

# La transizione fiorale

La parte aerea della pianta si sviluppa per attività del meristema apicale del germoglio (meristema caulinare).

Il passaggio dalla fase vegetativa a quella riproduttiva prevede una complessa **riprogrammazione** del meristema apicale.

Il passaggio da meristema vegetativo a meristema infiorescenziale, o direttamente florale, è sotto stretto controllo dei fattori ambientali ed endogeni.

**Ambientali: temperatura e fotoperiodo.**

**Endogeni: geni ed ormoni.**

**L'evoluzione di sistemi di controllo interni ed ambientali permette alla pianta di regolare con precisione il momento della fioritura. Per la sopravvivenza delle piante e la continuità della specie è infatti di fondamentale importanza che la fioritura si verifichi nelle condizioni più favorevoli ad ottenere il massimo successo riproduttivo.**

**Diverse popolazioni di una stessa specie fioriscono tutte nello stesso periodo se sottoposte alle stesse condizioni di temperatura ed umidità. Questa sincronia favorisce l'impollinazione incrociata e fa in modo che temperatura e disponibilità di acqua permettano alle piante una produzione ottimale di semi. Le piante annuali possono fiorire poche settimane dopo la germinazione a causa del loro breve ciclo vitale. Al contrario le piante perenni possono restare in una fase vegetativa per molti anni prima di passare alla fase riproduttiva.**

Le specie longidiurne come lo spinacio (*Spinacia oleracea*), l'avena (*Avena sativa*), l'orzo (*Hordeum vulgare*) e il frumento (*Triticum* sp.), fioriscono quando il numero di ore di luce è maggiore del numero delle ore di buio. Altre specie come il riso (*Oryza sativa*) e il crisantemo (*Chrysanthemum* sp.), per fiorire hanno bisogno di un giorno corto (più di 12 ore di buio). Infine esistono piante come il mais (*Zea mays*) e il fagiolo (*Phaseolus* sp.), che fioriscono indipendentemente dal fotoperiodo (neotrodiurne).

La sola lunghezza del giorno è tuttavia un segnale impreciso perché non permette di distinguere se la pianta si trova in primavera o in autunno. Una strategia per distinguere le due stagioni si osserva in alcune specie nelle quali la risposta ad un determinato fotoperiodo si associa alla necessità di una temperatura specifica.

Alcune specie rispondono al **fotoperiodo** solo dopo la **vernalizzazione**; ciò indica che la fioritura è promossa da un periodo di esposizione al freddo. Le temperature che risultano efficaci per la vernalizzazione variano da 10°C ad alcuni gradi sotto zero; come spesso accade ogni specie richiede un preciso periodo di esposizione ad una specifica temperatura.

Sono stati proposti numerosi modelli per spiegare le basi chimiche e fisiologiche dell'induzione della fioritura.

Negli anni '30 è stata ipotizzata la presenza di un "ormone" promotore della fioritura, il **florigeno**. Questo, sintetizzato nelle foglie, verrebbe trasportato via floema fino all'apice vegetativo inducendolo a modificarsi in apice fiorale.

Fino ad ora comunque non è stato isolato nessun composto con caratteristiche compatibili con questo modello.

Fu supposto anche un antiflorigeno, molecola antagonista in grado di inibire la fioritura

Alla fine degli anni '80, è stato supposto che ad un certo punto dello sviluppo della pianta avvenissero modificazioni nei flussi di alcuni composti, ad es. nutrienti, quali il saccarosio e ioni, in particolare il  $\text{Ca}^{2+}$ , verso l'apice vegetativo, ma anche di ormoni come auxina e gibberellina.

