

CHAPITRE 4 : STRUCTURE ET EVOLUTION DES GENOMES VEGETAUX

1-Généralités sur le génome des plantes

Les génomes des plantes contiennent plusieurs classes de gènes qui sont absents ou sous-représentés chez les animaux, par exemple les gènes codant pour :

- Les enzymes de biosynthèse de la paroi cellulaire
- Les protéines de transport des nutriments
- Les protéines spécifiques de la photosynthèse : antennes, transports des électrons, RuBisCo....
- Les produits impliqués dans la turgescence et les réponses à différents stress.
- Des gènes de résistance aux pathogènes, très polymorphes et disséminés dans tout le génome.

Les classes de gènes communes aux plantes et aux animaux sont celles impliquées dans les mécanismes les plus généraux de la biologie d'une cellule :

- la communication entre cellule
- la régulation de transcription
- la transduction des signaux

2- La taille des génomes végétaux

La taille du génome « **haploïde** », correspondant à la moitié du stock chromosomique, varie de 100 millions de paires de bases (Mb) environ chez *Arabidopsis thaliana* à 123 000 Mb chez *Fritillaria assyriaca* (la fritillaire). Ainsi, ces deux espèces de plantes à fleurs (angiospermes dicotylédones) sont constituées des mêmes organes (racines, tiges, feuilles et fleurs) mais ont des dimensions de génomes qui diffèrent de 1 230 fois.

Il est vrai que de très nombreuses espèces végétales sont **polyploïdes**, c'est-à-dire avec **plusieurs stocks chromosomiques** par noyau. Le blé tendre, par exemple, est un hexaploïde ; son noyau de 42 chromosomes résulte de l'association de 3 génomes d'espèces proches ayant chacune 14 chromosomes. Mais la polyploïdie ne suffit pas à expliquer cette énorme variation de taille puisque ce blé a une taille de génome « haploïde » de 16 000 Mb, alors que le riz (de la même famille des graminées) a un génome de 450 Mb. C'est d'ailleurs la raison pour laquelle, outre son importance agronomique majeure, le riz est devenu l'autre espèce modèle des généticiens des végétaux, représentant les monocotylédones. La tomate (génome de 950 Mb) et le maïs (2 500 Mb) sont aussi des espèces très étudiées par les généticiens.

Un génome de 100 Mb environ suffit pour le fonctionnement et l'organisation d'une plante à fleur évoluée, ce qui a donné lieu à de nombreuses spéculations sur la fonction de l'ADN

apparemment en excès chez les espèces à grand génome. En générale les génomes des végétaux sont constitués de deux types de séquences :

a- Les séquences répétées

Constitué d'ADN répété, il ne code vraisemblablement pas pour des protéines et son rôle est encore mal connu, il pourrait être impliqué dans des phénomènes de régulation ou d'organisation physique des chromosomes.

La proportion d'ADN répété est d'autant plus importante que la taille du génome est grande. Ainsi les espèces à grand génome comme le blé ont plus de 80 % de séquences répétées, alors que l'arabette en a autour de 20 %. On distingue deux types de séquences répétées :

1- Séquences répétées dispersées dans l'ensemble du génome

La classe la plus abondante est représentée par des séquences caractéristiques des éléments transposables, gènes sauteurs capables de se déplacer (transposition) et de se multiplier au sein du génome. Les séquences de ces transposons, ou de leurs dérivés inactivés, peuvent représenter un pourcentage significatif du génome.

2- Séquences répétées en tandem

Les séquences identiques sont regroupées et se suivent le long de la molécule. Parmi les séquences répétées en tandem se trouve

L'ADN ribosomique, qui code pour les ARN des ribosomes où s'effectue la synthèse protéique. Plusieurs milliers de copies de cette séquence, dont seule une partie est effectivement transcrite, sont concentrées dans une ou quelques régions chromosomiques et peuvent couvrir plusieurs dizaines de kilobases (milliers de paires de bases).

L'ADN satellites, ces ADN satellites sont constitués d'unités répétées en tandem dont le motif élémentaire a de 150 à 350 paires de bases. On trouve ces familles de séquences dans les régions télomériques et dans les régions centromériques.

