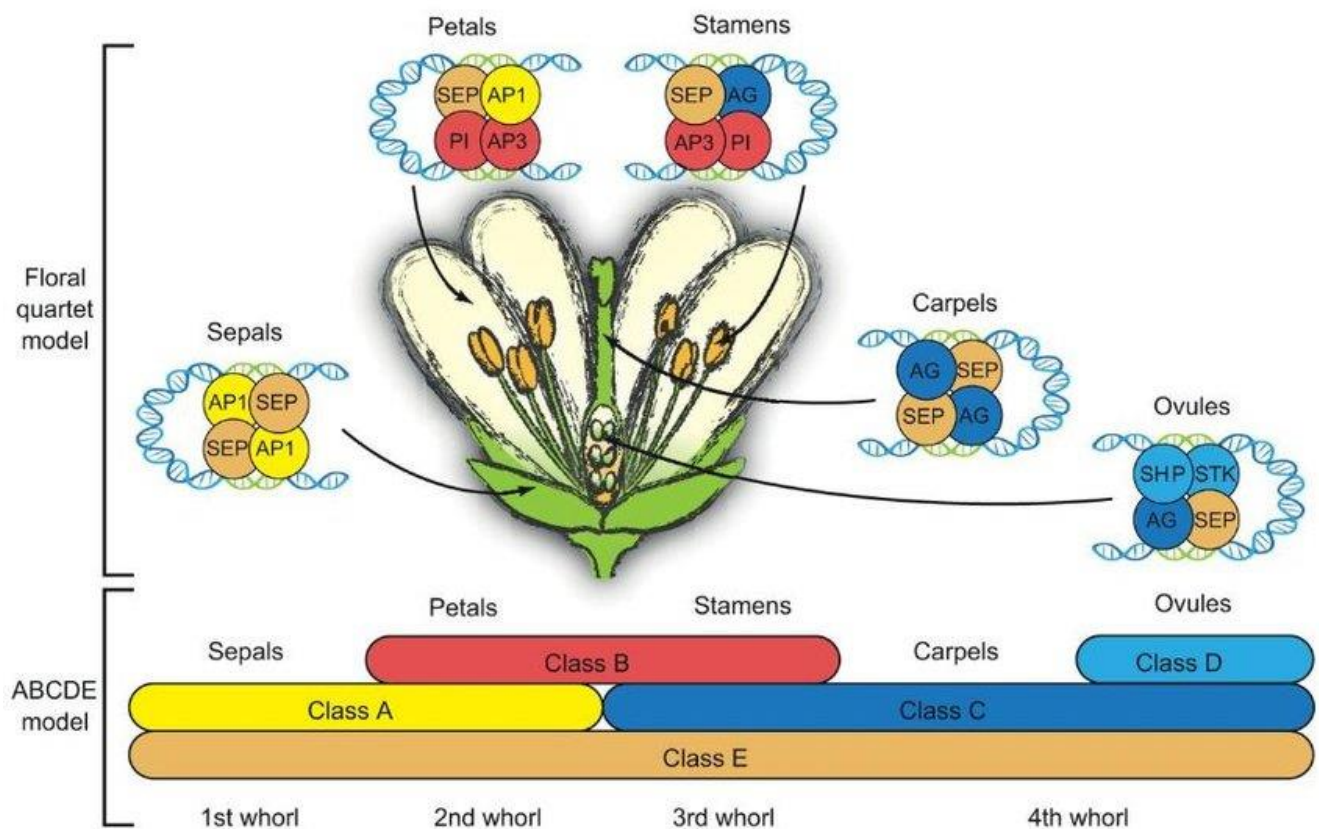




SV-B-3 -LE DEVELOPPEMENT POST-EMBRYONNAIRE DES ANGIOSPERMES : ADAPTATIONS ET PLASTICITE PHENOTYPIQUE

SV-3-2 : DEVELOPPEMENT DE L'APPAREIL REPRODUCTEUR

CAROLE VILBERT
BCPST2
Thuillier - Amiens

Le développement reproductif met en place la fleur par transition du méristème apical caulinaire en méristème reproducteur, inflorescentiel ou floral.	
Le développement floral est notamment contrôlé par des gènes impliqués dans des activations en cascade	- Exploiter des données afin de déterminer le caractère homéotique de certains gènes contrôlant l'identité des organes floraux.
. L'identité des organes floraux est déterminée par la combinaison d'expression de gènes homéotiques (modèle ABCDE	
Précisions et limites : Seul le modèle ABCDE chez <i>Arabidopsis thaliana</i> est présenté. La nomenclature des gènes impliqués n'est pas exigible.	

Introduction _____ 3

I. Le développement reproductif met en place la fleur par transition du méristème apical caulinaire en méristème reproducteur _____ 3

A. Les trois étapes du développement de l'appareil reproducteur _____ 3

1. L'induction florale = acquisition de l'aptitude à fleurir _____ 3
2. La transition florale _____ 4
3. La floraison _____ 4
4. Des étapes irréversibles et contrôlées _____ 4

B. Des étapes qui modifient le méristème _____ 4

1. Observations des modifications _____ 4
2. Les causes cytologiques et biochimiques de ces modifications _____ 5

C. Des étapes sous contrôle génétique _____ 5

1. Identification de quelques gènes impliqués _____ 5
2. Les modèles de régulation → notion de cascades d'inductions _____ 6

II. La construction de la fleur sous contrôle génétique _____ 7

A. Bases du développement de la fleur _____ 7

B. Du modèle ABC au modèle ABCDE _____ 8

1. Etude des mutants homéotiques d'identité des organes floraux _____ 8
2. Naissance du modèle ABC _____ 9
3. Modèle validé par les doubles mutants _____ 11
4. Le modèle du quartet floral (2005) _____ 11

