

LO SVILUPPO DEL FIORE

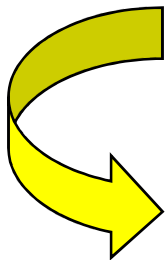


➤ **FIORE:** complesso apparato di strutture funzionalmente specializzate e radicalmente diverse dall'organismo vegetativo sia nella forma che nei tipi cellulari

➤ La transizione verso la fioritura implica cambiamenti radicali nel destino delle cellule dei meristemi apicali

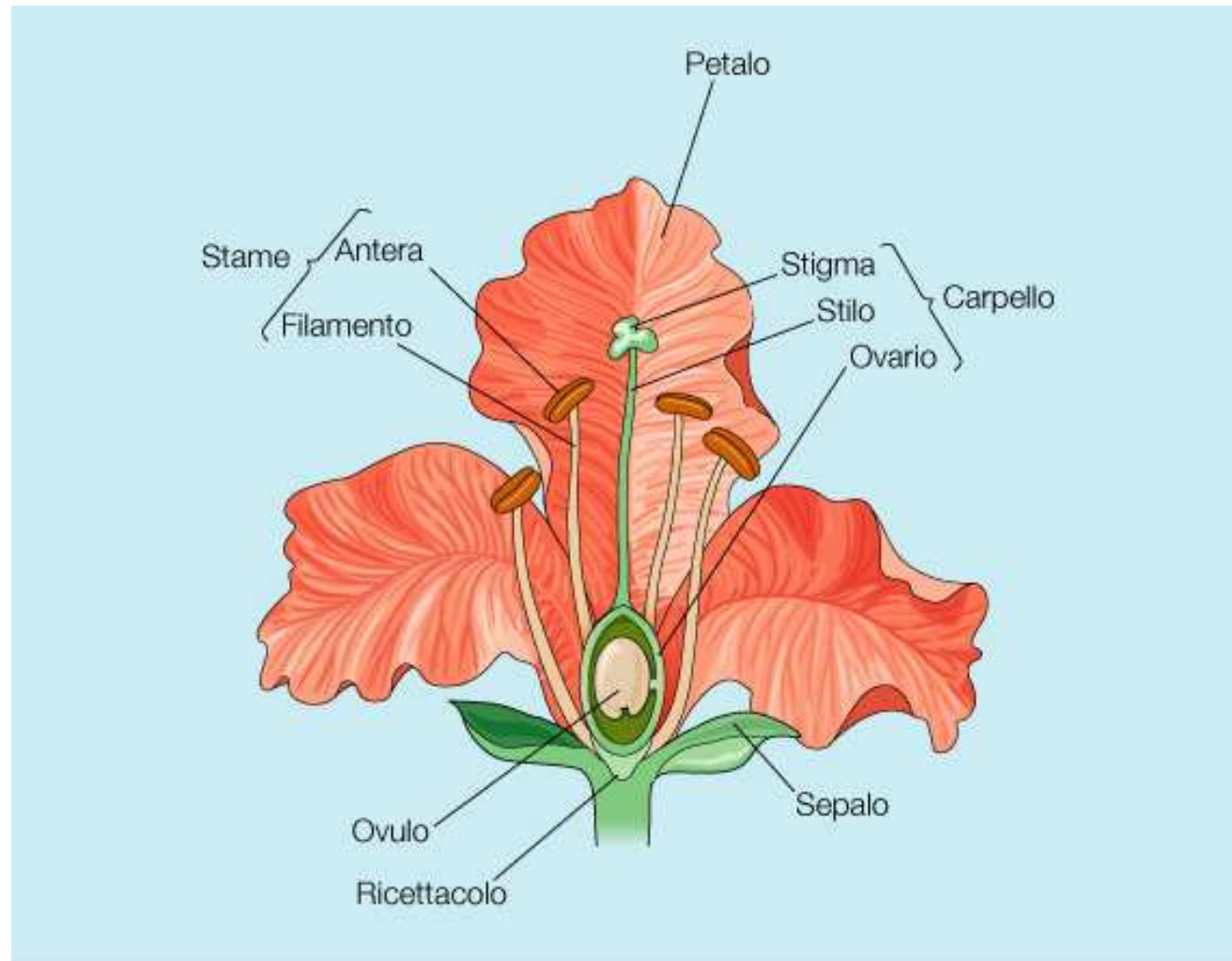
➤ Alterazione del destino delle cellule meristematiche: cambiamento di fase

➤ L'insieme degli eventi che portano l'apice del germoglio a produrre fiori si indica come



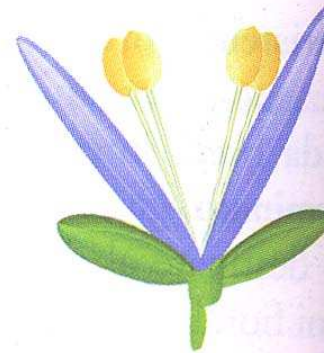
INDUZIONE FIOREALE

Struttura schematica di un fiore (ermafrodita)



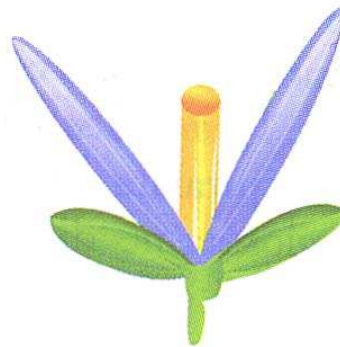


a



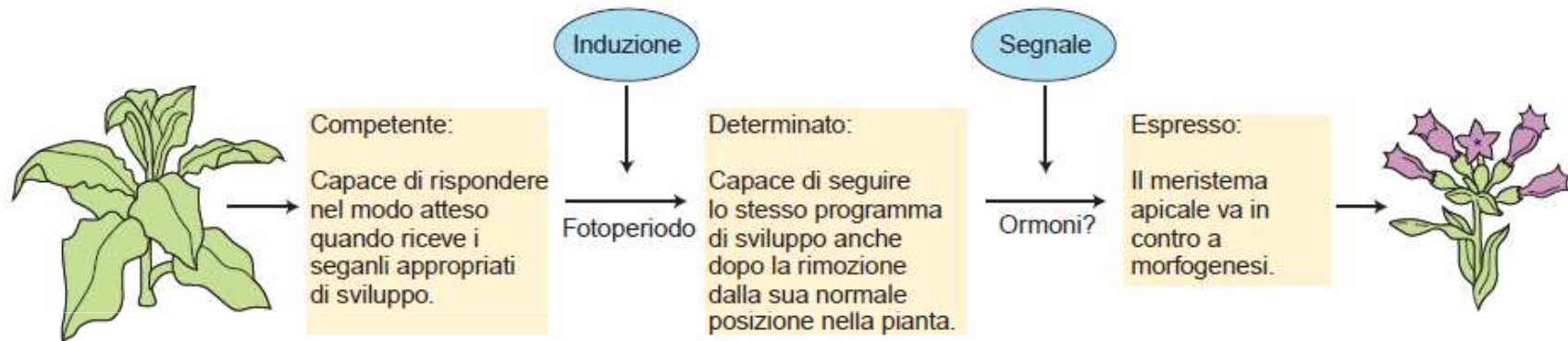
b

Fiore staminifero



Fiore pistillifero

INDUZIONE FIORALE



Fattori endogeni: dimensioni, ritmi circadiani, ormoni

Fattori ambientali: luce: fotoperiodo; temperatura: vernalizzazione

Fotoperiodo: stimolo induttivo trasmissibile prodotto nelle foglie e recepito nel meristema
(florigeno)

In Arabidopsis a seguito della INDUZIONE FIORALE



Il meristema vegetativo passa dalla produzione ai suoi lati di foglie e primordi ascellari alla produzione di un numero indeterminato di

PRIMORDI FIORALI

Questo MERISTEMA APICALE si chiama
MERISTEMA DELL'INFIORESCENZA

Il MERISTEMA FIOREALE si differenzia da un gruppo di cellule che si trovano ai lati del meristema dell'infiorescenza

