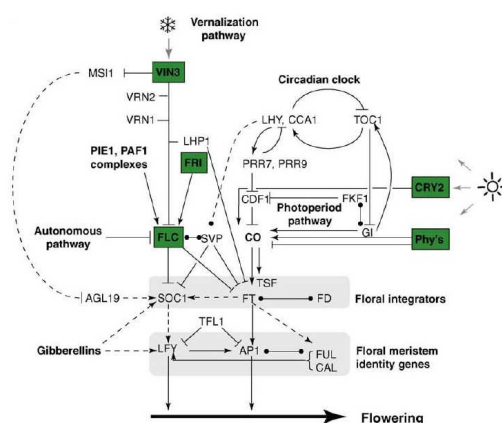


Le gène *FLC* permet l'ajustement du moment de floraison en fonction des conditions externes (température, en particulier) et du stade développement de la plante.

- Produit → RT
(régulateur négatif de *SOC1* et *FT*)
- Corrélation [ARNm] de *FLC*-délai de floraison
 - mutant *flc* : floraison hâtive
 - vernalisation: ↓ ARNm *FLC* (plus la période de froid est longue, plus la diminution est importante)
(revoir : effet de *VRN2*)
 - plante 35S-*FLC*: floraison tardive

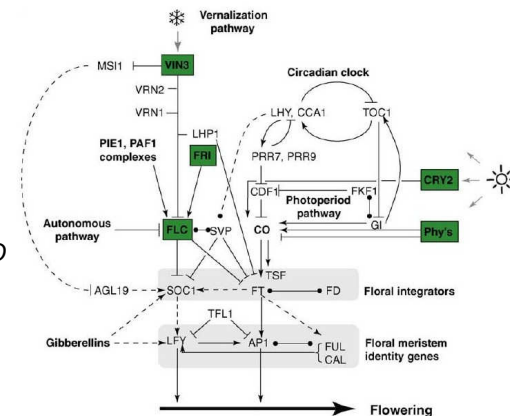


WT FLC overexpressor



Le gène *CO* favorise l'évocation florale en réponse à la photopériode

- Produit → RT
(activateur de *FT*)
- Corrélation [ARNm] de *CO*-photopériode
 - jours longs: forte expression de *CO*
 - mutant *co*: floraison tardive, même en conditions de jours longs
 - plantes 35S-*CO*: floraison très hâtive, indépendamment de la photopériode
 - 35S-*CO* chez mutant *ft* : même phénotype que mutant *co*



Réponse de la plante en fonction des saisons

FPI : « intégrateur » (*SOC1*, *LFY*, *AP1*)

PP : voie favorisant la floraison (photopériode)

FRI : voie empêchant le floraison (voie interne)

VRN : vernalisation

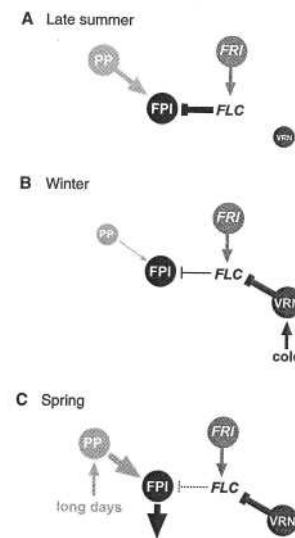


Fig. 3. (A to C) Model representing changing predominance of the floral pathways through different seasons. Only those input pathways playing a major role in seasonal progression are shown. FRI repression prevents promotive photoperiod (PP) accelerating flowering in late summer or autumn. Vernalization (VRN) antagonizes FRI repression, reducing FLC activity thus enabling long days in spring to up-regulate the floral pathway integrators (FPI). Smaller circles and thinner arrows indicate a lesser role and vice versa.

- **Conséquence génétique** de l'évocation florale: activation des gènes contrôlant le développement du **méristème d'inflorescence**, en particulier: *LFY*, *AP1/CAL*, *TFL*, *AG...*

Applications:

- **floraison tardive**: augmenter rendement des cultures, lorsque la partie végétative de la plante est recherchée, p.e. tabac
- **floraison hâtive**:
 - augmenter le nombre de récoltes par année (graines, fruits)
 - culture d'une espèce dans une région dont la saison favorable à la croissance est trop courte, p.e. maïs
 - accélérer processus de sélection par croisements
 - permettre des études génétiques chez des espèces à reproduction « lente », p.e. peuplier 35S-*LFY*

2- MERISTEME D'INFLORESCENCE

Conséquences de l'évocation florale sur le SAM:

- gonflement du dôme apical
- mitoses dans tout le méristème
- perte des cellules-souches → passage vers la croissance déterminée

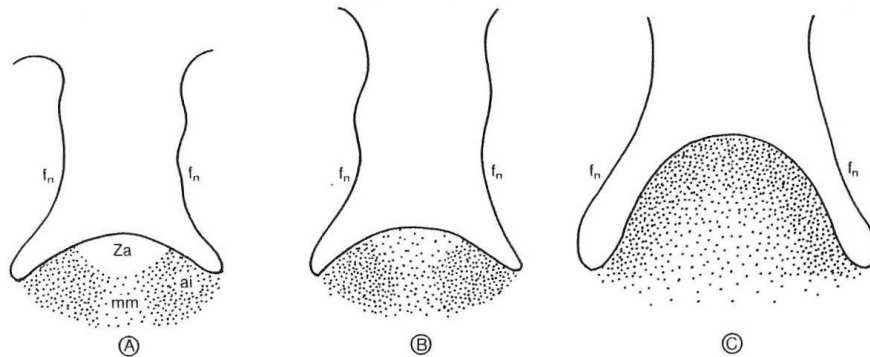


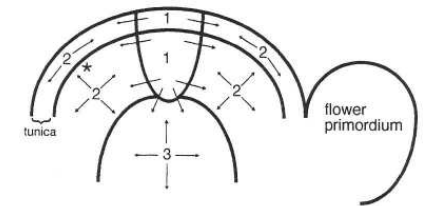
Fig. V-23 : Passage de l'état végétatif à l'état floral chez une Angiosperme.

