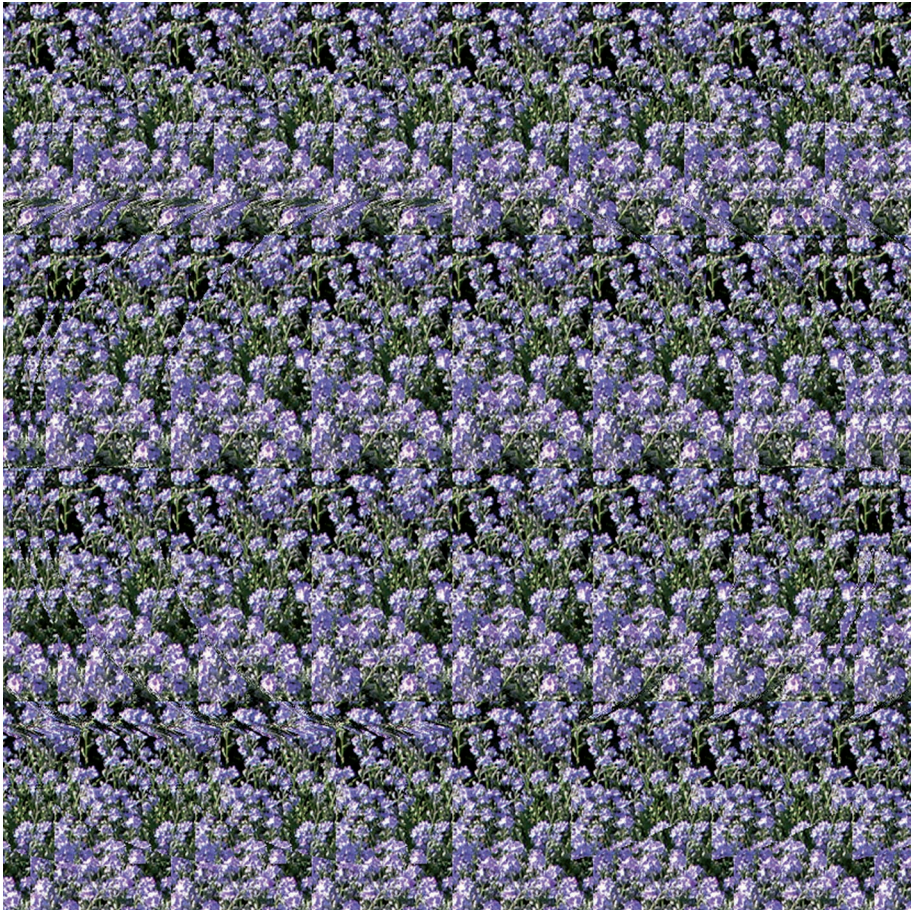


Synthèses

Génétique moléculaire des plantes

F. Samouelian, V. Gaudin, M. Boccara



éditions
Quæ

Génétique moléculaire des plantes

Génétique moléculaire des plantes

Frank Samouelian, Valérie Gaudin et Martine Boccara

Éditions Quæ
c/o Inra, RD 10, 78026 Versailles Cedex

Collection Synthèse

La multifonctionnalité de l'agriculture
Une dialectique entre marché et identité
Groupe Polanyi
2008, 360 p.

Virus des Solanacées.
Du génome viral à la protection des cultures
Georges Marchoux, Patrick Gognalons, Kahsay Gébré Séllassié, coord.
2008, 896 p.

Exploitations agricoles familiales en Afrique de l'Ouest et du Centre
Mohamed Gafsi, Patrick Dugué, Jean-Yves Jasmin, Jacques Brossier, coord.
2007, 472 p.

Summer mortality of Pacific Oyster *Crassostrea gigas*. The Morest Project
Jean-François Samain, Hellen Mc Combie, editors
2008, 400 p.

Bioclimatologie. Concepts et applications
Sané de Parcevaux, Laurent Hubert
2007, 336 p.

Plantes transgéniques : faits et enjeux
André Gallais, Agnès Ricroch
2006, 304 p.

L'agronomie aujourd'hui,
Thierry Doré, Marianne Le Bail, Philippe Martin, Bertrand Ney,
Jean Roger-Estrade, coord.,
2006, 384 p.

