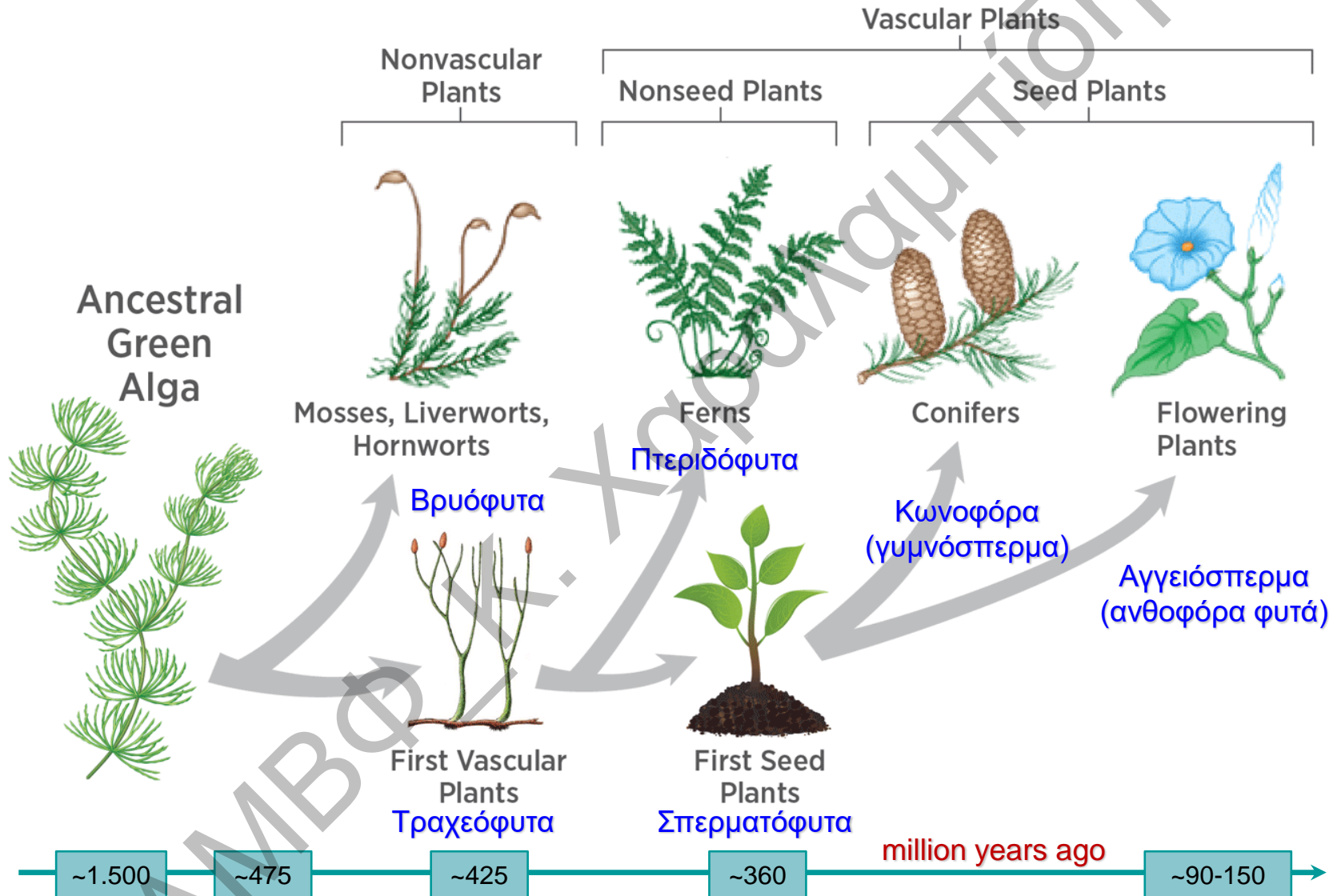

FLOWER DEVELOPMENT

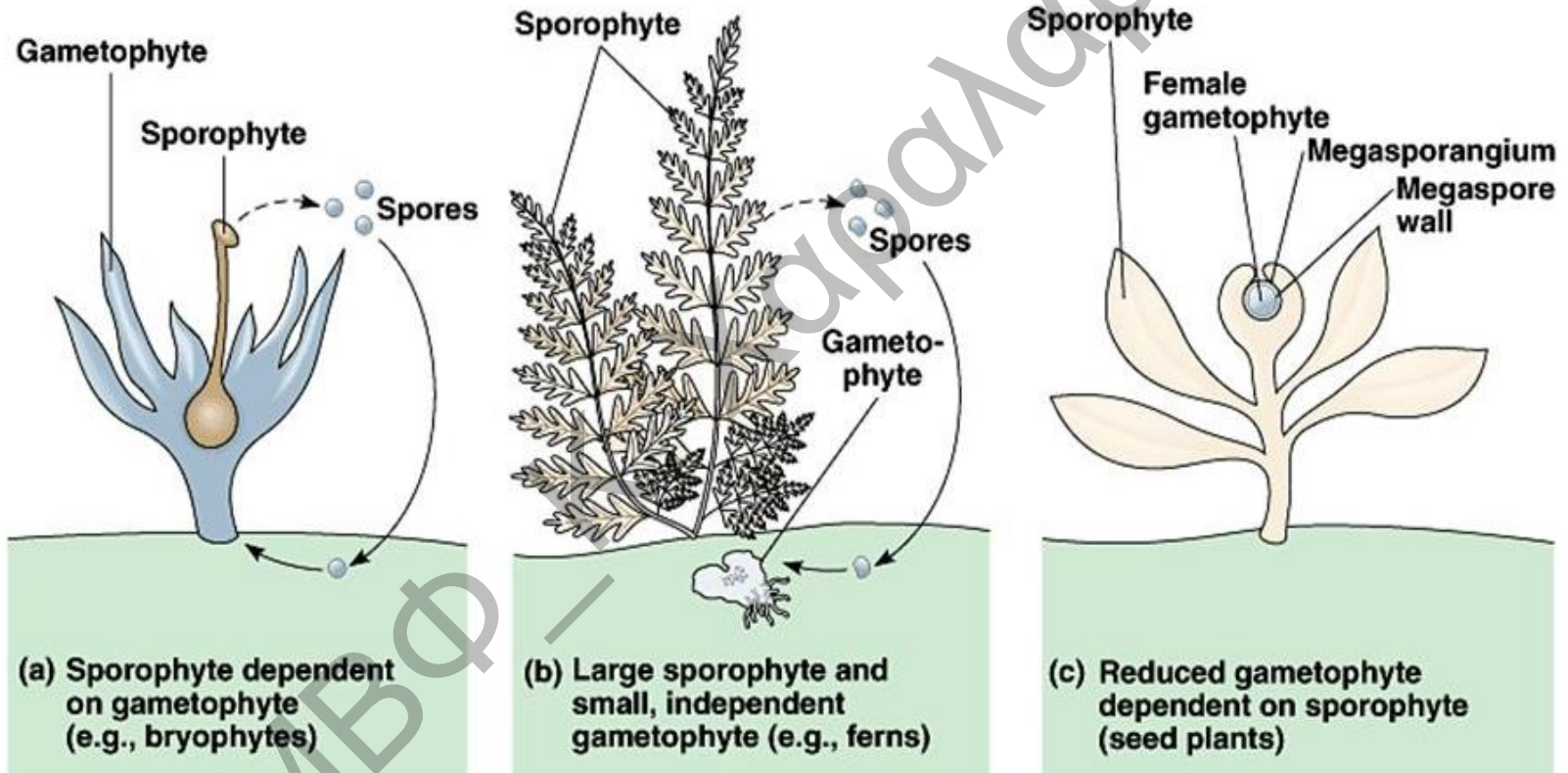


Εξέλιξη των ανθοφόρων φυτών

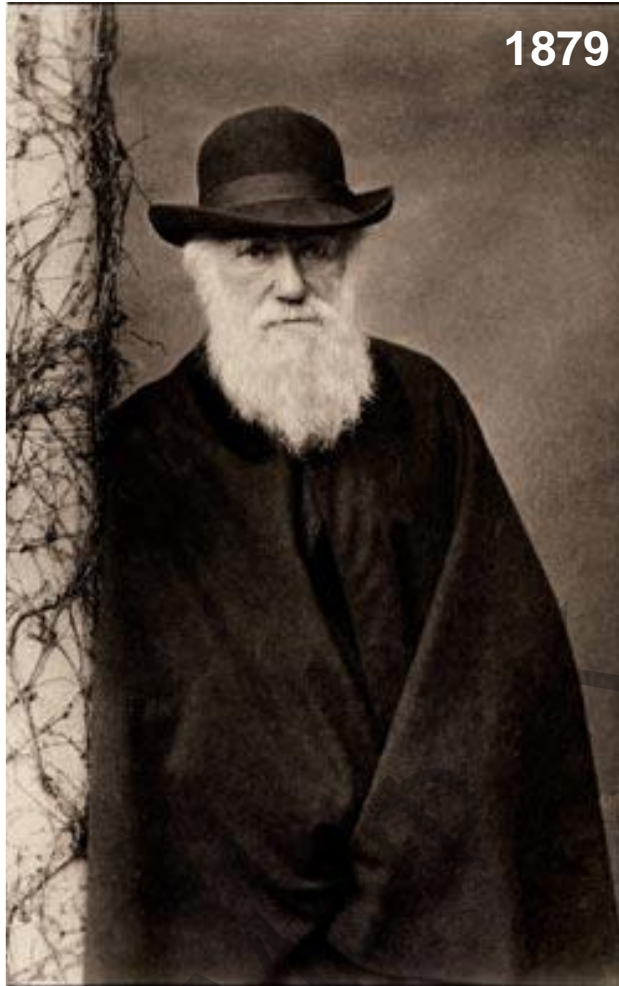


Life cycle switch in land plants

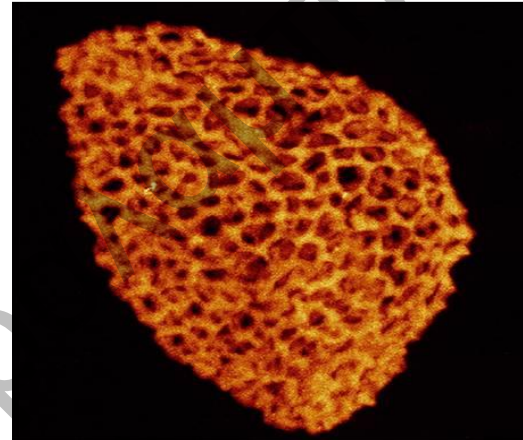
■ Gametophyte (n)
■ Sporophyte ($2n$)



Τα άνθη συνιστούν ένα «απαίσιο» μυστήριο... *natura non facit saltum*



απολιθωμένος κόκκος γύρης ηλικίας 243 εκατομμυρίων ετών



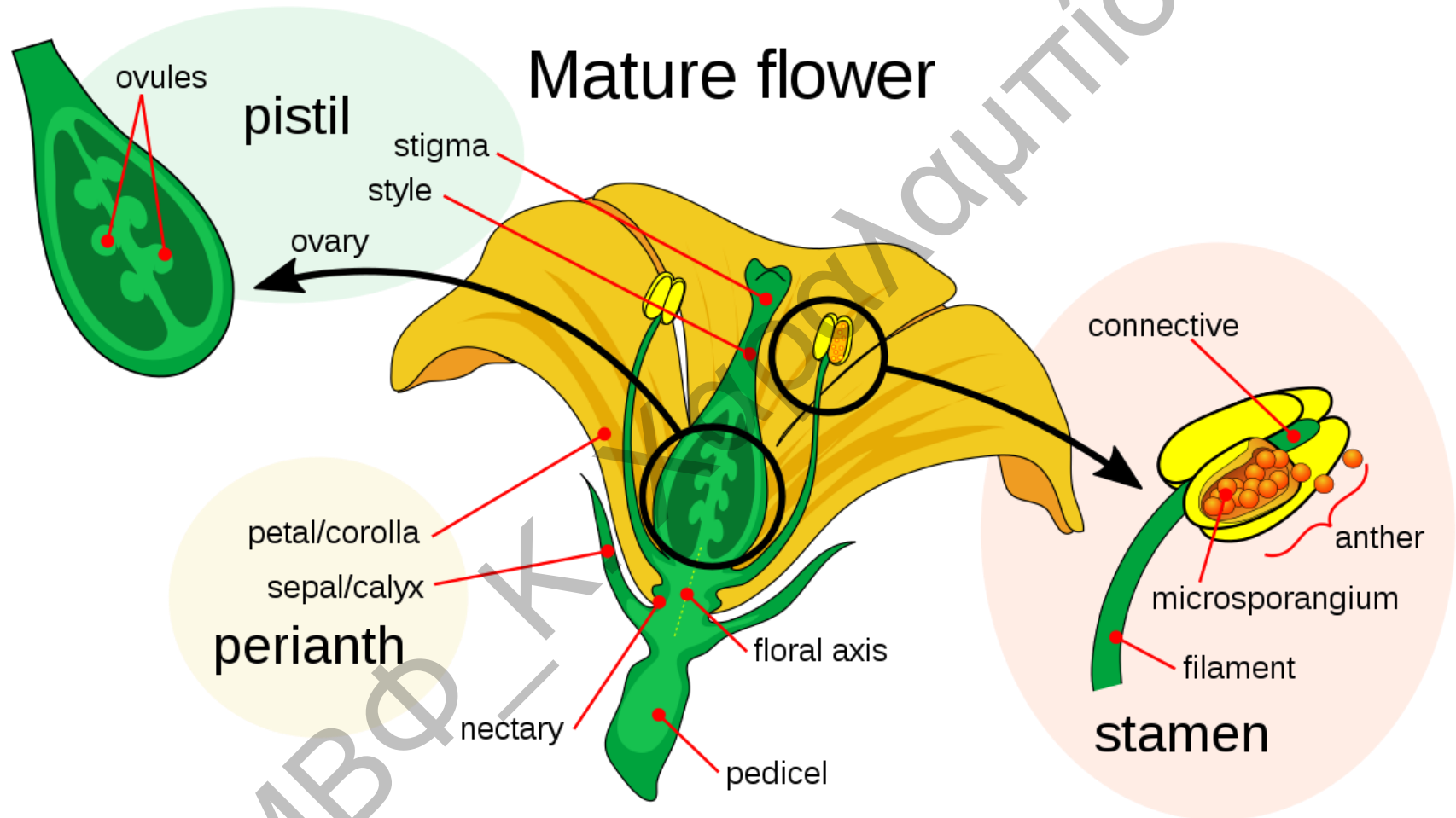
Η εξέλιξη των ανθοφόρων φυτών είχε χαρακτηριστεί από τον Δαρβίνο «**ένα περίπλοκο φαινόμενο**» και η εμφάνιση των ανθέων «**ένα απαίσιο μυστήριο**», καθώς η φύση και η εξέλιξη δεν κάνει άλματα.



Τα άνθη συνιστούν ένα «απαίσιο» μυστήριο...



Ανατομία άνθους σπερματοφύτων



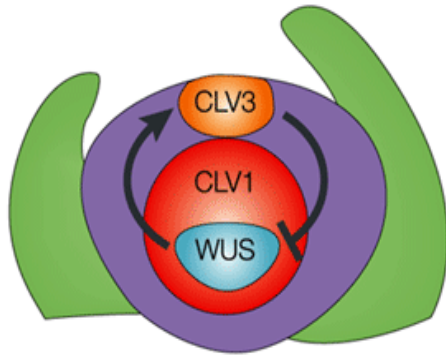
Ανάπτυξη του άνθους

- Ο βλαστός, τα φύλλα, και τα άνθη αναπτύσσονται κατά ένα διαδοχικό τρόπο από το **ακραίο μεριστώμα του βλαστού (AMB)**.
- Κατά τη διάρκεια της βλαστητικής ανάπτυξης έχουμε τη διατήρηση του AMB, στο οποίο οι καταβολές των φύλλων αναπτύσσονται από **τα πλάγια τμήματα** του με στερεοτυπική διάταξη.
- Κατά τη διάρκεια της αναπαραγωγικής ανάπτυξης έχουμε τη δημιουργία **αξονικών μεριστωμάτων** στις μασχάλες των φύλλων τα οποία μετατρέπονται είτε σε **μεριστώματα ταξιανθίας** είτε σε **ανθικά μεριστώματα**.
- Τα μεριστώματα ταξιανθίας δημιουργούν **νέες πλάγιες ταξιανθίες**, ενώ τα ανθικά μεριστώματα οδηγούν στην ανάπτυξη ενός **τερματικού άνθους** μετά την πλήρη διαφοροποίηση των κυττάρων σε ανθικά όργανα.

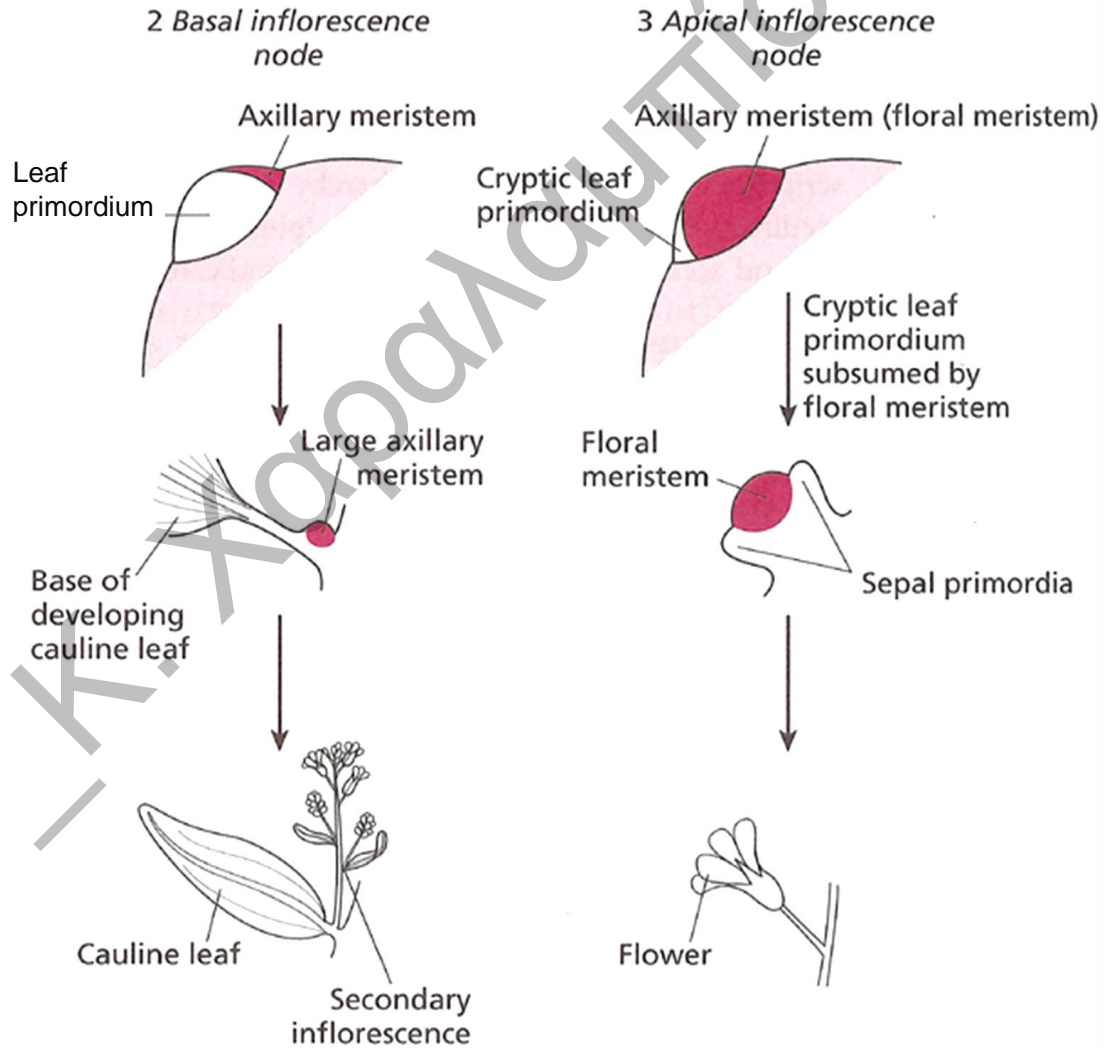
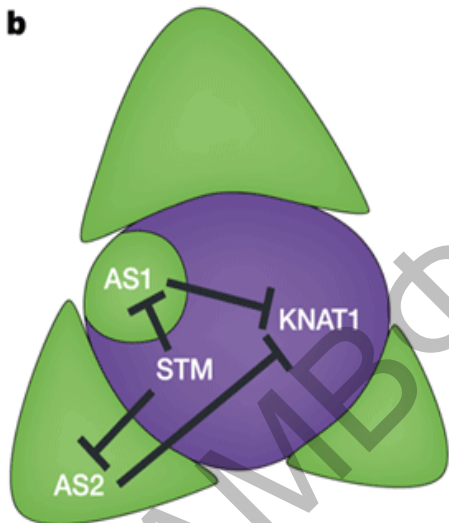


Δράση του ακραίου και αξονικού μεριστώματος του βλαστού

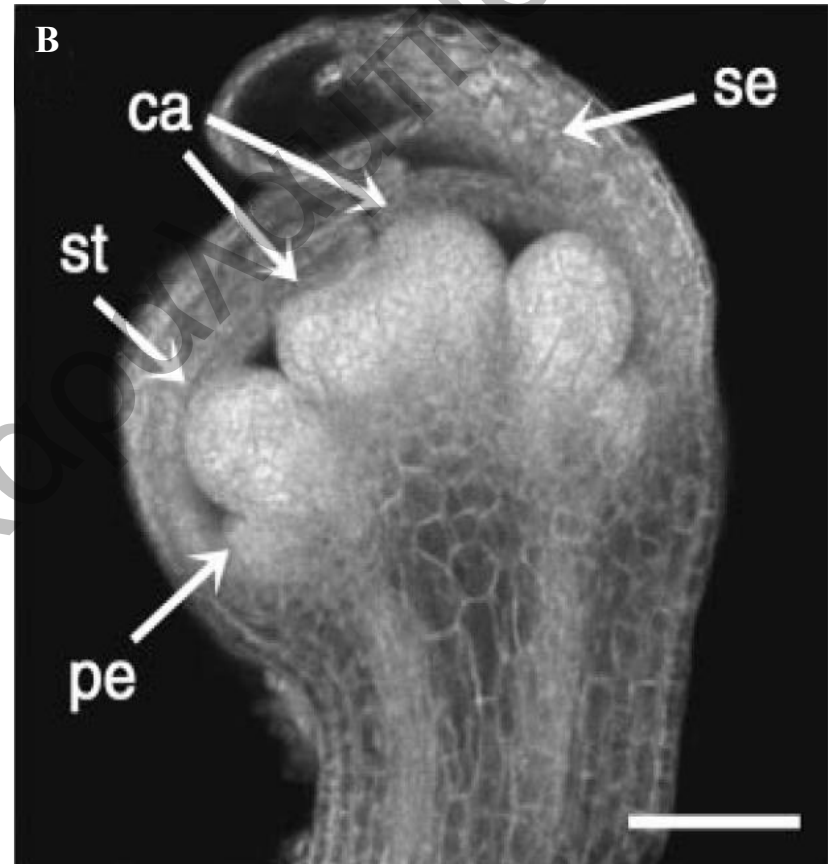
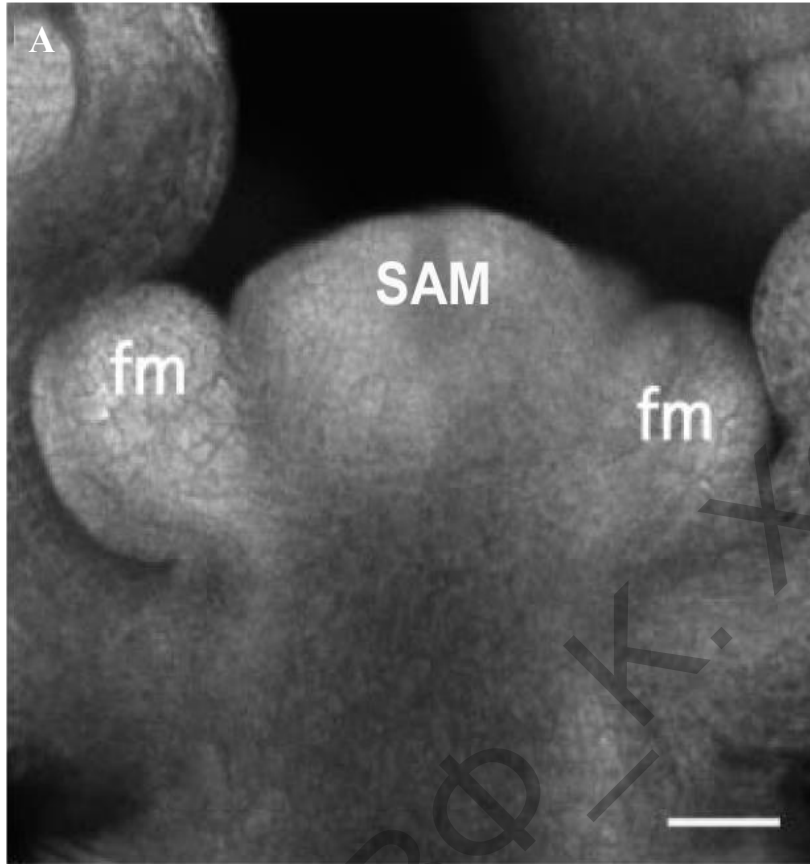
a



b

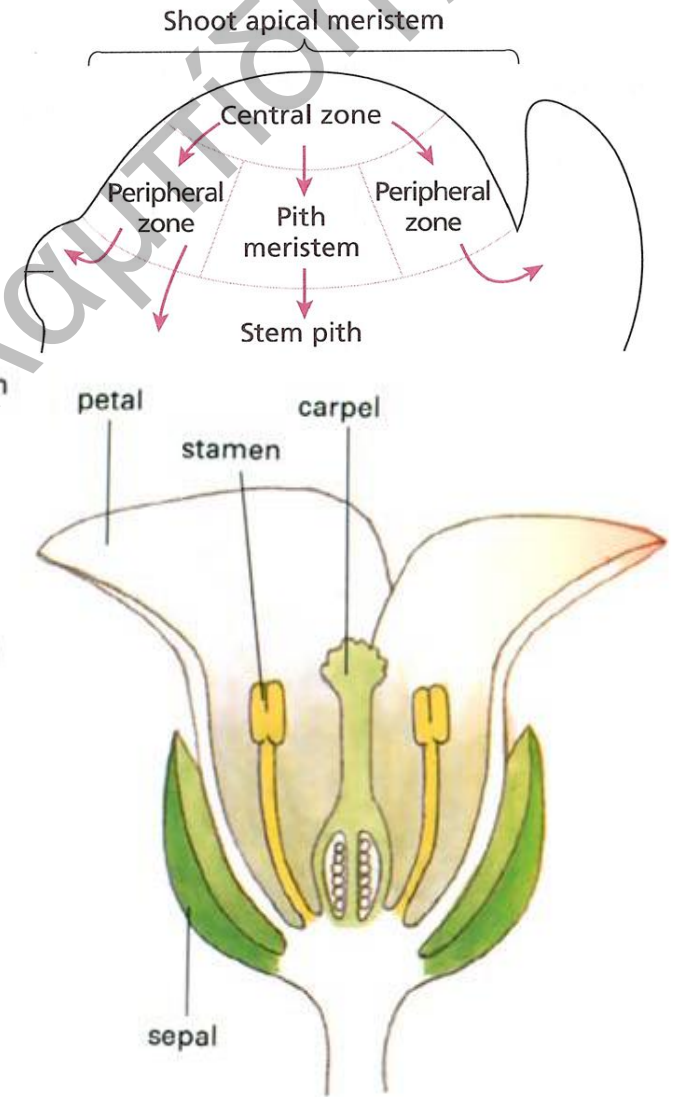
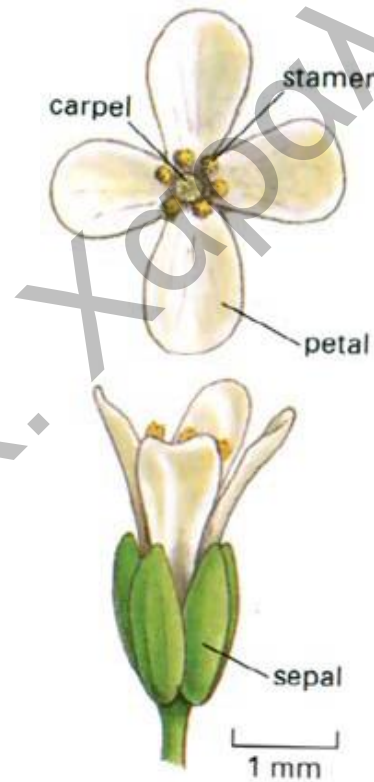
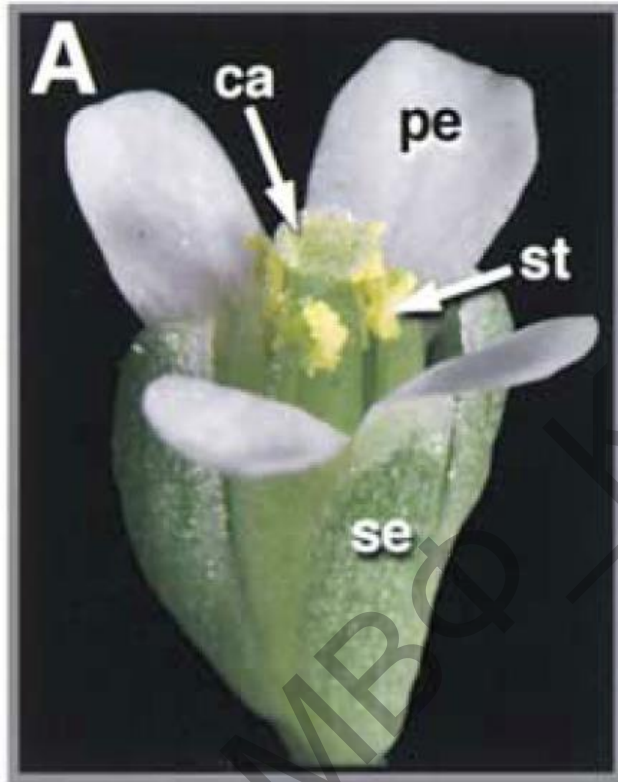