Il programma di sviluppo è diverso in quanto il meristema dell'infiorescenza è a crescita indeterminata mentre quello fiorale è a crescita DETERMINATA

➤ MAV è convertito in meristema dell'infiorescenza in risposta ad uno stimolo florale

➤ Il meristema dell'infiorescenza è uno stato transitorio dalla crescita vegetativa a quella riproduttiva

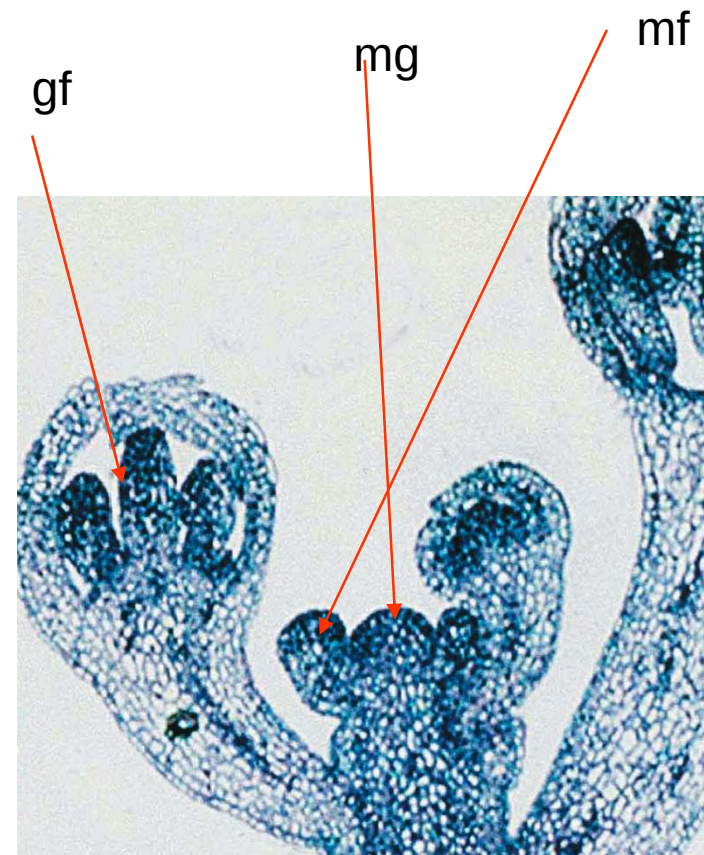
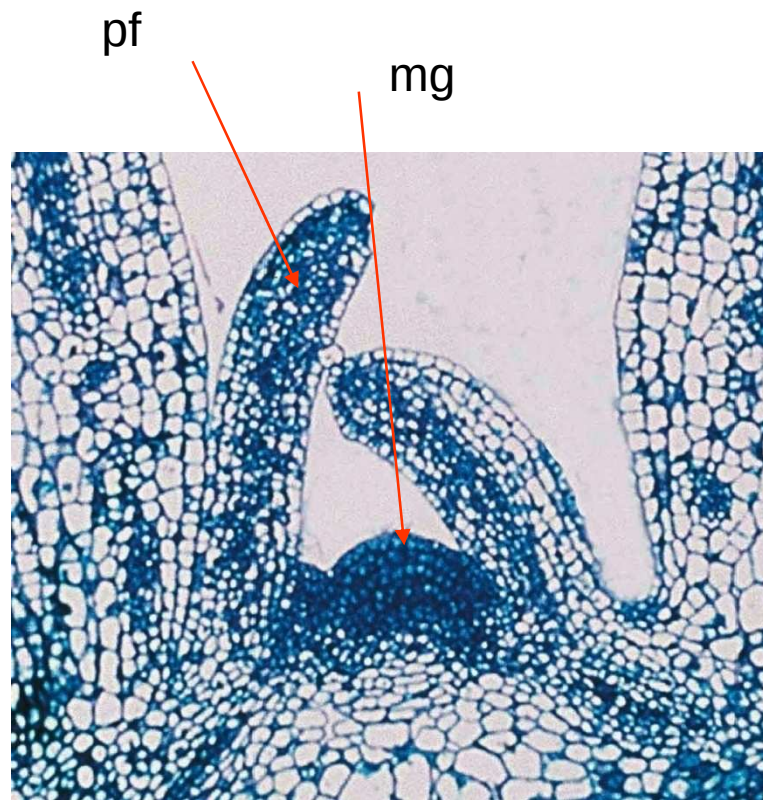
➤ Il meristema dell'infiorescenza genera il MERISTEMA FIORE

MERISTEMI FIORALI: distinguibili dai vegetativi perché di dimensioni maggiori

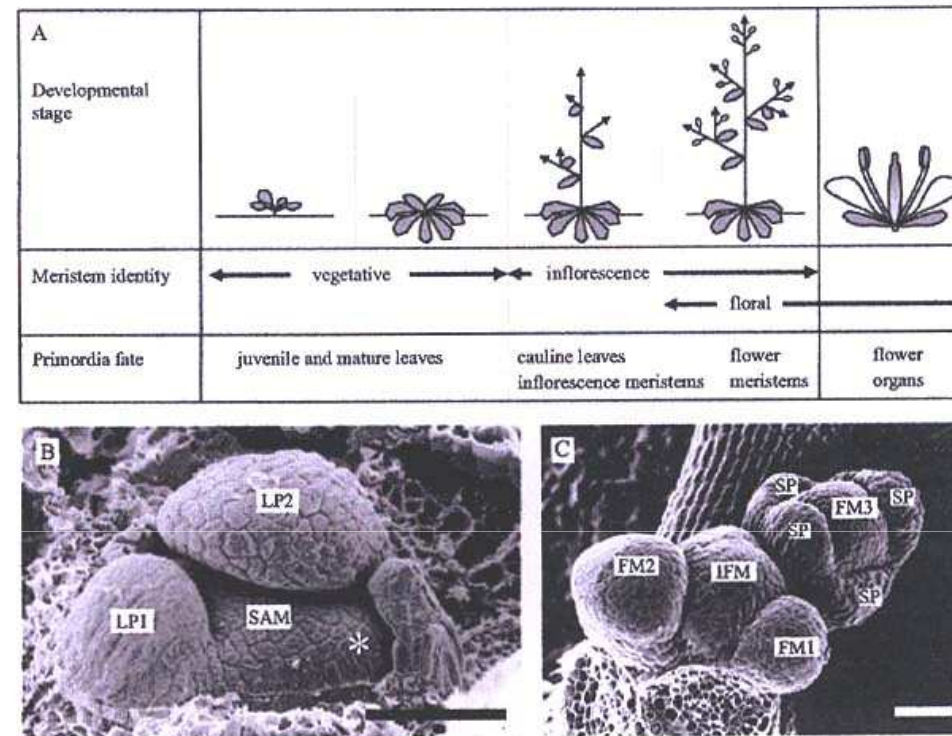
Transizione allo stadio riproduttivo segnata da un aumento delle divisioni cellulari nella zona centrale del meristema apicale vegetativo

AUMENTO DEL TASSO DI DIVISIONE DELLE CELLULE CENTRALI

Sezione longitudinale della regione apicale di un germoglio vegetativo e di un germoglio riproduttivo di *Arabidopsis*



SAM



MI

Figure 1. Stages of development. (A) Developmental stage is shown schematically with the corresponding meristem identity and primordia fate. (B) Scanning electron micrograph of the shoot apical meristem (SAM) flanked by two newly produced leaf primordia (LP1 and LP2). The * indicates the site of emergence of the next leaf primordium. (C) The inflorescence meristem (IFM) flanked by newly produced floral meristems (FM1, FM2 and FM3) at different stages of development. FM3, the oldest floral meristem, has begun the production of sepal primordia (SP) on its flanks. Bar = 30 μ m.