C. La floraison activée par les gènes d'identité floral _____ 12

Conclusion _____ 13

gènes cadastraux, 16

gènes d'identité des méristèmes floraux, 9

Gènes homéotiques, 10

intégrateurs floraux, 9

L'évocation florale, 3

L'induction florale, 3

L'initiation florale, 4

méristème floral, 6

méristème inflorescentiel, 6

photopériode, 3

Transition florale, 3

Source image couverture : Couto, Márci et Amorim, Maria - 2019/01/17
 Characterization of T-DNA insertion lines for FLA1, FLA4 and FLA8 during *Arabidopsis thaliana* sexual reproduction
 Orientador Characterization of T-DNA insertion lines for FLA1, FLA4 and FLA8 during *Arabidopsis thaliana* sexual reproduction
 Acknowledgements

Développement de l'appareil reproducteur

Introduction

Chaque espèce d'Angiospermes fleurit à la saison qui lui ait propice en termes de développement :

Dans les pays tempérés :

Les primevères en février

Le colza au printemps

Le coquelicots en été

Les colchiques en automne

Ainsi, les fleurs accompagnent les saisons car elles sont adaptées à leur environnement, lors de la période la plus favorable à la rencontre avec les insectes si ce sont les agents de leur pollinisation....

Cette adaptation implique que les Angiospermes captent les signaux de leur environnement : durée du jour et température → Cf Chapitre SV-B-3-3

Toute fois la structure de la fleur est fragile et un déclenchement de la floraison suivi d'une période trop froide ou trop sèche serait désastreux pour la poursuite du cycle.

Les mécanismes de la floraison ont été étudiées sur des plantes modèles comme l'arabette des dames ou *Arabidopsis thaliana* dont la vie est caractérisée par deux phases. Une phase végétative durant laquelle sont produites les parties aériennes feuilles et tiges par les méristèmes apicaux (SV-B-3-1). Puis ces méristèmes commencent à produire des fleurs : c'est la transition florale.

I. Le développement reproductif met en place la fleur par transition du méristème apical caulinaire en méristème reproducteur

A. Les trois étapes du développement de l'appareil reproducteur

→ Construire le schéma du cours en allant

1. L'induction florale = acquisition de l'aptitude à fleurir

Sur ce point, les Angiospermes diffèrent de la plupart des métazoaires chez lesquels la maturité sexuelle n'est acquise qu'à un certain âge et est peu influencée par l'environnement.

Toutefois, les plantes présentent une **période dite « juvénile »** pendant laquelle elles ne peuvent se reproduire, même quand les conditions sont favorables. Cette période est plus longue pour les vivaces que pour les annuelles. L'appareil végétatif doit avoir atteint **un stade de développement suffisant**.

ex: tomate (doit avoir formé 13 noeuds), blé (7 feuilles), chêne (50 ans)

Le **ratio entre organes reproducteurs et végétatifs** doit être adapté pour éviter des compétitions vis à vis des substances nutritives (ex : taille des arbres fruitiers)

Deux facteurs clés externes conditionnent cette induction :

La **température** : l'exposition à une période prolongée de froid (vernalisation) est nécessaire alors que pour d'autre elle ne l'est pas (endive, épinard) voire nécessité d'une élévation de température

La durée du jour ou **photopériode** adéquate. Des photorécepteurs (phytochromes) au niveau des feuilles permettent de détecter la durée du jour.

→ Cf SV-B-3-3

Ces signaux externes sont relayés par des signaux internes comme l'accroissement des apports en saccharose, un manque d'eau ou d'azote. Cette étape est généralement **irréversible**.

2. La transition florale

=
= constituée de deux étapes :

Transition florale =

- L'évocation florale ou virage floral :
- L'initiation florale ou organogenèse florale :

3. La floraison

4. Des étapes irréversibles et contrôlées

Une fois la transformation effectuée, il ne peut plus y avoir reformation de méristème végétatif à partir du méristème floral (transformation trop importante avec notamment « épuisement » de la zone centrale responsable de l'auto renouvellement du MAC).

⇒

Les étapes se font toujours dans le même ordre et les pièces florales ont toujours la même position et cette position est spécifique selon l'espèce :

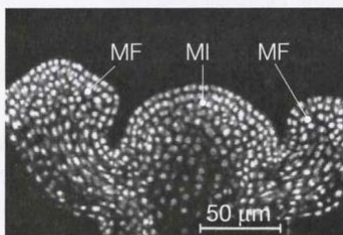
⇒.

B. Des étapes qui modifient le méristème

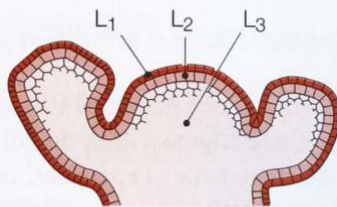
1. Observations des modifications

→ Rappel : Organisation du MAC : ZA, ZP et ZM. **Croissance indéfinie.** Croissance indéterminée de la tige et disposition spécifique des feuilles (phyllotaxie)

→ **Lecture doc, construction schéma**



a.



b.

Document : Organisation des méristèmes inflorescentiel et floral.

a. Coupe longitudinale du méristème inflorescentiel (MI) et de méristèmes floraux (MF) d'Arabidopsis.

