

LE BLÉ, UNE PLANTE DOMESTIQUÉE AU GÉNOME POLYPLOÏDE COMPLEXE

Hervé Levesque, Jean-François Madre
(enseignants-associés à l'Ifé-ENS de Lyon)

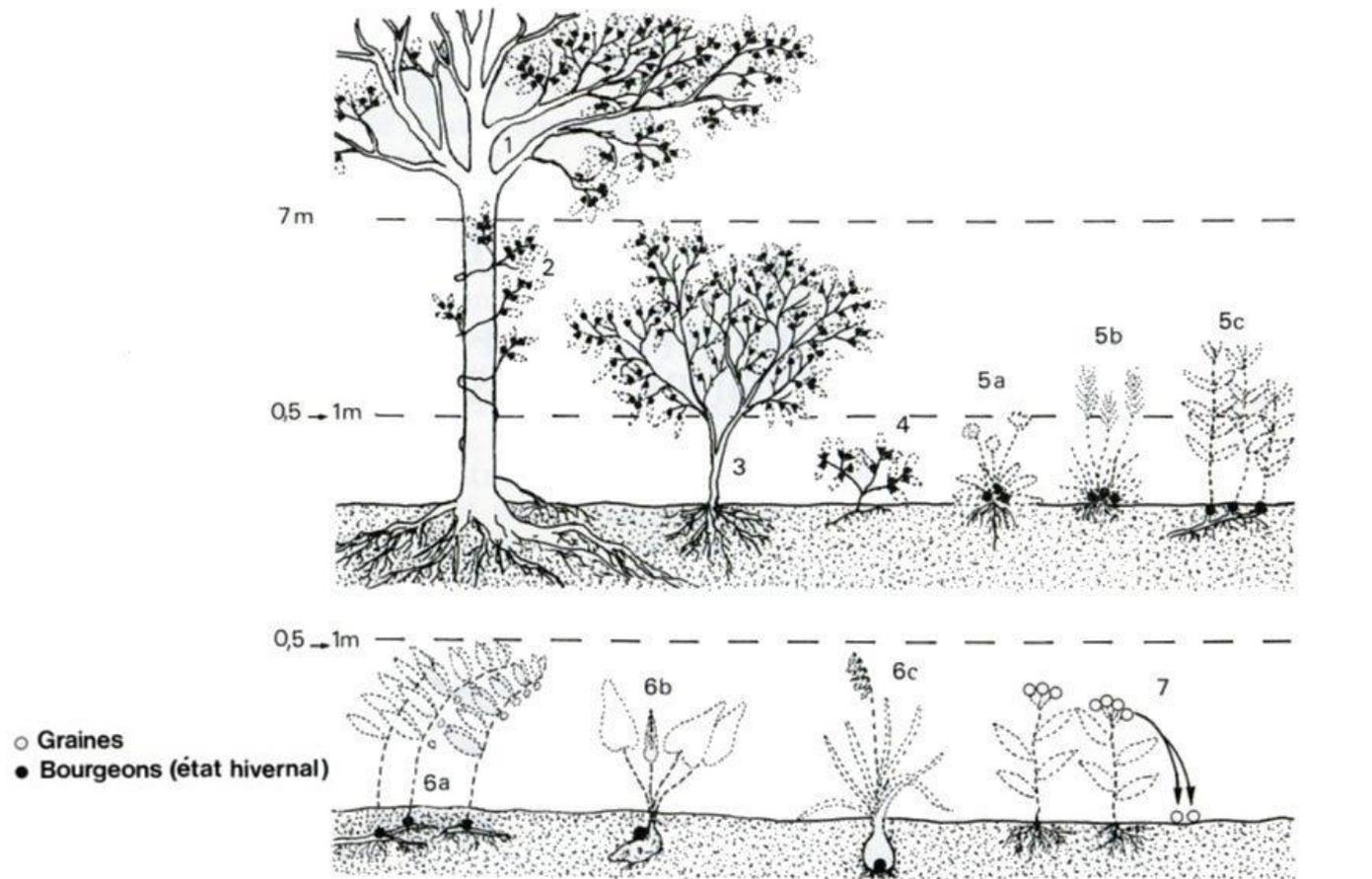


Écologie et paysages

Le Blé, une plante domestiquée au génome polyploïde complexe



Les types biologiques



Principaux types biologiques : en traits pleins, état hivernal ; en pointillés : organes caducs à développement vernal ou estival.

1 à 3 – *phanérophytes* ; 1 – arbre ; 2 – liane ligneuse ; 3 – arbuste ou arbrisseau ;

4 – *chaméphyte* ;

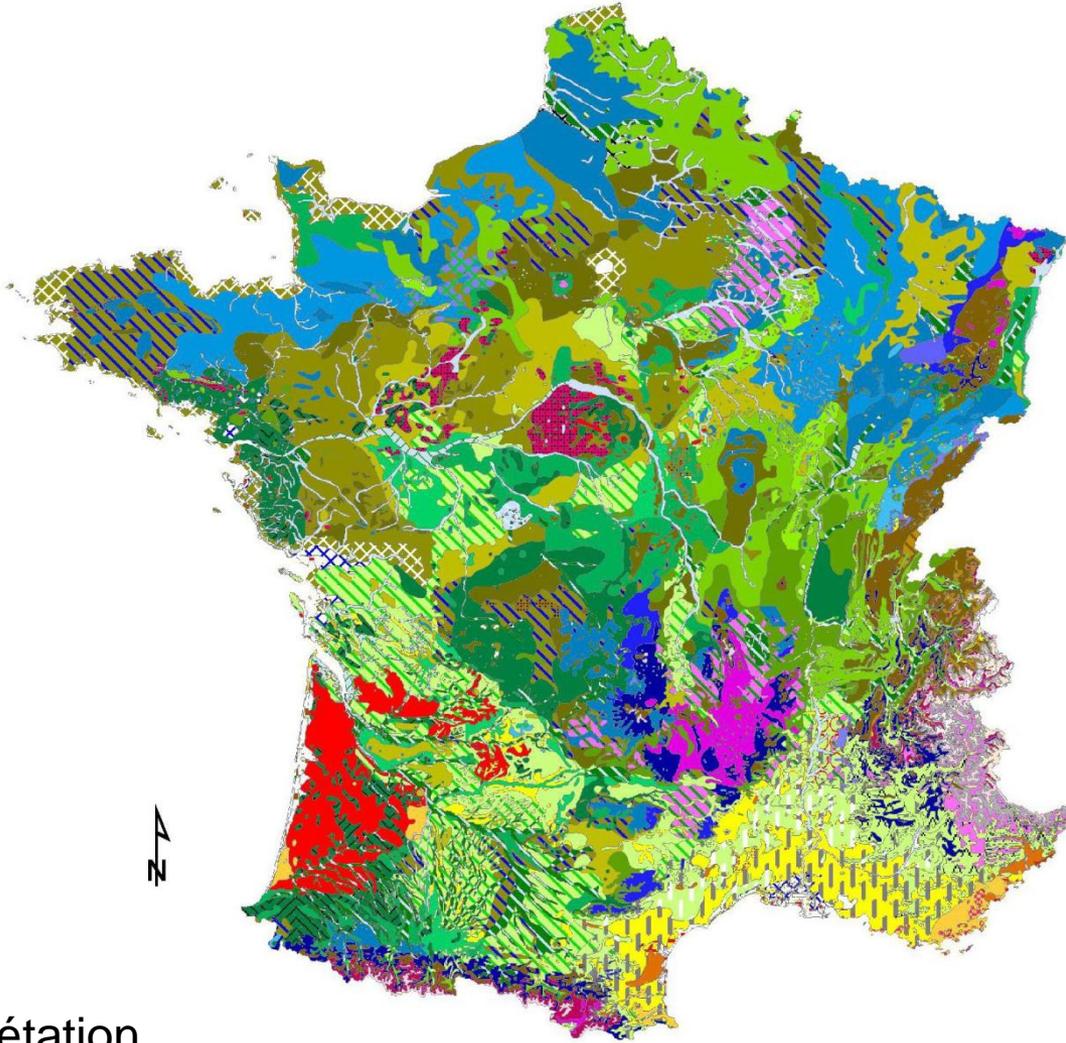
5 – *hémicryptophytes* : 5a, à rosette ; 5b, coespiteux ; 5c, à rhizome ;

6 – *géophytes* : 6a, à rhizome ; 6b, à tubercule ; 6c, à bulbe ;

7 – *thérophyte* : sous forme de graines durant l'hiver (germination vernale), parfois aussi durant l'été (germination automnale) ;

M. Bournérias

En France (carte de végétation)

