

Biologie Aujourd'hui, 206 (1), 1-5 (2012)

© Société de Biologie, 2012

DOI: 10.1051/jbio/2012006

LEAFY, le régulateur clé du développement de la fleur

Gilles Vachon, Gabrielle Tichtinsky et François Parcy

CEA, iRTSV, Laboratoire Physiologie Cellulaire et Végétale, 38054 Grenoble, France

CNRS, UMR5168, 38054 Grenoble, France

Université Joseph Fourier-Grenoble I, UMR5168, 38041 Grenoble, France

INRA, UMR1200, 38054 Grenoble, France

Auteur correspondant : François Parcy, francois.parcy@cea.fr

Reçu le 22 novembre 2011

Résumé – Les plantes à fleurs ou Angiospermes représentent aujourd'hui la majorité des espèces de plantes terrestres. Leur succès évolutif est en grande partie dû à l'efficacité de la fleur comme structure reproductive. Durant les vingt dernières années, les travaux accomplis sur des plantes modèles ont montré que le gène *LEAFY* est un régulateur clé du développement de la fleur chez les Angiospermes. Il code pour un facteur de transcription spécifique aux plantes qui déclenche la formation du jeune bourgeon floral et induit par la suite l'expression des gènes homéotiques responsables de l'identité des organes de la fleur. Mais *LEAFY* est aussi présent chez les plantes qui ne possèdent pas de fleurs comme les Mousses, les Fougères ou les Gymnospermes. Les études portant sur l'évolution du rôle et des propriétés de ce facteur original lèvent peu à peu le voile sur l'origine mystérieuse des plantes à fleurs.

Mots clés : Développement floral / Angiospermes / *LEAFY* / évolution / méristème

Abstract – LFY, a master regulator of flower development.

Flowering plants or angiosperms constitute the vast majority of plant species. Their evolutionary success is largely due to the efficiency of the flower as reproductive structure. Work performed on model plant species in the last 20 years has identified the *LEAFY* gene as a key regulator of flower development. *LEAFY* is a unique plant transcription factor responsible for the formation of the earliest floral stage as well as for the induction of homeotic genes triggering floral organ determination. But *LEAFY* is also present in non-flowering plants such as mosses, ferns and gymnosperms. Recent studies suggest that *LEAFY* might play a role in cell division and meristem development in basal plants, a function that is probably more ancestral than the later acquired floral function. Analyzing the evolution of the role and the biochemical properties of this peculiar regulator starts to shade light on the mysterious origin of flowering plants.

Key words: Flower development / Angiosperms / *LEAFY* / evolution / meristem

1 De par la diversité de leurs formes, leurs couleurs et 9
 2 leurs parfums, les fleurs contribuent largement à la 10
 3 poésie du monde qui nous entoure. Au delà de cet aspect 11
 4 esthétique, elles constituent une structure reproductive 12
 5 très efficace à laquelle on attribue une large part du 13
 6 succès évolutif des plantes à fleurs, les Angiospermes. 14
 7 La fleur est en général composée de deux couronnes 15
 8 d'organes reproducteurs (les étamines, organes mâles, 16
 et les carpelles formant le pistil, organe femelle) 9
 entourées par deux couronnes d'organes protecteurs ou 10
 décoratifs (les sépales et les pétales). Il existe une 11
 incroyable variabilité quant au nombre, à la forme, à 12
 la couleur de ces organes, ainsi que dans les parfums 13
 qu'ils produisent. Cette flexibilité développementale a 14
 notamment permis au cours de l'évolution d'engendrer 15
 de nouveaux couples plantes/insectes pollinisateurs, 16

17 étroitement adaptés les uns aux autres. Ce phénomène
18 contribue à une pollinisation efficace et favorise ainsi
19 qu'à l'apparition de nouvelles espèces.

