

> téosinte Chalco et le maïs sont une seule et même espèce et, en 1939, proposent cette solution pour l'origine du maïs. Mais ce n'est pas aussi simple, comme nous allons le voir. En 1972, d'ailleurs, ces deux plantes seront classées comme des sous-espèces (ssp.) différentes, respectivement *Zea mays* ssp. *mexicana* et *Zea mays* ssp. *mays*.

ACTE III. L'ÉNIGME DES CINQ GÈNES

Paul Mangelsdorf, un agronome très en vue aux États-Unis, travaillant à la station agronomique expérimentale du Texas, s'intéresse également aux hybrides téosinte-maïs. Comme Beadle, il mène des croisements jusqu'à obtenir des F₂, c'est-à-dire des plantes de deuxième génération. Indépendamment, en 1939, les deux généticiens arrivent au même résultat : 2 individus sur 500 présentent un retour vers l'une des deux plantes parentales, à savoir le maïs ou la téosinte. Les lois de Mendel leur font postuler l'existence de quatre ou cinq « gènes » majeurs. Mêmes résultats maïs, comme nous allons le voir, leurs interprétations sont complètement différentes !

Mangelsdorf est prisonnier d'une vision darwinienne orthodoxe, celle popularisée par le biologiste britannique Ronald Fischer : l'évolution procède par accumulation graduelle de petites modifications héréditaires (mutations), dûment sélectionnées. Il lui semble donc impossible d'imaginer que l'évolution de seulement cinq gènes puisse suffire à expliquer la domestication du maïs, avec des changements si profonds de l'aspect des plantes obtenus en si peu de temps.

Il propose alors l'« hypothèse tripartite » suivante : les cinq gènes sont, en réalité, cinq groupes de gènes qui ont évolué lentement. Cette évolution ne se serait pas réalisée à partir de la téosinte, mais d'un maïs sauvage, actuellement disparu. Or cette hypothèse amène une nouvelle question : d'où vient la téosinte ? Celle-ci serait d'origine hybride, le descendant d'un croisement entre cet hypothétique maïs sauvage et une autre plante, *Tripsacum dactyloides*, qui, elle aussi, peut s'hybrider avec le maïs. Enfin, la principale source de la diversité existante dans les variétés modernes de maïs aurait été une « infection » par ce *Tripsacum*...

Curieuse démarche, qui consiste à proposer une hypothèse indémontrable pour remplacer le problème de l'origine d'une plante cultivée (le maïs) par celui d'une plante sauvage (la téosinte) !



Une seule variété de maïs, *Zea mays* ssp. *mays* var. *everta*, est capable de produire du pop-corn. Mais la téosinte aussi...

Pourtant, ce sera longtemps l'hypothèse la plus populaire.

De son côté, Beadle n'a aucun carcan conceptuel. Il se tient au courant des résultats récents en génétique, et en particulier ceux du théoricien américain Sewall Wright, qui démontre mathématiquement qu'une évolution rapide peut se réaliser, à condition qu'il y ait, au départ, autonomie d'une très petite population – ce qu'on appelle un goulot d'étranglement.

Beadle se forge donc un tout autre scénario : les agriculteurs ont utilisé une petite population de téosinte à partir de plants judicieusement triés dans la nature, puis l'ont mise sous forte sélection – la domestication. Or les principaux caractères phénotypiques différenciant téosinte et maïs sont au nombre de cinq : une enveloppe – la cupule – qui entoure les grains ou non ; un ou deux grains par cupule ; désarticulation de l'épi ou non ; deux ou de nombreux rangs de grains par épi ; longues branches axillaires ou non.

Beadle postule alors que chacun de ces traits est sous la dépendance d'un des gènes mis en évidence par l'étude des plantes F₂ (de deuxième génération). Cette hypothèse, qu'on peut résumer par « un gène – un caractère », est vraisemblablement la première phase du raisonnement qui, plus tard, le conduira à la maxime « un gène – une enzyme », quand il comprendra que chacun des mutants

métaboliques de *Neurospora crassa* présente la déficience d'une enzyme.

ACTE IV. LA TÉNACITÉ DE JOHN DOEBLEY

L'énigme des cinq gènes reste plusieurs dizaines d'années sans réponse, mais n'est pas oubliée pour autant. Le généticien John Doebley, de l'université du Wisconsin, est dans la continuité intellectuelle de Beadle. Dans les années 1990, son laboratoire utilise les techniques et concepts les plus modernes pour trancher entre l'« hypothèse téosinte » de Beadle et l'« hypothèse tripartite » de Mangelsdorf. Tout d'abord, en analysant les propriétés physiques des protéines de différents plants de téosinte, il démontre qu'il existe une grande variété de téosintes, dont certaines sont actuellement répertoriées comme sous-espèces de *Zea mays*.

Par cette approche protéique, le maïs est pratiquement indistinguable d'une téosinte mexicaine appelée « Balsas », *Zea mays* ssp. *parviglumis*. Les protéines sont quasi identiques, mais les plantes sont très différentes ! Cela signifie que les gènes sont structurellement les mêmes, mais que leurs expressions diffèrent.