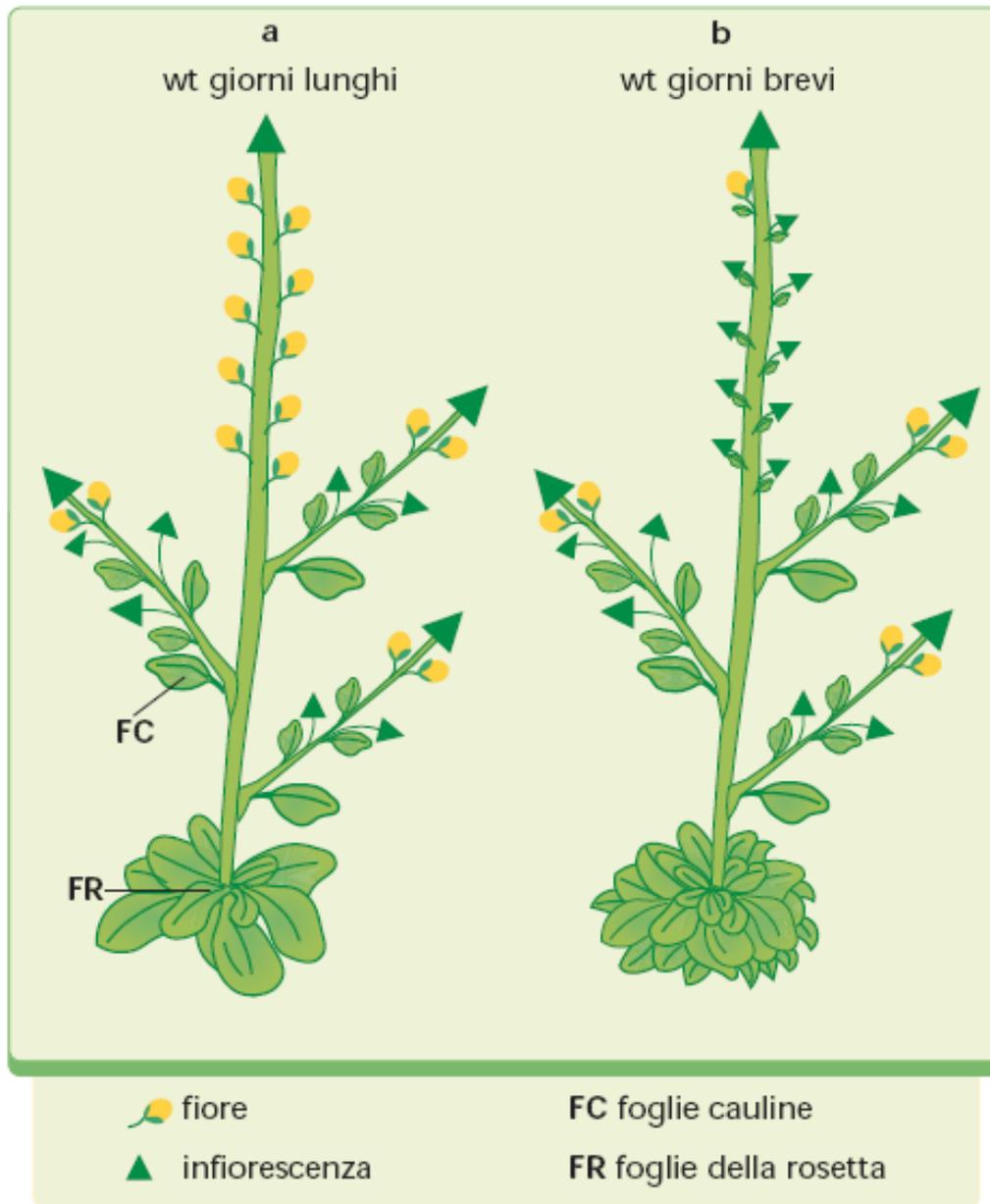
Sulla base di queste evidenze è stato proposto (1988) il **modello multifattoriale**, secondo il quale numerosi fattori controllano e regolano la fioritura. Questi fattori, nutrienti e fitormoni, possono agire o come **attivatori** o come **inibitori** dell'intero processo.

Secondo il modello multifattoriale la fioritura può avvenire solo quando sono presenti nell'apice vegetativo tutti i fattori necessari alla fioritura, nelle giuste concentrazioni ed al momento giusto, così che l'apice caulinare vegetativo acquisisca la competenza a trasformarsi in apice florale o infiorescenziale, dipendendo dalla specie.

Analisi genetiche eseguite su varie piante fra cui *Arabidopsis*, pisello ed alcune monocotiledoni hanno confermato l'ipotesi del modello multifattoriale. Infatti sono stati individuati geni che controllano la fioritura, geni promotori e repressori che lavorano interagendo fra loro, ma anche con i cambiamenti delle condizioni ambientali.

Il meristema florale è un meristema determinato perché esaurisce la propria potenzialità meristemica completamente durante la produzione di un certo numero di strutture, verticilli fiorali, tutti a crescita definita. Questi si differenziano in modo concentrico.

Il meristema infiorescenziale, invece può essere di due tipi: definito (ancestrale), se dà origine ad un numero definito di meristemi fiorali e il meristema principale termina con un fiore; indefinito, quando una regione centrale del meristema infiorescenziale rimane tale, cioè meristemica.



L'infiorescenza di *Arabidopsis* è di tipo indefinito (Longidiurna facoltativa). L'esposizione a fotoperiodo longidiurno porta alla formazione delle foglie cauline alla cui ascella si sviluppa il meristema dell'infiorescenza.

In condizioni non induttive il meristema vegetativo forma molte foglie a rosetta poi si formano le infiorescenze

Dal Libro di testo:  
Elementi di Biologia dello  
Sviluppo delle Piante, ed.  
EdiSES

I geni che controllano la transizione fiorale sono stati caratterizzati in questa pianta studiando numerosi ecotipi con diversi tempi di fioritura e tanti mutanti con anomalie nei tempi di transizione a fiore.

