

DEVELOPPEMENT FLORAL (reproduction sexuée)

La floraison peut être divisée en 4 étapes:

1. Evocation florale (induction):
mode de croissance végétatif → mode de reproduction
2. Formation d'un méristème d'inflorescence
3. Formation de méristèmes floraux:
- détermination des différents verticilles de la future fleur
- initiation de la formation des organes floraux
- détermination de l'identité des organes floraux
4. Croissance et maturation des organes floraux
→ gamétophytes → gamètes

Changements généraux accompagnant la floraison

Exemple: Arabidopsis

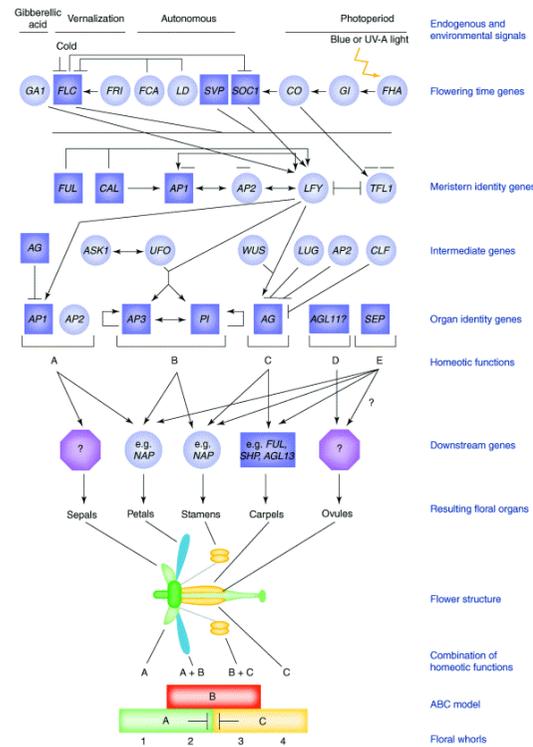
	Feuilles		Inflorescence		Fleur
	juvéniles	adultes	début	fin	
Organes	feuilles		bractées	-	organes floraux
Phyllotaxie	opposée décussée	spiralée			verticillée
Longueur entre-noeuds	courte		longue		courte
Méristèmes axillaires	végétatifs		inflorescence	floraux	-
Croissance	indéterminée			déterminée	



Niveaux de contrôle:

- évocation florale: facteurs externes (environnement) et/ou internes (gènes)
- les étapes suivantes: contrôle interne exclusivement

Modèle: "cascade d'événements (génétiques)" dont les premiers peuvent être influencés par des facteurs de l'environnement

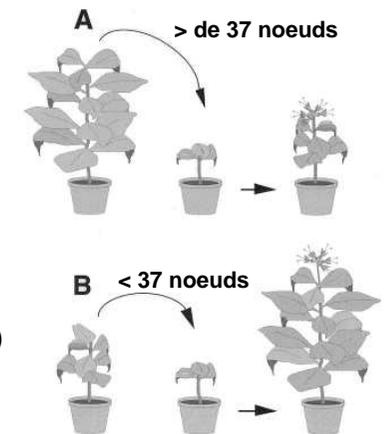


1- EVOCATION FLORALE

Signaux internes

- Principal facteur: taille de la plante, i.e. nombre d'entre-noeuds
p.e. tabac (*Nicotiana tabacum*):
- produit des fleurs à partir du noeud 41
- déterminé à fleurir lorsqu'il a formé 37 noeuds

(mais: pas de changement visible à ce stade)



Explication moléculaire? Comment la plante compte-elle les noeuds?

↑ progressive de [substance(s) activatrice(s)]?

↓ progressive de [substance(s) inhibitrice(s)]?