20 La floraison, étape de transition vers la phase
21 reproductrice, est un événement crucial dans la vie de
22 la plante. Elle dépend souvent des conditions
23 environnementales comme la durée du jour ou
24 l'exposition au froid de l'hiver (Irish, 2010 ; Parcy,
25 2005). Une fois la mise à fleurs induite, le méristème
26 apical, structure localisée au sommet de la tige qui
27 renferme les cellules souches à l'origine des nouveaux
28 organes, devient capable de produire des fleurs, alors
29 que durant la phase végétative, il produisait seulement
30 des feuilles et des tiges.

31 La compréhension du développement des fleurs doit
32 beaucoup à des plantes mutantes possédant un
33 développement floral anormal. Des variétés de Muflier
34 (ou gueule de loup, *Antirrhinum majus*) prisées par les
35 fleuristes pour leur aspect ornemental, ont constitué la
36 base de collections, enrichies par la suite dans les
37 laboratoires de mutants d'une autre plante modèle
38 l'Arabette (*Arabidopsis thaliana*). Ainsi, de nombreux
39 gènes jouant un rôle important dans les différentes
40 étapes du développement floral (la mise à fleur, le
41 développement des boutons floraux ou des organes
42 floraux) ont été découverts au cours des 25 dernières
43 années (Krizek & Fletcher, 2005 ; Blázquez *et al.*,
44 2006 ; Liu *et al.*, 2009). L'un d'entre eux, appelé
45 *LEAFY* (*LFY*), possède un rôle central (Moyroud
46 *et al.*, 2010) : lorsqu'il est muté, la plante ne parvient
47 pas à former de fleurs normales mais continue à
48 produire des feuilles et des tiges (d'où le nom *leafy*,
49 « feuillu » donné au mutant). À l'inverse, si on
50 provoque artificiellement une forte expression de *LFY*
51 dans une plante d'*Arabidopsis*, les tiges sont converties
52 en fleurs terminales, témoignant du caractère essentiel
53 de ce gène (qualifié de gène maître) dans la formation
54 des fleurs (Weigel & Nilsson, 1995).

55 Rôle de LFY chez la fleur des Angiospermes

56 Chez *Arabidopsis*, l'expression de *LFY* est contrôlée par
57 de nombreux facteurs externes (la durée du jour, le
58 froid) ou internes (le niveau d'hormones, l'âge de la
59 plante) (Blázquez *et al.*, 2006). Du fait de sa capacité
60 à répondre à de multiples stimulations, *LFY* est
61 considéré un intégrateur floral (Parcy, 2005). Son
62 niveau d'expression augmente dans chaque nouvelle
63 ébauche de feuille jusqu'à ce qu'il soit suffisamment
64 élevé pour provoquer la formation d'une fleur (Blázquez
65 *et al.*, 1997). Une fois que *LFY* a conféré cette identité
66 florale à un très jeune bourgeon, un méristème floral,

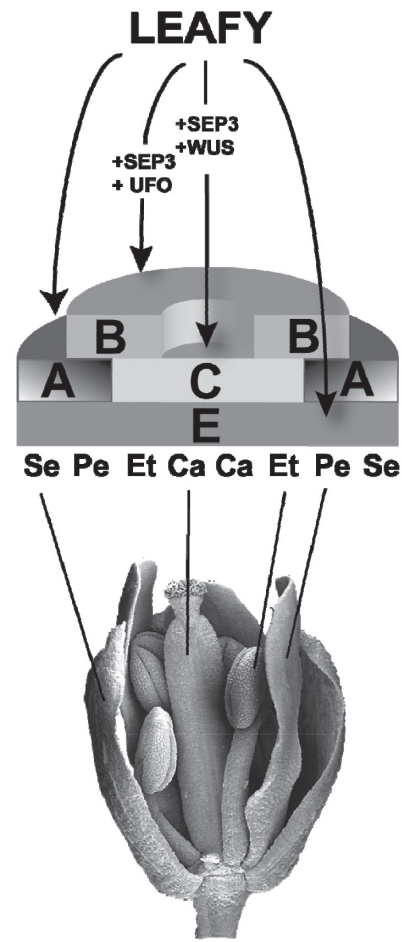


Fig. 1. Réseau floral contrôlé par *LEAFY*. Le modèle ABCE, illustré ici pour une fleur d'*Arabidopsis*, formalise la détermination de l'identité des quatre types d'organes floraux, les sépales (se), pétales (pe), étamines (et) et carpelles (ca). *LFY* contrôle l'expression de plusieurs des gènes *A*, *B*, *C* et *E*. Pour cela, il interagit avec différents corégulateurs comme *WUSCHEL* (*WUS*), *UNUSUAL FLORAL ORGANS* (*UFO*), or *SEPALLATA3* (*SEP3*).