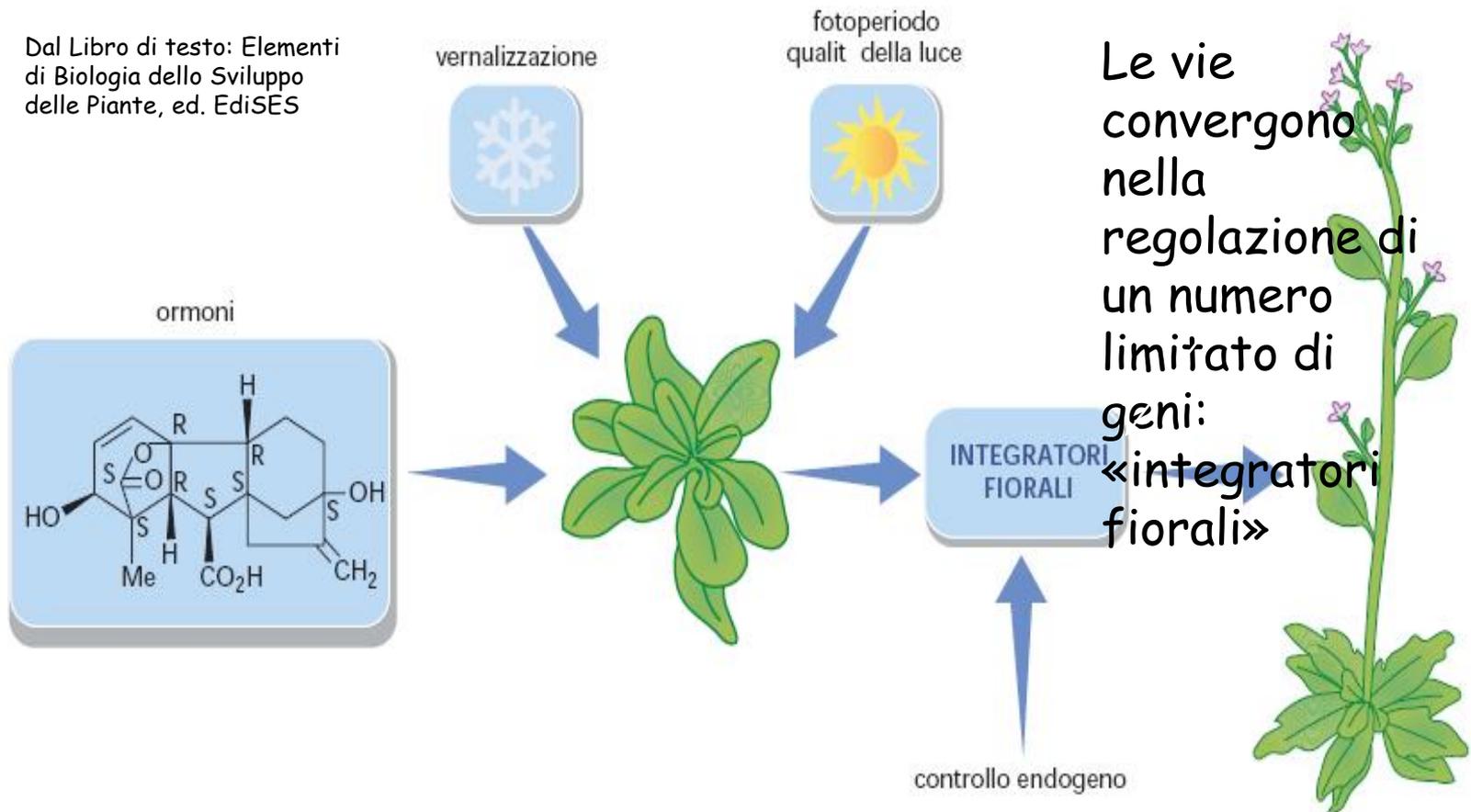
Ad oggi sono stati individuati circa **80 loci coinvolti** nella transizione fiorale di *Arabidopsis*.

Mutazioni in uno di questi geni determinano variazioni nel periodo di fioritura cioè rallentano o accelerano il processo.

**Il blocco completo della transizione fiorale non è mai determinato da mutazioni in un singolo gene.**

Ciò sta a dimostrare che possono esserci **vie parallele d'induzione della fioritura** e una ridondanza dei geni che controllano questo processo.

