été décrits. La première variation correspond à la présence *in planta* de fleurs d'apparence bisexuelle sur des individus mâles (De Mason et al., 1980). Les organes femelles de la fleur mâle se développent, ce qui conduit à la formation de fruits parthénocarpiques. Cette variation naturelle atypique a été observée uniquement sur des individus mâles dans plusieurs pays notamment la Californie, l'Italie, Irak et Djibouti (Demason et al., 1980 ; Kgazal et al., 1990 ; Daher et al., 2010). Le second type de variation florale consiste la présence des fleurs femelles anormales observées à une fréquence plus ou moins élevée sur des individus femelles issus de plants régénérés *in vitro*. Les fleurs femelles présentent une transformation de ses organes mâles en structures carpellaires ou en pseudo-carpelles surnuméraires (Cohen et al, 2004). Ce phénotype variant s'apparente à une variation somaclonale et a été observé dans plusieurs plantations de palmiers issus de vitroplants en Arabie saoudite, aux Emirats, à Maroc, en Israël et à Djibouti (Djerbi, 2000 ; Cohen et al, 2004 ; Daher et al, 2010).

La présence de ces variations florales entraîne une baisse importante de la productivité des palmeraies (faible production de dattes, absence maturité de dattes, faible résistances aux maladies, malformation des folioles). Il se pose alors la question de savoir si ces anomalies sont les résultats de l'influence des conditions environnementales ou/et des aberrations génétiques survenues lors du processus de clonage. De plus, la fonctionnalité des fleurs variantes n'a pas été établie. Ainsi, nous avons entrepris une étude de caractérisation histologique des variants floraux *in planta* et *in vitro* afin de décrire événements cellulaires et moléculaires associés à l'apparition des phénotypes variants et de mieux comprendre la plasticité du développement floral.

### Matériels et méthodes

Des observations phénologiques ont été réalisées pendant les saisons florales de 2009-2010 et 2010-2011 dans trois différentes palmeraies de Djibouti (CERD, Damerjog (Arta) et Doudoub-balala (Ali Sabieh). Le suivi phénologique a porté sur environ 400 vitroplants femelles repartis dans les trois palmeraies et 265 individus mâles provenant des palmeraies d'Ambouli et de Damerjog. Les individus sélectionnés pour cette étude sont des arbres adultes et sexuellement matures qui sont localisés dans des palmeraies aux conditions pédoclimatiques similaires. Les fleurs et fruits échantillonnés ont fait l'objet d'une caractérisation morphologique et histologique.

## Résultats

### 1. Fleurs mâles « bisexuelles »

Chez certains palmiers dattiers mâles, les inflorescences mâles portent des fleurs « bisexuelles » atypiques (Figure 1). La forme de l'inflorescence à fleurs «bisexuelles » est conique du fait de la ramification acropétale des épillets floraux sur l'axe des rachis (Figure 1A-B). Les fleurs « bisexuelles » sont rencontrées généralement à la base de l'inflorescence. Elles sont persistantes alors que les fleurs mâles normales sont caduques. De plus, il est à noter que cette variation florale peut être transmise par la propagation végétative car des rejets issus d'arbre mâle « hermaphrodite » et portant le même phénotype floral variant ont été observés. La fleur mâle « bisexuelle » présente un développement floral normal jusqu' à l'anthèse. Les étamines s'accroissent et s'allongent alors que les pistillodes demeurent rudimentaires. Puis, organes femelles de la fleur mâle « bisexuelle » connaissent une forte croissance (Figure 1C-D). Ils évoluent en pseudo-carpelles ou fruits parthénocarpiques similaires aux fruits issus de fleurs femelles non pollinisées. La parthénocarpie à trois pseudo-carpelles est majoritaire mais d'autres phénotypes variants avec 2 ou 4 pseudo-carpelles assez développés peuvent être observés.

Des observations histologiques effectuées sur la fleur mâle «bisexuelle» montrent que les organes femelles sont constitués d'un tissu parenchymateux enveloppant un ovule vestigial dépourvu des téguments et de sac embryonnaire (Figure 2A). Ce développement incomplet de l'ovule démontre la stérilité des organes femelles des fleurs mâles « bisexuelles » par comparaison avec le carpelle fertile de la fleur femelle normale. De plus, une stérilité morphologique des étamines persistantes se constate au niveau des sacs polliniques, montrant des pollens immatures, aplatis et malformés entourés d'une couche tapétale persistante (Figure 2B). Ces observations démontrent la double stérilité des fleurs mâles « bisexuelles ».