A) Point végétatif. ai, anneau initial; f, ébauches foliaires; mm, méristème médullaire; Za, zone apicale.
B) Stade intermédiaire : les mitoses gagnent la zone apicale.
C) Stade préfloral : les mitoses sont abondantes dans tout l'apex; celui-ci s'accroît;

Structure du méristème d'inflorescence (MI):

le MI est formé de 3 zones; son fonctionnement rappelle celui du SAM

- **Zone 1:** - maintien du MI
 - cellules initiales à l'origine des cellules des autres zones
- **Zone 2:** forme d'autres méristèmes:
 - méristème floral (MF), à l'aisselle d'une feuille modifiée (bractée)
 - MI, à l'aisselle d'une bractée inflorescentielle
- **Zone 3:** forme l'axe de l'inflorescence (pédoncule)



Le fonctionnement du MI détermine **2 types d'inflorescence** :

- **Inflorescence déterminée** : MI terminal (initial) devient éventuellement MF → fleur
- **Inflorescence indéterminée** (type primitif): MI ne devient jamais MF
 - fonctionnement indéterminé (comme SAM) p.e. Arabidopsis

Contrôle génétique du fonctionnement du MI

Gènes *LFY*, *AP1* et *CAL* (*CAULIFLOWER*)

- **Mutants** : fleurs remplacées par structures hybrides fleurs/MI (croissance indéterminée vs croissance déterminée de la fleur)
- **Fonction** : favorisent transition MI → MF (croissance déterminée: organogénèse)
- Plantes 35S-*LFY* ou 35S-*AP1*: floraison hâtive
- **Produits** : RT (activateurs de gènes de MF)

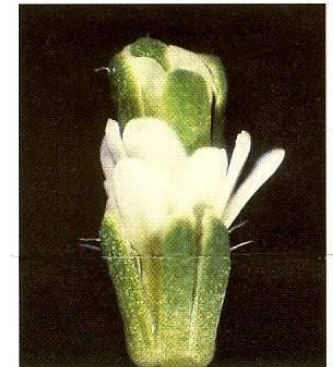


(NB Le chou-fleur possède une mutation dans son gène *CAL*...)

Arabidopsis ap1-cal
(MF → MI)

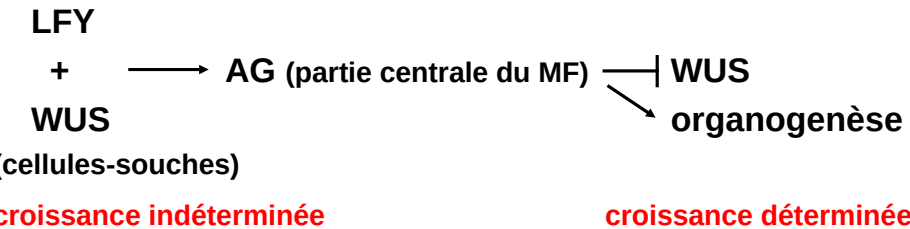
Gène *AG* (*AGAMOUS*)

- **Mutant** : croissance indéterminée de la fleur (« fleur dans une fleur »)
- **Fonction** : favorise croissance déterminée
- **35S-AG** : - floraison hâtive (perte accélérée de la population de cellules-souches)
 - fleur terminale
- **Produit** : RT (à boîte « MADS », voir plus loin)
- **Expression** : partie centrale du jeune MI (équivalent à *WUS*), puis MF



Explication génétique du changement de mode de croissance accompagnant la floraison:

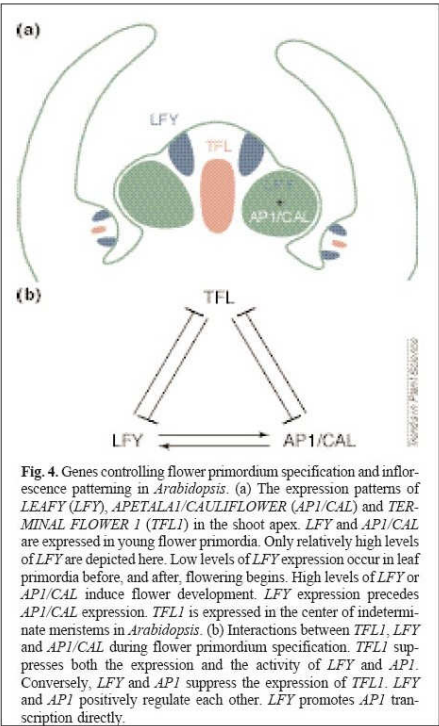
Modèle :



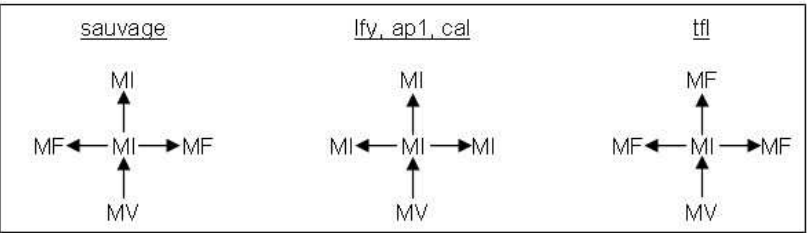
N.B. WUS seul n'active pas AG

Gène *TFL1* (*Terminal Flower*)