Reproduction sexuée des conifères et production de semences
en vergers à graines,
Gwenaél Philippe, Patrick Baldet, Bernard Héois, Christian Ginisty,
2006, 572 p.

Avant-propos

Les plantes ont accompagné l'histoire de la biologie en contribuant largement à la connaissance du vivant. La génétique est ainsi née avec Johann Gregor Mendel (1822-1884) au milieu du XIX^e siècle. Les travaux de Mendel sur le pois l'ont conduit à formuler les lois gouvernant la transmission des caractères héréditaires. En étudiant diverses variétés de maïs dans les années 1940-1950, Barbara McClintock¹ (1902-1992) a découvert les éléments mobiles, ou transposons, qui participent à l'évolution des génomes et dont la présence dépasse le cadre des génomes des végétaux. Dans les années 1990-2000, l'étude de l'expression de transgènes chez les plantes a conduit à la découverte de nouveaux mécanismes de régulation génique, relevant non plus de la génétique mais de l'épigénétique (voir l'encadré ci-dessous). Ces mécanismes de régulation génique sont communs aux animaux et aux plantes². De nouvelles techniques dites d'« interférence par l'ARN » (ARNi) en dérivent, permettant de bloquer spécifiquement l'expression de gènes choisis. Les découvertes et applications qui en découlent ont d'importantes répercussions au-delà du règne végétal ; elles ouvrent notamment de nouvelles voies thérapeutiques.

Les végétaux sont un matériel de choix pour étudier l'hérédité et ses mécanismes, tant génétique qu'épigénétique, ainsi que les mécanismes gouvernant la structuration et l'évolution des génomes (voir encadré ci-dessous). Utilisé en génétique végétale depuis les années 1950, *Arabidopsis thaliana* s'impose comme plante modèle ou plante de référence par rapport à d'autres plantes modèles dans les années 1980. Un consensus international s'est établi autour de cette plante, permettant une concentration de moyens et d'efforts de la communauté scientifique végétale. Cet effort a conduit, en 2000, au séquençage complet de son génome nucléaire et à l'inventaire complet de l'information génétique du premier génome d'un organisme eucaryote multicellulaire. La génétique végétale change alors d'échelle et ces travaux de séquençage ouvrent la voie à la génomique structurale (voir encadré ci-dessous), permettant l'analyse de la structure et de l'organisation d'un génome dans sa totalité. La génomique fonctionnelle, qui étudie la fonction des gènes, bénéficie de ces avancées, ainsi que des propriétés naturelles d'une bactérie phytopathogène du sol, *Agrobacterium tumefaciens*, capable de transférer un fragment d'information

1. Sur la vie et l'œuvre de B. McClintock, consulter Fox Keller, 1983.

2. Le prix Nobel 2006 a été décerné à Andrew Fire et Craig Mello qui ont étudié le mécanisme d'interférence par l'ARN (ARNi) chez le nématode *Caenorhabditis elegans*. Cette distinction illustre l'importance de ces mécanismes dans la régulation des gènes. Il est à noter que les premières observations et les premiers modèles ont été décrits chez les plantes.

génétique vers le noyau des cellules végétales et de l'intégrer, dans le génome de ces cellules, de manière stable. Le mécanisme de ce transfert naturel a été finement analysé et exploité. Les plantes ont ainsi été les premiers organismes eucaryotes multicellulaires pour lesquels la transgénèse a été possible. La constitution de collections de mutants étiquetés par transgénèse a ainsi ouvert la voie à la génétique inverse (encadré ci-dessous).

