

Chapitre 4 : Structure et évolution des génomes

I. Généralités sur le génome des plantes

1. Structure et Localisation des Génomes Végétaux

1.1. Génome Chloroplastes

Le génome chloroplastique (ADNcp) se présente sous la forme de molécules circulaires d'ADN (acide désoxyribonucléique) tout comme les génomes bactériens. Une cellule chlorophyllienne possède en moyenne une centaine de chloroplastes et un chloroplaste renferme une centaine de copies de cette molécule circulaire.

Ainsi une cellule possède environ 10.000 copies d'un gène chloroplastique. Le génome chloroplastique du tabac a été le premier génome séquencé et de puis d'autres séquençages complets ont été réalisés la taille des molécules circulaires d'ADNcp est comprise en moyenne entre 120 et 160 kpb (tableau 1). Chez les plantes parasites non chlorophylliennes la taille du génome des plantes réduite (50 à 73 kpb) du fait de la perte des gènes attachés aux fonctions photosynthétiques.

Tableau 1. Taille de quelques génomes chloroplastiques.

Espèce Commune	Nom Scientifique	Taille (kpb)
Pin	<i>Pinus sp</i>	120
Riz	<i>Oryza sativa</i>	134
Arabette	<i>Arabidopsis thaliana</i>	154
Tabac	<i>Nicotiana tabacum</i>	156
Ginkgo	<i>Ginkgo biloba</i>	158
Pélargonium	<i>Pelargonium hortense</i>	217
Chlamydomonas	<i>Chlamydomonas reinhardtii</i>	292

Chez la plupart d'organismes le génome chloroplastique comporte deux régions répétées et inversées (IR inverted repeat). En en cadrent une région relativement longue et une autre plus courte (figure 1.1.) les séquences répétées inversées chloroplastiques portent notamment les gènes codant pour les ARNr le génome chloroplastique compte en moyenne 120 à 130 gènes

Chapitre 4 : Structure et évolution des génomes

environ 70 gènes codent des protéines impliquées dans l'expression de ce génome (ARN polymérase protéine ribosomales, facteur de traduction ...etc.). Ou dans les processus bioénergétiques de la photosynthèse ou de la photorespiration (protéine membranaires. Des thylacoïdae grand sous unités de la ribulose biphosphate carboxylase (gène *rbcL* ATP synthétase...etc.)Le génome code également des protéines ribosomiques (3à5) et des ARN des transferts (environ 30).

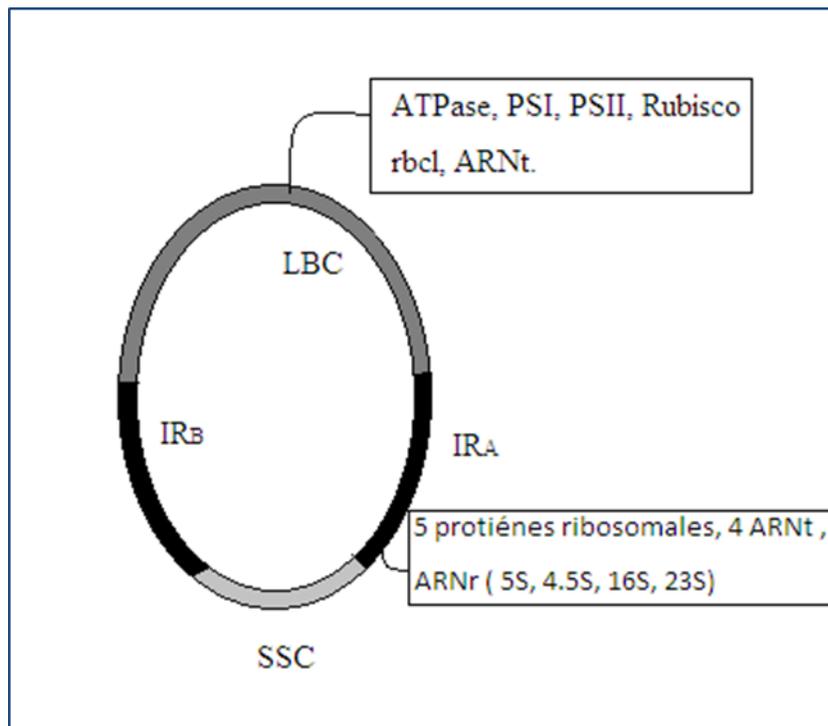


Fig.1. Génome chloroplastique avec ses deux régions répétées et inversées IR (inverted repeat) encadrant une région relativement longue (LSC) et une plus courte (SSC). PS protéines des photosystèmes I et II.

1.2. Génome mitochondrial

Les mitochondries constituent le lieu essentiel de la production d'énergie de la cellule. Siège de plusieurs voies métaboliques dont l'aboutissement est la formation des molécules d'ATP (cycle de krebes et chaîne respiratoire). Elles abritent également d'autres voies métaboliques essentielles.

Le génome mitochondrie des organismes eucaryotes se caractérisent par leur grande diversité de taille et d'organisation. Le génome mitochondrial des mammifères est compact. De petite

Chapitre 4 : Structure et évolution des génomes

taille (16 à 20 kpb) et constitue de plusieurs copies de molécules circulaire d'ADN bicaténaire. A l'opposé, le génome mitochondrial des plantes supérieures est de grande taille (200 à 2400 kpb) comprenant des molécules circulaires d'ADN ainsi que des molécules linéaires (tableau 1.2).le génome mitochondrial des algues rouges (chondrus, crispus et pylaiella littoulis) est plus compact et son organisation ressemble à celle des génomes animaux.