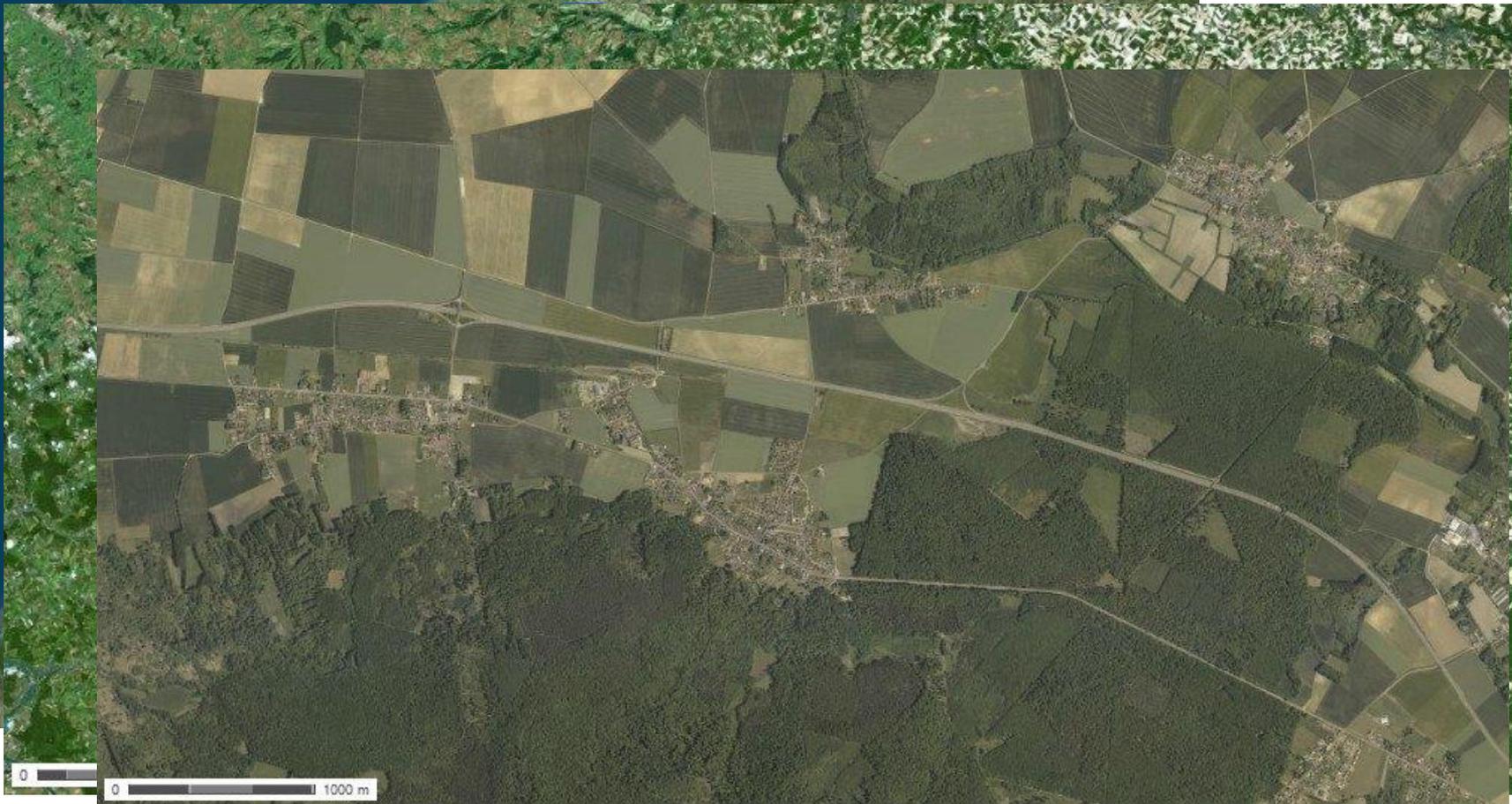


carte de végétation
du CNRS

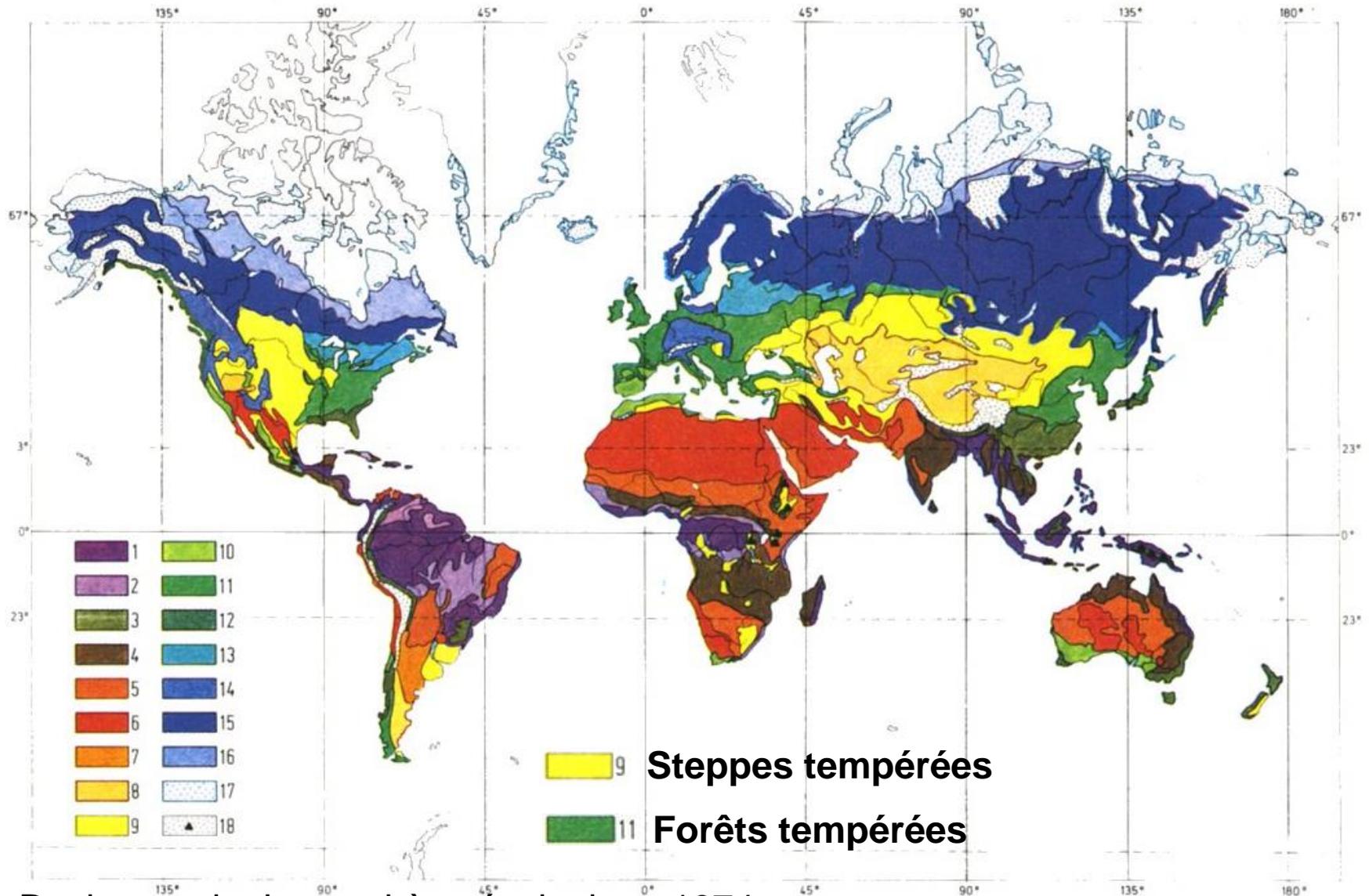
100
km

En France (image satellitaire)

Images du
site
Géoportail



Où trouver les espèces ancestrales ?



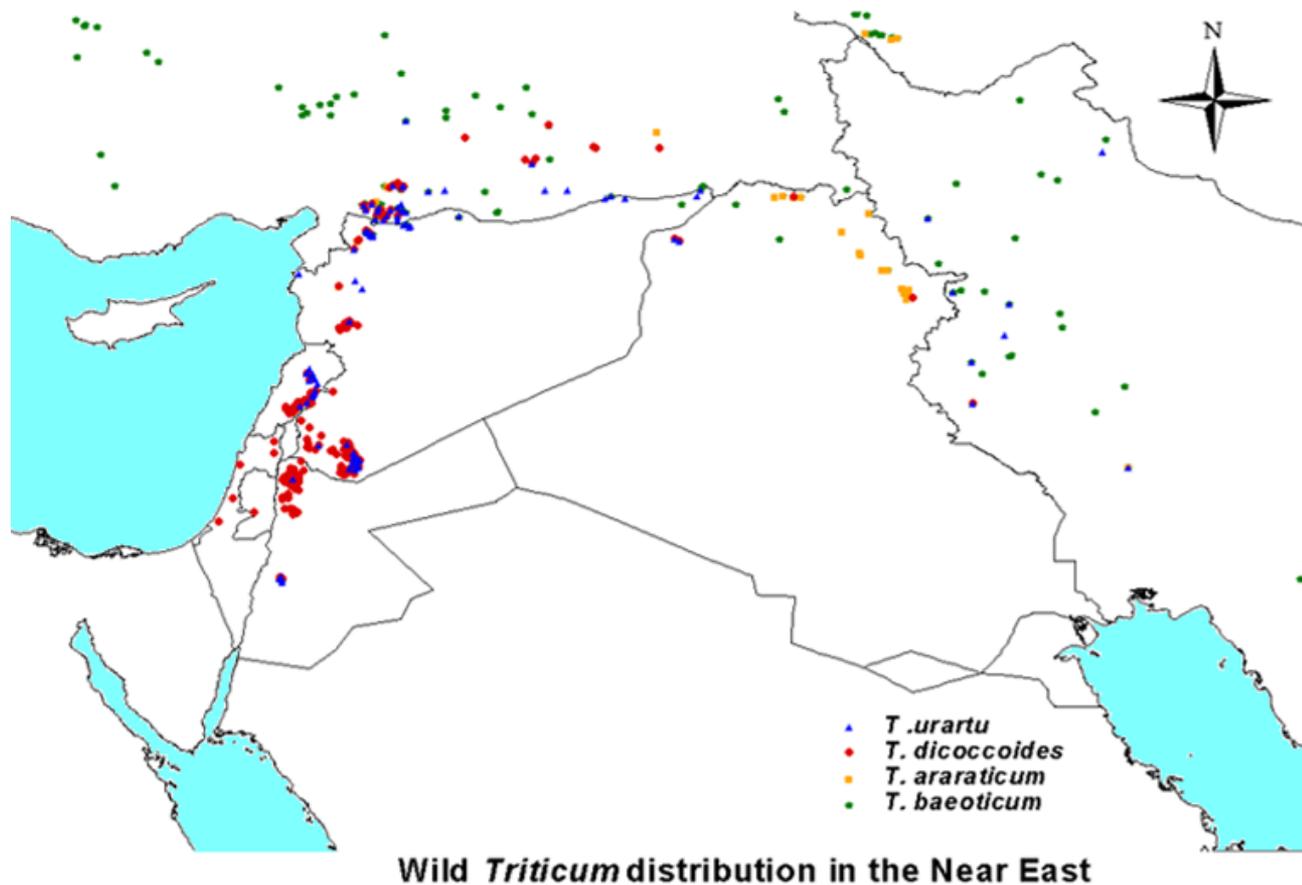
L'ARCHÉOLOGIE DU BLÉ

Le Blé, une plante domestiquée au génome polyploïde complexe



L'archéologie du blé

C'est en cherchant à classer les différents blés existants et leurs apparentés sauvages que le regard s'est tourné vers la région définie comme le « croissant fertile ».



L'archéologie du blé

L'origine du blé cultivé se confond avec l'origine de l'agriculture et, en ce qui concerne les européens, se confond avec l'origine de leur culture!

Tableau II. Dates des principales preuves archéologiques liées à la culture des blés et trouvées au Levant (d'après Feldman, 2001)

Dates par rapport à aujourd'hui	Période archéologique	Principaux événements concernant les blés
- 13000 - 10300	fin de l'Épipaléolithique (civilisation natufienne)	Collecte de formes sauvages d'engrain et d'amidonner – apparition des premières techniques agricoles
- 10300 - 9500	Néolithique pré-potier A (PPNA)	Cultures de formes à rachis fragile d'engrain et d'amidonner
- 9500 - 7500	Néolithique pré-potier B (PPNB)	Apparition d'engrain et d'amidonner à rachis solide, de blé tétraploïde nu et de blé hexaploïde nu
- 7500 - 6200	Néolithique potier	Expansion de la culture du blé en Asie centrale, Europe du Sud et Égypte

A. Bonjean Dossier de l'environnement de l'INRA, N°21

L'archéologie du blé

C'est depuis le croissant fertile que les populations humaines du néolithique ont migré vers l'ouest avec leur agriculture et donc le blé. Ce dont témoignent les vestiges archéologiques et leur datation.

