

tase, qui enlève des groupes phosphates aux protéines : la phosphatase ferme le canal ionique lorsque le glutamate est absent du récepteur. Grâce à ce dispositif, les ions ne traversent le canal ionique qu'en présence de glutamate sur le récepteur.

Les kinases et les phosphatases, dont les actions sont inverses, commandent la plupart des activités dans les cellules. Quand une kinase active une protéine, une phosphatase associée l'inactive, ou *vice versa*. Les cellules humaines fabriquent des centaines de kinases et de phosphatases différentes, associées aux protéines de structure : ces dernières assurent la fiabilité du système en maintenant les kinases et les phosphatases appropriées près des protéines qu'elles modifient.

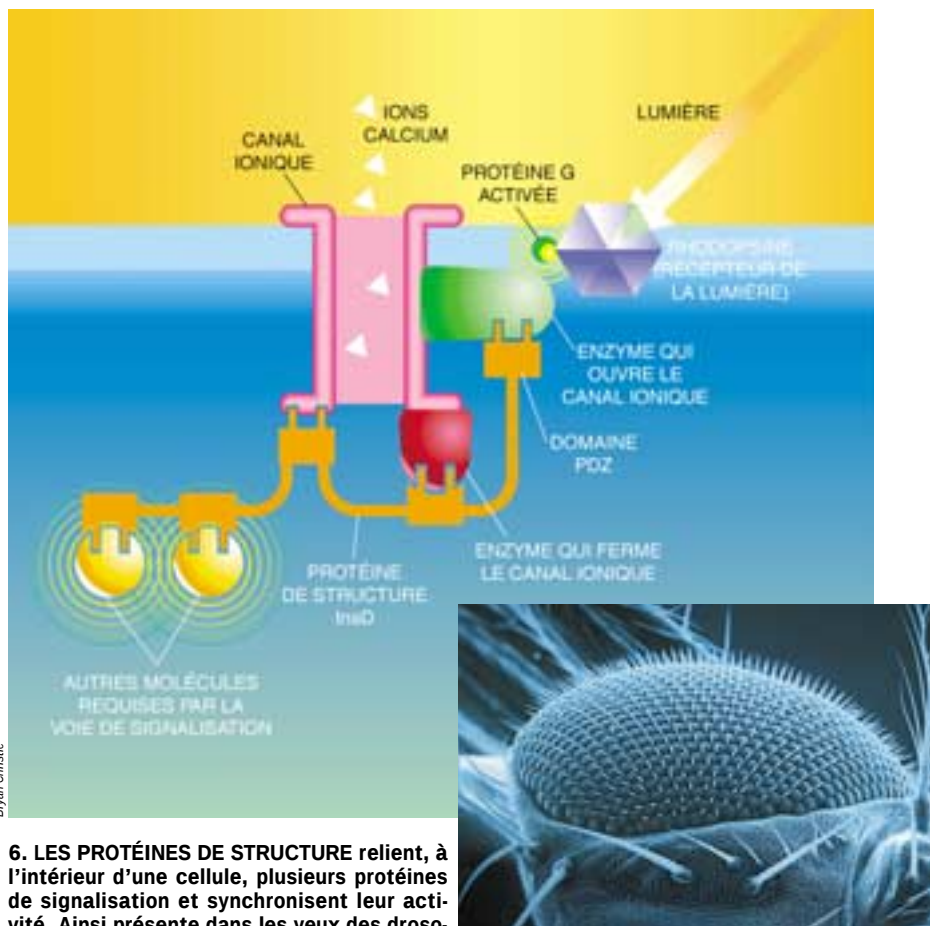
## Le code de la signalisation

L'apparition de ce système de signalisation modulaire, au cours de l'évolution, est un avantage pour les cellules qui, mélangeant et associant des domaines existants, engendrent de nombreuses molécules et combinaisons de molécules : elles construisent ainsi un réseau de circuits avec une gamme réduite de briques de construction. De surcroît, l'apparition d'un nouveau domaine qui s'associe à des domaines existants accroît la souplesse de l'ensemble, de la même manière que l'adjonction d'un nouveau chiffre aux numéros de téléphone d'un pays conserve la fonctionnalité de l'ancien système de numérotation tout en augmentant les possibilités.

Les biologistes cellulaires ont été passionnés par cette découverte des voies de signalisation cellulaires. Toutefois, ils savent aussi que les nouveaux résultats ont des applications importantes.

Les équipes du Projet Génome Humain ont récemment annoncé le séquençage du génome humain : pour mieux connaître et mieux traiter les maladies, ceux d'entre nous qui étudient le fonctionnement des cellules devront discerner les rôles biologiques des gènes nouvellement découverts, c'est-à-dire le rôle des protéines codées par ces gènes.

