

la chromatine et, par là, l'expression des gènes (voir l'encadré page 68).

En effet, les histones peuvent être chimiquement modifiées par des groupes méthyle, phosphate ou acétyle, qui constituent des milliers de « balises » placées à des endroits précis du génome. Ces marqueurs indiquent les sites de l'ADN, où la chromatine est plus ou moins lâche et où les gènes sont plus ou moins accessibles aux facteurs responsables de leur transcription, prélude à la synthèse des protéines correspondantes.

Ainsi, VIN3 se lie à la chromatine au niveau du gène *FLC*. Là, elle interagit avec un complexe enzymatique qui catalyse l'élimination de groupes acétyle et l'ajout de groupes méthyle sur certaines histones. Cela bloque transitoirement l'expression du gène *FLC*. Quant aux facteurs VRN (des enzymes), ils prolongent l'action de VIN3. Ils stabilisent la conformation localement fermée de la chromatine, de sorte que le blocage de l'expression du gène *FLC*, amorcé par l'action de VIN3, se prolonge.

C'est dans ce mécanisme épigénétique que se trouve l'explication de la mémoire de l'hiver. En effet, lorsque la cellule se divise, les « balises » sont remises en place sur les mêmes sites chromosomiques dans les cellules filles. Ainsi de division en division, le gène *FLC* reste inactif, y compris dans les cellules du méristème nées au printemps et qui n'ont jamais connu l'hiver. Lors des divisions nécessaires à la formation des cellules sexuelles (cellules mâles du grain de pollen et ovules), les balises chimiques présentes sur la chromatine sont retirées par d'autres enzymes, de sorte que les plantes de la génération suivante ont, à leur tour, besoin d'une vernalisation.

Sur la piste du florigène

Nous avons examiné comment la sortie de l'hiver coïncide avec la suppression de l'inhibition de la floraison. Cependant, même vernalisées, la plupart des plantes ne sont pas prêtes à s'épanouir : la floraison n'aura lieu que si la durée du jour est adéquate. C'est ce qu'ont mis en évidence dans les années 1920 les botanistes américains Wightman Garner et Harry Allard. Les plantes qui ont besoin de jours longs (par exemple 14 heures de lumière par 24 heures) se reproduisent au printemps (moutarde, campanules, betterave, radis,

épinard, blé de printemps) ; d'autres ne produisent des fleurs que lorsque les jours décroissent (chrysanthèmes, riz, soja, chénopode rouge, azalées). Parmi ces dernières, des espèces, dites de jour court obligatoire, ne fleurissent jamais que si les nuits ont plus de huit heures et pour certaines, telle l'ipomée nil (*Pharbitis nil*) une plante volubile originaire d'Afrique, une seule longue nuit suffit à provoquer la floraison. D'autres espèces sont indifférentes à la photopériode : tomate, tournesol, concombre, haricot, maïs, etc.

En étudiant des plantes au comportement obligatoire, une propriété aussi essentielle que mystérieuse est apparue : contrairement au froid, la photopériode est perçue non pas par le méristème apical, mais par les feuilles. On peut provoquer la floraison d'une plante de jour court en exposant une seule de ses feuilles à une longue nuit (en l'enveloppant pour cacher

L'AUTEUR



François PARCY est directeur de recherche au CNRS et professeur à l'École polytechnique, à Palaiseau. Il dirige l'équipe Étude des régulateurs floraux au Laboratoire de physiologie cellulaire végétale (UMR CNRS 5168-CEA-INRA 1200, Université Joseph Fourier), à Grenoble.