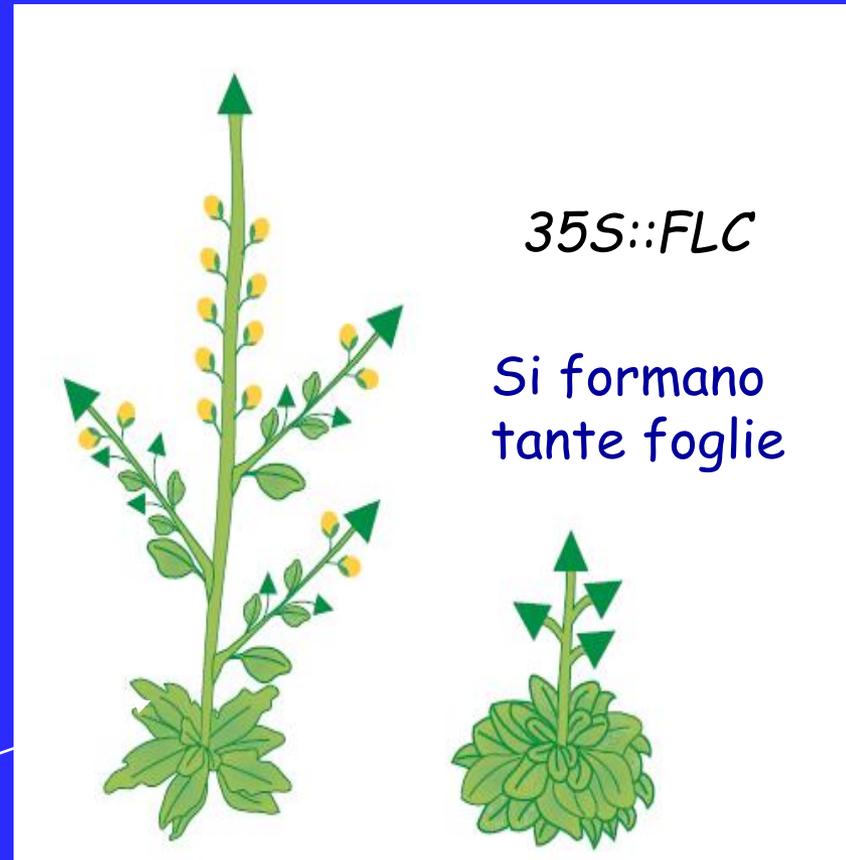
In *Arabidopsis* sono state individuate 4 vie che controllano l'induzione fiorale e cioè la **via che dipende dal fotoperiodo**, quella che **dipende dalla temperatura** (vernalizzazione), una **via autonoma** caratterizzata dall'attivazione di geni indipendentemente dai fattori esterni ed **un'altra via** che è costituita dai geni che codificano per le proteine implicate nella **biosintesi delle gibberelline**.



Tutte le vie cooperano nella regolazione di un certo numero di geni definiti "**integratori fiorali**", la loro corretta attività permette il complesso processo della fioritura, fra cui **FLOWERING LOCUS T (FT)** e **SUPPRESSOR OF OVEREXPRESSION OF CONSTANS 1 (SOC1)**. La via autonoma. E' regolata da geni indipendenti dagli stimoli esterni. Il ruolo principale delle componenti della via autonoma è quello di **reprimere FLOWERING LOCUS C (FLC)**, un FT della famiglia MADS-box.

**FLC** infatti **controlla negativamente** la **transizione floreale** reprimendo i geni implicati nella via del fotoperiodo, della vernalizzazione e delle gibberelline.

Mutazioni di FLC determinano una precoce transizione fiorale al contrario la sua sovraespressione la ritarda.



# La via autonoma promuove la fioritura indirettamente

Dal Libro di testo: Elementi di Biologia dello Sviluppo delle Piante, ed. EdISES

- Infatti è mediante la repressione di *FLC* che stimoli ambientali, come il fotoperiodo e la temperatura, o endogeni come le gibberelline, promuovano la trascrizione dei geni propri della fioritura: *LFY*, *SOC1*, *AP1*