Connaissant les séquences des acides aminés et les fonctions d'un grand nombre de domaines de protéines de signalisation, nous avons les moyens d'identifier, parmi les nouveaux gènes,



**6. LES PROTÉINES DE STRUCTURE** relient, à l'intérieur d'une cellule, plusieurs protéines de signalisation et synchronisent leur activité. Ainsi présente dans les yeux des drosophiles (en bas, à droite), la protéine InaD participe à la transmission des informations visuelles au cerveau. Trois des cinq domaines connecteurs PDZ se lient respectivement à un canal ionique, à une enzyme qui ouvre le canal quand la lumière atteint un récepteur sensible à la lumière (la rhodopsine) et enfin à une enzyme qui le ferme rapidement. Les deux autres domaines PDZ assurent la transmission de l'information en réquisitionnant d'autres molécules de signalisation.

ceux qui codent une protéine de signalisation et, le cas échéant, quelles molécules interagissent avec elle. Avec suffisamment de données de ce type, nous pourrions progressivement établir un diagramme des connexions à l'intérieur des cellules de l'organisme. Grâce à ce diagramme, on cherchera des méthodes pour «reconnecter» des cel-

lules défaillantes et réparer des anomalies, tels des signaux aberrants (voir l'encadré de la page 55).

En apprenant le langage qu'utilisent les cellules pour communiquer entre elles ou avec leurs «ouvriers» internes, nous écouterons leurs dialogues et interviendrons lorsque les communications seront perturbées.

John SCOTT travaille à l'Institut médical Howard Hughes. Tony PAWSON est professeur de génétique moléculaire et médicale à l'Université de Toronto.

Bruce ALBERTS et al., *Molecular Biology of the Cell*, Garland Books, 1994.

Tony PAWSON, *Protein Modules and Signaling Networks*, in *Nature*, vol. 373, pp. 573-580, 16 février 1995.

Tony PAWSON et John D. SCOTT, *Signaling through Scaffold, Anchoring and Adaptor Proteins*, in *Science*, vol. 278, pp. 2075-2080, 19 décembre 1997.

Tony. HUNTER, *Signaling : 2000 and*

*Beyond*, in *Cell*, vol. 100, n°1, pp. 113-127, 7 janvier 2000.

The European Molecular Biology Laboratory SMART database Web site is at <http://smart.embl-heidelberg.de/>

The Howard Hughes Medical Institute News Web site is at [www.hhmi.org/news/scott.htm](http://www.hhmi.org/news/scott.htm)

The Oregon Health Sciences Vollum Institute Web site is at [www.ohsu.edu/vollum/faculty/scott/index.htm](http://www.ohsu.edu/vollum/faculty/scott/index.htm)

The Samuel Lunenfeld Research Institute at Mount Sinai Hospital, Toronto, Web site is at [www.mshri.on.ca/pawson/research.html](http://www.mshri.on.ca/pawson/research.html)

