

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.

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		

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,

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