La diversité du monde végétal, sa richesse adaptative et son rôle dans la biosphère font des végétaux un sujet d'étude très important. Organismes autotrophes, ils constituent le premier maillon de la chaîne alimentaire, à l'origine des substances organiques indispensables aux organismes hétérotrophes comme les animaux et l'homme. En effet, grâce à leur capacité photosynthétique et à l'énergie solaire, ils sont capables de synthétiser leur propre matière organique à partir de substances minérales (eau et sels minéraux) et de carbone sous la forme du dioxyde de carbone atmosphérique (Farineau et Morot-Gaudry, 2006). Principaux producteurs d'oxygène, un des sous-produits de la photosynthèse, ils sont également le maillon fondamental de l'écosystème planétaire sans lequel la vie ne pourrait se développer. Par ailleurs, les végétaux synthétisent des « métabolites secondaires » très variées, et sont sources d'une incroyable diversité et richesse chimique. La plupart des plantes étant des organismes fixés, elles subissent, de la part de leur environnement, des contraintes et divers stress (lumière, rayons ultra-violets, sécheresse, froid, pathogènes, herbivores, etc.). Elles font preuve de multiples ressources adaptatives pour y faire face. Enfin, le développement et la différenciation ne sont jamais terminés à l'âge adulte chez les végétaux. Ils possèdent des propriétés de régénération, de multiplication, de cicatrisation et de totipotence remarquables, témoignant de grandes facilités de reprogrammation de leur génome. Ces propriétés accroissent leur capacité d'adaptation.

Le monde végétal est ainsi infiniment plastique ; cette plasticité s'exprime à divers niveaux, adaptatif, évolutif, morphologique, physiologique, génétique et témoigne d'une très grande richesse qui reste à explorer. L'incroyable diversité des végétaux, leurs compétences chimiques, leurs potentialités adaptatives remarquables, ainsi que leur plasticité ontogénique sont inscrites dans leurs génomes et épigénomes. Leur étude devrait permettre de mieux appréhender le potentiel qu'ils représentent pour l'homme et la biosphère. Ainsi le séquençage de plusieurs génomes de plantes de référence (Planches 1 à 3) a été entrepris. Pour certaines, il a été achevé, ouvrant de nouvelles perspectives pour comprendre l'organisation et l'évolution des génomes.

Le présent ouvrage se propose d'offrir au lecteur un panorama de la génétique moléculaire végétale afin de mieux suivre et appréhender les évolutions de ce domaine. Il se veut accessible à un public ayant des bases de biologie générale. Dans une première partie, il présente une description des différents génomes végétaux et aborde les aspects les plus récents de la régulation de l'expression des gènes. Il s'appuie sur les connaissances acquises à partir de génomes de référence, en particulier celui d'*A. thaliana*. Dans une seconde partie, les outils qui ont conduit à ces connaissances sont présentés. Comme les premiers généticiens des plantes, nous avons trouvé pertinent d'utiliser les déterminants génétiques de la couleur des fleurs (les gènes de la voie de biosynthèse des anthocyanes et quelques-

uns des gènes régulateurs) comme « fil rouge » pour illustrer cet ouvrage (Planche 4). Nous avons choisi de faire référence à des articles dont les travaux nous ont inspirés pour construire ce livre. Dans certains cas, des expériences pertinentes ou des éclaircissements méthodologiques sont présentés sous forme d'encadrés.

Certaines notions sont rappelées en fin d'ouvrage sous forme d'annexes. Le lecteur trouvera des notions de biologie végétale présentant le cycle de reproduction des angiospermes et quelques caractéristiques des végétaux (hormones, totipotence, méristème) dans l'annexe 1, ainsi que des notions de base en génétique dans l'annexe 2. Il nous est également apparu nécessaire de présenter sous forme synthétique les différentes étapes de la régulation des gènes eucaryotes (Annexe 3). Par ailleurs, certains ouvrages pourront être consultés en complément (Alberts *et al.*, 1992 ; Griffiths *et al.*, 2006 ; Lewin, 2007 ; Allis *et al.*, 2007 ; Battey *et al.*, 1993 ; Prat *et al.*, 2006 ; Morot-Gaudry et Briat, 2004).

Génétique : science de l'hérédité. La génétique étudie les caractères héréditaires des individus, leur transmission au fil des générations et leurs variations (mutations). L'étude de la transmission héréditaire des caractères a permis l'établissement des lois de Mendel.

Génétique moléculaire : elle a pour objet d'étudier la structure et la fonction des gènes au niveau moléculaire. Elle utilise l'information génétique portée par l'ADN et étudie comment cette information est exprimée.