Le taux de mutation du génome mitochondrial des végétaux est environ 100 fois plus faible que celui des animaux. L'évolution du génome mitochondrial végétal dépend surtout des événements de recombinaison. Alors que celui des animaux évolue davantage par le biais des mutations. Les recombinaisons sont responsables d'amplifications asymétriques de séquence de l'apparition de pseudogène de diverses modifications des tailles des séquences entre les gènes ...etc.

Tableau 2. Taille de quelque génome mitochondriaux.

Espèce Commune	Nom Scientifique	Taille (kpb)	Nombre de Gènes
Homme	<i>Homo sapiens</i>	16	-
Algue rouge	<i>Chondrus crispus</i>	25,8	51
Levure	<i>Schizosaccharomyces</i>	78	-
Hépatique	<i>Marchantia polymorpha</i>	186	94
Arabette	<i>Arabidopsis thaliana</i>	366	58
Betterave	<i>Beta vulgaris</i>	386	-
Maïs	<i>Zea mays</i>	540	47
Melon	<i>Cucumis melo</i>	2400	-

La structure du génome mitochondrial végétal est complexe et dynamique, schématiquement l'ensemble de l'information génétique peut être regroupé sur une molécule fictive appelée « molécule maitre » qui comporterait une copie au moins de chaque séquence.

Le génomique serait représenté par une copie au moins de chaque séquence. Le génome serait alors représenté par une collection de molécules circulaires d'ADN des tailles pour recombinaison homologue entre séquences répétées directes ou inverses et aboutissant à une

Chapitre 4 : Structure et évolution des génomes

population des molécules en équilibre dynamique. La diversité des orientations des régions homologues (directes ou inversées) et le nombre de ces régions répétées déterminent l'apparition des molécules subgénomiques (fig. 2). C'est multiples réarrangement peuvent perturber l'expression de certains gène, ex : rupture de la relation entre séquences régulatrices et unités transcriptionnelles. Certaines stérilités males cytoplasmiques résultent ainsi de l'inactivation d'un gène mitochondrial du fait de recombinaisons chez les plants male stériles. Toutes les cellules présentes le même événement de recombinaison. Mais le dysfonctionnement ne se révèle que lors de la maturation du pollen.

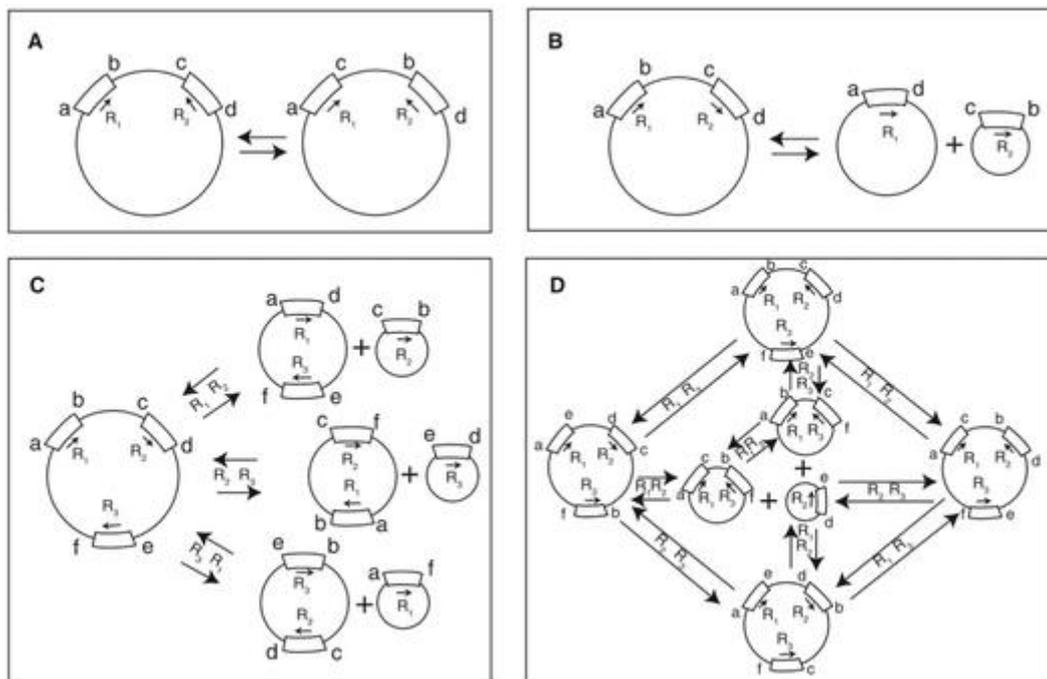


Fig. 2. Figure 1.4. Complexité et plasticité du génome mitochondrial des plantes.

(A) La recombinaison entre deux séquences répétées inversées (R_1 et R_2) entraîne un remaniement de la molécule avec inversion du segment entre les deux répétitions. (B) La recombinaison entre deux séquences répétées directes (R_1 et R_2) génère deux molécules subgénomiques. (C-D) Les recombinaisons entre trois séquences répétées (R_1 , R_2 , R_3) génèrent 7 molécules subgénomiques. L'orientation des répétitions est indiquée par des flèches sous la séquence. Les interconversions entre molécules sont schématisées. D'après Fauron et al. (1995).

Chapitre 4 : Structure et évolution des génomes

1.3. Génomique nucléaire

Les chromosomes porteurs l'information génétique sont facilement observables lors de la mitose. Du fait de leur grande compaction lors de cette phase du cycle cellulaire. Des études cytogénétiques ont ainsi été conduites pour décrire leur structure et leur forme. (Fig.3)

Le nombre et la fonction de chromosome sont caractéristiques d'une espèce donnée et constituent le caryotype (crayon, noyon). Le nombre de chromosome varie grandement en fonction des espèces le plus petite nombre a été décrit chez un plante de la famille des composées haplopappus gracilis (2 chromosome) et certaines espèces de kalanche possèdent jusque 'à 250 chromosomes (tableau 3). les nombre d'une mémé famille ou d'espèces voisines peuvent avoir des caryotypes très proches à très d'divergents.