Shoot apical meristem & Floral meristem activity



Ανατομία του άνθους στο *Arabidopsis thaliana*

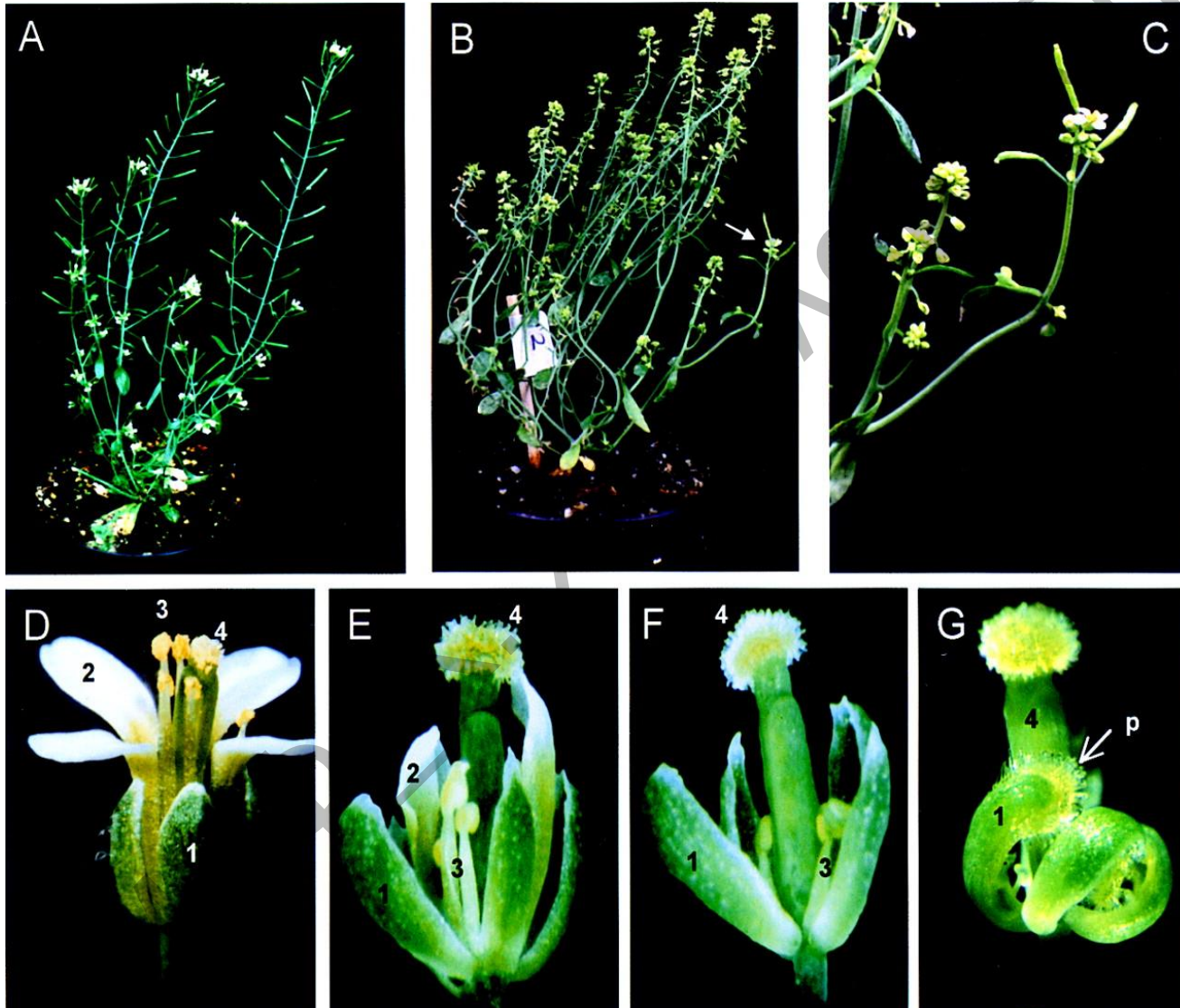
The shoot apical or inflorescent meristem becomes a **flower meristem**



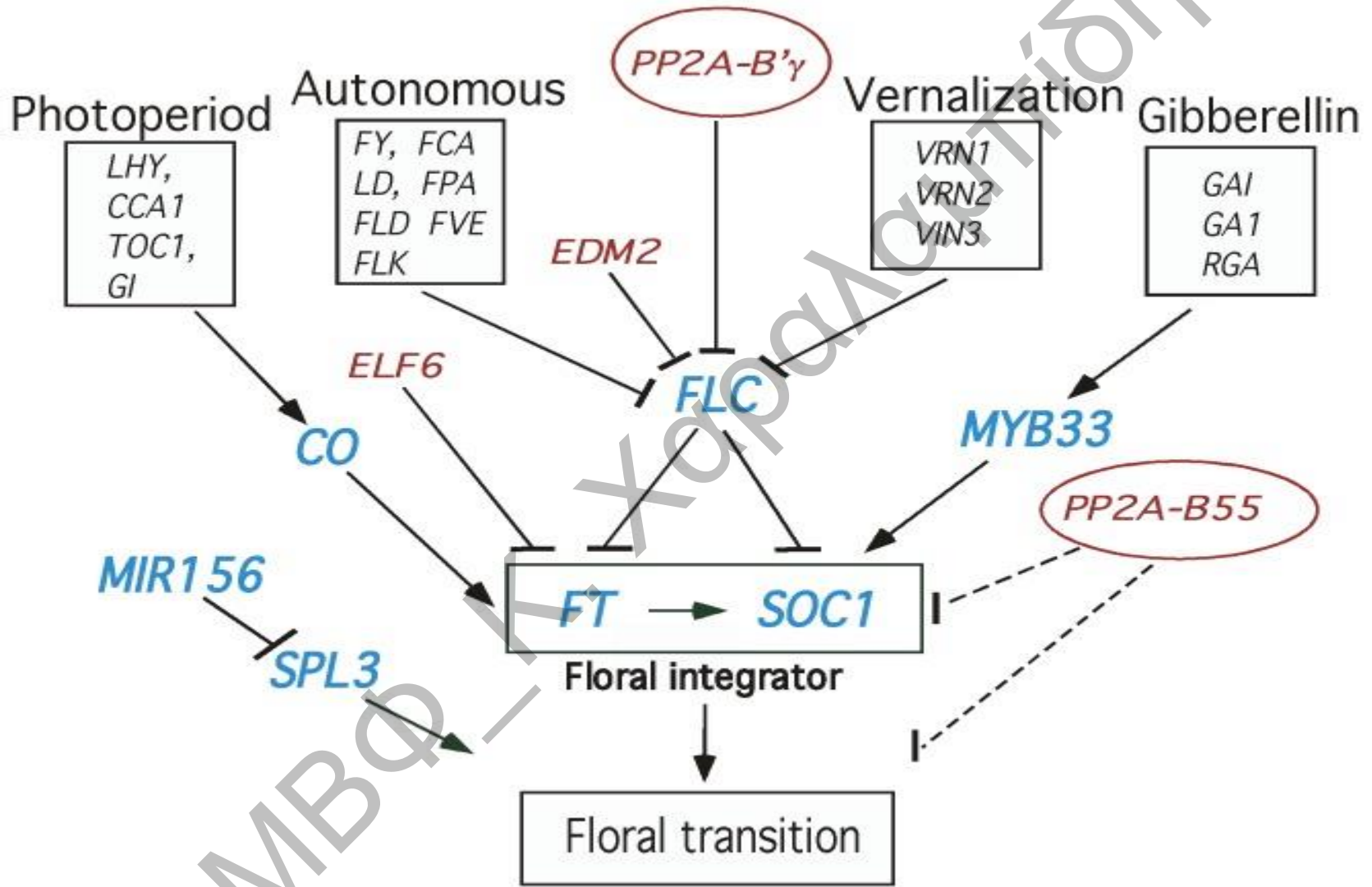
Δράση του AMB και των ανθικών μεριστωμάτων



Πρώτες μελέτες μετασχηματισμένων ανθέων στο *Arabidopsis*...



...και οι προσπάθειες κατανόησης του ρόλου των εμπλεκόμενων γονιδίων



Μοριακή γενετική των σταδίων ανάπτυξης του άνθους

- **Πρώτο στάδιο:** Απόκριση των φυτών σε μία σειρά περιβαλλοντικών και ενδογενών σιγιάλων, τα οποία του δίνουν το μήνυμα τα μεταβεί από την βλαστητική στην αναπαραγωγική φάση ανάπτυξης - **«γονίδια χρόνου άνθισης»** και **«γονίδια μεταγωγής σιγιάλων άνθισης»**.
- **Δεύτερο στάδιο:** Σύγκλιση όλων των επαγωγικών σιγιάλων και μονοπατιών για την ενεργοποίηση ενός μικρού αριθμού γονιδίων που ονομάζονται **«γονίδια μεριστωματικής ταυτότητας» (GMT)**, (meristem identity genes).
- **Τρίτο στάδιο:** Δράση των γονιδίων μεριστωματικής ταυτότητας και την ενεργοποίηση των **«γονιδίων καθορισμού της ταυτότητας των ανθικών οργάνων» (ΓΑΟ)**, (floral organ identity genes) ή **«ABC γονιδίων»** (ABC genes) σε διακριτές περιοχές του ανθικού μεριστώματος.
- **Τέταρτο στάδιο:** Τα ΓΑΟ επάγουν την μεταγραφή **«γονιδίων δόμησης των ανθικών οργάνων» (ΓΔΟ)**, (“organ building” genes), η δράση των οποίων οδηγεί στην εξειδίκευση των διαφορετικών κυτταρικών τύπων και ιστών που συνιστούν τα τέσσερα διαφορετικά ανθικά όργανα (σπονδυλώματα).



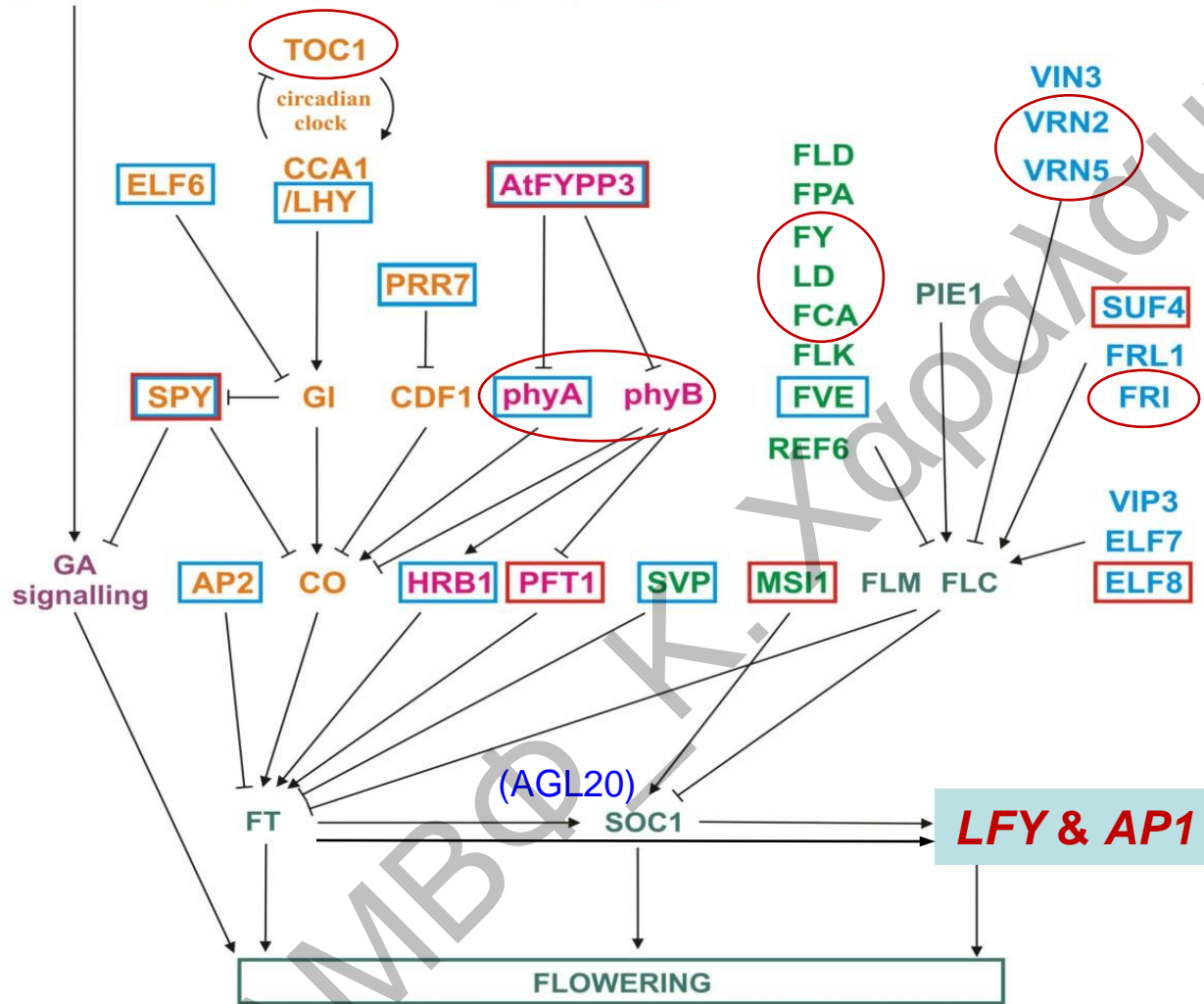
Μοριακή γενετική των σταδίων ανάπτυξης του άνθους

- Πρώτο στάδιο: Απόκριση των φυτών σε μία σειρά περιβαλλοντικών και ενδογενών σιγιάλων, τα οποία του δίνουν το μήνυμα τα μεταβεί από την βλαστητική στην αναπαραγωγική φάση ανάπτυξης - **«γονίδια χρόνου άνθισης»** και **«γονίδια μεταγωγής σιγιάλων άνθισης»**.
- Δεύτερο στάδιο: Σύγκλιση όλων των επαγωγικών σιγιάλων και μονοπατιών για την ενεργοποίηση ενός μικρού αριθμού γονιδίων που ονομάζονται **«γονίδια μεριστωματικής ταυτότητας»** (GMT), (meristem identity genes).
- Τρίτο στάδιο: Δράση των γονιδίων μεριστωματικής ταυτότητας και την ενεργοποίηση των **«γονιδίων καθορισμού της ταυτότητας των ανθικών οργάνων»** (ΓΑΟ), (floral organ identity genes) ή **«ABC γονιδίων»** (ABC genes) σε διακριτές περιοχές του ανθικού μεριστώματος.
- Τέταρτο στάδιο: Τα ΓΑΟ επάγουν την μεταγραφή **«γονιδίων δόμησης των ανθικών οργάνων»** (ΓΔΟ), (“organ building” genes), η δράση των οποίων οδηγεί στην εξειδίκευση των διαφορετικών κυτταρικών τύπων και ιστών που συνιστούν τα τέσσερα διαφορετικά ανθικά όργανα (σπονδυλώματα).

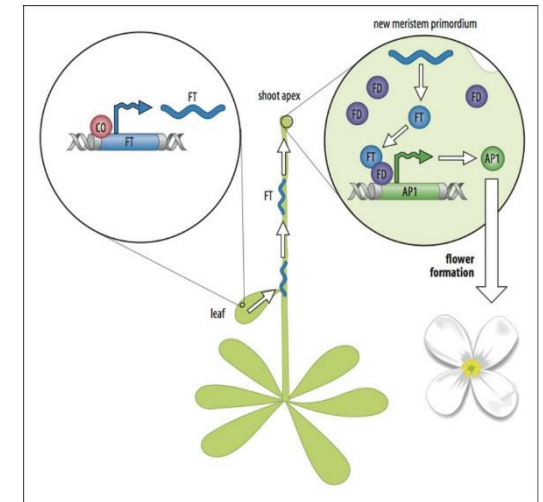
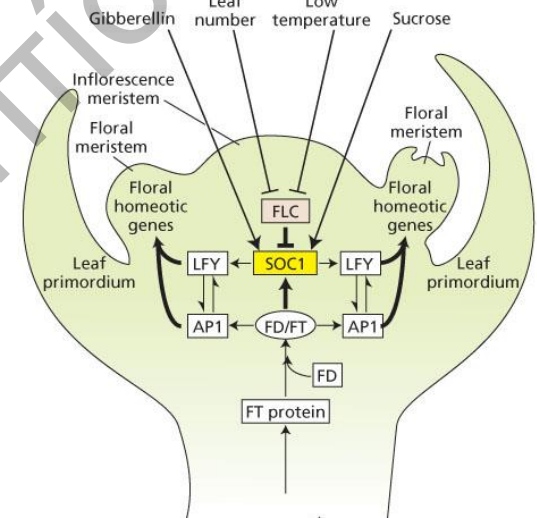


Πολλαπλά επαγωγικά μονοπάτια ελέγχουν του χρόνου άνθησης

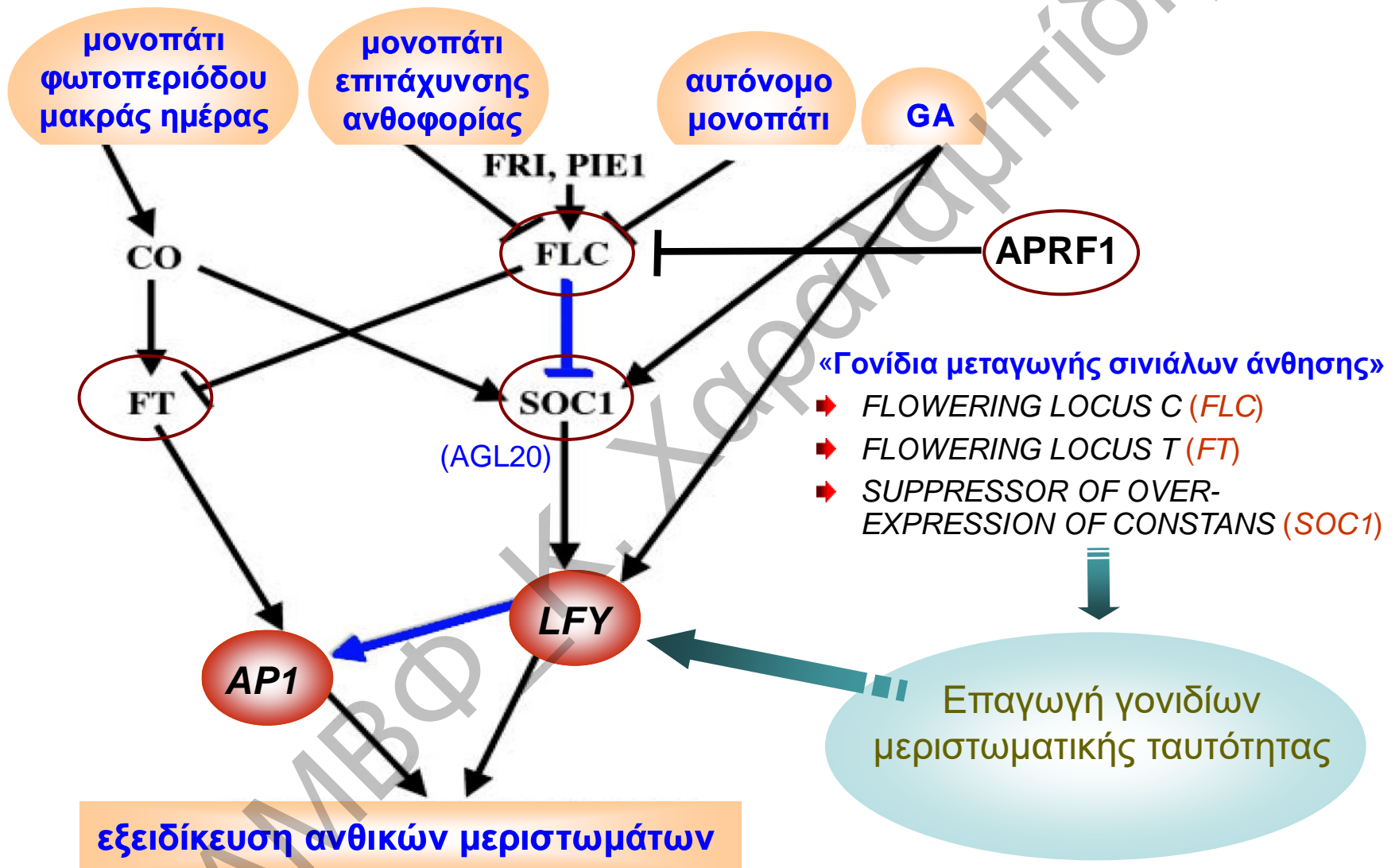
gibberellin **photoperiod** **light quality** **autonomous** **vernalization**



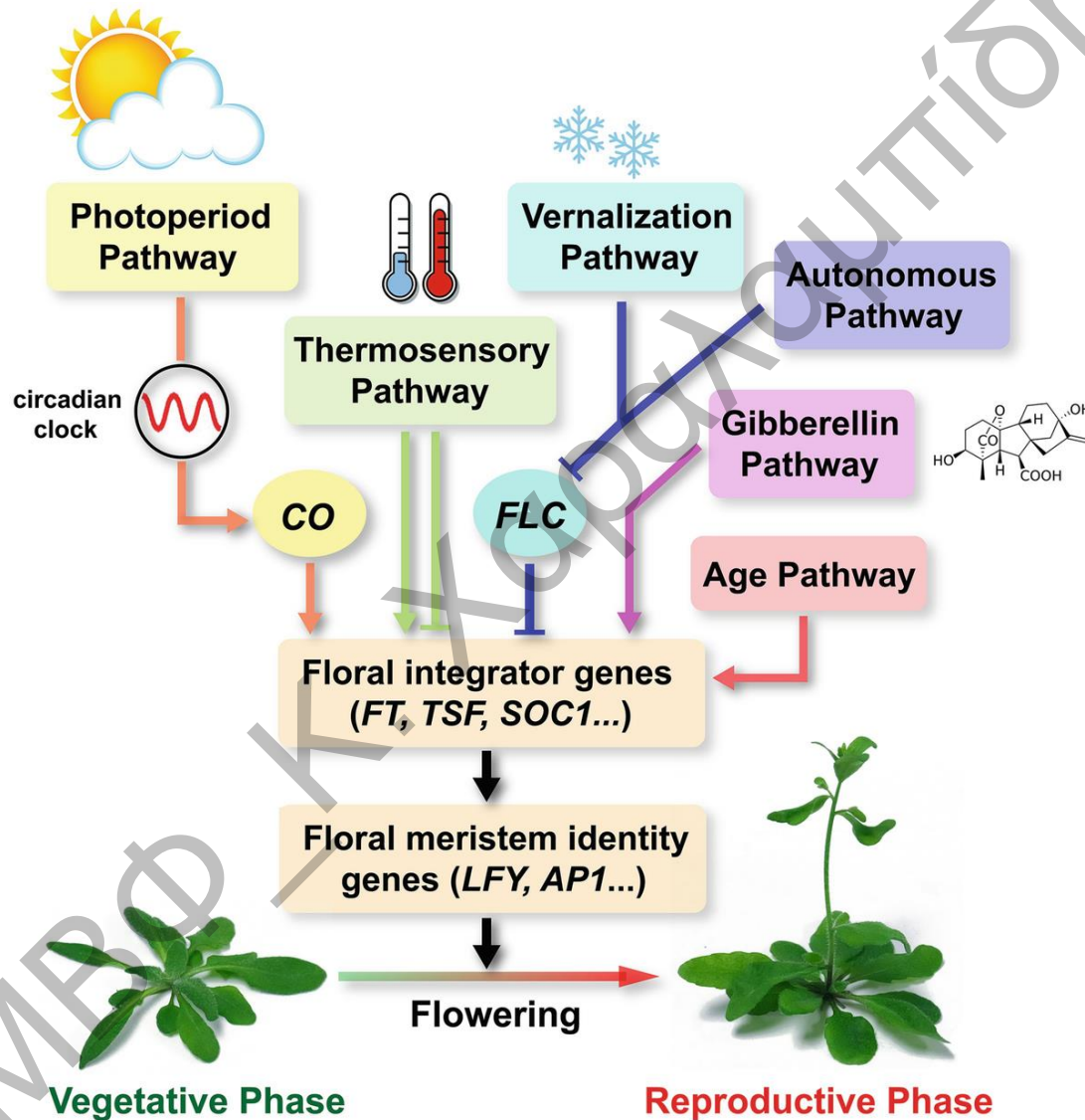
«γονίδια χρόνου άνθησης»



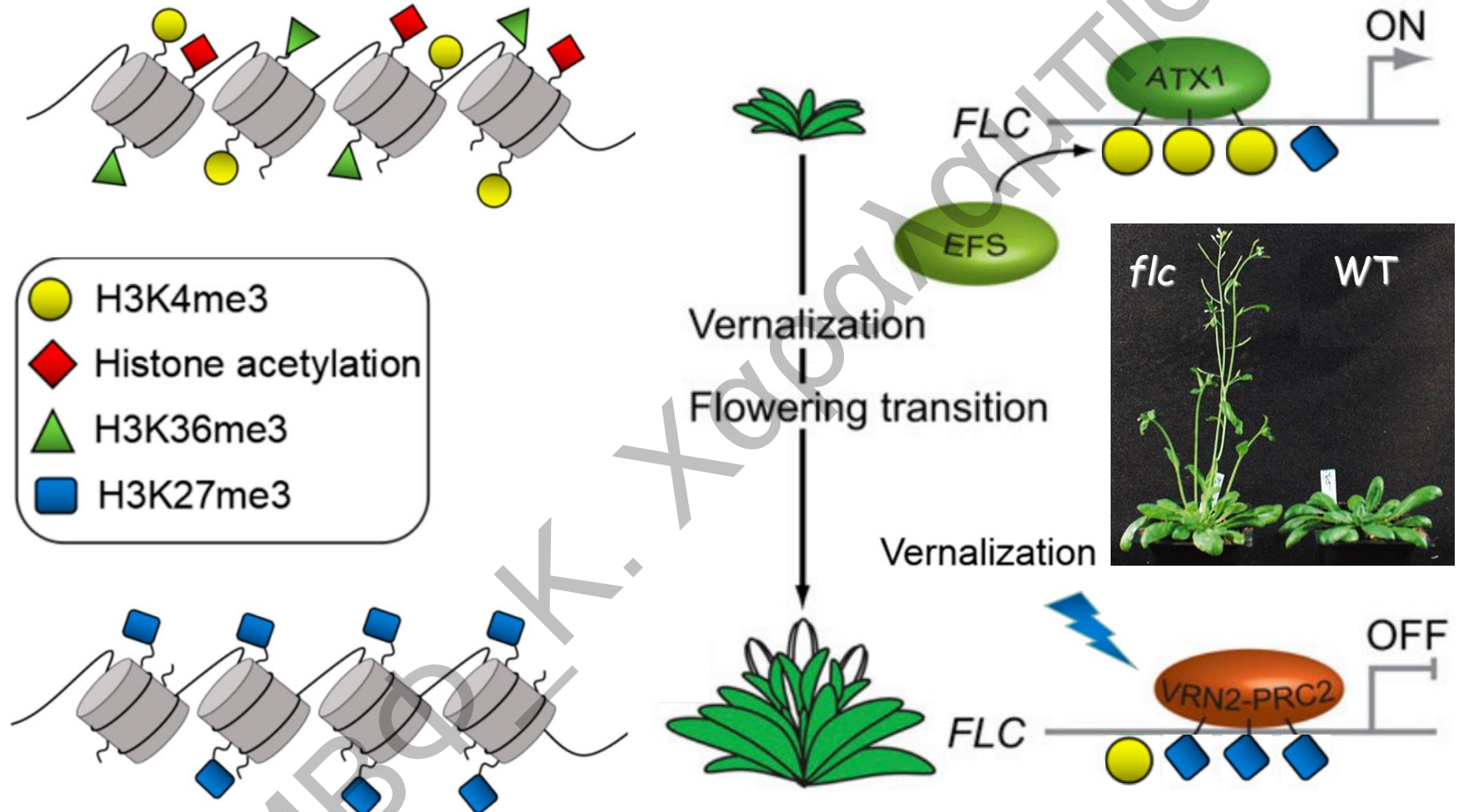
«Γονίδια μεταγωγής σιγιάλων άνθησης»



FLC is a master switch of various flowering pathways



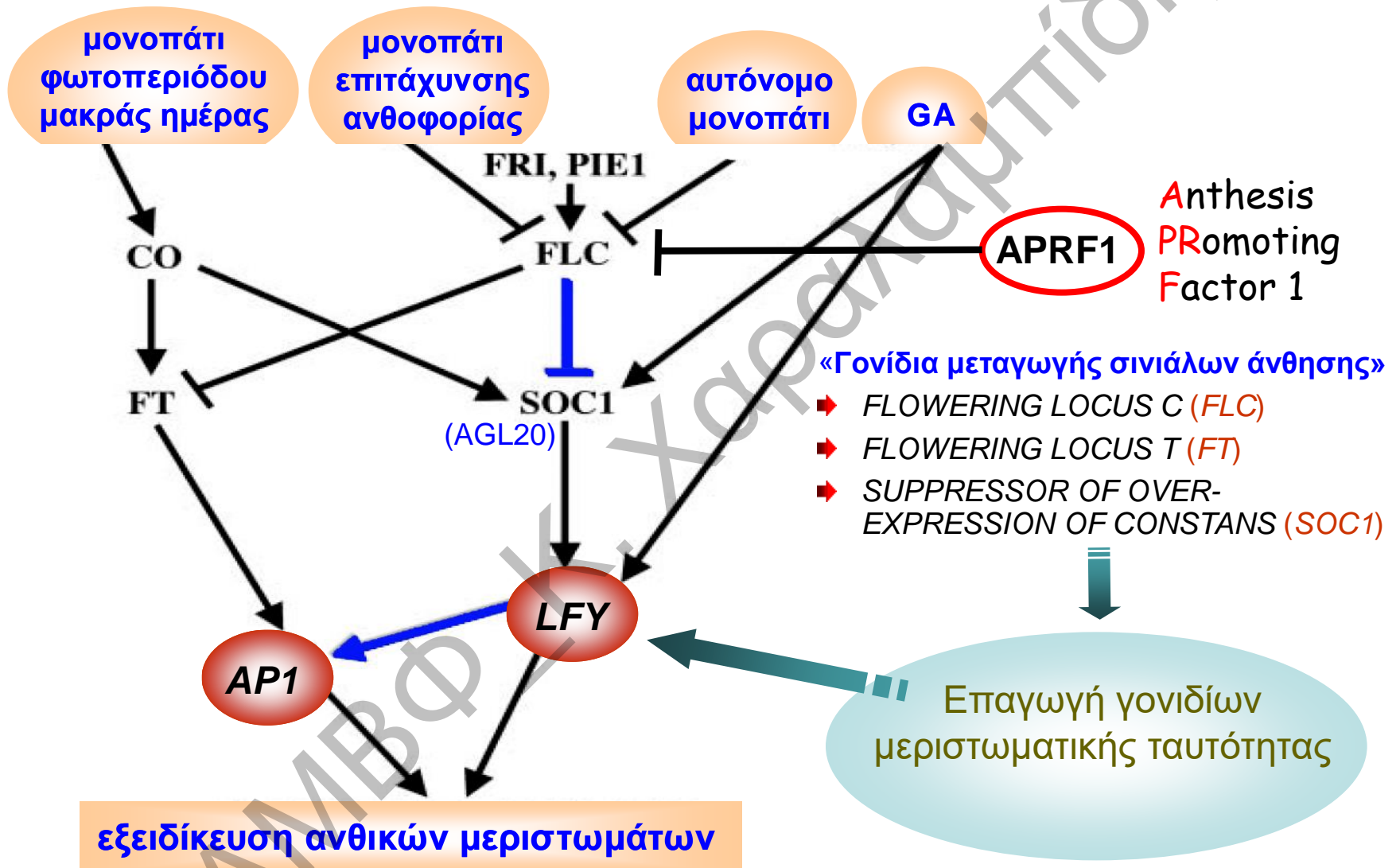
FLC regulation by histone methylation and acetylation