# La première céréale cultivée

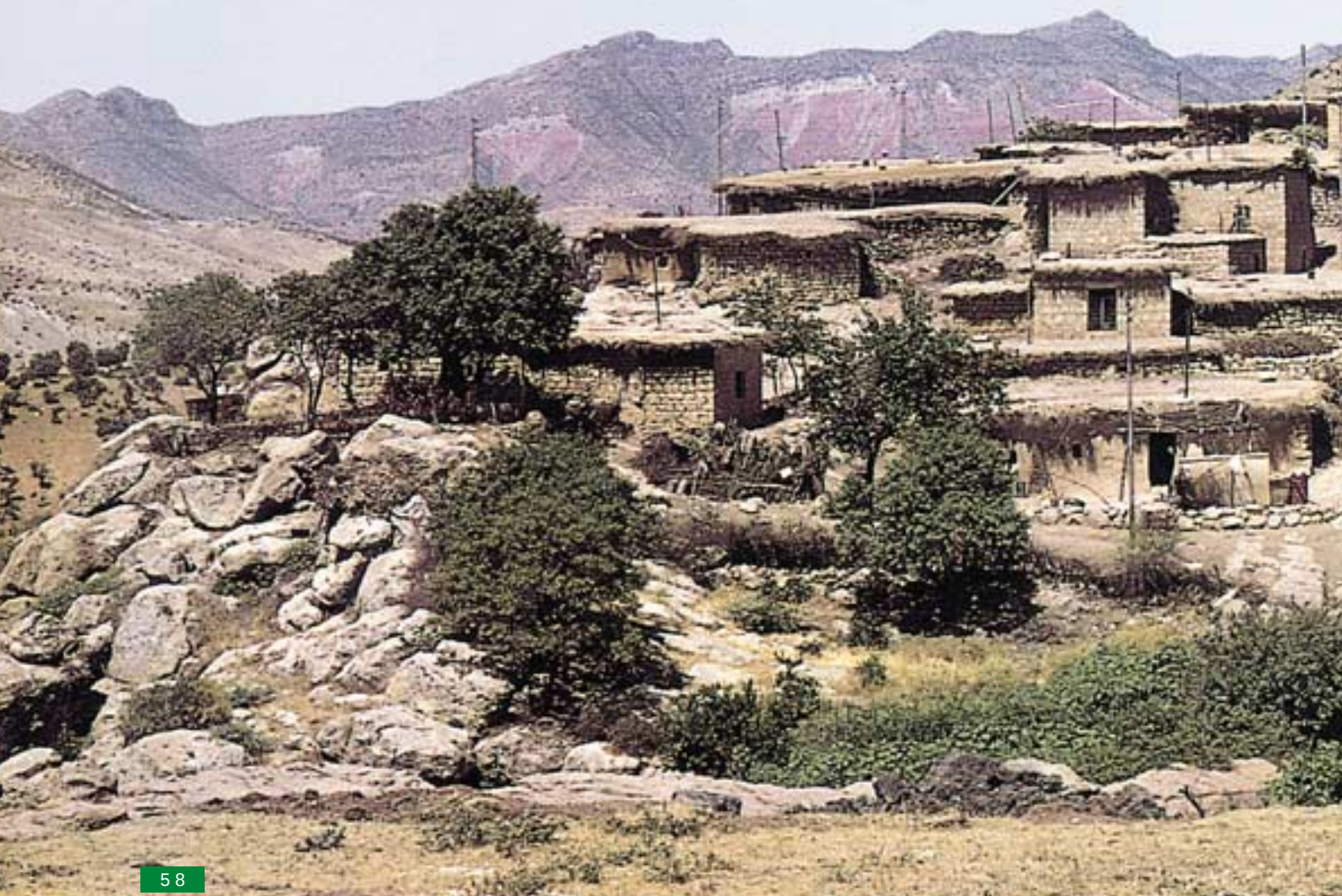
**FRANCESCO SALAMINI**

*Grâce à la biologie moléculaire, des botanistes ont déterminé le lieu et l'époque de la première domestication d'une céréale.*

**A**u début des années 1960, les botanistes Daniel Zohary, de l'Université de Jérusalem, et Jack Harlan, de l'Université de l'Illinois, herborisent sur les pentes rocheuses des monts Karaca Dag, en Turquie. Cette région appartient au Croissant fertile, qui s'étend de la vallée du Jourdain, en Israël, jusqu'au golfe arabo-persique, en passant par la Jor-

danie, le Liban, la Syrie, l'Est de la Turquie et les plaines du Tigre et de l'Euphrate, en Irak (voir la figure 2). Sur des dizaines de kilomètres carrés, ils observent de vastes étendues de graminacées primitives et sauvages (la famille des graminacées contient notamment la plupart des céréales), dont certaines sont les ancêtres des variétés de blé, d'orge et de seigle cultivées aujourd'hui.

Cette zone géographique est considérée comme le berceau des graminacées actuelles. À la fin du Pléistocène, il y a environ 13 000 ans, les changements climatiques ont modifié la flore locale : la régression des forêts de chênes a libéré de grands espaces qui ont été colonisés par les graminacées. Le phénomène a commencé au Nord-Est, s'est propagé jusqu'à la région de Zeriban, à l'extré-



mité Sud-Est du Croissant fertile, et, il y a 9 000 ans environ, les graminacées se sont propagées dans cette zone.

Parmi les espèces colonisatrices, le blé diploïde *Triticum monococcum boeoticum*, est devenu célèbre : il a été domestiqué par l'homme. Ce blé est l'ancêtre sauvage d'une des premières céréales cultivées, le blé engrain ou petit épeautre (voir l'encadré de la page 62) dont nous avons retracé l'histoire et la généalogie grâce à la biologie moléculaire.

### Une culture préagricole

À la fin du Néolithique, les populations humaines avaient compris que les grains de blé sont des denrées alimentaires que l'on peut conserver : des fouilles archéologiques ont révélé que les grains de blé sauvage étaient récoltés et consommés en grande quantité bien avant l'avènement de l'agriculture (voir *Un village prénéolithique d'agriculteurs sur l'Euphrate*, par Andrew Moore, *Pour la Science*, octobre 1979 ; *Des ossements révélateurs*, par Theya Molleson, *Pour la Science*, octobre 1994).

Dans le Croissant fertile, le recours aux céréales sauvages a contribué pour une grande part à l'organisation des sociétés humaines : disposant de réserves alimentaires importantes, les communautés se sont sédentarisées. Les populations ont alors crû, mais elles ont raréfié les ressources alimentaires sauvages. Progressivement, elles ont dû cultiver un nombre restreint de plantes. Celles-ci ont évolué et ont été sélectionnées par les agriculteurs, qui simultanément détruisaient la végétation naturelle pour leurs cultures.

D'autres hypothèses sont également proposées par les anthropologues. Notamment certains pensent que l'agriculture ne résulte pas de la croissance démographique, mais plutôt de changements climatiques qui auraient favorisé l'expansion des forêts au détriment des espèces herbacées, telles les graminacées : les récoltes de céréales sauvages se réduisant, les populations néolithiques auraient dû cultiver les céréales. En fait, la conjonction de ces deux causes a probablement provoqué l'adoption de l'agriculture.

### L'avènement de l'agriculture

L'agriculture est née indépendamment dans plusieurs régions du Globe, selon des modalités partiellement propres à chaque lieu. Bruce Smith, le président de la Société archéologique américaine, a identifié les points communs : les ancêtres des plantes domestiquées produisaient de grandes quantités de grains et étaient largement consommés avant la domestication ; les populations locales avaient déjà des systèmes efficaces de récolte et de conservation des grains ; en outre, seules des communautés sédentaires qui disposaient d'abondantes ressources naturelles ont pu maîtriser des plantes sauvages. Les premières cultures occupaient des terrains fertiles et bien irrigués, qui donnaient des récoltes abondantes.