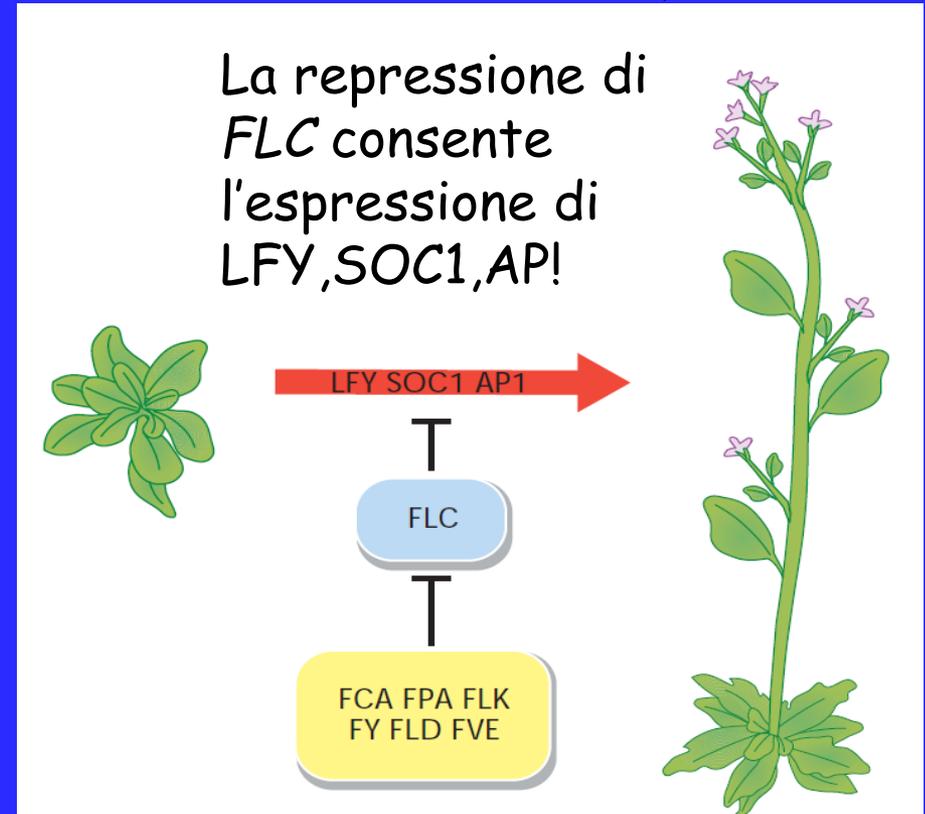


Fig. 6.4 → *FLC* è controllato negativamente dai fattori codificati dai geni che costituiscono la via autonoma.

Le varie componenti della via autonoma (*FCA*, *FPA*, *FLK*, *FY*, *FLD*, *FVE*) hanno come funzione principale quella di prevenire l'espressione di *FLOWERING LOCUS C (FLC)*, che controlla negativamente l'espressione di geni quali *LEAFY (LFY)*, *SOC1* e *APETALA1 (AP1)*, la cui espressione è necessaria affinché possa avvenire il processo di transizione florale.

# I geni della via autonoma inibiscono *FLC* attraverso varie strategie

- Molti geni codificano per proteine in grado di regolare negativamente l'espressione genica sia a livello trascrizionale che post-trascrizionale, altri funzionano sul rimodellamento della cromatina.
- Alcuni codificano per fattori che si legano al DNA e cambiano la conformazione della cromatina rendendola inaccessibile alla RNA polimerasi (inibizione della trascrizione), altri codificano per proteine che si legano all'mRNA del gene bersaglio, impedendone la traduzione, altri sono fattori richiesti per la deacetilazione degli istoni a livello del locus *FLC* (la deacetilazione rende la cromatina inattiva mantenendo il locus non accessibile alla trascrizione).

Lo stimolo ambientale che maggiormente controlla l'induzione florale è la durata del giorno rispetto alla notte, chiamato **FOTOPERIODO**.

Ci sono piante che fioriscono solamente quando la lunghezza del dì supera un certo valore minimo, queste piante vengono chiamate **longidiurne** (16 ore di luce ed 8 di buio). Piante **brevidiurne** fioriscono quando le ore di luce sono inferiori a 8 (giorno corto) e le ore di buio sono superiori a 16. Le piante neutrodiurne o indifferenti fioriscono indipendentemente dalla lunghezza del giorno/notte.

Le piante brevidiurne sono **longinotturne**: la fioritura viene bloccata da una breve illuminazione con luce rossa data a metà della lunga notte. Questo blocco, però, si annulla se l'illuminazione con luce rossa è seguita da un'illuminazione con luce estremo rossa.

L'organo della pianta che riceve lo stimolo fotoperiodico è la foglia soprattutto le giovani foglie.

Il controllo della fioritura da parte del fotoperiodo è mediato dal ritmo circadiano e da fotorecettori quali il **fitocromo** ed i **criptocromi**.

Questi fotorecettori percepiscono luce di diversa lunghezza d'onda. **I fitocromi percepiscono la luce rossa ed i criptocromi la luce blu.**

L'orologio circadiano è un oscillatore biologico che genera segnali nell'arco delle 24 ore. Ogni orologio circadiano è in grado di sincronizzare quotidianamente la propria oscillazione con l'ambiente circostante.

**PHYA (PHYTOCRHOME)**  
uno dei 5 geni che codificano per i fitocromi in *Arabidopsis*, è capace di discriminare tra il rosso ed il buio.

