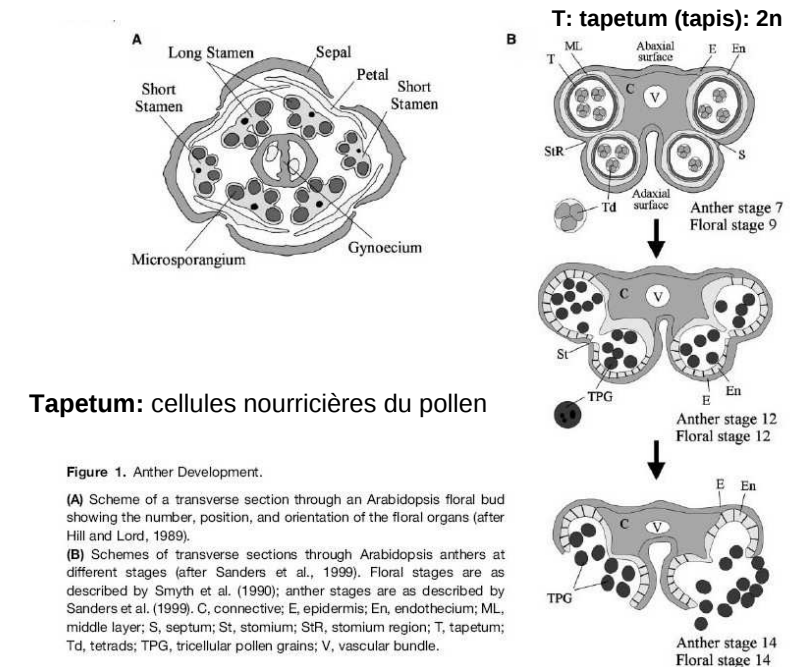


4- CROISSANCE ET MATURATION DES ORGANES FLORAUX

- Différenciation terminale des:
 - différents tissus et types de cellules
 - différentes parties d'organes:
 - étamine= filet + anthère (sacs polliniques)
 - carpelle= stigmate + style + ovaire (ovules)
 pour former une fleur fonctionnelle (→ gamétophytes → gamètes)
- Polarité abaxiale-adaxiale des organes floraux contrôlée par les mêmes gènes que chez les feuilles :
 - face abaxiale : gènes *KAN* et *YAB*
 - face adaxiale : gènes *HD-ZIP III* (*PHB*, *PHV*, *REV*)

Développement des anthères



Développement de l'ovaire

L'ovaire se développe suivant un plan similaire à la partie aérienne de la plante:

- le replum se comporte un SAM modifié (gène *STM*)
- Chaque valve se développe comme une feuille (origine évolutive):
 - origine dans le replum
 - développement indépendant par la suite

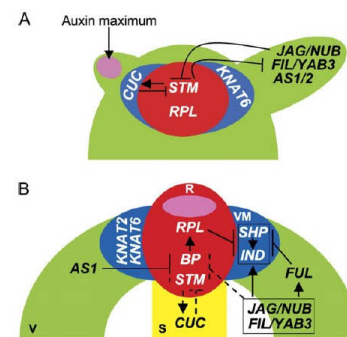


Fig. 2. Comparison between the genetic and molecular pathways controlling SAM identity and medio-lateral patterning of the fruit in *Arabidopsis*. (A) Genetic pathways in the SAM (longitudinal section). *STM* promotes SAM identity by excluding leaf primordia factors, *JAG/FIL* activity, *AS1* and *AS2*. *CUC* and *KNAT6* maintain the boundaries of the stem cell niche. An auxin maximum (purple) predicts the position of the leaf primordia where *STM* is excluded. (B) Genetic pathways of medio-lateral patterning in *Arabidopsis* fruit (transverse section). Valves are shown in green (V), replum in red (R), valve margins in blue (VM), and septum in yellow (S). The purple zone represents an auxin maximum. The gene interactions that have been demonstrated are designated with solid lines and possible genetic interactions are indicated with a dashed line. See text for details.