Figure 1: Anomalie des fleurs mâles. 1 : arbre génétiquement mâle produisant des inflorescences mâles normales et des inflorescences mâles « bisexuelles » ; B : inflorescence développée présentant un fort développement carpellaire ou fruits parthénocarpiques ; C-D :

Après l'anthèse, les étamines persistent et les organes femelles s'accroissent fortement, et les fleurs mâles prennent l'apparence des fleurs bisexuelles ou hermaphrodites.

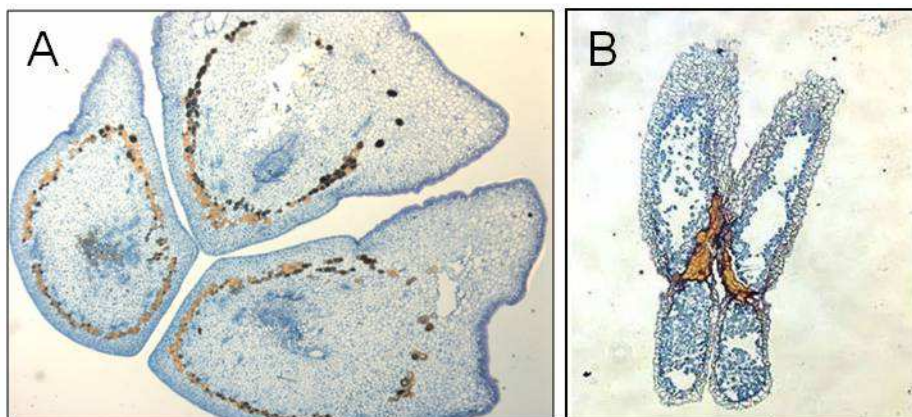


Figure 2 : Coupes histologique des fleurs mâles « bisexuelles ». A : Tissu parenchymateux des organes femelles de la fleur mâle ; B : Anthères avec des sacs polliniques immatures.

## 2. Fleurs femelles « parthenocarpiques »

Le suivi des comportements floraux de vitroplants dattiers importés à Djibouti a été réalisé dans quatre palmeraies, CERD, Damerjog (Arta) et Doudoub-balala (Ali Sabieh) durant deux années de floraison consécutives, 2010 et 2011. Des observations morphologiques effectuées sur les dattes ont permis de révéler la présence de des fruits mais surtout de nombreux pseudofruits anormaux chez les vitroplants femelles plantés depuis 2004 (Figure 3). Cette anomalie constatée résulte probablement de perturbations induites au stade floral et apparaît généralement durant les premières années de floraison.

Les fruits montrent un développement simultané de trois carpelles au lieu d'un seul carpelle dans chez la majorité des fruits anormaux (Figure 3A-B). La maturation des trois carpelles s'effectue similairement à celle d'un seul carpelle fécondé. Ces trois carpelles formés ne portent pas de graines car aucun développement ovulaire n'est visible à l'intérieur de leurs tissulaires. Ces fruits sont appelés fruits parthénocarpiques (dattes parthénocarpiques) qui sont de faible qualité nutritionnelle par rapport à des dattes normales entières.

Un second phénotype variant observé chez les fruits anormaux correspond à la formation carpelles surnuméraires. L'apparition de ces carpelles surnuméraires pourrait avoir deux origines possibles :

- Un changement d'ordre de symétrie des organes femelles de la fleur femelle. ainsi, on observe des fruits à 4 à 5 carpelles développés (Figure 3C-D)
- Un changement de l'identité des organes mâles de la fleur femelle. Les organes mâles de la fleur femelle montrent une modification morphologique et ont évolué en structures carpellaires ou pseudocarpelles en forme de languette pour la plupart des cas (Figure 3E-G).