Génétique inverse : elle étudie le phénotype des mutants affectés dans une séquence nucléotidique d'un gène déterminé, tandis que la génétique moléculaire part d'un mutant pour identifier le gène, puis la séquence nucléotidique affectée par la mutation responsable du phénotype.

Régulation génique : c'est le contrôle cellulaire de la quantité et de la temporalité du produit d'un gène. Ce produit peut être l'ARN messager ou la protéine. Toutes les étapes de l'expression d'un gène peuvent être modulées depuis le niveau transcriptionnel jusqu'au niveau post-traductionnel. La régulation est la base de la différenciation et de l'adaptabilité d'un organisme.

Épigénétique : ce terme a été proposé au début des années 1940 par le généticien Conrad Waddington pour désigner une nouvelle science étudiant les mécanismes par lesquels le génotype engendre le phénotype. Dans sa définition moderne, le terme épigénétique caractérise toute modification potentiellement réversible qui n'affecte pas la séquence de l'ADN et qui soit cependant transmissible lors de la mitose et/ou de la méiose. Ces modifications se situent ainsi au-dessus (épi) du niveau de l'ADN (l'information génétique) et s'inscrivent sur la chromatine pouvant alors participer à la régulation de l'expression des gènes.

Génomique : elle répertorie l'ensemble des gènes d'un organisme vivant et en étudie les fonctions. La génomique structurale *via* la cartographie et le séquençage décrit l'organisation du génome et fait l'inventaire des gènes. La génomique fonctionnelle utilise l'ensemble des données du génome pour étudier l'expression du génome dans son ensemble et a pour objet de comprendre les interactions entre les gènes au cours de différents processus biologiques.

Épigénomique : cette discipline étudie à l'échelle d'un chromosome ou d'un génome la distribution des différentes marques de la chromatine (méthylation de l'ADN, modifications des histones, etc.) en relation avec l'expression des gènes.

Table des matières

Avant-propos	5
Table des matières	9
Remerciements	13
Quelques espèces de référence	15
<i>Arabidopsis thaliana</i>	15
<i>Medicago truncatula</i>	16
<i>Oriza sativa</i>	16
<i>Populus trichocarpa</i>	17
<i>Triticum sp.</i>	17
<i>Vitis vinifera</i>	18
<i>Zea maïs</i>	18
Fil rouge : biosynthèse des anthocyanes	21
Généralités	21
Structure des anthocyanes	21
Voie de biosynthèse	22
Gènes	22

I. LES GÉNOMES VÉGÉTAUX

1. Génomes cytoplasmiques	27
Génome plastidial	27
Généralités	27
Structure de l'ADN chloroplastique	28
Expression des gènes chloroplastiques	30
Génome mitochondrial	31
Généralités	31
Taille et évolution	32
Organisation	32
Expression des gènes mitochondriaux	33

2. Génome nucléaire	37
Organisation du génome	37
Structure des chromosomes	37
Notion de ploïdie	39
Du chromosome au nucléosome	41
Notion d'hétérochromatine et d'euchromatine	41
Unité de base de la chromatine	43
Caractéristiques du génome nucléaire	44
Taille du génome nucléaire	44
Nombre de gènes	44
Organisation des séquences nucléiques d'un génome	45
Séquences répétées en tandem	46
Séquences répétées dispersées	48
3. Éléments mobiles	51
Deux grandes classes d'éléments mobiles	51
Les transposons	54
Caractéristiques	54
Les éléments <i>Ac</i> et <i>Ds</i>	57
éléments <i>En/I</i> ou <i>Spm/dSpm</i>	58
Les rétrotransposons	58
Rétrotransposons à LTR	58
Rétrotransposons sans LTR	60
4. Régulation génique	63
Régulation transcriptionnelle	64
Séquences régulatrices en cis de l'unité transcriptionnelle	65
Facteurs de transcription	67
Méthylation de l'ADN	69
Code des histones	74
Régulation post-transcriptionnelle	77
Historique de la PTGS	78
Mécanisme et acteurs de la PTGS	80
Rôle de l'interférence par l'ARN	82
Régulation par les microARN	83
Une troisième classe de petits ARN, les ta-siARN	87
TGS et PTGS, deux mondes assez proches	88
II. OUTILS DE LA GÉNÉTIQUE MOLÉCULAIRE VÉGÉTALE	
5. Transgenèse végétale	91
Transgenèse naturelle par conjugaison interspécifique	92
<i>Agrobacterium</i> , une bactérie phytopathogène	92
Structure du plasmide Ti	95
Mécanisme moléculaire du transfert génétique	102