Les séquences VNTR (pour Variable Number of Tandem Repeats), mini- ou microsatellites, comme dans les génomes des espèces animales. Ces séquences sont réparties de façon aléatoire le long des chromosomes et sont constituées d'un nombre variable de répétitions d'un motif élémentaire plus ou moins long.

b- Les séquences uniques

Se trouvant en simple copie ou en faible nombre de copies dans un génome donné, elles représentent la fraction accessible à l'analyse génétique classique. Il s'agit des séquences codant pour les gènes exprimés et dont les mutations vont se manifester par une caractéristique particulière, visible à l'œil nu ou accessible à l'analyse biochimique. Le très

grand nombre de marqueurs nucléiques aujourd'hui disponibles, par exemple les RFLPs (polymorphismes de la longueur des fragments de restriction), font également fréquemment appel à cette fraction du génome qui est a priori la plus intéressante puisque codant pour des protéines intervenant dans le métabolisme.

3- Mécanismes à l'origine d'une variabilité du génome

L'analyse de la séquence des génomes a montré une grande variabilité de séquences inter espèces. L'étude de la génétique des populations a aussi montré une grande variabilité entre individus d'une même espèce, ceci est en partie due au mécanisme de variabilité le plus connu : la mutation ponctuelle d'un nucléotide (incluant l'insertion, la délétion ou la substitution). Cependant, il existe des génomes dont le taux de mutation est très faible et dont la principale source de polymorphisme provient de l'arrangement différent de leur gènes le long des chromosomes.

3-1 Les éléments transposables

Ceux sont des séquences d'ADN capable de se déplacer et de se multiplier de manière autonome dans un génome, par un mécanisme appelé transposition. Les transposons ont été identifiés par Barbara McClintock qui a étudié des mutations instables induites par ces éléments chez le maïs.

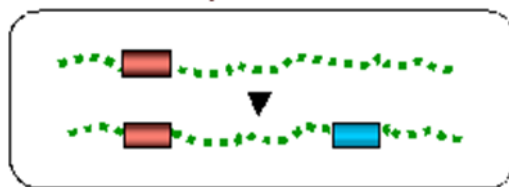
Ils présents chez tous les organismes vivants et sont un des constituants les plus importants des génomes eucaryotes, exemples : 45% du génome de l'homme et plus de 70% chez le maïs. Les éléments transposables peuvent expliquer d'importantes différences dans les tailles du génome d'organismes. Il y'a deux types de transposons :

1- Transposon de classe I ou rétrotransposon : ils transposent via un intermédiaire ARN selon un mode répliatif (copier - coller). Leur ARN messenger est rétro-transcrit en ADNc qui est intégré dans le génome. Les rétrotransposons sont divisés en 2 groupes :

a- Les rétrotransposons à LTR : (Longue séquence Terminale Répétée - "Long Terminal Repeat") ou type rétroviral.**2-les rétrotransposons sans LTR :** (les LINE - "Long Interspersed Nuclear Elements" - 1 à 7 kpb) et les SINE ("Short Interspersed Nuclear Elements" - 100 à 500 pb).

b- Les séquences Alu : Famille de séquences répétées issue d'un processus de rétrotransposition. Les séquences Alu contiennent un site de reconnaissance pour l'enzyme de restriction Alu I. Longueur environ 300 pb avec un nombre de répétitions d'environ 1 million de fois chez l'homme (11% du génome). La famille Alu est un

exemple de SINE ("Short Interspersed Nuclear Elements". La plupart sont des rétroséquences issues d'une réverse transcription de l'ARN.



2- Transposon de classe II : ils transposent selon un mode conservatif (couper-coller). Ils sont caractérisés par la présence à leurs extrémités de séquences terminales inversement répétées (TIR). Ils sont de taille variable (100 à 20 000 pb).



Tableau I : Nombre d'éléments transposables chez différentes espèces

Eléments transposables	<i>Arabidopsis thaliana</i>	<i>Homo sapiens</i>	<i>Saccharomyces cerevisiae</i>
nombre de copies classe I - LTR	1594	443.000	331
nombre de copies classe I - non LTR	515	2.426.000	0
nombre de copies classe II	2203	294.000	0

Les valeurs ci-dessus ne sont qu'indicatives. Elles évoluent en effet au fur et à mesure que les génomes sont reséquencés, analysés structuralement et enfin ré-annotés.