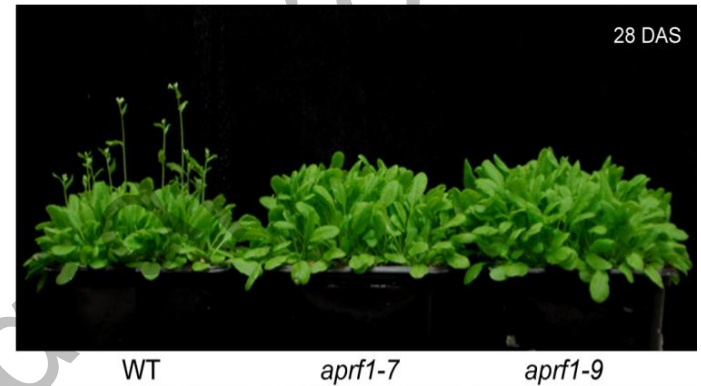
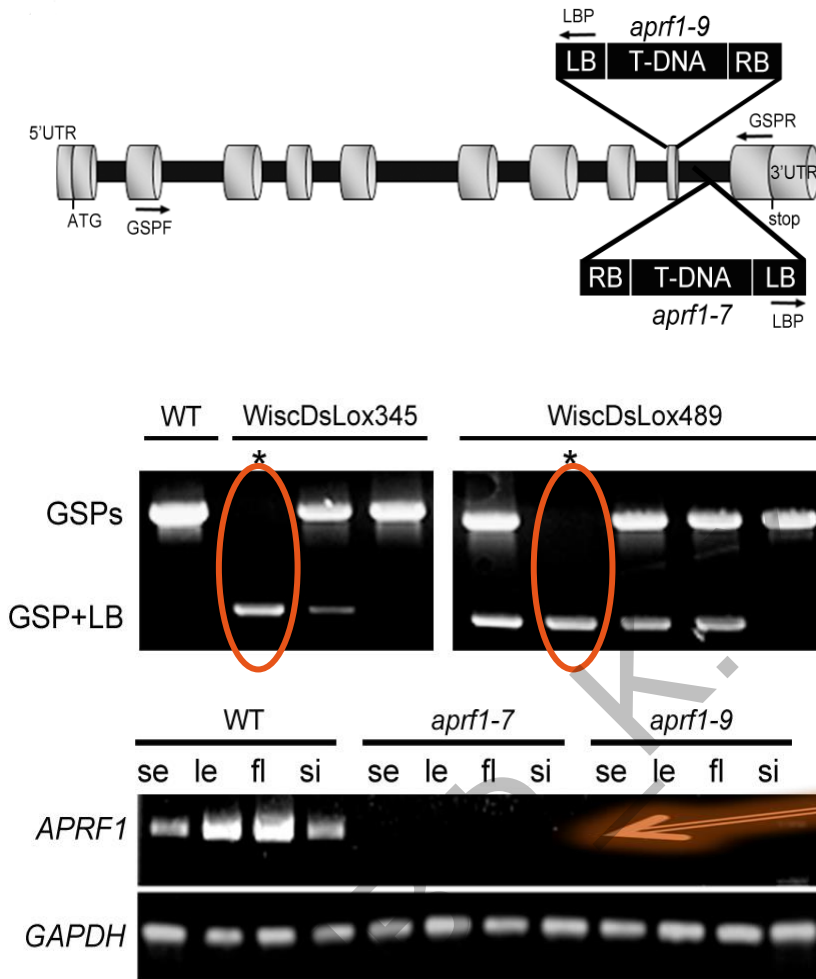
APRF1 leads to H3K27me3 histone methylation of *FLC*



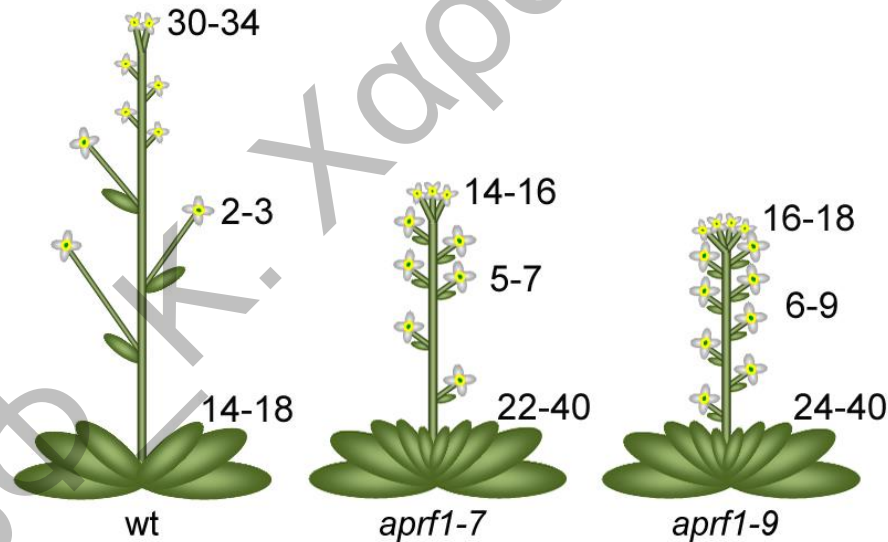
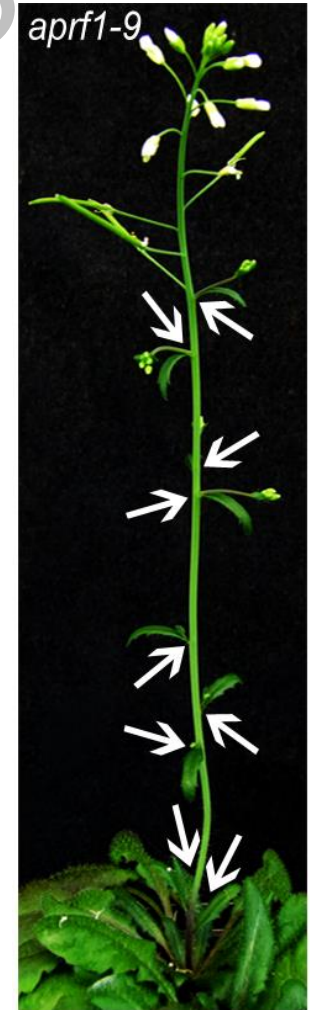
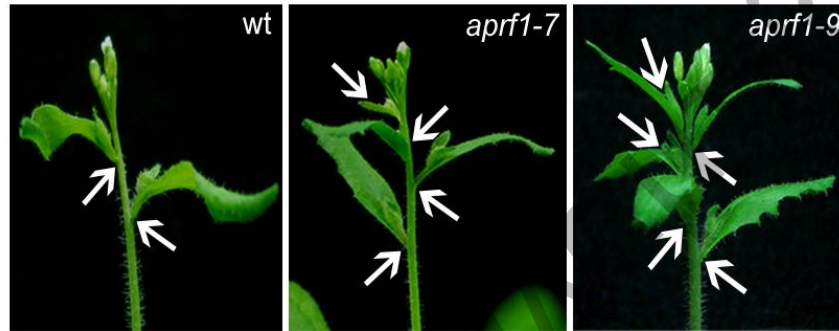
Ρυθμιστής του *FLC* αποτελεί το *APRF1* (e.g. H3K27me3 methylation)



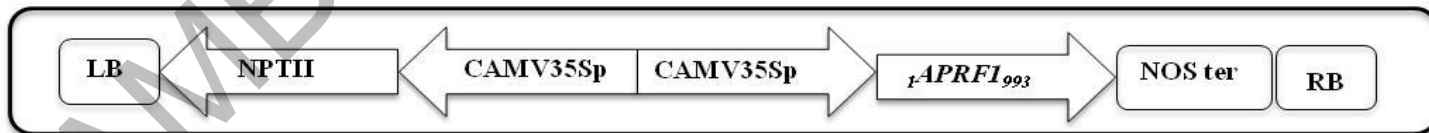
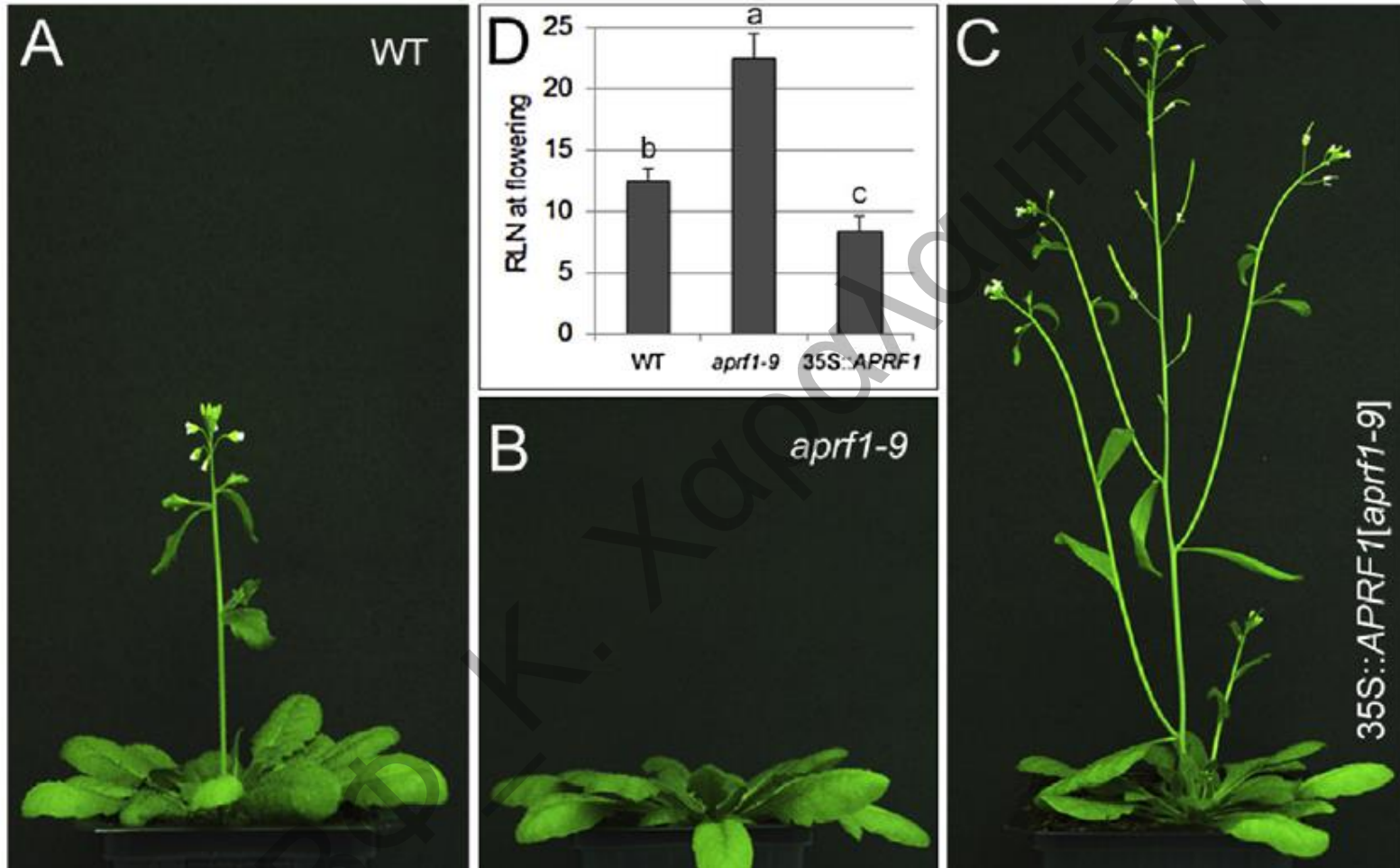
aprf1 : Ολικής απώλειας λειτουργικότητας μεταλλάγματα



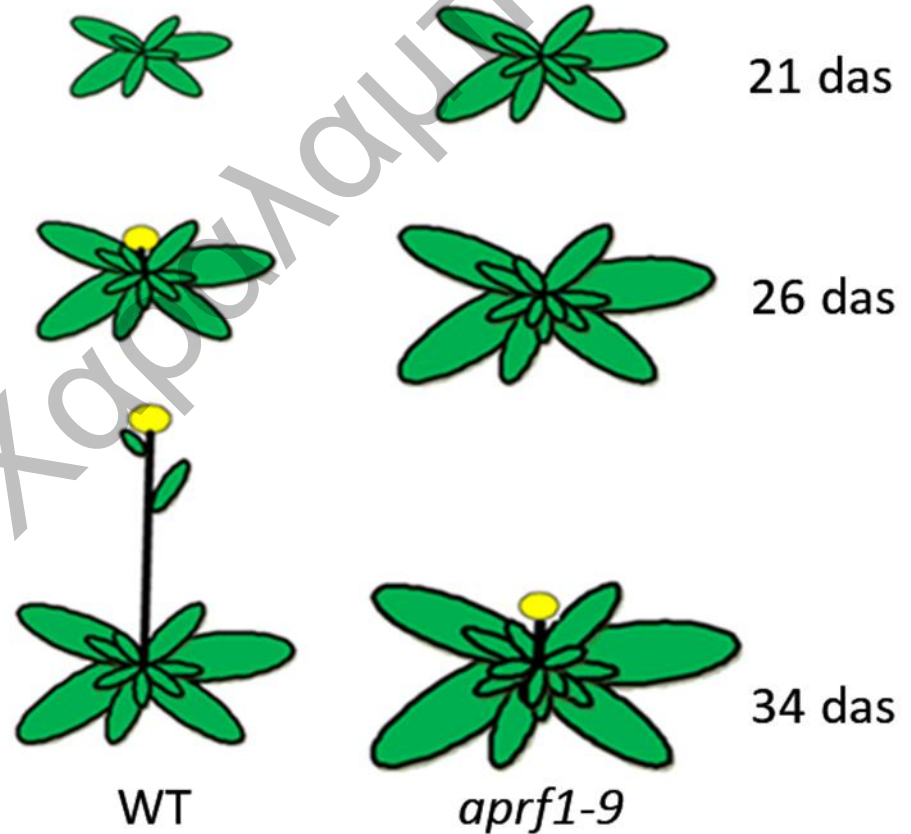
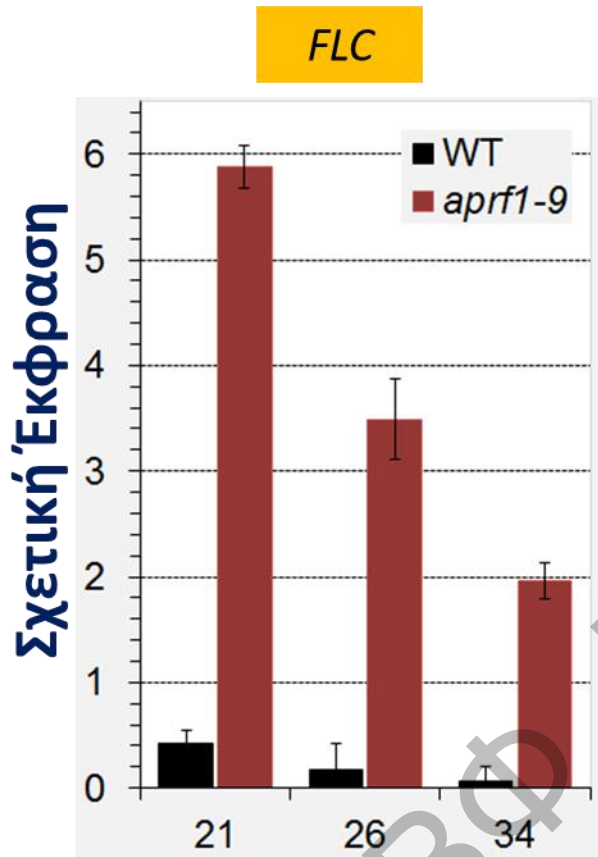
Φαινοτυπική ανάλυση των *aprf1* μεταλλαγμάτων



Φαινότυπος *aprf1* και εκτοπικής υπερέκφρασης του *APRF1*

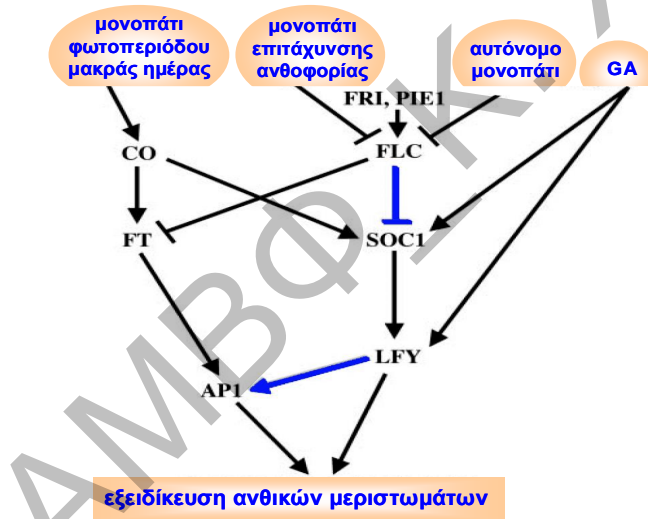
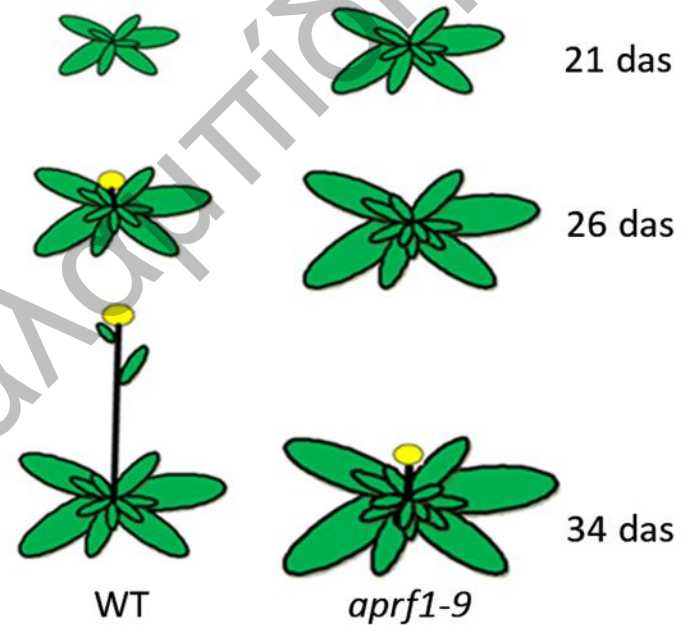
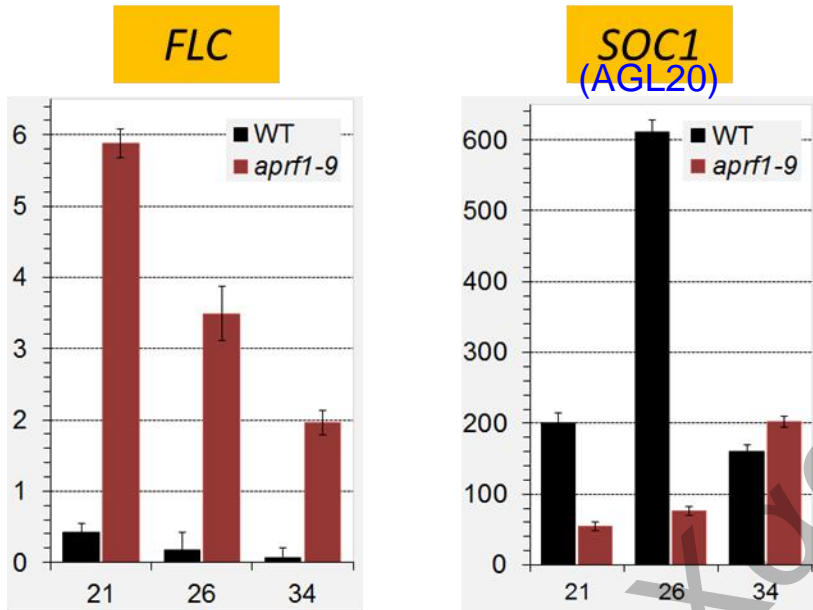


Q-PCR of FLC locus in WT and *flc* mutant plants

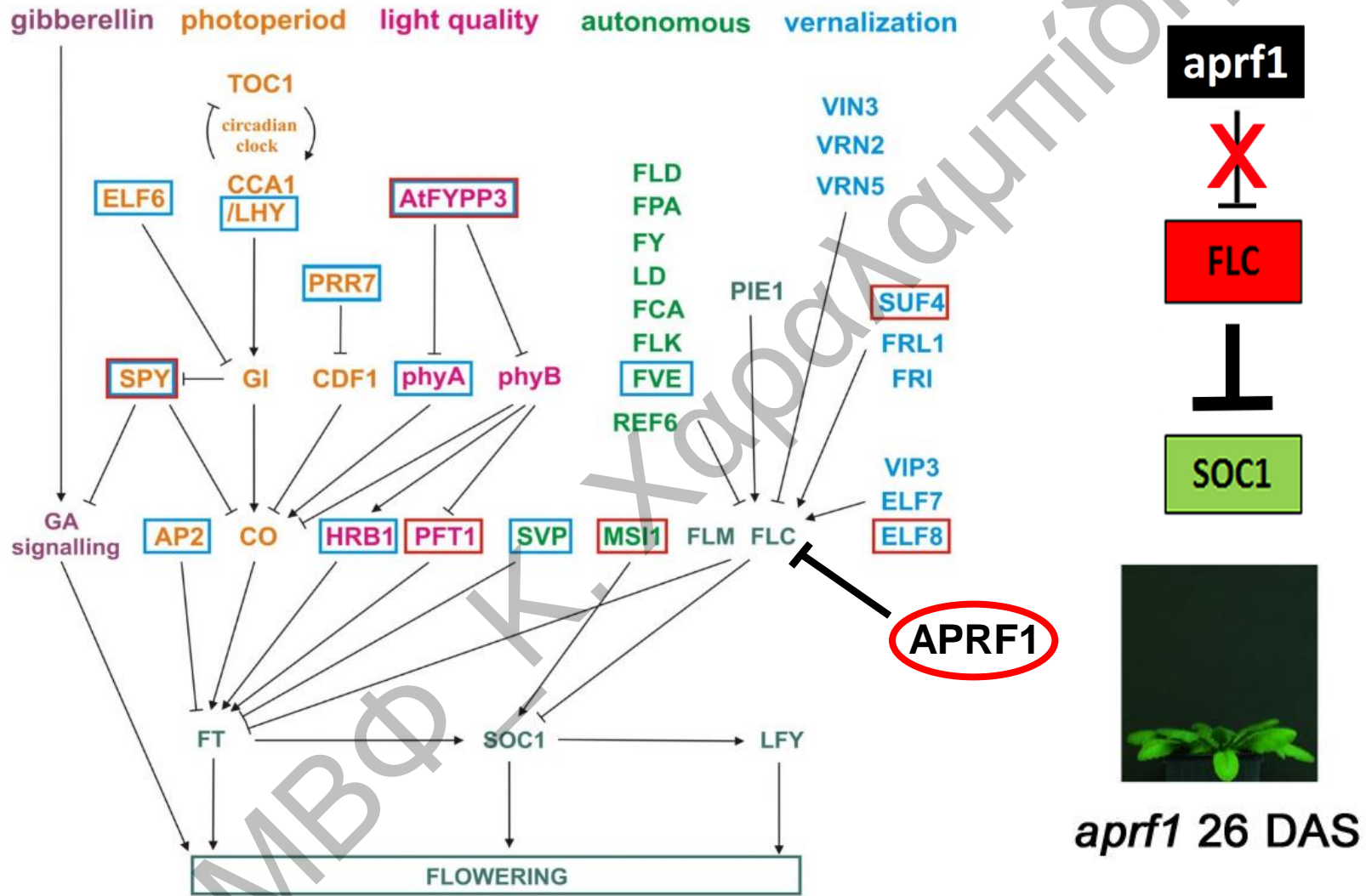


Q-PCR of FLC and SOC1 loci in WT and *flc* mutant plants

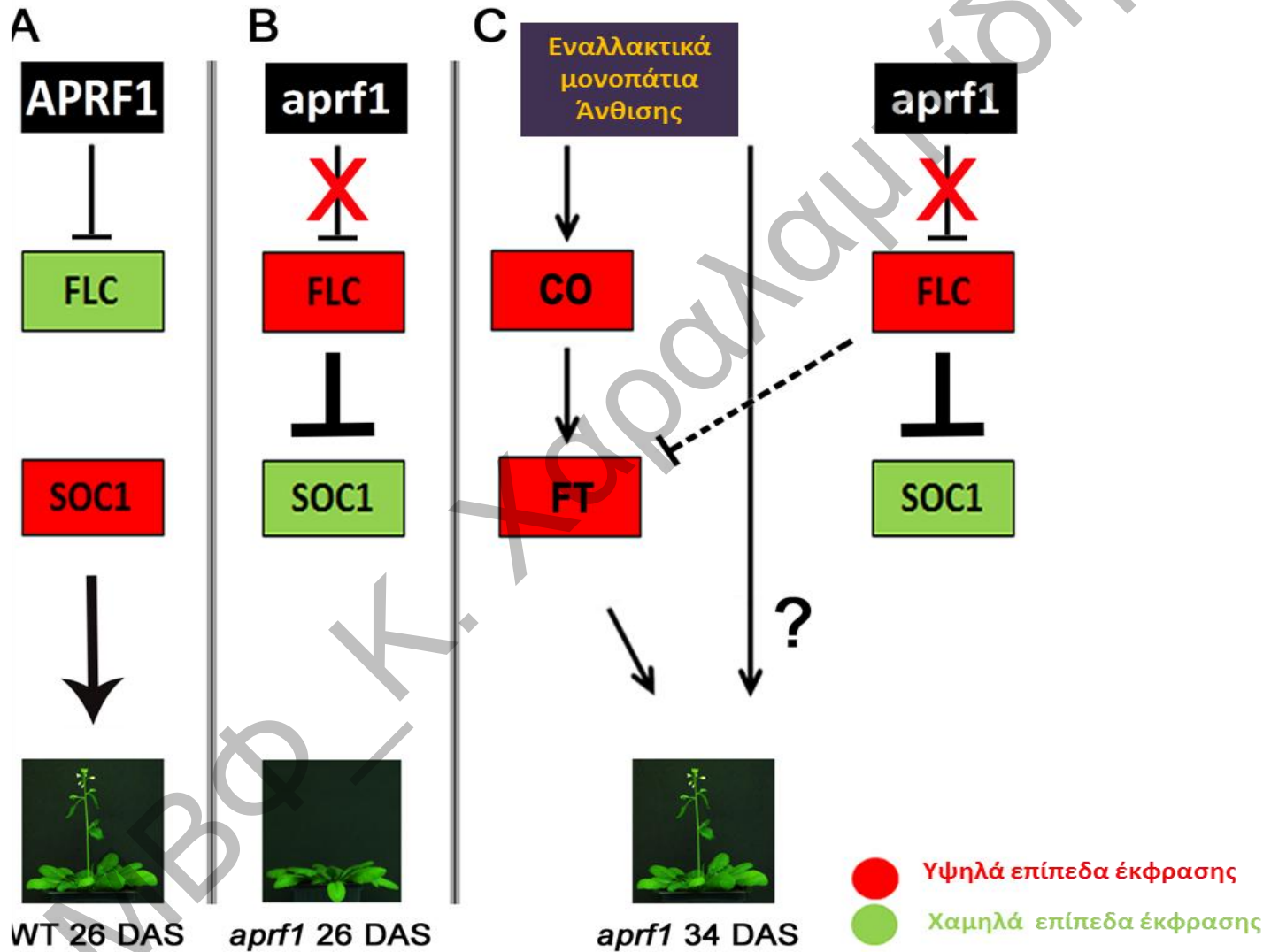
Σχετική Έκφραση



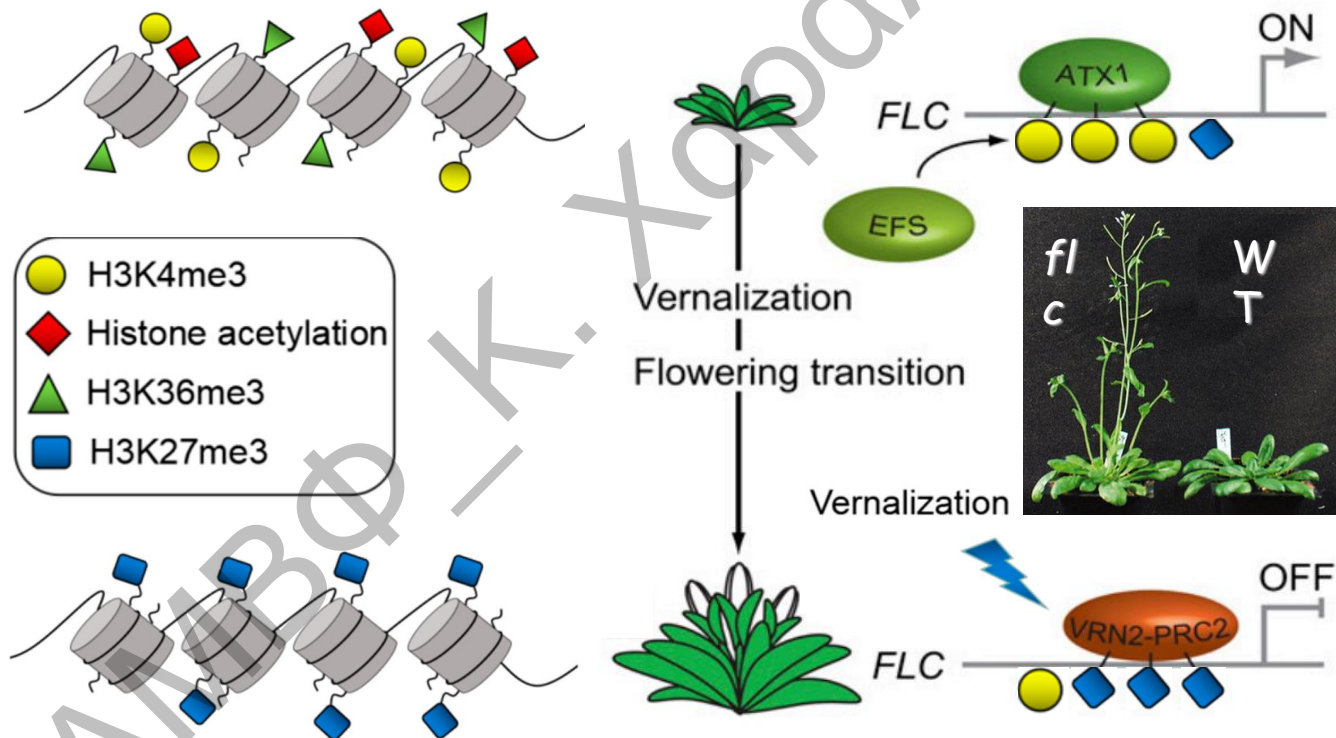
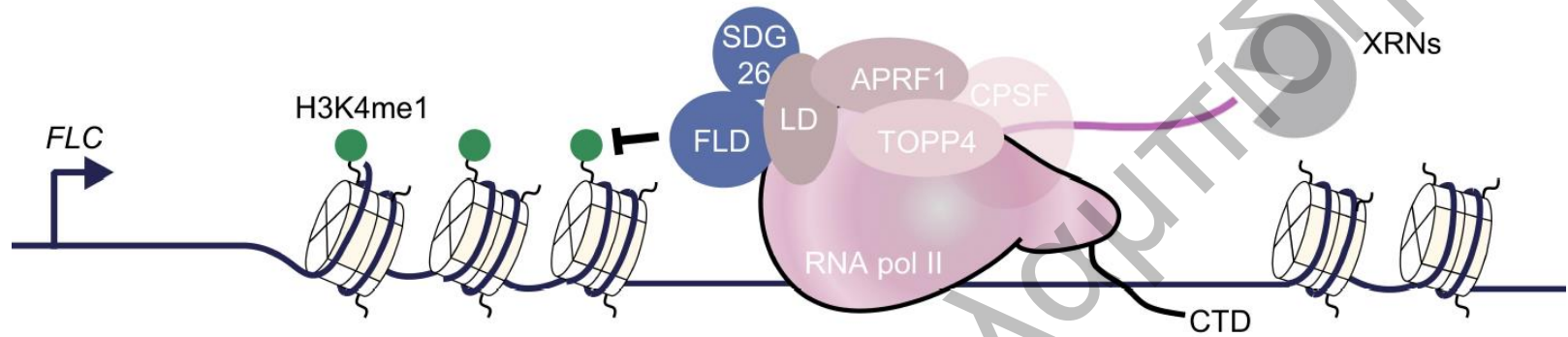
APRF1 is a negative regulator of FLC