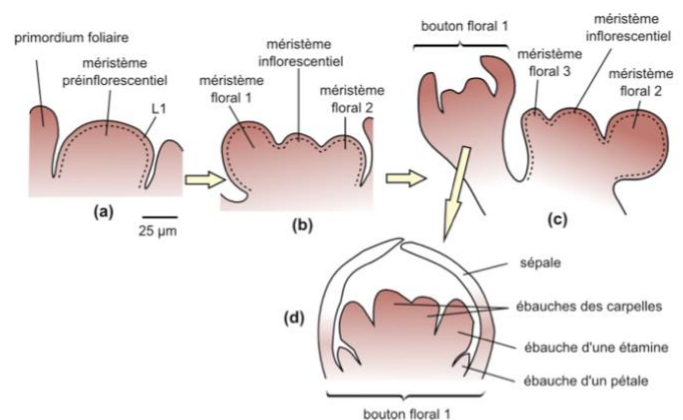
b. Schéma d'interprétation. L1 forme les tissus épidermiques des organes floraux. L2 forme les tissus sous épidermiques des organes floraux et les cellules germinales, en général. L3 forme les tissus internes des organes floraux.

(In Kleiman, La reproduction des Angiospermes, p. 75, éd. Belin sup)

Document : Méristème inflorescentiel chez *Arabidopsis thaliana* (à gauche)

In plant physiology, 4^{ème} Ed

Document : Transformation du MAC d'*Arabidopsis thaliana* (à droite)



La transformation du méristème apical caulinaire lors de la transition de l'état végétatif à l'état reproducteur chez *Arabidopsis* ; coupes longitudinales à divers stades : (a) - méristème préfloral ; (b et c) - méristème inflorescentiel ; (d) détail d'un bouton floral. (le degré de coloration est proportionnel à l'activité mitotique)

A retenir :

Le passage du méristème végétatif au méristème floral s'accompagne :

- de la modification des organes produits (organes floraux à la place des feuilles sauf bractées qui sont des feuilles modifiées) ;
- de la forte réduction des entre-nœuds séparant les organes floraux ;
- de la modification de la phyllotaxie (disposition des organes les uns par rapport aux autres) ;
- du passage d'une croissance indéfinie à une croissance définie et limitée dans le temps. → **Il se forme un apex bombé.**

Lorsque le méristème végétatif reçoit le message de floraison, il se réorganise :

- soit en méristème inflorescentiel qui persiste et donne naissance à des méristèmes floraux à sa périphérie : il y a alors formation d'inflorescences indéfinies. *C'est le cas par exemple pour Arabidopsis, Antirrhinum ou Sinapis* ;
- soit directement en méristème floral : *c'est le cas pour les plantes à fleur unique comme la tulipe et pour les inflorescences définies, où le méristème terminal évolue en fleur.*

2. Les causes cytologiques et biochimiques de ces modifications

- ⇒ **Les divisions cellulaires sont fortement activées dans le méristème**, particulièrement dans l'ancienne zone centrale. Les cellules qui se divisaient présentent un **raccourcissement de leur cycle cellulaire**.
- ⇒ Le métabolisme énergétique est stimulé, sans doute en relation avec l'augmentation du taux de glucides dans le méristème. En effet, **le nombre de mitochondries augmente dans le méristème au cours de l'évocation**.
- ⇒ La **synthèse d'ARN et la synthèse protéique** augmentent de manière importante.

Des mutants de floraison d'Arabidopsis ont permis d'identifier des gènes qui contrôlent le devenir du méristème, c'est-à-dire qui le maintiennent dans un état végétatif ou qui le transforment en méristème inflorescentiel puis/ou floral. On commence ainsi à comprendre comment s'effectue la transition de l'état végétatif vers l'état floral et surtout comment le méristème végétatif acquiert-il et maintient-il cette nouvelle identité ?

c. Des étapes sous contrôle génétique

1. Identification de quelques gènes impliqués

Rq : la présentation réalisée ici est menée sur Arabidopsis thaliana donc n'est pas valable pour tous les Angiospermes mais servira de modèle.

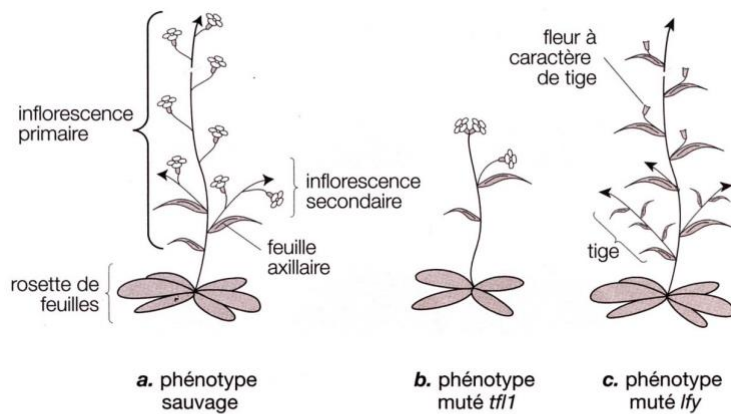


déterminée, produisant 4 verticilles d'organes floraux.

Document : Développement de l'appareil reproducteur de l'arabette des Dames. Chez Arabidopsis, l'induction florale transforme le méristème végétatif apical en **méristème inflorescentiel**. Ce méristème inflorescentiel croît de manière indéterminée et commence par produire 2 à 5 méristèmes inflorescentiels secondaires axillés par une feuille, puis de nombreux méristèmes floraux.