La transition de la cueillette à la culture intentionnelle de plantes est une

**1. LE VILLAGE DE ZAGROS, au Nord de l'Irak, est dans la partie du Croissant fertile où est née l'agriculture, il y a environ 9 500 ans.**



évolution décisive des sociétés préhistoriques. Comment préciser cet événement ? Plusieurs disciplines y contribuent. Les phytogénéticiens analysent les modifications morphologiques et physiologiques induites par la domestication : ils identifient les mutations des gènes et estiment le temps nécessaire pour qu'elles se fixent dans le génome de toute la sous-espèce. Grâce à de nouvelles techniques, telle la flottation, qui sépare des particules solides selon leur densité dans un liquide, les archéobotanistes récupèrent les résidus végétaux des divers niveaux de stratification. En outre, grâce aux progrès des méthodes analytiques, les chimistes se contentent d'échantillons 1 000 fois plus petits que naguère pour distinguer, au carbone 14, les espèces sauvages et les espèces cultivées à partir d'éléments carbonisés de caryopses (les grains des graminacées) ou de fragments d'épis. Enfin, la microscopie électronique à balayage révèle des modifications des grains qui résultent de la domestication : on

remonte ainsi à la végétation d'une époque donnée, à partir de l'analyse du pollen trouvé dans les sédiments.

Comment identifier l'époque et le lieu de la domestication des plantes ? En premier lieu, on a analysé et daté des instruments agricoles mis au jour lors de fouilles et l'on a croisé ces informations avec des analyses des déboisements et des brûlis anciens. Ces études montrent que la domestication des céréales dans le Croissant fertile s'est déroulée sur une courte période : entre quelques dizaines d'années et deux siècles.

Selon D. Zohary, la mise en culture de chacun des végétaux serait intervenue en une seule fois, à l'initiative d'une seule population : alors que des centaines d'espèces sont présentes dans le Croissant fertile, très peu d'entre elles ont donné naissance aux espèces cultivées actuelles. D. Zohary conclut que le résultat obtenu d'emblée a été si satisfaisant qu'il a évité toute tentative ultérieure de domestication de plantes de cette espèce ou d'espèces similaires.

## Où est née l'agriculture ?

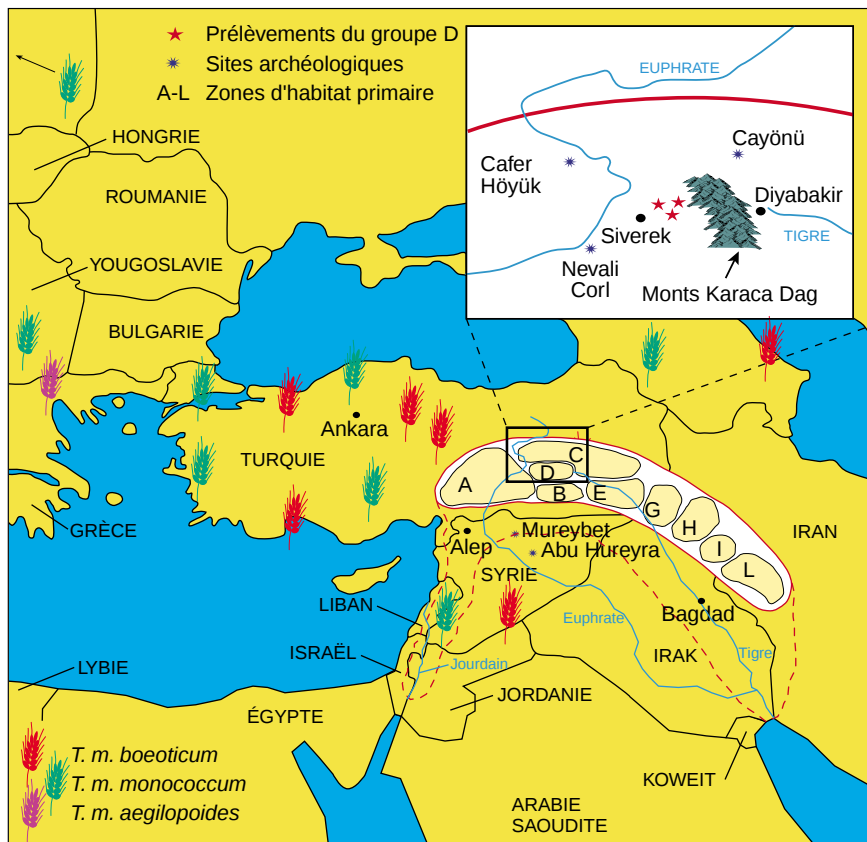
La biologie moléculaire est également utile pour l'identification du lieu ou des lieux de naissance de l'agriculture en Asie Mineure. Nous avons étudié un grand nombre d'échantillons de blé sauvage *Triticum monococcum boeoticum* et de ses formes cultivées (le premier nom est celui de la famille, le deuxième celui de l'espèce et le troisième celui de la sous-espèce). Pour interpréter nos résultats, nous avons d'abord supposé que les différences génétiques accumulées depuis la séparation entre les espèces cultivées et sauvages, il y a 12 000 ans, n'empêchent pas l'identification des ancêtres communs. Nous fondions cette hypothèse sur le mode de reproduction des formes cultivées présentes dans quelques régions marginales d'Europe : elles sont autogames, c'est-à-dire qu'elles s'autofécondent, de sorte que ces sous-espèces n'ont pas subi de croisement entre elles ou avec des formes sauvages.