MERISTEMA DELL' INFIORESCENZA E MERISTEMA FIORALE

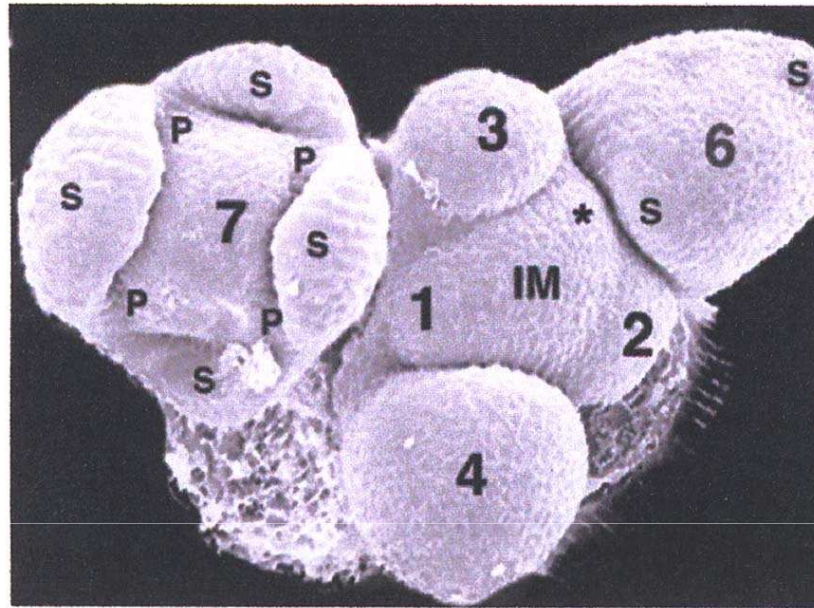


Figure 1. The Arabidopsis inflorescence. After floral transition, the shoot apical meristem acquires inflorescence meristem identity (IM). The IM gives rise to floral meristems (FM) at its flanks in a spiral phyllotaxy. An asterisk marks the position of floral anlagen, while numbers identify the developing FM. In FM at later stages (6 and 7), floral organ primordia are already differentiating (S, sepal; P, petal).

I primordi florali si originano nella stessa posizione nella quale si formano i primordi fogliari durante la crescita vegetativa; la fillotassi non è alterata

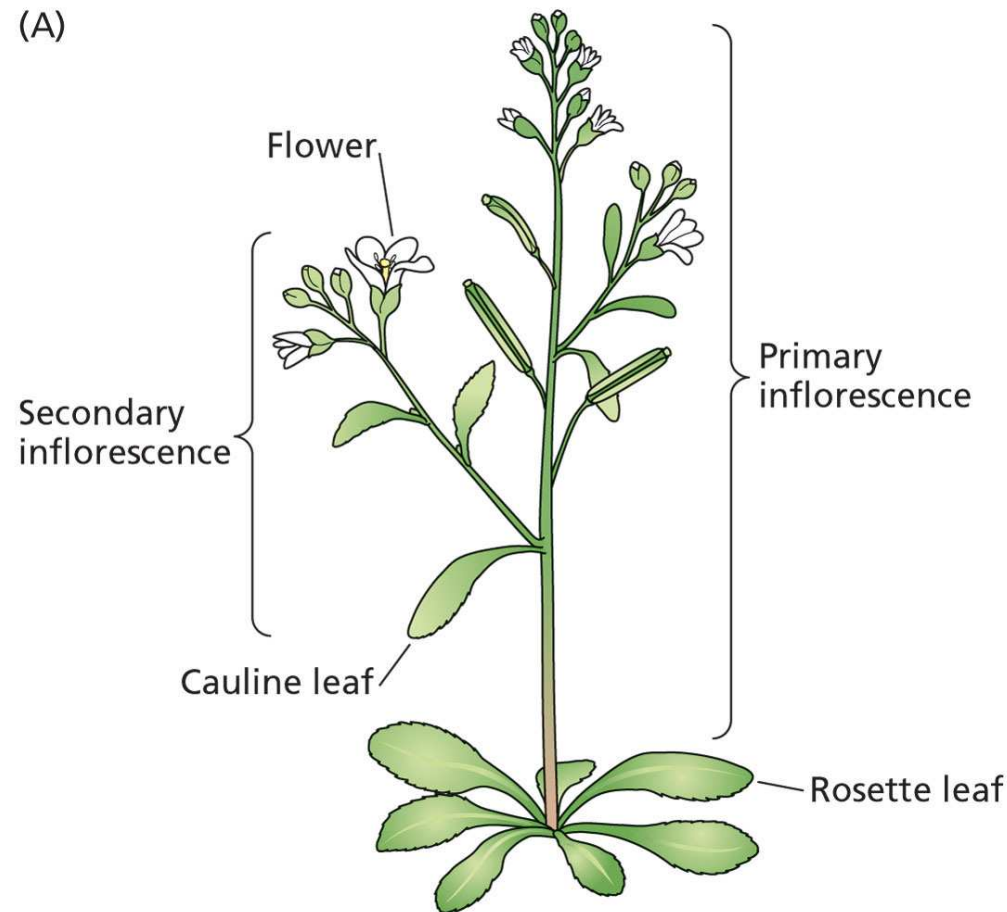
Il meristema apicale vegetativo(MAV) in Arabidopsis genera diversi organi in fasi diverse dello sviluppo

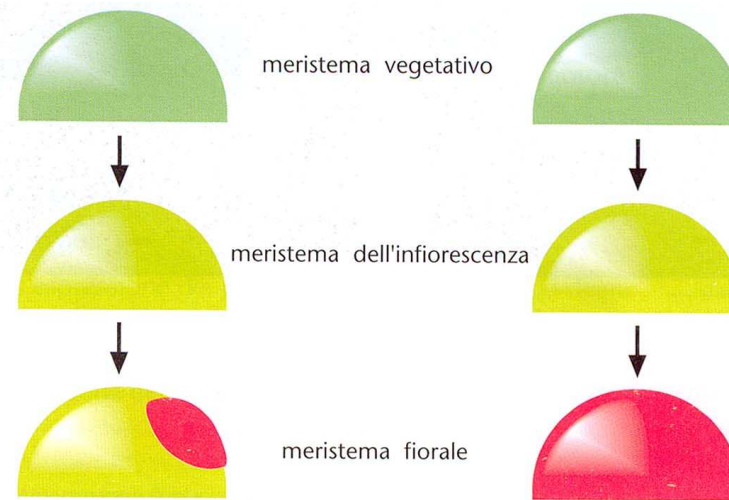
All'inizio MAV forma una rosetta di foglie basali

Nella fioritura MAV è trasformato in una infiorescenza primaria che produce un fusto allungato che porta le gemme fiorali



I primordi delle foglie formati prima della transizione alla fioritura diventano foglie caulinari, alla cui base si sviluppano infiorescenze secondarie le quali ripetono il programma di sviluppo dell'infiorescenza primaria





Infiorescenza indefinita



Infiorescenza definita

Il meristema florale determina la formazione di quattro organi organizzati in cerchi concentrici

verticilli

La formazione degli organi più interni (carpelli) esaurisce le cellule meristematiche nella zona apicale e rimangono solo i primordi degli organi fiorali

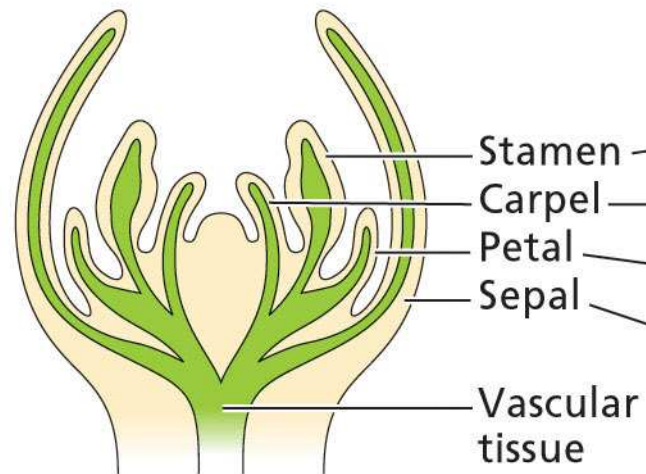
In Arabidopsis dall'esterno:

- **Quattro sepali (verdi)**
- **Quattro petali (bianchi)**
- **Sei stami (quattro più lunghi)**
- **Un pistillo (composto da due carpelli fusi a formare l'ovario; lo stilo e lo stigma)**

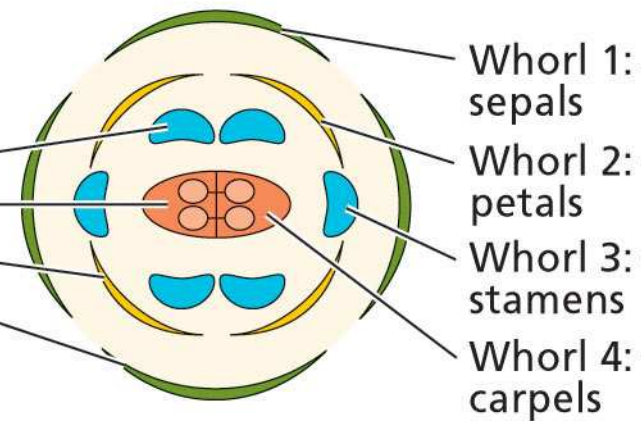


Organi fiorali formati in sequenza dal meristema florale di Arabidopsis

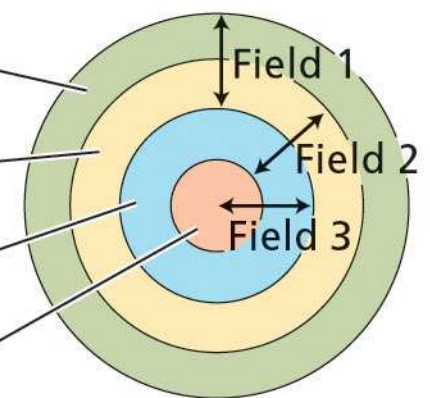
(A) Longitudinal section through developing flower



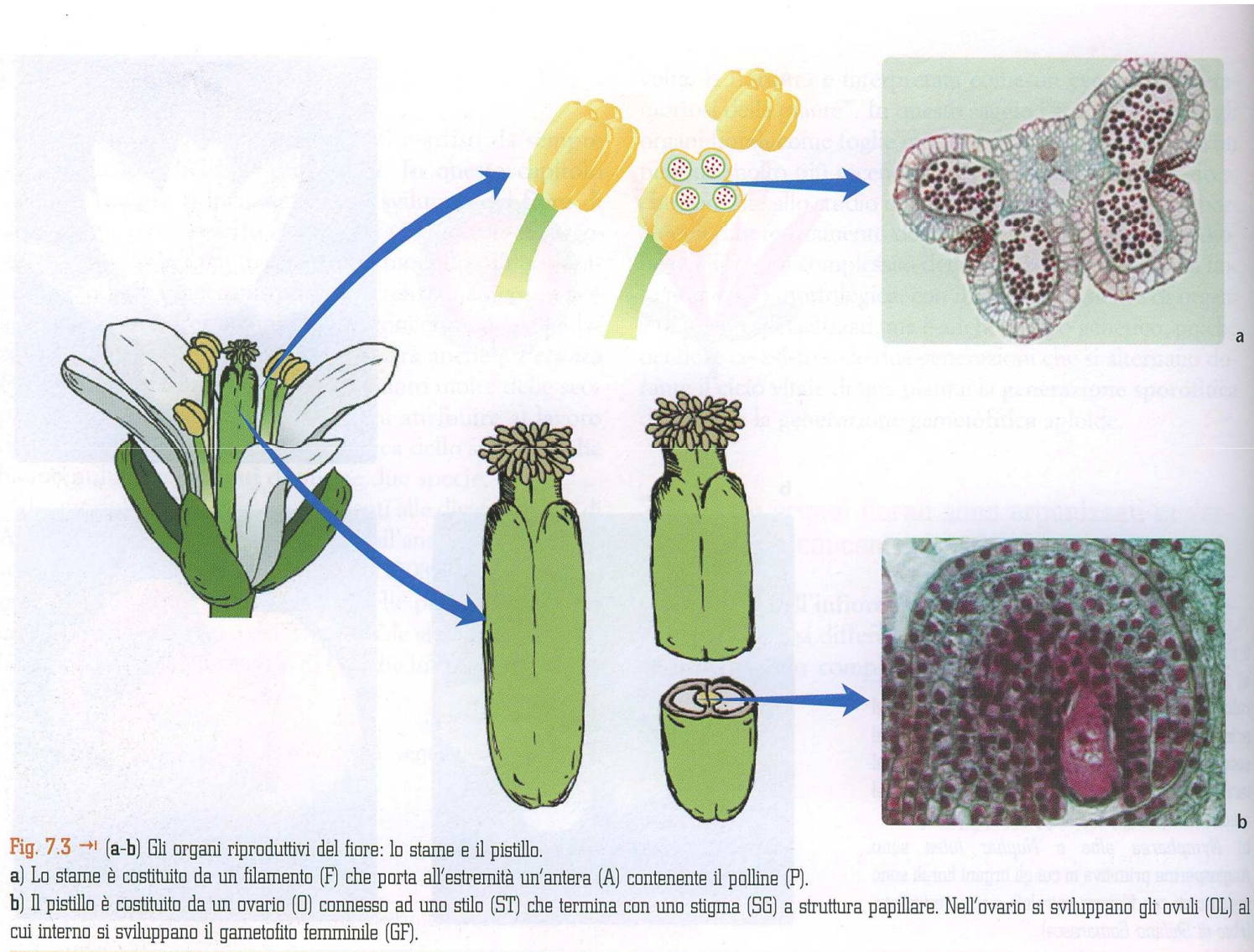
(B) Cross-section of developing flower showing floral whorls



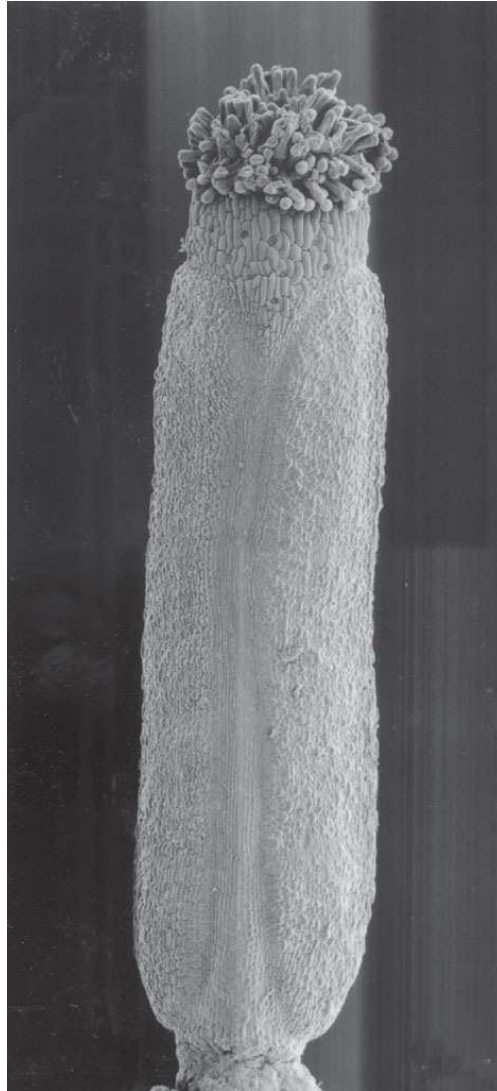
(C) Schematic diagram of developmental fields



Il fiore di arabidopsis (attinomorfo: simmetria raggiata)