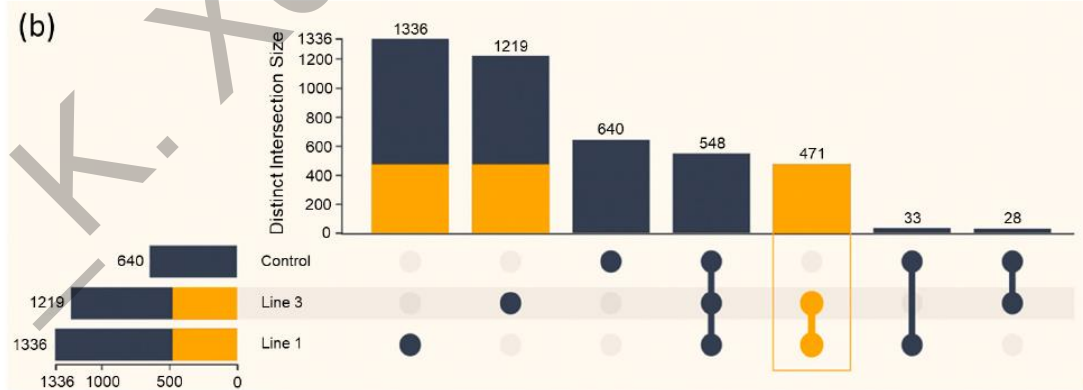
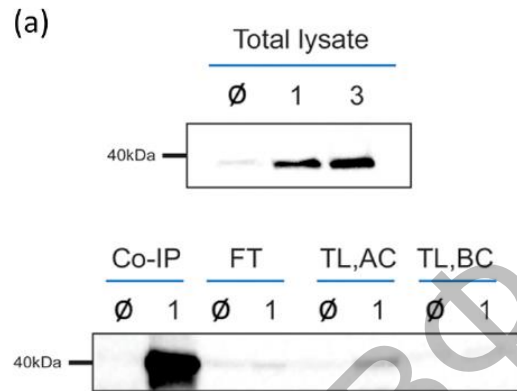
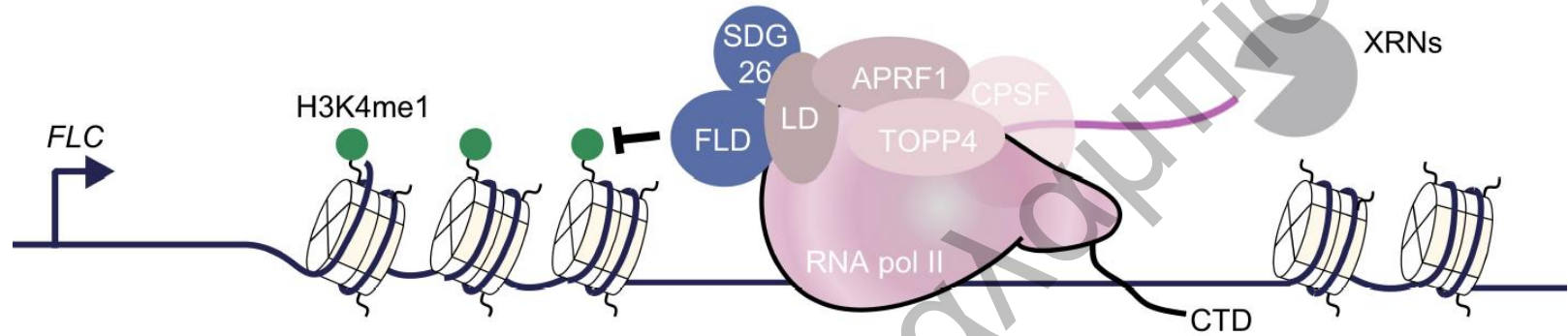
APRF1 is a negative regulator of FLC



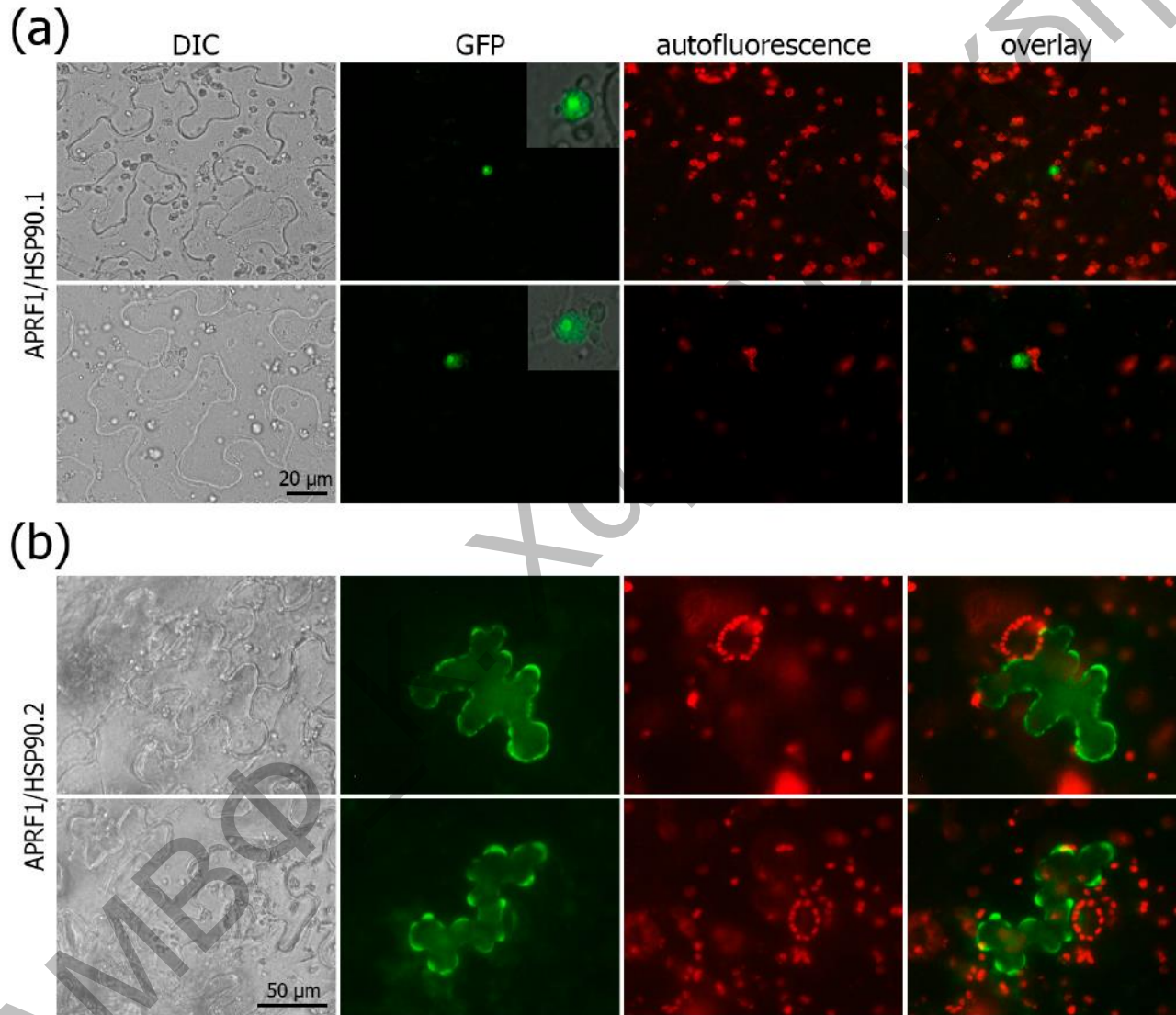
APRF1 is a negative regulator of FLC



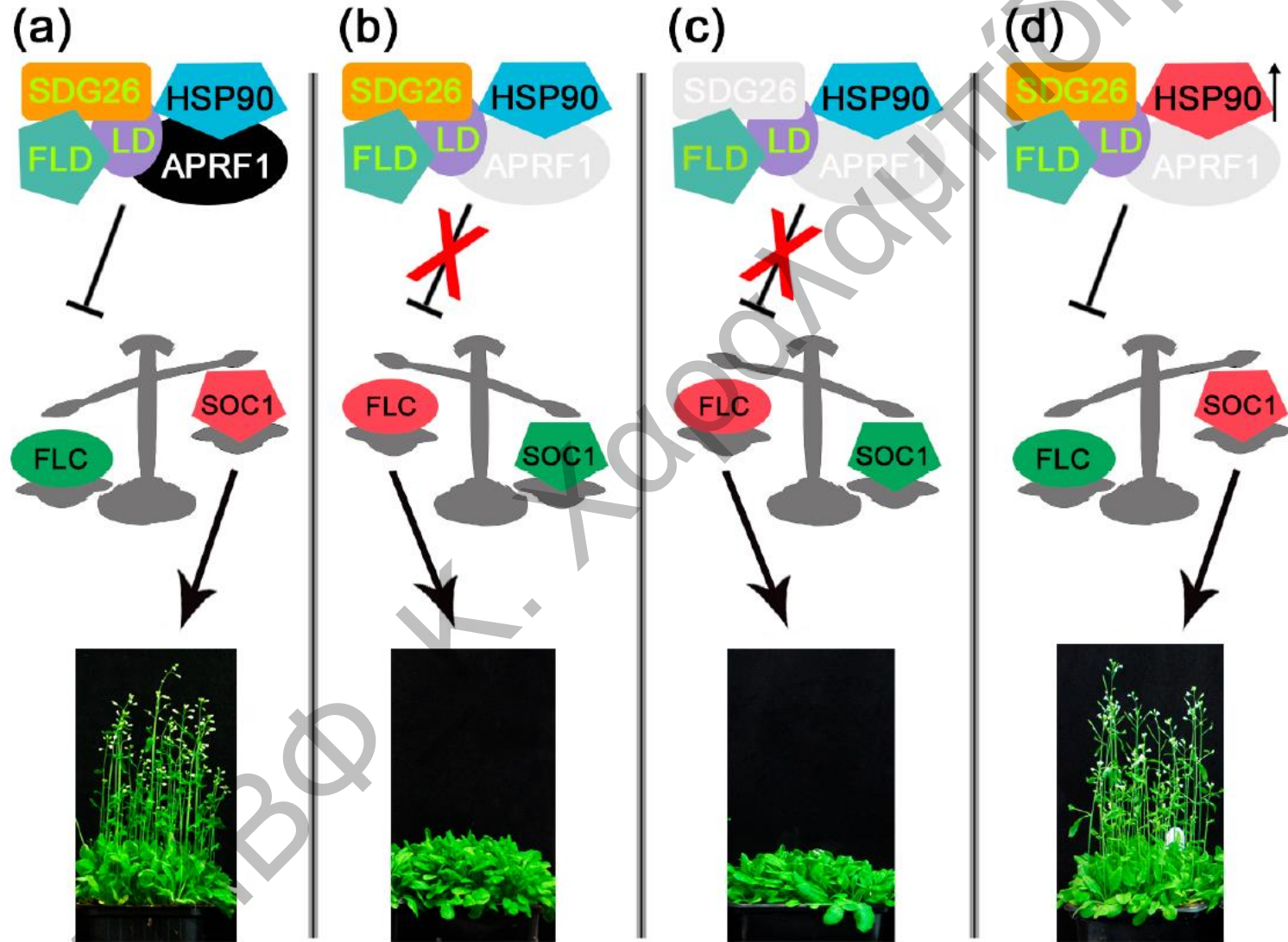
APRF1 is a negative regulator of FLC



APRF1 is a negative regulator of FLC



APRF1 is a negative regulator of FLC



Μοριακή γενετική των σταδίων ανάπτυξης του άνθους

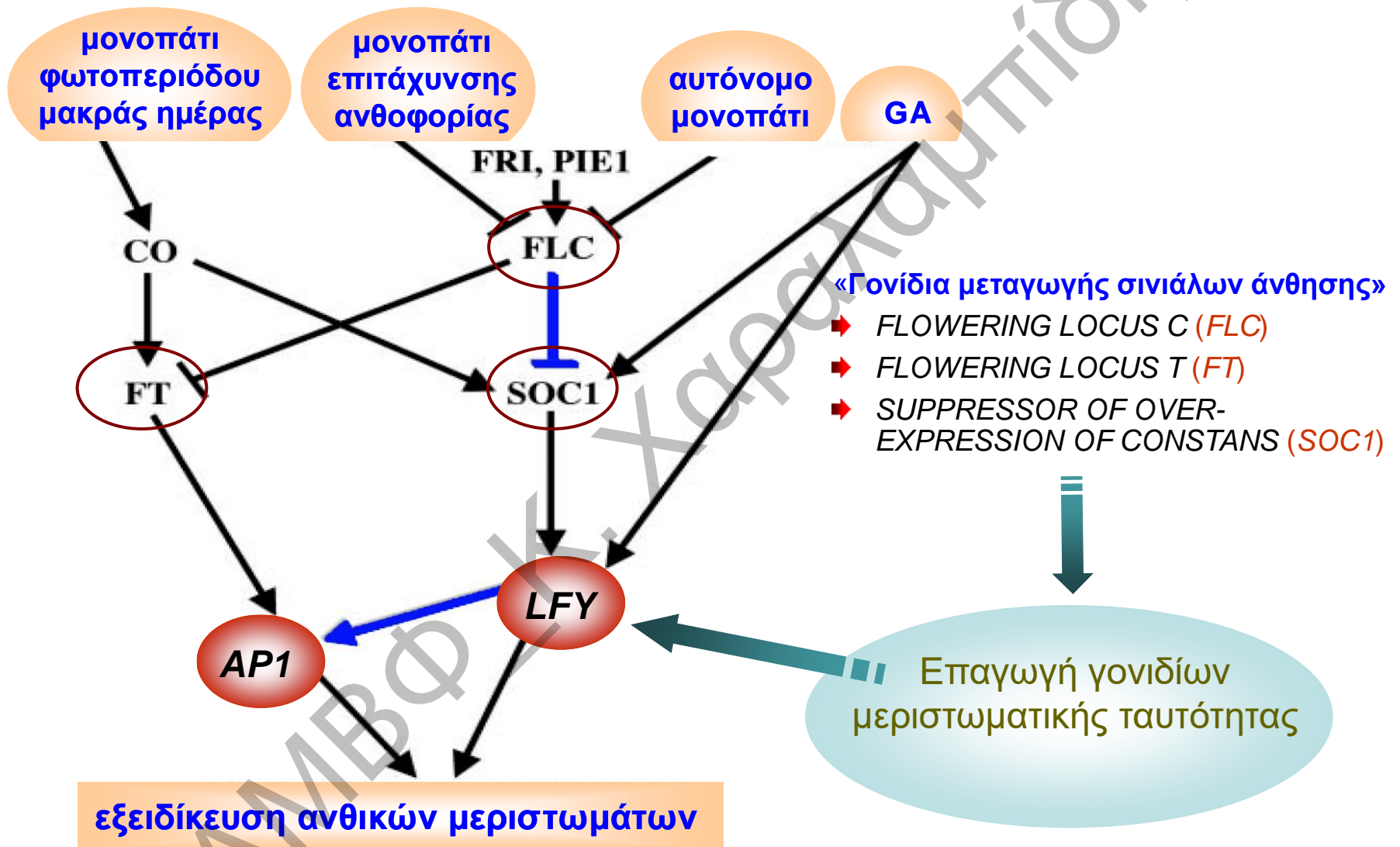
- **Πρώτο στάδιο:** Απόκριση των φυτών σε μία σειρά περιβαλλοντικών και ενδογενών σιγιάλων, τα οποία του δίνουν το μήνυμα να μεταβεί από την βλαστητική στην αναπαραγωγική φάση ανάπτυξης - «γονίδια χρόνου άνθισης» και «γονίδια μεταγωγής σιγιάλων άνθισης».
- **Δεύτερο στάδιο:** Σύγκλιση όλων των επαγωγικών σιγιάλων και μονοπατιών για την ενεργοποίηση ενός μικρού αριθμού γονιδίων που ονομάζονται «**γονίδια μεριστωματικής ταυτότητας**» (GMT), (meristem identity genes).
- **Τρίτο στάδιο:** Δράση των γονιδίων μεριστωματικής ταυτότητας και την ενεργοποίηση των «γονιδίων καθορισμού της ταυτότητας των ανθικών οργάνων» (ΓΑΟ), (floral organ identity genes) ή «ABC γονιδίων» (ABC genes) σε διακριτές περιοχές του ανθικού μεριστώματος.
- **Τέταρτο στάδιο:** Τα ΓΑΟ επάγουν την μεταγραφή «γονιδίων δόμησης των ανθικών οργάνων» (ΓΔΟ), (“organ building” genes), η δράση των οποίων οδηγεί στην εξειδίκευση των διαφορετικών κυτταρικών τύπων και ιστών που συνιστούν τα τέσσερα διαφορετικά ανθικά όργανα (σπονδυλώματα).



<i>Arabidopsis</i>	<i>Antirrhinum</i>	Προϊόν του γονιδίου
Γονίδια μεριστωματικής ταυτότητας		
<i>LEAFY (LFY)</i>	<i>FLORICAULA (FLO)</i>	DNA binding
<i>APETALA1 (API)</i>	<i>SQUAMOSA (SQUA)</i>	MADS domain
<i>CAULIFLOWER (CAL)</i>		MADS domain
<i>TERMINAL FLOWER (TFL)</i>		
Ρυθμιστές γονιδίων Β κλάσης		
<i>UNUSUAL FLORAL ORGANS (UFO)</i>	<i>FIMBRIATA (FIM)</i>	F box
<i>SUPERMAN (SUP)</i>	<i>OCTANDRA (OCT)</i>	Zinc finger
Ρυθμιστές γονιδίων C κλάσης		
<i>WUSCHEL (WUS)</i>	?	Homeodomain
ABC γονίδια		
A κλάση		
<i>APETALA 1 (AP1)</i>		MADS domain
<i>APETALA 2 (AP2)</i>	?	AP2 domain
<i>AINTEGUMENTA (ANT)</i>	?	AP2 domain
<i>LEUNIG (LUG)</i>	?	WD40 repeats
<i>STERILE APETALA (SAP)</i>	?	Plant specific, nuclear?
?	<i>STYLOSA (STY)</i>	?
?	<i>FISTULATA (FIS)</i>	?
B κλάση		
<i>APETALA3 (AP3)</i>	<i>DEFICIENS (DEF)</i>	MADS domain
<i>PISTILATA (PI)</i>	<i>GLOBOSA (GLO)</i>	MADS domain
C κλάση		
<i>AGAMOUS (AG)</i>	<i>PLENA (PLE) & FARINELLI (FAR)</i>	MADS domain
<i>CRABS CLAW (CRC)</i>	?	YABBY domain
<i>SPATULATA (SPT)</i>	?	bHLH domain
<i>HUA1</i>	?	Plant specific, nuclear?
<i>HUA2</i>	?	RNA binding domain
ABC συμπαραγόντες ή E κλάση		
<i>SEPALATA1-3 (SEP)</i>	?	MADS domain



«Γονίδια μεριστωματικής ταυτότητας» (meristem identity genes)



Φαινότυποι μεταλλαγμάτων LFY, AP1, CAL και TFL1

LEAFY (LFY): Μεταλλάξεις στο γονίδιο LFY οδηγούν γενικά στην μερική ή ολική μετατροπή των ανθέων σε βλαστούς. Τα μερικώς μετασχηματισμένα όψιμα άνθη αποτελούνται κυρίως από φυλλοειδή, σεπαλοειδή και καρποφυλλοειδή όργανα. Υπερέκφραση του μεταγραφικού παράγοντα LFY από τον υποκινητή CaMV35S οδηγεί στον μετασχηματισμό των βλαστών σε άνθη.

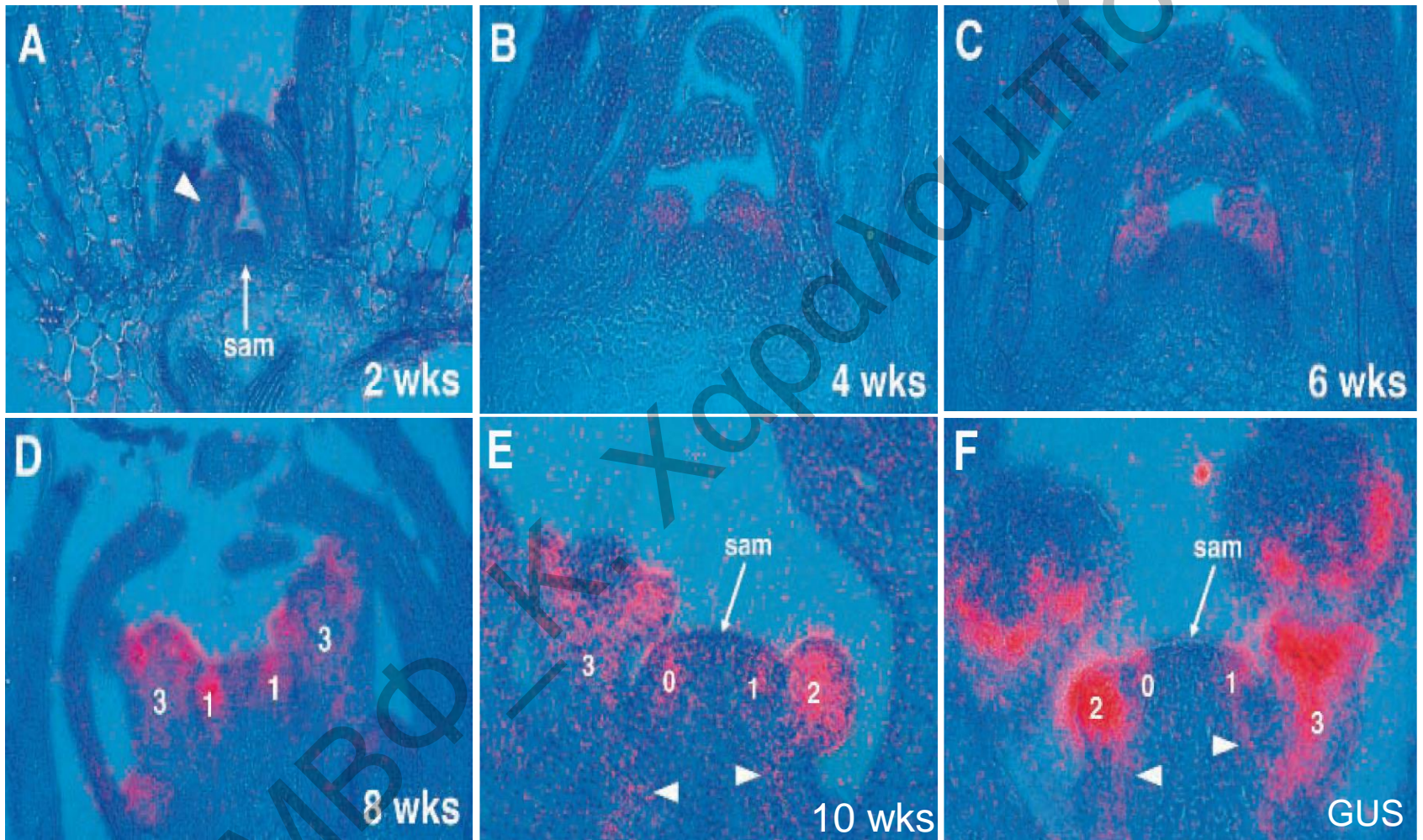
APETALA 1 (AP1): Ομοιοτικό γονίδιο που κωδικοποιεί για έναν MADS-box μεταγραφικό παράγοντα, ο οποίος καθορίζει την ταυτότητα τόσο των ανθικών μεριστωμάτων όσο και των ανθικών οργάνων. Τα ισχυρά μεταλλαγμένα αλληλόμορφα του γονιδίου παρουσιάζουν φυλλοειδή σέπαλα, ενώ τα πέταλα απουσιάζουν πλήρως.

CAULIFLOWER (CAL): Ενώ τα απλά μεταλλαγμένα στελέχη cal έχουν φαινότυπο όμοιο με αυτόν των φυτών άγριου τύπου, τα διπλά μεταλλαγμένα στελέχη ap1/cal αδυνατούν πλήρως να δημιουργήσουν λειτουργικά άνθη. Αντί για άνθη δημιουργούν δομές που μοιάζουν με «μικρά κουνουπίδια» (μάζες μεριστωματικού ιστού), οι οποίες σχηματίζονται γιατί το μερίστωμα της ταξιανθίας αντί να δημιουργήσει ανθικά μεριστώματα συνεχίζει να δημιουργεί πλάγια μεριστώματα ταξιανθίας.

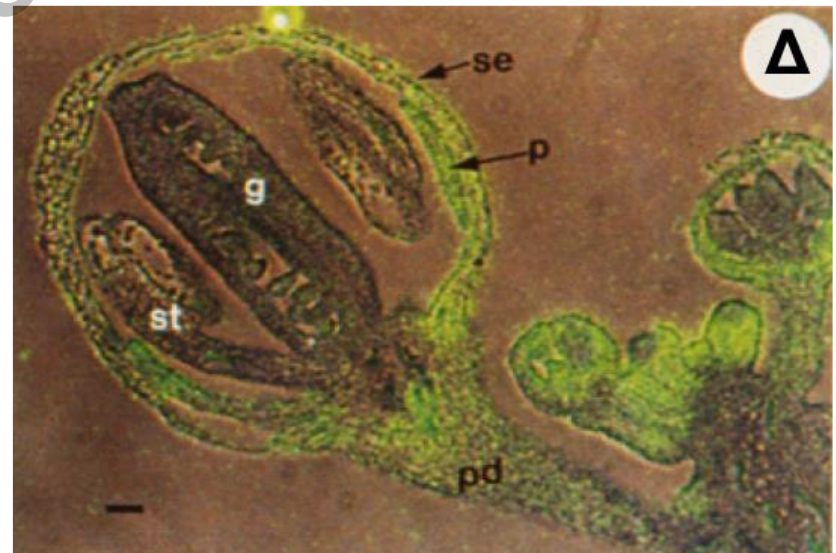
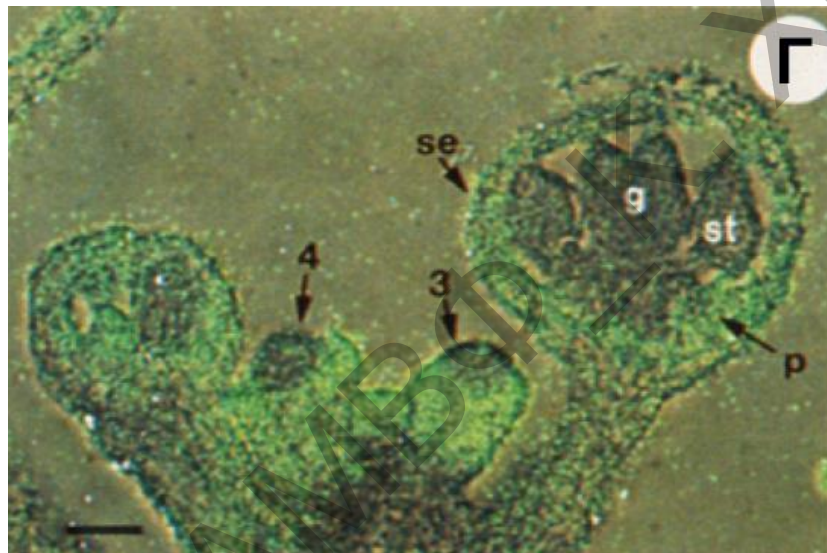
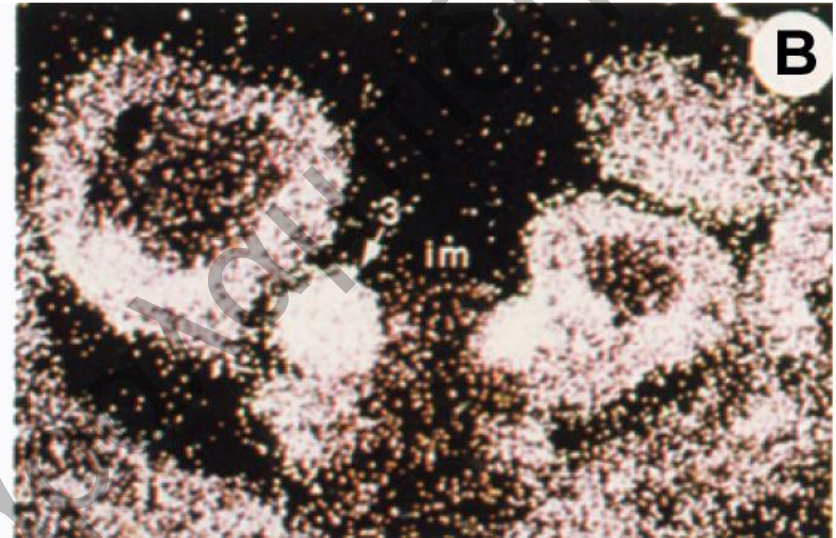
TERMINAL FLOWER 1 (TFL1): Στα μεταλλάγματα tfl1 δεν καταστέλλεται η έκφραση των LFY και AP1 στο ακραίο μερίστωμα του βλαστού, με αποτέλεσμα να σταματούν πρόωρα την ανάπτυξη τους καθώς το AMB διαφοροποιείται σε ανθικό μερίστωμα.



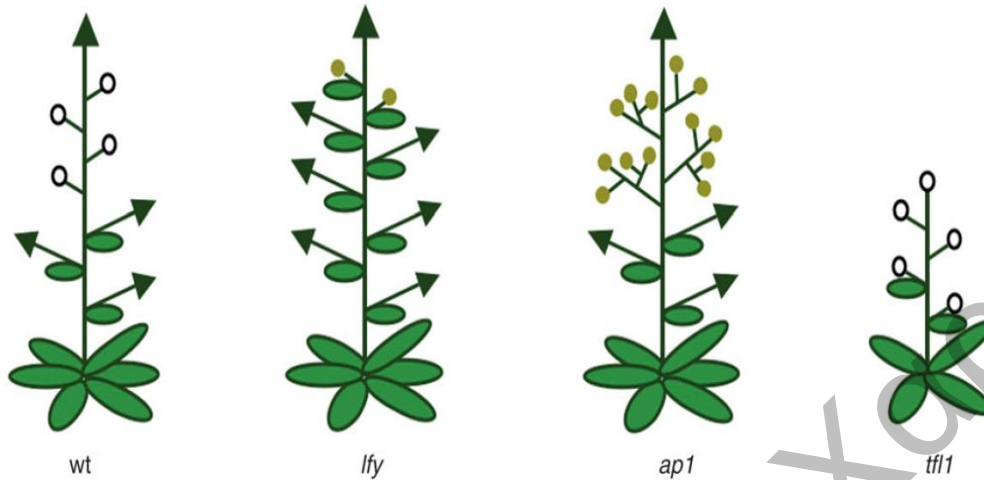
Ιστοειδική έκφραση του *LFY*



Ιστοειδική έκφραση του *AP1* και *CAL*



Τα «γονίδια μεριστωματικής ταυτότητας» (ΓΜΤ) - φαινότυποι



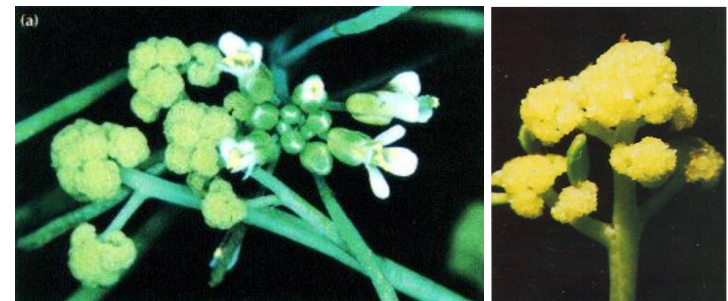
Γονίδια μεριστωματικής ταυτότητας

LEAFY (*LFY*)
APETALA1 (*AP1*)
CAULIFLOWER (*CAL*)
TERMINAL FLOWER (*TFL*)

Στα μεταλλαγμένα στελέχη *lfy* και *lfy ap1* τα άνθη έχουν χαρακτηριστικά βλαστού ή αντικαθίστανται πλήρως από βλαστούς.

Τα μεταλλάγματα *tfl1* σταματούν πρόωρα την ανάπτυξη τους καθώς το ακραίο μερίστωμα του βλαστού διαφοροποιείται σε ανθικό μερίστωμα.