Pour nos analyses, nous avons utilisé une nouvelle classe de marqueurs moléculaires, les AFLP (en anglais, amplified fragment length polymorphism, soit « polymorphisme de longueur des fragments amplifiés »), dont nous détaillerons la technique plus loin : la présence de ces marqueurs chez deux sous-espèces révèle une parenté.

Nous avons admis que la flore actuelle de l'habitat primaire de l'espèce sauvage est analogue à celle d'il y a 12 000 ans : l'habitat primaire est le lieu où l'espèce considérée croît spontanément ; on l'identifie par une importante variabilité génétique ; l'habitat secondaire, lui, est la zone où la plante a été introduite. Autrement dit, nous avons supposé que l'ancêtre sauvage reste abondant, et que la période entre la domestication et nos jours est insignifiante comparée aux périodes d'apparition d'une espèce, qui se comptent en millions d'années.

Enfin nous espérons que les populations de blé récoltées dans diverses localités du Croissant fertile – l'habitat primaire de l'espèce sauvage – seraient suffisamment différentes pour que l'on identifie des variétés les plus proches génétiquement des espèces cultivées ; ainsi nous pourrions déterminer le lieu de domestication du blé engrain.

Nous avons également tenu compte de la présence des espèces sauvages dans des milieux extérieurs au Croissant fertile, et de l'existence d'une variété semi-sauvage, *Triticum monococcum aegi-*



**2. DES ÉCHANTILLONS** de 338 lignées de blés ont été récoltés au Proche-Orient. Leur analyse moléculaire a révélé l'histoire génétique du blé engrain. La région du Croissant fertile (cernée de pointillés rouges) et, particulièrement, le Nord-Ouest de l'Irak et le Sud-Est de la Turquie (cernés d'un trait plein rouge) ont vu naître l'agriculture. Les neuf zones en jaune, de A à L, abritent les habitats primaires (où la plante croît spontanément) de l'espèce sauvage *Triticum monococcum boeoticum*, qui est l'ancêtre du blé engrain. Les épis rouges, verts et violets marquent les zones d'habitat secondaires (où la plante a été introduite). La région des montagnes du Karaca Dag (en haut, à droite) abrite des sites néolithiques où ont été retrouvés des grains de blé engrain.

*lopoides*, une variété sans doute «férale», c'est-à-dire une sous-espèce sauvage qui dérive soit de plantes domestiquées, soit du croisement de végétaux domestiqués et sauvages. Notons que, pour certains botanistes, cette espèce est l'ancêtre des formes cultivées de blé engrain. Ces formes férales colonisent souvent les territoires modifiés par l'activité humaine.

Nous disposons de 1 400 grains sauvages ou cultivés de blé engrain, nous en avons choisi, d'après leur morphologie, 339 pour une analyse moléculaire ; 262 de ceux-ci avaient été prélevés dans les habitats primaires et secondaires de l'espèce sauvage, et leur lieu précis de prélèvement était connu, à cinq kilomètres près. Nous avons incorporé à notre analyse 68 échantillons de blé engrain cultivé dans diverses régions d'Europe, et 9 échantillons, proches de *Triticum monococcum aegilopoides*, recueillis dans les Balkans.

La recherche de proximité génétique fondée sur les marqueurs AFLP commence par l'extraction et la purification de l'ADN des plants obtenus à partir de chaque échantillon de graines mises en culture. Deux enzymes qui se lient à des sites particuliers de l'ADN et le coupent à ces sites engendrent de nombreux fragments. On sélectionne alors certains de ces fragments (pour simplifier l'analyse) et on les reproduit en de nombreux exemplaires par la technique d'amplification des gènes, ou PCR (*polymerase chain reaction*, soit «réaction en chaîne à la polymérase»). Dans nos études, nous avons ainsi amplifié 288 fragments.

