



3

C'est le nombre d'espèces hexaploïdes de blé. Le genre *Triticum* compte en outre 2 espèces diploïdes et 4 tétraploïdes. L'égilope faux-épeautre (genre *Aegilops*) compte quant à lui 10 espèces diploïdes, 10 tétraploïdes et 4 hexaploïdes.

14,5 milliards

Le génome du blé tendre (*Triticum aestivum*) compte 14,5 milliards de paires de bases, plus de 100 000 gènes et plus de 300 000 pseudogènes, soit près de 5 fois plus que le génome humain (3,3 milliards de paires de bases, environ 22 000 gènes et 10 000 pseudogènes).

224

C'est le nombre maximal de chromosomes que l'on a obtenus artificiellement en laboratoire à partir de fraisiers (genre *Fragaria*). Le nombre de chromosomes de base des fraisiers est 7, mais il existe aussi des variétés avec de 2 à 10 fois ce nombre de chromosomes. Et, en laboratoire, on a encore produit des polyploïdies avec 11, 12, 13, 14, 15, 18 et 32 fois ce nombre, soit 224 chromosomes.

Un épi est constitué de plusieurs épillets, chacun renfermant de 2 à 4 fleurs pour le blé tendre et de 3 à 5 pour le blé dur.

Si le blé dur (*Triticum turgidum*), utilisé pour produire les pâtes, est la seconde espèce de blé cultivée, sa production n'excède pas 8 % de la production totale de blé.

double division cellulaire qui conduit à la formation des cellules sexuelles (chez les plantes, ces cellules sont le noyau gamétique du grain de pollen et l'oosphère de l'ovule) – divise par 2 le nombre de chromosomes que contiennent les cellules produites. La plante diploïde donnera donc, après la méiose, des cellules sexuelles à N chromosomes, tandis que la plante tétraploïde donnera des cellules sexuelles à $2N$ chromosomes. Et par conséquent, une pollinisation croisée de ces deux plantes conduira à des cellules à $N + 2N = 3N$ chromosomes.

Or, dans ce cas, si les plantes obtenues sont viables, elles seront stériles, car avec un nombre impair de chromosomes, la méiose ne peut se réaliser correctement. Cette stérilité établit une barrière de fécondation entre les plantes di- et tétraploïdes, ce qui favorise l'apparition d'une nouvelle espèce. Actuellement, on estime que la polyploïdisation est ainsi à

l'origine de plus de 80 % des spéciations chez les plantes à fleurs.

Un tel phénomène génétique pose un vrai casse-tête lors du séquençage des génomes entiers de plantes. En effet, un génome est séquencé par fragments que l'on raboute ensuite pour reconstituer les chromosomes, comme un gigantesque puzzle. Mais si ce génome est constitué de plusieurs copies des mêmes chromosomes, on se retrouve avec plusieurs séquences d'ADN (codantes ou non) quasi identiques, ce qui complique singulièrement l'assemblage, comme si le puzzle comportait plusieurs pièces terriblement ressemblantes. C'est ainsi que, pour le premier séquençage complet d'un génome végétal, publié en 2000, le choix s'est porté sur l'arabette des dames (*Arabidopsis thaliana*), au génome si compact qu'il semblait ne pas pouvoir résulter d'une polyploïdisation. Erreur ! Le difficile décodage de ce génome révéla l'existence d'une diploïdisation ancestrale.

SUR LA PISTE DES 42 CHROMOSOMES DU BLÉ TENDRE

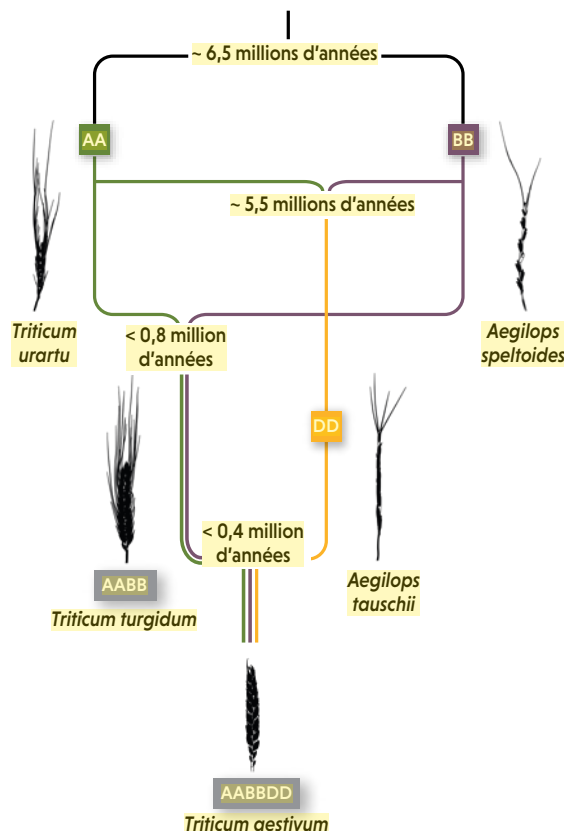
On comprend pourquoi, malgré les évidentes applications potentielles en agronomie, le blé tendre a longtemps été laissé de côté : hexaploïde, il résulte de plusieurs polyploïdisations successives

entre des plantes des genres *Aegilops* et *Triticum*. Vu la difficulté de la tâche, un consortium international (International Wheat Genome Sequencing Consortium), rassemblant 2400 chercheurs et agronomes de 68 pays différents, a été créé en 2005, dont, en France, le Genoscope d'Évry, alors dirigé par Jean Weissenbach, et une équipe de l'Inra de Clermont-Ferrand, alors dirigée par Catherine Feuillet. Le consortium a ainsi établi les cartes physiques des 21 chromosomes de base du blé tendre en 2015 et un assemblage des séquences en 2016. Et enfin, en juillet 2018, il a publié la description fine du génome, avec définition et annotation des gènes, des séquences régulatrices, des transposons (des séquences mobiles dans le génome)...