3-2 la polyploïdie

La polyploïdie est un processus important qui touche l'évolution de la plupart des espèces, on distingue deux types de polyploïdies :

- **Les autopolyploïdies** qui résultent de dédoublement du stock chromosomique, et
- **Les allopolyploïdies** qui proviennent d'une hybridation interspécifique (fécondation entre des espèces proches)

D'un point de vue du mécanisme cytologique, la polyploïdie peut provenir des divisions méiotiques et mitotiques anormales, conduisant à la formation des gamètes diploïdes aboutissant à la formation de zygotes tétraploïdes. L'intérêt agronomique de la manipulation du nombre de chromosomes est:

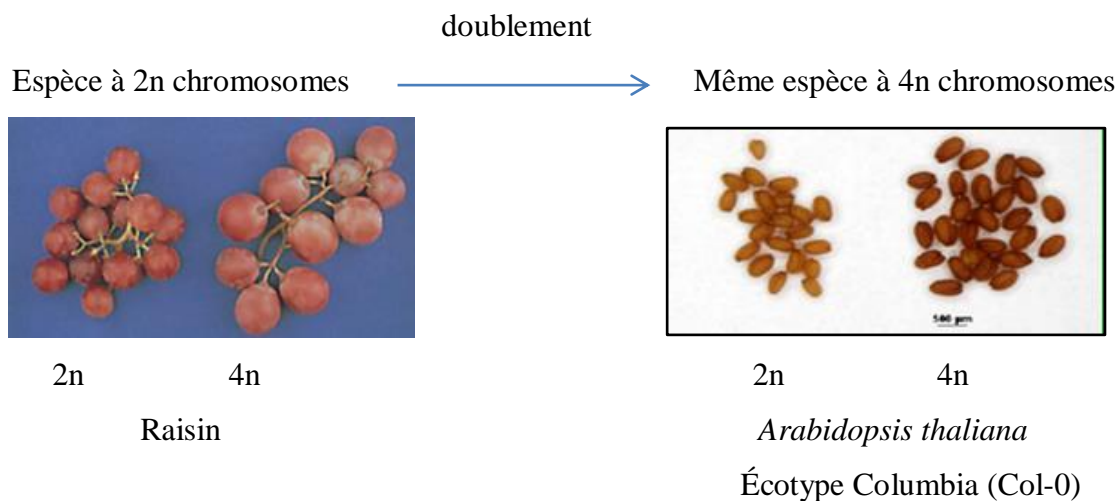
- L'augmentation de la taille des plantes

- Le contrôle de la fertilité/stérilité
- Facilite la recherche et la sélection de nouveaux variants (mutations). Donc amélioration des espèces. Supposons une plante constituée de 3 chromosomes (A B et C) les différents types de ploïdies que on peut trouver sont les suivants :

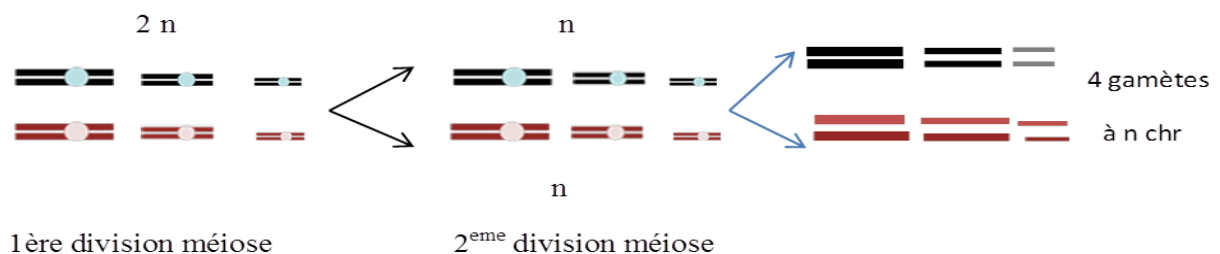
Ploïdies	Désignation	Formule	Nb chromosomes
Monoploïdie	N	ABC	3
Diploïdie	2n	AABBCC	6
Triploïdie	3n	AAABBBCCC	9
Tétraploïdie	4n	AAAABBBBCCCC	12
Monosomies	2n-1	ABBCC AABCC AABBC	5
Trisomies	2n+1	AAABBCC AABBBCC AABBCCC	7

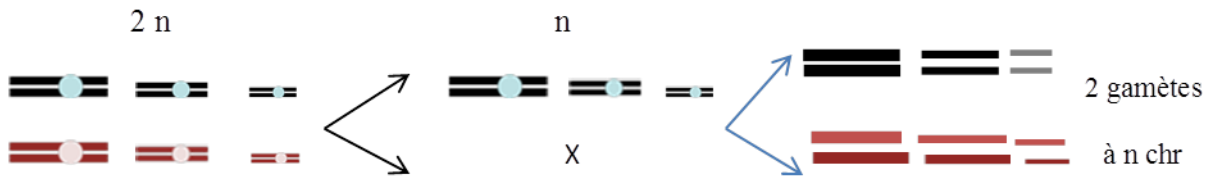
Autopolyploïdes

Les plantes polyploïdes ressemblent aux plantes diploïdes mais sont en général plus grandes.