Des études menées en 2002, fondées sur la diversité de séquences répétées d'ADN dans le génome – dites microsatellites – confirmeront cette proximité et ajouteront deux informations majeures.

La domestication du maïs est un événement unique – ce qui n'était pas évident – et il est survenu il y a 9000 ans environ, ce qui est en accord avec les données archéologiques.

Mais revenons à John Doebley. Parallèlement à ses recherches sur les plants de téosinte, il lance des études ambitieuses qui conjuguent la recherche de nombreux marqueurs moléculaires et l'utilisation de nouvelles méthodes statistiques, ce qui permet de localiser des «locus de caractères quantitatifs» ou QTL (pour *quantitative trait locus*). Un tel élément est une région plus ou moins grande d'un chromosome associée à un caractère quantitatif – comme le nombre de rangs dans l'épi ou le nombre de ramifications de la plante. La plupart du temps, dans une telle région chromosomique sont localisés plusieurs gènes. Dès 1993, John Doebley arrive à un résultat majeur: cinq régions du génome ont un rôle particulièrement puissant quant aux principaux caractères phénotypiques. Cinq, le même nombre que celui trouvé auparavant par Beadle et Mangelsdorf!

ACTE V. LE MUTANT DU MAÏS QUI RESSEMBLAIT À LA TÉOSINTE

La localisation d'un QTL n'est qu'une étape, car on ignore s'il se compose de nombreux gènes interdépendants – l'hypothèse Mangelsdorf –, ou s'il contient un gène majeur à découvrir – l'hypothèse Beadle. Le gène *tb1* (pour *teosinte branched 1*) est connu depuis longtemps, car des mutants de ce gène trouvés en 1959 chez le maïs font surgir un port proche de celui de la téosinte: un maïs «branché», maïs dépourvu d'épis femelles fertiles. Or la situation du gène *tb1* sur le chromosome coïncide avec celle d'un des QTL trouvés.

Sa localisation chromosomique avait été déterminée par de la génétique classique à une époque où l'on ne pouvait aller plus loin; mais à présent, à la fin des années 1990, on peut avoir accès à la séquence du gène et étudier son expression spatiotemporelle. Étude délicate, car son expression est complexe, étant donné que les ARN messagers du gène, intermédiaires entre le gène et la protéine, sont trouvés dans de multiples organes (bourgeon, primordium d'étamine...). Pourtant un thème commun apparaît: tous les organes où le gène *tb1* s'exprime sont de taille réduite ou avortés chez le maïs normal, mais développés chez le maïs portant le gène *tb1* muté. Le gène *tb1* semble donc agir comme un régulateur négatif de la croissance des organes végétatifs.

La comparaison téosinte-maïs devient alors riche d'enseignement, car l'expression du gène *tb1* dans les inflorescences du maïs est deux fois plus importante que celle mesurée dans les inflorescences de la téosinte. Par ailleurs, il n'y a aucune expression de *tb1* dans les bourgeons axillaires de la téosinte, alors que l'expression est forte chez le maïs. Comme soupçonné précédemment, la mutation paraît donc concerner non pas la partie codant la protéine, mais la partie régulatrice de l'expression du gène.

La domestication du maïs s'est bien produite très vite, avec des changements drastiques

Or une analyse moléculaire fine le confirme en 2011: les parties codantes du gène diffèrent peu entre les deux espèces, alors qu'on observe de grandes différences entre leurs séquences régulatrices. Chez le maïs, on remarque que la séquence régulatrice a subi un «balayage sélectif» qui montre une baisse de diversité, signe d'une forte pression de sélection. Surtout, un transposon s'y est inséré, lequel change complètement le mode de régulation du gène. Ainsi voit-on revenir le rôle clé des éléments mobiles déchiffrés par Barbara McClintock!

Par conséquent, Beadle avait raison et le scénario de Mangelsdorf s'effondre: le maïs provient de la téosinte, et la domestication s'est vraisemblablement bien produite très vite, avec des changements drastiques de port et de structure de l'épi, comme le suggère l'évolution du gène *tb1*.

Et le pop-corn, me direz-vous? Beadle s'est évidemment demandé ce qui a poussé les agriculteurs à sélectionner des plantes pourvues de grains entourés de leur cupule coriace. Or des grains de téosinte projetés sur des pierres très chaudes éclatent et forment du pop-corn quand leur protection explose. L'invention du pop-corn est à l'origine du maïs, et non l'inverse! ■

BIBLIOGRAPHIE

J. Doebley, **The genetics of maize evolution**, *Annu. Rev. Genet.*, vol. 38, pp. 37-59, 2004.

A. Weber et al., **The genetic architecture of complex traits in teosinte (*Zea mays* ssp. *parviglumis*): new evidence from association mapping**, *Genetics*, vol. 180, pp. 1221-1232, 2008.

Y. Matsuoka et al., **A single domestication for maize shown by multilocus microsatellite genotyping**, *PNAS*, vol. 99(9), pp. 6080-6084, 2002.

A. Studer et al., **Identification of a functional transposon insertion in the maize domestication gene *tb1***, *Nature Genetics*, vol. 43(11), pp. 1160-1163, 2011.