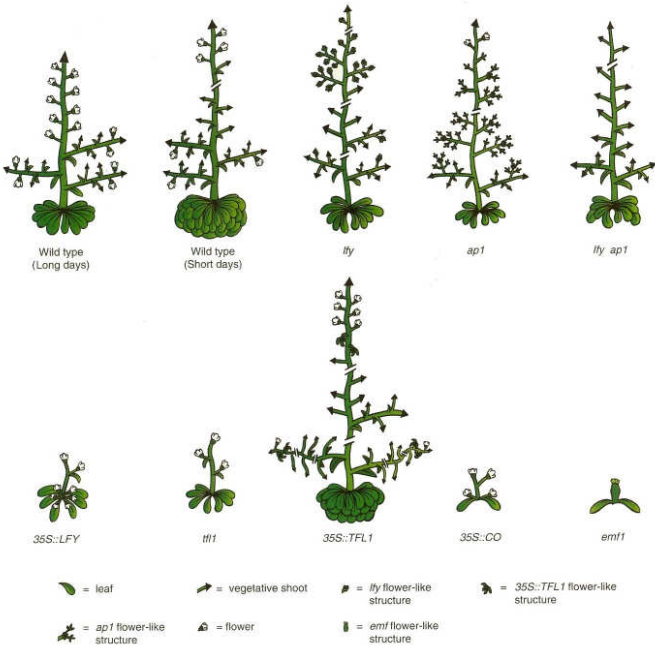
- **Mutant** : MI terminal → fleur (inflorescence déterminée)
- **Fonction** : bloque transition MI-MF (antagoniste de *LFY*, *AP1*, *CAL*) → favorise croissance indéterminée
- **Produit** : protéine membranaire...
- **35S-*TFL1*** : inflorescence très ramifiée, peu de fleurs
- **Expression** : dans la partie centrale des méristèmes, pas dans les primordia



Résumé : méristème d'inflorescence



Bilan: Phénotypes (mutations et expression ectopique)



Références générales

- A physiological overview of the genetics of flowering time control. Georges Bernier and Claire Périlleux. *Plant Biotechnology Journal* 3, 3–16 (2005)
- Multiple Pathways in the Decision to Flower : Enabling, Promoting, and Resetting. Paul K. Boss, Ruth M. Bastow, Joshua S. Mylne, and Caroline Dean. *The Plant Cell*, Vol. 16, S18–S31 (2004)
- How floral meristems are built. Miguel A. Blazquez, Cristina Ferrandiz, Francisco Madueno and François Parcy. *Plant Molecular Biology* 60 : 855–870 (2006)
- The Timing of Developmental Transitions in Plants. Isabel Bäurle and Caroline Dean. *Cell* 125: 655-664 (2006)

3- MERISTEME FLORAL

Formé sous le contrôle de gènes tels que LFY

→ Induction de l'expression des gènes de méristème floral puis d'organes floraux :

- 1- détermination des différents verticilles
- 2- détermination du nombre d'organes/verticille
- 3- initiation de la formation des organes floraux
- 4- détermination de l'identité des organes floraux

→ de l'extérieur vers l'intérieur (fleur complète) :

sépales (Se)
pétales (Pe)
étamines (Et)
carpelles (Ca)

Structure florale

(A) The symmetry of flowers is defined by the number of similar axes that can be drawn through its plan. Radially symmetric flowers (also called regular or actinomorphic) have two or more axes and include many monocots (3), *Arabidopsis* (2, derived from 4), tomato, and *Petunia* (5). Bilaterally symmetric flowers (also called irregular, zygomorphic, or mirror-imaged) have only one and include *Antirrhinum* and the pea family (*Papilionaceae*).

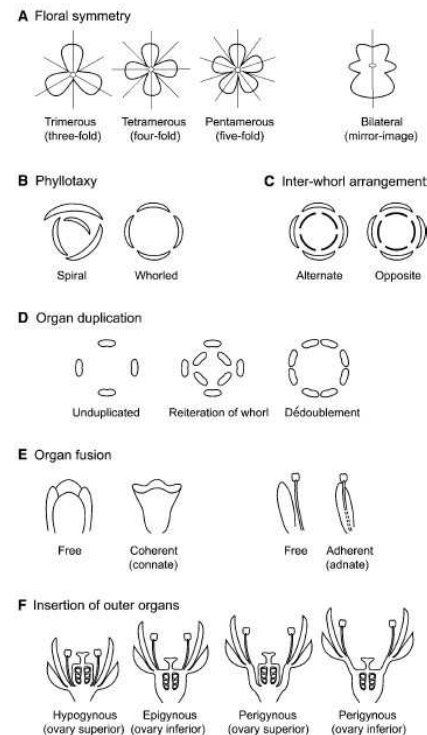
(B) Phyllotaxy of organs may be spiral (especially in the basal angiosperms) or whorled.

(C) Organs may arise alternate with, or opposite to, those in the adjacent whorl.

(D) Duplication of organs may occur by the reiteration of a whorl (as in poppies) or by two organs arising in place of one or vice versa (dédoublement, as in *Lepidium* [*Brassicaceae*]).

(E) Organs may either be free or show different patterns of fusion with each other. Those within a whorl may be coherent in a tube (e.g., the corolla of *Antirrhinum*). Different types of organ may be adherent (e.g., the stamens and corolla of *Antirrhinum*). These forms are usually congenital. Post-genital fusions occur after organs have formed (e.g., anthers in the daisy family, *Asteraceae*).

(F) The place of attachment of the perianth organs and stamens varies. They may be attached to the receptacle near the base of the ovary (hypogynous) or at the top of the ovary (epigynous). They are sometimes attached on the rim of a floral tube (perigynous), which itself may be basal or apical to the ovary. The ovary is either superior if the other organs (or a floral tube) are attached to its base or inferior if they are attached to its apex. The floral tube is sometimes called a hypanthium.