BESOINS CROISSANTS DE VERNALISATION	Plantes de jours courts et vernalisation indispensable :	Plantes indifférentes à la photopériode et vernalisation indispensable :	Plantes de jours longs et vernalisation indispensable :
	- Primevères - Gentianes - Fraisiers - Hellébore	- Carotte - Haricot - Œillets	- Beaucoup de plantes bisannuelles et vivaces - Giroflée - Olivier
	Plantes de jours courts et vernalisation préférentielle :	Plantes indifférentes à la photopériode et vernalisation préférentielle :	Plantes de jours longs et vernalisation préférentielle :
	- Chrysanthèmes - Ipomée nil	- Cyclamen - Blé d'hiver	- Pomme de terre - Orge d'hiver
	Plantes de jours courts et besoin nul de vernalisation :	Plantes indifférentes à la photopériode et à la vernalisation :	Plantes de jours longs et besoin nul de vernalisation :
	- Tabac - Dahlia	- Tomates - Muflier, pélargonium	- Céréales de printemps
	BESOINS EN LUMIÈRE		

la lumière). La feuille produit donc un signal qui se propage dans la plante jusqu'au méristème.

Des expériences de greffe ont mis en évidence que ce signal peut se transmettre d'une plante à l'autre et même d'une espèce à l'autre. En 1937, le Russe Mikhail Chailakhyan nomma ce signal universel du nom de florigène. Dès lors, les scientifiques du monde entier n'ont eu de cesse de l'identifier. Ces recherches ont abouti en 2007.

Pour les comprendre, revenons sur la notion de perception de la photopériode. Comment la feuille détecte-t-elle les variations de la durée du jour ? Ce n'est pas la quantité de lumière qui importe. En effet,

Les plantes à fleurs n'ont pas les mêmes besoins d'exposition au froid (vernalisation) et à la lumière (photopériode). On trouve de multiples combinaisons entre ces facteurs, depuis les plantes pour lesquelles le froid et la lumière sont indispensables, jusqu'aux plantes qui ne nécessitent ni l'un ni l'autre.

un court flash de lumière à un moment particulier d'une longue nuit, qui ne représente qu'un faible apport énergétique, suffit pour changer le comportement de la plante : par exemple, il empêche la floraison chez une plante de jour court.

Une fois de plus, c'est avec l'arabette des Dames et la méthode génétique que l'on a percé le mystère. *Arabidopsis* n'est pourtant pas un modèle idéal. C'est une plante de jours longs facultative ; elle fleurit plus vite quand les jours sont longs (par exemple 16 heures de lumière) : en environ quatre semaines au lieu de huit ; mais elle n'a pas un besoin absolu de jours longs (elle peut fleurir quand les jours sont courts). Or certains mutants d'arabette, dont le mutant *constans* (CO), ne perçoivent pas la photopériode et fleurissent avec retard, même si les jours sont longs. Le gène *constans*, altéré chez le mutant CO, a été identifié, ce qui a permis d'analyser la répartition dans l'espace et dans le temps de la quantité d'ARN messager et de la protéine correspondants.

L'ARN et la protéine CO sont présents dans les cellules de la feuille. Puisque les mutants *constans* fleurissent tardivement, on peut en déduire que la

protéine CO stimule la floraison. Effectivement, des plantes où l'on provoque par génie génétique une forte synthèse de cette molécule fleurissent très vite. L'équipe de George Coupland, de l'Institut Max Planck de Cologne, s'est donc penchée sur son mode d'action. Elle a découvert deux propriétés inattendues. Tout d'abord, la quantité de l'ARN messager codant la protéine CO suit un rythme circadien : elle est élevée la nuit, baisse le matin et remonte en fin d'après-midi. Ces oscillations sont quasiment les mêmes que les jours soient courts ou longs. Elles se poursuivent pendant quelques jours même dans l'obscurité totale : elles ne dépendent donc pas de la lumière, mais de l'horloge interne de la plante.