Les études cytogénétiques ont permis de distinguer différents régions chromosomiques. Les régions chromosomiques tétomériques, les Knoobs (régions enrichies en séquence répètes dérivées de transposons) et les bras des chromosomes. Les structures telles que les centromères et les télomères participent à la stabilisation et à transmission des génomes du fait de leurs rôles majeurs lors de la division et de la recombinaison ainsi les centromères interviennent dans la disjonction des chromatides lors de l'anaphase, tandis que les télomères protègent les chromosomes contre leur dégradation à partir de leurs extrémités

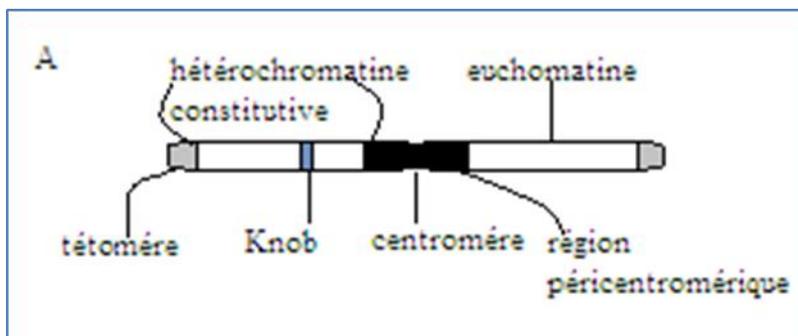


Fig. 3. A schéma de la structure d'un chromosome avec ses principales régions structurales.

Tableau 2. Tailles comparées de quelques génomes avec le nombre de chromosomes et de génomes prédits. ND non identifié.

Nom vernaculaire	espèce	Taille Mb	Nb chromosomes	Nb gènes
levure	Halmophilusin fluenzal	1.8	1	1700

Chapitre 4 : Structure et évolution des génomes

arabette	Arabidopsis thaliana	125	5	26500
riz	Oriza sativa	424	12	~50000
homme	Homo sapiens	3100	23	~30000
tabac	Nicotina tabacum	4500	24	ND
blé	Triticum aestivum	17000	21	ND

II. La taille des génomes végétaux

1. Taille du génome nucléaire

Taille du génome haploïde d'une espèce est exprimée en paires de bases. Elle peut être mesurée en picogrammes et correspond à la quantité d'ADN nucléaire par cellule haploïde ou contenu nucléaire (C). La détermination du contenu ADN peut être réalisée par différentes techniques (microspectrophotométrie sur des noyaux colorés ou DAPI ou cytométrie de flux par exemple).

La taille des génomes est très variable en fonction des organismes celle-ci reflète globalement l'évolution des espèces. La taille varie de 25000 fois entre les génomes des procaryotes et le plus grand génome de certains végétaux. Les végétaux se caractérisent par une très grande variation de taille des génomes du lys (genre *lilium*) est ainsi 800 fois plus grand que celui d'*A. thaliana* alors que le nombre de types cellulaires et d'organes est similaire entre ces deux espèces.

1.1. Nombre de gène

Le nombre de gène par génome a peut-être évolué plus précisément grâce à la séquence complète du génome de certains organismes. Le tableau 2.1 montre qu'il n'y a pas de relation directe entre la quantité d'ADN et le nombre de gènes qu'un procaryote. Un ver possède plus de gènes qu'un insecte avec 2 fois moins d'ADN génomique. *A. thaliana* possède plus de gènes qu'un insecte. L'homme avec ses quelques 10^4 neurones, ses 10^{12} lymphocytes différents n'aurait guère plus que 2 fois le nombre de gènes d'un ver qui possède moins de 1000 cellule. Si l'on compare le nombre des familles de gènes chez *C.elegans* (9453) et chez *D. melanogaster* (8065) les deux espèces n'apparaissent plus très différentes sur la base de ce critère.

Chapitre 4 : Structure et évolution des génomes

III. Type de séquences dans les génomes végétaux

Des analyses physico-chimiques de l'ADN (cinétiques de renaturation d'ADN) et des études bio-informatique des génomes complètent séquences montrent l'existence de deux principaux type de séquences d'une part **des séquences uniques correspondant à la plupart des gènes** et d'autre part **des séquences répétées**.

La taille de la fraction correspondant aux séquences répétées varie énormément selon les espèces. Cette variation explique la grande diversité des tailles des génomes nucléaires végétaux.

1. séquences répétées

Selon leur répartition dans le génome, on distingue 2 classes de séquences répétées les **séquences groupées en tandem** et les **séquences répétées dispersés dans le génome**. Le tableau 4 dresse la liste des caractéristiques de ces séquences l'exception des éléments mobiles. Transposons et rétrotransposons.

Tableau 4 différent type de séquences répétées rencontrées dans le génome des plantes.

Séquences groupées en tandem	Séquences dispersées
Gènes ARNr, gènes ARNt	Transposons
ADN satellite	Rétrotransposons
Répétition télomérique	Minisatellites
Répétition centromérique	microsatellites

1.1 Séquences répétées en tandem

1.1.1. Gènes codons ARNr et ARNt

Les gènes nucléaires codant ARNt sont présent en copies multiples (plusieurs centaines) en tandem dans le génome cette organisation est commune aux différents organismes eucaryotes. Chaque unité transcription elle code dans l'ordre l'ARNr 18s la sous unité ribosomale 40s puis les ARNt 25s et 5.8s constitutif de la sous unité ribosomique 60s.