Initiation de la formation des organes floraux

- sur des cercles concentriques (= verticilles), pour la majorité des espèces
- à partir d'un petit nombre de cellules (< 10 chez *Arabidopsis*), caractéristique de chaque organe, des couches L1, L2 et L3
- Exemple : *Arabidopsis*

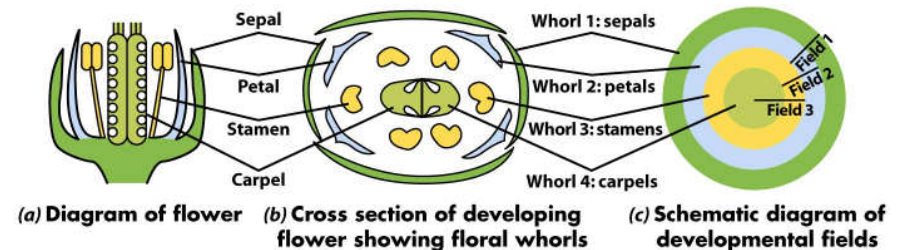


Figure 25-36
Biology of Plants, Seventh Edition
© 2005 W. H. Freeman and Company

Détermination du nombre d'organes/verticille

- de façon non spécifique (indirecte) : taille du méristème
p.e. mutant *clv* : ↑ taille SAM, MI et MF
↑ nombre d'organes floraux

- de façon spécifique

p.e. gène *PERIANTHIA* (Arabidopsis) :

mutant *pan* :

→ fleurs à 5 sépales et 5 pétales (vs 4)

gène *PAN* :

- contrôle espacement entre les sites d'initiation
- pas d'effet sur l'identité des organes
- produit : RT

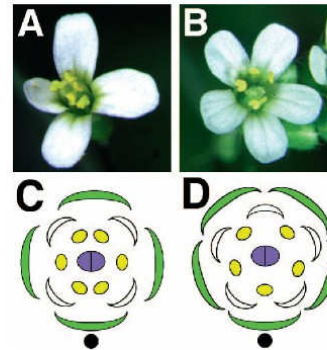


Fig. 1. (A) Wild-type flower. (B) *perianthia-1* flower. (C) Diagram of the organ positions most commonly found in wild-type *Arabidopsis* flowers. (D) Diagram of the organ positions most commonly found in *perianthia* mutants.

En limitant la prolifération cellulaire entre les primordia, les gènes *CUC* définissent les frontières entre les organes

Mutants *cuc* : fusion des cotylédons, feuilles et organes floraux

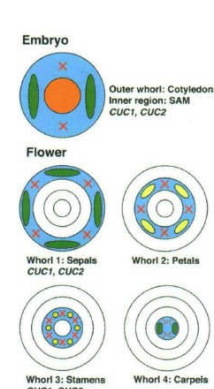


Figure 12. A Model for Organ Separation in Arabidopsis.

X's represent the activity of the organ separation mechanism working in the regions between adjacent organs (represented by ovals) in the same whorls (represented by blue circles). Dotted X's represent the absence of this activity in whorl 4, because two carpels are fused in wild-type Arabidopsis. An orange circle represents the region in which the embryonic SAM develops. *CUC1* and *CUC2* are involved in the separation of organs in the outer whorl of the embryo and in whorls 1 and 3 of the flower as well as in the formation of the SAM in the embryo.

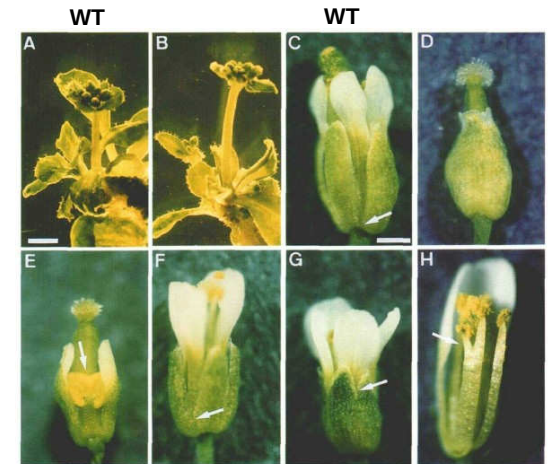


Figure 6. Phenotypes of *cuc* Mutants during Postembryonic Development.

(A) and (B) Shoots regenerated from wild-type (A) and *cuc* mutant (B) calli. (C) Wild-type flower. Sepals are separated from the basalmost part (arrow). (D) and (E) *cuc2 cuc2* double mutant flower. A part of the fused sepals in (E) was removed to show the fused stamens (arrow). (F) and (G) *cuc2* single mutant (F) and *cuc1/+ cuc2/cuc2* (G) flowers. Arrows indicate the uppermost points of the fused parts. (H) *cuc1* single mutant flower. The sepals and petals in the front were removed to show the fused stamens (arrow). Bar in (A) = 5 mm for (A) and (B); bar in (C) = 1 mm for (C) to (H).

L'identité des organes floraux est déterminée par des gènes homéotiques

- Mutation homéotique : remplacement d'un type d'organe par un autre

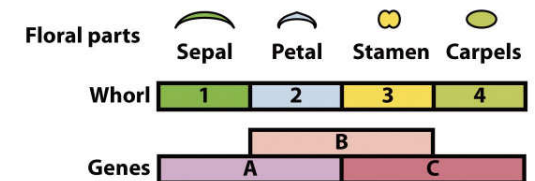
Mutation	Phénotype	Classe
ap1 ap2	Se → Ca ¹ Pe → Et	A
pi (pistillata) ap3	Pe → Se Et → Ca	B
ag	Et → Pe Ca → Se ²	C

¹ en plus des modifications au niveau de l'inflorescence (ap1)

² chez les mutants *ag*, le verticille 4 est en fait le premier verticille d'une autre fleur (mutant *ag*: pas de répression de WUS → maintien de la croissance indéterminée). Modèle : fleurs gigognes...