**CRY2** uno dei 2 geni che codificano per i criptocromi responsabili della percezione della luce blu.

**CO** sembra essere al centro della via del fotoperiodo, agendo come attivatore di **FT** (*Flowering Locus T*) e **SOC1**

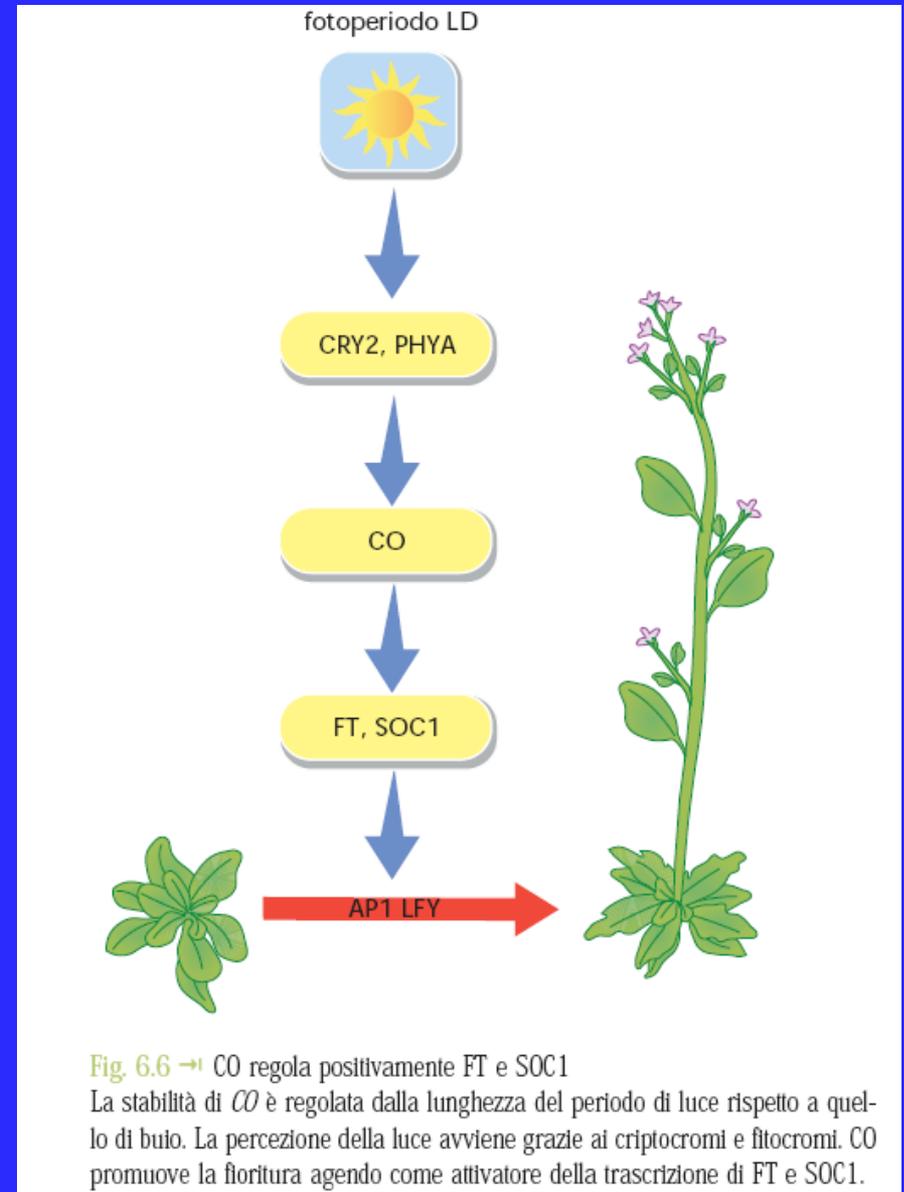


Fig. 6.6 → CO regola positivamente FT e SOC1

La stabilità di **CO** è regolata dalla lunghezza del periodo di luce rispetto a quello di buio. La percezione della luce avviene grazie ai criptocromi e fitocromi. **CO** promuove la fioritura agendo come attivatore della trascrizione di **FT** e **SOC1**.

La qualità e la quantità della luce sono percepite dai fotorecettori. Elaborate dall'orologio circadiano e tradotte in segnale che attivano i geni responsabili del controllo della fioritura.

**CO** è il componente centrale della via del fotoperiodo e funziona attivando la fioritura. Questo gene codifica per un fattore di trascrizione "zinc finger" che attiva la trascrizione di geni bersaglio.

Come è stato dimostrato ?

Piante transgeniche che sovraesprimono **CO** fioriscono sotto qualsiasi fotoperiodo prima del wt.

**CO** da solo non è in grado di promuovere la fioritura, ma necessita di **FT** (*Flowering Locus T*), infatti piante che esprimono **CO**, ma non **FT** non sono in grado di fiorire.

**FT** agisce a valle di **CO** nella via del fotoperiodo.

Studi recenti hanno dimostrato che la rete genetica che controlla la fioritura è localizzata nel floema della pianta.