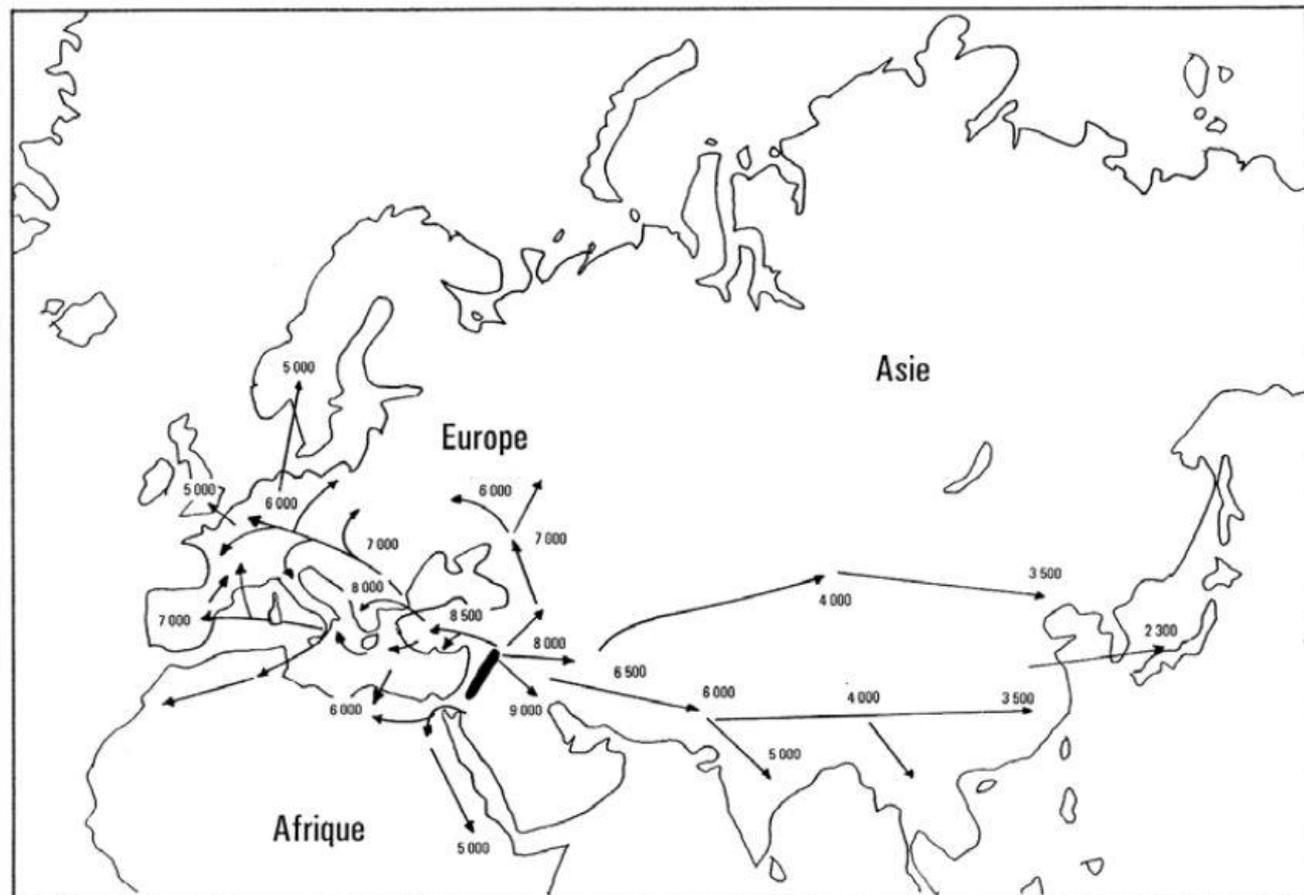
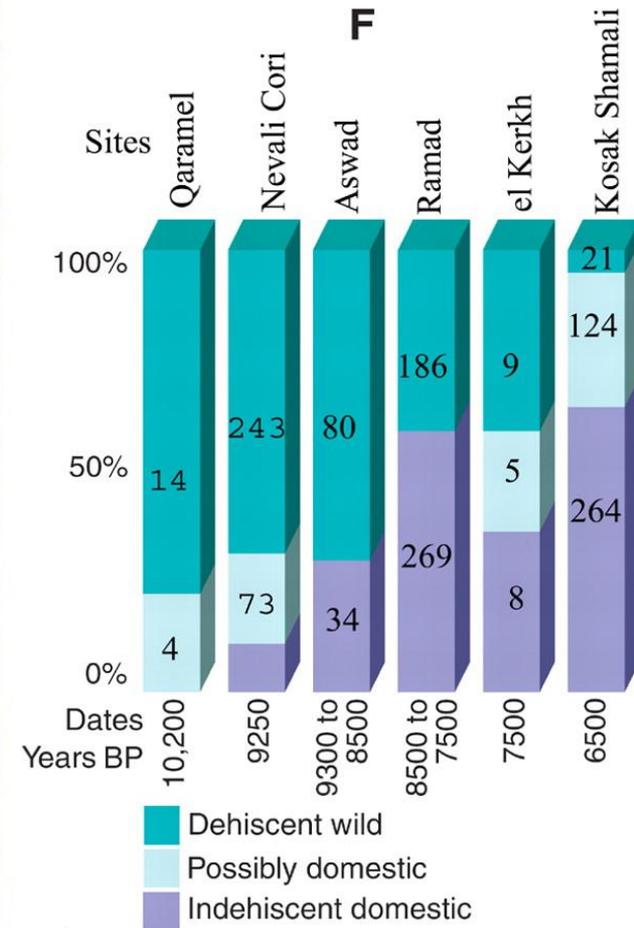
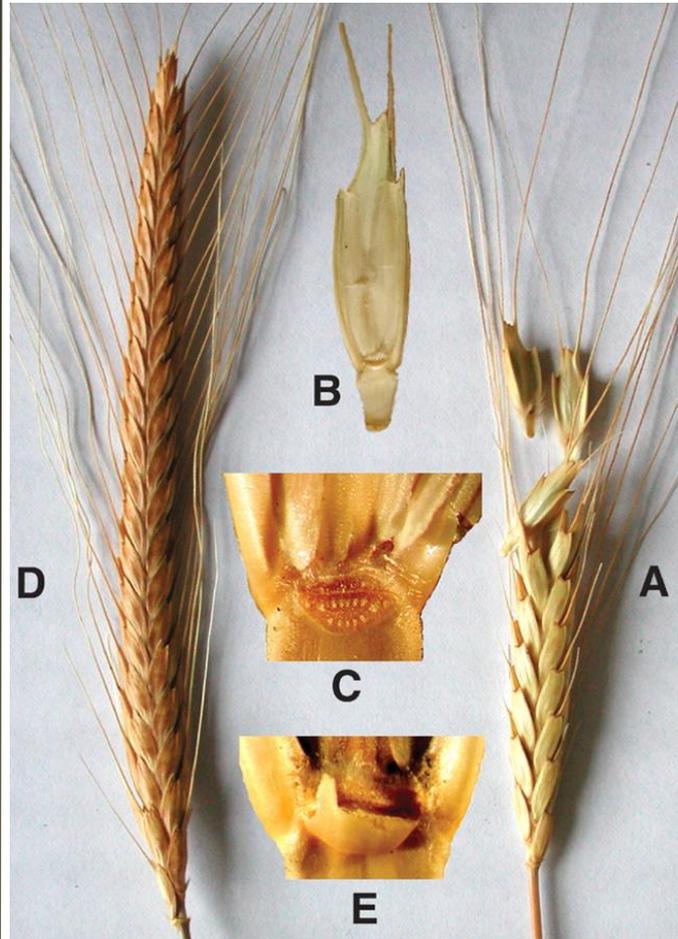


Figure 2. Carte de la diffusion de la culture du blé (dates par rapport à aujourd'hui)

A. Bonjean Dossier de l'environnement de l'INRA, N°21

L'archéologie du blé

Les restes archéologiques sont essentiellement des produits carbonisés dont le caractère domestique est attesté soit par la taille du grain soit par la manière dont l'épillet se détache du rachis.



L'archéologie du blé

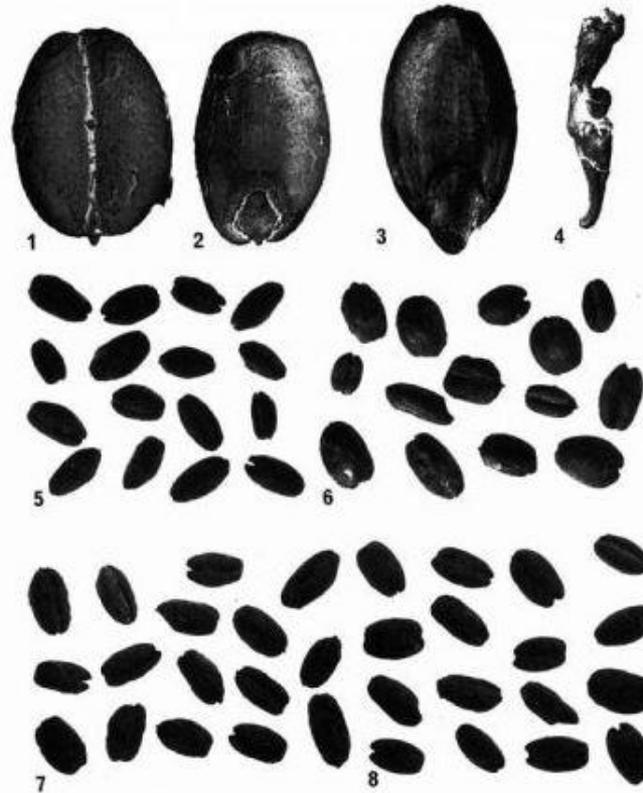
Des restes d'épillets.



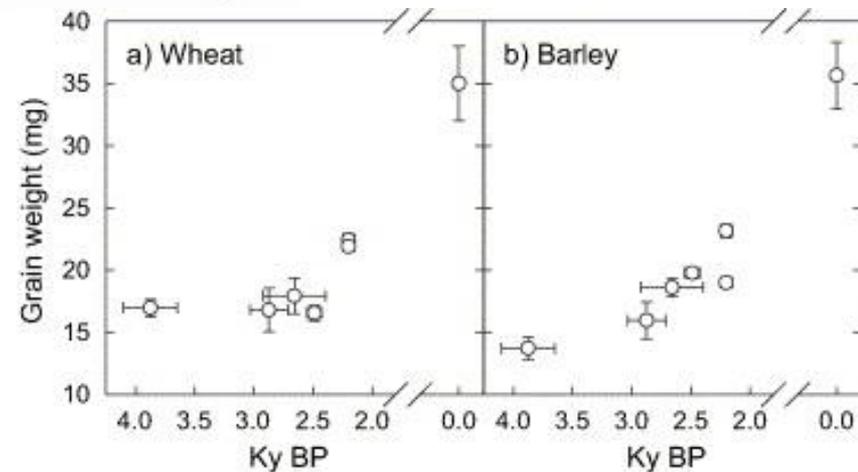
<http://archaeobotany.dept.shef.ac.uk/wiki/images/thumb/Assiros-einkorn-spikelet-fo.gif/>

L'archéologie du blé

Des restes de grains dont la forme et la masse attestent du caractère domestiqué.



Rounded grains and rachis segments are diagnostic of domestic wheat types



CYTOGÉNÉTIQUE, LES CHROMOSOMES DU BLÉ

Le Blé, une plante domestiquée au génome polyploïde complexe



Les chromosomes du blé

Toutes les espèces de blés sauvages et domestiques, comme les espèces d'Egilopes (le genre *Aegilops* est souvent considéré synonyme de *Triticum*), forment des séries polyploïdes dont le nombre haploïde de base est 7. cela se vérifie aussi pour des genres voisins appartenant au même groupe taxonomique des Triticinées (Orge, Avoine, Bromes, fétuques, etc.).

nombres chromosomiques chez les graminées			
sources : RW Allard, 1960 ; JP Gay, 1984.			
nom scientifique	nom commun français	nom commun anglais	nombre gamétique de chromosomes (n)
<i>Avena strigosa</i>		sand oats	7
<i>Avena brevis</i>		short oats	7
<i>Avena barbata</i>		slender wild oats	14
<i>Avena fatua</i>	avoines sauvages		21
<i>Avena sativa</i>	avoines domestiques		21
<i>Avena byzantina</i>		red cultivated oats	21
<i>Bromus secalinus</i>		chess brome grass	7, 14
<i>Bromus mollis</i>		soft chess	14
<i>Bromus inermis</i>		smooth brome grass	21, 28, 35
<i>Bromus carinatus</i>		moutain brome grass	28
<i>Festuca elatior</i>		meadow fescue	7, 14, 21, 35
<i>Festuca ovina</i>		sheeps fescue	7, 14, 21, 70 (also 2n = 21, 49)
<i>Festuca rubra</i>		red fescue	7, 21, 28, 35
<i>Hordeum vulgare</i>	orge cultivée		7
<i>Hordeum jubatum</i>		squirred tail barley (wild)	14
<i>Hordeum nodosum</i>		foxtail barley (wild)	21
<i>Hordeum bulbosum</i>			14
<i>Sorghum versicolor</i>	sorgho sauvage		5
<i>Sorghum vulgare</i>	sorghos cultivés		10
<i>Sorghum halepense</i>		Johnson grass	20
<i>Zea mays</i>	maïs cultivé et téosinte annuelle		10
<i>Zea diploperennis</i>	téosinte pérenne diploïde		10
<i>Zea perennis</i>	téosinte pérenne tétraploïde		20

Les chromosomes du blé

Les blés sauvages et domestiqués peuvent comporter 14 (diploïdes), ou 28 chromosomes (tétraploïdes). L'en grain est un blé domestiqué diploïde, le blé dur est tétraploïde. Seul le blé tendre est hexaploïde ($2n=42$) et ne possède pas d'équivalent sauvage (au moins dans les espèces classiquement rangées dans le genre *Triticum*).