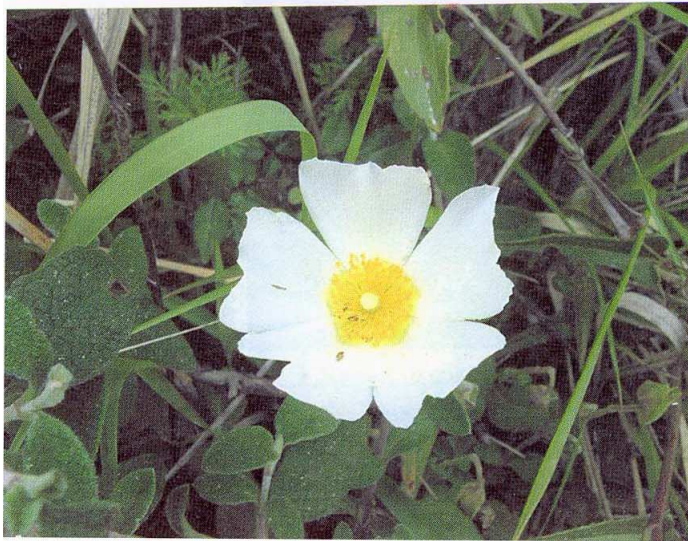


Pistillo di Arabidopsis



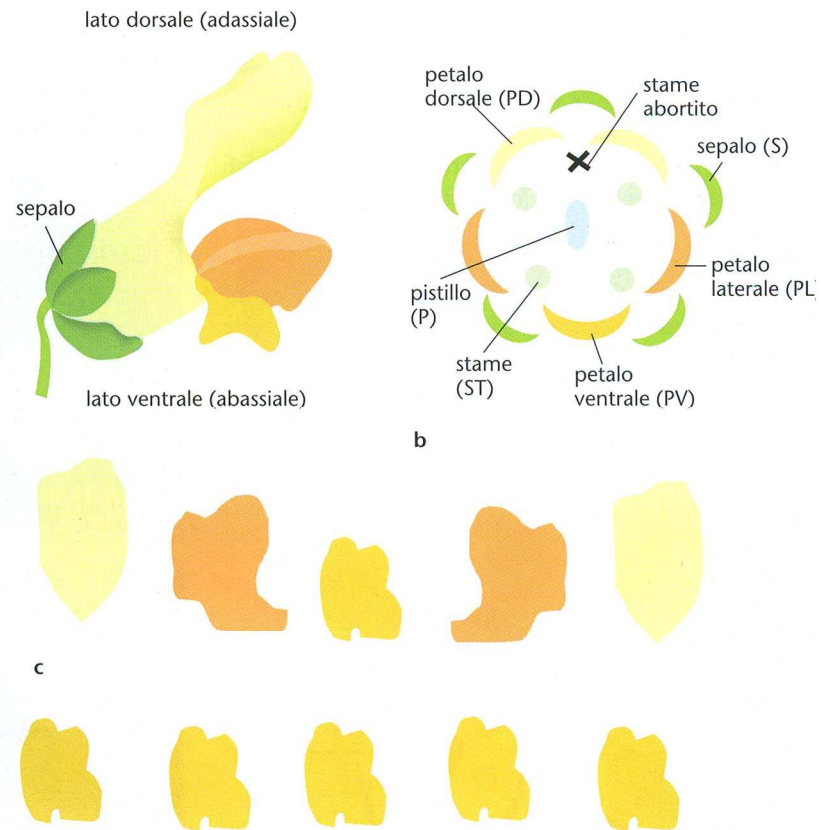
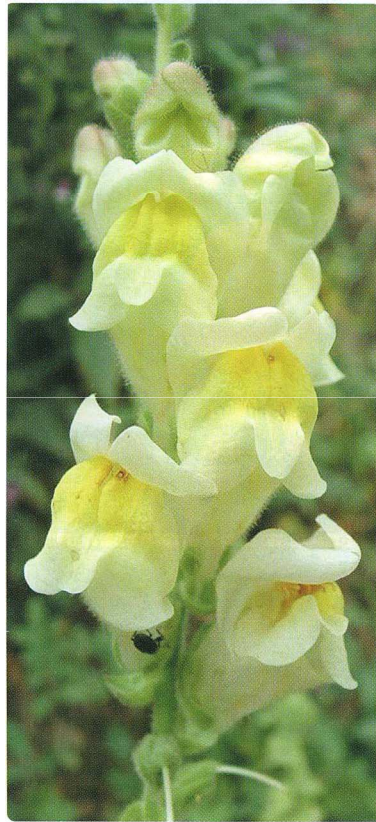


Simmetria bilaterale



Simmetria raggiata

Il fiore di Anthirrinum (zigomorfo: simmetria bilaterale)



Studi condotti principalmente su *Arabidopsis*
e *Antirrhinum* (bocca di leone)



Identificazione di una rete di geni che controlla la
morfogenesi del fiore

geni che controllano lo sviluppo del fiore

➤ Geni che determinano l'identità degli organi fiorali

(fattori di trascrizione che controllano l'espressione di geni di differenziamento degli organi del fiore; geni ABCDE)

➤ Geni di identità meristemica

(fattori di trascrizione necessari per la transizione da meristema vegetativo a florale e per la trascrizione dei geni di identità degli organi fiorali)

In Arabidopsis

SUPPRESSOR OF CONSTANS1 (**SOC1**); LEAFY (**LFY**); APETALA1 (**AP1**)