Analogies avec la conjugaison bactérienne	109
Modalités de la transgénèse expérimentale	109
Constructions	110
Transformation via <i>Agrobacterium tumefaciens</i>	113
Transformation par transfert direct	116
Transformation de l'ADN chloroplastique	116
Variabilité des niveaux d'expression entre plantes transgéniques	118
6. Mutagenèse	121
Mutations et mutants	121
Quelques rappels	121
Différents types de mutations	122
Caractérisation d'un mutant	124
Mutagenèse et génétique classique	124
Mutagenèse chimique	124
Mutagenèse physique	125
Mutagenèse insertionnelle	127
Collections de mutants d'insertion	134
Méthode du Tilling	134
Mutagenèse et génétique inverse	134
Inactivation génique ciblée	137
Inactivation par l'interférence par l'ARN	137
Inactivation par l'intermédiaire de virus	138
7. Cartographie moléculaire	141
Marqueurs génétiques moléculaires	142
Catégories de marqueurs génétiques moléculaires	144
Marqueurs RFLP, détectables par la technique de Southern	144
Marqueurs monolocus détectables par PCR	146
Marqueurs multilocus détectables par PCR	148
Marqueurs microsatellites	151
Cartes génétiques	153
Principe de l'analyse génétique chez les plantes	153
Types de populations	154
Principe de l'établissement des cartes génétiques	
avec des marqueurs moléculaires	158
Caractéristiques des cartes génétiques	158
Exemples de cartes génétiques	160
Cartes physiques	161
Principe de l'élaboration des cartes physiques	161
Banques génomiques	161
Criblage de banques et ordonnancement des clones	164
Utilisation de la cytogénétique en cartographie	164
Applications des cartes de marqueurs moléculaires	165
Analyse phylogénétique et synténie	165
Sélection assistée par marqueurs	167

Clonage positionnel	168
Caractérisation de QTL	172
Conclusion	175
Annexe 1. Notions de biologie végétale	177
Cycle biologique des plantes à fleur	178
La fleur	178
Gamétophyte femelle	178
Gamétophyte mâle	179
Double fécondation	179
Embryogenèse	180
Germination de la graine	180
Quelques particularités végétales	180
Spécificités cytologiques	180
Méristèmes des végétaux	182
Hormones végétales et facteurs environnementaux	182
Totipotence végétale	183
Autogamie et allogamie	183
Quelques spécificités des monocotylédones et des dicotylédones	183
Annexe 2. Mitose et méiose	185
Cycle cellulaire et mitose	185
Méiose	185
Annexe 3. Notions de génétique mendélienne	189
Lois de Mendel	189
Première Loi de Mendel	189
Deuxième loi de Mendel	190
Liaison génétique, recombinaison et distance génétique	190
Annexe 4. Expression des gènes eucaryotes	193
Éléments régulateurs en <i>cis</i> de l'unité transcriptionnelle	193
Relation séquence nucléique – séquence peptidique	194
Régulations post-traductionnelles	197
Références bibliographiques	199
Liste des abréviations	205
Index	207

Remerciements

Les auteurs remercient Georges Pelletier et Jean-Claude Monoulou pour leur lecture attentive du manuscrit et pour leurs suggestions. Nous remercions très chaleureusement Yves Chupeau pour son soutien et pour les nombreuses discussions ainsi que Abdel Ihafid Bendahmane, Michèle Bouvier, Dominique Buffard-Moret, Marion Dalmais, Yves Chupeau, Rosine Depaepe, Yves Dessaux, Lise Jouanin, Olivier Loudet, Jean-François Morot-Gaudry, Sophie Paillard, Florence Piron, Manuel Prouteau pour leurs relecture, conseils ou informations fournies.