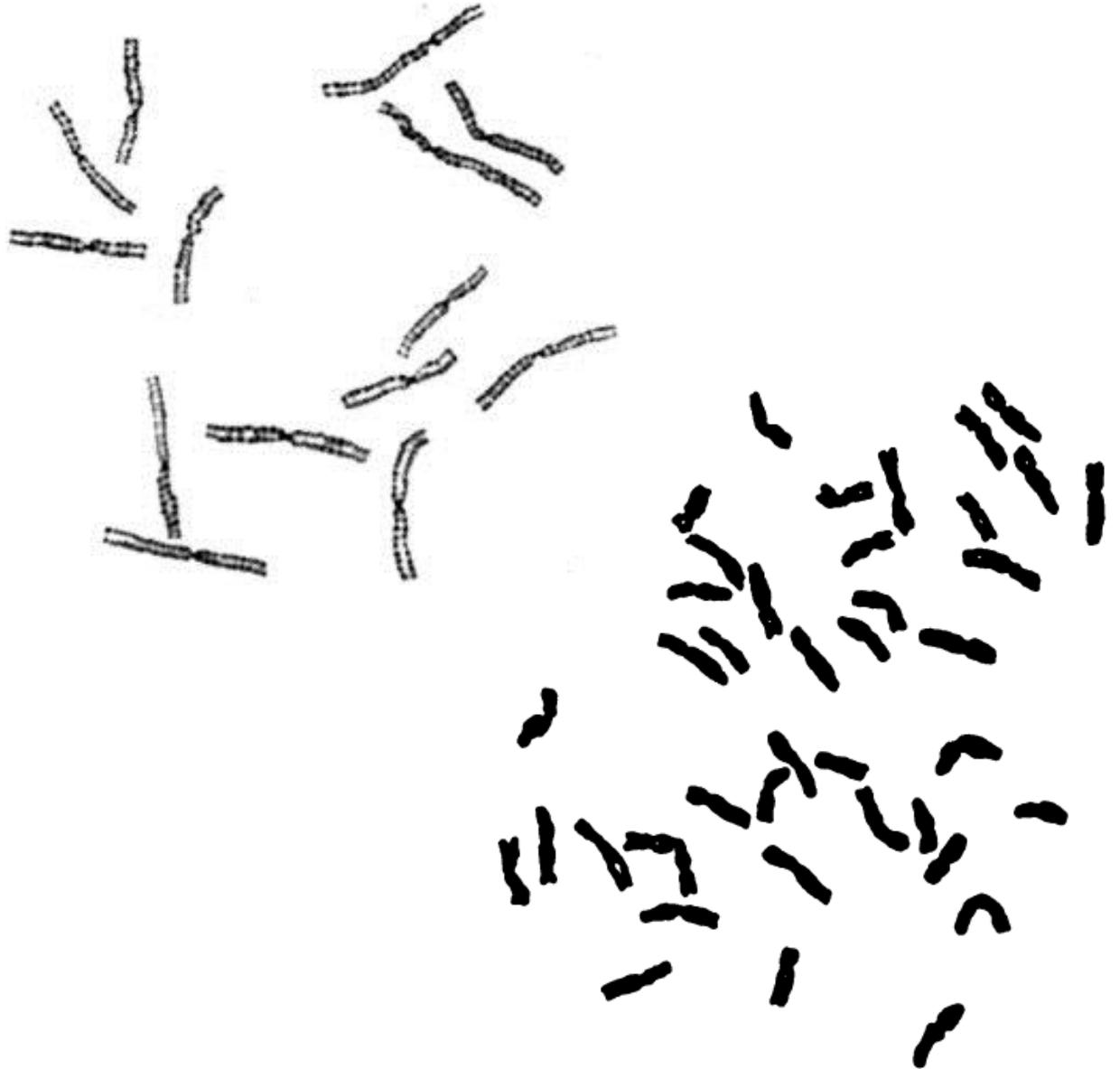


Figure 4. Somatic chromosomes ($2n = 42$) from root tips of Triumph wheat. Alpha monobromonaphthalene pretreatment and Feulgen stain. 1500 X.

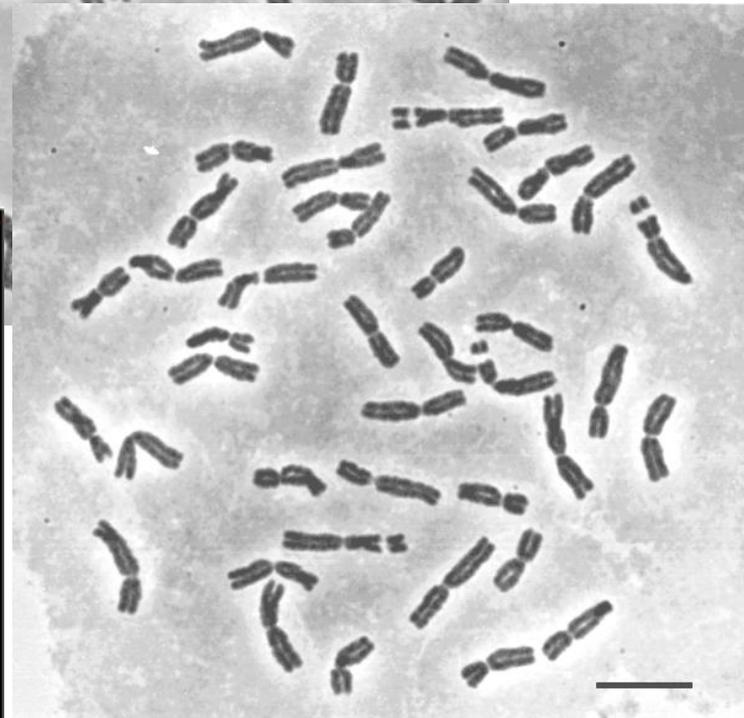
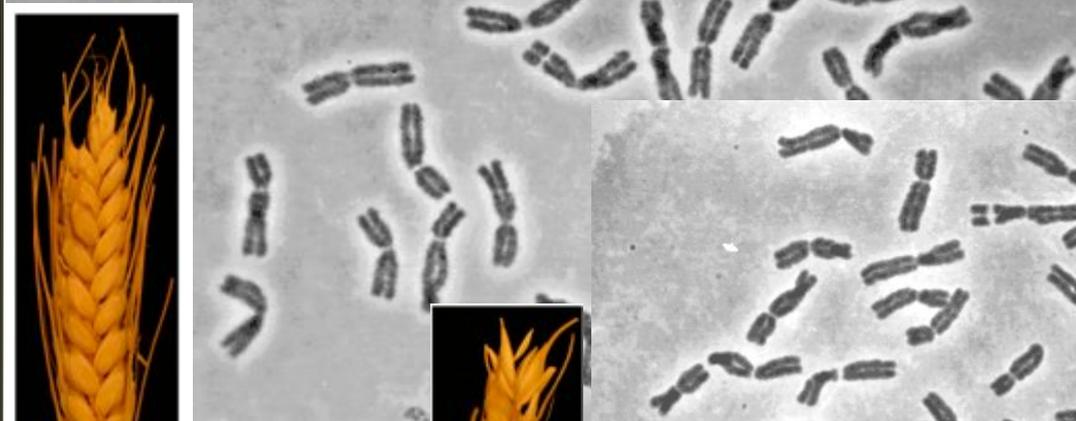
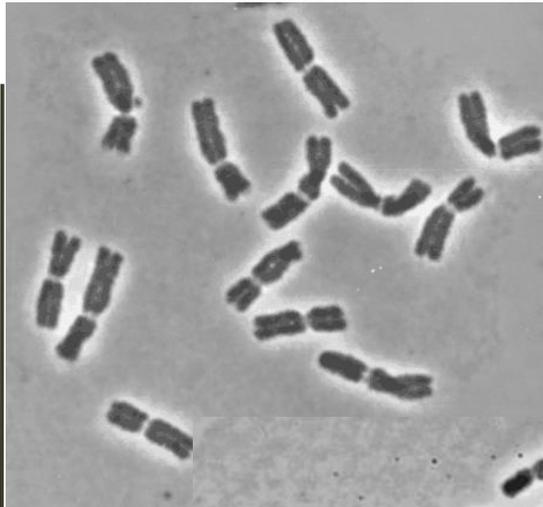
**Les
chromosomes du
blé**

**Engrain
(*Triticum
monococcum*)**

**blé dur
(*Triticum
turgidum*)**

**blé tendre
(*Triticum
aestivum*)**

Images des chromosomes
<http://www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/chromosomes/chromosomes.jsp>



**Photos d'épis
D'après Zhang et al.
Proc Natl Acad Sci USA
October 31, 2011**

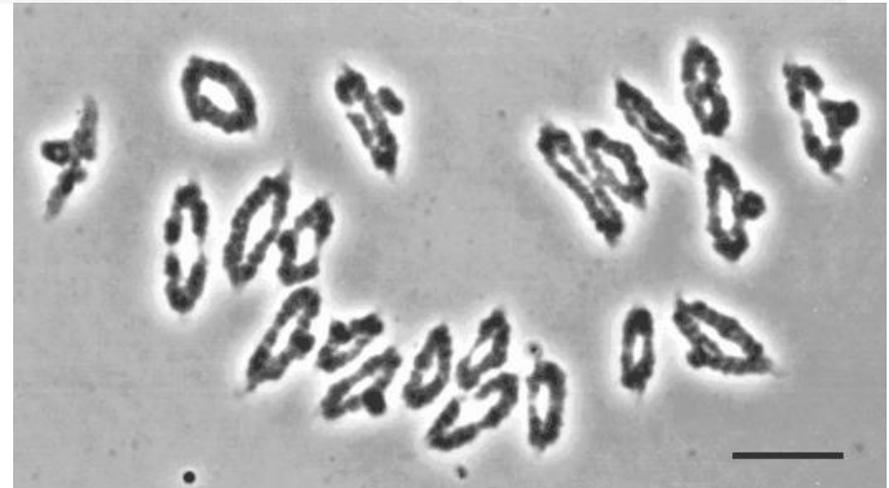
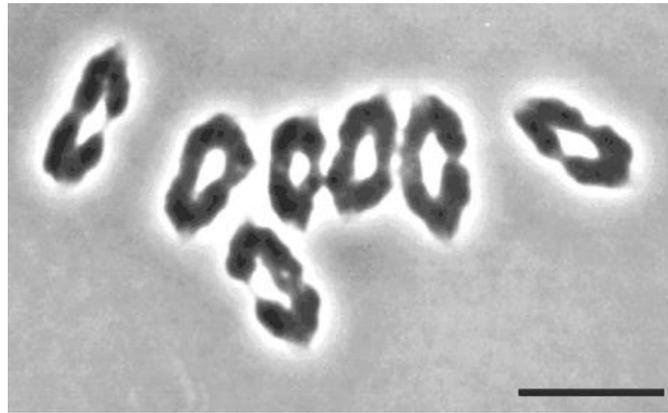
**Les chromosomes
du blé
figures de méiose**

**Engrain
(*Triticum
monococcum*)**

**blé dur
(*Triticum
turgidum*)**

**blé tendre
(*Triticum
aestivum*)**

**Autosyndèse
(appariement entre
homologues)
Ou allosyndèse ?
(appariement entre
homéologues)**



L'étude du comportement des chromosomes chez des hybrides de ces différentes espèces de blés et égilopes a montré les parentés entre lots de chromosomes des espèces : ces chromosomes sont qualifiés d'homéologues et l'on parle de groupes d'homéologie (qui sont au nombre de 7)