il contribue à déterminer l'identité des couronnes 67
florales en induisant les gènes homéotiques floraux, 68
appelés « gènes ABCE ». Ces derniers possèdent 69
chacun leur propre territoire d'expression et ce sont 70
leurs activités combinées qui vont déterminer la nature 71
des organes floraux qui se forment (figure 1) (Krizek & 72
Fletcher, 2005). Les gènes *A* exprimés dans les deux 73
couronnes externes donnent naissance aux sépales dans 74
la première couronne et, combinés aux gènes *B*, ils 75
engendrent les pétales dans la deuxième. Au centre, les 76
gènes *C* donnent naissance aux carpelles et, en 77
combinaison avec les gènes *B*, ils induisent les étamines 78
dans la troisième couronne. L'activité *E* est présente 79

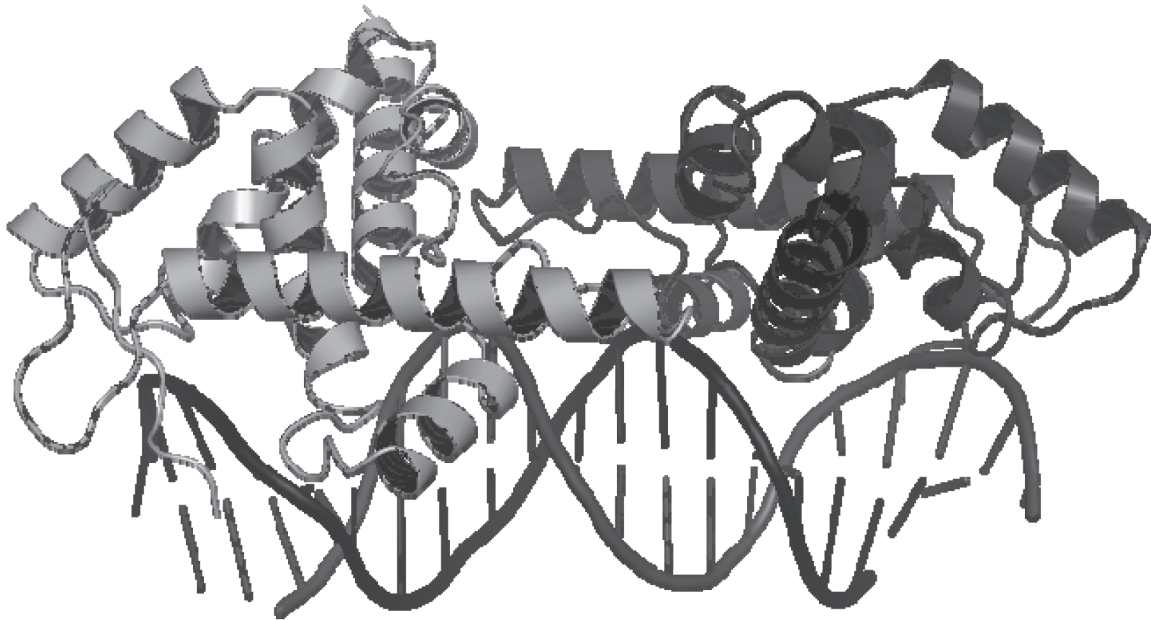


Fig. 2. Structure du domaine de liaison à l'ADN de LEAFY, complexé avec son ADN cible. LEAFY lie l'ADN sous forme d'un dimère, visible au dessus de la molécule d'ADN.

