

République Algérienne Démocratique et Populaire
Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche Scientifique
Université Abderrahmane MIRA-Bejaia

*Faculté des Sciences de la Nature et de la Vie
Département de Biologie Physico-Chimique
Filière : Sciences Biologiques
Option : Génétique Fondamentale et Appliquée*



Mémoire de Fin de Cycle

En vue de l'obtention du diplôme

MASTER

Thème

*Caryologie chez une famille
monocotylédone (les Poacées)*

Réalisé par :

MADAGH Ghilas

Soutenu le : 30 septembre 2021

Devant le jury composé de :

M^{me} BERBOUCHA Meriem

MAA

Présidente

M^{me} OURARI Malika

MCA

Promotrice

M^{me} BENMESSAOUD Yasmine

MCB

Examinatrice

Année universitaire : 2020/2021

Dédicaces

Je dédie ce travail :

A Mon cher père qui m'a beaucoup aidé avec son soutien tout au long de mes études.

A Ma chère mère qui m'a entouré avec sa tendresse et qui n'a cessé de prier pour moi.

A Mes frères et Mes sœurs qui m'ont toujours aidé et soutenu.

A tous mes amis (es) et tous ceux qui me connaissent.

Remerciements

Avant tout, je remercie Dieu Le Tout Puissant sans qui rien n'est possible.

Je tiens à remercier vivement Mme Ourari Malika, ma promotrice, pour avoir proposé et dirigé ce travail.

Mes sincères remerciements vont aussi :

A Mme Berboucha Meriem, pour avoir accepté de présider le jury.

A Mme Benmessaoud Yasmine, pour avoir accepté de juger mon modeste travail.

Je tiens à remercier Mme Bouallag Linda pour ses encouragements et son aide précieuse.

Je tiens enfin à remercier tous ceux et celles qui m'ont aidé de près ou de loin dans l'élaboration de ce modeste travail, mille mercis.

Sommaire

Liste des figures

Liste des abréviations

Introduction	01
Chapitre I. Généralités sur les Graminées	03
Chapitre II. Mécanismes Moléculaires du Déroulement de la Méiose	05
1. Interphase	05
1.1. La phase G1 et la transition G1/S	05
1.2. La phase S	06
1.3. La phase G2 et la transition G2/méiose	07
2. Méiose I ou Division réductionnelle	07
2.1. Prophase I	07
2.2. Métaphase I	13
2.3. Anaphase I	14
2.4. Télophase I	15
3. Méiose II ou division équationnelle	15
3.1. Prophase II	15
3.2. Transition métaphase II / anaphase II	15
3.3. Télophase II	17
Chapitre III. Les Irrégularités de la Méiose chez les Poacées	17
1. La cytomixie	17
2. Les univalents	19
3. Les multivaents	20
4. Les ponts chromatiques	21
5. Les divisions synchrones	23
6. Les chromosomes retardataires	24
7. Les micronoyaux	25
Conclusion et Perspectives	26
Références bibliographiques	28
Résumé	

Liste des figures

Figure 1 : Morphologie générale des Graminées.....	04
Figure 2 : Régulation du cycle cellulaire chez les plantes.....	06
Figure 3 : Représentation schématique des principales étapes de la prophase de première division méiotique.....	08
Figure 4 : Représentation schématique de la formation du complexe synaptonémal et localisation des nodules méiotiques précoces et tardifs.....	12
Figure 5 : Dépolymérisation des lamines et désorganisation de l'enveloppe nucléaire.....	13
Figure 6 : Régulation de la transition métaphase-anaphase par l'APC/C.....	16
Figure 7 : Cytomixie dans les méiocytes de <i>Brachiaria nigropedata</i> (Gx400) et dans les méiocytes de <i>Hordeum bulbosum</i> L.....	19
Figure 8 : Plaque métaphasique montrant 14 univalents chez <i>Triticum turgidum</i> ($2n=4x=28$).....	20
Figure 9 : Plaque métaphasique chez les cellules mères de pollen de <i>Sorghum bicolor</i> montrant des multivalents.....	21
Figure 10 : Cellule méiotique montrant des ponts chromosomiques (têtes de flèches) observée dans des échantillons de riz (<i>Oryza sativa</i> L.)....	22
Figure 11 : Cellule en Métaphase II en divisions asynchrones observée dans les microméiocytes des plantes diploïdes de <i>B. ruziziensis</i>	24
Figure 12 : Cellules mère de pollen en anaphase I montrant des chromosomes retardataires chez <i>Elymus semicostatus</i> (barre = 1 μ m).....	24
Figure 13 : Cellule mère pollinique de <i>Hordeum bulbosum</i> L. montrant deux micronoyaux.....	25