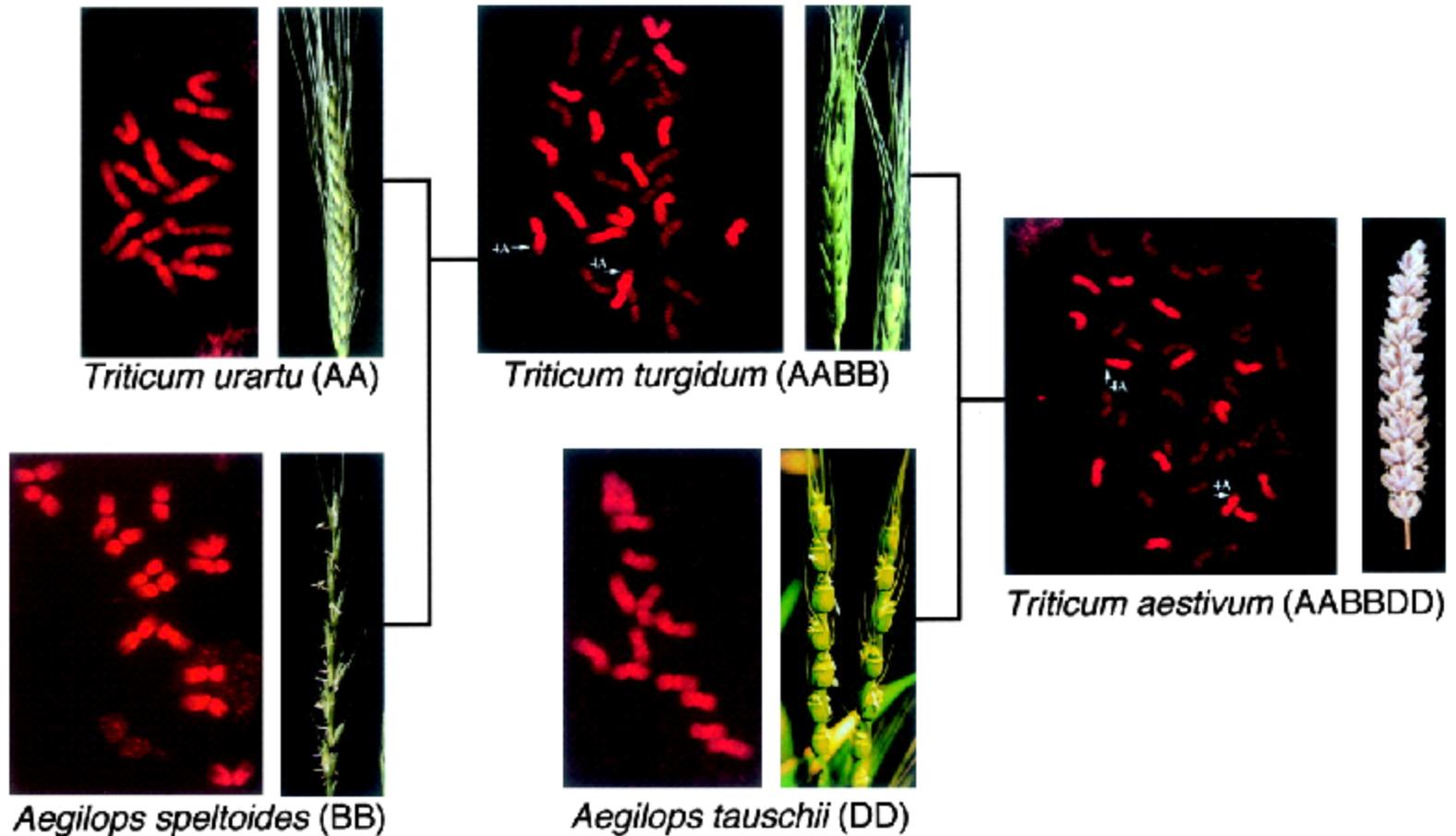
Document INRA Clermont

Phot. n°5 :

méiose d'un hybride entre le blé tendre (ABD) et *Aegilops squarrosa* (D) : on note la présence de 7 bivalents et de 14 univalents.

Le gène Ph1 (pairing homeologous 1) empêche tout appariement homéologue chez les *Triticum* allopolyploïdes

By 1915, botanists had described three classes of cultivated wheats; the one-seeded monococcum (2x), the two-seeded emmer (4x), and the dinkel (6x).



Gill B S et al. *Genetics* 2004;168:1087-1096

LES GÉNOMES DU BLÉ

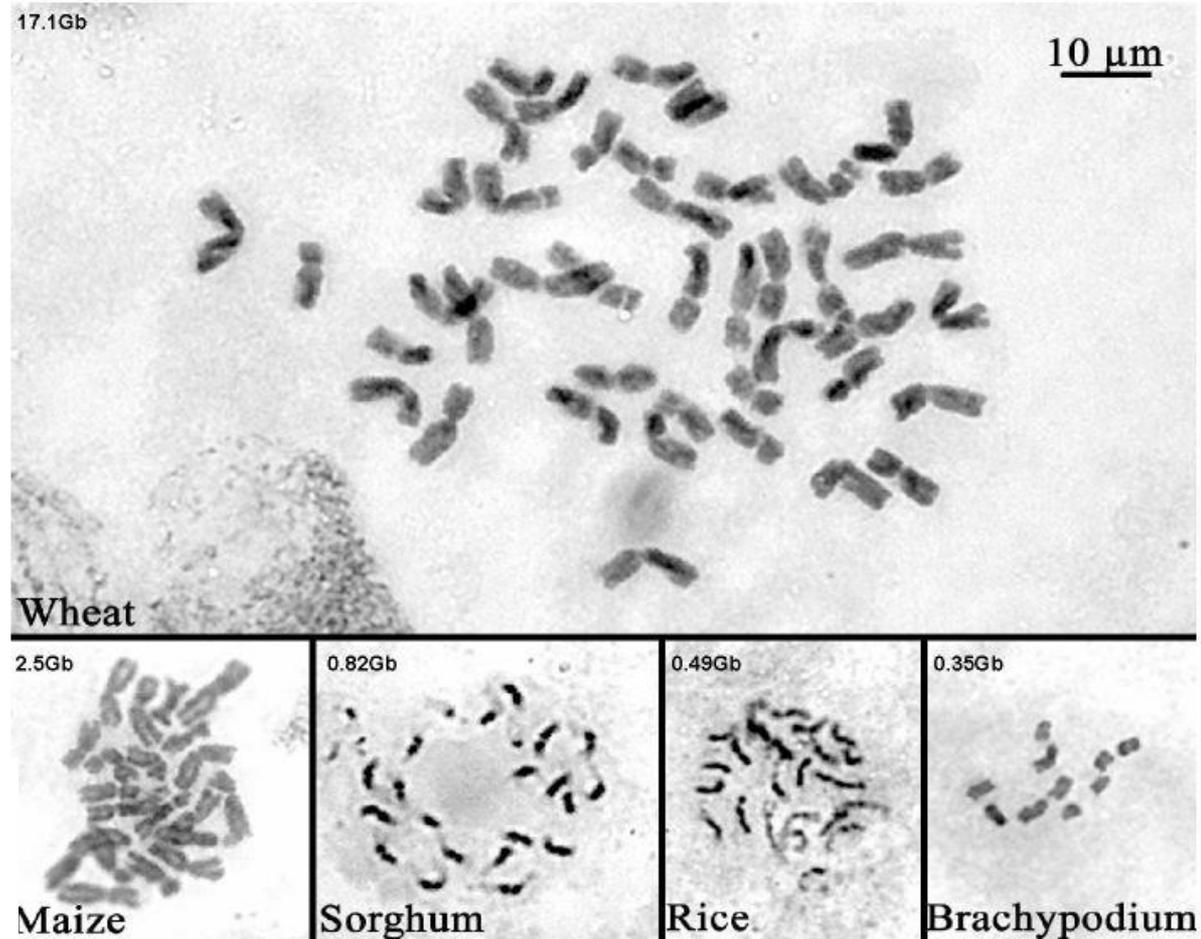
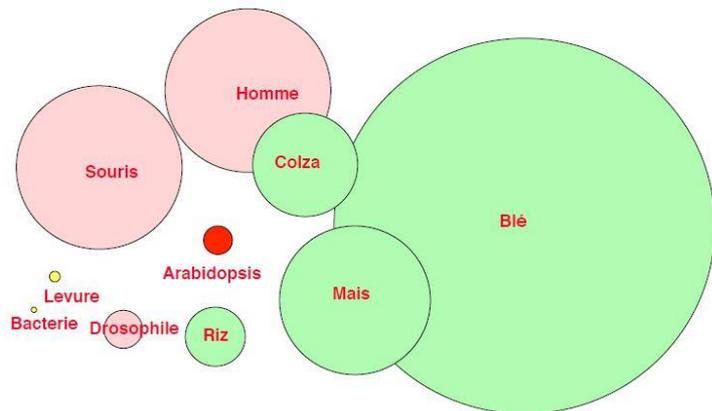
Le Blé, une plante domestiquée au génome polyploïde complexe



Les génomes du blé

Avec 16,7 Mb pour le génome nucléaire, le blé possède l'un des génomes les plus complexes parmi les céréales et, au-delà, dans l'ensemble du monde vivant.

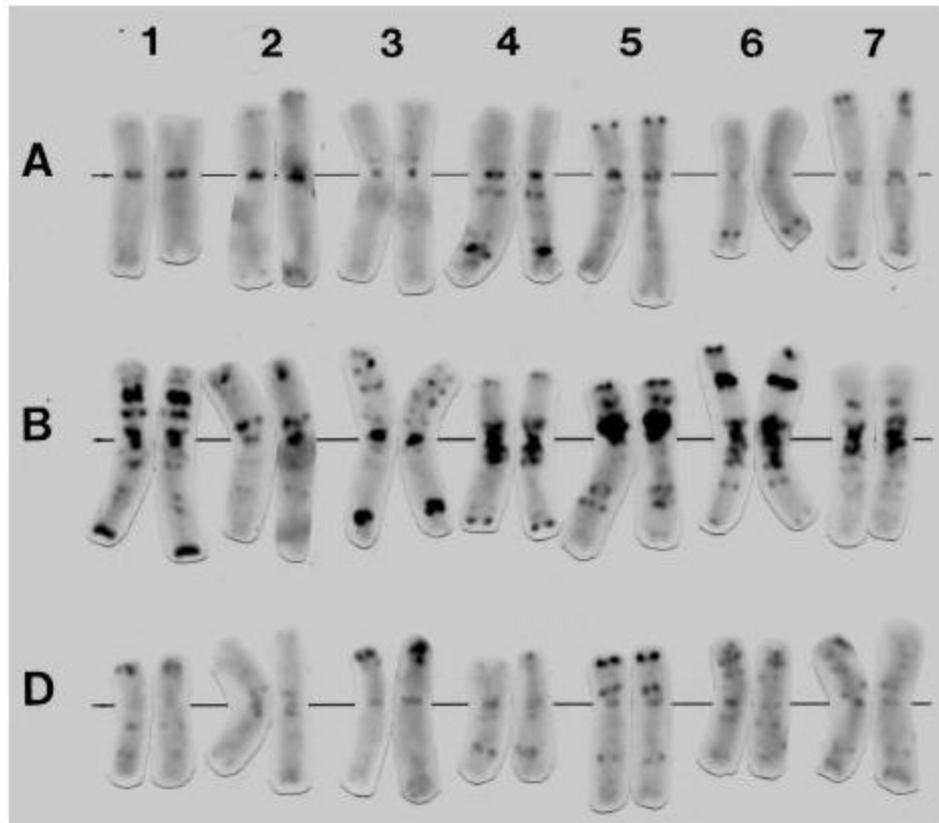
Taille des génomes nucléaires



BS Gill & al Israel Journal of Plant Sciences Vol55 2007

Les génomes du blé

De plus, le blé comporte non pas un « simple » génome nucléaire mais un génome nucléaire composite, une association de trois génomes de trois espèces différentes, regroupés dans la même cellule et formant par là-même une nouvelle espèce.