Ces séquences répétées peuvent être présentes sur plusieurs chromosomes le regroupement de ces séquences dans une même région du chromosome a conduit à l'appellation région de l'organisation nucléaire (NOR nucléolar organisation région).

Les gènes codant les ARNt sont distribués sur les chromosomes soit de façon isolée soit en unités répétées ou « clusters ».

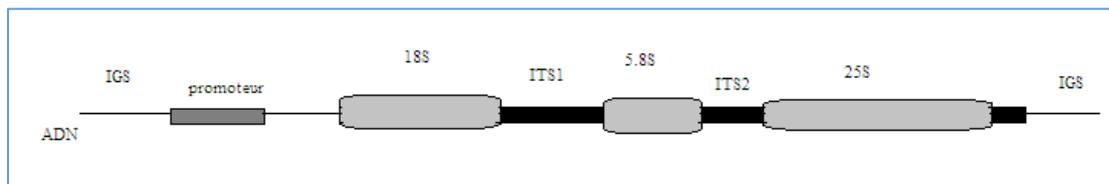


Figure 4 gène ribosomique IGS (intergenic séquence) ITS (intergenic transcribed séquence).

1.1.2. ADN satellite, séquences centromériques et télomérique

L'ADN satellite est un ADN hautement répété, plusieurs centaines de milliers de fois, constitue de séquences d 100 à 300 pb groupées en bloc. L'ADN satellite est localisé dans les régions hétéro chromatiques, c'est à dire des régions centromériques, péri-centromérique, télomérique ou subtélomérique. Ces séquences bien que généralement non codantes, ont un rôle structurel et fonctionnel major.

Les centromères sont des structures indispensables à la ségrégation correcte des chromosomes lors des divisions. Des protéines permettant la cohésion des chromatides filles ou interagissant avec le fuseau mitotique s'y fixent les centromeres dont la tailles peut varier de 500kpb à quelques Mpb comportent généralement trois régions ayant des propriétés structurel, moléculaires et fonctionnelles différentes : un cœur formé par la répétition en tandem de séquences satellites et deux régions péri-centriomériques flanquant le cœur qui sont composées de séquence répétées diverses (élément mobiles microsattellites....etc.). Et de quelque gène. Bien que cruciales pour le fonctionnement des centromères ces répétitions ne sont conservées ni en taille ni en séquence entre les divers organismes. Leur caractère répétitif serait l'élément clé qui déterminerait leur rôle dans la formation du centromère.

Les télomères sont des structure spécialisées à l'extrémité des chromosomes linéaire .il permettent d'éviter une les chromosomes ne soient raccourcis à chaque cycle de réplication de l'ADN et stabilisent les extrémités en limitant les phénomènes de recombinaison qui pourraient avoir lieu les séquences télomériques sont le lieu de fixation de complexe protéiques protégeant les extrémités de la dégradation ou la fusion les régions télomérique ont des tailles variables selon les organismes. Elles sont constituées de courtes séquences répétées résultant de l'addition à l'extrémité 3' d'unités élémentaires grâce à l'action de télomérase.

1.2. Les séquences répétées dispersées

Les séquences répétées dispersées correspondent aux séquences mini et microsattellites.

Chapitre 4 : Structure et évolution des génomes

1.2.1. **Les séquences minisatellites** sont constitués par la répétition de motifs très courts de 7 à 30 pb et dont le nombre est variable. Cette variabilité des répétitions est à l'origine d'un polymorphisme génétique utilisé notamment pour le génotype chez les plantes

1.2.2. **Les séquences microsattellites** Sont des répétitions d'un à six nucléotides, la répétition étant de longueur très variable. La densité des microsattellites (motif > 20pb) est plus forte chez les dicotylédones (1 motif/21 kpb) le motif majoritaire chez les plantes est (AT)_n alors que chez les animaux c'est le motif (AC)_n.

Les séquences microsattellite sont présentes dans les parties transcrites des gènes en particulier dans les régions 5' et 3' non traduits.

2. Les séquences uniques

Séquence d'ADN qui n'existe qu'en un seul exemplaire dans le génome.

IV. Mécanismes à l'origine d'une variabilité du génome

1. Les éléments transposables

Chez les organismes eucaryotes il existe un certain nombre de séquences nucléiques caractérisées par leur mobilité dans le génome c'est « élément mobiles » ou « élément transposables » sont ubiquitaires et généralement considérés comme des agents mutagènes ou comme des séquences parasites capables d'envahir les génomes et d'empêcher le fonctionnement.

Les éléments transposables jouent un rôle important dans l'évolution des génomes

- Cassures chromosomiques entraînant des inversions ou des translocations
- Réarrangement de région chromosomique
- Modification de gènes qui leur sont adjacents
- Contribue à la formation des introns.

La plupart des éléments mobiles rencontrés sont inactifs et immobiles bien que certains puissent être transcrits leur réactivation transcriptionnelle peut être le fait de divers stress.

Les éléments mobiles sont regroupés en deux classes selon leur mode de transposition dans chaque classe ils sont organisés en superfamilles et en familles sur des bases structurales (tableau 5 figure 5)

Chapitre 4 : Structure et évolution des génomes

1.1. Les éléments mobiles de classe I ou rétrotransposons : nécessitent pour leur transposition l'action successive de l'ARN polymérase II de la cellule. D'une transcriptase réverse et d'une intégrase codée par l'élément. La transposition est de fait une rétrotransposition. L'ARN mature (polyadénylé) est rétrotranscrit en ADNc qui est intégré. La transcriptase reverse possède les activités d'une ADN polymérase. La classe I est subdivisée :

- Rétrotransposons à LTR (long terminal repeat) ou rétroéléments de type virale à LTR proches par leur structure des rétrovirus.