Meristematic sculpting in fruit development. Thomas Girin, Karim Sorefan and Lars Østergaard. *Journal of Experimental Botany*, 60, 1493–1502 (2009)

Développement des ovules (segmentation)

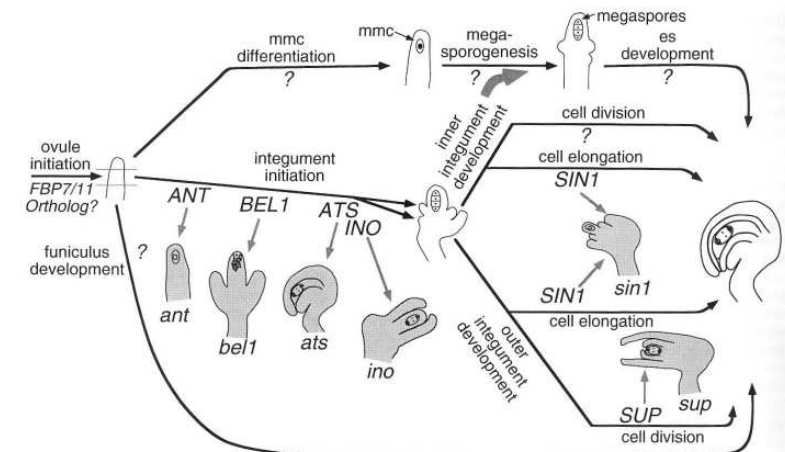
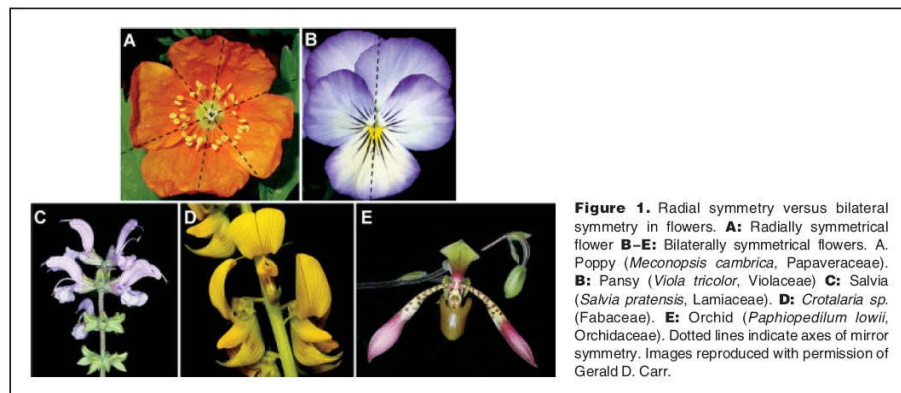


FIGURE 7.—Model for the genetic control of ovule development. The overall pathway of *Arabidopsis* ovule development is represented in this figure as a series of key developmental stages connected by the processes that are required to achieve each stage. The developmental progression occurs from left to right and is subdivided into the three main parallel pathways of nucellar, chalazal, and funicular development. The chalazal development pathway is further subdivided into separate pathways for each of the two integuments. Within each integument there is separate control of cell division and cell expansion. Black arrows indicate the normal progression through the ovule development pathway. The processes that the arrows represent are described in Roman letters next to the arrows. Labels in upper case italics indicate the points of action of wild-type genes in the pathway. Thin gray arrows, labeled in lower case italics, indicate deviations from the pathway caused by specific mutations. The phenotypes of the mutants at anthesis are illustrated in gray to show the results of the deviations from the wild-type pathway. The thick gray arrow represents the promotion of embryo sac development by the inner integument. Question marks indicate genes predicted to exist by the model which have not yet been identified. See text for further details of phenotypic effects of the mutations. es, embryo sac; mmc, megaspore mother cell.

Cas des fleurs asymétriques (zygomorphes)

- Dans plusieurs familles différentes
- Familles avec espèces à fleurs actinomorphes (régulières : symétrie radiale) et espèces à fleurs zygomorphes

Donc (évolution) : passage fleurs (actinomorphes) → zygomorphes plusieurs fois (> 25), de façon indépendante



La zygomorphie provient de l'antagonisme entre des gènes favorisant les identités adaxiale et abaxiale de la fleur

Exemple: muflier (*Antirrhinum majus*)