B. Friebe

Kansas State University
Manhattan, KS,
United States of America

Quelques gènes localisés sur les chromosomes

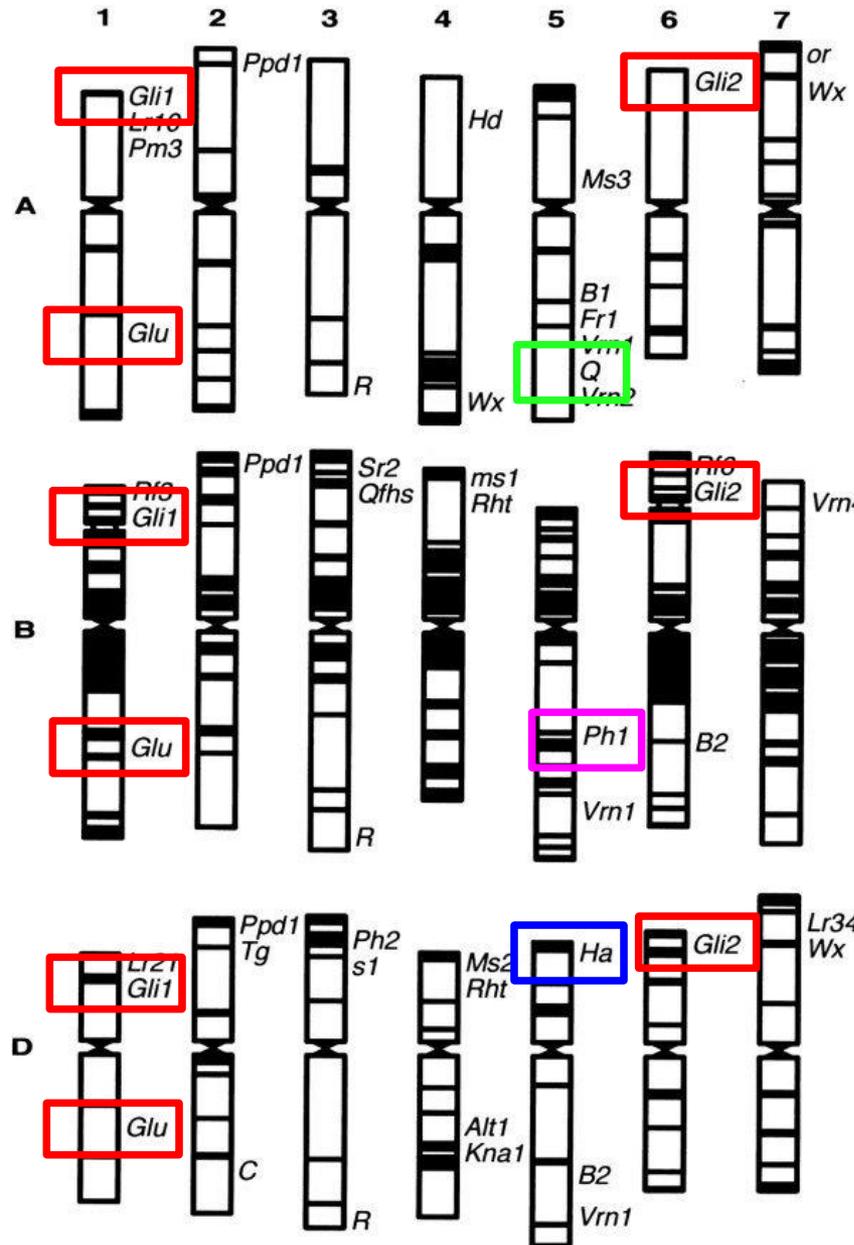
Gli : gliadine
Glu : gluténine
 (2 composants du gluten)

Ha : gène qui contrôle la dureté du grain

Q : gène qui contrôle la structure de l'épi

Ph1 : gène qui limite les appariements homéologues

Des cartes plus précises permettent d'argumenter les homéologies



Source :
 A Workshop Report on
 Wheat Genome
 Sequencing.
 International Genome
 Research on Wheat
 Consortium. Bikram S.
 Gill et al. Genetics
 October 1, 2004 vol.
 168 no. 2 1087-1096

Les génomes du blé

Outre un génome nucléaire, le blé possède comme tout végétal un génome mitochondrial et un génome chloroplastique.

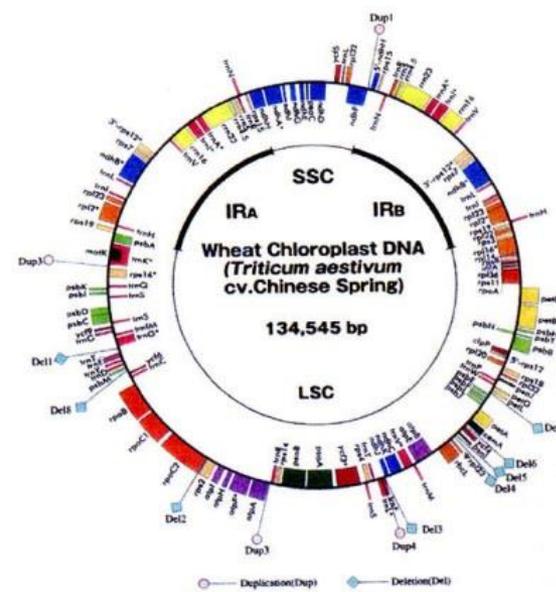


Fig. 1. Genetic map of chloroplast genome of Chinese Spring wheat showing the locations of length mutations found in cpDNAs of *Triticum-Aegilops* species. Genes depicted outside the map are transcribed counter clockwise. Asterisks indicate genes containing introns in their coding sequences. (Ogihara and Ohasawa 2002)

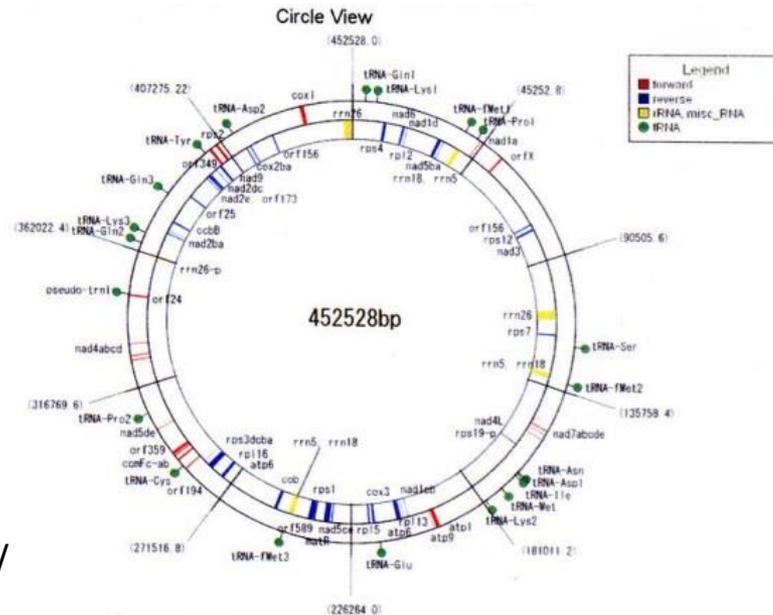
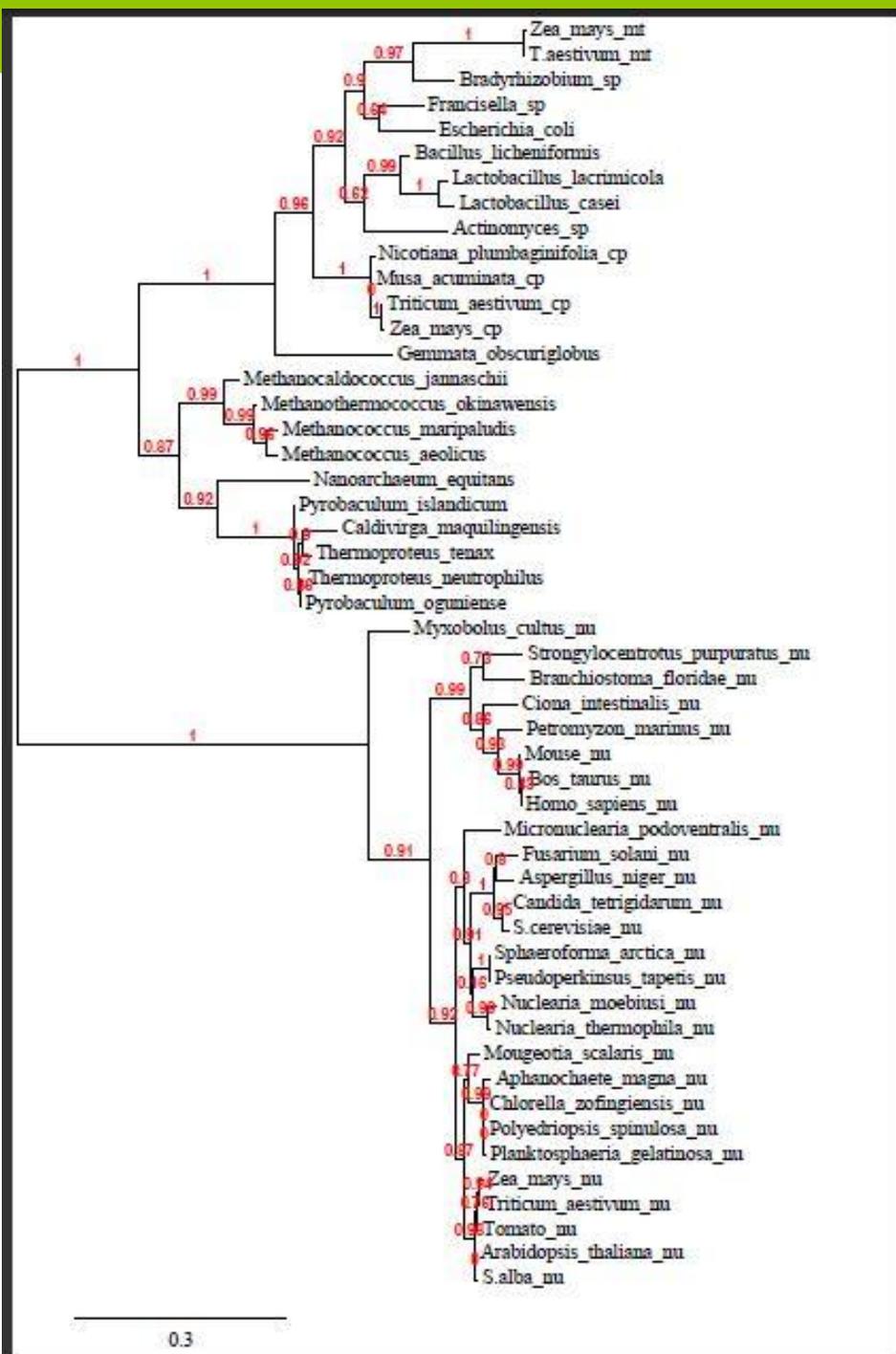


Fig. 2. Genetic map of the mitochondrial genome of Chinese Spring wheat. Genes drawn outside the map are transcribed clockwise. (Ogihara *et al.* 2005)

Les génomes des organelles

On peut démontrer - p ex en comparant les séquences nucléotidiques des gènes de l'ARN de la petite sous-unité du ribosome - que l'ADN mitochondrial ou l'ADN chloroplastique sont davantage apparentés à l'ADN de bactéries qu'au génome nucléaire pourtant présent dans la même cellule.