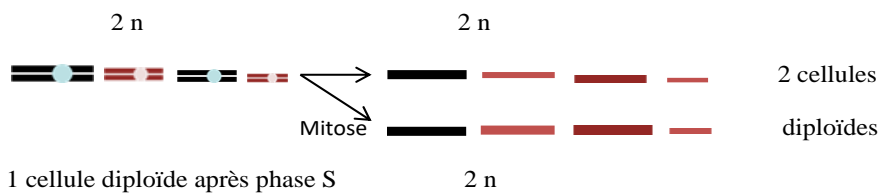
Doublement naturel des chromosomes: Le doublement du nombre de chromosomes peut arriver spontanément par "accident".





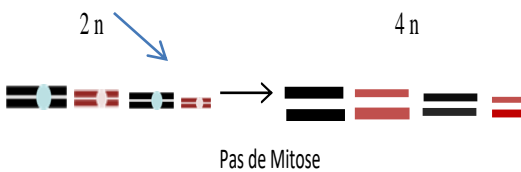
Les bivalents ne se séparent pas

Doublement provoqué des chromosomes : Le doublement du nombre de chromosomes peut être provoqué artificiellement.



1 cellule diploïde après phase S

Plante traité par la colchicine



Cellule du méristème après phase S

On obtient des graines à 4 n

2- Allopolyploïdes

- Une allopoloïdie n'est possible qu'entre 2 espèces évolutivement proches, donc inter fécondent.
- Si les 2 espèces qui fusionnent possèdent le même nombre de chromosomes, on parle d'amphidiploïde.



3-3 Les mutations

Une mutation est un événement rare, à caractère aléatoire, qui touche une seule cellule. Elle peut être étroitement localisée en un point d'une unique molécule d'ADN. Ce n'est donc que grâce à ses conséquences sur l'expression génétique qu'elle peut éventuellement être

observée. La cellule mutante qui en résulte a acquis des caractères héréditaires nouveaux et est capable de les transmettre à ses descendants

Mutation et évolution

Les mutations mettent en évidence, la tendance spontanée du matériel génétique des organismes à présenter des variations. Cependant, une mutation, événement individuel et même moléculaire, n'est pas identifiable à un changement évolutif, puisque celui-ci doit s'étendre à la totalité de la population d'organismes qui, à une époque donnée, représente une espèce. Leur rôle immédiat et direct se borne, en fait, à entretenir, au sein des populations, une certaine diversité génétique entre les individus. C'est alors au niveau de celle-ci, grâce notamment au jeu de la sélection naturelle, que se situent éventuellement les transformations évolutives.

Exemple sur l'évolution : Le génome du blé

Le blé hexaploïde (*Triticum aestivum*) est issu de deux événements de polyploïdisation relativement récents entre trois espèces diploïdes bien identifiées. Le premier événement, impliquant *Triticum monococcum* et (putativement) *Aegilops speltoides*, a eu lieu il y a environ 0,5 million d'années et a conduit à l'apparition du blé dur (*Triticum durum*). Le deuxième événement de polyploïdisation a eu lieu il y a environ 9 000 ans entre le blé dur (tétraploïde) et un troisième diploïde (*Triticum tauschii*).

Le blé peut constituer un excellent modèle d'étude de la polyploïdie et de son effet sur l'évolution des gènes et des séquences chez les plantes. En effet, en plus des polyploïdes naturels, il est possible de « synthétiser » des nouveaux blés (*Triticum*) ayant différents niveaux de polyploïdie par croisement entre différentes Triticées diploïdes.

De nombreuses études conduites ces dernières années sur des polyploïdes naturels et synthétiques du blé ont porté sur la caractérisation de l'effet direct de la polyploïdie sur l'évolution et la régulation de l'expression des gènes. Des réarrangements dans les séquences non codantes ont été observés dans les polyploïdes synthétiques de Triticées et supposés comme contribuant au processus de stabilisation génomique.