Signaux externes : stress, lumière, température (froid)

- **Stress**: sécheresse, déficience en éléments nutritifs, surpopulation
→ chances de survie de la graine supérieures à celles de la plante
- **Lumière-photopériode**:
 - plantes insensibles à la photopériode
 - plantes de jours courts, i.e. qui fleurissent lorsque la photopériode diminue:
 - obligatoires ex. chrysanthème
 - facultatifs* ex. riz
 - plantes de jours longs, i.e. qui fleurissent lorsque la photopériode augmente:
 - obligatoires ex. avoine
 - facultatifs* (le plus courant) ex. Arabidopsis

* finiront tout de même par fleurir, indépendamment de la photopériode

Les plantes mesurent en fait la longueur de la période d'obscurité

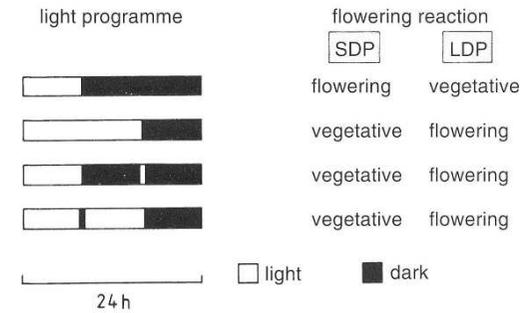


Fig. 25.14. In many cases the daily illumination program "short day plus additional light" completely replaces a long day with respect to the induction of flower formation. This applies to SDP as well as LDP. However, for LDP a strong interfering light is usually required to achieve the long-day effect

SDP: Short Day Plant
LDP: Long Day Plant

La perception du stimulus lumineux a lieu dans les feuilles et génère un signal qui se déplace par le phloème jusqu'au méristème apical

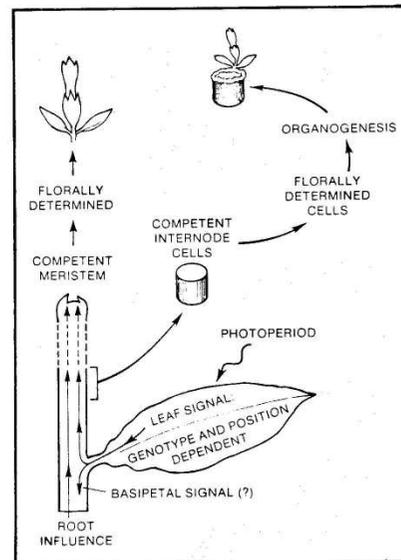


Fig. 1. Inputs which regulate floral determination in the genus *Nicotiana*

Remarque: en absence de photoinduction, le fragment d'entre-nœud cultivé *in vitro* génère une tige feuillée

Le signal d'induction est transmissible (greffes) et est le même pour différentes espèces

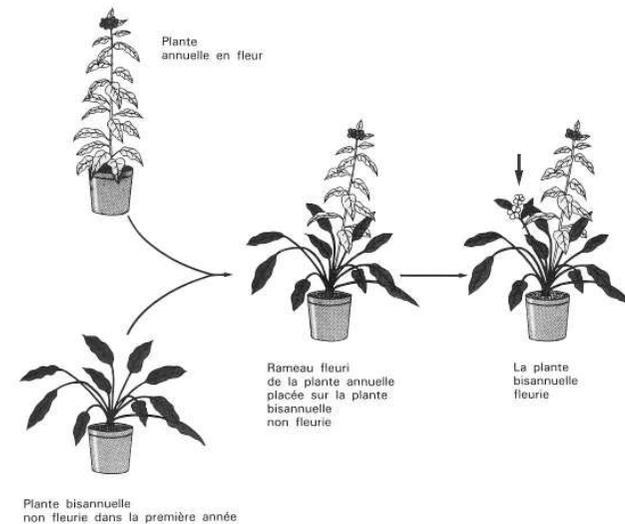
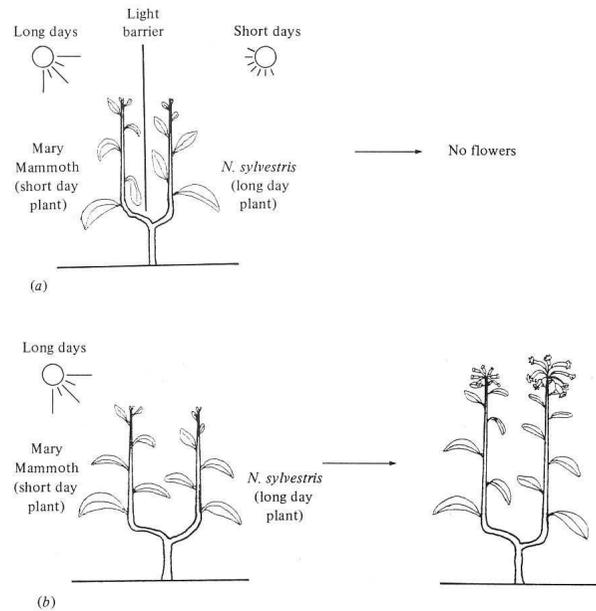