Certaines photographies et illustrations ont été gracieusement fournies par Nicole Bechtold, Catherine Bellini (IJPB/Inra), Enrico Coen (John Innes Institute, UK), Olivier Coriton (Inra, Rennes), Bertrand Dubreucq (IJPB/Inra), Lionel Gissot (IJPB/Inra), Mathilde Grelon (IJPB/Inra), Philippe Jauzein, Virginie Huteau (Inra, Rennes), Richard A. Jorgensen (Université d'Arizona, USA), Patrick Laufs (IJPB/Inra), Nathalie Mansion (ISV/CNRS, Gif/Yvette), Raphaël Mercier (IJPB/Inra), Alexis Peaucelle (IJPB/Inra), Gilles Pilate (Inra, Orléans), Pascal Ratet (ISV/CNRS, Gif/Yvette), Ian Traas (IJPB/Inra), Daniel Vezon (IJPB/Inra) et Julien Lanson, responsable de la photothèque de l'Inra. Nous les en remercions très chaleureusement.

Nous remercions Rachel Vincent, Joëlle Veltz et Dominique Bollot pour la préparation éditoriale du texte et des figures, ainsi que Camille Raichon (ancien directeur des éditions Quæ).

Quelques espèces de référence

Un petit nombre d'espèces végétales présentant des intérêts agronomiques, ou représentatives d'un groupe important, voire ayant une biologie particulière (symbiose mycorhizienne, fixation de l'azote atmosphérique comme chez les légumineuses) ont été choisies par la communauté des végétalistes afin d'étudier leur génome. On les appelle des « espèces de référence ». Les efforts des scientifiques se sont tout d'abord portés sur *Arabidopsis thaliana*, puis sur une céréale, le riz. L'objectif était de pouvoir disposer de deux modèles d'organisation des génomes correspondant à la dichotomie régnant parmi les angiospermes entre dicotylédones et monocotylédones (cf. Annexe 1). Les progrès réalisés dans les techniques de génomique à haut débit ont ensuite permis de diversifier les programmes de séquençage. Nous présentons ici quelques espèces de référence (cf. Planches 1 à 3) dont le séquençage des génomes est soit déjà réalisé, soit à un bon niveau d'avancement, soit en cours.

» *Arabidopsis thaliana*

Arabidopsis thaliana (L.) Heynhold, encore appelée arabette de Thalius, arabette des Dames, arabette rameuse, fausse arabette ou arabette des prés, est une petite plante dicotylédone très commune de la famille des *Brassicaceae* (anciennement famille des crucifères) à laquelle appartiennent le chou et le colza. *A. thaliana* a été choisi dans les années 1980 comme espèce de référence pour des études en génétique moléculaire végétale, du fait des propriétés suivantes :

- un cycle de reproduction court, de l'ordre de 6 semaines ;
- une petite taille permettant de la cultiver facilement et en grand nombre, tant *in vitro* en boîtes de Pétri qu'en serre ;
- une grande prolificité (plusieurs milliers de graines de petite taille [0,5 mm de long] par plante, logées dans des fruits appelés siliques) ;
- une autogamie facilitant d'obtention de lignées pures (cf. Annexe 1) ;
- une petite taille du génome nucléaire, de l'ordre de 125 méga paires de bases (Mpb) ;
- une faible proportion de séquences répétées dans son génome (10 à 15 %).

Le potentiel d'*Arabidopsis* pour des études génétiques est apparu à la communauté scientifique dès les années 1950. Les premières collections de mutants ont été obtenues et de nombreuses accessions¹ présentant une grande diversité écologique,

1. Les accessions correspondent à des populations d'individus provenant de différentes régions géographiques.

morphologique ou physiologique ont été répertoriées. Pour faciliter les études génétiques et moléculaires, une accession devait être fixée et le choix s'est porté sur l'accession Columbia, originaire des États-Unis (Col-0). Les accessions Wassilewskija (Ws), originaire de Russie, et Landsberg (Ler), originaire d'Allemagne, sont également très utilisées. Plusieurs centaines de milliers de mutants d'*A. thaliana* sont actuellement répertoriés dont les mutations affectent la morphologie, le développement, la transition florale, la physiologie (résistance aux herbicides, au froid, à la sécheresse, à la salinité, aux agents pathogènes, etc.), les voies métaboliques, les voies de transduction des signaux, etc.