*CO*, *FT* ed altri geni che regolano la fioritura attraverso la via del fotoperiodo sono espressi nel floema della foglia e del fusto, **ma non nel meristema apicale**. In particolare *FT* è espresso nella foglia e la sua proteina può spostarsi attraverso il floema fino all'apice caulinare. Una volta raggiunto l'apice, *FT* promuove la transizione fiorale attivando tutta la serie di geni.

***FT* risponde alle caratteristiche del famoso florigeno tanto cercato negli anni passati!!!**

Un altro fattore importante per la transizione fiorale è la **vernalizzazione**, necessaria per indurre molte piante a fiorire, ad es. *Arabidopsis*.

La vernalizzazione è l'esposizione della pianta per tempi più o meno lunghi a basse temperature, questo permette, ad es., ad una pianta di fiorire solo in primavera cioè dopo aver superato il freddo invernale, quando le condizioni ambientali sono più favorevoli alla crescita della pianta.

**La vernalizzazione controlla oltre la fioritura anche il numero di foglie prodotte.**

Il processo è quantitativo perchè maggiore è l'esposizione al freddo più veloce è la fioritura.

**Più di 40 anni fa è stato dimostrato che il sito della pianta che dà la risposta a fiore in risposta alla percezione del freddo è il meristema caulinare.**

Esperimenti che prevedevano il raffreddamento di vari organi isolati dalla pianta e poi coltivati *in vitro* hanno infatti dimostrato che sottoponendo a vernalizzazione solo l'apice vegetativo o tutta la pianta si induceva la fioritura.

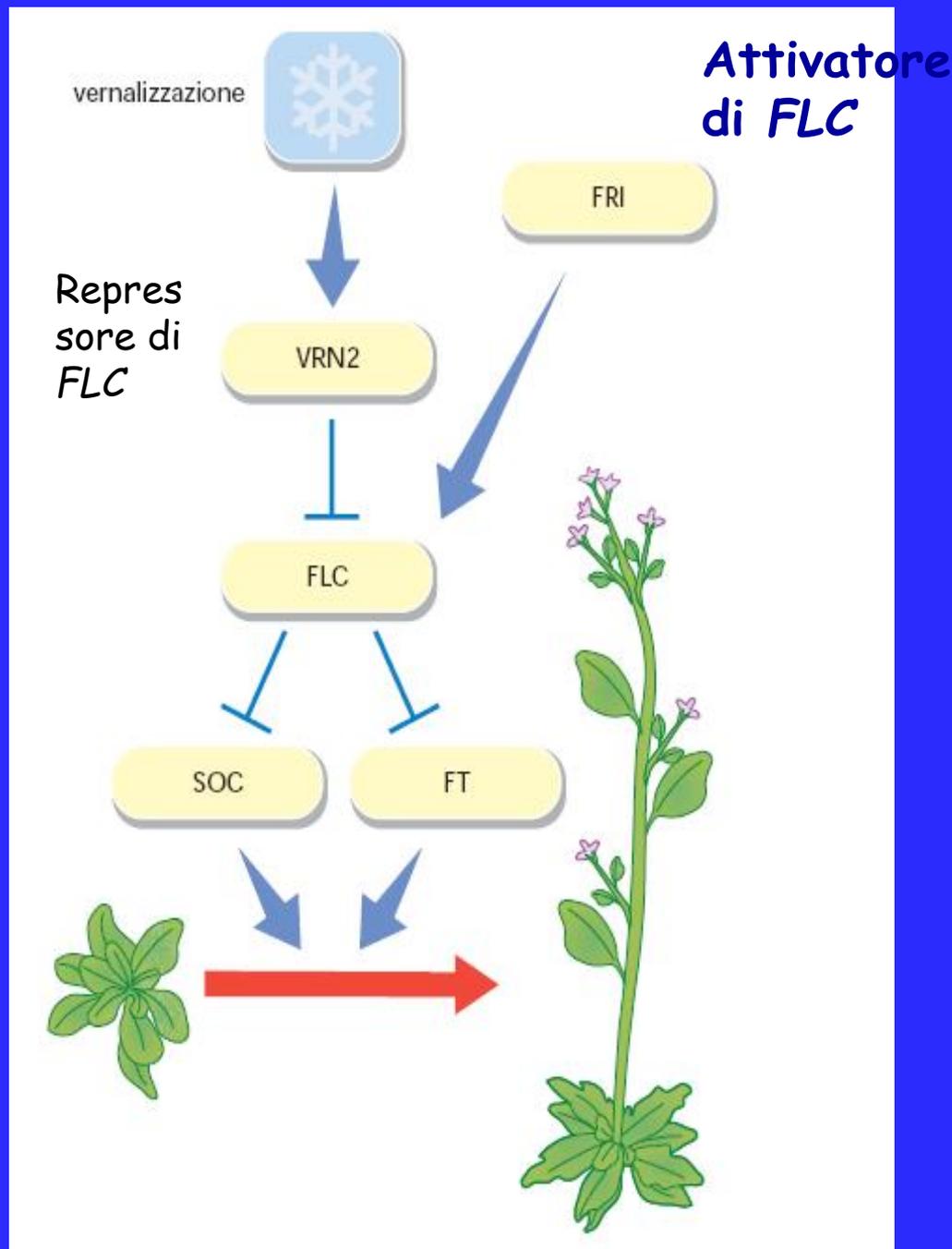
Mediante l'analisi di mutanti insensibili al freddo è stato possibile individuare i geni coinvolti in questo processo. I due geni principalmente coinvolti sono **FRIGIDA (FRI)** e **FLC**.