fichier banque_18S_red.aln
Ouvrir dans Phylogène



ÉVOLUTION D'UN GÉNOME POLYPLOÏDE

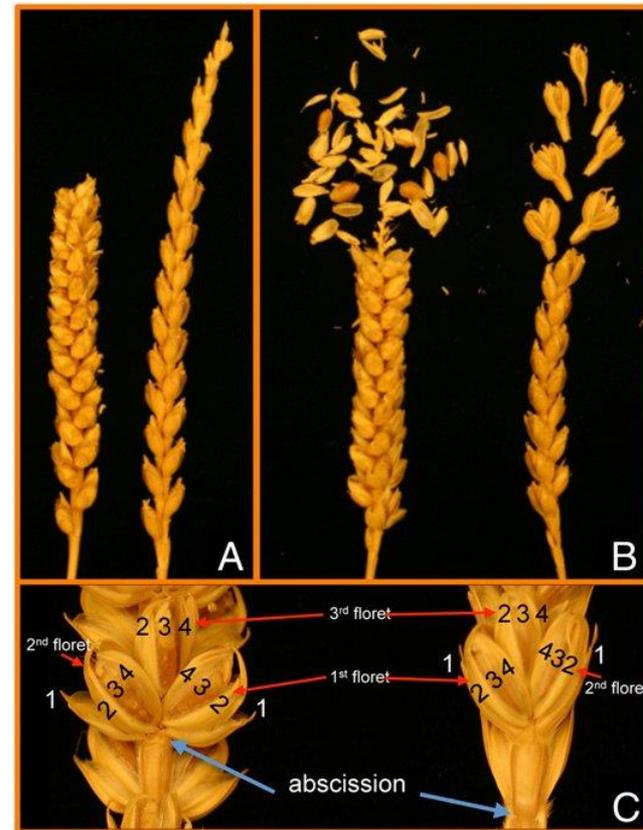
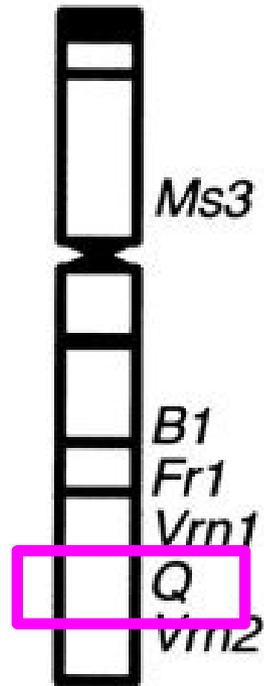
Le Blé, une plante domestiquée au génome polyploïde complexe



Le génome polyploïde du blé

Le rôle du gène Q dans l'évolution de la plante au cours de la domestication apparaît essentiel. Il contrôle la forme de l'épi et des épillets.

D'après Zhang et al.
Proc Natl Acad Sci USA
October 31, 2011



A gauche épi normal, à droite après mutation (*del 143*) du gène Q du chromosome 5A

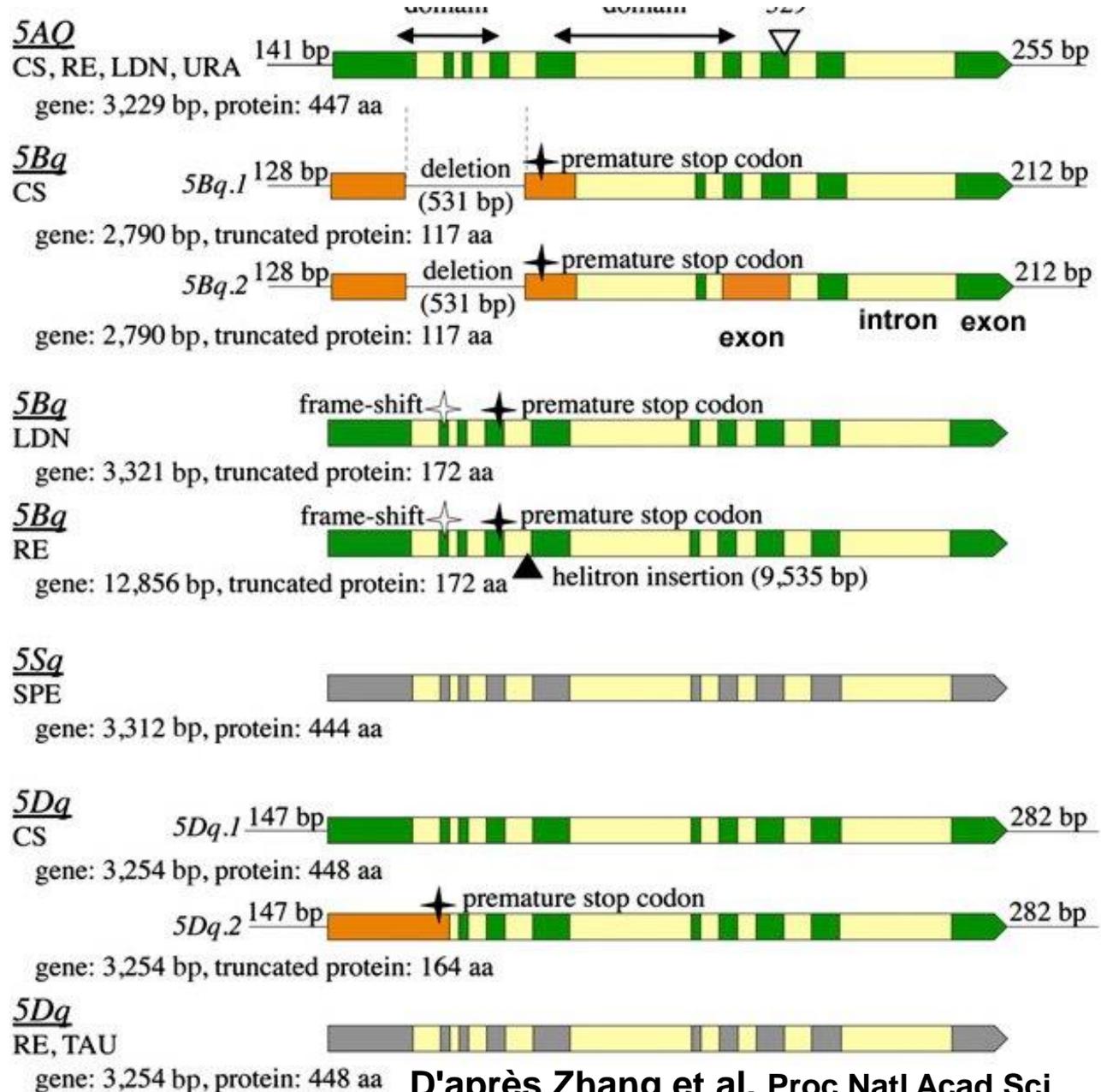
L'allèle Q du blé actuel est récent, les espèces sauvages ont toutes l'allèle q qui donne un épi fin et allongé.

Le génome polyploïde du blé

Ce gène est présent sur les chromosomes homéologues, mais plus ou moins muté et toujours à partir de l'allèle q.

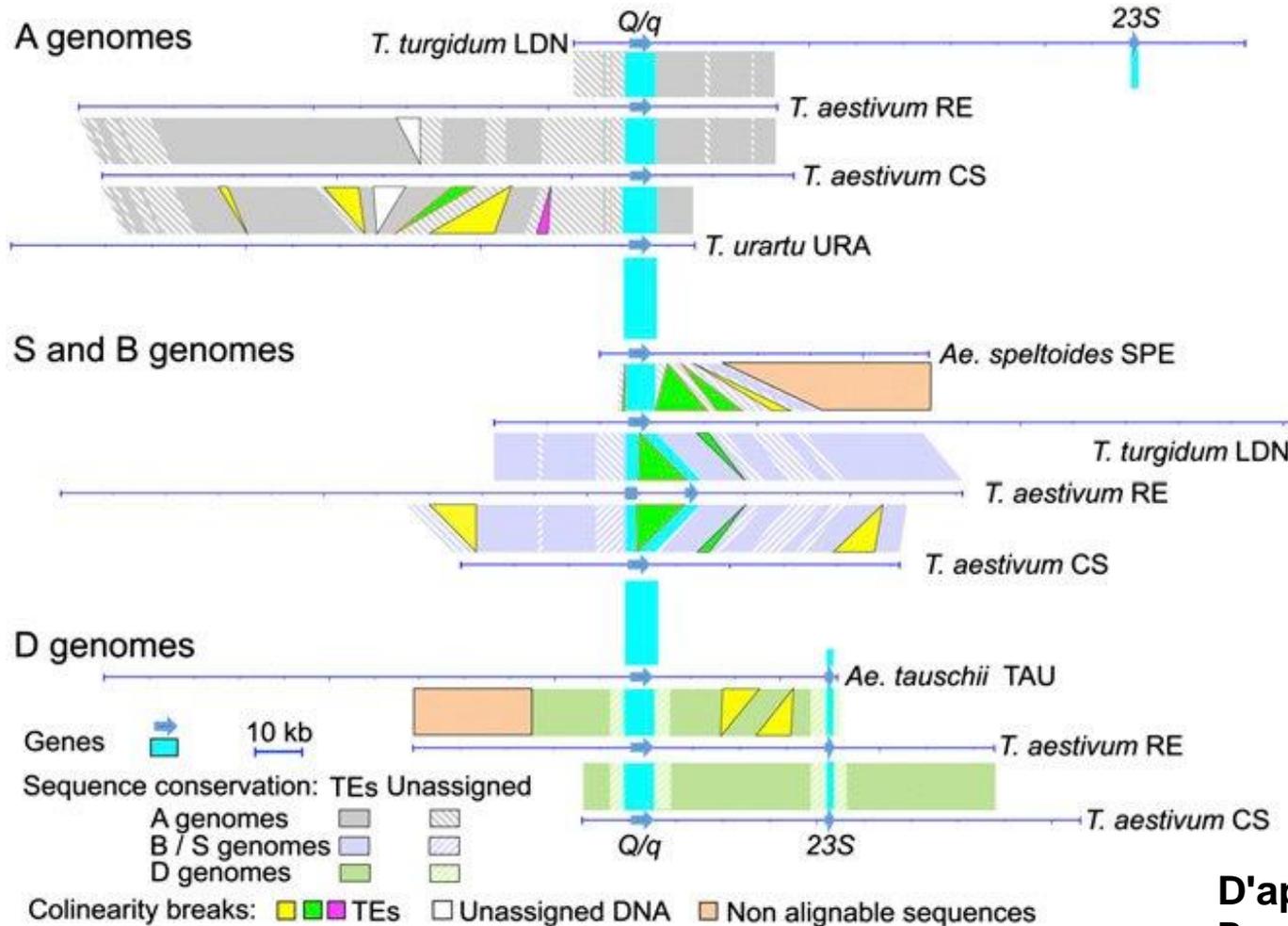
La comparaison des versions homéologues de ce gène permet d'argumenter l'histoire évolutive du blé

Ouvrir dans Phylogène le fichier CDS_Q_complets_ABD.aln



D'après Zhang et al. Proc Natl Acad Sci USA October 31, 2011

L'étude de la zone du gène Q montre une autre caractéristique du blé : l'abondance des éléments mobiles (environ 85 % du génome)