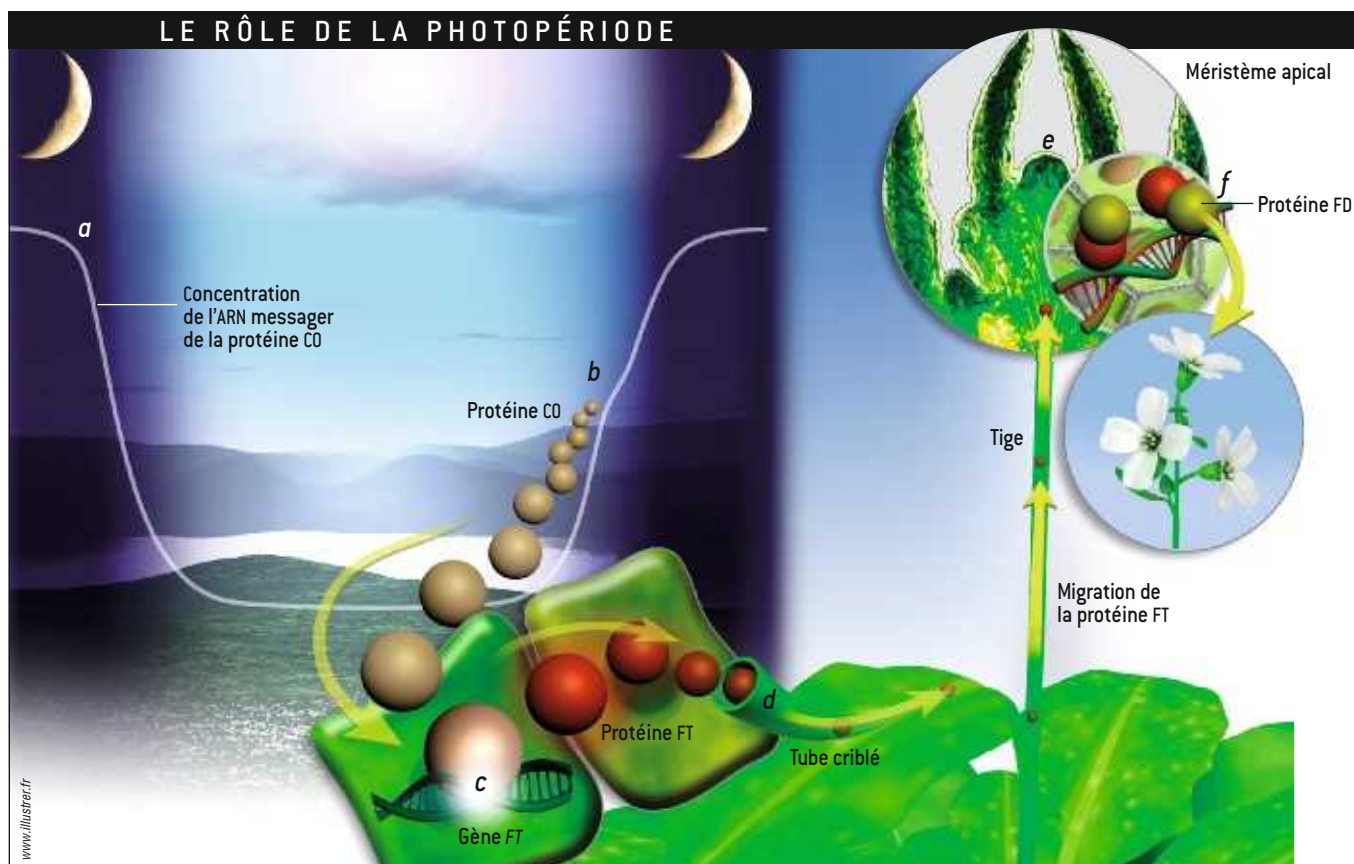
L'origine de la floraison : la feuille

À cette variation de concentration d'ARN messagers de CO, se superpose une régulation de la protéine CO elle-même par la lumière. En effet, alors que certaines protéines restent stables durant des heures, voire des jours dans les cellules, d'autres sont dégradées (découpées puis recyclées)

en quelques secondes par un complexe enzymatique, le protéasome. Or G. Coupland et ses collègues ont découvert que la protéine CO est stabilisée par la lumière et dégradée dans l'obscurité.