1.2. Les éléments mobiles de classe II ou transposons : se déplacent grâce à l'action d'une enzyme de recombinaison spéciale la transposase réalise les coupures et religatures impliquées par la transposition.

Les transposons sont bordés par des séquences répétées inversées ou TIR (terminal inverted repeat) figure 3.1 la plupart des éléments de classe II présents chez les plantes transposent par un mécanisme dit « couper –coller ».

Quelle que soit la classe de l'élément mobile, son insertion en un site provoque la duplication d'une séquence au niveau du site d'intégration ce qui génère une courte séquence répétée directe ou DR (direct repeat) de chaque côté de l'élément intégré (figure 3.2)

Pour les deux classes d'éléments on distingue selon leur mobilité :

- Les éléments autonomes (complets ou actifs) capable de transposer par eux-mêmes car ils codent les informations à leur propre transposition.
- Les éléments non autonomes (incomplets ou défectifs) et mobilisables qui ne peuvent transposer sans l'action entrant d'un élément autonome.
- Les éléments non autonomes et non mobilisables qui ne peuvent pas transposer.

Tableaux 5 classe des éléments mobile

Classe I : rétrotransposons	Classe II : transposons
<ul style="list-style-type: none">• Rétrotransposons à LTR (type virale)<ul style="list-style-type: none">- Ty1-copia- Typ3-gypsy• Rétrotransposons sans LTR (type non viral)	<ul style="list-style-type: none">• Mécanisme de transposition par copier-coller<ul style="list-style-type: none">- Activateur (AC/B) Tam3- Mutation- Mite

Chapitre 4 : Structure et évolution des génomes

- LINE
- SINE
- Mécanisme de transposition par cercle roulant
- Helitrons.

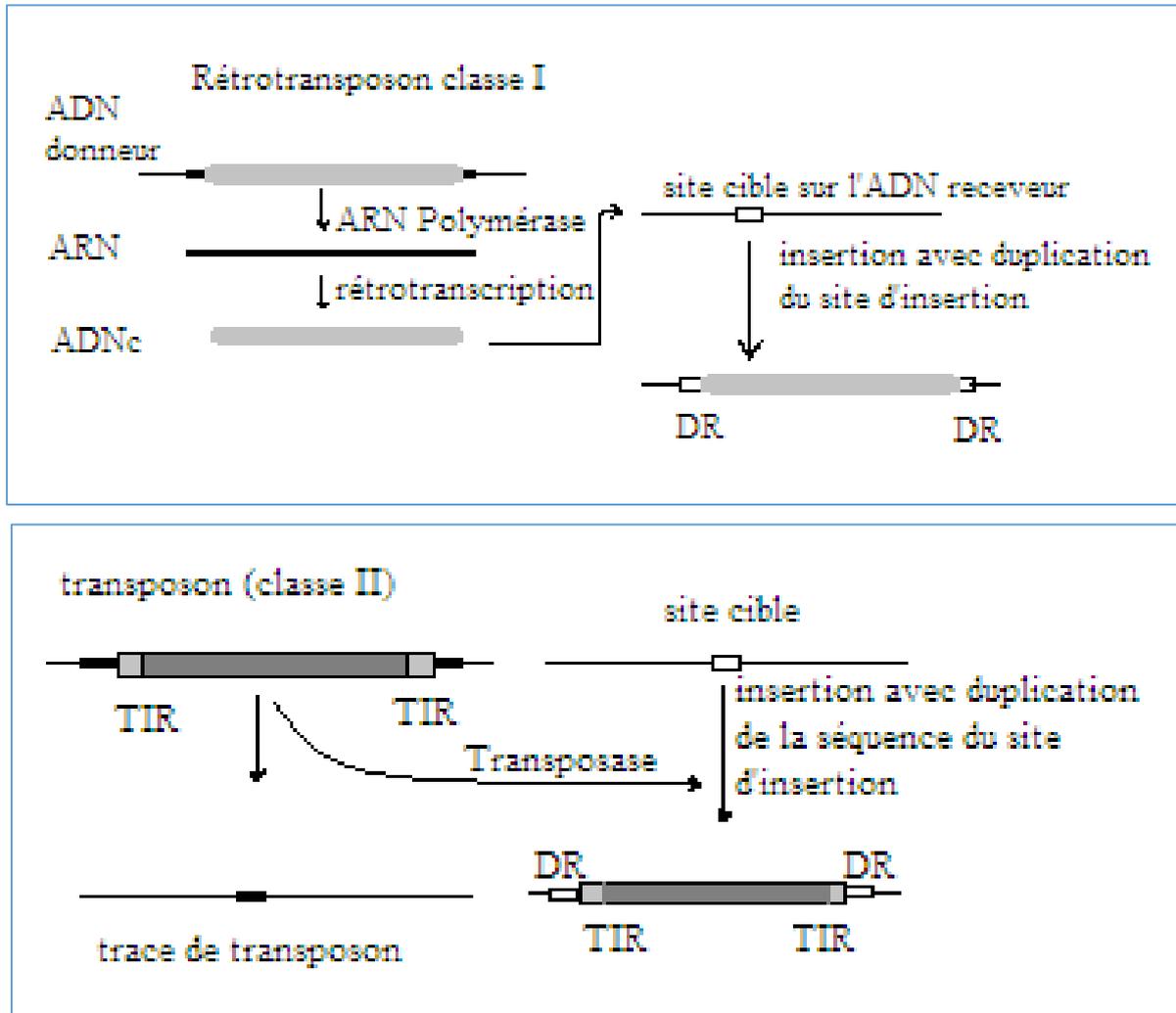


Figure 5. Deux classes d'éléments mobiles.