80 et requise dans les quatre couronnes. LFY, lui, est
 81 exprimé uniformément dans le bourgeon floral : il doit
 82 donc interagir avec des corégulateurs exprimés plus
 83 localement pour induire ses différents gènes cibles dans
 84 des territoires spécifiques. Des analyses récentes
 85 effectuées à l'échelle du génome entier (Moyroud *et al.*,
 86 2011 ; Winter *et al.*, 2011) ont permis d'identifier des
 87 centaines de gènes activés ou réprimés par LFY. C'est
 88 le cas en particulier de certains de ses corégulateurs
 89 comme le gène *SEPALLATA3* (figure 1) qui est activé
 90 par LFY ce qui forme une boucle de régulation de type
 91 *feed forward*, motif d'amplification d'une réponse
 92 souvent retrouvé dans les réseaux contrôlant le
 93 développement des organismes. LFY est aussi impli-
 94 qué avec certains de ses gènes cibles dans plusieurs
 95 boucles d'autorégulation positive. Ce dernier type de
 96 régulation contribue certainement à provoquer la
 97 transition brutale que constitue la floraison en réponse
 98 à l'augmentation pourtant progressive de LFY.

99 Mécanisme moléculaire d'action de LFY 100 chez les Angiospermes

101 LFY est une protéine particulière. Du point de vue
 102 évolutif, elle existe chez toutes les plantes terrestres
 103 mais n'a jamais été découverte chez les algues. Au
 104 niveau moléculaire, elle ne ressemble à aucune autre
 105 protéine : seule sa caractérisation biochimique a permis

d'établir qu'il s'agissait d'un facteur de transcription,
 protéine se fixant directement sur l'ADN des séquences
 régulatrices de ses gènes cibles. Sa caractérisation
 structurale a révélé un domaine de liaison à l'ADN
 original (Hamès *et al.*, 2008), composé exclusivement
 d'hélices- α et contenant en son cœur un motif appelé
 Hélice-Tour-Hélice que l'on trouve souvent dans des
 protéines interagissant avec les acides nucléiques
 (figure 2). LFY lie l'ADN sous forme d'un dimère et
 contacte à la fois le grand et le petit sillon de l'ADN,
 à la façon de certains facteurs bien connus chez les
 animaux, les facteurs à homéodomains. Sa surface
 d'interaction avec l'ADN est relativement large
 (19 paires de bases), lui conférant un haut degré de
 spécificité. Un modèle mathématique qui capture cette
 spécificité a été construit récemment. Il permet de
 prédire avec précision l'affinité de LFY pour n'importe
 quel fragment d'ADN (Moyroud *et al.*, 2011).

Si la fonction de LFY est bien établie chez la plante
 modèle *Arabidopsis*, son rôle chez de nombreuses
 plantes à fleurs reste encore à étudier. Pour comprendre
 comment les fleurs ont évolué et comment elles sont
 apparues, il est important de comprendre l'origine et
 l'histoire évolutive du réseau reliant LFY aux gènes
 ABCE. Chez les Angiospermes, la séquence en acides
 aminés du domaine de liaison à l'ADN est extrêmement
 conservée, ce qui suggère qu'il en est de même pour sa
 spécificité de liaison à l'ADN (Moyroud *et al.*, 2009).
 En se basant sur ce postulat, le modèle mathématique

135 établi chez *Arabidopsis* a été appliqué à d'autres plantes
136 à fleurs : cette analyse a révélé que la relation entre le
137 facteur LFY et le gène *C AGAMOUS* avait été établie
138 avant la divergence entre les Monocotylédones et les
139 Eudicotylédones (Moyroud *et al.*, 2011). Il devrait être
140 possible d'utiliser une stratégie similaire sur les autres
141 gènes *ABCE* et sur des espèces d'Angiospermes ayant
142 divergé plus tôt dans l'évolution, de façon à essayer de
143 déterminer l'origine de ce réseau de régulation direc-

185 cellulaire mais cette action est particulièrement
186 intéressante car elle pourrait représenter la fonction
187 ancestrale de LFY. Or chez les Angiospermes, si la
188 plupart des études se sont focalisées sur la fleur, des
189 travaux récents sur les céréales (Rao *et al.*, 2008) ou
190 les feuilles de certaines légumineuses comme le pois
191 (Champagne *et al.*, 2007) montrent que LFY pourrait
192 aussi jouer un rôle actif sur les divisions cellulaires et
193 la formation des méristèmes. Le rôle ancien de LFY
194 pourrait donc être toujours à l'œuvre chez les groupes
195 de plantes les plus récents mais sous une forme
196 cryptique, masqué par le rôle central de LFY lors du
197 développement des fleurs.