Ainsi, durant les périodes de jours courts, la production de l'ARN messager de CO ne coïncide jamais avec la présence de lumière, ce qui empêche l'accumulation de la protéine, et la floraison. Au contraire, quand les jours s'allongent, il existe un moment, en fin d'après-midi, où la quantité d'ARN messagers est suffisante et où la protéine CO produite est stabilisée par la lumière. Elle peut alors s'accumuler et activer la floraison (voir l'encadré ci-dessous).

C'est donc la coïncidence entre la synthèse de l'ARN messager de la protéine CO et la stabilité de cette dernière qui explique l'effet de la photopériode sur la floraison. La protéine CO était-elle le florigène recherché ? Migrerait-elle jusqu'à la pointe de la tige ? Non. En effet, une autre protéine, FT (*Flowering locus T*), était aussi un florigène potentiel. Elle avait été identifiée en 1999 conjointement par l'équipe de Detlef Weigel, à l'Institut Salk de San Diego, et celle de Takashi Araki, de l'Université de Kyoto, en tant que stimulateur de la



✓ BIBLIOGRAPHIE

F. Parcy, **La floraison**, *Biologie végétale : croissance et développement*, sous la direction de J.F. Morot-Gaudry et R. Prat, vol. 2, chap. 6, pp. 157-181, Dunod, 2009.

S.D. Michaels, **Flowering time regulation produces much fruit**, *Curr. Opin. Plant Biol.*, vol. 12, pp. 75-80, 2009.

A. Giakountis et G. Coupland, **Phloem transport of flowering signals**, *Curr. Opin. Plant Biol.*, vol. 11, pp. 687-694, 2008.

J.A.D. Zeevaart, **Leaf-produced floral signals**, *Curr. Opin. Plant Biol.*, vol. 11, pp. 541-547, 2008.

Y. Kobayashi et D. Weigel, **Move on up, it's time for change**, *Genes & Dev.*, vol. 21, pp. 2371-2384, 2007. <http://genesdev.cshlp.org/content/21/19/2371.full>

✓ SITES WEB

L. Taiz et E. Zeiger, *A Companion to Plant Physiology* <http://4e.plantphys.net/index.php>

La durée du jour influe sur la floraison. Diverses protéines sont impliquées, dont les principales sont la protéine Constans (CO, en marron), la protéine FT (en rouge) et la protéine FD (en vert). La quantité de l'ARN messager de la protéine CO dans les cellules des feuilles évolue en fonction du rythme circadien : l'ARN est synthétisé durant la nuit et en fin d'après-midi, mais pas dans le reste de la journée (courbe a). Plus il y a d'ARN messager, plus la protéine correspondante, CO, est synthétisée. Toutefois, cette protéine est stable à la lumière, alors qu'elle est dégradée dans l'obscurité. En fin d'après-midi (b), la quantité de protéines CO stables devient suffisante pour activer le gène FT, qui code la protéine FT (c). Celle-ci passe alors, par de petits canaux présents dans les parois cellulaires, dans les tubes criblés du phloème (d), qui véhiculent la sève. Elle est alors transportée dans la tige jusqu'aux cellules du méristème apical (e). Là, elle se lie à une autre protéine, nommée FD (f). Ensemble, ces deux protéines activent une série de gènes codant des protéines qui construisent le bouton floral, d'où sortira la fleur.

floraison. Une plante qui en est privée fleurit tardivement. Si au contraire, on lui fait produire par transgénèse une grande quantité de cette protéine, elle fleurit quasi instantanément après la germination en ne produisant qu'une ou deux feuilles ! La protéine FT est un puissant inducteur de la floraison.

D'autres recherches ont montré que la protéine CO stimule la synthèse de la protéine FT dans la feuille, en provoquant la transcription du gène correspondant. La grande différence entre les deux molécules, c'est que la première ne provoque la floraison que si elle est produite dans la feuille. Même si l'on force sa synthèse dans la pointe de la tige, la plante ne fleurit pas. Au contraire, la seconde, FT, déclenche la floraison lorsqu'on active son expression dans la feuille aussi bien que dans le méristème apical de la tige.