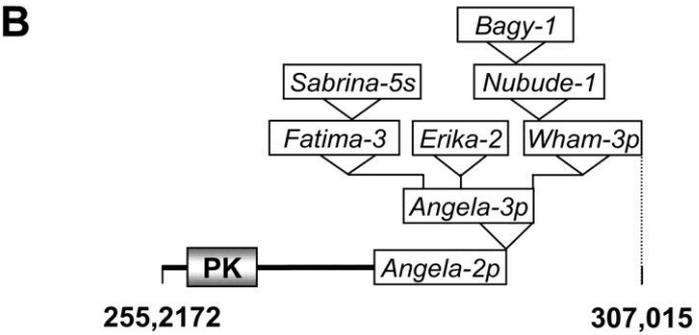
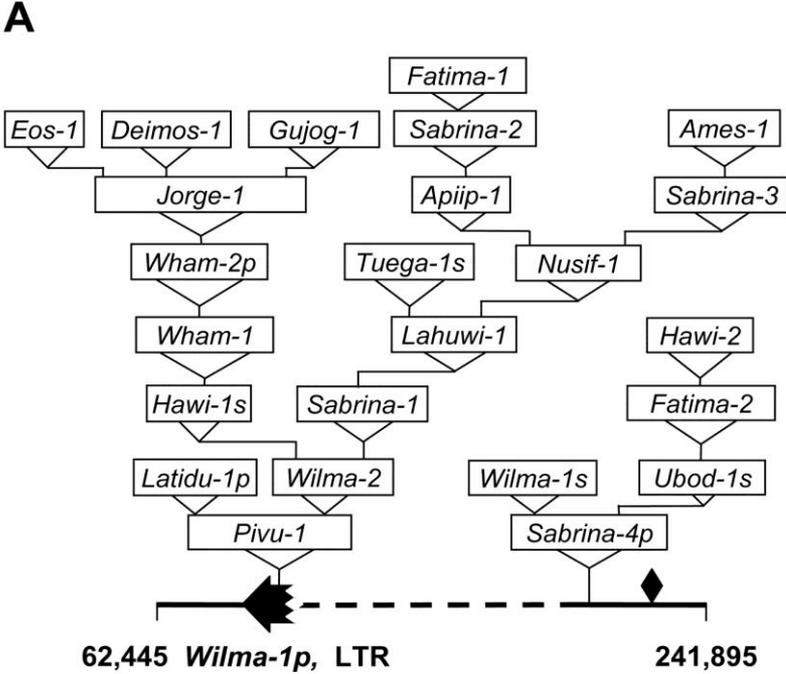


D'après Zhang et al.
Proc Natl Acad Sci USA
October 31, 2011

Organization of retroelements in the intergenic regions of the Glu-A1 locus.

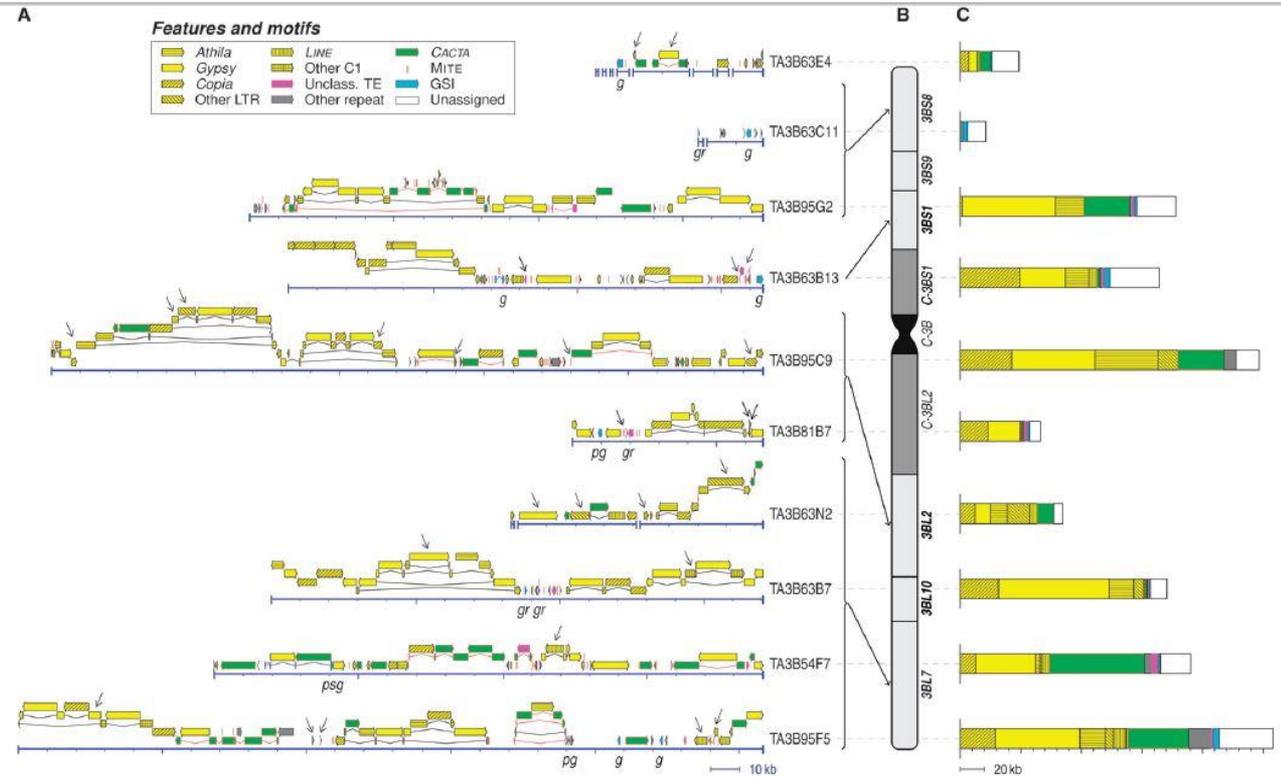
Le génome polyploïde du blé

L'essentiel du surcroît d'ADN nucléaire dont bénéficie le blé correspond ainsi à de l'ADN répétitif présent en un grand - parfois très grand - nombre de copies pouvant former une structure complexe emboîtée.



Le génome polyploïde du blé

Ces séquences répétées ne sont pas quelconques puisqu'elles correspondent à des éléments génétiques mobiles appelés transposons.

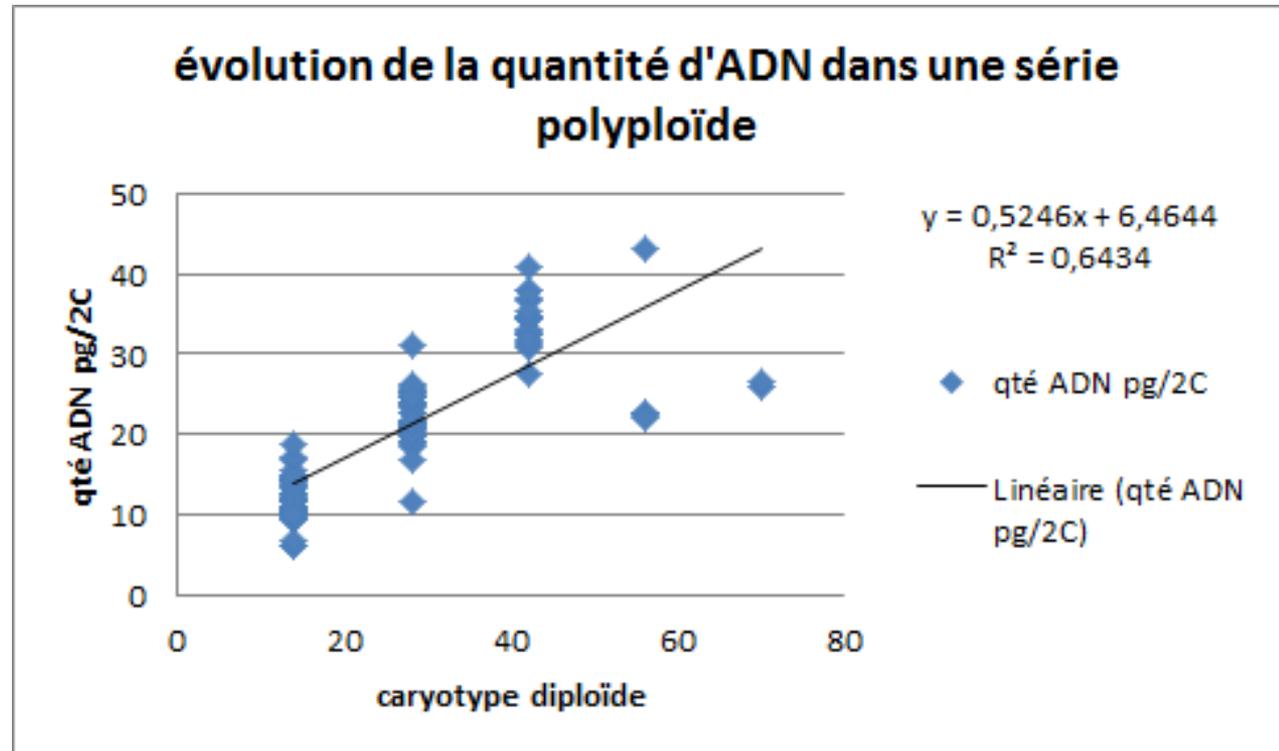


Charles et al ; published on September 9, 2008 as 10.1534/genetics.108.092304

Le génome polyploïde du blé

La quantité d'ADN observée chez les espèces polyploïdes est toujours inférieure à la somme de l'ADN des espèces parentes identifiées suggérant des phénomènes d'élimination.

Pour certains gènes, p ex les gènes des ARN ribosomiaux, de telles éliminations ont été démontrées.



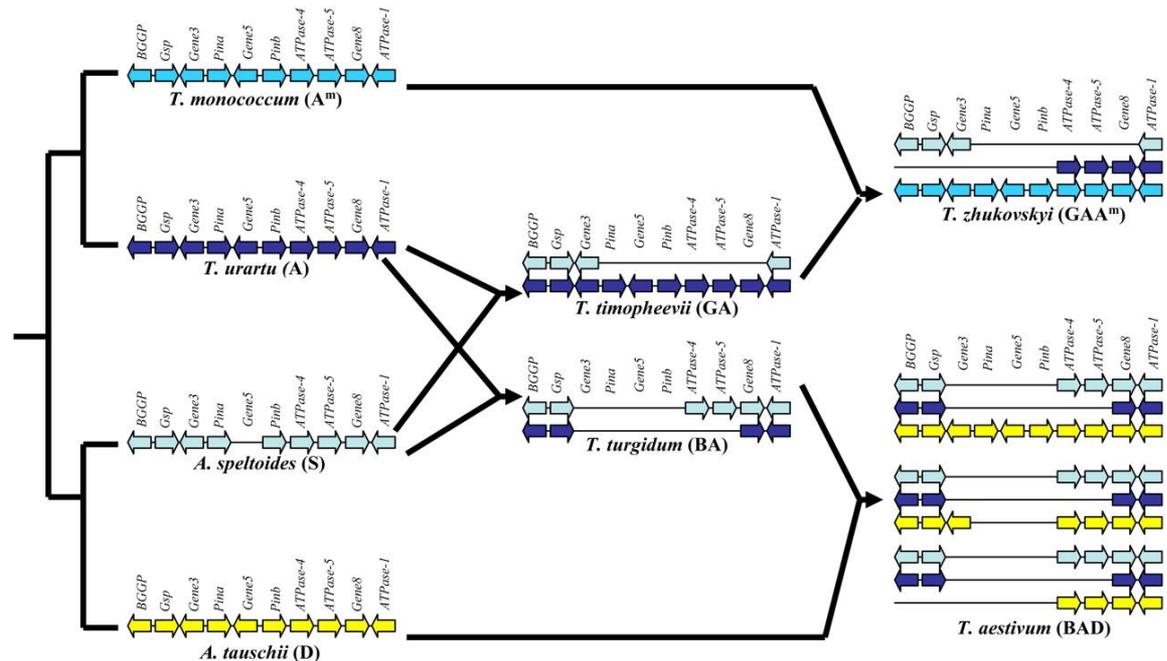
[Hervé Levesque, d'après les travaux de différents auteurs]

Le génome polypléide du blé

Une part importante des modifications génétiques qui accompagnent la domestication du blé concerne des remaniements chromosomiques provoqués par les séquences des transposons.

Un ex. le locus Ha responsable de la dureté du grain.

Scheme for polyploid wheat phylogeny and changes in the Ha haplotype structure during their evolution.



Li W et al. Plant Physiol. 2008;146:200-212

©2008 by American Society of Plant Biologists