Les méristèmes inflorescentiels et floraux sont disposés selon une **phyllotaxie spiralée**. Chaque méristème inflorescentiel secondaire se développe et produit à son tour des méristèmes floraux selon le même principe, il en résulte une architecture composée d'une inflorescence principale porteuse de 2 à 5 inflorescences latérales. Chaque méristème floral se développe ensuite de manière

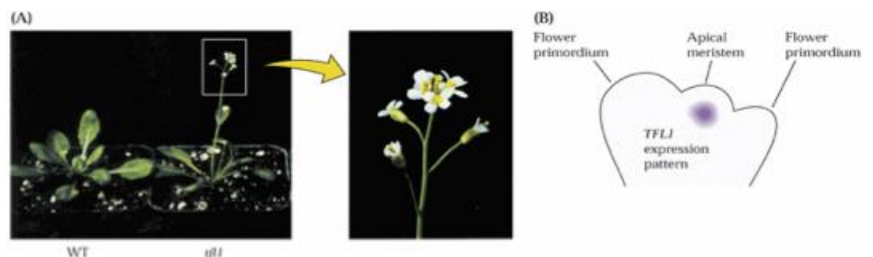
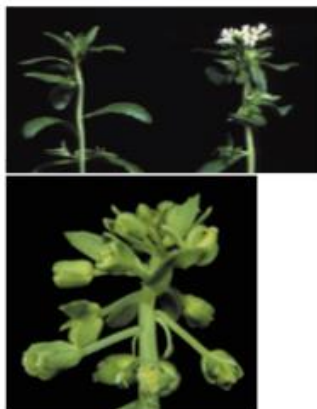
Méristème préinflorescentiel → méristème inflorescentiel → méristème floral (→ fleurs)



Document : Contrôle génétique de l'identité des méristèmes par *TFL1* (*Terminal flower*) et *LFY* (*Leafy*) chez *Arabidopsis*

Contrôle génétique de l'identité des méristèmes par *TFL1* et *LFY* chez *Arabidopsis*.

Les méristèmes à croissance indéterminée sont figurés par des flèches. Les plantes mutées pour *LFY* (*lfy*) produisent à la place des fleurs des tiges caractérisées par des entrenœuds allongés, une phyllotaxie alterne et une croissance indéterminée. Plus haut, les fleurs normales sont remplacées par des fleurs à caractère de tige : elles présentent des organes floraux à phyllotaxie alterne et non verticillée, des entrenœuds plus allongés, une croissance indéterminée. De plus, ces « fleurs » ne portent que des sépales et des carpelles. (D'après Okamura et coll., *The Plant Cell*, 5, 1993, pp. 1183–1193.)

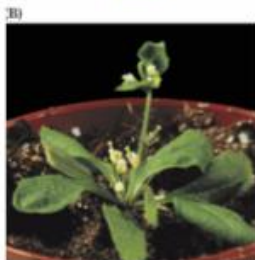


LEAFY (LFY),

mutations de TERMINAL FLOWER 1 (TFL1) => terminaison précoce en fleur

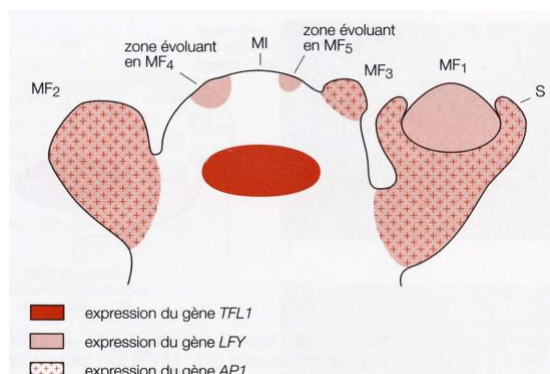
leafy mutant, des tiges qui devraient devenir des fleurs gardent une croissance indéterminée

expression constitutive de LFY: les tiges secondaires sont converties en fleurs et la tige primaire se termine précocement en fleur



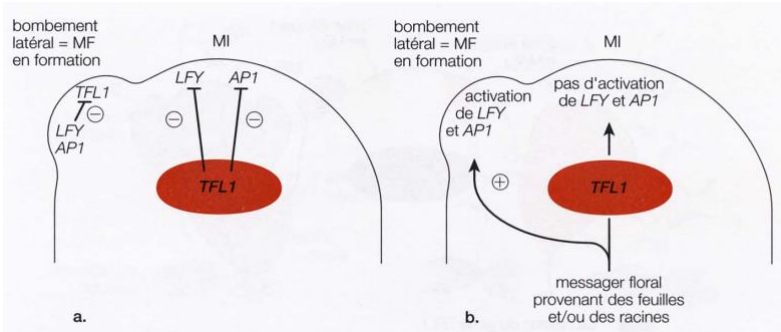
2. Les modèles de régulation → notion de cascades d'inductions

Document : Expression des gènes d'identité du méristème. Le gène *TFL1* s'exprime au centre du méristème inflorescentiel (MI), sous l'apex, les gènes *LFY* et *AP1* s'expriment spécifiquement dans les ébauches de méristème floral (MF) et dans les méristèmes floraux développés.



L'analyse de plusieurs combinaisons de mutations affectant les gènes *TFL1*, *LFY* et *AP1* a révélé que **les produits d'expression des gènes *LFY* et *AP1* inhibent l'expression du gène *TFL1* dans le méristème floral, maintenant ainsi l'identité du méristème floral.**

Réciproquement, **les produits du gène *TFL1* répriment l'activité des produits des gènes *AP1* et *LFY* dans le méristème inflorescentiel, maintenant ainsi l'identité du méristème inflorescentiel.**

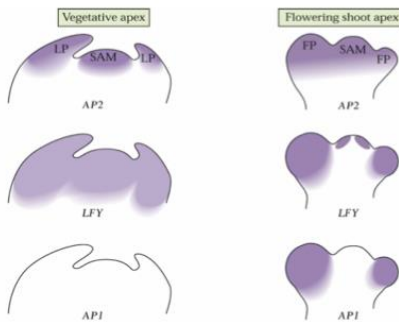


Document : Modèles du contrôle génétique de l'identité des méristèmes.