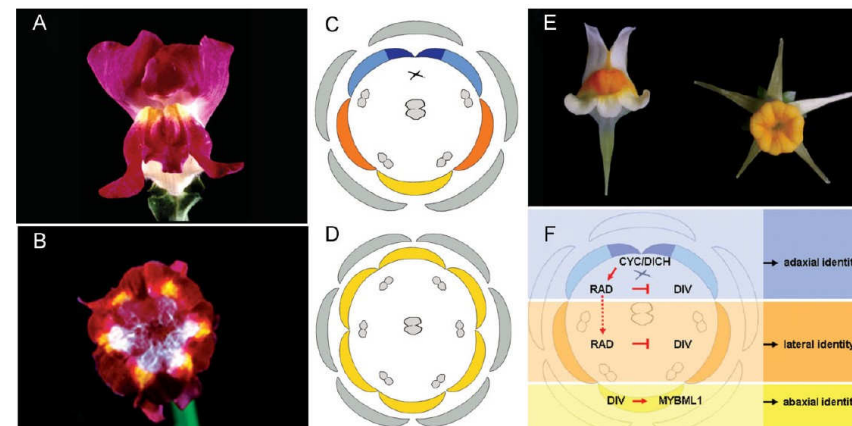


Figure 1. Genes involved in monosymmetry control in the Lamiales. **A:** Top view of a monosymmetric *Antirrhinum majus* wild-type and **(B)** *cyc/dich* loss of function mutant flower. **C:** Floral diagrams of the flower morphology of the monosymmetric wild-type and **(D)** polysymmetric *cyc/dich* mutants. **E:** Top view of monosymmetric wild-type (left) and *lcyd* loss-of-function mutant (right) of *Linaria vulgaris*. **F:** Schematic overview of the gene regulatory network controlling monosymmetry in *Antirrhinum*. Colours indicate adaxial, lateral and abaxial corolla domains (sepals: grey; petal with adaxial identity: blue; internal adaxial petal asymmetry: dark blue; petal with lateral identity: orange; petal with abaxial identity: yellow; stamens and gynoecium: two grey circles; staminode: cross; arrow/crossbar: activation/inhibition; dotted arrow: non-autonomous RAD-function).

Flower symmetry evolution: towards understanding the abominable mystery of angiosperm radiation. Andrea Busch and Sabine Zachgo. BioEssays 31: 1181–1190 (2009)

Le gène CYC est à l'origine de plusieurs événements de passage à des fleurs zygomorphes

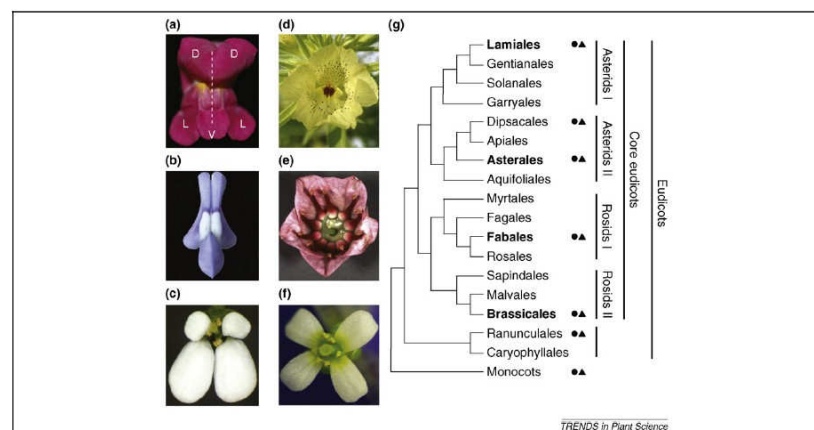


Figure 1. Independent evolution and loss of floral zygomorphy across angiosperms. Strongly zygomorphic flower of snapdragon (*Antirrhinum majus* (Veronicaaceae)) (a) and lupin (*Lupinus nanus* (Leguminosae)) (b). D, L and V refer to dorsal, lateral and ventral petals, respectively. (c) Derived actinomorphic flower of wild candytuft (*Iberis amara* (Brassicaceae)). (d) Weakly zygomorphic flower of desert ghost flower (*Mohavea confertiflora* (Veronicaaceae)). (e) Derived actinomorphic flower of *Cadia purpurea* (Leguminosae). (f) Actinomorphic flower of *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae). (g) Simplified angiosperm phylogeny showing examples of lineages in which there have been evolutionary transitions between zygomorphy (filled triangles) and actinomorphy (filled circles) [60]. Clades in bold are those for which *CYC* genes have been implicated in independent origins of floral zygomorphy.

Produit de CYC: RT, exprimé dans la région adaxiale du méristème floral (dès sa formation) et jusqu'à un stade très tardif du développement des primordia des organes de la fleur, toujours en position adaxiale.

Des gènes équivalents à CYC existent chez toutes les espèces, y compris celles possédant des fleurs régulières

p.e. gène équivalent à *CYC* chez *Arabidopsis* (fleur régulière): *TCP1* → aussi exprimé dans la région adaxiale du MF (mais aussi de tous les méristèmes axillaires), mais seulement au tout début de son développement.