Le taux de présence de cette anomalie fruitière (parthenocarpie) varie selon les palmeraies (Figure 4). Cette variation fruitière affecte 100% des vitroplants du CERD, 91 % des individus de Damerjog et 47 % de ceux d'Ali-Sabieh pour la saison florale de 2010. Une

baisse du taux d'anomalie est observée chez certaines palmeraies durant les années florales 2010 et 2011. La palmeraie de Damerjog compte 91% de palmiers à fruits anormaux pour l'année 2010 contre 31% de palmiers à fruits anormaux pour 2011. Une diminution similaire a été observée aussi dans la palmeraie d'Ali-Sabieh où le taux d'anomalie est passé de 37% à 23% entre 2010 et 2011. Au niveau de la palmeraie du CERD, aucun palmier dattier n'est observé reversé vers la normalité. Seulement, un palmier sur six est constaté produire des dattes normales chez la palmeraie de Damerjog. Cela démontre que la réversibilité vers la normalité est possible mais demeure être un processus lent

Cette variation du fruit, et donc de la fleur femelle, est appelée somaclonale. Elle est caractéristique des plants régénérés *in vitro*. Les vitroplants du CERD et de Damerjog produits via la technique d'embryogenèse somatique présentent des taux d'anomalie élevés contrairement ceux d'Ali-Sabieh qui sont issus du procédé de l'organogénèse. Ces deux techniques de biotechnologie végétales se distinguent par la nature et les doses hormonales utilisées pour la micropropagation. Ainsi, ces résultats suggèrent que les conditions *in vitro* pourraient être l'un des facteurs à l'origine de ces perturbations florales.

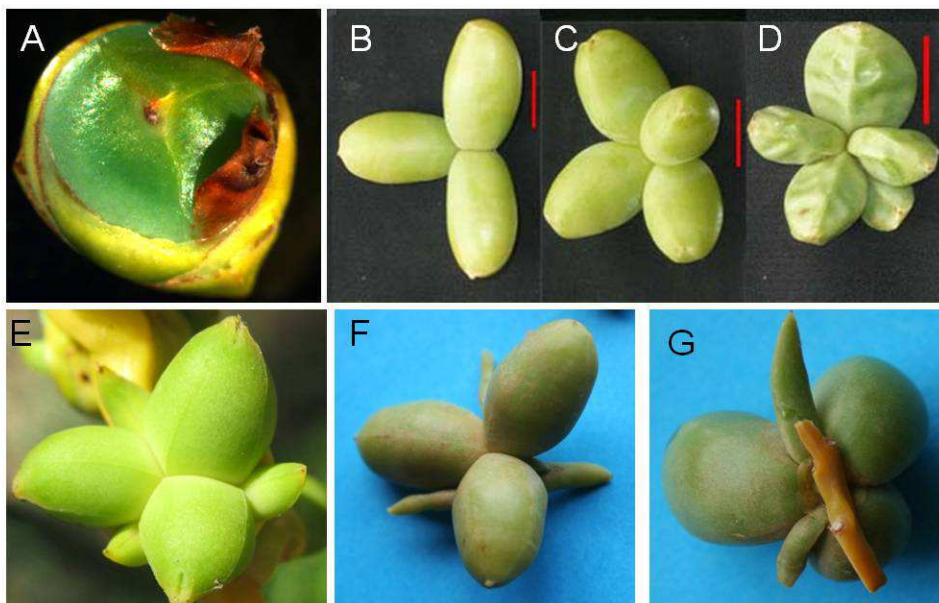


Figure 3: Anomalie des fleurs femelles produites par de plants femelles régénérés *in vitro*. A : Fruit précoce issue d'une fleur femelle normale et fécondée ; B-D : Fruit anormal avec le développement simultané de 3 carpelles (B), carpelles 4 (C) et 5 carpelles (D) ; E-F : Fruit anormal dont les organes mâles de la fleur femelle se sont transformés en pseudocarpelles en forme de languettes. Barre : 1 cm