- TFL1* inhibe l'expression de *LFY* et *AP1* dans le méristème inflorescentiel (MI). *LFY* et *AP1* inhibent l'expression de *TFL1* dans le **méristème floral (MF)**.
- Le messenger interne de floraison active l'expression de *LFY* et *AP1* dans le méristème floral. L'action de ce messenger sur *LFY* et *AP1* est bloquée par *TFL1* dans le **méristème inflorescentiel**.

APETALA 1 et 2: mutations augmentent le phénotype *lfy*

CAULIFLOWER: mutants *cal ap1* surproduisent des méristèmes floraux, inflorescence de type chou-fleur



LEAFY est exprimé ds méristème végétatif => rôle d'intégration des signaux de floraison ?

profils d'expression recouvrants: augmentation mutuelle d'activité -> probablement facteurs de transcription (sauf *TFL1*)

Document : Autres gènes impliqués (pour info)

LFY, est un intégrateur floral c'est-à-dire

II. La construction de la fleur sous contrôle génétique

Nous venons de voir que les gènes *FMI* sont responsables des étapes précoces du développement du méristème floral. Nous allons désormais voir comment se déroule le processus de floraison conduisant à l'élaboration de la fleur, processus qui met en jeu **les gènes d'identité des organes floraux**.

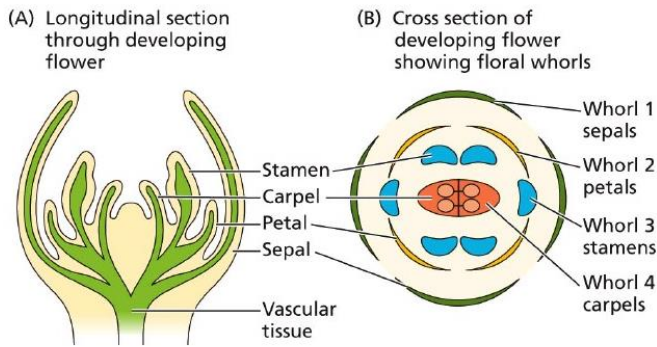
A. Bases du développement de la fleur

Malgré la grande diversité de formes et de couleurs relevées chez les fleurs, toutes présentent une même organisation de base, à savoir quatre organes distincts : Cf SV A-2

Les sépales et les pétales constituant le *périanthe*;

Les étamines et les carpelles constituant les *organes reproducteurs* respectivement *mâle* et *femelle*.

Dans le cas d'*A. thaliana*, ces organes sont organisés en couronnes concentriques



Document : Représentation schématique d'une coupe longitudinale d'une fleur en développement
 Représentation schématique des 4 cercles des futures pièces florales de cette même fleur.

B. Du modèle ABC au modèle ABCDE

L'identité des organes floraux est déterminée génétiquement par l'expression combinée **des gènes d'identité des organes floraux**.

Ce sont les **profils d'expression chevauchants de ces gènes** qui constituent les bases du modèle ABC.

C'est en s'appuyant sur l'analyse phénotypique de **mutants homéotiques** d'identité des organes floraux (Gènes homéotiques qui déterminent une identité de position)

Les gènes homéotiques sont responsables de la mise en place des organes aux bons endroits, conformément au plan d'organisation de l'organisme.

Les gènes homéotiques se caractérisent par une séquence nucléotidique commune à tous les gènes homéotiques : l'homéoboîte. Le gène homéotique code pour une protéine appelée homéoprotéine.

L'homéoprotéine est un facteur de transcription codé par un gène homéotique. Elle possède une séquence en acides aminés commune à toutes les homéoprotéines : l'homéodomaine.

L'homéodomaine est une séquence de 60 acides aminés dont la conformation tridimensionnelle reconnaît spécifiquement des régions régulatrices de certains gènes.

L'homéoboîte est une séquence de 180 paires de base nucléotidiques qui code pour l'homéodomaine. La plupart des gènes homéotiques possèdent la boîte **MADS**.

La structure protéique tridimensionnelle de l'homéodomaine s'organise en trois hélices a qui forment le motif hélice-boucle-hélice (ou **HLH** pour Helix-Loop-Helix)

Le motif HLH constitue le domaine d'interaction avec la molécule d'ADN. C'est cette partie de la molécule qui s'insère dans le sillon de la double hélice de l'ADN et contribue à ouvrir celle-ci pour permettre la transcription.

L'homéodomaine est très conservé au cours de l'évolution et commun à toute les homéoprotéines. Son degré de conservation est de **l'ordre de 90%**.

Un gène homéotique produit une protéine à **homéodomaine**, motif très conservé qui lui permet de se fixer sur des sites précis de l'ADN et de contrôler l'expression d'autres gènes responsables du plan d'organisation de l'être vivant.

1. Etude des mutants homéotiques d'identité des organes floraux



Sauvage
WT

Pas de pétales
Sépales transformés en carpelle
Apetala 2

→ Fleur sauvage :
 → Fleur Apetala2 :
 Cette mutation est dite de

Elle est due à



Sauvage
WT

pistillata

Pétale transformé en sépale
Étamine transformée en carpelle

→ Fleur Pistillata ou pistillata :
Cette mutation est dite de
Due à



Sauvage
WT



agamous

Étamines transformées en sépale
Carpelle transformée en pétale

→ Fleur Agamous :
Cette mutation est dite de

Due à



Sauvage
WT

Apetala 2

pistillata

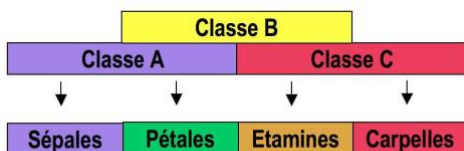
agamous

Dans les trois cas →

→
→
→

3 type de transformations homéotiques (organe transformé en un autre)

On remarque que la mutation affecte dans tous les cas l'identité des organes disposés sur deux verticilles adjacents et chaque classe de mutation est causée par l'absence d'une seule activité génétique (A, B ou C).