La grande majorité des éléments rencontrés dans les génomes sont inactifs, voire ne sont que des fragments d'élément. Quant au élément actifs, leur fréquence de transposition reste généralement relativement faible.

2. Les transposons

Ét le premier élément mobile découvert chez des amis présents des instabilités au niveau de la couleur de la graine étant. Concentrés au niveau des régions hétérochromatiques sont présents sur l'ensemble des chromosomes.

Chapitre 4 : Structure et évolution des génomes

2.1. Les éléments AC et DS

Le transposon AC du maïs (4563pb) porte le gène de la transposase (5 exon en gris) et aux 2 extrémités une région d'environ 200pb non transcrite intervenant comme séquence cis-active dans la transposition. Ces régions sont reconnues par la transposase (protéine de 807 acides aminés) qui se lie à un motif hexamérique répété (AAACGG) la transposition dépend aussi de la présence de 2 répétitions inversées terminales (TIR) de 11pb. Les 2 répétitions directes (DR, hachures) de 8pb proviennent de la duplication du site d'insertion ou cours de l'intégration. ORF open reading frame. Code ouvert de lecture UTR untranslated région, région transcrite, non traduite.

Les DC présentent tous une délétion plus ou moins importante du gène de transposase. Cependant ils conservent les différentes séquences actives en cis. L'utilisation de cet élément comme agent mutagène.

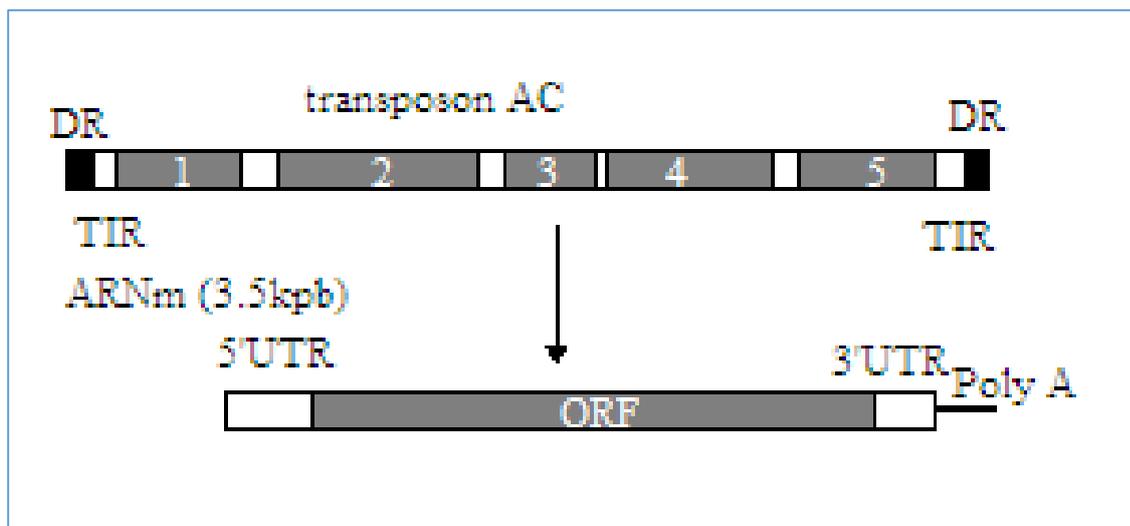


Figure .3.2 : structure de transposon

2.2. Élément En/I ou spm/dspm

Les éléments mobiles En (enhancer) et spm (suppressor-mutator) sont autonomes. Alors que les éléments I (inhibitor) et dspm (défectif spm) sont non autonomes. Les éléments ont une taille de 8,3 kpb et codent pour deux protéines nécessaires à la transposition TNPA (67KDa) et TNPD (131KDa) provenant d'une maturation différente de l'ARN pré-messager. Les séquences cis nécessaires à la transposition comportent les 2 extrémités de l'élément (soit 200pb en 5' et 300pb en 3') ainsi que deux TIR de 13pb. Chez certaines plantes, les éléments En/I sont utilisés pour générer deux mutations par insertion de transposons.

3. Les rétrotransposons

3.1. Les rétrotransposons à LTR

Les rétrotransposons à LTR ou rétroélément de type viral sont proches rétrovirus. Les rétroéléments à LTR sont caractérisés par une région intercalaire comprenant les gènes gag et pol, région comprise entre 2 LTR homologues à celles des rétrovirus et 2 courtes répétitions directes du site d'insertion (5-10pb) les rétrotransposons végétaux sont regroupés en 2 familles selon la position relative des domaines enzymatique portés par le gène pol la famille de type ty3-Gypsy (d'ordre PR/RT/H/Int) et la famille de type ty1-copia (d'ordre PR/Int/RT/H).