Piante **mutate** per questi geni fioriscono **precocemente** indipendentemente dall'esposizione al freddo.

I geni **FRI** e **FLC** agiscono sul processo d'induzione della fioritura **inibendolo** e questa inibizione viene annullata da trattamenti a basse temperature.

Altri geni, **VERNALIZATION1** e **2 (VRN1** e **VRN2)** sono necessari per mantenere nel tempo gli effetti della vernalizzazione. **VRN1** e **2** agiscono inibendo l'espressione di **FLC** (inibitore della fioritura) e quindi promuovendo indirettamente la fioritura.

*VRN1* e *2* mantengono gli effetti della vernalizzazione. *VRN2* inibisce *FLC*, che se espresso inibirebbe *SOC* ed *FT* impedendo la fioritura. La repressione di *FLC* da parte di *VRN1* e *2* promuove la fioritura perché rende possibile l'espressione di *SOC* ed *FT*



**Le gibberelline (GA) controllano la fioritura in Arabidopsis.**

Somministrando l'ormone a mutanti con tardiva fioritura è possibile ripristinare il processo nei tempi giusti. Inibitori della sintesi delle gibberelline bloccano la formazione dei fiori. Mutanti con difetti nella biosintesi di questi ormoni hanno il processo florale bloccato o alterato.

Da queste osservazioni è stata definita **la via delle gibberelline** come possibile componente di controllo del processo florale.

Le GA sono strettamente necessarie per l'induzione della fioritura negli ecotipi **brevidiurni** mentre sembrano poco attive nelle piante che fioriscono a giorno lungo.

**La via delle GA comunque sembra controllare tutto il processo indipendentemente dal fotoperiodo e dalla vernalizzazione.**

Nella via dipendente dalle GA intervengono alcuni fattori di trascrizione, in particolare *GIBBERELLIC ACID INSENSITIVE (GAI)* e *REPRESSOR OF GA (RGA)*. Questi geni (fattori di trascrizione della famiglia *GRAS*) reprimono la trascrizione di geni coinvolti nell'attuazione della risposta alle GA.

Un altro ormone coinvolto nella fioritura è l'acido abscissico. L'ABA inibisce il processo.

Mutanti insensibili all'ABA o carenti nella sua sintesi fioriscono precocemente indipendentemente dal fotoperiodo.

Infine sono stati identificati geni che, anche se non appartengono alle vie di controllo della fioritura, se bloccati, inducono una precoce fioritura.

**Sono geni che reprimono la fioritura.**

In assenza di regolatori specifici del processo, la fioritura viene attivata dall'inibizione dei geni repressori. **Lo stato vegetativo è mantenuto dall'azione di questi geni.**

**Lo stato vegetativo è necessario alla pianta affinché possa raggiungere lo stadio fisiologico migliore per sostenere il dispendio di energia richiesto per la fioritura e per la successiva fase di fecondazione e produzione delle nuove generazioni.**

# Le vie di controllo della fioritura convergono a livello degli integratori fiorali

- Quali sono?
- *LEAFY (LFY) interrompe la crescita vegetativa*
- *APETALA1 (AP1) e CAULIFLOWER (CAL) sono parzialmente ritondanti e le proteine codificate hanno similarità aminoacidica del 76%*
- A cui devono aggiungersi *SOC1* ed *FT*

Nelle piante con infiorescenza indeterminata, il meristema dell'infiorescenza rimane nella zona apicale ed i meristemi fiorali si organizzano lateralmente e non si ha mai la formazione di un fiore terminale.

In *Arabidopsis* il gene **TERMINAL FLOWER1 (TFL1)** è responsabile di questa condizione.

Mutanti *tfl* sviluppano un fiore terminale spesso anomalo. *TFL1* è responsabile del mantenimento dell'identità del meristema dell'infiorescenza e agisce reprimendo i geni d'identità del meristema fiorale.