Donc:

- *CYC* n'est pas un gène spécifique de la floraison
- transition fleur régulière → fleur zygomorphe pourrait être due à un léger changement dans la régulation de l'expression de gènes tels que *TCP1/CYC*.

La suite...

Expliquer la diversité des formes florales :

i.e. la diversité des programmes génétiques induits en réponse aux gènes ABCDE



5- MECANISMES POUR EVITER L'AUTOFECONDATION

Avantage de la **fécondation croisée** → augmente le « brassage génétique »

Avantages de l'**auto-fécondation** :

- moins d'énergie requise pour séparer les organes des deux sexes
- très bonne efficacité de la fécondation, indépendamment des facteurs externe (température, insectes...)

Remarques sur l'**auto-fécondation** :

- n'exclut pas la fécondation croisée
- surtout chez les espèces domestiquées

Mécanismes :

- **Espèces à fleurs hermaphrodites:**
 - empêchement spatial (auto-incompatibilité hétéromorphe) ou temporel
 - stérilité mâle (p.e.gynodiécie)
 - auto-incompatibilité génétique (homomorphe) ; ~60% des espèces
- **Espèces à fleurs unisexuées:**
 - **espèces monoïques** (~9% des Angiospermes):
chaque individu : fleurs mâles ET fleurs femelles
 - **espèces dioïques** (~4% des Angiospermes):
chaque individu : fleurs mâles OU fleurs femelles

N.B. Espèces à fleurs unisexuées: dans la majorité des familles
→ évolution plusieurs fois de façons indépendantes (plusieurs mécanismes différents)

Evolution des espèces monoïques et dioïques

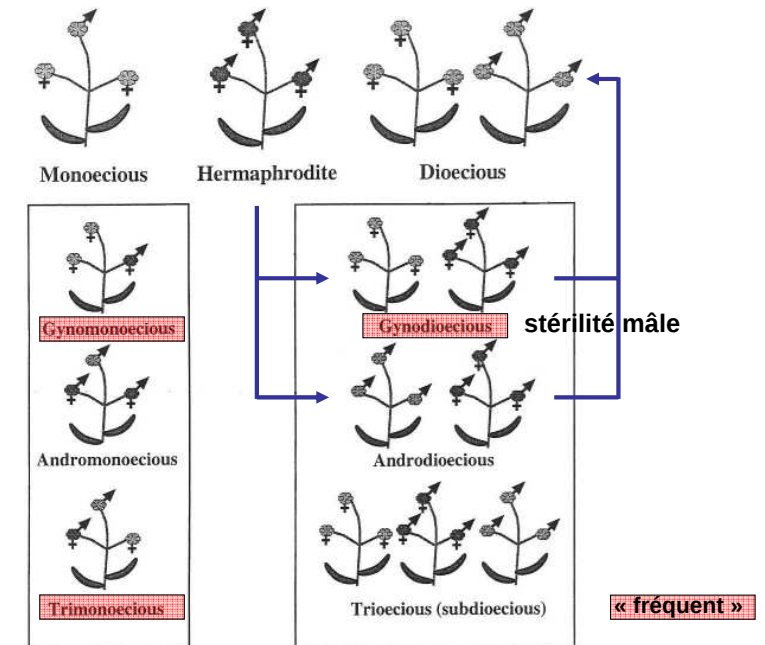


FIG. 1. Sex strategies in plants. Those in boxes represent the mixed states.

STERILITE MALE (gynodiécie)

Intérêt:

- fondamental: évite auto-fécondation; meilleur "brassage génétique"
- appliqué: -facilite production des variétés hybrides, p.e. maïs, riz...
-sécurité des plantes transgéniques:
→ pas de dispersion des transgènes par le pollen
- **Stérilité mâle cytoplasmique (CMS):** la plus fréquente
 - mutations mitochondriales: recombinaison entre gènes → gène chimérique
 - généralement: mort prématurée du tapetum
→ pas de pollen ou pollen non viable
 - pas d'effet sur le reste de la plante
- **Stérilité mâle nucléaire (MS) :**
mutation (généralement récessive) d'un gène nucléaire; plusieurs gènes possibles
p.e. gène de méiose, métabolisme hormonal, synthèse de métabolites secondaires...
Conséquence: -absence d'étamines (gènes de classe B, p.e.)
-absence de pollen
-pollen non fonctionnel
-pas de déhiscence

Remarque: il existe des gènes nucléaires "restaurateurs de fertilité" (CMS ou MS)

Les espèces à fleurs unisexuées possèdent ou non des **chromosomes sexuels**.