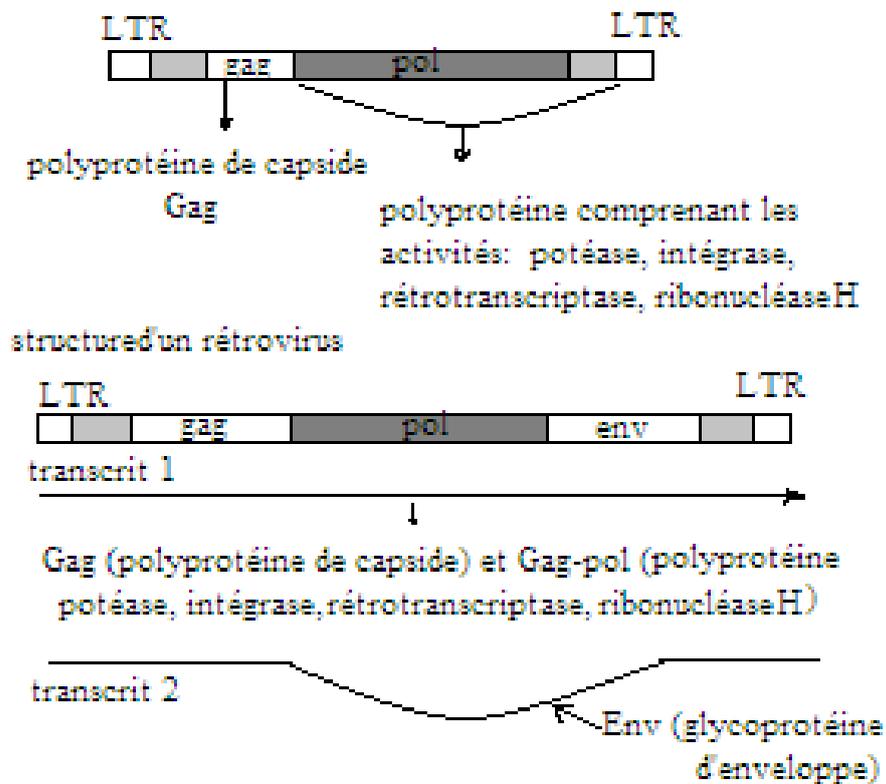


Figure 6. Comparaison des structures d'un rétrotransposon et d'un rétrovirus. LTR (long terminal repeat).

3.2. Rétrotransposons sans LTR

Ces rétroéléments sont dépourvus de LTR, ils sont appelés rétrotransposons de type non virale ou excorier rétroposon. Ils se caractérisent par une séquence polyadénylée en 3' qui révèle que leur origine dérive de la rétrotranscription d'un ARN mature polyadénylé. Suite à leur intégration (rétroposition). Leur structure rappelle celle des rétroseudogènes par rapport au gène initial est réduit aux seuls exons et possède une séquence poly-A en 3' ces rétroseudogènes intégrés aléatoirement ne peuvent en principe s'exprimer faute de promoteur.

Chapitre 4 : Structure et évolution des génomes

On distingue 2 sous familles. Les éléments LINE (long interspersed élément) et les éléments SINE (short interspersed nepetitur élément).

Les deux sont ubiquitaire chez les eucaryotes. Leur présence. En très grand nombre d'exemplaires. Leur activité actuelle possible fait de ces éléments un facteur important de l'évolution de la taille des génomes eucaryotes. La fonction des rétroélément semble se limiter à leur multiplication par transposition dans le génome comme un virus. Dans une cellule.

A. Rétroéléments LINE

Les éléments LINE transcrits en ARNm, les polymérase II sont rétrotranscrits en ADNc par la rétrotranscriptase codée par le rétrotransposon lui-même et donc produite par la traduction d'ARNm.

B. Rétroélément SINE

Les rétroélément de type SINE décrivent de la transcription par l'ARN polymérase III de petite ARN (ARNt, ARN7sl) puis de leur rétrotranscription par action d'une rétrotranscriptase opportuniste. Ce sont les rétroposons les plus fréquents chez certains animaux. La présence des rétroéléments SINE chez les plantes n'a été décrite que récemment: leur fréquence et leur impact sur les génomes végétaux seraient moindre que sur les génomes animaux.

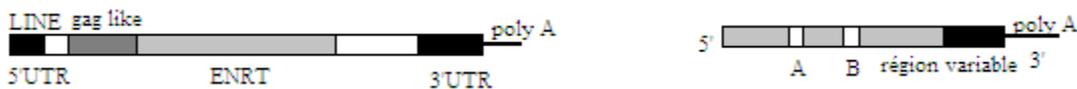


Figure 7. rétroposons de type LINE et SINE

Les rétroposons LINE possédant deux cadres de lecture (ORF): l'un (gog like). Code une protéine de type gag et autre une endonucléase (EN) et une transcriptase inverse (RT). Ils possédant des répétitions à l'extrémité 3' généralement poly A.

Les éléments SINE possédant une séquence poly (A) à leur extrémité 3' deux motifs consensus A et B de promoteurs de l'ARN polymérase III du cote 5' et une région variable. Ils sont dépourvus de séquence codant une protéine UTR (un translated région).

Chapitre 4 : Structure et évolution des génomes

2. La polyploïdie

On définit la ploïdie comme le nombre de jeux de chromosomes homologues. Une plante est dite diploïde ($2n$) lorsque le nombre de chromosomes est doublé par rapport à celui contenu dans les gamètes (n). Ainsi chez *Arabidopsis* le nombre de chromosomes de la cellule diploïde d'*Arabidopsis* contiennent $2n$ chromosomes soit 10 chromosomes.

