



F. Parcy

BOUTONS FLORAUX d'arabette des Dames observés au microscope électronique à balayage. Le méristème apical d'où proviennent les fleurs est au centre. Chaque petite « boule » est un bourgeon floral.

LE MODÈLE ARABETTE

L'arabette des Dames, *Arabidopsis thaliana*, est une petite mauve herbacée de la famille du colza ou de la moutarde (brassicacées). Son génome (séquencé en 2001) est court, tout comme son cycle de vie (environ six semaines), si bien qu'elle est aujourd'hui la plus utilisée des plantes pour les recherches sur les végétaux ; en outre, elle produit des milliers de graines. Les biologistes manipulent facilement son génome. Connaissant les perturbations provoquées par les mutations, ils identifient les gènes mutés et en déduisent leur fonction normale. Par exemple, ils isolent des mutants dont la floraison est précoce ou, au contraire, tardive, ou qui sont insensibles à la durée du jour ou au froid hivernal.



BELLINI Catherine, INRA

l'hiver. Durant les mois s'écoulant entre le moment où la plante est exposée au froid et celui où elle fleurit, les cellules souches du méristème apical effectuent de multiples divisions. Les cellules qui produisent les fleurs ne sont donc pas celles qui ont connu le froid, mais les descendantes de leurs descendantes. En apparence, les tissus se souviennent de l'exposition au froid que la plante a subie dans le passé. Comment une plante peut-elle avoir de la mémoire ? C'est ce que des découvertes récentes ont révélé.

Les scientifiques ont exploité le fait qu'il existe des arabettes ayant besoin de vernalisation (celles du Nord de l'Europe) et d'autres qui fleurissent sans ce traitement (aux îles du Cap-Vert par exemple). En étudiant les différences entre ces souches, le groupe de Richard Amasino, de l'Université du Wisconsin, a mis en évidence le rôle du gène *FLC* (*Flowering Locus C*, Locus de floraison C). La protéine FLC se lie à l'ADN et bloque la transcription des gènes nécessaires à la floraison. En revanche, le froid fait baisser la quantité de FLC dans les cellules. Ainsi, le froid, en inhibant l'inhibiteur FLC, stimule la floraison.

À l'automne, lorsque la plante n'a pas encore été exposée aux températures hivernales, la quantité de la protéine FLC est importante, ce qui empêche la transition florale. Puis, au cours de l'hiver, les basses températures font décroître sa concentration, jusqu'au moment où la floraison est possible, c'est-à-dire au printemps. L'étude de dizaines de souches d'arabette venant de multiples régions du globe montre que le besoin en vernalisation est toujours lié à l'abondance ou à l'activité de la protéine FLC : les arabettes qui fleurissent sans exposition au froid en produisent peu de façon permanente, ou synthétisent une protéine FLC inactive à cause de mutations présentes soit dans le gène *FLC* lui-même, soit dans un gène activateur de ce dernier, nommé *FRIGIDA*.

Des mutants amnésiques

À ce stade, on peut se demander comment le froid peut jouer sur la quantité d'une protéine. La question a été étudiée sur des mutants d'arabette qui ne fleurissent pas, même si on les soumet au froid : insensibles à la vernalisation, ils continuent à produire des feuilles alors que les plantes non mutantes ont déjà fleuri. Les équipes

de Caroline Dean, à Norwich, au Royaume-Uni, et de Richard Amasino ont découvert que les mutants insensibles se rangent dans deux classes. Dans la première, les basses températures ne font pas baisser la quantité de la protéine FLC ; dans la seconde, elles réduisent bien la quantité de protéine produite, mais de façon transitoire : la protéine reste peu abondante tant que le froid est présent, puis sa concentration croît avec la température. Ces mutants sont en quelque sorte « amnésiques » : ils oublient qu'ils ont eu froid dès qu'il refait chaud.

Les chercheurs ont identifié les défauts moléculaires des deux types de mutants. Chez les mutants de la première classe, un facteur nommé VIN3 (*Vernalization Insensitive 3*) est en cause. Normalement, VIN3 agit en empêchant l'expression du gène *FLC*, autrement dit la synthèse de la protéine FLC. Or ce facteur présente la particularité d'être synthétisé sous l'effet du froid, ce qui provoque la baisse de la quantité de FLC et, par suite, la floraison. Mais cela se produit seulement si l'exposition au froid est assez longue, soit plusieurs semaines, un temps nécessaire pour que le facteur VIN3 s'accumule. Ce mécanisme évite à la plante de fleurir « hors saison », par exemple en septembre après seulement une semaine de froid inhabituel.

Ainsi, le froid n'agit pas directement sur la quantité de la protéine FLC, mais indirectement, *via* la synthèse de la protéine VIN3. Comment ? On l'ignore encore. Chez les animaux, le froid agit parfois en modifiant la conformation spatiale des molécules d'ARN ou des protéines, ou en modifiant la fluidité des membranes cellulaires. Mais rien de tel n'a encore été décrit chez les plantes.

Chez les mutants « amnésiques » de la seconde classe, c'est l'anomalie de protéines nommées VRN1 et VRN2 qui déclenche la synthèse de la protéine FLC, et donc qui inhibe la floraison. L'action de la protéine VIN3 et des protéines VRN illustre comment l'expression des gènes peut varier indépendamment d'une action directe sur leur transcription, par un mécanisme épigénétique (où l'expression des gènes est soumise à l'influence de l'environnement) qui agit sur l'enveloppe de l'ADN, la chromatine. Dans le noyau des cellules, l'ADN s'enroule autour de protéines, les histones, formant une longue fibre compactée et repliée sur elle-même, la chromatine. Or les protéines VIN3 et VRN modifient la compaction et l'ouverture de

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.