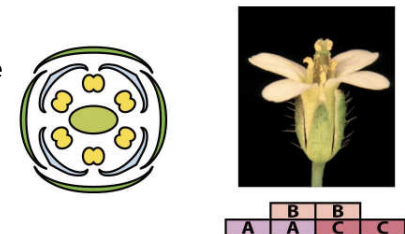
Modèle ABC de la détermination de l'identité des organes floraux

- Fonction A seule → Se
- Fonctions A + B → Pe
- Fonctions B + C → Et
- Fonction C seule → Ca



Remarques

- Chaque classe de gènes contrôle donc l'identité des organes de 2 verticilles adjacents
- Les fonctions A et C s'excluent mutuellement



Wild-type *Arabidopsis* flower

Figure 25-37a
Biology of Plants, Seventh Edition
© 2003 W. H. Freeman and Company

Mutants des gènes de classes A, B et C

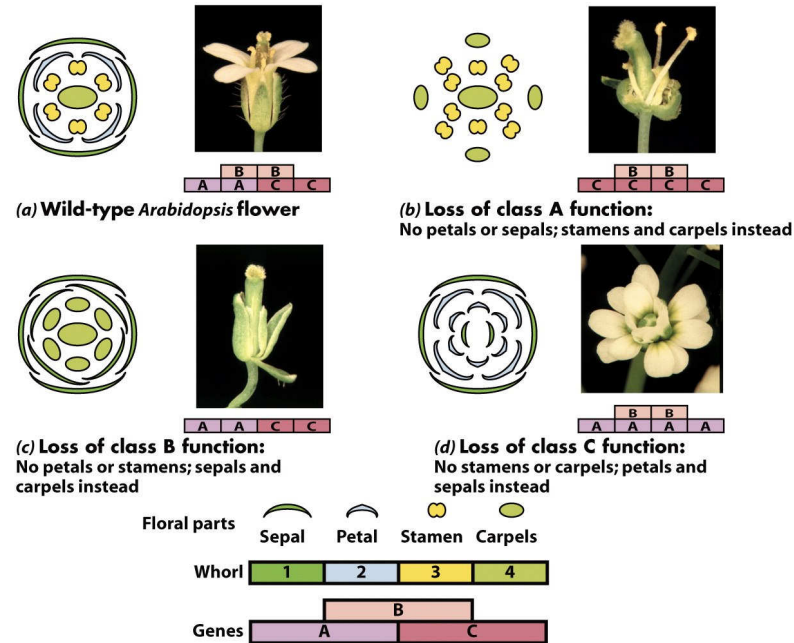
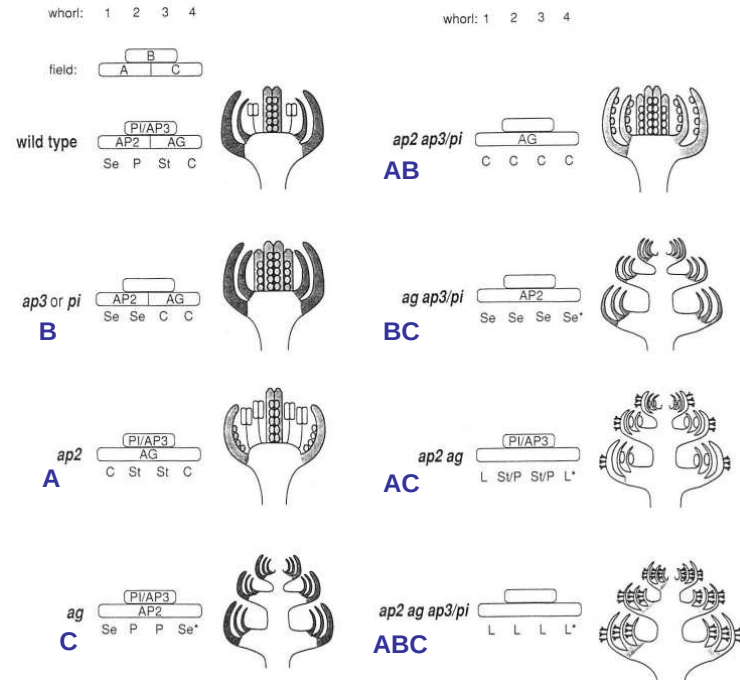


Figure 25-37
Biology of Plants, Seventh Edition
© 2005 W. H. Freeman and Company

Le modèle ABC est confirmé par l'étude de mutations multiples



Remarques

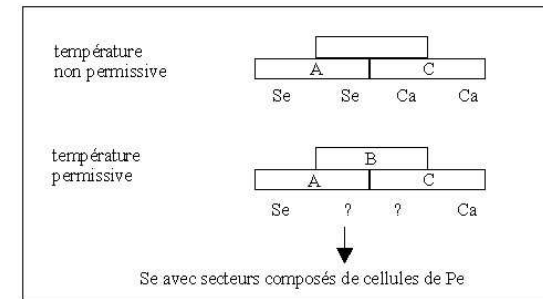
Chez les mutants:

- les organes sont formés dans le même ordre que chez les fleurs sauvages, i.e. de l'extérieur vers l'intérieur, indépendamment de leur nature
- les organes sont initiés à partir du nombre de cellules typique de l'organe qui occuperait cet emplacement dans une fleur sauvage

→ L'initiation de la formation des organes floraux et la détermination de leur identité sont deux processus indépendants

Expression des gènes ABC

- Dans verticilles affectés lorsqu'il y a mutation p.e. gènes de classe B dans verticilles 2 et 3
- Du primordium jusqu'à l'organe mature : fonction de détermination requise jusqu'à la fin du processus; p.e. mutation B thermosensible



Remarque : retour au programme de développement de type pétale peut être très tardif puisque certains des secteurs ne comportent que 4 cellules

→ La lignée cellulaire seule ne détermine pas la différenciation (effet de position...)