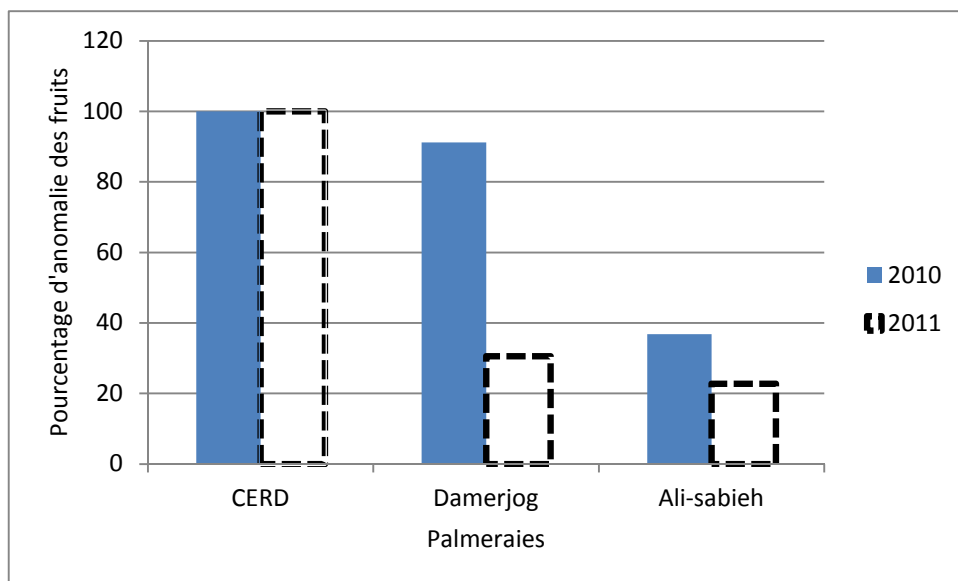


Figure 4 : Pourcentage de présence d'anomalie de fruits chez les différentes palmeraies étudiées durant les saisons florales de 2010 et 2011.

### Discussion

La diversité des phénotypes floraux variants obtenus *in planta* montrent que la morphogénèse florale du palmier dattier est relativement plastique.

Il est à signaler qu'aucune variation florale *in planta* n'est observée pour les individus femelles issus de semis de graines. Cependant, les fleurs mâles « bisexuelles » des individus mâles de dattier montrent une variation naturelle atypique de la morphogénèse florale. Cela suggère que l'apparition du phénotype variant varie selon le sexe et que l'individu mâle présenterait une sensibilité plus importante à la variation. Des phoeniculteurs du Maghreb ont rapportés qu'en fin de vie, les vieux mâles produisent de nombreux fruits parthénocarpiques, ce qui suggère un effet « âge » sur l'expression du phénotype variant. Certaines indiquent l'existence de « changement de sexe » chez le palmier dattier d'une année sur l'autre alors que d'autres parlent de palmiers dattiers monoïques avec la coexistence des inflorescences mâles et des inflorescences femelles chez le même individu (Monciero, 1954 ; Munier, 1973). Les résultats obtenus dans le cadre de cette caractérisation histologique ont permis de montrer que le développement carpellaire des organes femelles des fleurs mâles conduit à une parthénocarpie plutôt qu'à un hermaphrodisme fonctionnel. Le phénotype inflorescentiel anormal du palmier dattier rappelle le phénotype inflorescentiel normal du cocotier où les fleurs femelles sont situées à la base du rachis et les fleurs mâles dans la région apicale (Verdeil, 1993). Chez le concombre, la tendance sexuelle varie selon l'âge de la feuille et les bourgeons axillaires de jeunes feuilles évoluent en fleurs femelles (Perl-Treves, 1999). Les mécanismes contrôlant ce gradient sexuel sont peu étudiés chez les espèces dioïques. Perl-Treves et al. (1990) suggèrent que l'éthylène et les auxines constitueraient les principaux inducteurs de ce gradient de féminité des bourgeons floraux du concombre.

Le phénotype variant qui concerne des fleurs femelles anormales s'apparente à une variation somaclonale. La transformation *in planta* des staminodes des fleurs femelles du palmier dattier en pseudocarpelles montre des similarités aux phénotypes des mutants de développement floral de classe B *apetala3* et *pistillata* d'*Arabidopsis thaliana* (Jack et al.,

1992) et *deficiens* (Sommer *et al.*, 1990) et *globosa* chez *Antirrhinum majus* ainsi qu'au phénotype « *mantled* » du palmier à huile (Adam *et al.*, 2005). Ce dernier est caractérisé par une transformation homéotique de l'androcée stérile des fleurs femelles en carpelles surnuméraires. Cette variation somaclonale serait de nature épigénétique et associée, en moyenne, à une hypométhylation globale de l'ADN génomique (Jaligot *et al.*, 2000). Dans cet optique, et après comparaison avec le phénotype « *mantled* », Cohen *et al.* (2004) suggère l'hypothèse d'un mécanisme dérégulation de la méthylation du génome associé à l'apparition des variants femelles du palmier dattier.

En somme, ces travaux ont permis de mieux caractériser les différentes variations de la morphogenèse florale observé in planta. Les connaissances acquises sur la régulation du développement floral ouvrent de réelles perspectives pour l'identification des facteurs génétiques et hormonales qui seraient associés à l'apparition des variants et pour la recherche de marqueurs moléculaires de l'anomalie florale chez le palmier dattier.