2. Naissance du modèle ABC

Les jeux de couleurs utilisés pour représenter les différentes activités sont conservés entre la représentation du modèle et la photographie d'une fleur d'*A. thaliana* colorée.

Ce modèle repose sur trois hypothèses :

1. L'identité des organes disposés sur les quatre verticilles est définie par la combinaison des trois activités génétiques A, B et C :

Les tissus exprimant l'activité A seulement forment des

Les tissus exprimant une combinaison des activités A et B forment des

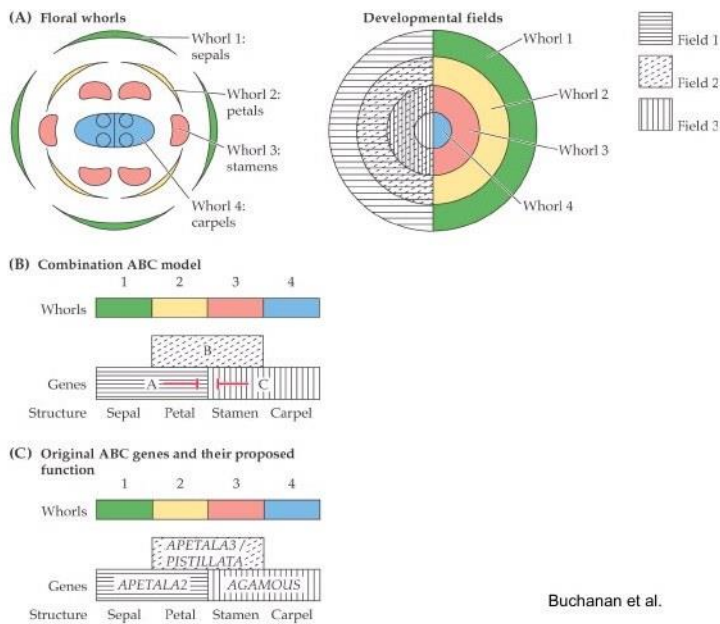
Les tissus exprimant une combinaison des activités B et C forment des

Les tissus exprimant l'activité C seulement forment des

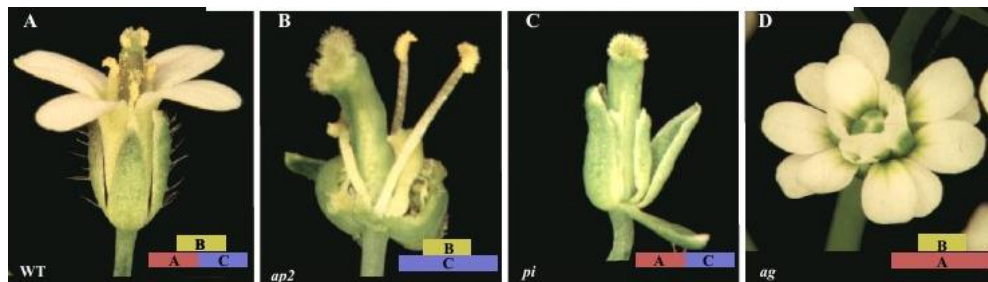
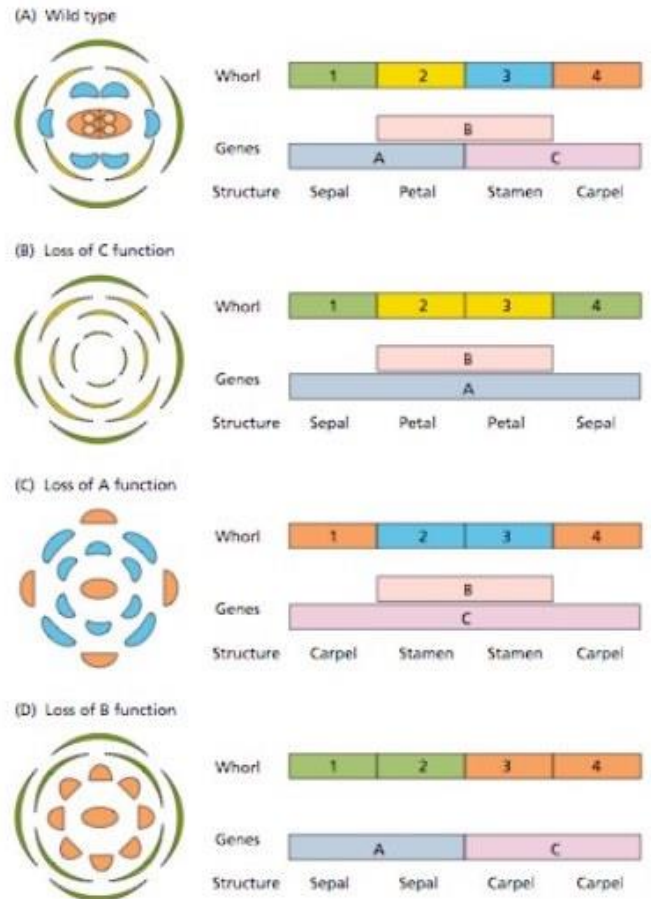
2. Dans les fleurs normales,
 l'activité A s'exprime dans les verticilles adjacents
 l'activité B s'exprime dans les verticilles adjacents
 l'activité C s'exprime dans les verticilles adjacents