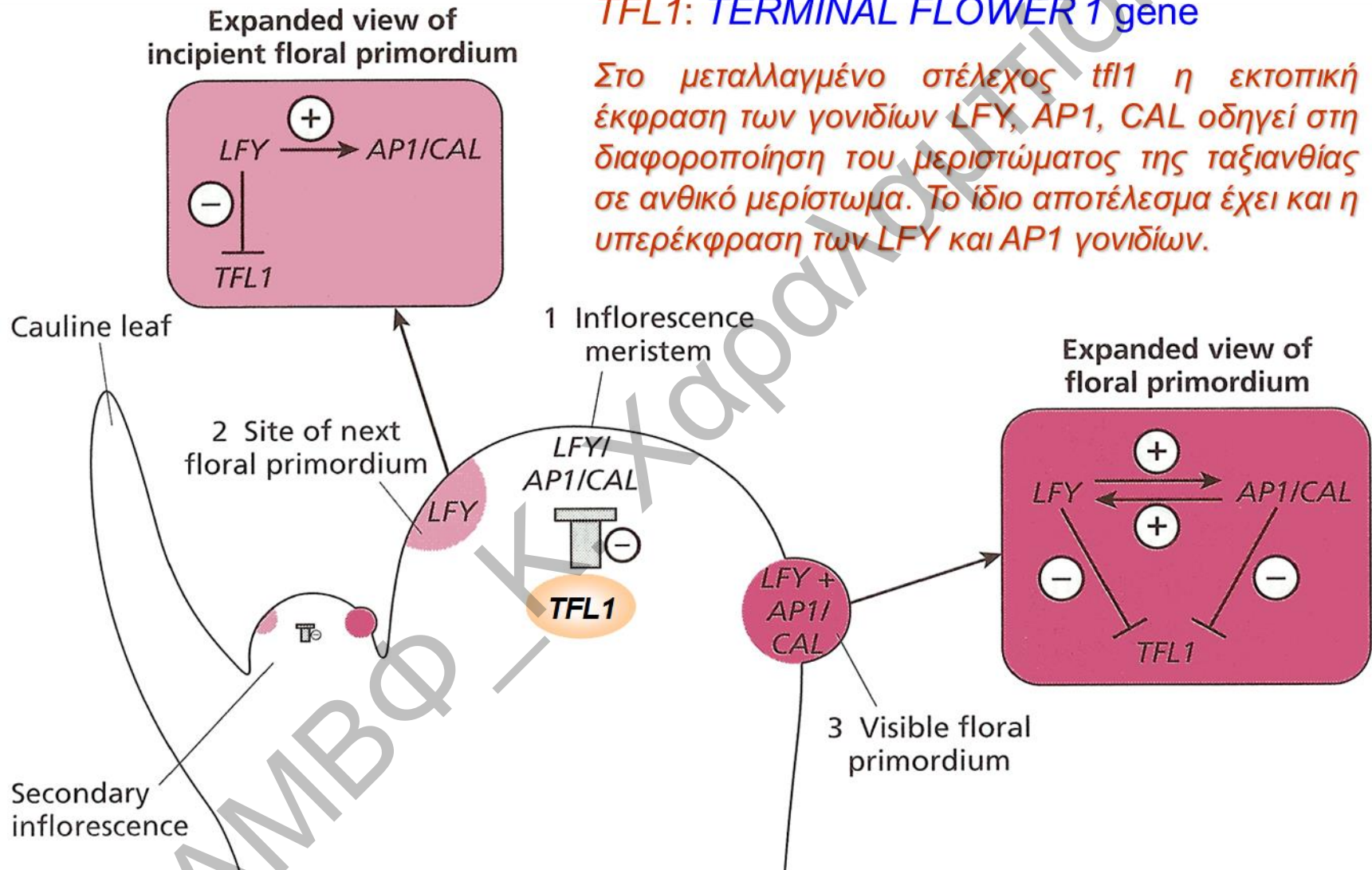
Τα διπλά μεταλλάγματα *ap1 cal* έχουν άνθη με μορφολογία μικρών κουνουπιδιών.



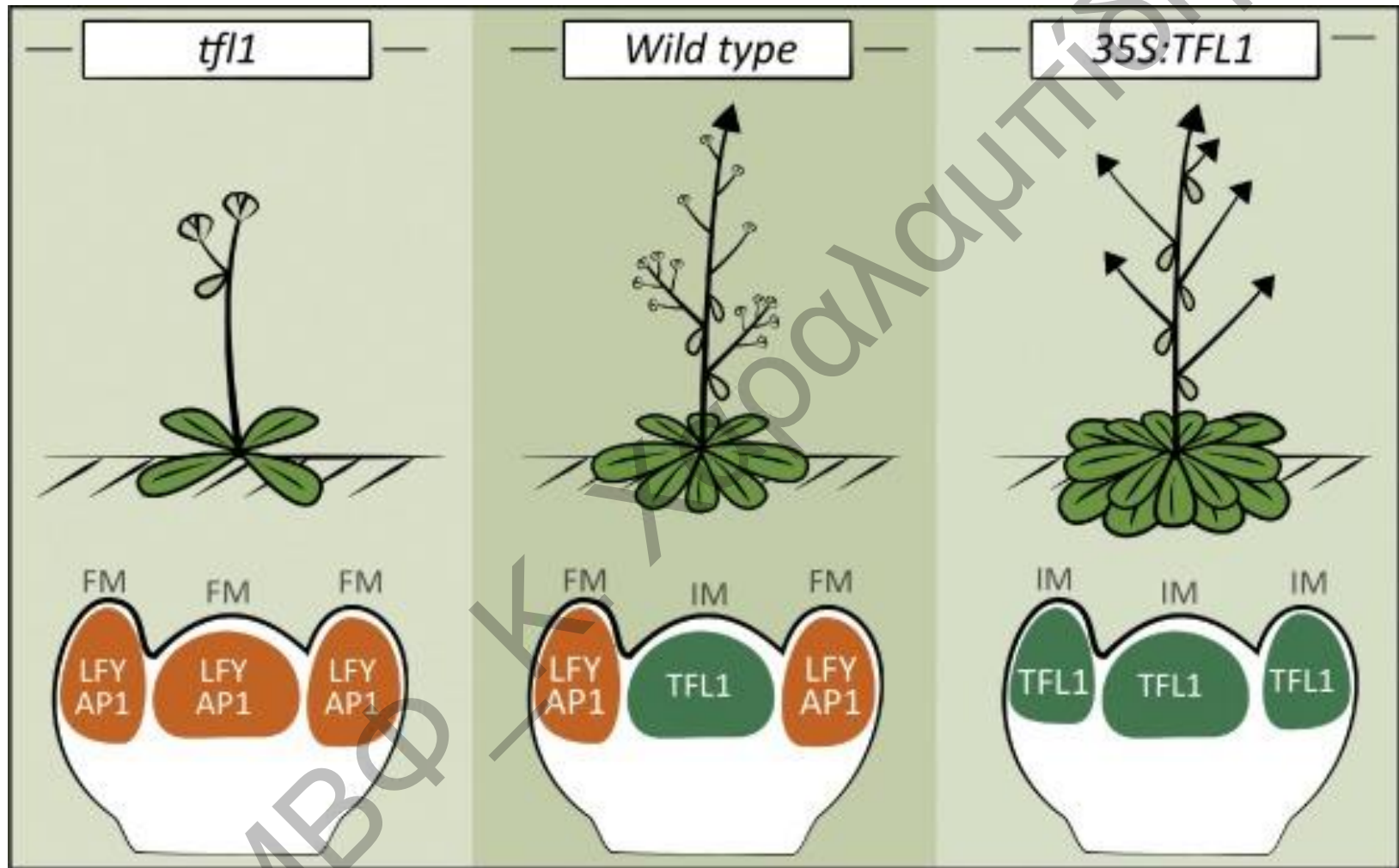
Λειτουργική αλληλεπίδραση των πρωτεϊνών LFY, AP1/CAL και TFL1

TFL1: TERMINAL FLOWER 1 gene

Στο μεταλλαγμένο στέλεχος *tfl1* η εκτοπική έκφραση των γονιδίων LFY, AP1, CAL οδηγεί στη διαφοροποίηση του μεριστώματος της ταξιανθίας σε ανθικό μερίστωμα. Το ίδιο αποτέλεσμα έχει και η υπερέκφραση των LFY και AP1 γονιδίων.



Λειτουργική αλληλεπίδραση των πρωτεϊνών LFY, AP1 και TFL1



Trends in Plant Science



Μοριακή γενετική των σταδίων ανάπτυξης του άνθους

- **Πρώτο στάδιο:** Απόκριση των φυτών σε μία σειρά περιβαλλοντικών και ενδογενών σιγιάλων, τα οποία του δίνουν το μήνυμα να μεταβεί από την βλαστητική στην αναπαραγωγική φάση ανάπτυξης - «γονίδια χρόνου άνθισης» και «γονίδια μεταγωγής σιγιάλων άνθισης».
- **Δεύτερο στάδιο:** Σύγκλιση όλων των επαγωγικών σιγιάλων και μονοπατιών για την ενεργοποίηση ενός μικρού αριθμού γονιδίων που ονομάζονται «γονίδια μεριστωματικής ταυτότητας» (GMT), (meristem identity genes).
- **Τρίτο στάδιο:** Δράση των γονιδίων μεριστωματικής ταυτότητας και την ενεργοποίηση των **«γονιδίων καθορισμού της ταυτότητας των ανθικών οργάνων» (ΓΑΟ)**, (floral organ identity genes) ή **«ABC γονιδίων»** (ABC genes) σε διακριτές περιοχές του ανθικού μεριστώματος.
- **Τέταρτο στάδιο:** Τα ΓΑΟ επάγουν την μεταγραφή **«γονιδίων δόμησης των ανθικών οργάνων» (ΓΔΟ)**, (“organ building” genes), η δράση των οποίων οδηγεί στην εξειδίκευση των διαφορετικών κυτταρικών τύπων και ιστών που συνιστούν τα τέσσερα διαφορετικά ανθικά όργανα (σπονδυλώματα).



<i>Arabidopsis</i>	<i>Antirrhinum</i>	Προϊόν του γονιδίου
Γονίδια μεριστωματικής ταυτότητας		
<i>LEAFY (LFY)</i>	<i>FLORICAULA (FLO)</i>	DNA binding
<i>APETALA1 (API)</i>	<i>SQUAMOSA (SQUA)</i>	MADS domain
<i>CAULIFLOWER (CAL)</i>		MADS domain
<i>TERMINAL FLOWER (TFL)</i>		
Ρυθμιστές γονιδίων Β κλάσης		
<i>UNUSUAL FLORAL ORGANS (UFO)</i>	<i>FIMBRIATA (FIM)</i>	F box
<i>SUPERMAN (SUP)</i>	<i>OCTANDRA (OCT)</i>	Zinc finger
Ρυθμιστές γονιδίων C κλάσης		
<i>WUSCHEL (WUS)</i>	?	Homeodomain
ABC γονίδια		
A κλάση		
<i>APETALA 1 (API)</i>		MADS domain
<i>APETALA 2 (AP2)</i>	?	AP2 domain
<i>AINTEGUMENTA (ANT)</i>	?	AP2 domain
<i>LEUNIG (LUG)</i>	?	WD40 repeats
<i>STERILE APETALA (SAP)</i>	?	Plant specific, nuclear?
?	<i>STYLOSA (STY)</i>	?
?	<i>FISTULATA (FIS)</i>	?
B κλάση		
<i>APETALA3 (AP3)</i>	<i>DEFICIENS (DEF)</i>	MADS domain
<i>PISTILATA (PI)</i>	<i>GLOBOSA (GLO)</i>	MADS domain
C κλάση		
<i>AGAMOUS (AG)</i>	<i>PLENA (PLE) & FARINELLI (FAR)</i>	MADS domain
<i>CRABS CLAW (CRC)</i>	?	YABBY domain
<i>SPATULATA (SPT)</i>	?	bHLH domain
<i>HUA1</i>	?	Plant specific, nuclear?
<i>HUA2</i>	?	RNA binding domain
ABC συμπαραγόντες ή E κλάση		
<i>SEPALATA1-3 (SEP)</i>	?	MADS domain

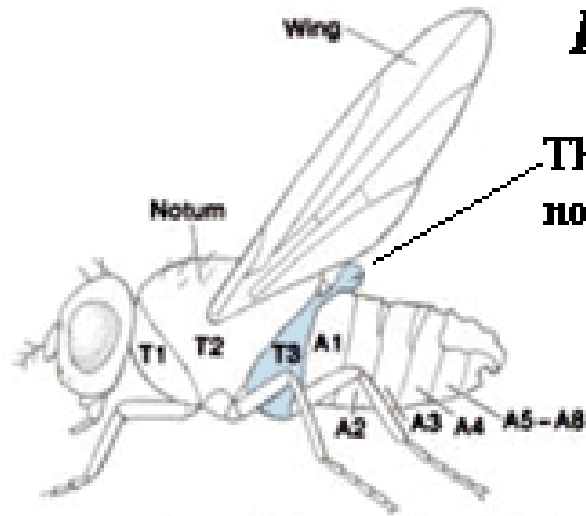


Οι μηχανισμοί ανάπτυξης των ανθέων στο *Arabidopsis*

- Η ανακάλυψη και κατανόηση των ομοιοτικών μεταλλάξεων στα φυτά.
- Η κατανόηση της πληροφορίας «θέσης» και «ηλικίας» στα φυτά.



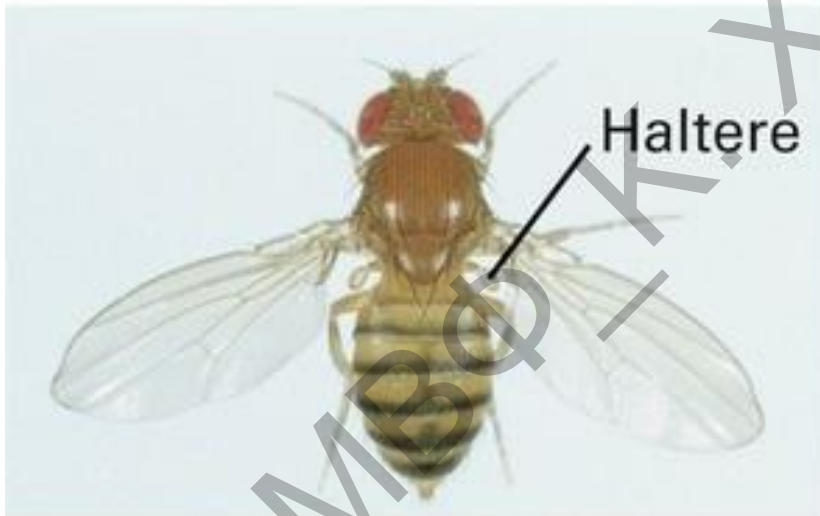
Differentiation mutants (Ομοιοτικές μεταλλάξεις στα ζώα)



Drosophilla homeotic mutant

The appendage on segment T3 of *Drosophila* is normally a haltere -- a small balancing organ

Mutant deficient in *Ubx* expression grows a second wing instead of a haltere



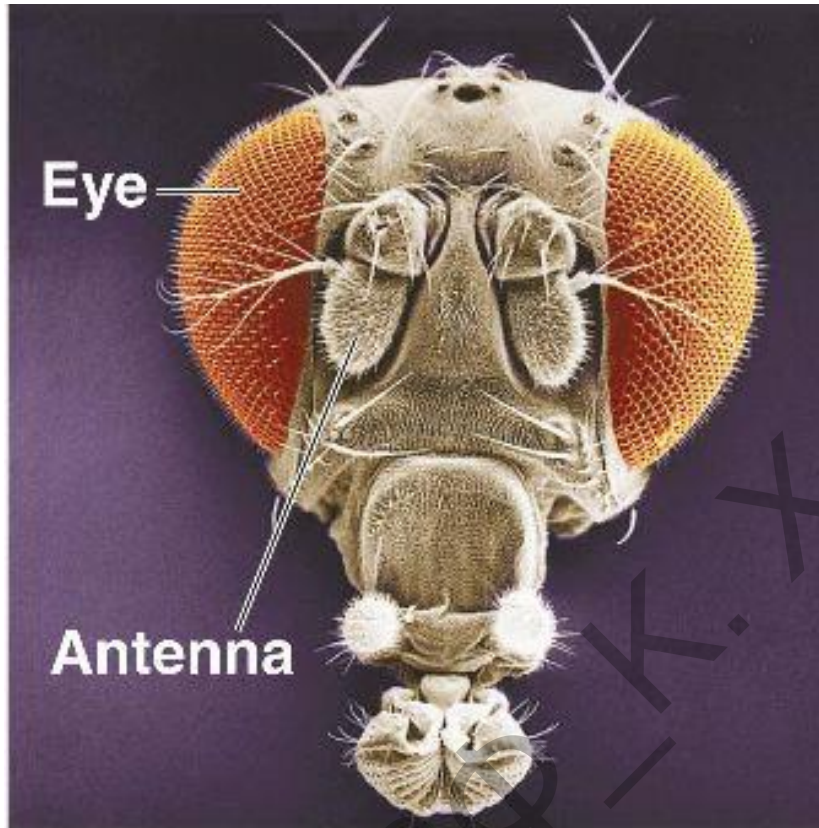
Normal



Ubx mutant



Differentiation mutants (Ομοιοτικές μεταλλάξεις στα ζώα)



Wild type



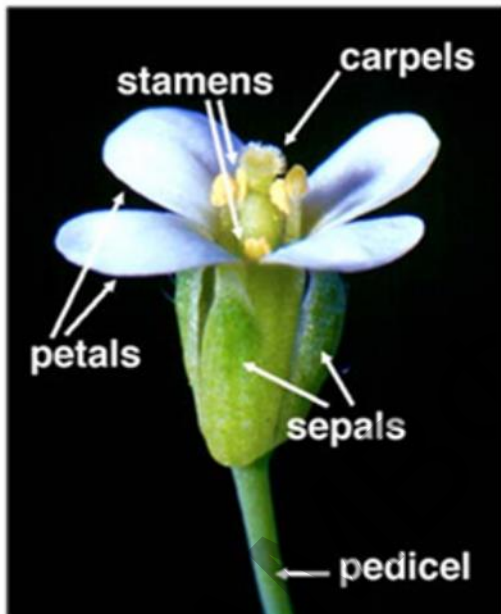
Mutant



Ομοιοτικές και ετεροχρονικές μεταλλάξεις



- Οι μηχανισμοί που ρυθμίζουν την ταυτότητα των ανθικών οργάνων κατά μήκος του ακτινωτού άξονα του άνθους, αποσαφηνίστηκαν με τη μελέτη **ανθικών ομοιωτικών μεταλλαγμένων στελεχών** (floral homeotic mutants).



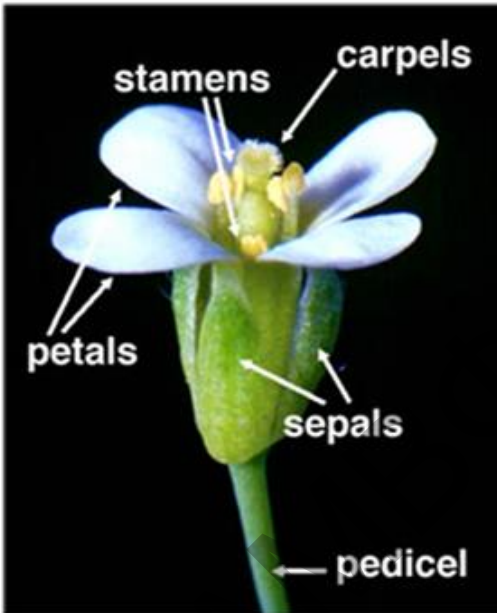
- Στα στελέχη αυτά τα ανθικά όργανα σε μία συγκεκριμένη θέση (σπονδύλωμα) αντικαθίστανται από όργανα που κανονικά απαντούν σε άλλη θέση (**μετασχηματισμός οργάνων**).



Ομοιοτικές και ετεροχρονικές μεταλλάξεις



- Είναι χαρακτηριστικό και ιδιαίτερα ενδιαφέρον ότι σε όλα τα μεταλλάγματα αυτό που επηρεάζεται μόνο είναι η **ταυτότητα των ανθικών οργάνων** και όχι ο αριθμός και το σχετικό σημείο έκφυσης τους.

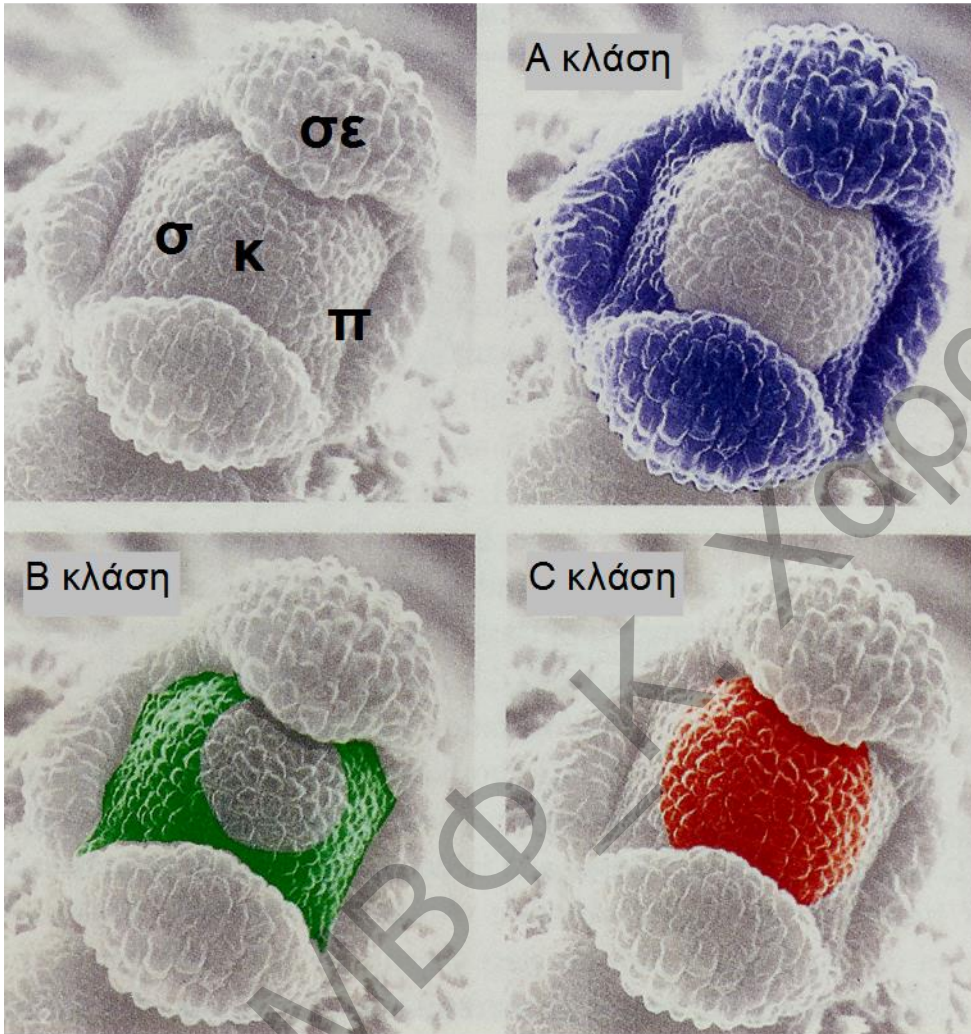


- Στα φυτά οι **ομοιωτικές μεταλλάξεις** άνθους είναι ταυτόχρονα και **ετεροχρονικές** καθώς επηρεάζεται και η χρονική στιγμή εμφάνισης της ομοιωτικής μετάλλαξης.

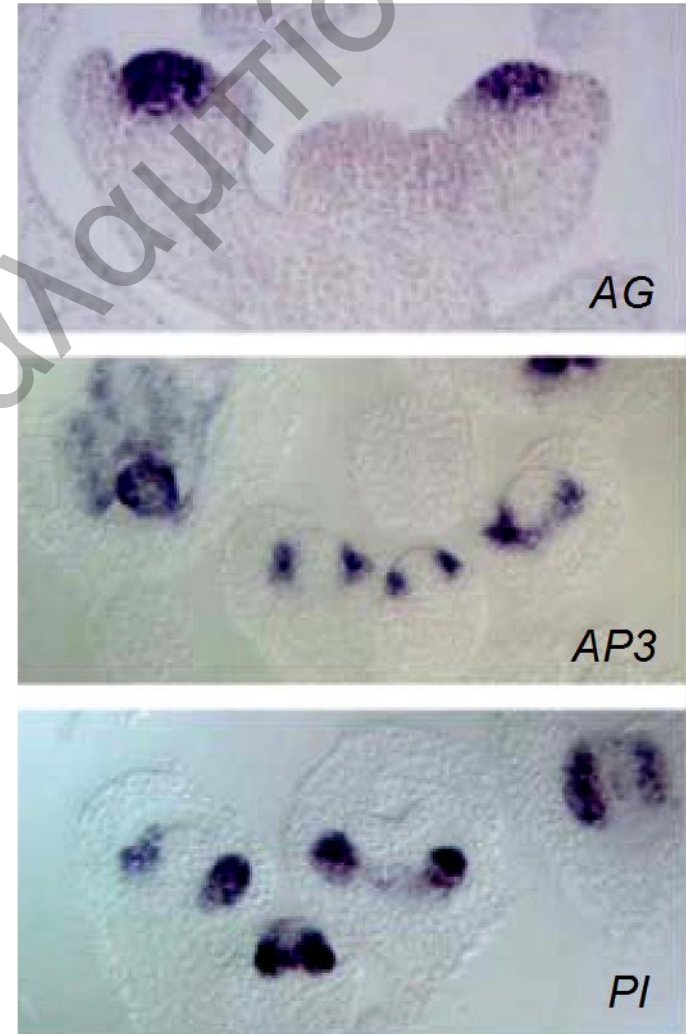


Πρότυπο έκφρασης των ανθικών ομοιοτικών γονιδίων (ανθικό μερίστωμα)

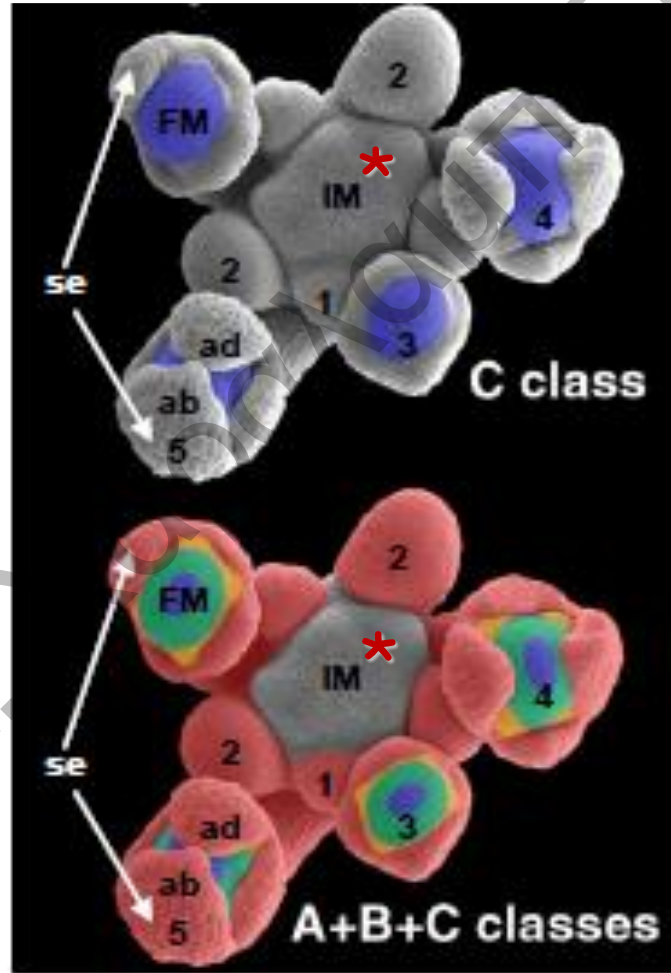
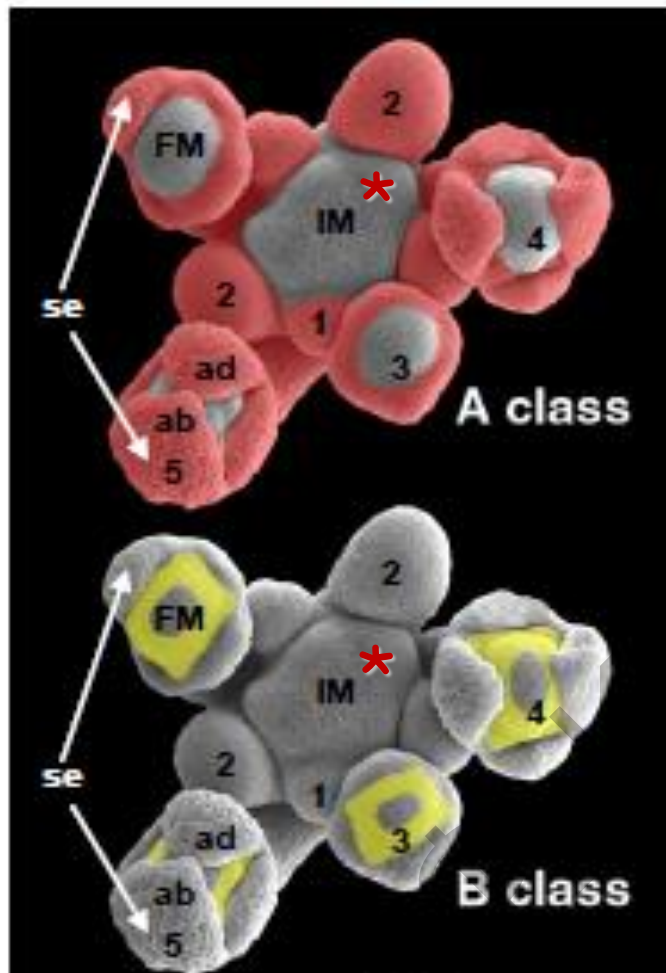
A



B



Πρότυπο έκφρασης των ανθικών ομοιοτικών γονιδίων (ταξιανθία)



* IM=AMB

LFY/
AP1/CAL



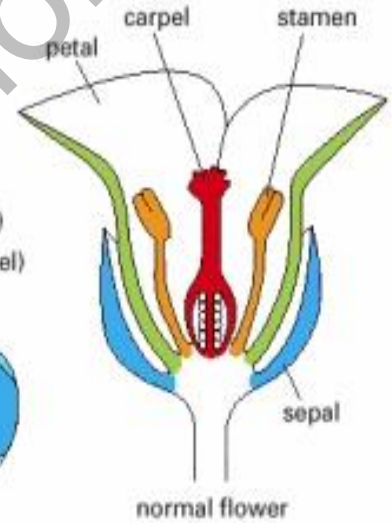
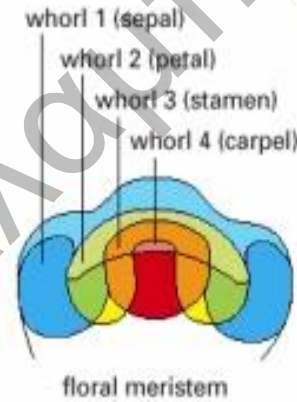
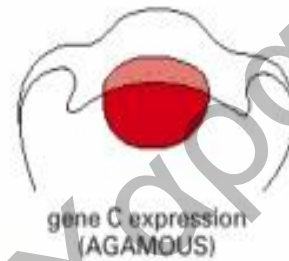
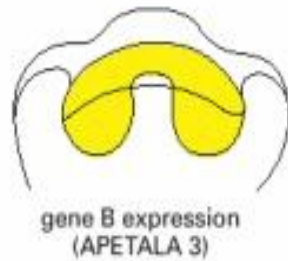
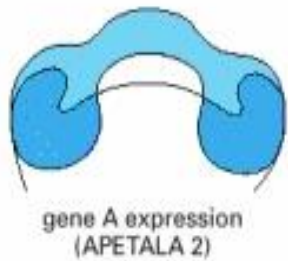
TFL1