## Références

- Adam H., Jouannic S., Escoute J., Duval Y., Verdeil J.L., Tregear J.** (2005). Reproductive developmental complexity in the african oil palm (*Elaeis guineensis*, Areaceae). *American Journal of Botany* **92**: 1836–1852.
- Bouguédoura N.** (1991). Connaissance de la morphogenèse du palmier dattier (*Phoenix dactylifera* L.). Etude in situ et *in vitro* du développement morphogénétique des appareils végétatif et reproducteur. Thèse de doctorat d'Etat de l'Université des Sciences et de la Technologie Houari Boumediene (USTHB) d'Alger, 201 p.
- Cohen Y., Korchinsky R., Tripler E.** (2004). Flower abnormalities cause abnormal fruit setting in tissue culture propagated date palm (*Phoenix dactylifera* L.) *Journal of Hort. Sci. & Biotech.*, **79** (6): 1007-1013.
- Daher Abdourahman, Adam hélène, Chabrilange Nathalie, Collin Myriam, Mohamed Nabil, W.tregear James and Aberlenc-bertossi Frederique** (2010). Cell cycle arrest characterizes the transition from a bisexual floral bud to a unisexual flower in *Phoenix dactylifera*. *Annals of Botany*. **106**(2):255-266
- De Mason D.A., Stolte K.W., Tisserat B.** (1982). Floral development in *Phoenix dactylifera*. *Canadian Journal of Botany* **60**: 1439–1446.
- De Mason D.A., Tisserat B.** (1980). The occurrence and structure of apparently bisexual flowers in the date palm, *Phoenix dactylifera* L. (Areaceae). *Botanical journal of the Linnean Society* **81**:283–292.
- Djerbi M.** (2000). Abnormal fruiting of the date palm derived from tissue culture, Proceedings of date palm international symposium, Windhoek , Namibia, 22-25 February, 2000.
- Ferry M., Bouguédoura N., Hadrami I.** (1998). Patrimoine génétique et techniques de propagation in vitro pour le développement du palmier dattier, *Sécheresse*, **9**(2):139-146.
- Jack T., Brockman L.L., Meyerowitz E.M.** (1992) The homeotic gene *APETALA3* of *Arabidopsis thaliana* encodes a MADS box and its expressed in petals and stamens. *Cell* **68**: 683-697.
- Jaligot E., Rival A., Beulé T., Dussert S., Verdeil J.L.** (2000) Somaclonal variation in oil Palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) : The DNA methylation hypothesis. *Plant Cell Reports* **19**: 684-690.
- Kgazal M. A, Salbi M.I., Alsaadawi I.S, Fattah F., Al-jibouri A .** (1990). Bisexuality in date palm in iraq. *Journal of Islamic Academy of Sciences* **3**, 2 : 131-133

- Masmoudi-Allouche F., Anissa Cha<sup>^</sup>ari-Rkhis A., Kriaa W., Gargouri-Bouزيد R., Jain SM., Drira N.** (2008). In vitro hermaphroditism induction in date palm female flower. *Plant Cell Reports* 28:1–10.
- Monciero A.** (1954). Contribution a l'étude du pollen et de la fécondation du palmier dattier. In : Ann. de *I'Inst. Agr. d'Algérie*, 8 (4) : 3-28.
- Munier P.** (1973). Le palmier dattier. Techniques Agricoles et Productions Tropicales. Paris: Maisonneuve et Larose 1-222.
- Perl-Treves R.** (1999). Male to female conversion along the cucumber shoot: Approaches to studying sex genes and floral development in *Cucumis sativus*. In Sex Determination in Plants, C. Ainsworth, ed (Oxford, UK: Bios Scientific Publishers), pp. 189–216
- Sommer, H., Beltran, J.P., Huijser, P., Pape, H., Lonig, W.E., Saedler, H., Shwartz-Sommer Z.** (1990). *DEFICIENS*, a homeotic gene involved in the control of flower morphogenesis in *Antirrhinum majus* : the protein shows homology to transcription factors. *EMBO J.* 9: 605-613.
- Verdeil J. L.** (1993). Etude de la régénération du cocotier (*Cocos nucifera* L.) par embryogenèse somatique à partir d'explants inflorescentiels. Thèse de Doctorat de l'Université Pierre et Marie CURIE (Paris VI), 150p.