3.
 L'activité A réprime l'activité C dans les verticilles
 L'activité C réprime l'activité A dans les verticilles
 Ainsi, quand l'activité A est absente (gène AP2 muté), l'activité C s'exprime de façon
 De même quand l'activité C est absente (gène AG muté), l'activité A s'exprime de manière

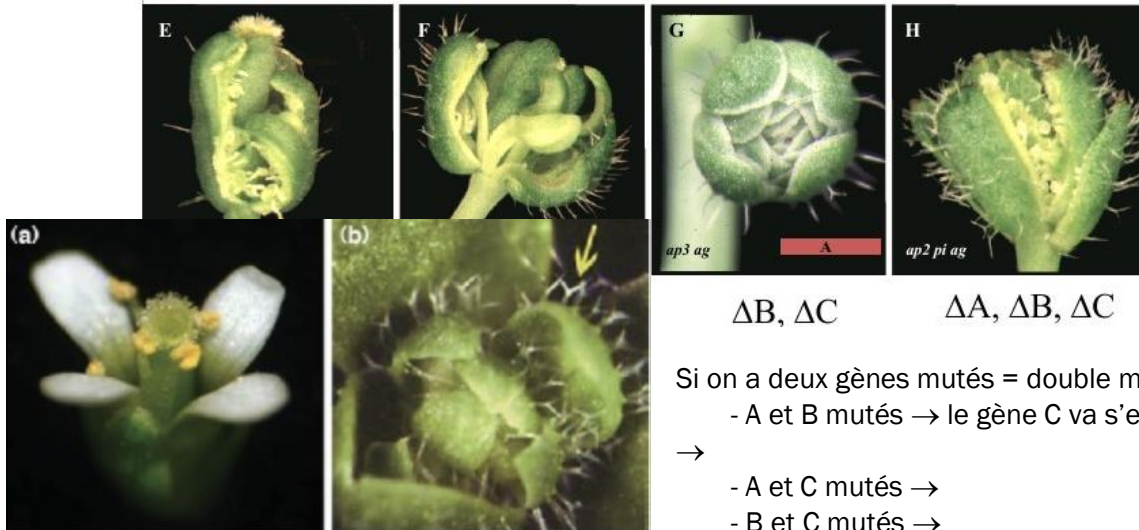
Modèle ABC



Buchanan et al.



3. Modèle validé par les doubles mutants



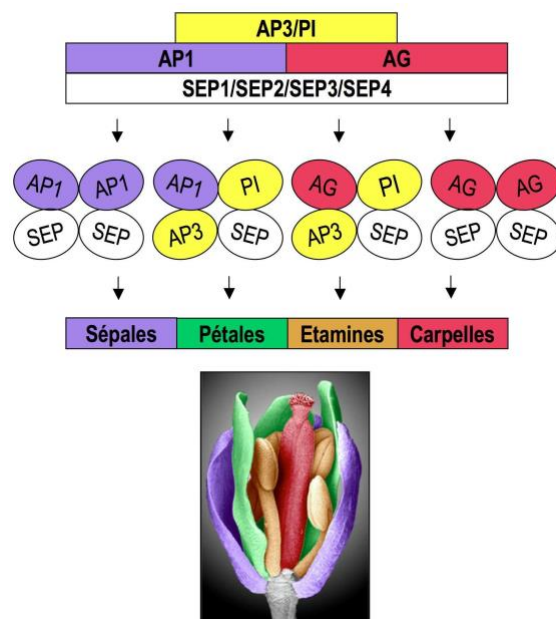
Si on a les trois gènes mutés = triples mutants :
- on a des feuilles partout :

4. Le modèle du quartet floral (2005)

Les données génétiques ont rapidement conduit à l'hypothèse d'une **action en dimères** en accord avec la capacité des protéines à **boîte MADS à se dimériser**.

On a alors découvert 4 gènes à boîtes MADS aux rôles redondants *SEPALLATA 1 à 4* (*SEP 1 à 4*) venant compléter le modèle ABC.

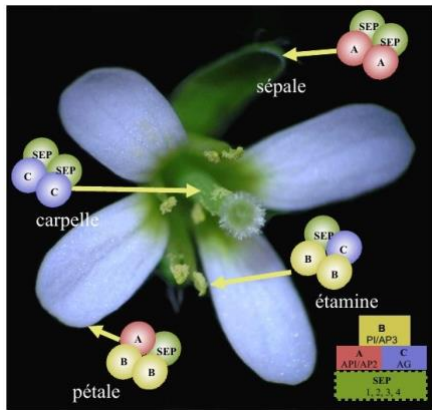
Document : Si chaque simple mutant *sep* indépendant ne présente aucun phénotype, le quadruple mutant *sep1sep2sep3sep4* n'est plus capable de produire d'organes floraux : la fleur est transformée en structure indéterminée portant des feuilles.



Document : Modèle du quartet floral (même chose que modèle ABC pour le respect des couleurs)

Avec la découverte de cette activité E s'est imposé un nouveau concept : le développement de la fleur résulterait de la formation de larges complexes de facteurs de transcription à l'origine de l'activation de gènes cibles.

AP1/SEP →
AP1/AP3/PI/SEP →
AP3/PI/AG/SEP →
AG/SEP →



Document : représentation du modèle ABCE(Sep) et correspondance au niveau de la fleur d'*A. Thaliana*

Rq : Même si ce modèle du quartet floral est désormais admis par la communauté scientifique, mentionnons que les tétramères n'ont jamais été observés jusqu'ici *in planta*.