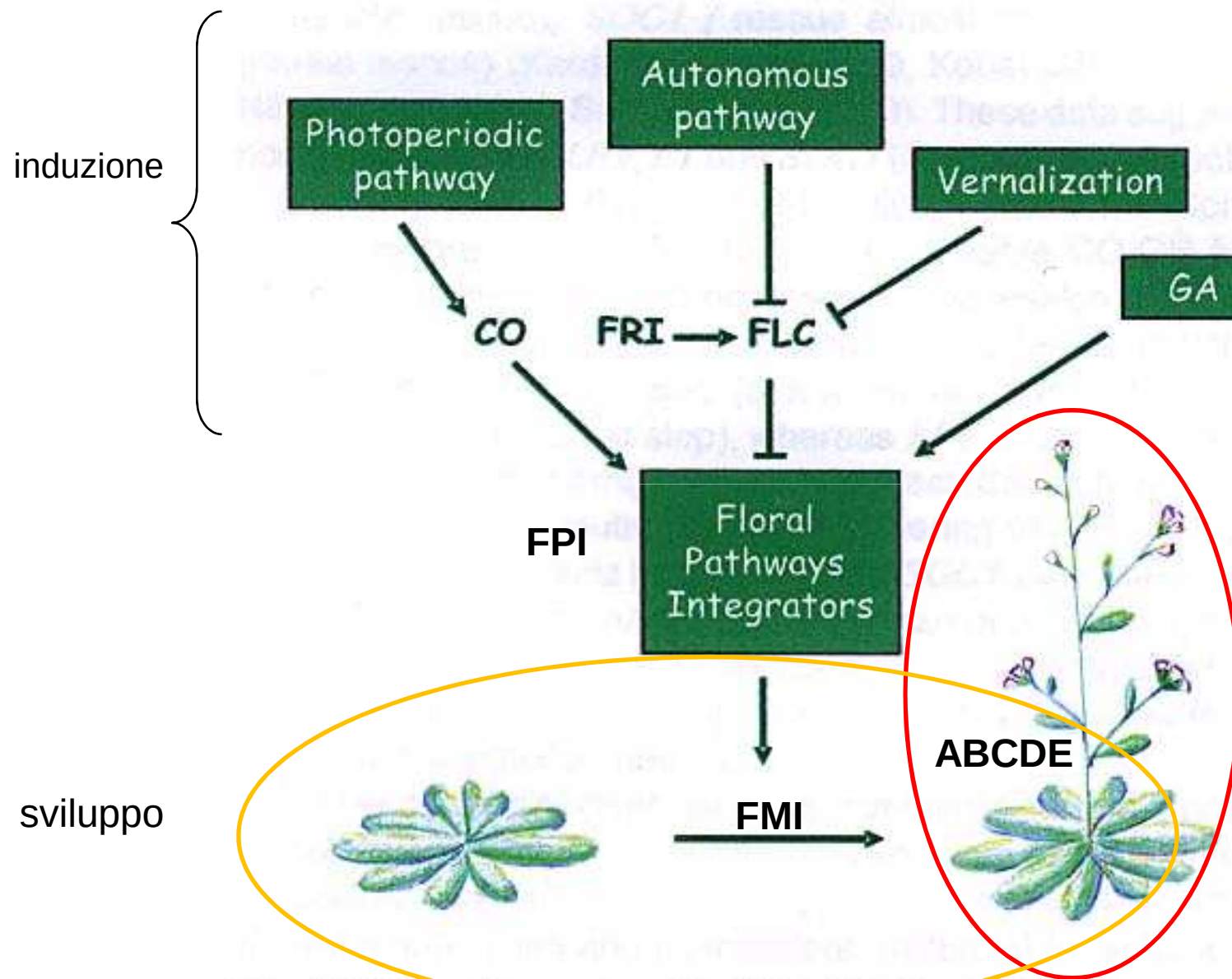


Fig. 1. Main pathways reaching Floral Pathways Integrators

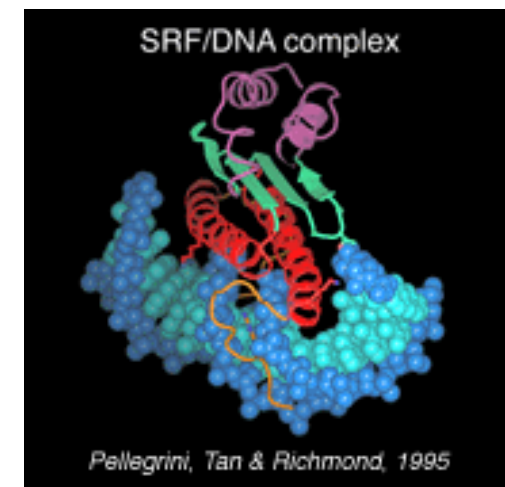
Lo studio di **MUTANTI FIORALI OMEOTICI**
ha portato alla scoperta dei geni che controllano
l'identità degli organi fiorali

I geni che determinano l'identità degli organi fiorali sono definiti OMEOTICI **funzionalmente**, in quanto mutazioni di questi geni comportano la formazione di un organo al posto di un altro (es: carpelli al posto di sepali).

Tuttavia sono strutturalmente diversi dai geni omeotici animali in quanto non contengono il motivo HOMEBOX ma appartengono alla classe di fattori **MADS box**



MADS box è un motivo DNA binding conservato di 56 aa
Inoltre è presente un motivo K box di interazione Proteina-proteina



MADS: **M**CM1(lievito), **A**GAMOUS (arabidopsis), **D**EFICIENS (anthirrinum), **S**RF (uomo)



Figure 1. Plant MADS box protein structure. The MADS box genes are named after the founding four members of this transcription factor family: MCM1 (yeast), AGAMOUS (*Arabidopsis*), DEFICIENS (snapdragon) and SRF (human). In addition to the MADS domain, most of the plant MADS box genes encode products containing a typical M-I-K-C structure. These proteins contain a MADS (M) region encoding a 58 amino acid DNA-binding domain at or near the N terminus, an Intervening (I) region of variable length, a Keratin (K) domain, so named because it is predicted to form a coiled coil with structural similarity to keratin, and a divergent C-terminal (C) domain.

In Arabidopsis oltre 100 geni MADS BOX

Animali o funghi ne possiedono un numero molto minore (Drosophila 2)

Nelle piante molti coinvolti nello sviluppo del fiore

APETALA1, APETALA3, PISTILLATA, AGAMOUS, SEPALLATA1, SEPALLATA2, SEPALLATA3

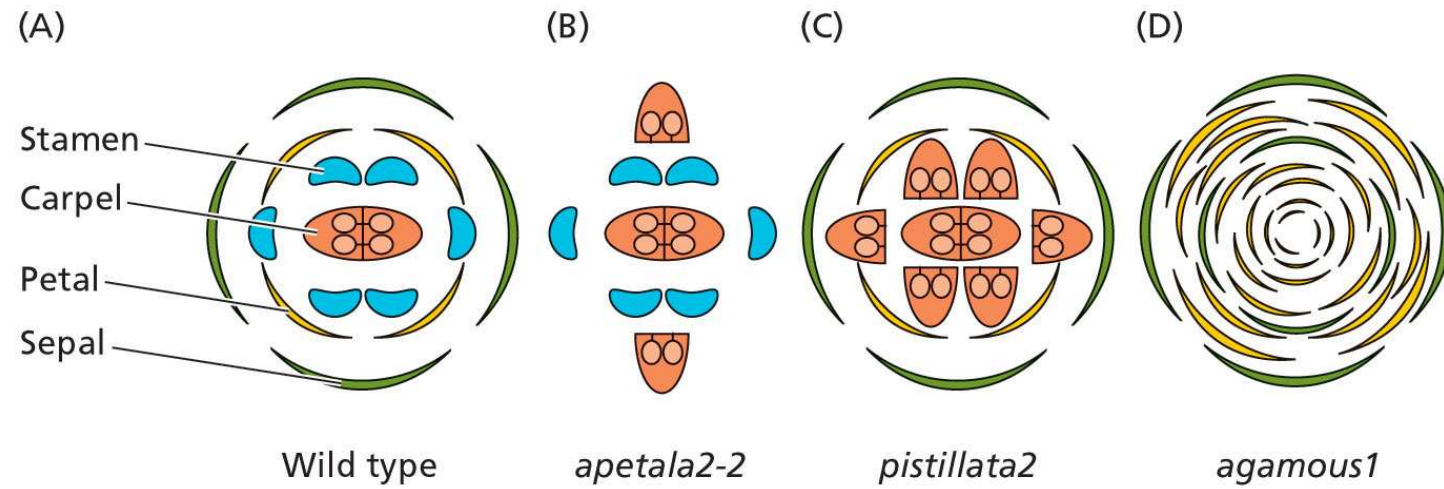
MODELLO **ABC**

Negli anni 90

E. Meyerowitz, E. Coen et al.

proposero il modello ABC per l'identità degli organi florali

- Basato sullo studio dei **mutanti florali omeotici** di arabidopsis e anthirrinum
- modello semplice e applicabile a molte angiosperme
- ancora oggi valido con integrazioni



PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 24.5 © 2002 Sinauer Associates, Inc.



wt



apetala2-2



pistillata2



agamous1

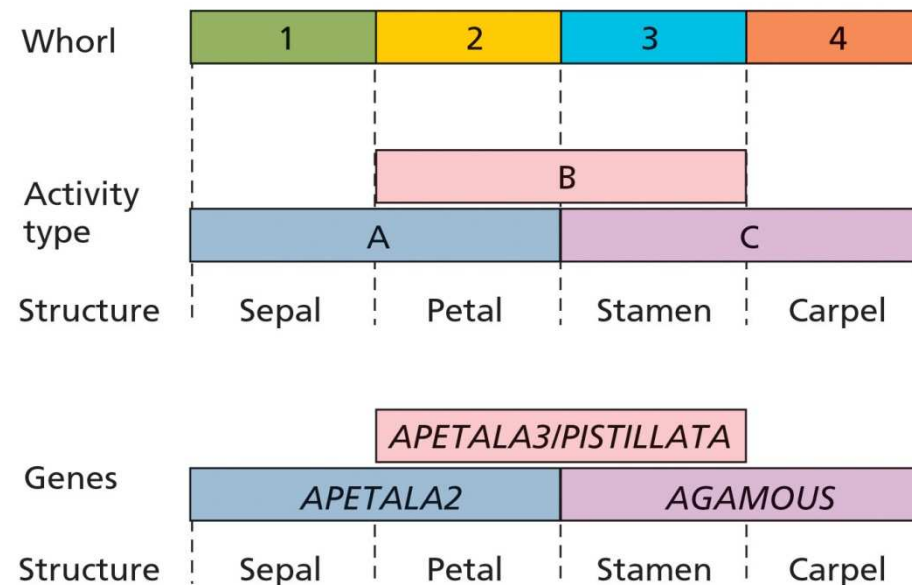
Il modello ABC postula che l'identità d'organo nel fiore è controllata dalla combinazione di tre funzioni geniche A B C nei verticilli fiorali

A = SEPALI

A+B = PETALI

B+C = STAMI

C = CARPELLI



PLANT PHYSIOLOGY, Third Edition, Figure 24.6 © 2002 Sinauer Associates, Inc.