1. ESPÈCES AVEC CHROMOSOMES SEXUELS

- toujours des plantes dioïques
- généralement: un seul type d'organes reproducteurs est initié dans chaque fleur

2 mécanismes:

1- chromosome Y actif : paire de chromosomes sexuels (X, Y)
si chromosome Y est présent → plante mâle
p.e. silène

2- rapport chromosomes X : autosomes

(autosome: chromosome non sexuel)
→ même principe que chez la Drosophile:

<u>chromosomes sexuels</u>	<u>génotype</u>	<u>rapport X:A</u>	<u>sexe</u>
XX	2X:2A	1	femelle
XY	1X:2A	0,5	mâle
XO	1X:2A	0,5	mâle

Conclusion: le nombre de X et non la présence de Y détermine le sexe.
N.B. chez les plantes : parfois plus compliqué → $X_1X_2 Y_1Y_2...$
p.e. chanvre, oseille....

Évolution des chromosomes sexuels: spécialisation progressive
d'autosomes possédant entre autres des gènes de déterminisme du sexe.

2. ESPÈCES SANS CHROMOSOMES SEXUELS

- toutes les espèces monoïques, certaines espèces dioïques.
- généralement: initiation de la formation des organes mâles et femelles, mais un des deux types avorte à un stade ± avancé de développement

Gènes de détermination du sexe:

- 1 ou plusieurs loci
- agissent après ou indépendamment des gènes ABCDE
→ les organes sont initiés

Effets de l'environnement : température, lumière, éléments nutritifs...
+facteurs hormonaux

N.B. les effets peuvent différer selon les espèces
p.e. GA est féminisant chez le maïs et masculinisant chez le concombre.

TABLE 1. List of plant species with homomorphic or heteromorphic sex chromosomes.