Figure 26-24. Transmission du facteur inducteur de la floraison d'une bouture de riz vers un support chez *Hyoscyamus niger* (jusquiame noire).

Le signal d'induction est le même pour les plantes de jours courts et les plantes de jours longs



La photoinduction est permanente

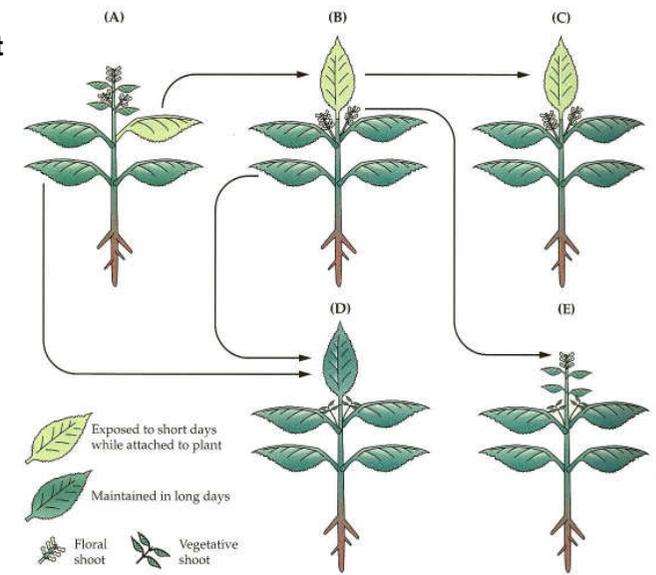


Figure 19.3
Permanent photoinduction of *Perilla* leaves. (A) A single *Perilla* leaf exposed to numerous short days (light green) can induce flowering of an attached plant that has been exposed only to noninductive long days (dark green). (B) The same short-day leaf, when grafted onto a second vegetative plant grown in noninductive long days, can induce flowering on the second plant. (C) If the same leaf is again removed and is placed on a third plant, it again induces flowering. (D) Noninduced (long-day) leaves from plants in flower do not induce flowering when grafted onto a noninduced plant. (E) A flowering apex grafted onto a noninduced plant does not induce flowering in the host plant. Taken together, these grafting experiments suggest that the leaves of *Perilla* are permanently induced by short-day photoperiods to produce flower-promoting signals.

Notion de **FLORIGÈNE**: signal chimique transmissible par des greffes et induisant la floraison; nature précise encore inconnue (depuis 1936!):

- 1 substance spécifique: peu probable

OU

- plusieurs composés dont chacun doit atteindre une concentration critique dans le méristème pour qu'il y ait évocation florale, par exemples:

-**saccharose**: -[] augmente dans l'apex lors de la floraison

-apport extérieur accélère la floraison

-**GA**: souvent activateur de la floraison

-cytokinines, ABA, polyamines....?

ET/OU

-ARNm, protéine(s), polypeptide(s) spécifiques, transportés par le phloème...