La plupart des plantes sont diploïdes ($2n$) mais certaines possèdent plusieurs jeux de chromosomes homologues et sont dites polyploïdes. La polyploïdie est commune chez les plantes alors qu'elle est plus rare chez les animaux, voire inexistante chez les mammifères. Chez les angiospermes, des espèces voisines diffèrent souvent par leur degré de ploïdie. (Figure) ainsi *Cardamine pratensis* possède $n=8$, *C. flexuosa* $n=16$, *C. hirsutum* $n=38$. La polyploïdie est ainsi source de spéciation (émergence de nouvelles espèces). Elle peut résulter de croisements interspécifiques naturels survenus à la cour de l'évolution. Parmi les plantes polyploïdes on distingue deux groupes selon leurs origines, leur relation phylogénétique et leur évolution. Les plantes autopolyploïdes comme le sucre, le fraiserai, la pomme de terre, sont issues de la duplication d'un génome haploïde. Le nombre de chromosomes d'un gamète sera alors égal à $2x$ (x représentant le nombre de chromosomes dans un jeu avant duplication). Les plantes allopolyploïdes comme le blé (figure 2.2) ou les brassicacées sont issues de croisements interspécifiques ou intergénériques. Ainsi le blé est un allopolyploïde ($2n = 6x$) et possède 42 chromosomes ($2n=42$) chaque jeu correspondant à 7 chromosomes ($x=7$).

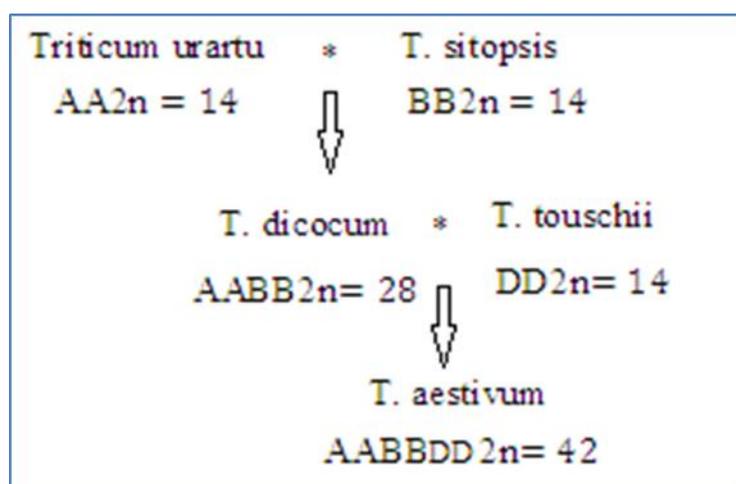


FIGURE 2.2: origine de blé, un exemple de polyploidisation.

2.1. Autopolyploïdie : Multiplication d'un même lot chromosomique au sein d'un même individu, par exemple suite à une méiose ou une mitose anormale, décrit Encyclopédie de l'environnement.

Chapitre 4 : Structure et évolution des génomes

2.2. Allopolyploïdie : Fusion de gamètes de deux espèces différentes, conduisant à un individu possédant les deux jeux de chromosomes, souvent suivi d'un doublement des chromosomes pour rétablir des paires et permettre la reproduction, illustré sur

3. Les mutations

Les mutations sont des modifications aléatoires et permanentes de la séquence du matériel génétique (ADN ou ARN) d'un organisme. Elles sont la principale source de variabilité génétique et sont le moteur de l'évolution des espèces.

3.1. Mutation et évolution

Pour qu'une population évolue, il doit exister des différences génétiques entre ses individus. Les mutations sont le principal mécanisme par lequel cette diversité est introduite dans le pool génétique.

Aléatoire : Les mutations surviennent au hasard. L'environnement ne cause pas les mutations nécessaires pour l'adaptation ; il ne fait que sélectionner celles qui sont déjà apparues aléatoirement.

Rareté : Bien que les mutations soient rares à l'échelle d'un seul gène par génération, leur accumulation sur des millions d'années, combinée au nombre colossal de cellules et d'individus dans une population, garantit un flux constant de nouvelles variations.

Le Moteur du Changement

Chaque mutation qui affecte l'ADN des cellules germinales (transmissibles à la descendance) introduit un nouvel allèle (une nouvelle version d'un gène) ou un nouvel agencement chromosomique. C'est cette variation qui offre à la sélection naturelle le matériel sur lequel elle peut agir.

4. Exemple sur l'évolution : Le génome du blé

L'évolution du génome du blé (*Triticum aestivum*) est un exemple exceptionnel et emblématique du rôle de la polyploïdie et de l'hybridation interspécifique dans l'évolution des plantes et l'histoire de l'agriculture.

Le blé tendre actuel est le résultat d'une série de fusions de génomes qui se sont produites naturellement au fil des millénaires, aboutissant à un génome allohexaploïde ($6n$) massif et co

L'Origine et l'Allopolyploïdie

Chapitre 4 : Structure et évolution des génomes

L'histoire du blé est l'histoire de la fusion successive de trois génomes distincts (nommés A, B et D) provenant de trois espèces sauvages différentes du genre *Triticum* et *Aegilops*.

A. Première Étape : Le Blé Tétraploïde (Génomes A et B)

Il y a environ 500 000 ans (avant la domestication) :

Hybridation : Le blé diploïde sauvage, engrain sauvage (*Triticum urartu*, génome AA), s'est hybridé avec une autre espèce diploïde sauvage, probablement (*Aegilops speltoides*, génome BB).

Stérilité : L'hybride initial (AB) était stérile.

Polyploïdisation : Le doublement spontané du nombre de chromosomes a conduit au premier blé tétraploïde fertile (AABB), connu sous le nom de blé dur (*Triticum turgidum*).

B. Deuxième Étape : Le Blé Hexaploïde (Génomes A, B et D)

Il y a environ 8 000 ans, après la domestication :

Nouvelle Hybridation : Le blé dur tétraploïde domestiqué (AABB) s'est hybridé avec une troisième espèce diploïde sauvage, l'égilope à ligule (*Aegilops tauschii*, génome DD).

Polyploïdisation Finale : Le doublement chromosomique de cet hybride a donné naissance au blé tendre ou blé panifiable (*Triticum aestivum*, génome AABBDD), qui est hexaploïde (6n). Complexe.