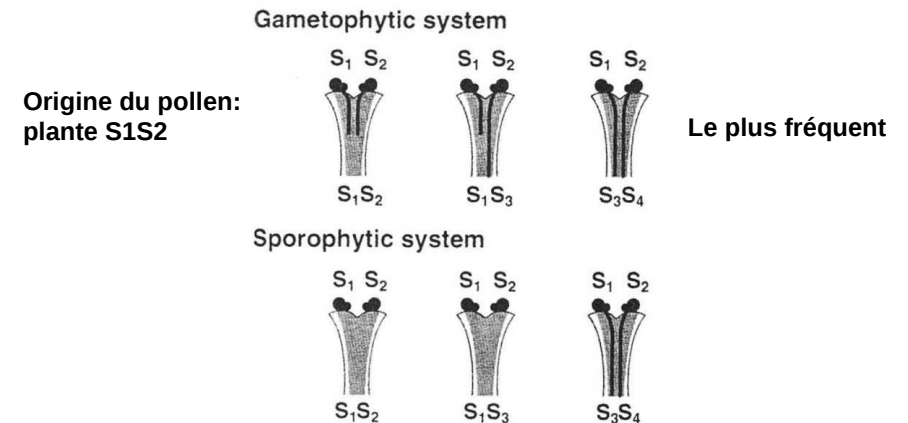
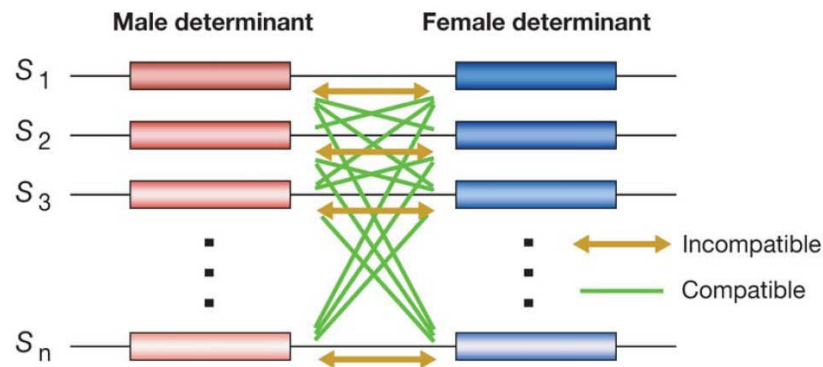
Family	Species	Female sex chromosome	Male sex chromosome	Viability of YY genotype	Sex determination	Reference
Heteromorphic sex chromosomes						
Cannabaceae	<i>Cannabis sativa</i>	XX	XY	Yes	X to autosome ratio	Yamada, 1943
	<i>Humulus lupulus</i>	XX	XY	Yes	X to autosome ratio	Jacobsen, 1957
	<i>H. lupulus</i> subsp. <i>cordifolius</i>	X ₁ X ₁ X ₂ X ₂	X ₁ Y ₁ X ₂ Y ₂	—	X to autosome ratio	Ono, 1937
Caryophyllaceae	<i>H. japonicus</i>	XX	XY ₁ Y ₂	No	X to autosome ratio	Kihara, 1929
	<i>Silene latifolia</i> , <i>S. dioica</i> , <i>S. diclinis</i>	XX	XY	No	Active Y system	Ono, 1939; Nicolas et al., 2005
Cucurbitaceae	<i>Coccinia indica</i>	XX	XY	—	Active Y system	Kumar and Vishveshwaralal, 1952
Polygonaceae	<i>Rumex angiocarpus</i>	XX	XY	—	—	Löve, 1943
	<i>R. tenuifolius</i>	(XX)XX	(XX)XY	—	—	Löve, 1943
	<i>R. acetosella</i>	(XXXX)XX	(XXXX)XY	—	Active Y system	Löve, 1943
	<i>R. graminifolius</i>	(XXXXXX)XX	(XXXXXX)XY	—	—	Löve, 1943
	<i>R. hastatulus</i>	XX	XY or + XY ₁ Y ₂	—	X to autosome ratio	Smith, 1955
	<i>R. acetosa</i>	XX	XY ₁ Y ₂	—	X to autosome ratio	Ono, 1930; 1935
	<i>R. paucifolius</i>	(XX)XX	(XX)XY	—	—	Löve and Sarkar, 1956
Homomorphic sex chromosomes						
Actinidiaceae	<i>Actinidia deliciosa</i>	—	—	—	Active Y system	Ferguson et al., 1997
	<i>A. chinensis</i>	Male heterozygous	—	Yes	Active Y system	Testolin et al., 1995
Amaranthaceae	<i>Acinida</i> species	Male heterozygous	—	—	Active Y system	Charlesworth and Guttman, 1999
Asparagaceae	<i>Asparagus officinalis</i>	Male heterozygous	—	Yes	Active Y system	Loipten, 1979
Asteraceae	<i>Antennaria dioica</i>	Male heterozygous	—	No	Active Y system	Charlesworth and Guttman, 1999
Caricaceae	<i>Carica papaya</i>	Male heterozygous	—	No	Active Y system	Horovitz and Jiménez, 1967
	<i>Vasconcellea</i> species	Male heterozygous	—	No	Active Y system	Horovitz and Jiménez, 1967
Caryophyllaceae	<i>Silene otites</i>	Uncertain	—	—	—	Charlesworth and Guttman, 1999
Chenopodiaceae	<i>Spinacia oleracea</i>	Male heterozygous	—	Yes	Active Y system	Warmke and Blackstone, 1939
Cucurbitaceae	<i>Bryonia multiflora</i>	Male heterozygous	—	—	—	Charlesworth and Guttman, 1999
	<i>Echallium elaterium</i>	Male heterozygous	—	—	Active Y system	Charlesworth and Guttman, 1999
Dioscoreaceae	<i>Dioscorea tokoro</i>	Male heterozygous	—	—	Active Y system	Martin and Ortiz, 1963
Euphorbiaceae	<i>Mercurialis annua</i>	Male heterozygous	—	Yes	Active Y system	Charlesworth and Guttman, 1999
Ranunculaceae	<i>Thalictrum</i> species	Male heterozygous	—	Yes	—	Charlesworth and Guttman, 1999
Rosaceae	<i>Fragaria</i> species	Female heterozygous	—	—	—	Kihara, 1930
Vitaceae	<i>Vitis</i> species	Male heterozygous	—	Yes	Active Y system	Westergaard, 1958

Compiled mostly from Westergaard (1958), Charlesworth and Guttman (1999), and Matsunaga and Kawano (2001). "—" indicates missing data.

AUTOINCOMPATIBILITE

- Principal mécanisme pour éviter l'autofécondation (plantes monoïques et à fleurs hermaphrodites)
- Principe** : rejet du pollen « soi » : reconnaissance cellulaire (surface)
- Contrôle** : généralement par un seul locus (locus S): quelques gènes, plusieurs allèles (**haplotypes**)
- 2 mécanismes** :
 - gaméophytique
 - sporophytique

Principe: La fécondation est possible lorsque les haplotypes mâle et femelle sont différents



mécanisme	déterminant génétique	blocage	exemples
gaméophytique	génotype du pollen (S1 OU S2)	élongation du tube pollinique	tabac, pétunia, tomate
sporophytique	génotype du parent du pollen (S1 ET S2)	germination du pollen OU début d'élongation du tube pollinique	Brassicacées (colza...)