* Το μερίστωμα της ταξιανθίας (IM) συνεχίζει να δρά ως AMB

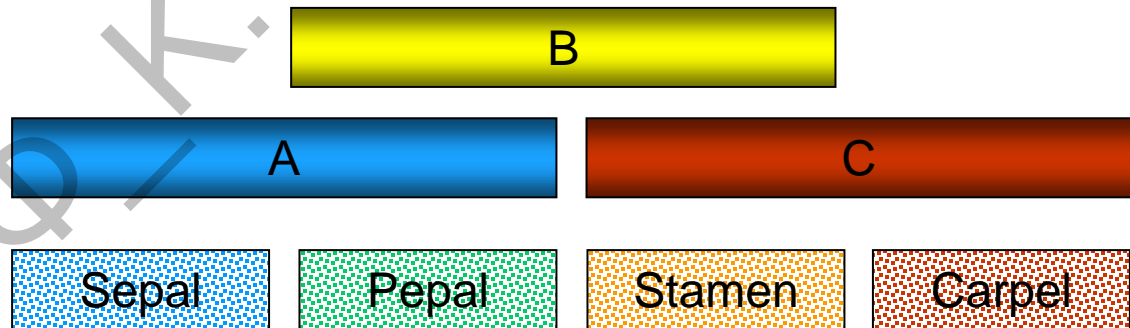


Μοντέλο ABC στην ανάπτυξη του άνθους

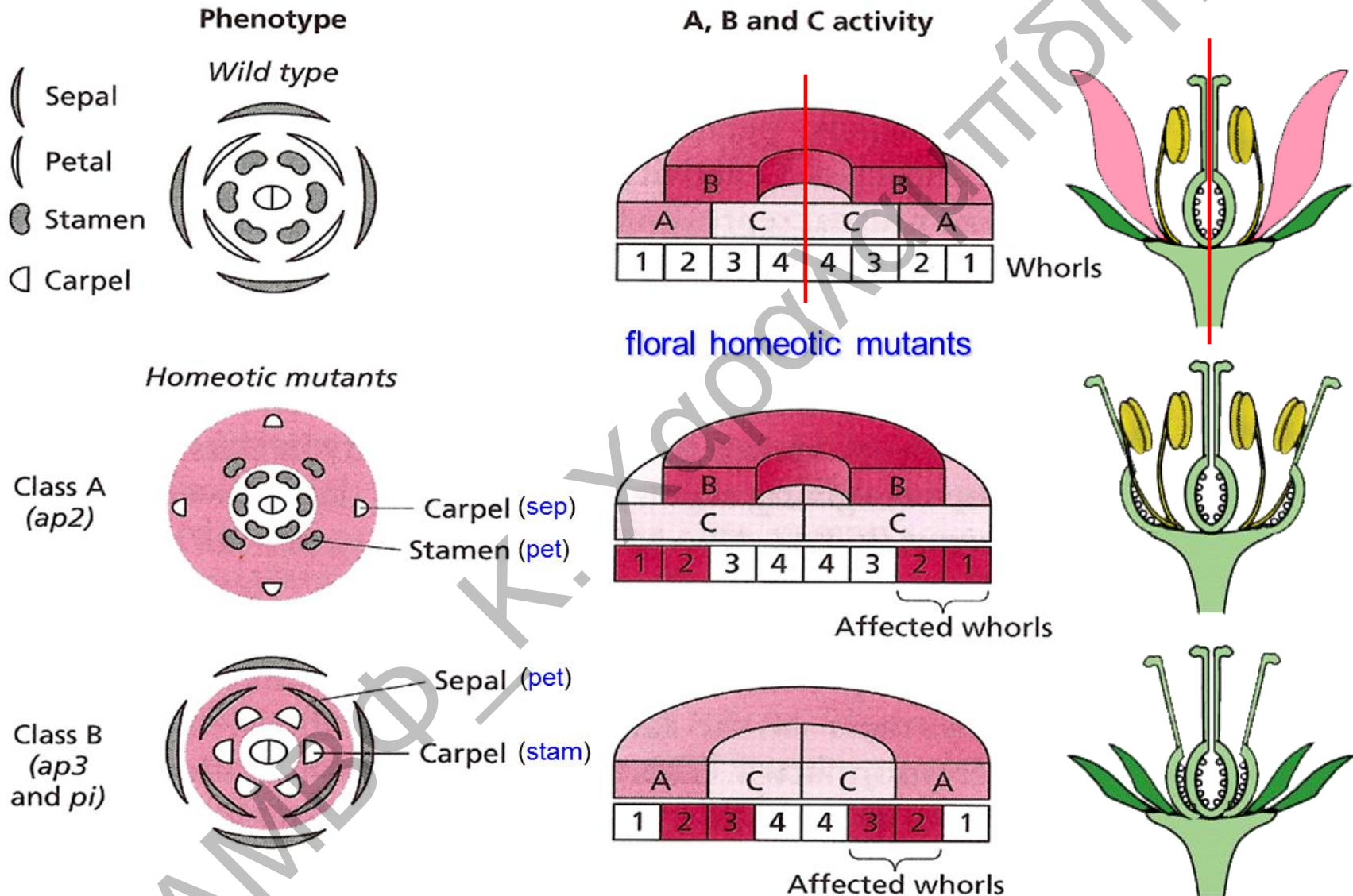
(A) NORMAL FLOWER



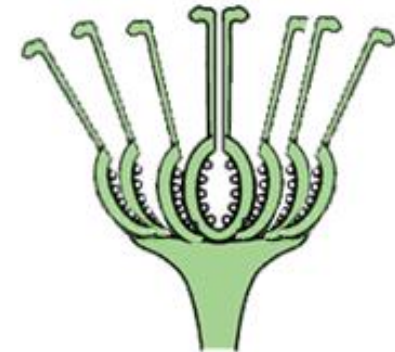
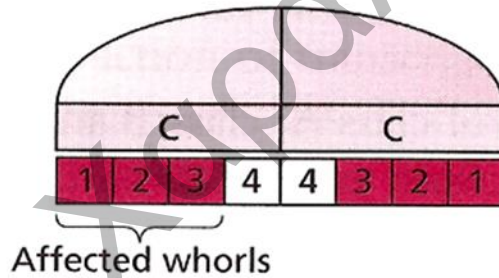
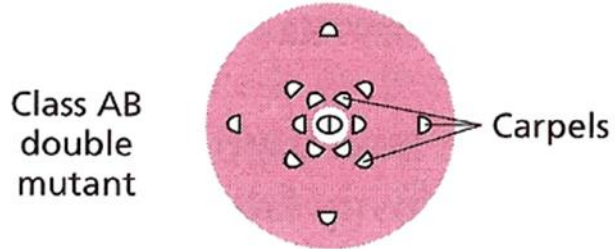
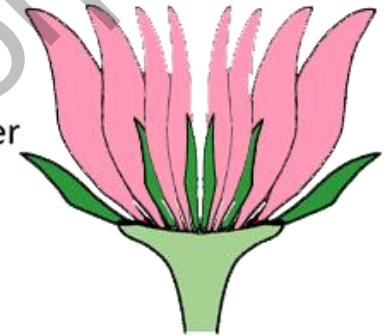
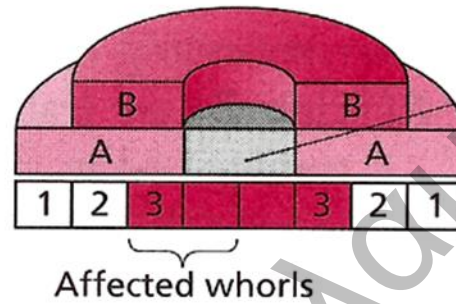
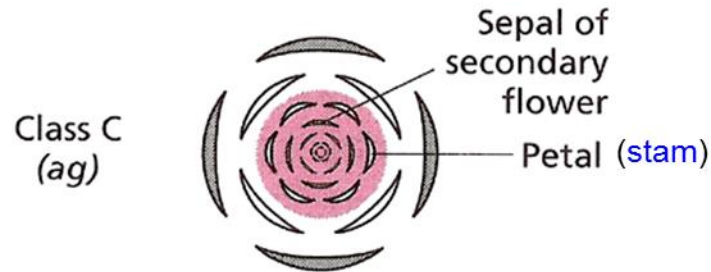
A=AP1, AP2
B=AP3,PI
C=AG



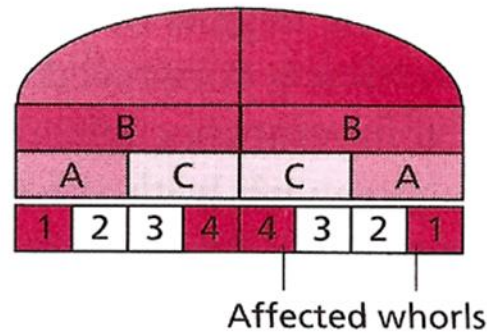
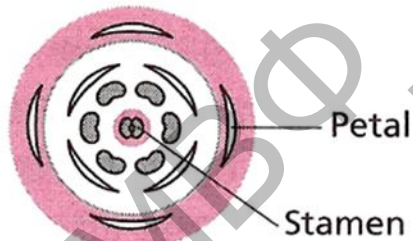
Μοντέλο ABC στην ανάπτυξη του άνθους



Μοντέλο ABC στην ανάπτυξη του άνθους

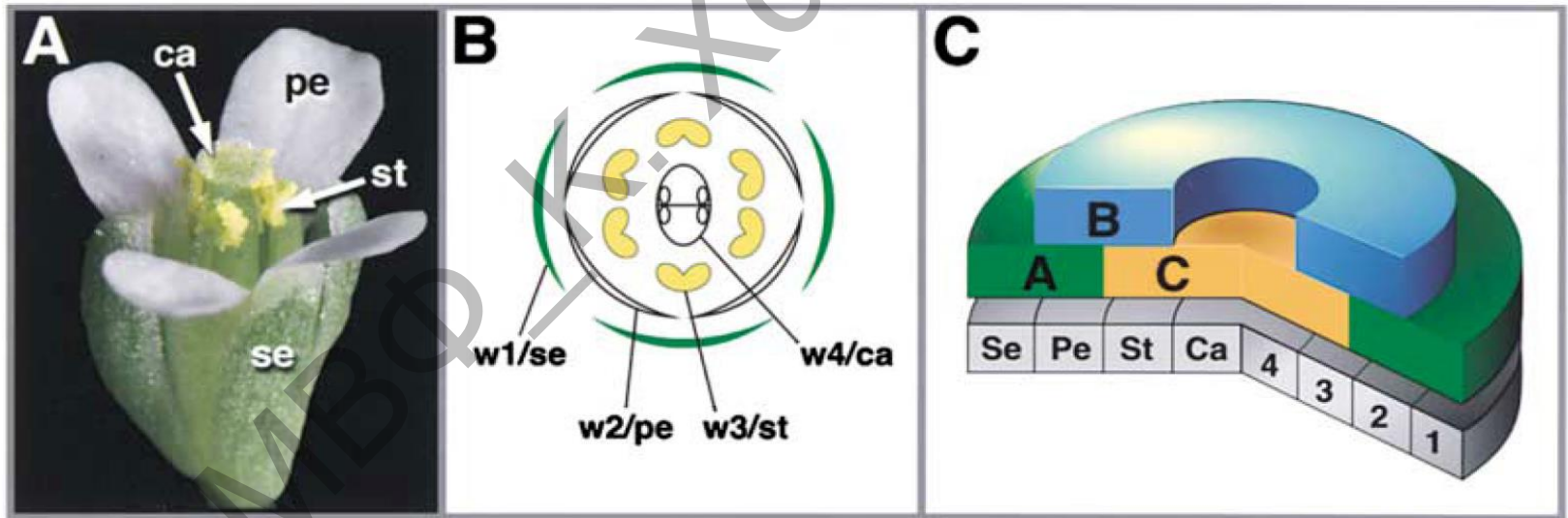


Transgenic flower with constitutive AP3 and PI activity

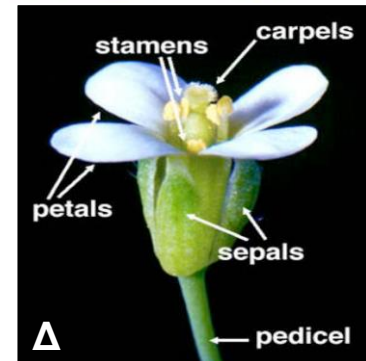
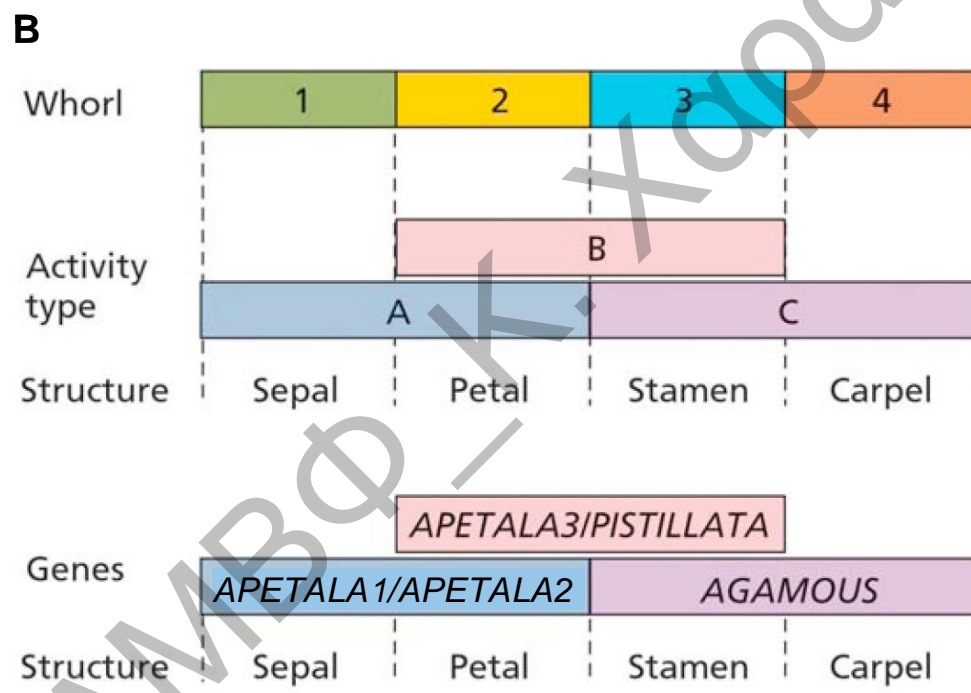
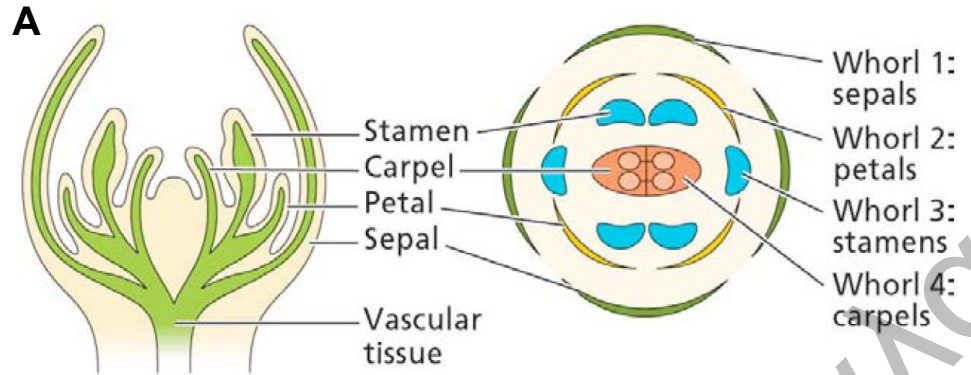


Οι δύο βασικές αρχές της ανάπτυξης του άνθους

1. Η πρώτη βασική αρχή που διέπει την ανάπτυξη των ανθέων περιλαμβάνει τον κεντρικό ρόλο που διαδραματίζει το γονίδιο **LEAFY (LFY)**. Το **LFY** είναι απαραίτητο και από μόνο του ικανό να οδηγήσει στην εξειδίκευση ενός μεριστώματος σε ανθικό μερίστωμα. Αποτελεί αφενώς μεν βασικό συστατικό των **μονοπατιών επαγωγής της άνθησης** (floral inductive pathways), αφετέρου δε θετικό **ρυθμιστή των γονιδίων ABC**.
2. Η δεύτερη βασική αρχή που διέπει την ανάπτυξη των ανθέων σε όλα τα φυτικά είδη που έχουν μελετηθεί μέχρι σήμερα είναι το **μοντέλο ABC**.



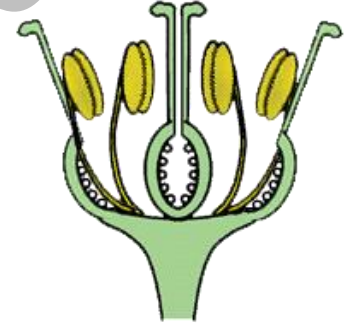
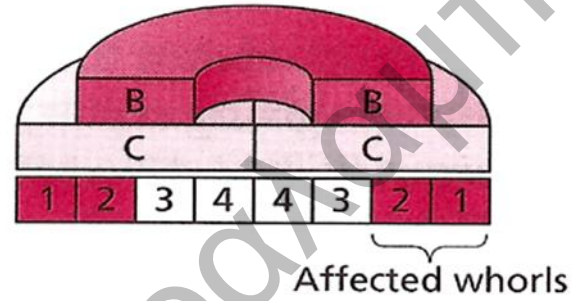
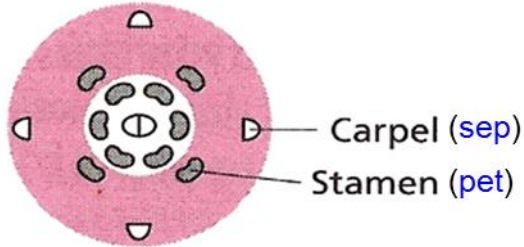
Καθορισμός της ταυτότητας των ανθικών οργάνων - Γονίδια ABC



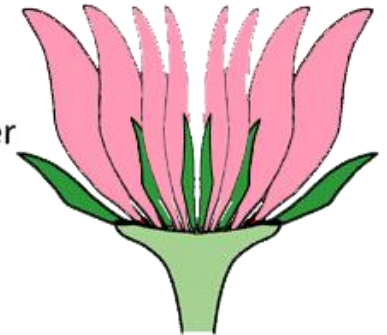
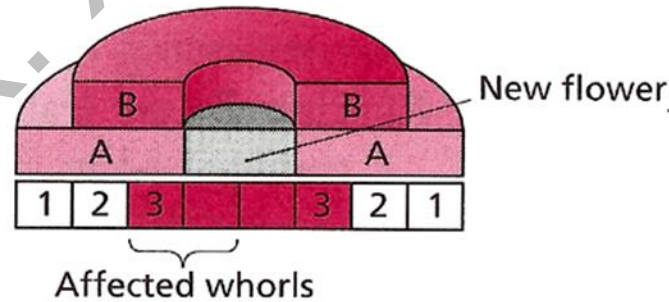
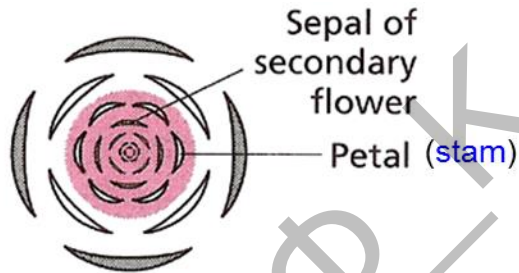
Τα φαινομενικά «παράδοξα» του μοντέλου ABC...

Homeotic mutants

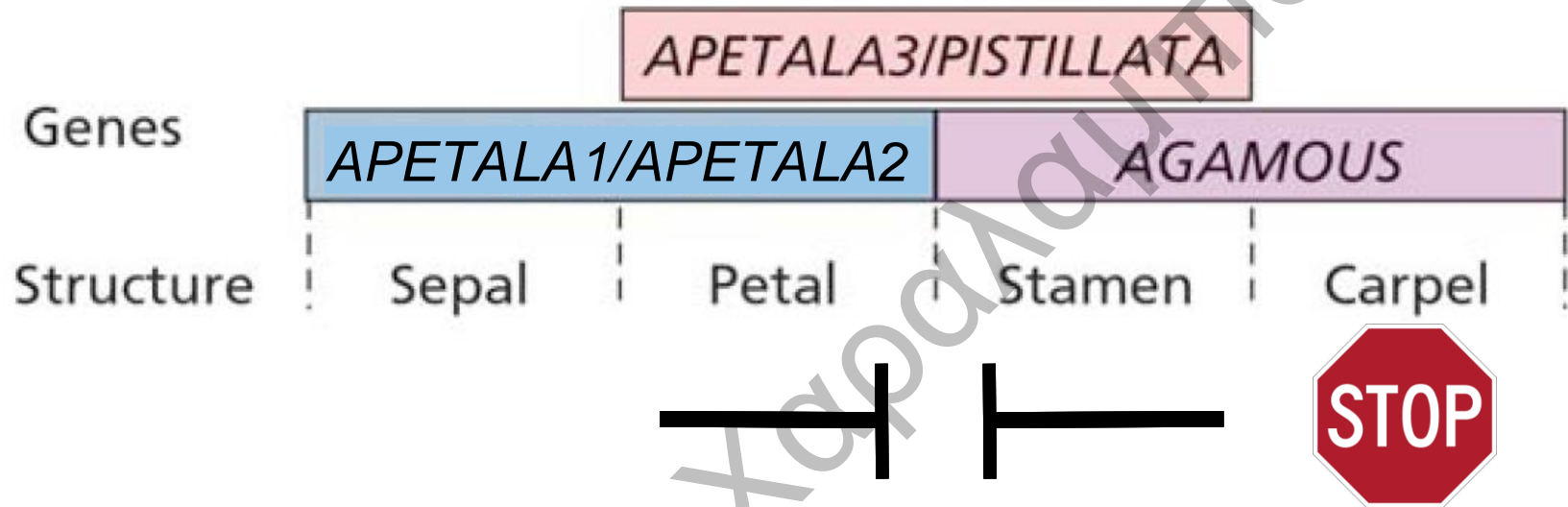
Class A
(*ap2*)



Class C
(*ag*)



Δύο απαραίτητες προϋποθέσεις...

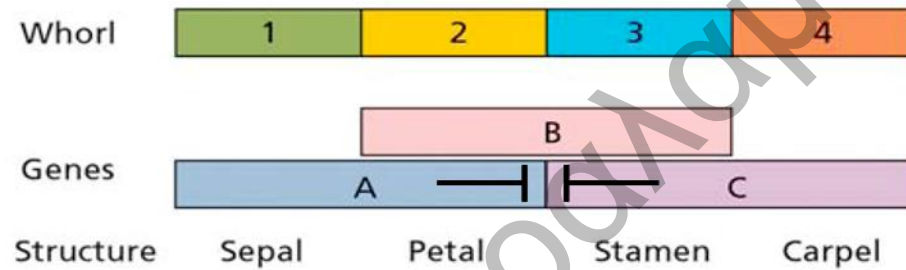
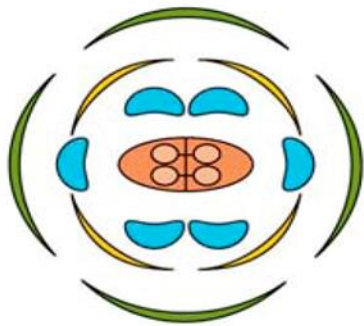


- Η πρώτη προϋπόθεση θεωρεί ότι τα γονίδια της κλάσης A και C **καταστέλλουν** αμοιβαία το ένα τη δράση του άλλου
- Η δεύτερη προϋπόθεση θεωρεί ότι το γονίδιο της κλάσης C είναι υπεύθυνο για τον **τερματισμό** της ανάπτυξης του άνθους.

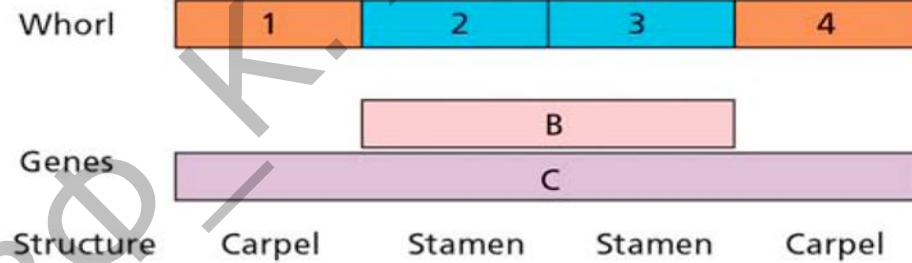
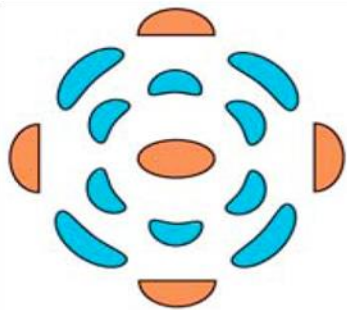


Καθορισμός της ταυτότητας των ανθικών οργάνων - Γονίδια ABC

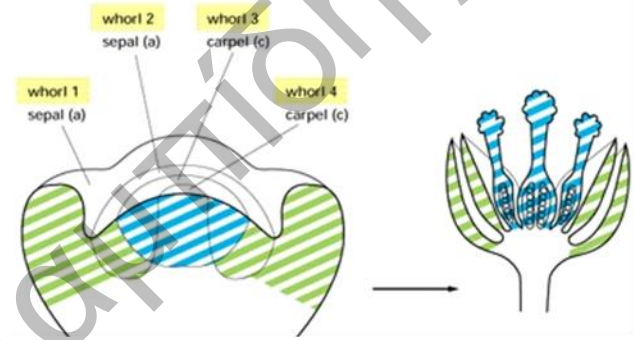
(A) Άγριος τύπος



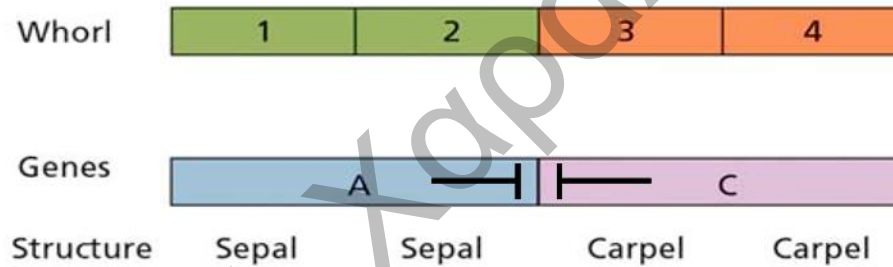
(B) Απώλεια A λειτουργίας (*APETALA-1* ή *APETALA-2*)



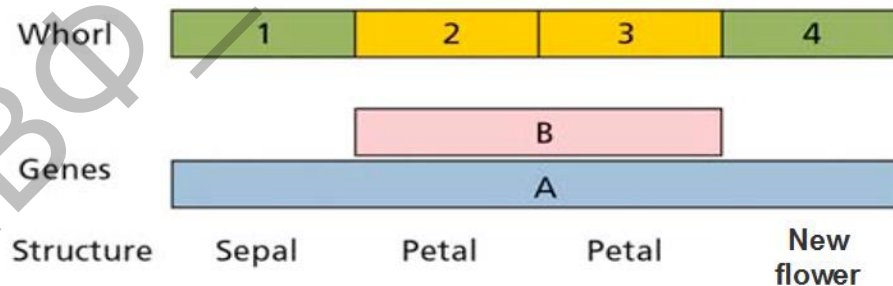
Καθορισμός της ταυτότητας των ανθικών οργάνων - Γονίδια ABC



(Γ) Απώλεια B λειτουργίας (*PISTILLATA-1* ή *APETALA-3*)



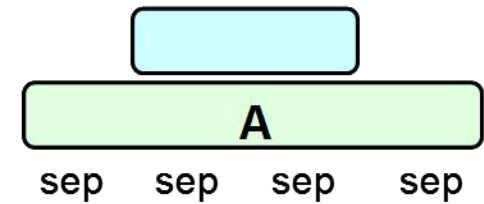
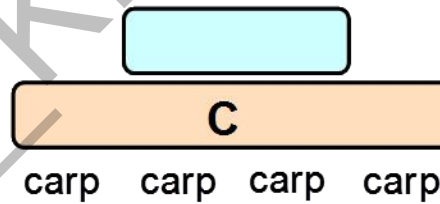
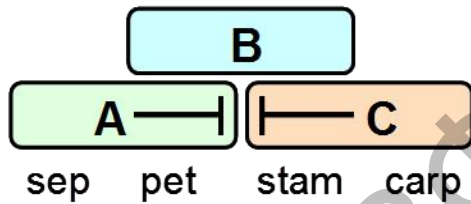
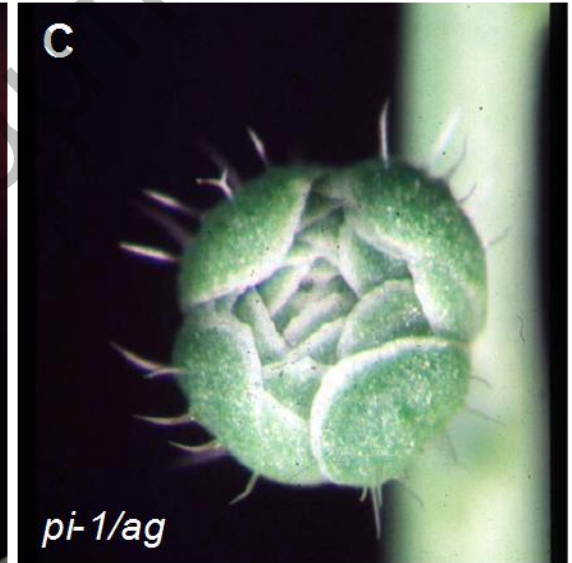
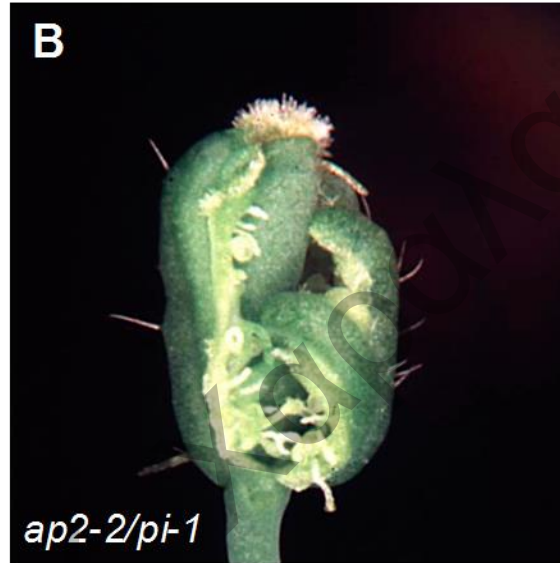
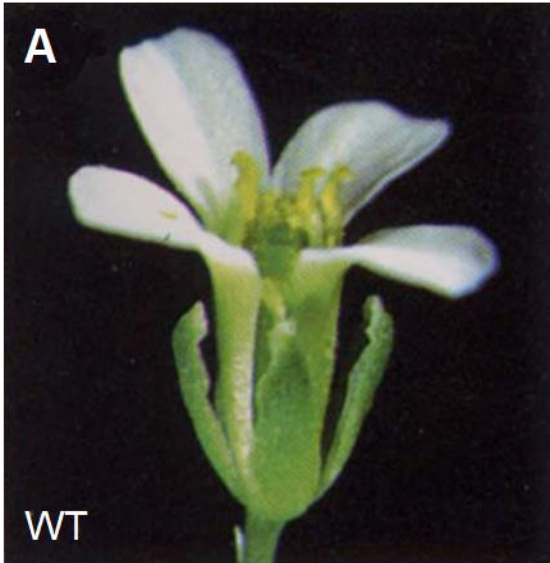
(Δ) Απώλεια C λειτουργίας (*AGAMOUS*)



Φαινότυποι διπλών και τριπλών μεταλλαγμάτων

AB double mutant

BC double mutant

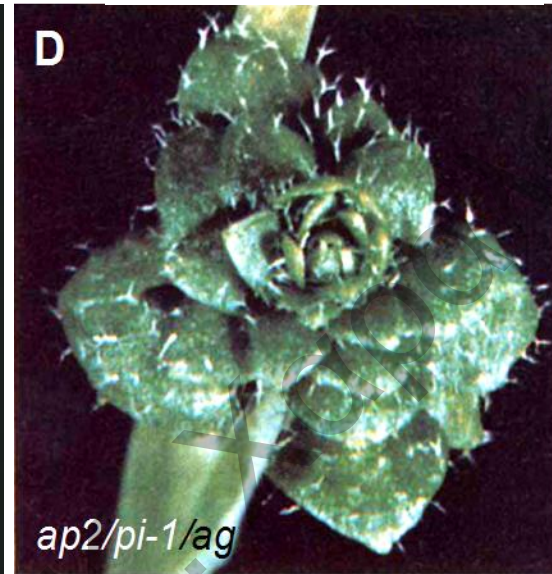


Φαινότυποι διπλών και τριπλών μεταλλαγμάτων

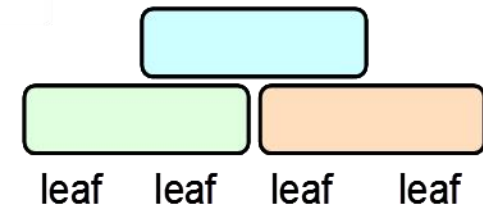
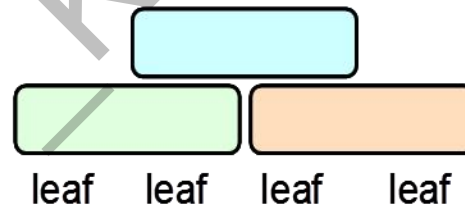
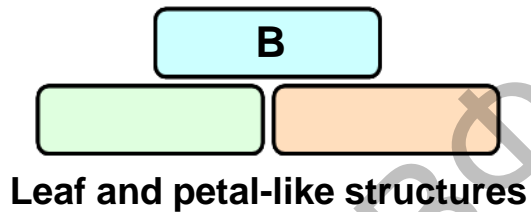
AC double mutant



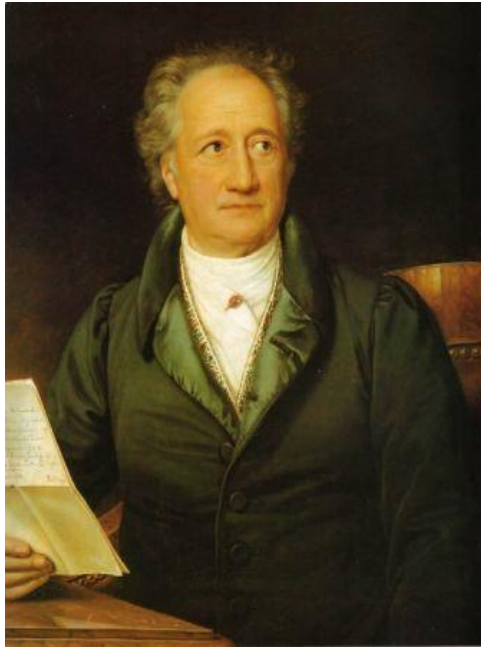
ABC triple mutant



ABC quadruple mutant



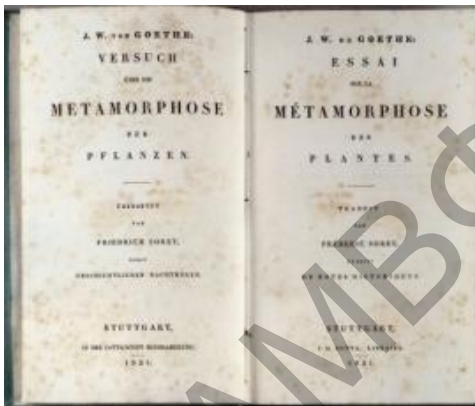
Τα άνθη είναι μεταμορφωμένα φύλλα...προέβλεψε ο Goethe το 1790.