En 1990, le projet international de séquençage du génome d'*A. thaliana* (*International Arabidopsis Genome Research Project*) est créé. Dix ans plus tard, grâce à la coopération d'équipes japonaises, américaines et européennes, le séquençage de 114,5 Mpb sur les 125 Mpb est réalisé, et quelque 28 000 gènes sont répertoriés sur les 5 paires de chromosomes que compte *A. thaliana*. Le séquençage a été précédé par l'établissement de cartes génétiques et physiques. Les analyses bioinformatiques des gènes prédits permettent d'attribuer une fonction à 69 % d'entre eux ; une proportion importante des gènes est consacrée à la régulation de leur expression. Seulement 10 % des gènes ont une fonction qui a fait l'objet d'études plus spécifiques. Les études sont maintenant axées sur l'attribution d'une fonction à l'ensemble de ces gènes et sur le lien entre gènes et phénotypes.

►► *Medicago truncatula*

Les légumineuses représentent une source essentielle de protéines, tant pour l'alimentation humaine qu'animale et pour la production d'huiles industrielles. De plus, ce sont les seules plantes capables de fixer l'azote atmosphérique grâce à l'établissement d'une symbiose avec les bactéries du genre *Rhizobium*. Deux espèces de référence se sont dégagées : *Lotus japonicus* et *Medicago truncatula* qui ont l'avantage d'être des espèces diploïdes et autogames. *M. truncatula* est par ailleurs proche du pois, *Pisum sativum*, espèce très utilisée par les généticiens et présentant également un intérêt agronomique (pois fourrager pour l'alimentation du bétail). Le séquençage du génome de *M. truncatula* (8 chromosomes par génome haploïde, environ 500 Mpb) a été entrepris.

►► *Oriza sativa*

Le riz, *Oriza sativa*, est une monocotylédone, une céréale ayant une importance agronomique majeure. C'est le principal aliment pour plus de la moitié de la planète et sa culture représente 30 % de la production mondiale de céréales. Récemment, le riz s'est imposé comme espèce modèle pour les monocotylédones, du fait de son importance économique mais aussi de la taille réduite de son génome, comparée aux autres céréales (12 chromosomes par génome haploïde, 430 Mpb, soit 5 et 40 fois plus petit que celui du maïs et du blé, respectivement). De plus, les techniques de transformation du riz sont disponibles, ainsi que de nombreuses

ressources génétiques. Le séquençage du génome du riz a débuté en 1997 autour d'un consortium international (*International Rice Genome Sequencing Project*) qui mobilise plusieurs pays (Japon, Chine, Union européenne, États-Unis, Corée du Sud, Taïwan, Inde, etc.). Plusieurs organismes de recherche et firmes privées participent à cet effort de séquençage qui s'appuie sur l'établissement de cartes génétique et physique. Un des objectifs de ce programme est l'identification de gènes contrôlant les caractères agronomiques pour faciliter la création de nouvelles variétés de riz, mais également pour améliorer d'autres céréales ou monocotylédones. En effet, de grands blocs de gènes homologues ont des arrangements relativement conservés entre les différentes céréales (phénomène de synténie, cf. Chapitre 7). L'analyse du génome du riz permettra ainsi de rechercher et d'étudier les gènes homologues chez diverses monocotylédones de grande culture (blé, maïs, etc.).

» *Populus trichocarpa*

Les arbres forestiers ont une importance économique et écologique très importante. La nécessité d'une espèce ligneuse de référence a donc émergé. En 2002, le choix s'est porté sur le peuplier, *Populus trichocarpa*, appartenant à la famille des *Salicaceae*. Le peuplier est une plante dioïque (cf. Annexe 1) à croissance très rapide (1 à 2 m par an) ; il produit une grande quantité de pollen et les hybridations sont aisées. *P. trichocarpa* est diploïde, compte 38 chromosomes et son génome est de relative petite taille (485 Mpb, soit 4 fois plus qu'*A. thaliana*). De plus, le peuplier a de bonnes capacités de multiplication végétative et se transforme. Ces caractéristiques en ont fait une espèce ligneuse intéressante pour des études génétiques et moléculaires. Le génome de *P. trichocarpa* a été séquencé (Tuskan *et al.*, 2006), révélant deux épisodes de duplication ayant laissé pour témoignage quelques 8 000 paires de gènes dupliqués et toujours présents. Il possède quelques 45 500 gènes codant pour des protéines, soit un peu plus qu'*A. thaliana*. Des études portant sur des gènes impliqués notamment dans le mode de croissance pérenne, le port, la formation du bois ou la redistribution des nutriments accompagnant les changements saisonniers pourront être entreprises et serviront à mieux comprendre le développement et le fonctionnement d'autres ligneux.