145 Une fonction végétative pour LFY ?

146 Les gènes *LFY* sont présents chez toutes les plantes
147 terrestres, y compris celles qui ne possèdent pas de
148 fleurs comme les Gymnospermes, les Fougères ou les
149 Mousses. Cette observation soulève deux questions :
150 quel est le rôle de LFY chez les plantes sans fleur et
151 comment LFY a pu acquérir sa fonction florale au cours
152 de l'évolution ?

198 Il est vraisemblable que les nouvelles techniques
199 permettant de révéler les gènes cibles d'un facteur de
200 transcription, comme le ChIP-seq, vont aider à mieux
201 comprendre les rôles déjà connus de ce facteur, mais
202 permettront aussi de révéler des fonctions nouvelles.
203 Une étude récente suggère notamment que LFY serait
204 impliqué dans l'inhibition de la réponse aux
205 pathogènes, comme si la plante pouvait mettre ses
206 défenses en sommeil une fois lancé le programme
207 reproducteur (Winter *et al.*, 2011). Nul doute que les
208 progrès des approches multidisciplinaires appliquées à
209 des organismes non modèles permettront aussi
210 d'appréhender comment ce régulateur singulier a vu sa
211 fonction évoluer en accompagnant l'apparition et la
212 diversification des structures florales.

153 Les Gymnospermes représentent le groupe de
154 plantes à graines prédominantes à l'ère secondaire,
155 avant que les Angiospermes ne deviennent prépondé-
156 rantes. Les conifères, les cycas ou le *Ginkgo biloba* font
157 partie des plantes de ce groupe qui subsistent encore
158 à notre époque. Les Gymnospermes portent pour la plu-
159 part des cônes mâles et femelles indépendants et ne pos-
160 sèdent ni pétales ni sépales : ils n'ont donc pas de fleur
161 à proprement parler.

162 Une des particularités des Gymnospermes est de
163 posséder à la fois *LFY* et un gène paralogue appelé
164 *NEEDLY (NLY)* qui fut probablement perdu chez les
165 Angiospermes (Frohlich, 2000, 2003 ; Moyroud *et al.*,
166 2010). Ces deux gènes s'expriment dans les cônes repro-
167 ducteurs, ce qui suggère qu'ils pourraient contrôler un
168 réseau préfloral impliquant des homologues des gènes
169 B et C connus chez certains Gymnospermes (Melzer
170 *et al.*, 2010) et à partir duquel le réseau floral aurait
171 pu se construire. Il est possible que des modifications
172 des propriétés des gènes *LFY* et *NLY* aient joué un rôle
173 moteur dans l'apparition des premières fleurs en diri-
174 geant la formation des organes mâles et femelles sur
175 une même structure.

176 Chez les Mousses et les Fougères, qui ont existé
177 avant les plantes à graines, les gènes *LFY* existent aussi
178 mais on connaît bien peu de choses sur leur rôle. Les
179 seules données disponibles proviennent de la mousse
180 modèle *Physcomitrella patens*. Chez des mutants *lfy* de
181 mousse, la division cellulaire s'arrête juste après la
182 fécondation, dans la structure diploïde qu'on appelle
183 le sporophyte (Tanahashi *et al.*, 2005). On ne sait pas
184 comment le LFY de la mousse agit sur la division