A e C si reprimono reciprocamente

In Arabidopsis

Classe A: *APETALA1 (AP1), APETALA 2 (AP2)*

Classe B: *APETALA3 (AP3), PISTILLATA (PI)*

Classe C: *AGAMOUS (AG)*

In Anthirrinum

Classe A: *SQUAMOSA (SQUA)*

Classe B: *DEFICIENS (DEF), GLOBOSA (GLO)*

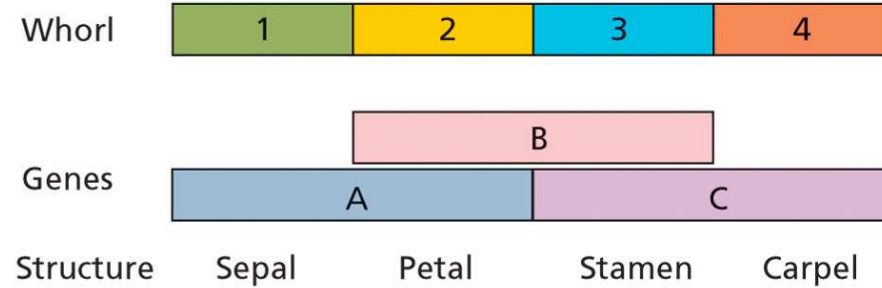
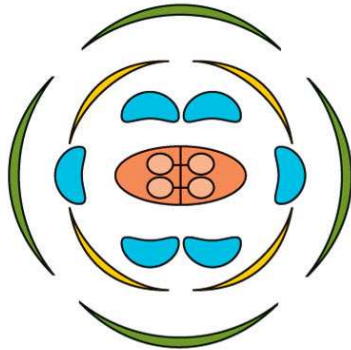
Classe C: *PLENA*

- A (AP1, AP2) specifica **SEPALI**
- A e B (AP3, PI) specificano **PETALI**
- A e C (AP1, AG) specificano **STAMI**
- C (AG) specifica **CARPELLI**
- A e C si **reprimono** reciprocamente

C (AGAMOUS) controlla anche lo stato di **crescita determinata** del meristema. L'assenza di C fa sì che il meristema continui a crescere e nel quarto verticillo si formi un nuovo fiore

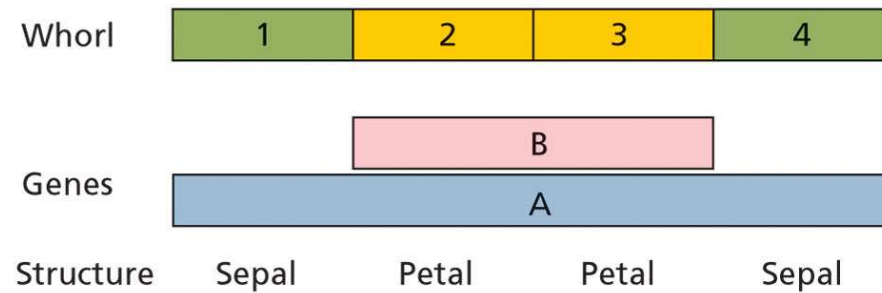
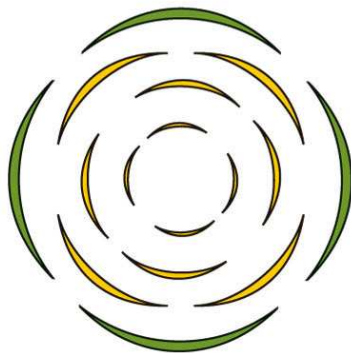
Fenotipi dei mutanti omeotici florali secondo il modello ABC

(A) Wild type



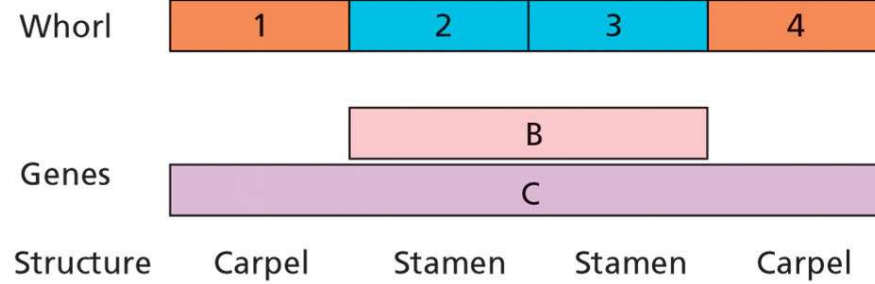
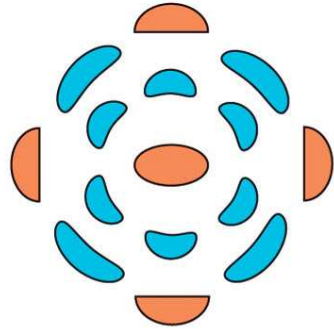
wt

(B) Loss of C function



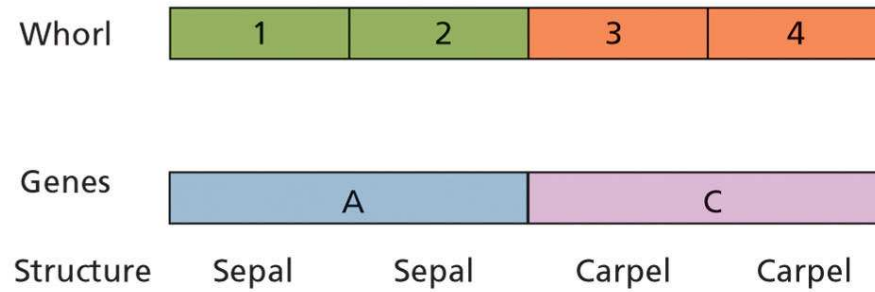
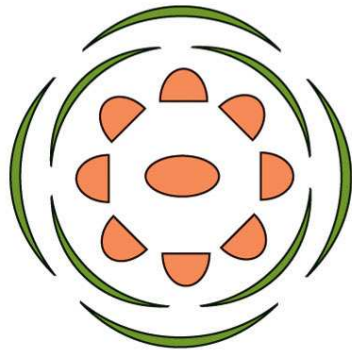
agamous1

(C) Loss of A function



apetala2

(D) Loss of B function



pistillata2

INTEGRAZIONE DEL MODELLO ABC ➡ ABCD

Nel 1995 aggiunta la classe dei **geni D**

Necessari a specificare l'identità **dell'ovulo**

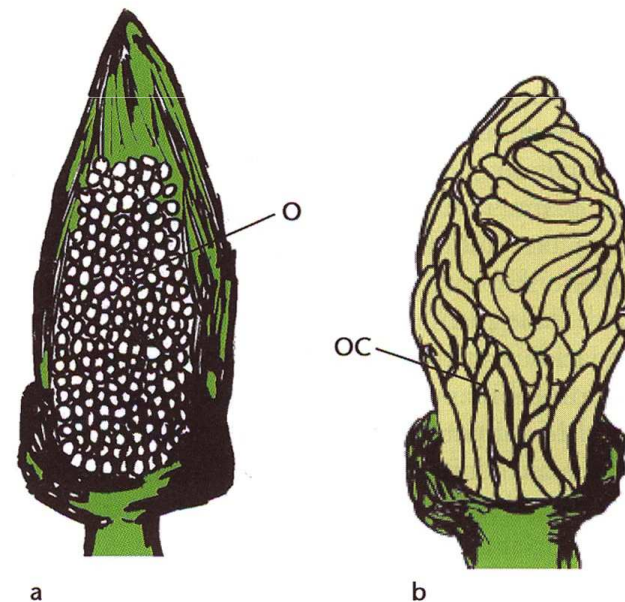


Fig. 7.14 ➡ (a-b) *FBP7* e *FBP11* determinano l'identità degli ovuli in *Petunia*
a) Schema di un ovario di *Petunia* contenente ovuli normali (O)
b) Schema di un ovario di *Petunia* transgenica in cui l'espressione di *FBP7* e di *FBP11* è stata repressa: gli ovuli sono convertiti in strutture simili a carpelli (OC).