Produits des gènes ABC

Régulateurs de la transcription de la famille des protéines à « boîte MADS » (sauf AP2)

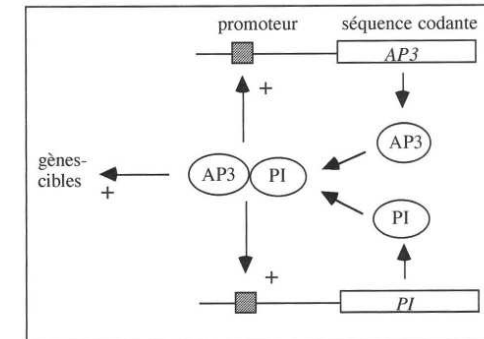
- **Boîte MADS** : séquence conservée assurant la reconnaissance d'une séquence définie d'ADN (promoteur)
- Arabidopsis : environ 80 protéines à boîte MADS
→ la plupart : fonction dans la reproduction



Figure 1. Plant MADS box protein structure. The MADS box genes are named after the founding four members of this transcription factor family: MCM1 (yeast), AGAMOUS (Arabidopsis), DEFICIENS (snapdragon) and SRF (human). In addition to the MADS domain, most of the plant MADS box genes encode products containing a typical M-I-K-C structure. These proteins contain a MADS (M) region encoding a 58 amino acid DNA-binding domain at or near the N terminus, an Intervening (I) region of variable length, a Keratin (K) domain, so named because it is predicted to form a coiled coil with structural similarity to keratin, and a divergent C-terminal (C) domain.

Interactions entre les produits des gènes homéotiques d'une même classe

- **Exemple** : gènes de classe B
 - 2 gènes
 - mutations : même phénotype
- **Modèle** : les produits des 2 gènes (AP3 et PI) forme une protéine hétérodimérique, seule capable de stimuler la transcription
→ **AP3 ET PI sont nécessaires pour avoir la fonction B**



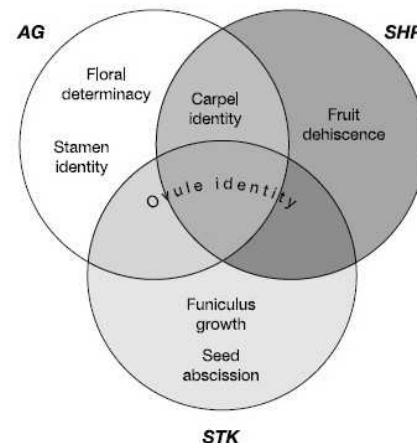
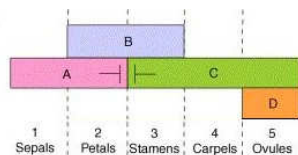
Le modèle ABC est-il suffisant pour expliquer tout le développement floral?

1) Plusieurs éléments (évolution en particulier) suggèrent que l'ovule constitue le 5^{ème} verticille

Gènes *SHP1*, *SHP2* et *STK* :

- même famille que AG
- fonctions communes et spécifiques
- triple mutant *shp1, shp2, stk* : ovules → feuilles
- expression ectopique de *STK* ou *SHP* : sépales → organes carpelloïdes (avec ovules)

→ fonction « D » :



Unique and overlapping functions of genes in *AGAMOUS* clade.

Le modèle ABC est-il suffisant pour expliquer tout le développement floral?

2) les fonctions A et B sont nécessaires mais pas suffisantes pour expliquer le développement des pétales:

- Verticille 2 sans A ni B : feuilles (donc : nécessaires)
- Feuille + A + B : pétale?
NON : - feuilles légèrement pétaloïdes (donc : pas suffisantes)
- autres gènes...

• Gènes *SEP1*, *2*, *3*, *4* (*SEPALLATA*)

- simples mutants : pas de phénotype
- *sep1, 2, 3* : tous les organes → carpelles
- *sep1, 2, 3, 4* : tous les organes → feuilles

• **Vérification:**

feuille + A + B + SEP → pétales

→ fonction « E »