Le déterminant génétique est un locus comportant ≥ 2 gènes, polymorphiques et liés génétiquement (pas de recombinaison) :

- déterminant femelle
- déterminant mâle

Family	Type of SI	Male determinant	Female determinant
Brassicaceae	SSI	SP11/SCR	SRK
Solanaceae, Rosaceae, Scrophulariaceae	GSI	SLF/SFB	S-RNase
Papaveraceae	GSI	(Unknown)	S-protein

Figure 1

A schematic drawing of the S-locus and a list of the identified female and male determinant genes. The S-locus contains at least two genes, one encoding the male determinant that is carried by the pollen grain, and the other encoding the female determinant that is expressed in the pistil. Both the male and female determinants are polymorphic and inherited as one segregating unit. The variants of this gene complex are called S-haplotypes. The recognition of self/nonself operates at the level of the protein-protein interactions between the two determinants and an incompatible response occurs when both determinants are issued from the same S-haplotype. Thus far, both determinants have been identified in the Brassicaceae and Solanaceae. Only the female determinant has been identified in the Papaveraceae.

Autoincompatibilité gamétophytique

Au moins 2 mécanismes différents:

- RNase
- Reconnaissance ligand-récepteur → mort cellulaire programmée

Table 1. Gametophytic self-incompatibility species^a

Plant families	Molecular self-incompatibility mechanism
Core eudicots	
Rosaceae (<i>Prunus</i> , <i>Pyrus</i> , <i>Malus</i>)	RNase SI mechanism
Fabaceae	Not investigated? ^b
Lythraceae	Not investigated?
Onagraceae	Not investigated?
Hamamelidaceae	Not investigated?
Saxifragaceae	Not investigated?
Paeoniaceae	Not investigated?
Scrophulariaceae (<i>Antirrhinum</i>)	RNase SI mechanism
Solanaceae (<i>Nicotiana</i> , <i>Petunia</i> , <i>Solanum</i> , <i>Lycopersicon</i>)	RNase SI mechanism
Campanulaceae (<i>Campanula</i>)	RNase SI mechanism
Cornaceae	Not investigated?
Ericaceae	Not investigated?
Polemoniaceae	Not investigated?
Primulaceae	Not investigated?
Polemoniaceae	Not investigated?
Basal eudicots	
Ranunculaceae	Not investigated?
Papaveraceae (<i>Papaver</i>)	S-ligand signalling mechanism
Monocots	
Poaceae (<i>Palaris</i> , <i>Hordeum</i>)	Unknown (different from RNase/Papaver) mechanisms
Liliaceae	Not investigated?
Commelinaceae	Not investigated?

^aGametophytic self-incompatibility species where self-incompatibility (SI) has been investigated, with details of molecular mechanisms if known. The families are arranged in phylogenetic order, based on the scheme proposed by Soltis *et al.* (48).
^bNot investigated? indicates that to our knowledge nothing has been published on the molecular basis of SI.

Gametophytic self-incompatibility inhibits pollen tube growth using different mechanisms. Noni (V.E.) Franklin-Tong and F. Chris H. Franklin. TRENDS in Plant Science 8, 598-605 (2003)

Autoincompatibilité gamétophytique: exemple

Déterminant femelle :

RNase non spécifique
abondante dans le tissu de
transmission (style)

internalisation dans le tube
pollinique : mort

Déterminant mâle :

contrôle de la protéolyse
de la RNase
(séquestration dans la
vacuole)