INTEGRAZIONE DEL MODELLO ABCD

Il mancato sviluppo di organi nelle posizioni corrette nei mutanti ABC dimostra che i geni ABC sono **NECESSARI** per specificare l'identità degli organi fiorali

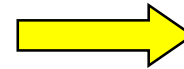
Sono anche sufficienti?

Come test di sufficienza

STUDI DI ESPRESSIONE ECTOPICA DEI GENI A BC (promotore 35S)

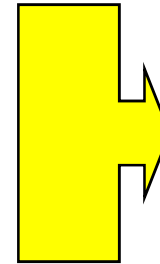
Esempio più significativo overespressione geni di classe B (*AP3*; *PI*)

Nel fiore: verticilli esterni = Petali
verticilli interni = Stami



Sufficienti

In foglie a rosetta =
mancata conversione in petali



In foglie caulinari =
debole conversione in petali

Insufficienti

Altri componenti oltre ad *AP3/PI* al di fuori del fiore sono necessari per specificare la funzione B di identità di organo

Nel 2000 scoperti i geni di **classe E** geni **SEPALLATA**



MODELLO ABCDE

geni *SEP*

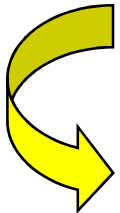
- sono **NECESSARI** per specificare l'identità degli organi florali
- appartengono alla famiglia dei geni **MADS**

SEP1 (AGL2); SEP2 (AGL4); SEP3 (AGL9) SEP 4

Sono simili nella sequenza e sono espressi in tutti i verticilli
a partire dalla formazione del primordio florale

- Mutanti *sep* singoli o doppi non mostrano fenotipo
- Tripli mutanti *sep1 sep2 sep3* esibiscono un fenotipo simile a doppi mutanti BC

Come ad esempio *pi ag* oppure *ap3 ag* (*fiore formato da soli sepali*)

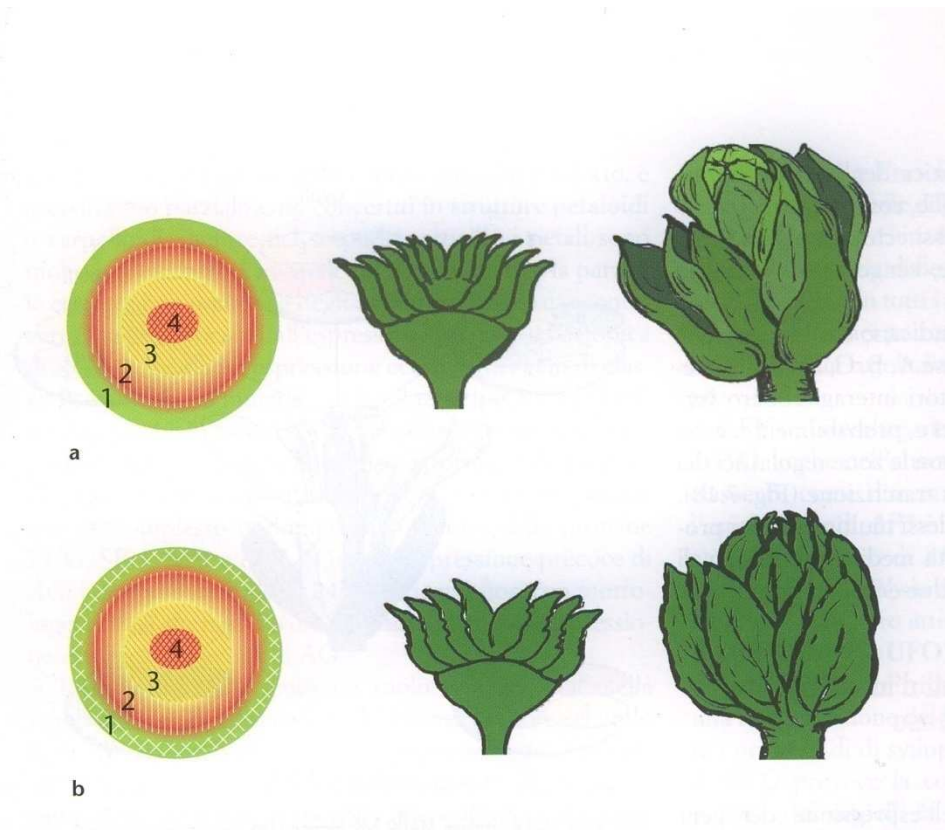


Nei tripli mutanti il fiore è formato interamente da sepali e i fiori sono indeterminati

I geni *SEP* sono necessari per le funzioni dei geni di classe B e C

SEP4

sep1 sep2 sep3 : 1 verticillo sepali
altri verticilli sepali omeotici
(indeterminato)



sep1 sep2 sep3 sep4:
tutti i verticilli foglie omeotiche.
Meristema florale indeterminato

I geni *sepallata* sono necessari per la conversione delle foglie in organi fiorali



Mutante quadruplo **ap1**, **ap2**, **ap3/pi ag**: struttura con foglie al posto degli organi fiorali

QUAL'E' il meccanismo di interazione tra i geni ABC e i geni SEP ?

Entrambi appartenenti alla classe MADS box
e necessari per il corretto sviluppo degli organi fiorali

Relazioni regolative a livello trascrizionale?

(Ad esempio la trascrizione dei geni ABC può dipendere
dai geni *SEP* o viceversa)

***SEP* RNA si accumula in singoli mutanti ABC**

Espressione di ABC avviene nei tripli mutanti *sep1 sep2 sep3*

Proteine MADS si legano in vitro al DNA come omo
o **etero dimeri**

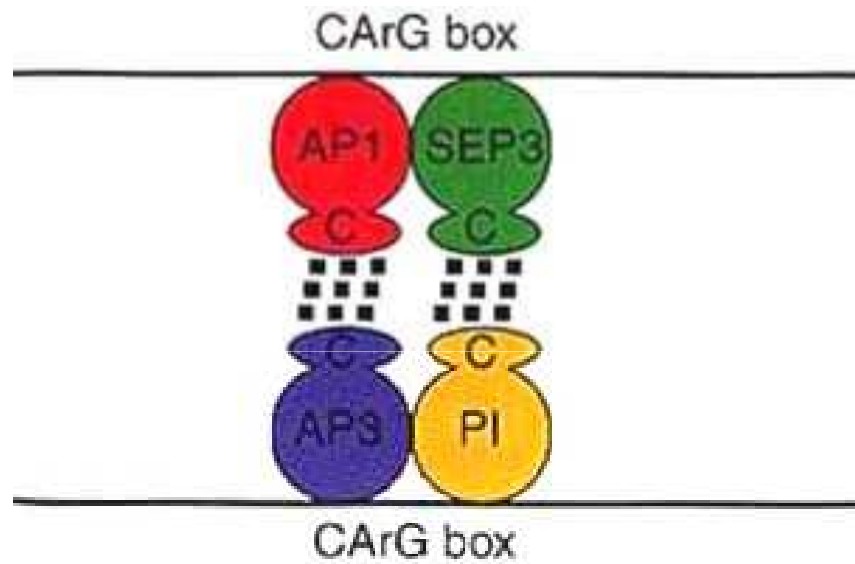


**INTERAZIONE DIRETTA A
LIVELLO DELLE PROTEINE
ABC /SEP**

ETERODIMERIZZAZIONE

MODELLO DEL QUARTETTO

petali



2 eterodimeri che
interagiscono
tra loro

Il modello ABCDE e il modello del QUARTETTO