Modèle ABCE

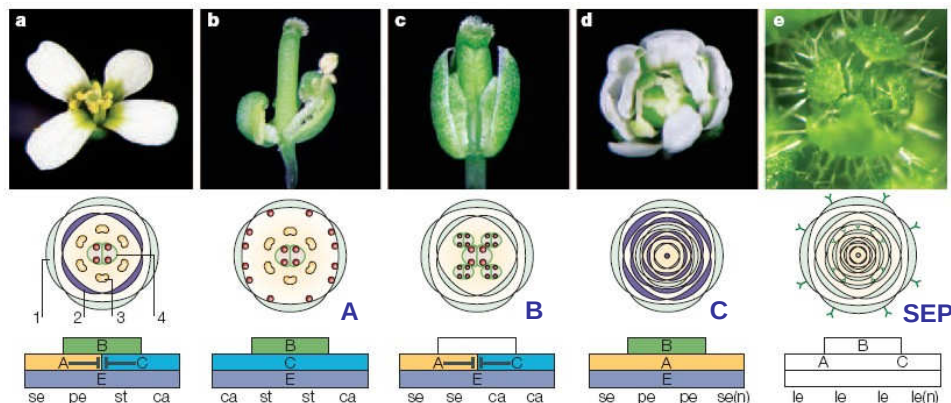


Figure 1 | **The ABC model for floral-organ patterning.** **a** | The wild-type *Arabidopsis thaliana* flower consists of four whorls of organs. Sepal (se) identity is conferred in the first whorl by class A activity, petal (pe) identity is conferred in the second whorl by class A and class B activity, stamen (st) identity is conferred in the third whorl by class B and class C activity and carpel (ca) identity is conferred in the fourth whorl by class C activity. Class E activity is required for the specification of each organ type. **b** | An *apetala 2* (*ap2*) flower that consists of sepals in the first whorl, stamens in the second and third whorls, and carpels in the fourth whorl. The mutant lacks class A activity, resulting in expansion of class C activity throughout the flower. **c** | A *pistillata* (*pi*) flower that consists of sepals in the first and second whorls, and carpels in the third and fourth whorls. The mutant lacks class B activity. **d** | An *agamous* (*ag*) flower that consists of sepals in the first whorl, petals in the second and third whorls, and reiterations of this pattern in interior whorls. The mutant lacks class C activity, resulting in expansion of class A activity and loss of floral determinacy. **e** | A mutant flower for four *SEPALLATA* genes (*sep1 sep2 sep3 sep4*) which consists of reiterating whorls of leaf-like (le) organs. The quadruple mutant lacks class E activity, resulting in impaired class A, B and C function and loss of floral determinacy.

Expression des gènes déterminant l'identité des organes floraux

Remarque : produits des gènes des classes D et E → aussi des protéines à boîte MADS

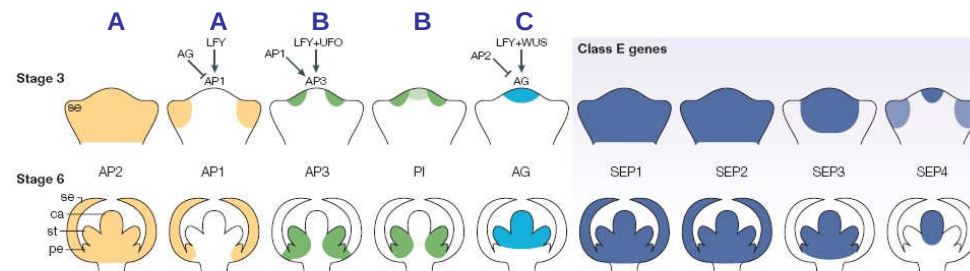


Figure 3 | **mRNA expression patterns of the *Arabidopsis thaliana* floral-organ identity genes during two stages of flower development.** Sepal primordia (se) are present at stage 3, whereas sepal, petal (pe), stamen (st) and carpel (ca) primordia are all present at stage 6. The class A gene *APETALA 2* (*AP2*) is expressed in all four whorls of the flower¹²⁵, whereas the other class A gene *APETALA 1* (*AP1*) is expressed specifically in the outer two floral whorls¹²⁶. The class B genes, *APETALA 3* (*AP3*) and *PISTILLATA* (*PI*), are both expressed in cells of stage 3 floral meristems that will form petal and stamen primordia^{127,128}. *PI* is expressed at lower levels in the centre of stage 3 floral meristems¹²⁷ and *AP3* is expressed at the base of sepals in stage 6 flowers¹²⁹. The class C gene *AGAMOUS* (*AG*) is expressed in the inner two floral whorls¹³⁰. The class E genes *SEP1* and *SEP2* (of the *SEPALLATA* gene family) are expressed throughout the flower^{31,132}. *SEP3* is expressed in the inner three whorls¹³³, whereas *SEP4* is expressed in the fourth whorl and at low levels in sepal primordia of stage 3 flowers³⁹. The interactions that produce these expression patterns are also indicated in the top panel. LFY, LEAFY; UFO, UNUSUAL FLORAL ORGANS; WUS, WUSCHEL.

Explication moléculaire: Interactions entre les produits des gènes homéotiques de classes différentes

Les différents complexes formés entre les produits des gènes homéotiques déterminent l'identité des organes floraux en régulant l'activité d'un grand nombre de gènes-cibles

Estimation du nombre de gènes spécifiques à chaque organe:

- sépal et pétales : ~25
- étamines : ~1100
- carpelles : ~260

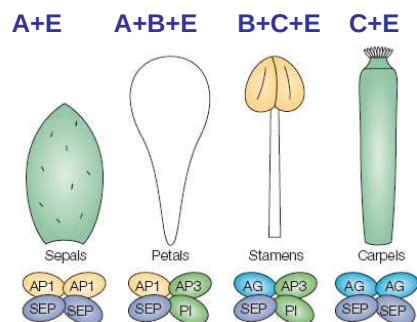


Figure 2 | **The quartet model for potential formation of MADS domain protein-regulatory complexes.** In each whorl, dimers of floral MADS proteins are proposed to bind to CArG (CC(A/T)₅GG) box binding sites in the promoters of their target genes. These sites could either be adjacent to one another or some distance apart along the DNA. Tetramers form through protein-protein interactions between the MADS protein dimers, which generates a complex that is bound to two CArG-box binding sites. The predicted composition of tetramers in the four whorls are: AP1-AP1-SEP-SEP in whorl 1 to specify sepals; AP1-SEP-AP3-PI in whorl 2 to specify petals; AG-SEP-AP3-PI in whorl 3 to specify stamens; and AG-AG-SEP-SEP in whorl 4 to specify carpels. AG, *AGAMOUS*; AP1, *APETALA 1*; AP3, *APETALA 3*; PI, *PISTILLATA*; SEP, *SEPALLATA*.