L'histoire évolutive du blé tendre, cernée depuis deux décennies par les généticiens, se trouve confirmée et décrite avec précision. Le génome de l'organisme hexaploïde est formé de 42 chromosomes, avec comme nombre de base $N = 7$, et est le résultat de la réunion de trois génomes diploïdes de $2N = 14$ chromosomes qui coexistent donc dans le noyau d'une cellule de blé tendre. Le génome du blé tendre a ainsi pour formule AABBDD, où chaque lettre représente 7 chromosomes. Le génome A caractérise le blé (genre *Triticum*), le

L'HISTOIRE ÉVOLUTIVE DU BLÉ TENDRE

Les genres *Triticum* et *Aegilops* se sont séparés il y a 6,5 millions d'années et ont depuis évolué séparément, donnant respectivement un génome de type A et un génome de type B. Puis, il y a 5,5 millions d'années, deux espèces des deux genres se sont hybridées (sans polyploïdisation) et ont donné un génome D composite. La suite de l'histoire s'est passée il y a 10 000 ans, dans le croissant fertile entre le Tigre et l'Euphrate, lorsque les agriculteurs ont cultivé différentes céréales : des espèces proches de l'actuel *Triticum urartu* (génome AA) et de l'actuel *Aegilops speltoides* (génome BB), et un descendant de la première hybridation, *Aegilops tauschii* (génome DD). Il y a moins de 800 000 ans, les deux premières se sont hybridées avec polyploïdisation, donnant un blé dur *Triticum turgidum*, au génome tétraploïde AABB. Puis, il y a moins de 400 000 ans, ce *Triticum turgidum* s'est hybridé à son tour – avec polyploïdisation – avec *Aegilops tauschii*, donnant le blé tendre *Triticum aestivum* au génome hexaploïde AABBDD. Ainsi la première hybridation d'il y a 5,5 millions d'années était bel et bien un phénomène strictement naturel, tandis que les dernières ont été favorisées par l'agriculture.



> génome B, l'égilope faux-épeautre (genre *Aegilops*), deux genres proches qui se sont individualisés il y a environ 6,5 millions d'années. Le génome D est quant à lui le fruit d'une hybridation (sans polyploïdisation) de deux espèces de ces deux genres survenue il y a 5,5 millions d'années. Puis l'agriculture a favorisé deux autres hybridations qui ont conduit l'une à un blé dur de génome tétraploïde AABB, puis l'autre au blé tendre (voir l'encadré ci-dessus).

Le résultat de ces croisements est une plante dont le génome compte 107 891 gènes (contre 22 000 chez l'homme) également répartis dans les génomes élémentaires : 35 345 dans le génome A, 35 643 dans le B et 34 212 dans le D. Le génome D porte moins de pseudogènes (des gènes inactifs, ne codant plus de protéines), ce qui est cohérent, car son apport est le résultat de la plus récente hybridation. En effet, après polyploïdisation, surtout quand les organismes qui s'hybrident sont évolutivement proches, de nombreux gènes se trouvent redondants et sont perdus. Doit-on s'étonner du nombre considérable de gènes toujours en activité ? On pourrait croire qu'il est lié à la complexité de l'organisme. Mais on sait depuis une dizaine d'années que le cilié unicellulaire *Paramecium tetraurelia* arbore à lui seul 40 000 gènes !

Alors, que fait le blé de ses quelque 100 000 gènes ? En les scrutant, on voit apparaître une certaine spécialisation des génomes élémentaires. Ainsi, le sous-génome A est enrichi en gènes associés à

la formation de la graine, tandis que le sous-génome B comprend de nombreux gènes s'exprimant lors du développement et de la croissance de la plante. Mais la surprise vient de la localisation, sur les extrémités des bras de tous les chromosomes, de gènes liés à la résistance contre des maladies. Des gènes favorisant la formation d'hybrides sont par ailleurs trois fois plus nombreux que chez les autres plantes déjà étudiées. Enfin, des gènes impliqués dans la tolérance à la sécheresse et aux stress de température ont été trouvés en très grand nombre.

UNE PLUS GRANDE FACULTÉ D'ADAPTATION

Les biologistes de l'évolution postulent qu'un des avantages de la polyploïdisation est une plus grande faculté d'adaptation à des environnements variables. Cela semble bien le cas chez le blé tendre. Naturellement, il peut y avoir des désavantages, comme une croissance plus lente de l'organisme. Mais pour une plante cultivée annuelle, ce n'est pas grave !

Gageons que les résultats fondamentaux les plus spectaculaires sont à venir : comment ces trois génomes A, B et D dialoguent-ils ? On voit déjà une certaine spécialisation entre A et B. Comment D, le dernier arrivé, se comporte-t-il dans cette situation ? Il va falloir suivre pas à pas l'expression de ces gènes, de la germination à la fructification, pour bien le comprendre. ■

BIBLIOGRAPHIE

IWGSC, **Shifting the limits in wheat research and breeding using a fully annotated reference genome**, *Science*, vol. 361(6403), article eaar7191, 2018.

T. Marcussen et al., **Ancient hybridizations among the ancestral genomes of bread wheat**, *Science*, vol. 345 (6194), article 1250092, 2014.

R. Philippe et al., **A high density physical map of chromosome 1BL supports evolutionary studies, map-based cloning and sequencing in wheat**, *Genome Biol.*, vol. 14(6), article R64, 2013.

M. Feldman, A. A. Levy, **Genome evolution due to allopolyploidization in wheat**, *Genetics*, vol. 192, pp. 763-774, 2012.