Goethe-1790



Συγγραφέας, φιλόσοφος, ζωγράφος, παιδαγωγός, πολιτικός αλλά και θετικός επιστήμονας ο Γιόχαν Βόλφγκανγκ φον Γκαίτε.

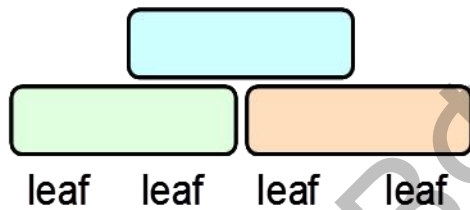
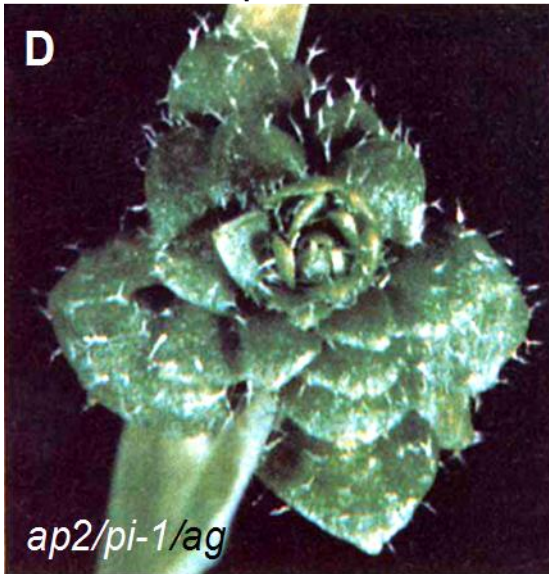


Το 1790 στο δοκίμιο: «*Απόπειρα Ερμηνείας Της Μεταμόρφωσης Των Φυτών*» διατύπωσε την άποψη πως όλα τα μέρη του φυτού αποτελούν μεταμορφωμένα φύλλα και επίσης υποστήριξε την ιδέα της ύπαρξης ενός «*πρωταρχικού φυτού*» από το οποίο προήλθαν όλα τα άλλα.

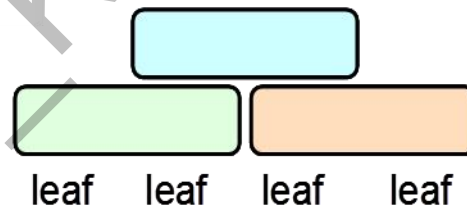


Φαινότυποι εκτοπικής έκφρασης γονιδίων B κλάσης

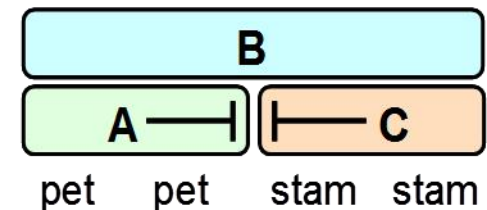
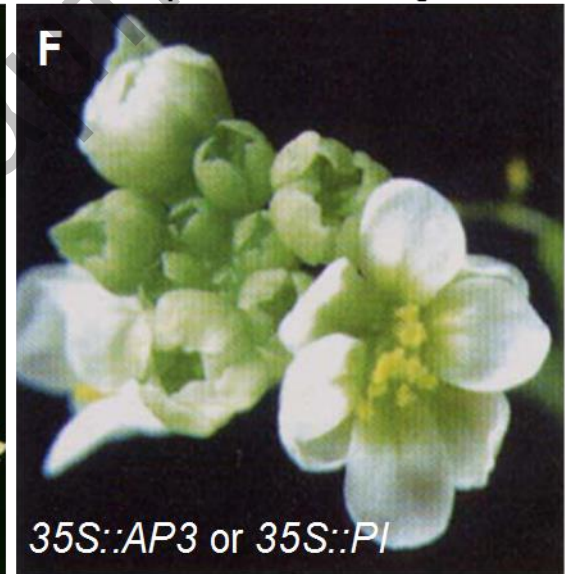
ABC triple mutant



ABC quadruple mutant



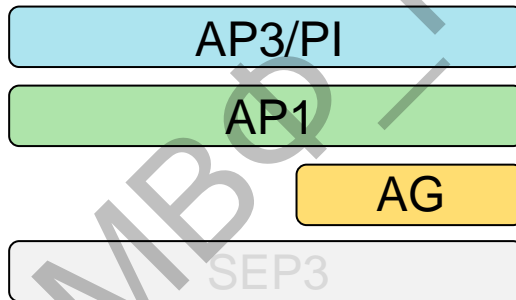
overexpression of B genes



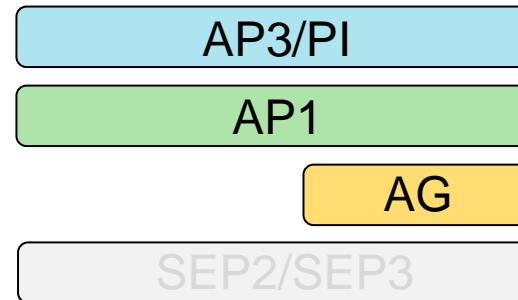
Overexpression of A and B genes converts leaves into petals or stamens



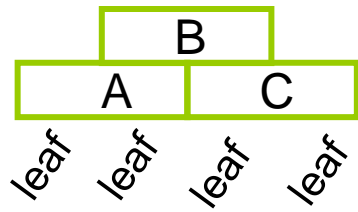
35S: *AP1 AP3 PI SEP3*



35S: *AP1 AP3 PI SEP2 SEP3*



ABC MADS-box genes are necessary for development of flower organs



$A^- B^- C^-$

Are they sufficient?

NO, expression of ABC genes in leaves does not convert leaves into flower organs.

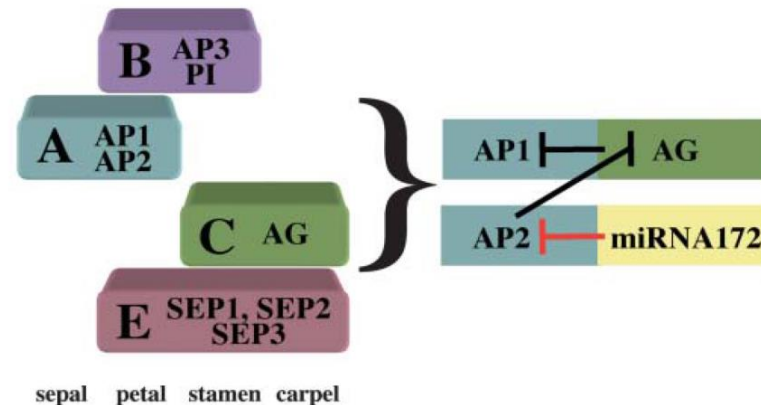
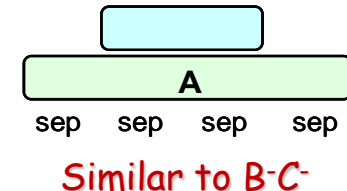
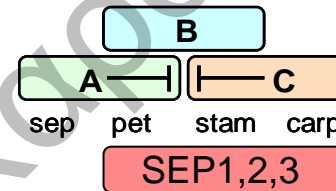
Τροποποίηση του μοντέλου ABC-Τα γονίδια *SEPALLATA* (*SEP*)



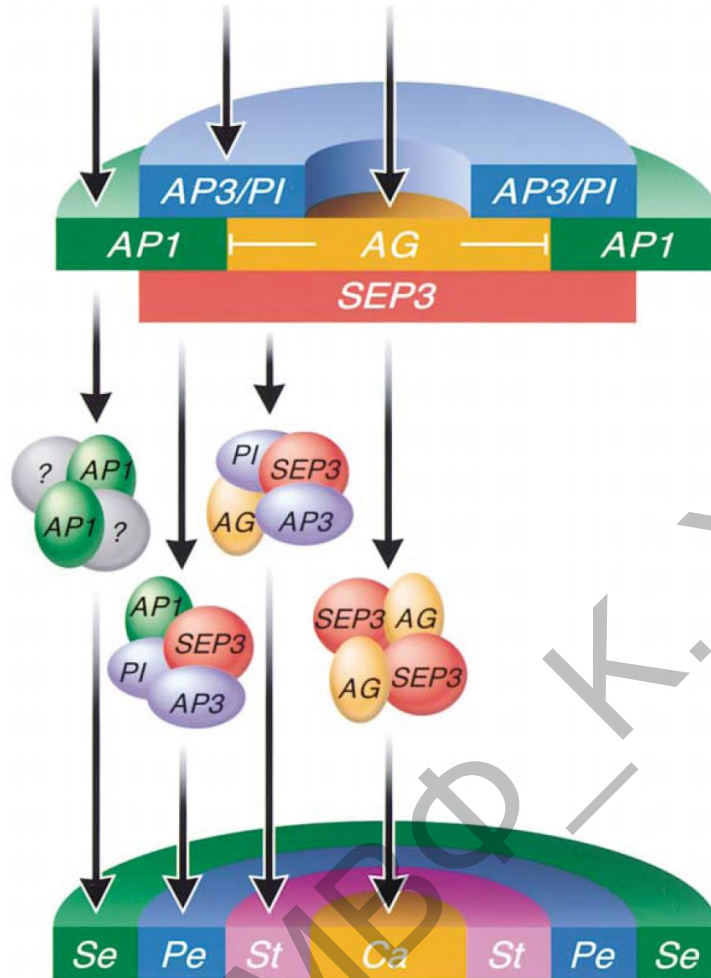
WT



sep1/2/3⁻



Μοριακή γενετική σχηματισμού του ανθικού προτύπου

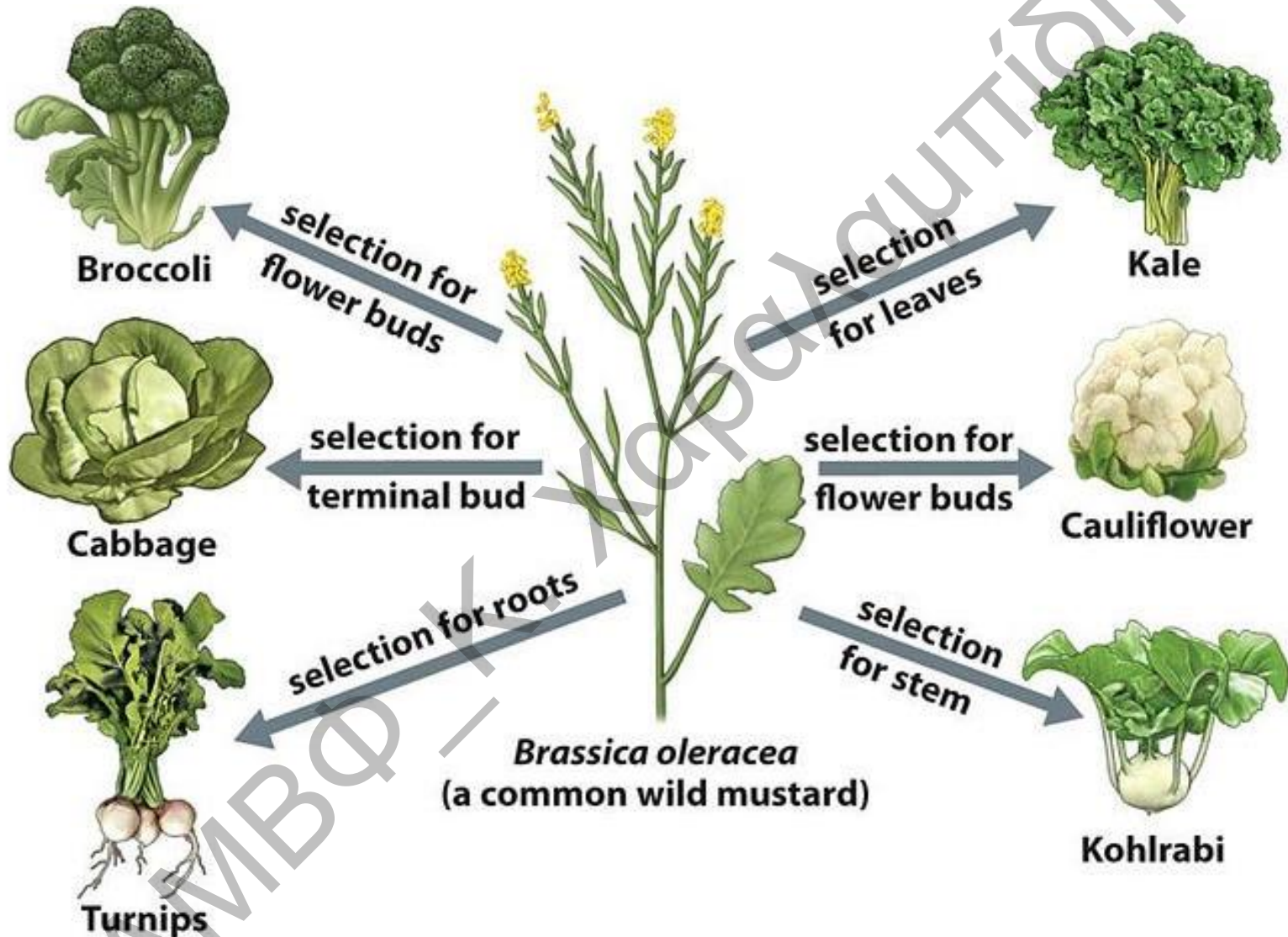


- Τα προϊόντα των «ABC γονιδίων» σε συνδυασμό με τις πρωτεΐνες SEP (E κλάσης) δημιουργούν πολύπλοκα σύμπλοκα, προκειμένου να καθορίσουν την ταυτότητα των διαφορετικών ανθικών οργάνων.
- Η ρύθμιση των γονιδίων *SEP* δεν είναι πλήρως κατανοητή.

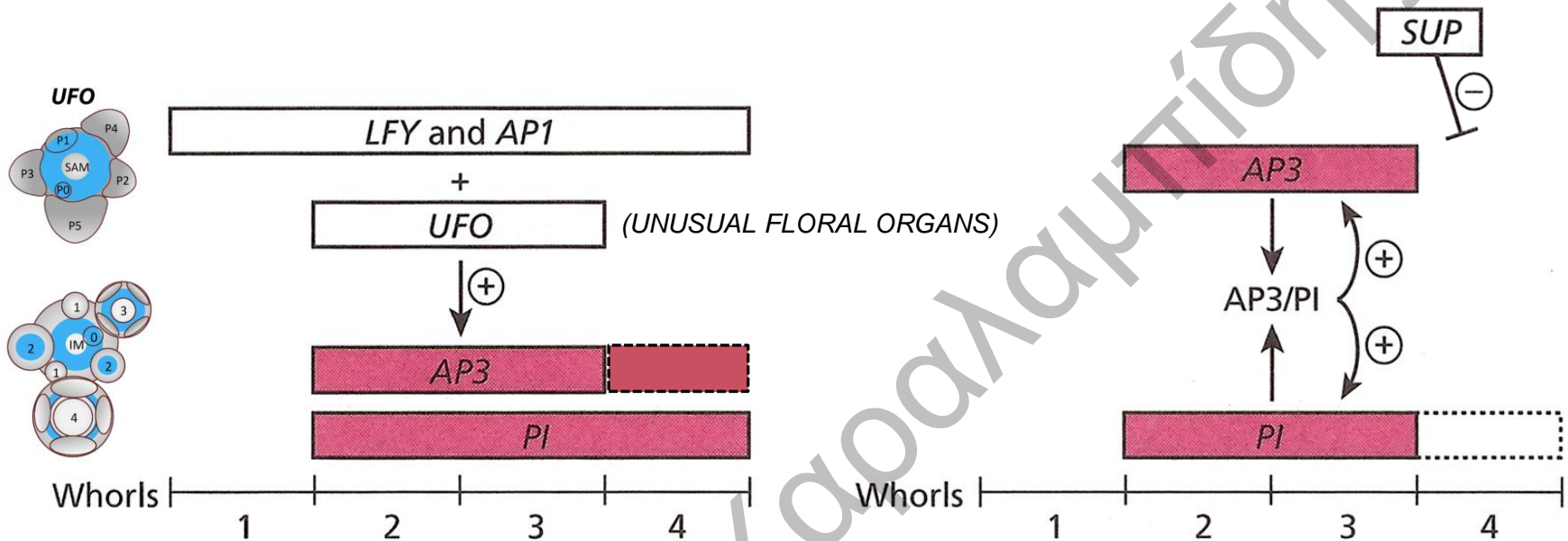
Σέπαλα: A
Πέταλα: A+B+E
Στήμονες: B+C+E
Καρπόφυλλα: C+E



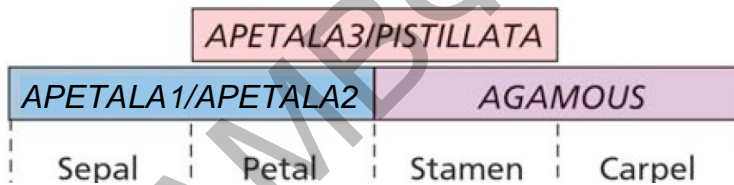
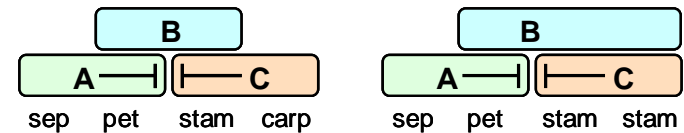
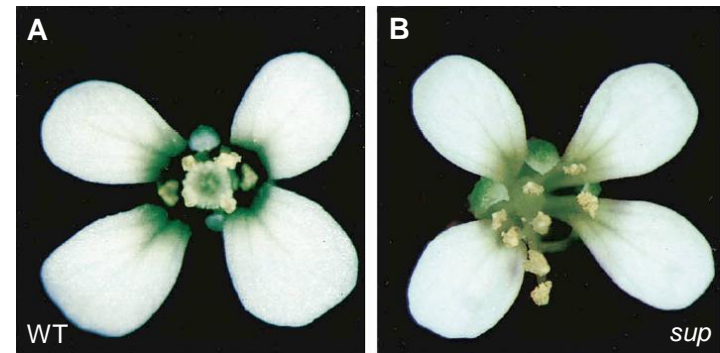
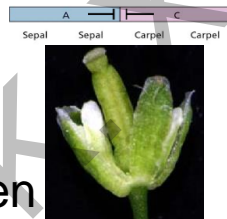
Artificial selection



Εγκαθίδρυση του πρότυπου έκφρασης των γονιδίων της B κλάσης

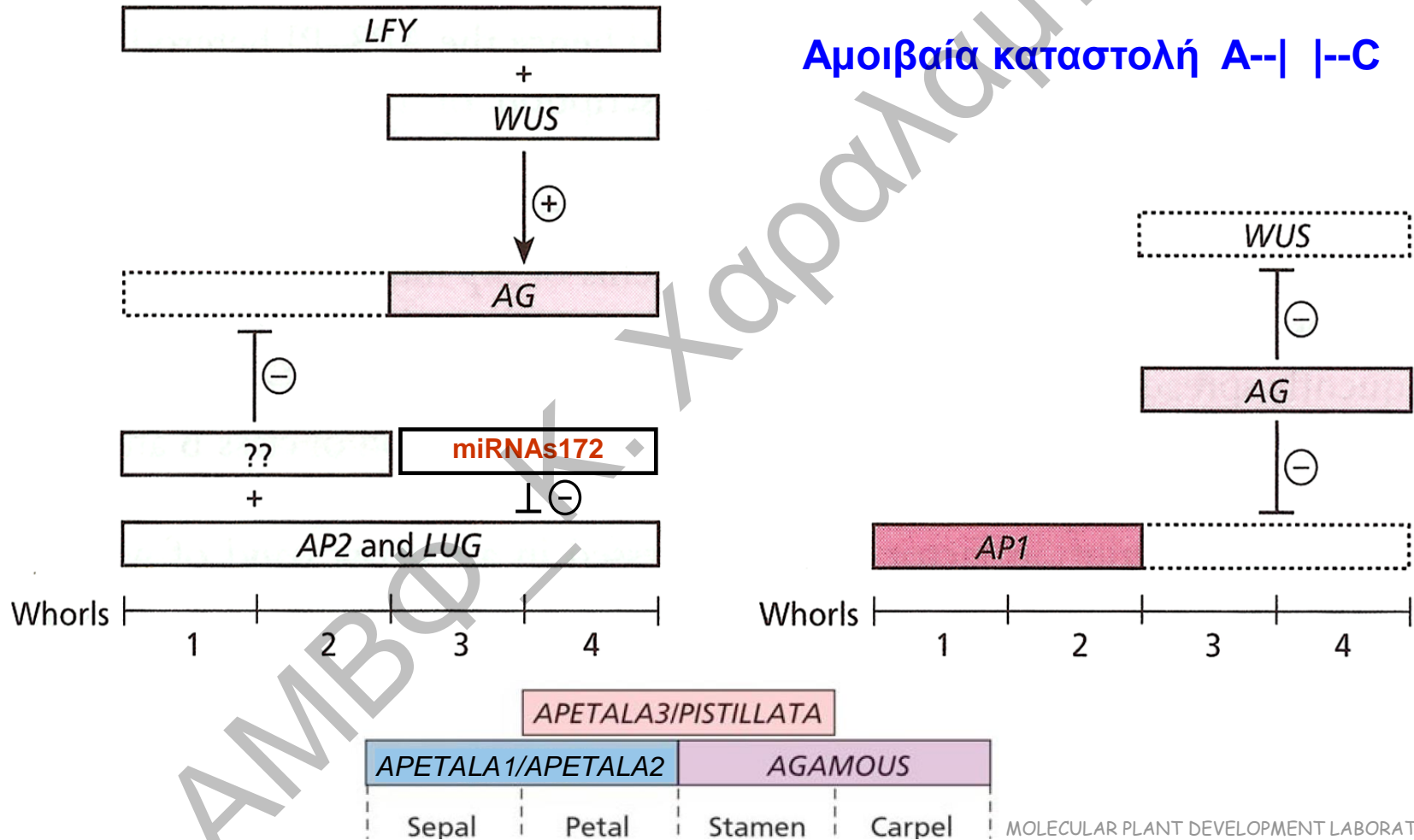


- in *lfy* mutants *AP3* ▼
- in *lfy ap1* mutants *AP3* —
- *ufo* mutants ∅ petals/stamen
- *LFY, AP1* και *UFO* ▲ *AP3* και *PI*



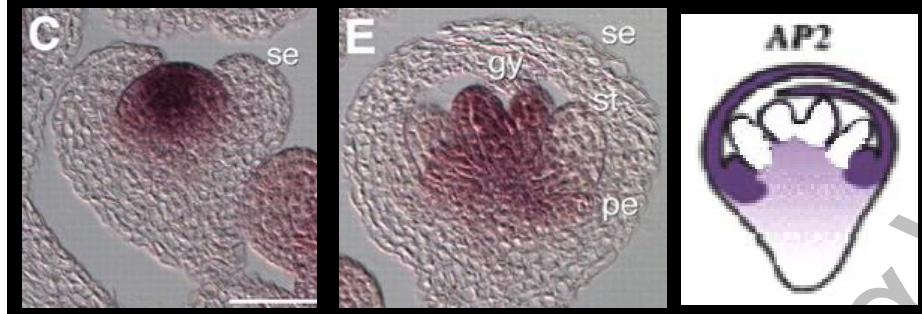
Εγκαθίδρυση του πρότυπου έκφρασης των γονιδίων της A κλάσης

Ενώ το *AP2* εκφράζεται και στα τέσσερα σπονδυλώματα του άνθους, η δράση του περιορίζεται όπως και του *AP1* μόνο στα δύο εξωτερικά σπονδυλώματα είτε από τη δράση του *AG* ή/και μετά-μεταγραφικά από τα *miRNA172*



miR172 regulates AP2 mRNA and thus floral organ identity

in situ hybridization: Localisation of miR172 gene expression



miR172 is expressed in stamen and carpel-forming inner whorls of developing flowers

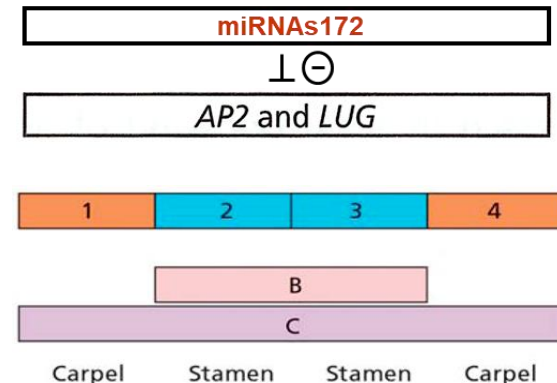
AP2 is expressed in all four whorls

⇒ Expression of miR172 could restrict APETALA2 activity to sepals and petals

Gain of function approach: Effect of a constitutive 35S::miR172 expression on floral development



From: Chen X, Science 303: 2022-2025 (2004)




⇒ Expression of miR172 outside the inner whorls results in an APETALA2 mutant phenotype




miR172 regulates floral organ identity in *Arabidopsis*

Gain of function approach: Expression of AP2m with a mutation in the miR172 binding site

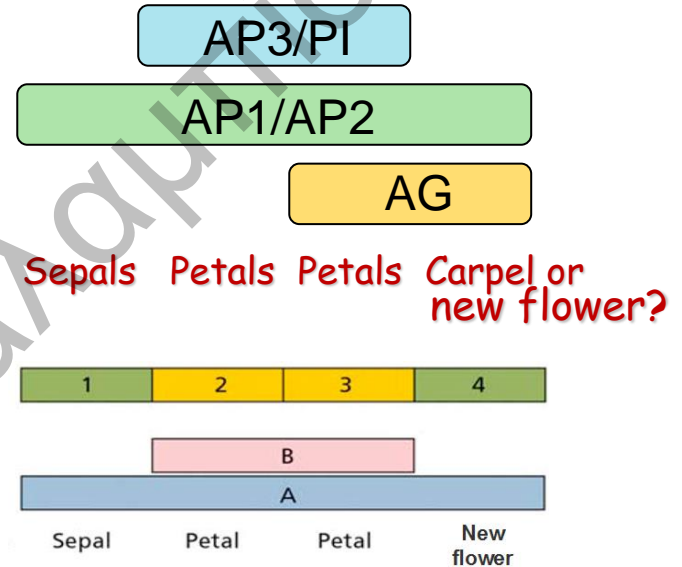


stamens → petals
Consistent with uncontrolled AP2m expression

AP2 protein levels in the transgenic lines



AP2 levels are reduced if miR172 is overexpressed
AP2 levels are increased if the miR172 binding site is altered



- ⇒ A modified miR172 binding site in AP2 abolishes control of AP2 activity
- ⇒ miR172 is responsible for the downregulation of AP2 translation



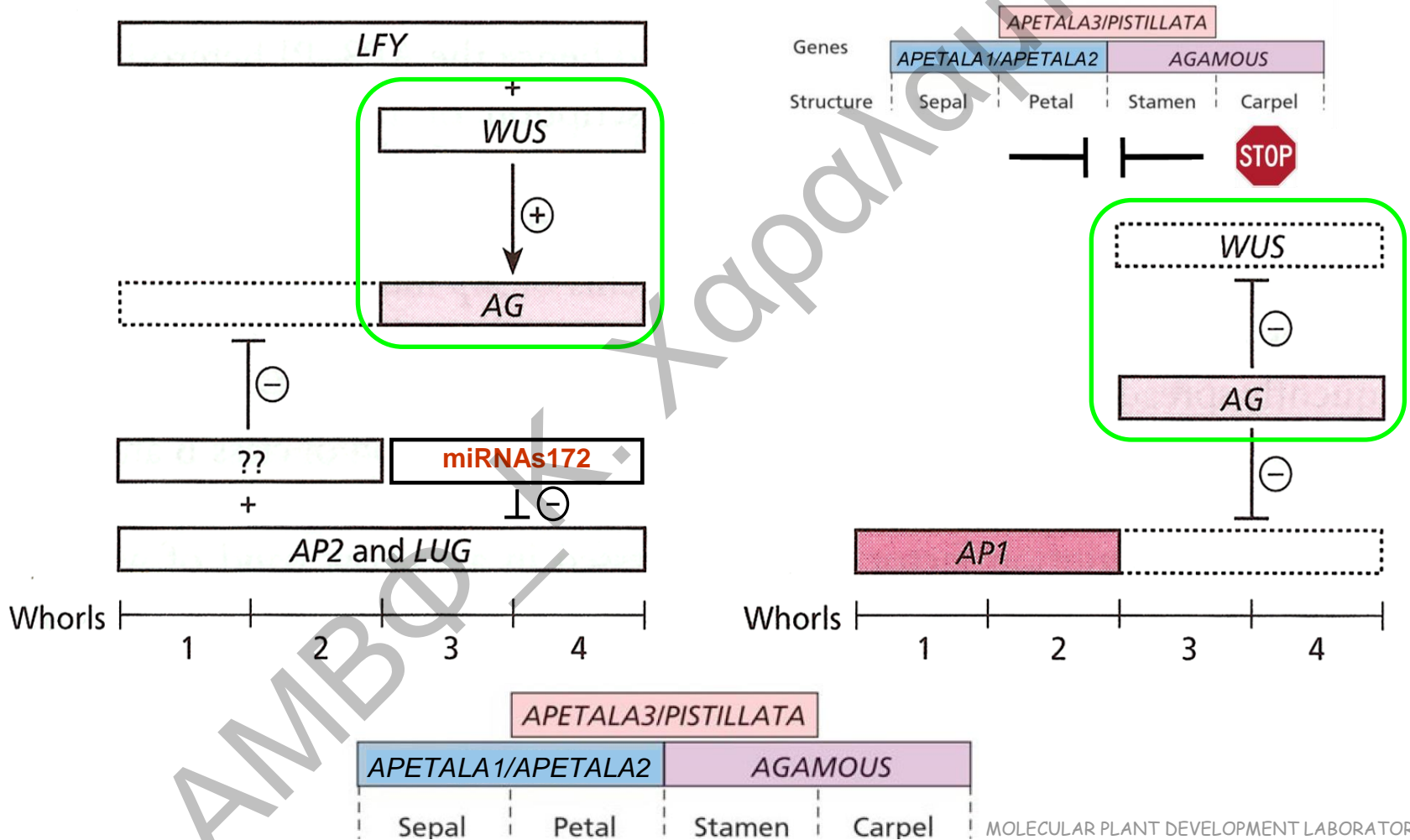
miR172 regulates floral organ identity in *Arabidopsis*

- 1) Tissue specific expression of miR172
- 2) Overexpression of miR172 abolishes AP2 expression leading to AG expression in all worlds. => C/BC/BC/C phenotype
- 3) Homology of miR172 to AP2 mRNA
- 4) Mutation of miR172 binding site in AP2 mRNA results in lack of AP2 suppression. AP2 is expressed in all worlds + C=> A/AB/AB/NewFlower phenotype.