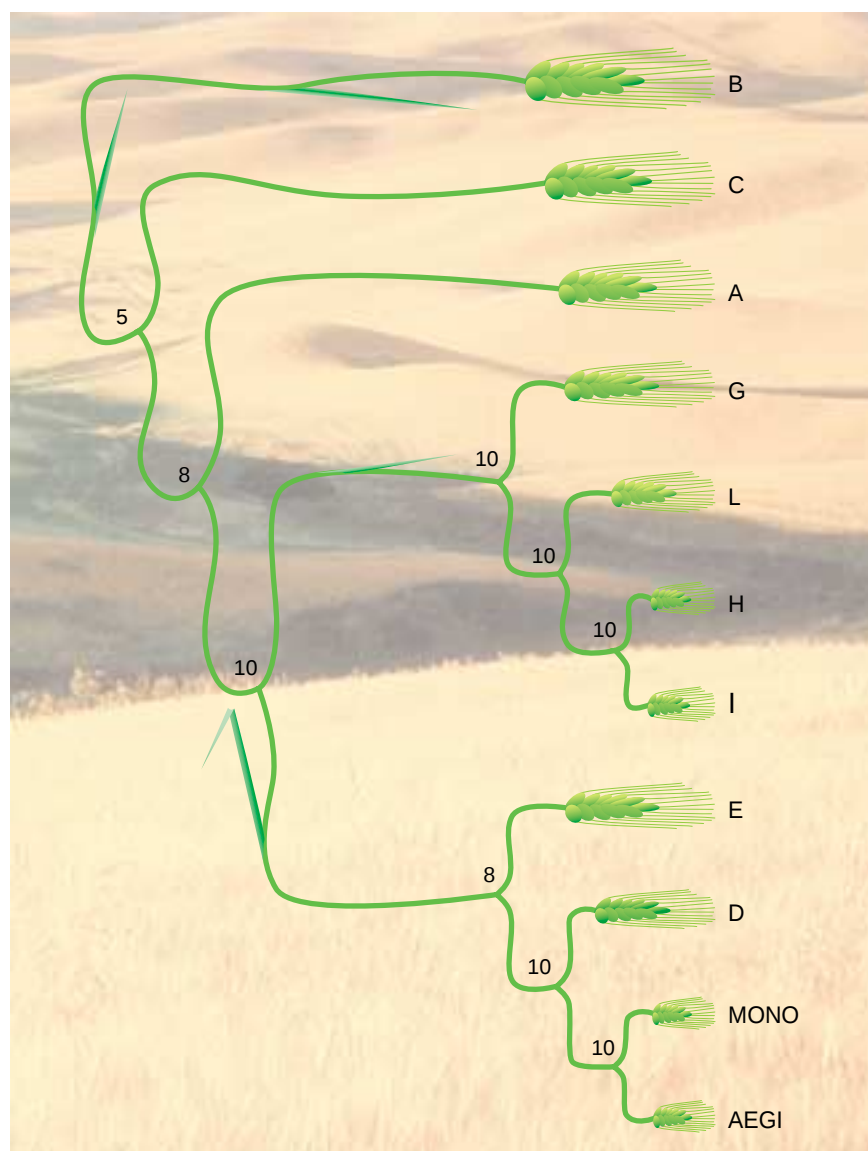
Lors de l'amplification, nous avons marqué les fragments amplifiés en y introduisant des atomes radioactifs, puis nous les avons séparés selon leur charge électrique (on les détecte alors à l'aide de plaques photographiques que les atomes radioactifs impressionnent).

La quantité de bandes communes à deux échantillons mesure leur ressemblance génétique. Après avoir comparé toutes les paires d'échantillons, on crée des arbres phylogénétiques et l'on représente graphiquement les relations de parenté génétique entre les sous-espèces étudiées. Par précaution, pour obtenir les arbres, nous avons utilisé dix méthodes d'analyse différentes, dont les résultats ont été combinés en un arbre phylogénétique dit de consensus (voir la figure 3).

Les échantillons issus de la même zone sont génétiquement plus semblables que ceux qui proviennent de zones différentes, et il existe une parenté étroite entre le blé engrain cultivé et *Triticum monococcum aegilopoides* (cette ressemblance est confirmée par les caractéristiques morphologiques) : cette sous-espèce est une forme intermédiaire entre les blés sauvages et les blés cultivés. Elle présente des signes de domestication qui, outre son habitat – les Balkans –, l'excluent du groupe des ancêtres possibles du blé engrain cultivé. Dans les dix arbres phylogé-

nétiques, les grains de blé engrain sauvage du groupe D, recueillis dans les monts Karaca Dag, sont génétiquement plus proches du blé engrain cultivé que des autres formes sauvages de *Triticum monococcum boeoticum*.

Une autre représentation graphique (voir la figure 4) montre que le groupe D se distingue nettement des autres groupes : il est le plus proche parent des différentes sous-espèces de blé engrain domestiqué. Ainsi, les montagnes du Karaca Dag, une zone réduite du Croissant fertile, sont le lieu unique de la domestication du blé engrain.



**3. CET ARBRE PHYLOGÉNÉTIQUE CONSENSUS** est établi à partir de dix généalogies obtenues par diverses méthodes d'analyse des données génétiques, de formes sauvages et cultivées de blé engrain. Les formes cultivées *Triticum monococcum monococcum* (MONO) sont génétiquement très proches des formes semi-sauvages de blé engrain des Balkans, *Triticum monococcum aegilopoides* (AEGI). L'ancêtre sauvage des formes cultivées appartient au groupe D (ainsi désigné d'après la zone de prélèvement, voir la figure 2) d'échantillons de blé engrain sauvage *Triticum monococcum boeoticum*. Les nombres sur chaque branche indiquent le nombre de fois, dans les dix arbres généalogiques différents, où la situation «consensus» a été observée.

## L'histoire du blé engrain (*Triticum monococcum*)

Le blé diploïde (son génome, nommé par convention AA, a deux exemplaires de chaque gène) est communément appelé engrain, ou petit épeautre (*Triticum monococcum*) : ce fut une des premières plantes cultivées, vers 9 500 avant notre ère. Lors d'hybridations et de croisements — naturels ou humains —, un autre blé, *Triticum tauschii* (génome DD), et une plante de l'espèce *Aegilops speltoides* (génome BB) ont apporté des gènes au blé engrain pour former les blés cultivés actuels : le blé poulard *Triticum turgidum*, tétraploïde (génome AABB), et le blé tendre *Triticum aestivum*, hexaploïde (génome AABBDD). Avec l'amidonniér (épeautre moyen) et le grand épeautre, le blé engrain appartient au groupe des blés à « grain vêtu » : à la maturation, les enveloppes nommées glumes adhèrent aux grains.