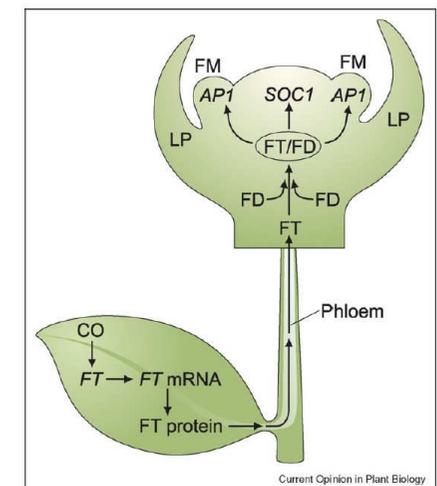
- Remarque: il y aurait un « **antiflorigène** », provenant des racines:

en recouvrant de terre la tige de tabac au fur et à mesure qu'elle s'allonge

→ jamais de floraison (croissance végétative à l'infini)

La protéine FT (*Flowering locus T*) fait partie du florigène:

- Expression du gène *FT*: feuilles, en conditions d'induction
 - Arabidopsis: jours longs
 - riz: jours courts
- Transport de la protéine FT (phloème) jusqu'au SAM
- Induction de gènes de floraison



FT protein as a transmissible signal for flowering. In long days, CO protein accumulates in the leaves and induces expression of *FT* in the phloem companion cells. FT protein is transported in the sieve tubes to the shoot apex, where it forms a heterodimer with FD. The FD/FT complex activates expression of *SOC1* and *AP1*, which leads to floral initiation. FM, floral meristem; LP, leaf primordium. Adapted from [10].

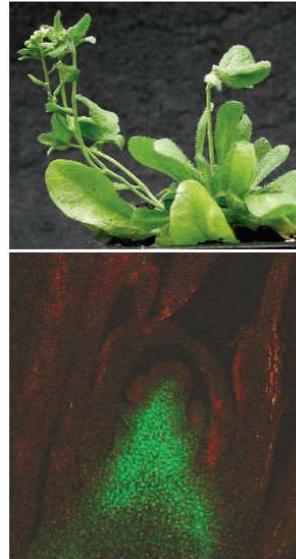
Vérification:

Promoteur constitutif (feuilles)-*FT-GFP* :

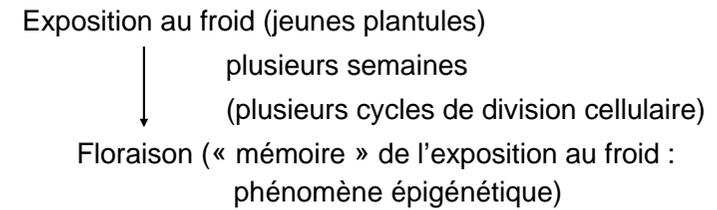
- protéine: feuilles, système vasculaire, SAM
- expression chez mutant ft: floraison même sans conditions d'induction
- Greffe sur mutant ft: floraison même sans conditions d'induction

la protéine FT (visualisée par la GFP) passe du greffon au porte-greffe et se retrouve dans le SAM →

Remarque: la protéine FT d'Arabidopsis induit la floraison chez d'autres espèces...



- **Froid-vernalisation:** nécessité d'une période de froid prolongée pour la floraison
→ le froid n'induit pas la floraison mais rend la plante compétente à répondre à des signaux de floraison (vs photopériode).



Vernalisation : gène *VRN2*

Au niveau moléculaire :

- Vernalisation → inactivation du gène *FLC*, un répresseur de l'expression des gènes de floraison
(l'arrêt de l'expression de *FLC* n'induit pas la floraison mais permettra plus tard l'induction des gènes de floraison par d'autres facteurs)
- Produit de *VRN2* : protéine régulatrice, structure de la chromatine

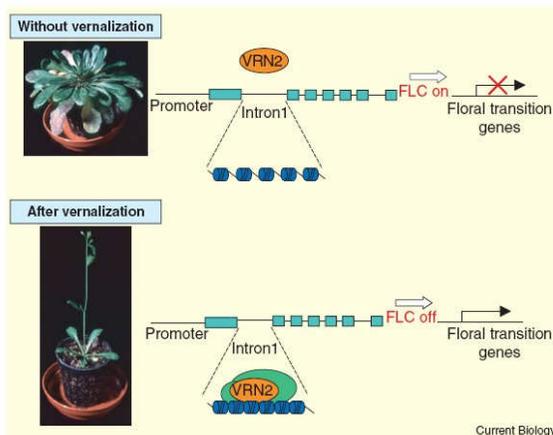


Figure 1. A model for the action of the Polycomb group protein *VRN2* in vernalization, based on the results of Gendall *et al.* [3].
vrn2 mutants show an increased DNase sensitivity of *FLC* after vernalization suggesting that *VRN2* changes the structure at the *FLC* locus by recruiting a protein complex with chromatin remodeling activity. This could establish or maintain the epigenetic mark, which enables the plant to remember periods of cold temperature for several weeks. (Pictures courtesy of Caroline Dean.)