Le florigène : un rôle universel ?

Des deux molécules, la protéine FT semblait donc la meilleure candidate au titre de florigène. Restait à identifier la nature de la substance qui voyage dans la sève : est-ce l'ARN messager codant FT, la protéine elle-même, ou une autre molécule ?

Des chercheurs avaient observé, en couplant la protéine FT à une protéine fluorescente, qu'elle se déplace dans la sève. En 2007, l'équipe de Markus Schmid, de l'Institut Max Planck de Tübingen, montre que si l'on inhibe cette migration en attachant la protéine FT à une grosse protéine, on l'empêche d'agir depuis la feuille, mais pas depuis le méristème. Et dès que l'on fournit à la plante une enzyme qui détache FT de cette grosse protéine, elle agit de nouveau depuis la feuille. C'était la preuve que le florigène est bien la protéine FT.

On a ensuite décrypté son mode d'action : une fois arrivée dans la pointe de la tige, elle s'associe à un facteur de transcription (nommé FD, *flowering locus D*) et déclenche ainsi l'expression de la cascade des gènes et des protéines qui vont bâtir le bouton floral d'où surgira la fleur.

D'après les recherches menées jusqu'à présent, le rôle de la protéine FT semble universel chez les plantes à fleurs : par exemple, celle du tabac fait fleurir la tomate, celle de l'arabette fait fleurir le peuplier. Ses effets sur la floraison du peuplier sont doublement spectaculaires.

Un arbre a normalement une phase juvénile, qui dure 10 à 15 ans : bien que les conditions soient favorables chaque année au printemps, il croît sans jamais fleurir. Après cette phase sans fleurs, la floraison se produit chaque année. Or si l'on augmente par transgénèse la quantité de protéine FT dans des plantules de peupliers, la floraison se produit au bout de quatre à cinq semaines ! C'est ce qu'a montré en 2006 le groupe d'Ove Nilsson, de l'Université d'Umea, en Suède. De quoi accélérer l'étude de l'amélioration des arbres par croisements entre variétés, peu avancée en raison du temps très long qui sépare deux générations. Qui plus est, il n'est pas nécessaire d'avoir recours à la transgénèse : pour provoquer la floraison, il devrait suffire de greffer une branche qui produit de grandes quantités de protéine FT, si l'on extrapole les résultats obtenus avec l'arabette des Dames et la tomate.

La deuxième surprise est venue quand des arbres transgéniques synthétisant beaucoup de protéine FT ont été cultivés en jours courts. Dans ces conditions, un arbre normal se comporte comme à l'automne : il perd ses feuilles et arrête de grandir, et des écailles protectrices se forment autour des bourgeons. Or les arbres transgéniques surproduisant FT ont continué à pousser, insensibles au changement de la photopériode. Cette expérience montre que la diminution de la quantité de florigène joue un rôle à l'automne quand les bourgeons entrent en dormance.

Pourtant, le florigène n'a pas encore livré tous ses secrets. Des études indiquent que le saccharose ou certaines hormones végétales sont d'autres facteurs mobiles capables de déclencher la floraison. Ils jouent sans doute un rôle complémentaire de celui de la protéine FT. Quoi qu'il en soit, les découvertes récentes sur la biologie de la floraison sont ainsi allées au-delà des espérances. Leurs applications potentielles sont nombreuses. Par exemple, en maîtrisant la floraison, on pourrait étendre les territoires de culture pour faire face à la demande grandissante. Il faudrait pour cela que les mécanismes découverts chez les plantes modèles soient généralisables aux différentes espèces cultivées. Les premières études semblent montrer que c'est effectivement le cas, l'évolution étant souvent plus prompte à ajuster des mécanismes existants qu'à en inventer de nouveaux. ■

Vivre dans des milieux



Ron Gilg/Peter Arnold, Inc.