Références

- 213
- Blázquez M.A., Soowal L.N., Lee I., Weigel D., *LEAFY*
214 expression and flower initiation in *Arabidopsis*.
215 *Development*, 1997, 124, 3835–3844. 216
- Blázquez M.A., Ferrandiz C., Madueno F., Parcy F., How
217 floral meristems are built. *Plant Mol Biol*, 2006, 60,
218 855–870. 219
- Champagne C.E., Goliber T.E., Wojciechowski M.F., Mei
220 R.W., Townsley B.T., Wang K., Paz M.M., Geeta R.,
221 Sinha N.R., Compound leaf development and evolution
222 in the legumes. *Plant Cell*, 2007, 19, 3369–3378. 223
- Frohlich M.W., An evolutionary scenario for the origin of
224 flowers. *Nat Rev Genet*, 2003, 4, 559–566. 225
- Frohlich M.W., Parker D.S., The mostly male theory of flower
226 evolutionary origins: from genes to fossils. *Syst Botany*,
227 2000, 25, 155–170. 228
- Hamès C., Ptchelkine D., Grimm C., Thevenon E.,
229 Moyroud E., Gérard F., Martiel J.L., Benloch R.,
230 Parcy F., Müller C.W., Structural basis for LEAFY floral
231 switch function and similarity with helix-turn-helix
232 proteins. *EMBO J*, 2008, 27, 2628–2637. 233
- Irish V.F., The flowering of *Arabidopsis* flower development.
234 *Plant J*, 2010, 61, 1014–1028. 235

- 236 Krizek B.A., Fletcher J.C., Molecular mechanisms of flower
237 development: an armchair guide. *Nat Rev Genet*, 2005,
238 6, 688–698.
- 239 Liu C., Thong Z., Yu H., Coming into bloom: the specification
240 of floral meristems. *Development*, 2009, 136, 3379–3391.
- 241 Melzer R., Wang Y.Q., Theissen G., The naked and the dead:
242 the ABCs of gymnosperm reproduction and the origin of
243 the angiosperm flower. *Semin Cell Dev Biol*, 2010, 21,
244 118–128.
- 245 Moyroud E., Tichtinsky G., Parcy F., The LEAFY floral
246 regulators in Angiosperms: Conserved proteins with
247 diverse roles. *J Plant Biol*, 2009, 52, 177–185.
- 248 Moyroud E., Kusters E., Monniaux M., Koes R., Parcy F.,
249 LEAFY blossoms. *Trends Plant Sci*, 2010, 15, 346–352.
- 250 Moyroud E., Minguet E.G., Ott F., Yant L., Pose D.,
251 Monniaux M., Blanchet S., Bastien O., Thevenon E.,
252 Weigel D., Schmid M., Parcy F., Prediction of regulatory
253 interactions from genome sequences using a biophysical
254 model for the *Arabidopsis* LEAFY transcription factor.
255 *Plant Cell*, 2011, 23, 1293–1306.
- Parcy F., Flowering: a time for integration. *Int J Dev Biol*, 256
2005, 49, 585–593. 257
- Rao N.N., Prasad K., Kumar P.R., Vijayraghavan U., 258
Distinct regulatory role for RFL, the rice LFY homolog, 259
in determining flowering time and plant architecture. 260
Proc Natl Acad Sci USA, 2008, 105, 3646–3651. 261
- Tanahashi T., Sumikawa N., Kato M., Hasebe M., 262
Diversification of gene function: homologs of the floral 263
regulator FLO/LFY control the first zygotic cell division 264
in the moss *Physcomitrella patens*. *Development*, 2005, 265
132, 1727–1736. 266
- Weigel D., Nilsson O., A developmental switch sufficient for 267
flower initiation in diverse plants. *Nature*, 1995, 377, 495– 268
500. 269
- Winter C.M., Austin R.S., Blanvillain-Baufume S., 270
Reback M.A., Monniaux M., Wu M.F., Sang Y., 271
Yamaguchi A., Yamaguchi N., Parker J.E., Parcy F., 272
Jensen S.T., Li H., Wagner D., LEAFY target genes 273
reveal floral regulatory logic, cis motifs, and a link to 274
biotic stimulus response. *Dev Cell*, 2011, 20, 430–443. 275