Les différents signaux doivent être intégrés pour arriver à la décision de fleurir ou non

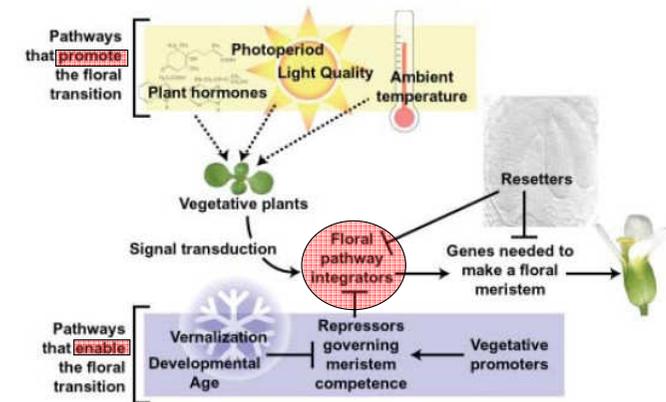


Figure 1. Pathways That Enable or Promote the Floral Transition Determine Flowering Time.

The different pathways are grouped into those that promote and those that enable the floral transition. The enabling pathways regulate the ability of the meristem to respond to floral promotive signals from different environmental and endogenous cues.

Remarque : Ce processus d'intégration explique que l'initiation de la floraison puisse souvent avoir lieu en absence de l'inducteur primaire pour une espèce donnée. Exemples :

Facteur primaire	« compensé » par
LD ou SD	Vernalisation Température élevée Faible disponibilité d'azote
Vernalisation	LD SD Température élevée

Contrôle génétique de l'évocation florale

Chez **Arabidopsis** (plante de jours longs facultatifs), environ 80 gènes interviennent dans le contrôle du moment de la floraison (pas nécessairement des gènes spécifiques de la floraison, p.e. gènes de synthèse et transport du saccharose, de GA...)

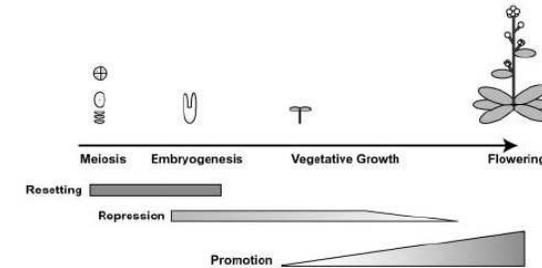


Figure 4. Resetting, Repression, and Promotion Phases in the Life Cycle.

The plant life cycle can be viewed in three sequential floral phases: resetting of global gene expression patterns, and specific repression and promotion of floral pathway integrators.

« **resetting** » : arrêt de l'expression des gènes de floraison avant l'embryon, pour éviter qu'il ne fleurisse dès la germination (gènes *EMF* et *FIE*...)

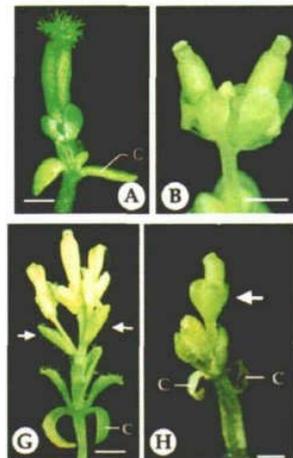
Gènes *EMBRYONIC FLOWER (EMF1, EMF2)* et *FIE*

• Mutants :

- graine → germination → floraison* (pas de croissance végétative)
* même à partir de l'hypocotyle et de la racine
- épistatiques aux autres mutations affectant l'évocation florale
- phénotype indépendant des conditions externes

• Fonction de ces gènes :

empêcher le passage au mode de reproduction (mode « par défaut » ; la phase végétative ne servant qu'à assurer la reproduction dans les meilleures conditions...)