Cette graminacée a été domestiquée, en une seule fois, à proximité des montagnes du Karaca Dag, au Sud-Est de la Turquie, dans l'actuel Kurdistan. Puis, du Croissant fertile, le blé engrain a d'abord diffusé dans les régions adjacentes de l'Anatolie septentrionale et du Caucase. Ensuite, en passant par les Balkans et par la Méditerranée, il a rejoint l'Europe et a colonisé l'Afrique du Nord-Ouest, à partir de l'Espagne.

Dès l'Âge du bronze (à la fin du Néolithique), l'espèce est cultivée ; des fouilles archéologiques menées dans les Alpes ont mis au jour des vestiges de pains à pâte levée datés de 3 500 à 5 000

ans avant notre ère : Lanfranco Castelletti, directeur du Musée de Côme, a démontré que l'un de ces pains carbonisés était fait de farine de blé engrain.

La technique de panification des pâtes levées a sans doute été adoptée indépendamment et environ à la même période en Europe, avec de la farine de blé engrain, et en Égypte, à partir de farine de blé amidonnier tétraploïde. Ötzi, le berger qui fut congelé il y a 5 000 ans dans le glacier de Similaun, en Autriche, portait un vêtement de fibres végétales tissées où l'on a découvert deux grains de blé engrain.

À cette époque, le blé engrain est progressivement remplacé dans les champs cultivés par les espèces de blé polyploïdes, d'abord à grains vêtus, puis à grains nus. À l'époque des Romains, il était confiné à l'alimentation animale.

Aujourd'hui, la culture du blé engrain ne persiste qu'à l'état de vestige dans des zones limitées d'Italie, ainsi que dans la région de Vaison-la-Romaine. Après avoir étudié les caractéristiques du blé engrain, des agronomes tentent d'augmenter les quantités produites et de sélectionner des lignées à grain nu. Certaines variétés sont adaptées à la panification : le pain obtenu a une couleur jaune

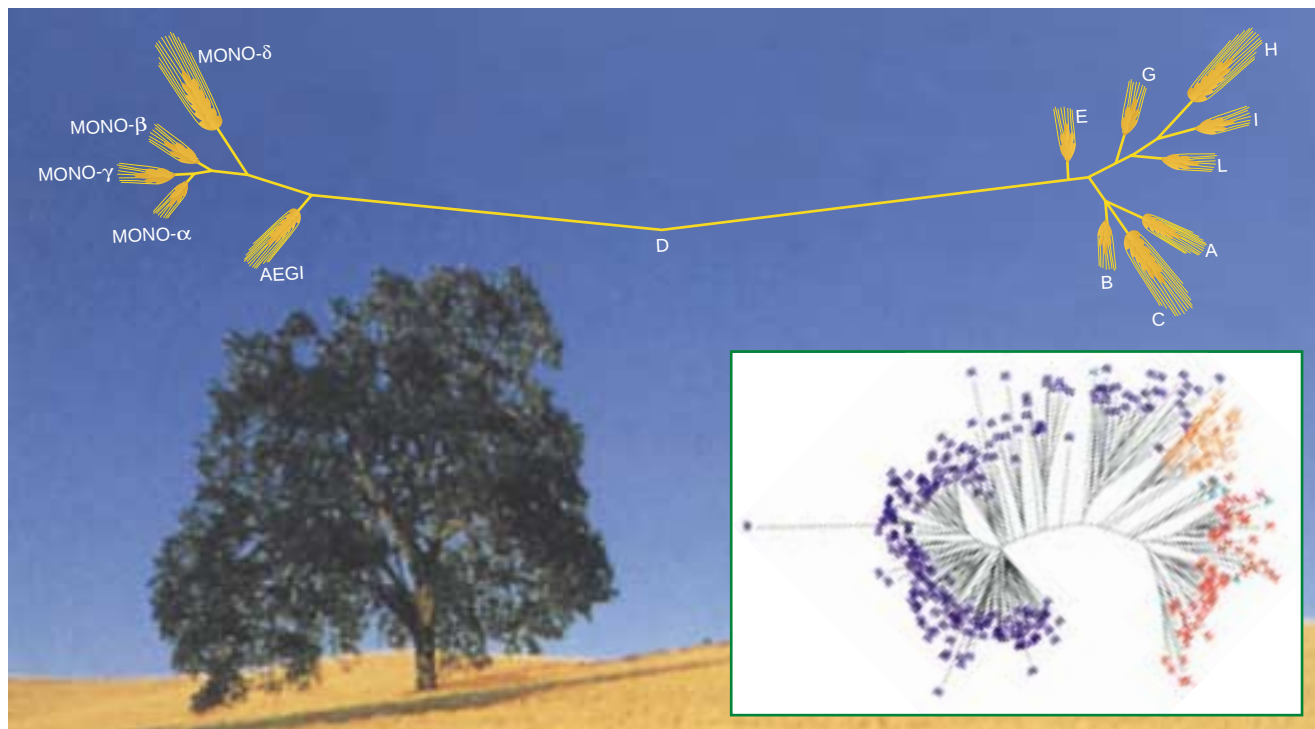
d'or, due à la quantité élevée de pigments de la classe des caroténoïdes (certaines molécules de cette famille donnent leur couleur aux carottes).