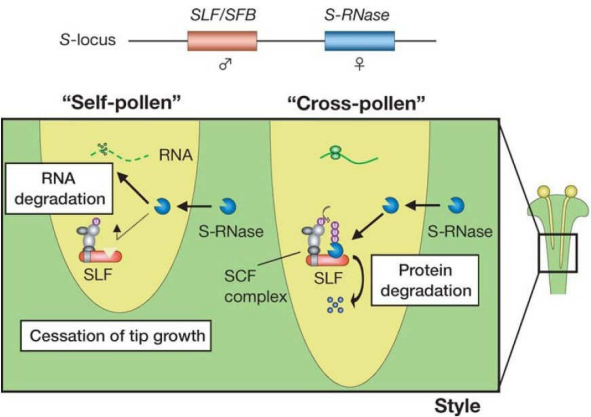


Figure 3

Molecular model of the self-incompatibility response in the Solanaceae, Rosaceae, and Scrophulariaceae. The S-locus consists of two genes, *S-RNase* and *SLF/SFB*. *S-RNase* is the female determinant and is secreted in large amounts into the extracellular matrix of the style. In a pollinated style, *S-RNase* is incorporated into the pollen tubes and functions as a cytotoxin that degrades pollen RNA. Although the *S-RNase* enters the pollen tubes regardless of their S-haplotypes, RNA degradation occurs only in self-pollen tubes. *SLF/SFB* is the male determinant and is a member of the F-box family of proteins, which generally function as a component of an E3-ubiquitin ligase complex. Thus, *SLF/SFB* is expected to be involved in ubiquitin-mediated protein degradation of nonself-S-RNases.

Autoincompatibilité sporophytique

Déterminant femelle:

- SRK (S-locus receptor kinase):
récepteur transmembranaire,
papilles stigmatiques
- SLG : non essentielle

Déterminant mâle

SP11 (SCR) : petite protéine,
riche en cystéine, **ligand de SRK**

Expression de SP11 :

- Gamétophytique : microspores
- Sporophytique : tapis

→ 2 types de protéines SP11 à
la surface du pollen

Rejet: pas de réhydratation du
grain de pollen

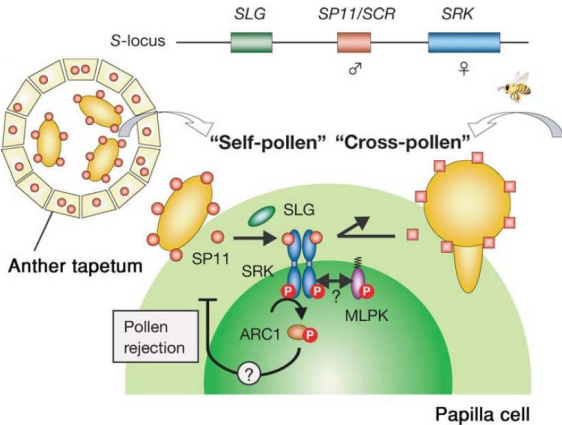


Figure 2

Molecular model of the self-incompatibility (SI) response in the Brassicaceae. The S-locus consists of three genes, *SRK*, *SP11*, and *SLG*. The *SRK* receptor kinase is the female determinant and spans the plasma membrane of the stigma papilla cell. *SP11* is the male determinant and is predominantly expressed in the anther tapetum and accumulates in the pollen coat during pollen maturation. Upon pollination, *SP11* penetrates the papilla cell wall and binds *SRK* in an S-haplotype-specific manner. This binding induces the autophosphorylation of *SRK*, triggering a signaling cascade that results in the rejection of self-pollen. *SLG* is not essential for the self/nonself-recognition but localizes in the papilla cell wall and enhances the SI reaction in some S-haplotypes. The signaling cascade downstream of *SRK* has not yet been characterized, but the essential positive effectors include *MLPK* and *ARC1*. *MLPK* localizes papilla cell membrane and may form a signaling complex with *SRK*. *ARC1*, an E3 ubiquitin ligase, binds to the kinase domain of *SRK* in a phosphorylation-dependent manner and may target unknown substrates for ubiquitination. The proteasomal degradation of these substrates could result in pollen rejection.

- **Origine évolutive?**

Mécanisme de défense de la plante?

→ SP11 (SCR) ressemble aux défensines : système immunitaire primitif universel (plantes, insectes, animaux)

Modèle : reconnaissance cellule-hyphe d'un Mycète pathogène

↓
reconnaissance cellule-tube pollinique

- **Plantes qui s'autofécondent?**

exemple : *Arabidopsis* vs *Brassica* → perte des gènes *SLG* et *SRK*

Vérification : *Arabidopsis* + locus S de *Brassica*

→ plantes incompatibles (toutes les voies de signalisation en aval sont donc toujours présentes)

Conclusion : incompatibilité → état primitif (perdu chez certaines espèces)

Références générales

- Molecular of flower development: an armchair guide. Beth A. Krizek and Jennifer C. Fletcher. Nature Reviews of Genetics 6, 688-698 (2005)
- Morphogenesis of Flowers-Our Evolving View. David R. Smyth. The Plant Cell, 17, 330–341 (2005)
- Self-Incompatibility in Plants. Seiji Takayama and Akira Isogai. Annu. Rev. Plant Biol. 56:467–89 (2005)