• Produits :

- *EMF1* : régulateur de la transcription
- *EMF2* et *FIE* : régulateurs, structure de la chromatine:

changement de la structure de la chromatine



répression de l'expression des gènes de floraison

- **Mutants** : expression des gènes de floraison dans l'embryon (pas de « resetting »)

- **Modèle** : au cours du développement végétatif :

- ↓ expression des gènes *EMF* et *FIE*
OU
- ↓ activité des protéines *EMF* et *FIE* (ou dégradation)
OU
- compétition avec composants des voies favorisant la floraison

Intégration de l'information des différentes voies : mutants

- **Mutations :**
 - floraison hâtive
 - floraison tardive
- } mutants encore sensibles ou non aux facteurs extérieurs

• → **4 voies** différentes contrôlent le moment de la floraison:

- 2 voies favorisent la floraison:
 - 1 pour contrôle interne (mutants: floraison tardive*)
 - 1 pour contrôle externe
- 2 voies empêchent la floraison:
 - 1 pour contrôle interne (mutants: floraison hâtive)
 - 1 pour contrôle externe

*contrôle interne: floraison tardive en jours courts **et** en jours longs
 contrôle externe: floraison tardive en jours longs, normale en jours courts

Remarque: pas de mutant (simple) ne fleurissant jamais

→ redondance de fonctions...

Intégration de l'information des différentes voies au niveau génétique

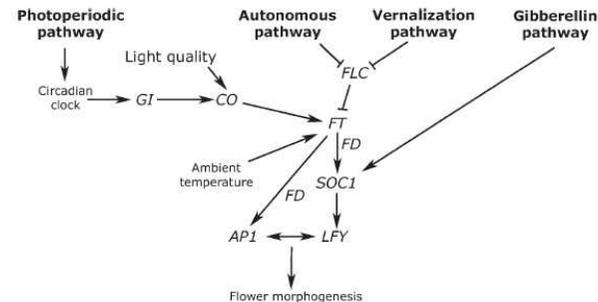


Fig. 1. Simple model of the four pathways controlling flowering time in *Arabidopsis thaliana*. The photoperiod pathway promotes flowering specifically under LDs. The transcription of the *GI* and *CO* genes is regulated by the circadian clock, whereas light quality regulates *CO* protein abundance. The autonomous pathway negatively regulates the abundance of the mRNA of the floral repressor *FLC*. *FLC* mRNA abundance is also repressed by vernalization independently of the autonomous pathway. Finally, gibberellin promotes flowering of *Arabidopsis*, particularly under SDs. All four pathways appear to converge on the transcriptional regulation of the floral integrator genes *FT* and *SOC1* which promote expression of *AP1* and *LFY*, genes required to confer floral identity on developing floral primordia. Figure adapted from Corbesier and Coupland (2005); Corbesier L, Coupland G. 2005. Photoperiodic flowering of *Arabidopsis*: integrating genetic and physiological approaches to characterization of the floral stimulus. *Plant, Cell and Environment* 28, 54–66, and reproduced by kind permission of Blackwell Publishing.

Intégration des voies de signalisation au niveau génétique

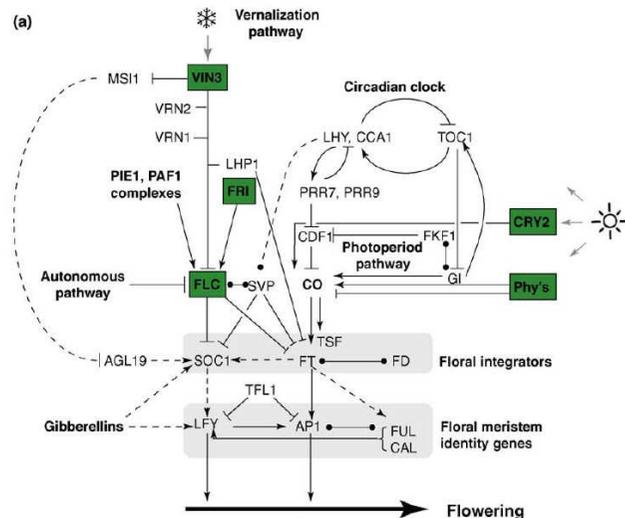
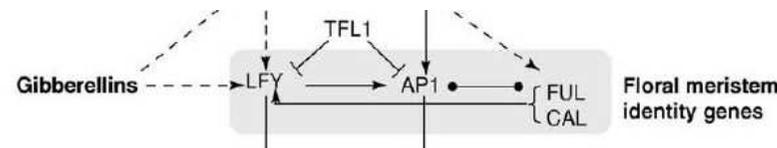