L'analyse des grains révèle les différences morphologiques entre les trois sous-espèces de blé engrain (à gauche) : *Triticum monococcum monococcum* (a), *Triticum monococcum boeoticum* (b) et *Triticum monococcum aegilopoides* (c). La photographie supérieure montre les épillets (les épis secondaires de la plante) de chacune



des sous-espèces (de gauche à droite, *Triticum monococcum monococcum*, *Triticum monococcum aegilopoides* et *Triticum monococcum boeoticum*). Les pains obtenus à partir de variétés de blé engrain adaptées à la panification sont jaunes, tandis que le pain obtenu à partir de blé tendre est blanc (à droite).



4. DANS CET ARBRE GÉNÉALOGIQUE du blé engrain, on tient compte des échantillons sauvages de *Triticum monococcum boeoticum* du Croissant fertile (groupes de A à L), des formes semi-sauvages des Balkans (AEGI), et des diverses variétés cultivées de blé engrain (groupes MONO de  $\alpha$  à  $\delta$ ). Les formes cultivées de blé engrain proviennent de pays méditerranéens ( $\alpha$ ), d'Europe centrale ( $\beta$ ), des Balkans ( $\gamma$ ) et de la Turquie ( $\delta$ ). Les formes sau-

vages du groupe D sont sans conteste les ancêtres des formes cultivées. Un arbre plus précis (à droite) montre que tous les échantillons de variétés cultivées (en rouge) ou de formes semi-sauvages (en vert) appartiennent à un seul groupe généalogique qui se distingue des variétés sauvages (en bleu). À une distance génétique intermédiaire entre les formes cultivées et les formes sauvages, s'insèrent les lignées sauvages des monts Karaca Dag (en orange).

Des expériences et des vérifications ultérieures ont exclu les blés sauvages récoltés dans les zones d'habitat secondaire de la généalogie des blés engrains cultivés, et l'analyse des 19 échantillons du groupe D a déterminé les 11 qui sont les plus proches des variétés cultivées.

## La confirmation archéologique

Ainsi la biologie moléculaire désignait clairement les ancêtres sauvages des espèces cultivées ! Des témoignages fossiles de blés domestiqués au Néolithique existaient-ils dans la zone localisée par la génétique ? Des recherches archéologiques autour des montagnes du Karaca Dag, notamment les sites de Cafer Höyük, Nevali Cori et Cayönü (voir la figure 2), ont mis au jour des grains de blé engrain sauvage et cultivé.

Les archéologues datent la culture de cette espèce entre 9 700 et 7 500 avant notre ère. À cette période, les grains de blé engrain sauvage étaient probablement rassemblés dans différentes localités et transportés jusqu'aux campements, tels ceux découverts dans le Nord de la Syrie, à Abu Hureyra et Murey-

bit, avant le début de la culture du blé dans ces localités.

Les populations qui vivaient il y a 9 000 ans dans ces zones montagneuses du Kurdistan ont sans doute contribué à la fondation de l'agriculture mésopotamienne. Depuis nos résultats, certains archéologues ont relancé la candidature de la vallée du Jourdain. Toutefois, l'absence d'ancêtres sauvages du blé engrain dans cette zone contredit cette hypothèse. La découverte des ancêtres d'une espèce

cultivée, tel que le blé engrain, qui s'est séparée d'eux il y a 9 500 ans, n'a été possible que grâce au nombre réduit de gènes responsables des différences morphologiques évidentes entre les formes cultivées et les formes sauvages. En termes génétiques, le processus de domestication de l'espèce a donc été relativement simple. Peut-être cette plante mériterait-elle d'être aujourd'hui à nouveau cultivée : ses résistances au stress et aux maladies pourraient être alors transmises aux blés cultivés.

Francesco SALAMINI travaille à l'Institut Max Planck de Cologne et est professeur à l'Université de Cologne.

D. ZOHARY et M. HOPE, *Domestication of Plants in the Old World in the Origin and Spread of Cultivated Plants in West Asia, Europe, and the Nile Valley*, 2<sup>e</sup> édition, Clarendon Press, Oxford, UK, 1993.

D. SMITH BRUCE, *The Emergence of Agriculture*, Scientific American Library, New York, 1995.

B. BORGHI, R. CAZSTAGNA, M. CORBELLINI, M. HEUN, et F. SALAMINI, *Breadmaking Quality of Triticum mono-*

*coccum monococcum*, in *Cereal Chemistry*, 73, 2, pp. 208-214, 1996.

S. PADULOSI, K. HAMMER et J. HELLER (a cura???), *Hulled Wheats. Promoting the Conservation and Use of Underutilized and Neglected Crops*, in *Proceeding of the First International Workshop on Hulled Wheats*, 21-22 juillet 1995, Castelvecchio Pascoli, International Plant Genetic Resources Institute, Rome, 1996.

M. HEUN, R. SCHFER-PREGL, D. KLA-WAND, R. CASTAGNA, M. ACCERBI, B. BORGHI et F. SALAMINI, *Site of Einkorn Wheat Domestication Identified by DNA Fingerprinting*, in *Science*, n° 278, novembre 1997.