» *Triticum sp.*

Le blé fait partie des trois plus grandes céréales cultivées, en termes de surface, avec le maïs et le riz. C'est, avec le riz, la céréale la plus consommée par l'homme, sa consommation remontant à la plus haute Antiquité. Le blé est une plante annuelle qui appartient au genre *Triticum*. Il existe plusieurs blés, dont deux ont une importance économique : le blé dur (*Triticum turgidum* ssp *durum*), espèce tétraploïde possédant 4 jeux de 7 chromosomes (28 chromosomes), utilisé pour produire les semoules et les pâtes alimentaires, et le blé tendre (*Triticum aestivum*), espèce hexaploïde à 6 jeux de 7 chromosomes (42 chromosomes), utilisé pour la panification.

Un consortium international (*International Wheat Genome Sequencing Consortium*) a été créé pour obtenir la séquence du génome du blé tendre. C'est le premier projet de séquençage d'une plante polyploïde. La polyploidie joue un rôle très important dans l'évolution des eucaryotes et constitue ainsi un mécanisme important de diversification et de génération de variabilité génétique. Le séquençage du génome du blé aidera à comprendre comment la polyploidie participe à l'évolution des espèces. Le génome du blé tendre a une taille équivalente à cinq fois celle du génome humain et quarante fois celle du riz (17 Gpb). La première étape de cette étude est la construction d'une carte physique ancrée sur les cartes génétiques disponibles. Le séquençage viendra dans une seconde étape.

►► *Vitis vinifera*

La vigne, *Vitis vinifera*, constitue une espèce majeure pour l'agriculture française et européenne. Cependant, la vigne est une espèce difficile à étudier. En effet, c'est une plante pérenne, avec un fort taux d'hétérozygotie (résultant d'événements de sélection pour obtenir un grand nombre de cépages) et possédant un cycle de reproduction long. La vigne est une espèce diploïde possédant 19 paires de chromosomes. Son génome est relativement petit : on estime sa taille à 475 Mpb. Des cartes génétiques ont été réalisées en utilisant comme matériel des plantes issues de croisements interspécifiques. Pour accélérer l'acquisition de connaissances sur des caractères agronomiques tels que la résistance aux maladies, la tolérance au stress hydrique, la maturation et la qualité de la baie, le développement d'outils en génomique s'est révélé nécessaire. La communauté scientifique internationale s'est ainsi organisée autour d'un consortium (*International Grape Genome Project*) chargé de coordonner le développement des ressources génomiques sur la vigne et le séquençage de son génome (achevé en 2007).

►► *Zea mays*

Le maïs, *Zea mays*, est la céréale la plus cultivée au monde, devant le riz et le blé. Le maïs est une plante qui n'existe pas à l'état sauvage sous sa forme actuelle. Son origine a longtemps été sujette à controverses. Cependant, on s'accorde maintenant à dire que la téosinte est l'ancêtre du maïs cultivé. La sélection par l'homme de mutants de téosinte, qui allaient aboutir au maïs actuel, aurait commencé il y a 7 000 à 9 000 ans (Doebley *et al.*, 2006) dans le bassin du fleuve Balsas, au sud-ouest du Mexique. Malgré les grandes différences morphologiques entre le maïs et la téosinte, ces deux espèces ne diffèrent que par un nombre étonnamment faible de gènes. Des croisements entre des plants de maïs cultivés et des plants de téosinte ont permis de cloner un certain nombre d'entre eux, en majorité des facteurs de transcription qui rendent compte de ces principales différences architecturales. D'autres études faisant appel à des analyses de populations ont révélé l'existence de