Figure 1. Flowering time control in *Arabidopsis* (a) and cereals (b). Exogenous cold (❄) and light (☀) signals are indicated by symbols. Positive and negative regulatory actions are indicated by arrows and lines with bars, respectively. Dashed lines designate more speculative interactions. The dashed line with a single filled circle at the end indicates a regulatory but yet little understood effect of *LHY* and *CCA1* on *SVP* protein accumulation [46]. Lines with filled circles at either end indicate protein-protein interactions. The green and yellow boxes designate genes shown to affect natural variation in flowering time in *Arabidopsis* and cereal accessions, respectively. The figure incorporates aspects from various previously published models [4,21,23,56].

Flowering time control and applications in plant breeding. Christian Jung and Andreas E. Müller. Trends in Plant Science 14, 563-573 (2009)

LFY est un gène clé dans le processus d'initiation de la floraison

- **Mutant lfy :** organes floraux → feuilles
- **Expression :**
 - dans tout le SAM
 - en réponse aux conditions d'évocation florale
 - se poursuit dans les jeunes organes floraux
- **Produit :** régulateur de transcription, spécifique aux plantes
 gènes-cibles: *AP1*, *AP3*, *AG...*
- **35S-LFY :** transition hâtive à la floraison
 35S-LFY + 35S-FT : floraison dès la germination
 35S-LFY chez mutant ap1 : peu d'effet



LFY est nécessaire et suffisant pour induire la cascade d'événements génétiques menant aux fleurs fonctionnelles

exemple : 35S-LFY (Arabidopsis) chez le peuplier → floraison à 5 mois

FIG. 3 Constitutive expression of *Arabidopsis* LFY converts aspen shoots into flowers. a, b, Five-month-old shoots of hybrid aspen (*Populus tremula* × *tremuloides*) grown in tissue culture. a, 35S::LFY transformant. Solitary, lateral flowers in the axils of leaves (lf) and an abnormal terminal flower (tf) are indicated. b, Non-transgenic control. Arrowheads indicate axils of leaves, from which lateral vegetative shoots will emerge, normally in the following year. Note that aspen plants regenerated from tissue culture show the same juvenile phenotype during the first growing cycle as plants grown from seed¹⁷. c, Close-up view of solitary male flower that formed in a leaf axil of a seven-month-old 35S::LFY transformant that had been transferred to the greenhouse. d, Close-up view of male flower removed from wild-type catkin shown in e. Note bract (b) subtending wild-type flower. e, Cluster of male catkins of *P. tremula*, one of the parental species of hybrid aspen, taken from a 15-year-old tree. Red pigment in anthers is apparent (compare to c, d). Scale bars: a, b, 5 mm; c, d, 1 mm; e, 20 mm. METHODS. Hybrid aspen was transformed as described previously¹⁶. Levels of LFY RNA expression were similar to those of 35S::LFY *Arabidopsis*, as determined by northern blot analysis. The number of vegetative leaves varied between different regenerating shoots. Those with a higher number of vegetative leaves formed roots, allowing for transfer to the greenhouse. Individual flowers were removed either from primary transformants that had been transferred to the greenhouse, or from catkins collected in spring 1995 at Carlshem (Umeå, Sweden) from a tree whose age was determined by counting the number of annual rings in a core extracted with an increment borer at 1.5 m above ground level. Flowers were fixed in formaldehyde/acetic acid/ethanol, and destained in ethanol before photography.