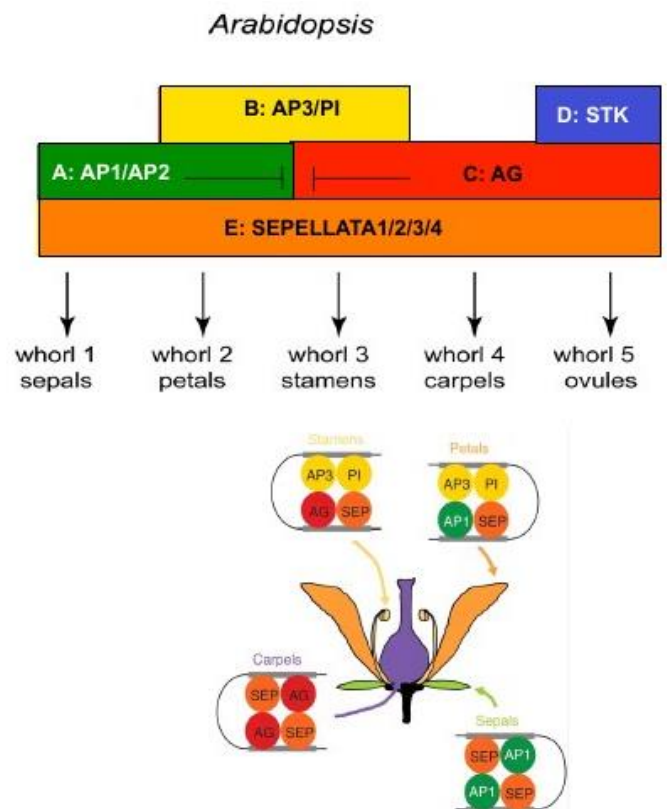
Document : Interprétation moléculaire du modèle ABCDE. Le gène *D* intervient avec *C* et *E* pour les ovules.

Les tétramères, des facteurs de transcription, déterminent à la fois la **position** et la **formation des organes floraux** en se fixant sur séquences régulatrices de l'ADN.

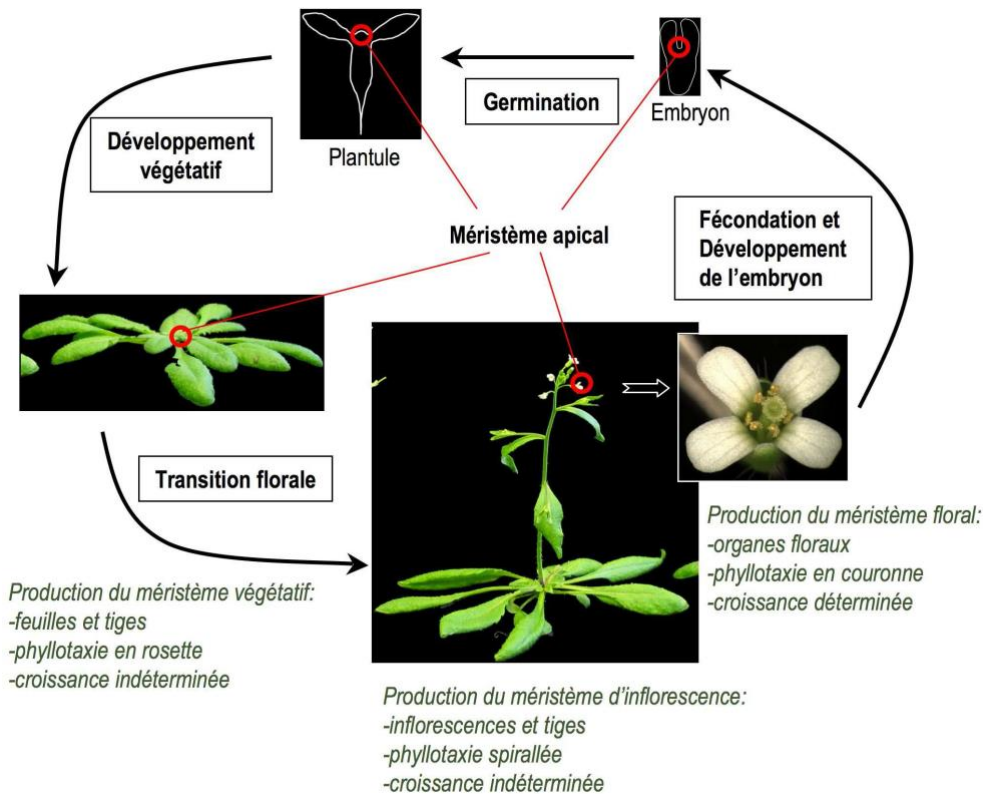
c. La floraison activée par les gènes d'identité floral

Cas 1 : mutant LFY, si on a des fleurs →

Cas 2 : Double mutant : LFY et AP1 →



Conclusion



Au cours de son développement, la plante se retrouve confrontée à deux étapes critiques : quand doit-elle germer ; et quand doit-elle fleurir ? Dans les deux situations des mécanismes génétiques sont mis en jeu.

Le développement des fleurs est le résultat d'un processus qui peut être divisé en trois phases successives : la transition florale, la mise en place des méristèmes floraux et enfin le développement des organes floraux

L'initiation de la floraison fait intervenir des facteurs environnementaux et des **messagers internes**, circulant entre le lieu de réception d'un signal de floraison et le lieu de réponse, le méristème

végétatif. Quels sont les mécanismes mis en jeu ? comment la plante, organisme fixé, s'adapte aux conditions changeantes du milieu ...