Interactions protéine-protéine dans la construction de la fleur

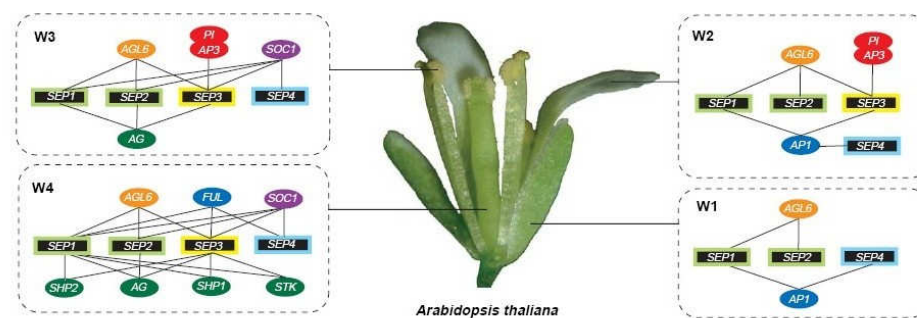
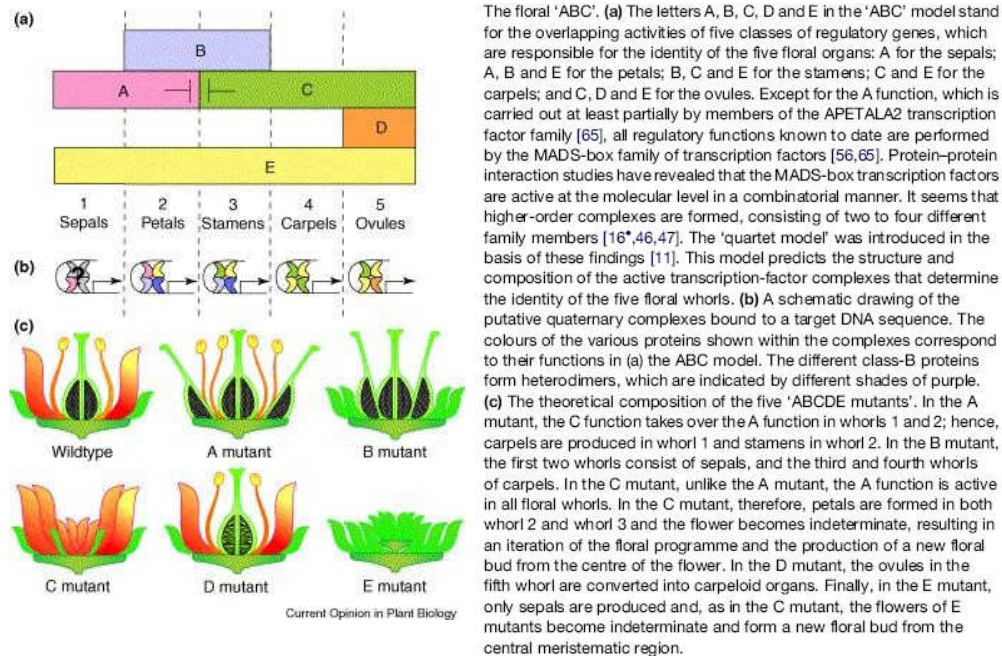


Figure 4 | **Putative protein-protein interactions among SEP (black) and AP1/FUL (blue), B class (red), C/D class (green), AGL6-like (orange) and SOC1-like (purple) proteins in different floral whorls of *Arabidopsis thaliana*, *petunia* (*Petunia hybrida*) and rice (*Oryza sativa*) based on yeast two- and three-hybrid assays and RNA expression.** A question mark indicates that the interacting protein is unknown. The different proteins are indicated by different colored rectangular borders: yellow = SEP3; green = SEP1/2; blue = SEP4; purple = *OsMADS34*; orange = *LHS1*; black = *OsMADS5*. Interactions among non-SEP proteins are omitted for clarity. Abbreviations: W1 = whorl 1, sepals (*Arabidopsis* and *petunia*) or palea and lemma (rice); W2 = whorl 2, petals (*Arabidopsis* and *petunia*) or lodicules (rice); W3 = whorl 3, stamens; W4 = whorl 4, pistil.

www.sciencedirect.com

En résumé : modèle ABCDE



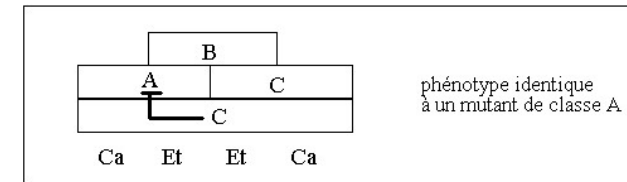
Détermination des frontières entre verticilles

Par des gènes à **fonctions cadastrales**, i.e. qui déterminent les domaines d'expression des gènes homéotiques :

1- Certains gènes de détermination de l'identité des organes floraux : exclusion mutuelle de gènes de classes A et C

p.e. gènes de classe C : sauvage → verticilles 3 et 4
mutant A → verticilles 1, 2, 3 et 4

Vérification : expression ectopique d'un gène de classe C, p.e.



2- Gènes n'intervenant pas directement dans la détermination de l'identité des organes floraux, p.e.

• LUG (LEUNIG):

- Mutant : phénotype mutant classe A (C dans les 4 verticilles)
- Fonction : empêche expression de C dans verticilles 1 et 2, sans contribuer à la détermination de l'identité des sépales et pétales (double mutant lug ag : organes normaux dans les verticilles 1 et 2 → fonction A « intacte »)

• SUP (SUPERMAN):

- Mutant : étamines supplémentaires, remplaçant en partie les carpelles
- Expression : à la frontière des verticilles 3 et 4
- Fonction : empêche la fonction B « d'envahir » le verticille 4 en limitant la prolifération cellulaire