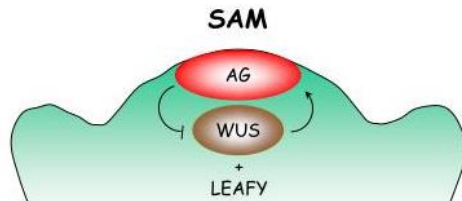
Εγκαθίδρυση του πρότυπου έκφρασης των γονιδίων της C κλάσης

Ενώ το *AP2* εκφράζεται και στα τέσσερα σπονδυλώματα του άνθους, η δράση του περιορίζεται όπως και του *AP1* μόνο στα δύο εξωτερικά σπονδυλώματα είτε από τη δράση του *AG* ή/και μέτα-μεταγραφικά από τα *miRNA172*



Why do *ag* mutants have undetermined flowers ?

WUS induces AG
AG represses WUS

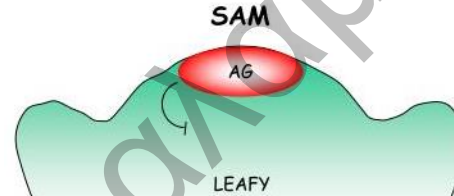


Unlike *CLAVATA3*, *AGAMOUS* expression is only initially dependent on WUSCHEL



Repression of the SAM organizer terminates the meristem

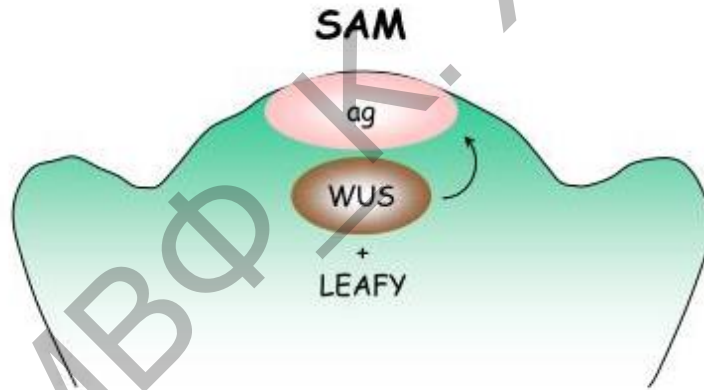
WUS induces AG
AG represses WUS



Unlike *CLAVATA3*, *AGAMOUS* expression is only initially dependent on WUSCHEL



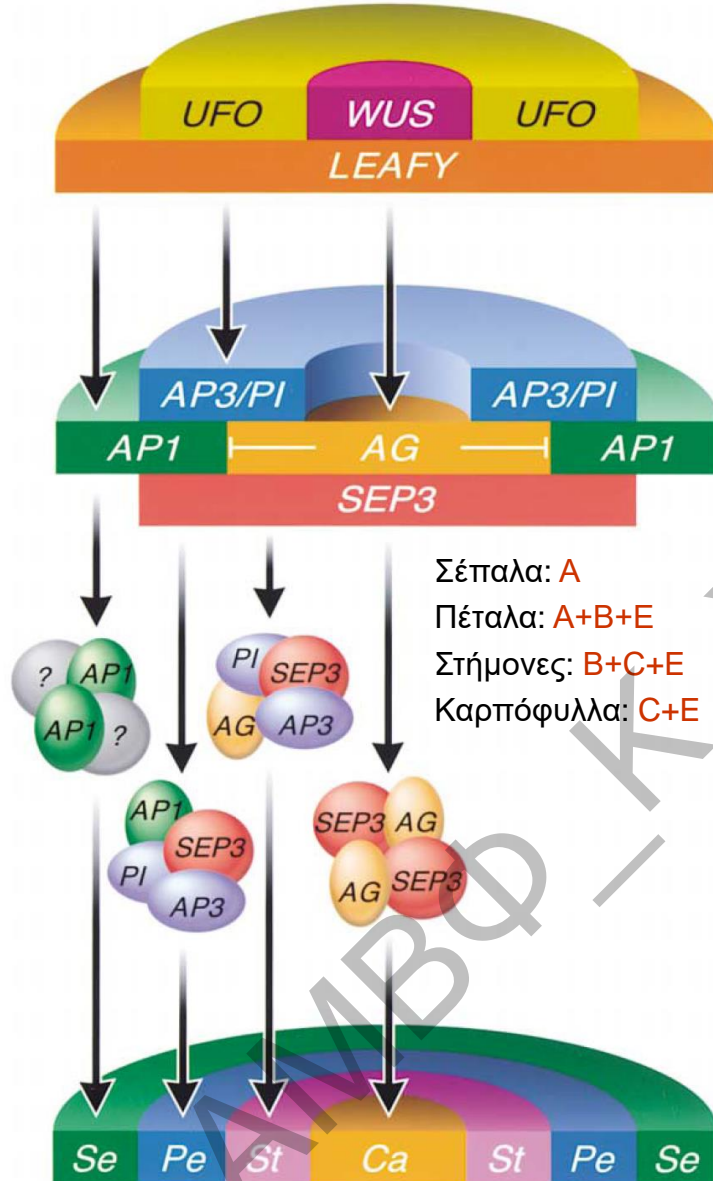
A *wus* mutant flower: central organs are missing



Failure in repression of the SAM organizer keeps the meristem proliferating



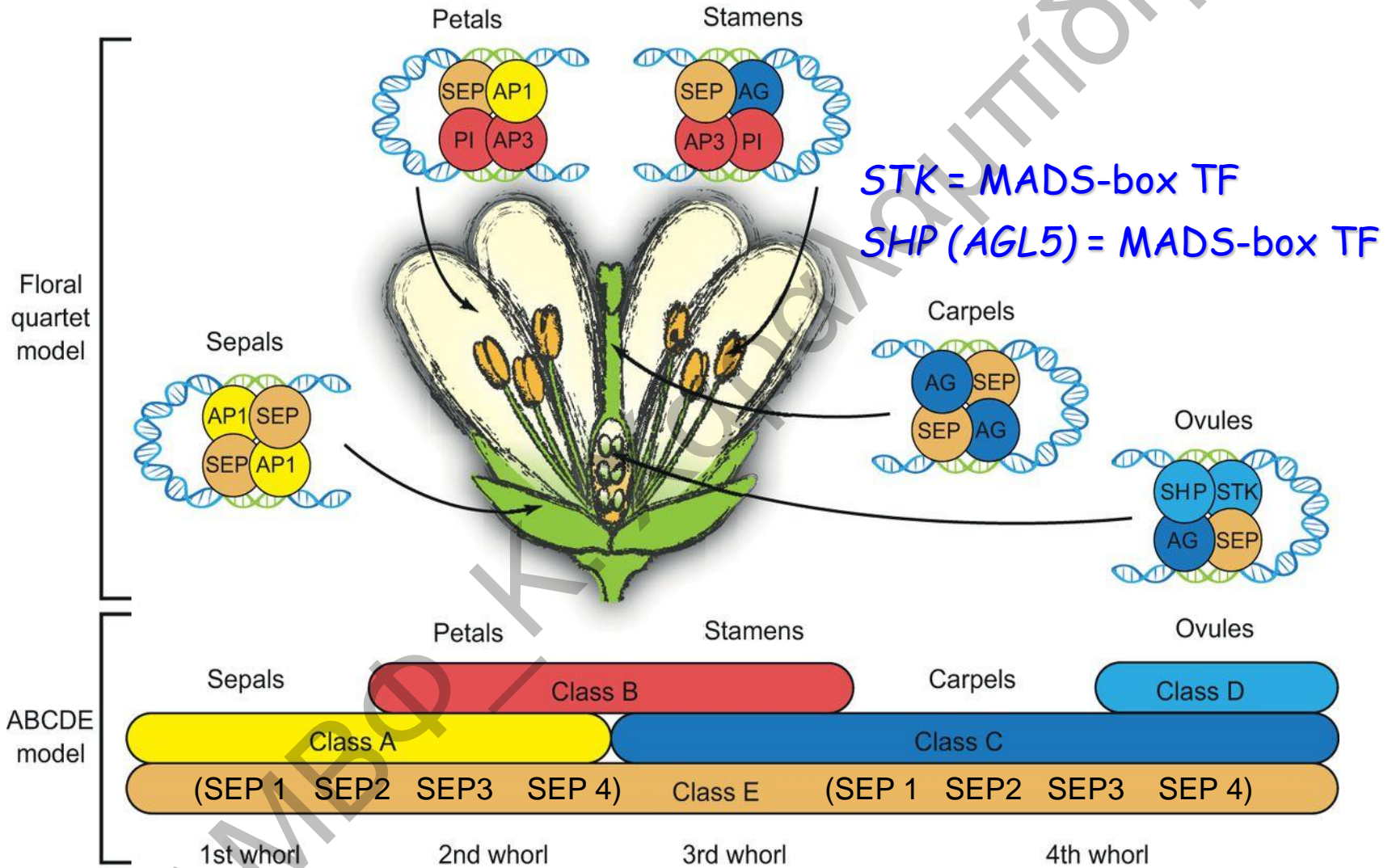
Μοριακή γενετική σχηματισμού του ανθικού προτύπου



- Η έκφραση των *LFY*, *WUS* και *UFO* σε συγκεκριμένες περιοχές του άνθους, οδηγούν στην μεταγραφική ενεργοποίηση των γονιδίων της A, B, C κλάσης.
- Τα προϊόντα των «ABC γονιδίων» σε συνδυασμό με τις πρωτεΐνες *SEP* (E κλάσης δημιουργούν πολύπλοκα σύμπλοκα, προκειμένου να καθορίσουν την ταυτότητα των διαφορετικών ανθικών οργάνων.
- Η ρύθμιση των γονιδίων *SEP* δεν είναι πλήρως κατανοητή.



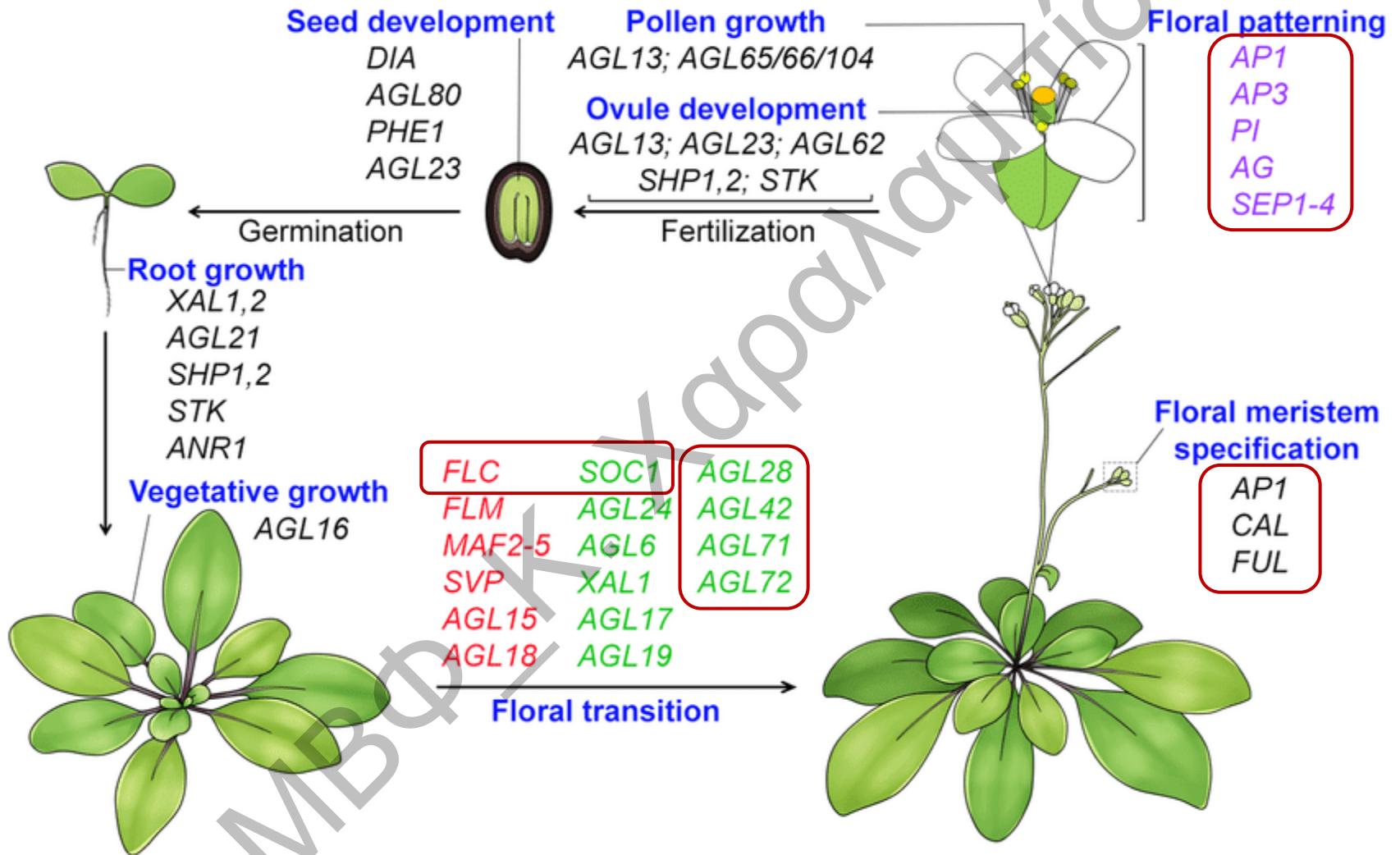
Updated ABCDE model including D class gene *STK* (*SEEDSTICK*) and *SHP* (*SHATTERPROOF*)



<i>Arabidopsis</i>	<i>Antirrhinum</i>	Προϊόν του γονιδίου
Γονίδια μεριστωματικής ταυτότητας		
<i>LEAFY (LFY)</i>	<i>FLORICAULA (FLO)</i>	DNA binding
<i>APETALA1 (API)</i>	<i>SQUAMOSA (SQUA)</i>	MADS domain
<i>CAULIFLOWER (CAL)</i>		MADS domain
<i>TERMINAL FLOWER (TFL)</i>		
Ρυθμιστές γονιδίων B κλάσης		
<i>UNUSUAL FLORAL ORGANS (UFO)</i>	<i>FIMBRIATA (FIM)</i>	F box
<i>SUPERMAN (SUP)</i>	<i>OCTANDRA (OCT)</i>	Zinc finger
Ρυθμιστές γονιδίων C κλάσης		
<i>WUSCHEL (WUS)</i>	?	Homeodomain
ABC γονίδια		
A κλάση		
<i>APETALA 1 (API)</i>		MADS domain
<i>APETALA 2 (AP2)</i>	?	AP2 domain
<i>AINTEGUMENTA (ANT)</i>	?	AP2 domain
<i>LEUNIG (LUG)</i>	?	WD40 repeats
<i>STERILE APETALA (SAP)</i>	?	Plant specific, nuclear?
?	<i>STYLOSA (STY)</i>	?
?	<i>FISTULATA (FIS)</i>	?
B κλάση		
<i>APETALA3 (AP3)</i>	<i>DEFICIENS (DEF)</i>	MADS domain
<i>PISTILATA (PI)</i>	<i>GLOBOSA (GLO)</i>	MADS domain
C κλάση		
<i>AGAMOUS (AG)</i>	<i>PLENA (PLE) & FARINELLI (FAR)</i>	MADS domain
<i>CRABS CLAW (CRC)</i>	?	YABBY domain
<i>SPATULATA (SPT)</i>	?	bHLH domain
<i>HUA1</i>	?	Plant specific, nuclear?
<i>HUA2</i>	?	RNA binding domain
ABC συμπαραγοντες ή E κλάση		
<i>SEPALATA1-3 (SEP)</i>	?	MADS domain



Functions of MADS-box genes throughout the life cycle of *A. thaliana*



Type II MADS-box domain family of transcription factors

“Carboxyl Terminal Domain” = acts as a transcriptional activation domain in SOME members

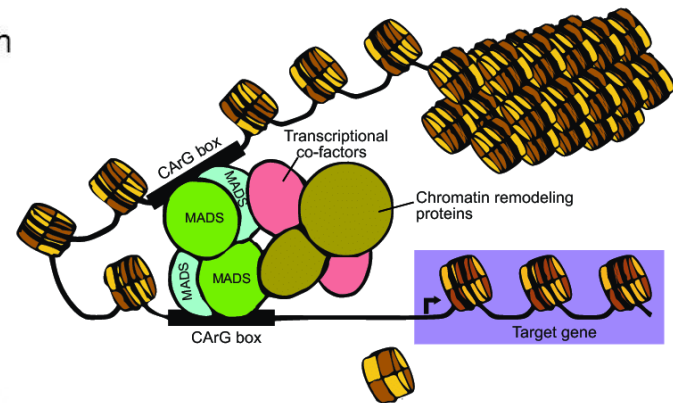


Region of homology shared between MADS domain transcription factors

Region of homology shared between many **plant** MADS domain transcription factors

AP1, AP3, PI and AG are members of type III!!

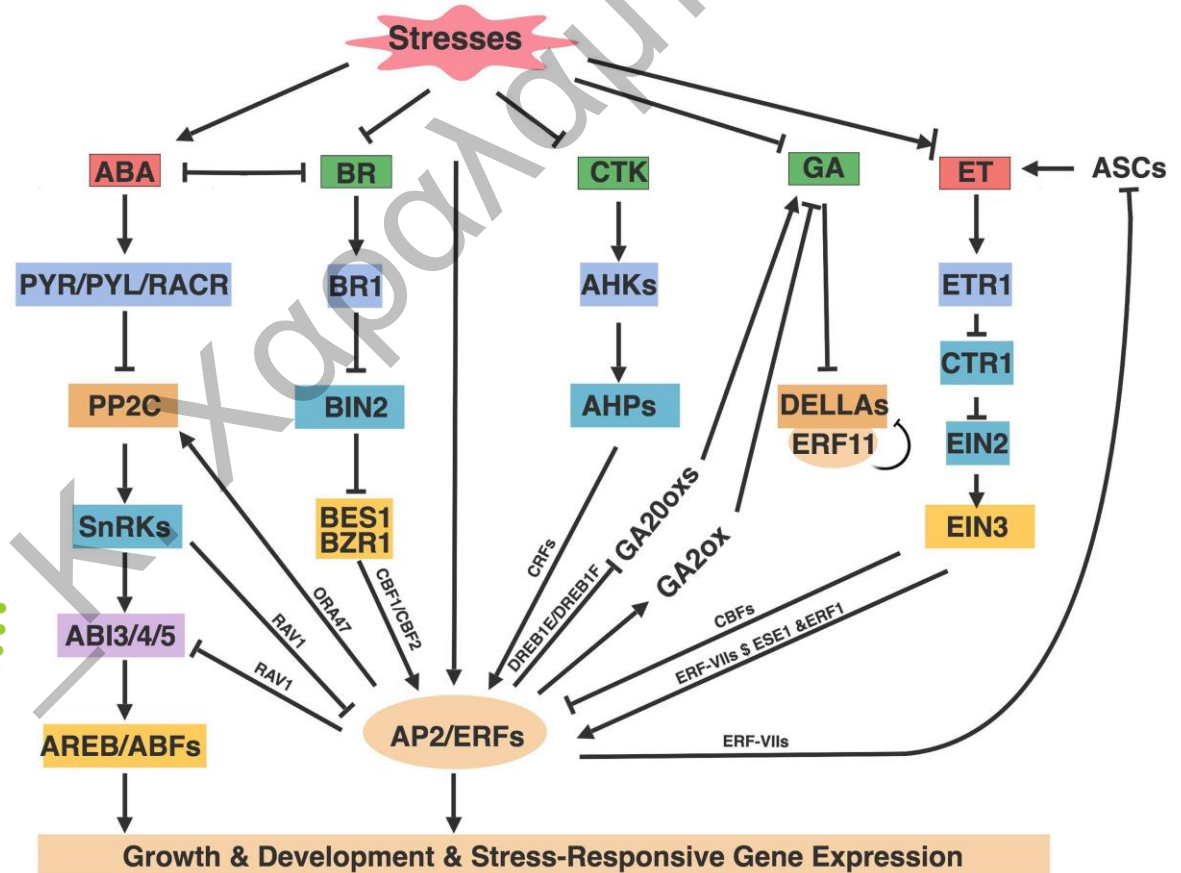
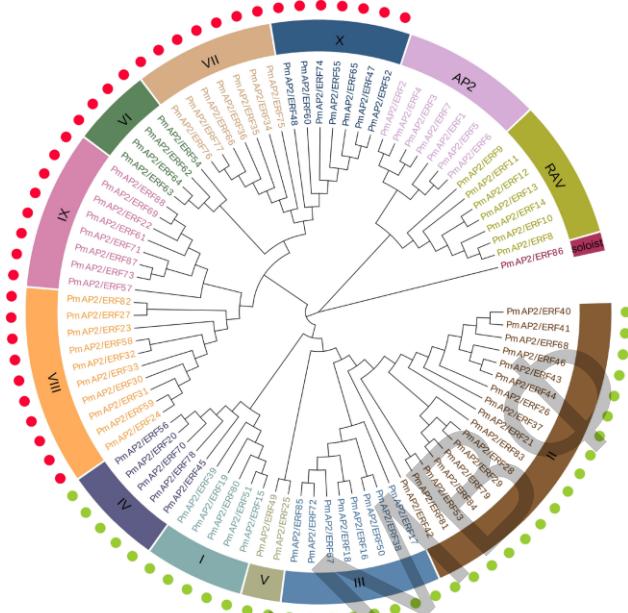
- MADS 56 aa, highly conserved, DNA-binding, dimerisation
- I 27-42 aa, considerable sequence variability
- K 70 aa, moderately conserved, keratin related, protein-protein interactions
- C Poor or no sequence conservation
- N A region present in AG and related MADS proteins



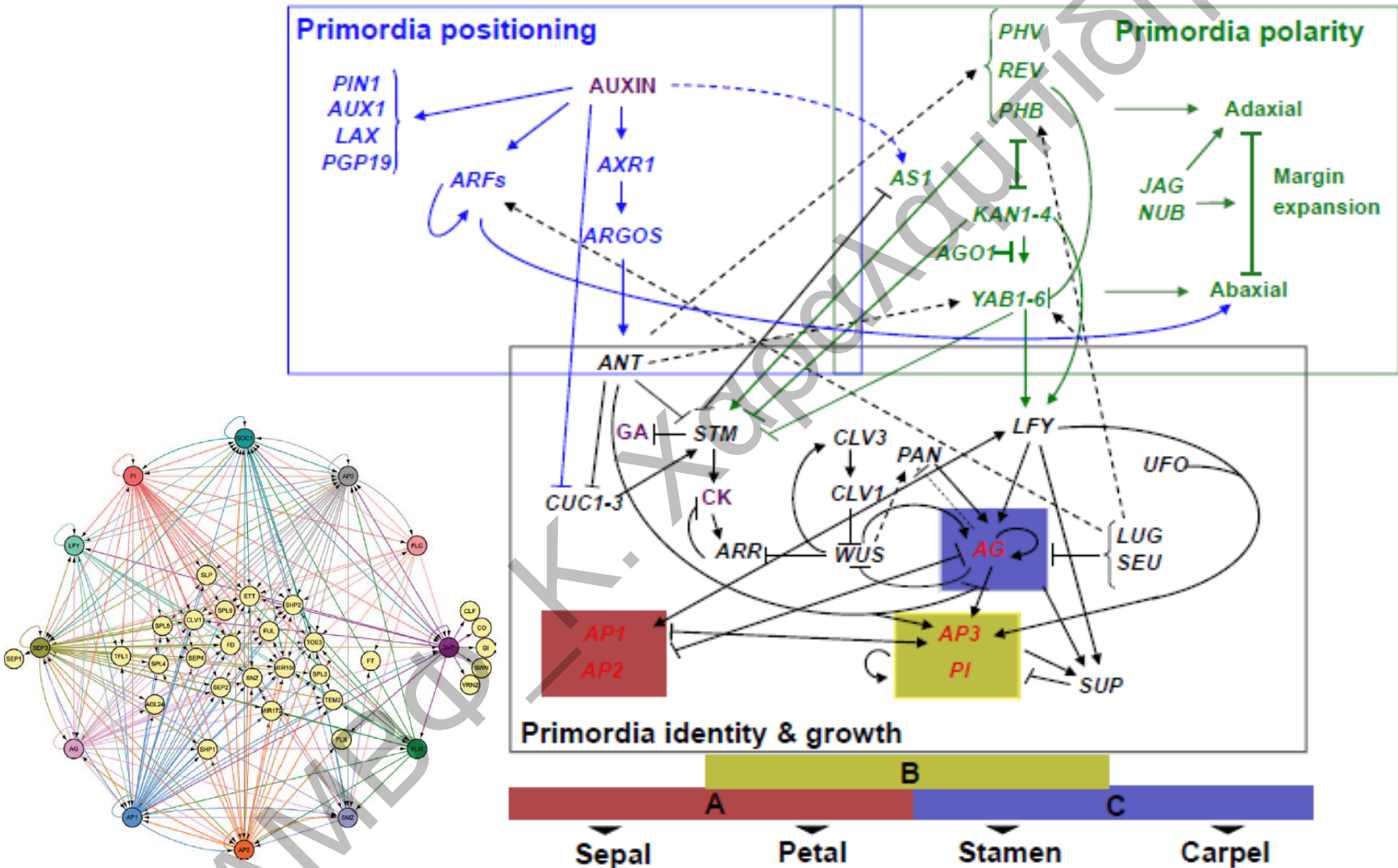
MADS-box domain family of transcription factors

MADS AP2/ERF (APETALA2/ETHYLENE RESPONSIVE FACTOR)

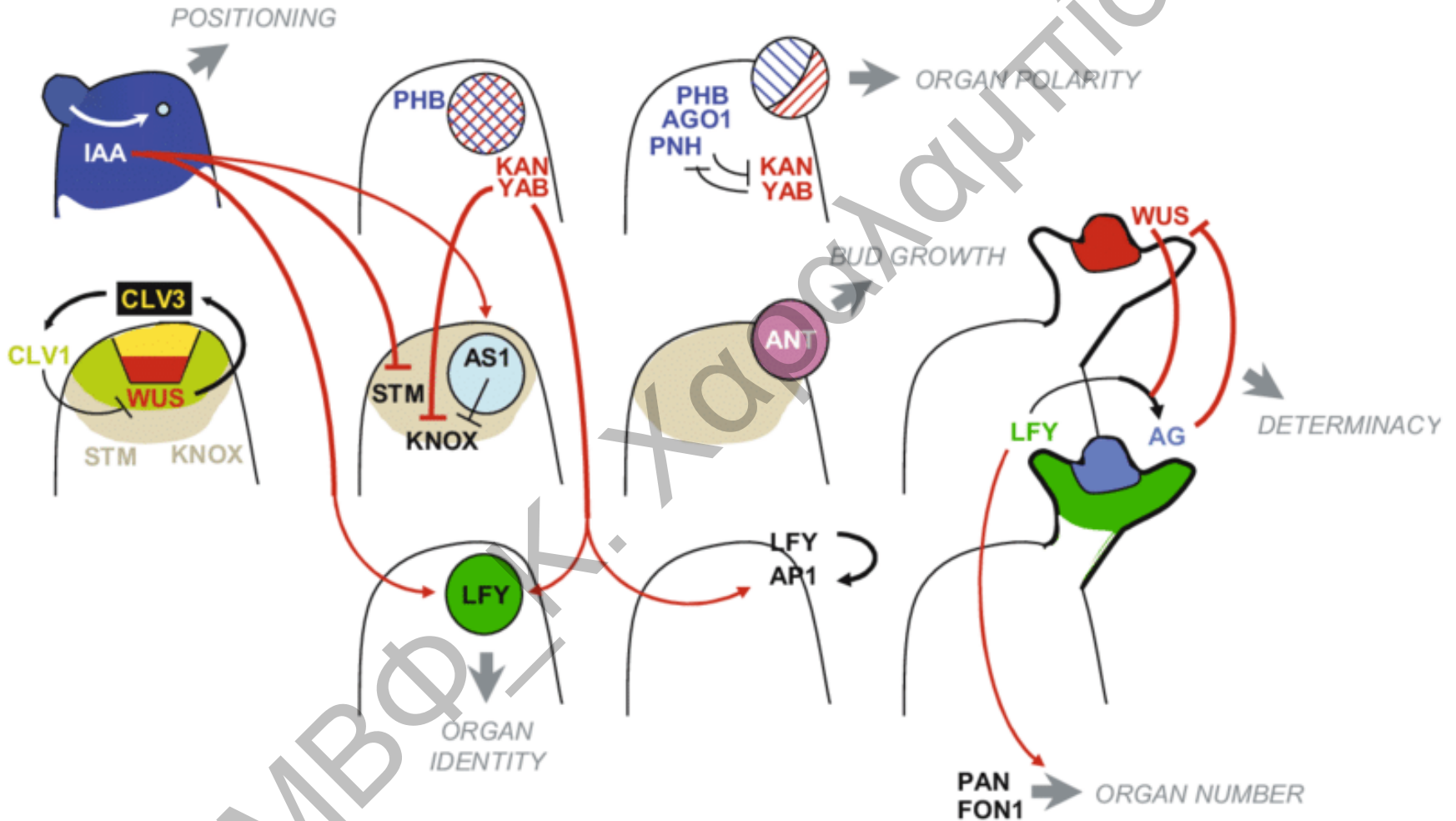
Species	MADS	AP2/ERF
Arabidopsis	82	138
Drosophila	2	0
C. Elegans	2	0
Yeast	4	0

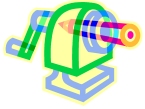
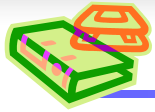


Multiple interaction pathways during meristem transition



Multiple interaction pathways during meristem transition





Thanks for your attention

ΑΜΒΦ - Κ. Χαρολαμπτίδης