Liste des abréviations

ADN :	Acide Desoxyribo Nucléique
APC :	Anaphase Promoting Complex
APC/C :	Anaphase Promoting Complex / Cyclosome
ARNm :	Acide Ribo Nucléique Messenger
ASY1:	Asynapsis 1
Cdc20 :	Cell division cycle protein 20 homolog
CDK :	Cyclin-Dependent Kinase
CENP:	Centromere Protein
CLIP170 :	Cytoplasmic linker protein 170
CMM :	Cellules Mères des Microspores
CO :	Crossing Over
CS :	Complexe Synaptonémale
DSB :	Double Strand Breaks (Cassures Double-Brins)
EA :	Elément Axial
EC :	Elément Central
EL :	Elément Latéral
E2F :	E2 factor
EN :	Early Recombination
ET :	Elément Transversal
G1 :	Gap 1
G2 :	Gap 2
HOP1 :	Homologous pairing 1
INCENP :	Inner centromere protein
LN :	Late Nodule
M1 :	Méiose 1
M2 :	Méiose 2
Mad2 :	Mitotic-arrest deficiency 2

MCC :	Mitotic Chekpoint Complex
MEICA1 :	Meiotic Chromosome Association 1
MMR :	Mismatch repair
MPF :	Maturation Promoting Factor
PAIR2 :	Pairing Aberration in Rice meiosis 2
PMC :	Cellule mère de pollen
RAD21 :	RADiation-sensitive 21
REC8 :	RECombination 8
RH :	Recombinaison Homologue
S :	Synthèse
SCC1 :	Sister Chromatid Cohesion 1
SCC3 :	Sister Chromatid Cohesion 3
SGO1 :	ShuGOshin 1
SMC1 :	Stability of MiniChromosomes 1
SPO11 :	Sporulation 11
SYCP1 :	Synaptonemal Complex Protein 1
SYCP3 :	Synaptonemal Complex Protein 3
XKCM1 :	Xenopus Kinesin Catastrophe Modulator 1
ZEP1 :	Zeaxanthin Epoxidase Protein 1
ZW10 :	Zeste white 10

INTRODUCTION

Les Graminées ou Poacées selon la nomenclature en vigueur, constituent une très grande famille de plus de 700 genres et 12.000 espèces de la classe des Monocotylédones (Kokubo *et al.*, 2017). Ce sont des plantes annuelles ou vivaces, généralement herbacées, très rarement ligneuses (bambou). Leur tige dite chaume est cylindrique et creuse (Crémer, 2014). Les graminées sont répandues sous toutes les latitudes et dans tous les habitats. Elles sont une composante principale des savanes, des prairies et des steppes et sont abondantes en région méditerranéenne. La très grande majorité des graminées sont anémophiles et produisent beaucoup de pollen pour assurer leur descendance (Klein *et al.*, 2014).

Les graminées sont une famille botanique très importante pour le monde agricole. Etant donné leurs grandes valeurs fourragères et nutritives, les graminées sont d'un grand intérêt économique. Le blé (du genre *Triticum*), le maïs (*Zea mays*), le sorgho (du genre *Sorghum*) et le riz (du genre *Oryza*) connues sous le nom de céréales sont toutes des graminées qui permettent de nourrir une importante partie de la population mondiale (Tardif, 2019).

La méiose est une succession de deux divisions cellulaires qui permet la réduction du nombre chromosomique par deux, alors que la fécondation restaure le nombre initial de chromosomes. Ce qui permet de maintenir le nombre chromosomique au sein d'une espèce constant d'une génération à l'autre. Elle est également le lieu de la recombinaison génétique, qui contribue largement à la diversité des espèces et à leur évolution. La méiose est un mécanisme biologique gouverné par un très grand nombre de gènes très conservés chez les organismes eucaryotes (Cromer *et al.*, 2013).

Si les évènements se déroulant lors de la méiose ont été amplement décrits en cytogénétique, les mécanismes moléculaires sous-jacents sont encore très mal documentés (Juery, 2019).

Depuis ces 15 dernières années, les scientifiques ont acquis certaines connaissances sur les mécanismes moléculaires de la méiose chez les plantes (Luo *et al.*, 2014 & Mercier *et al.*, 2015).

Le présent document représente une synthèse bibliographique des travaux réalisés sur déroulement de la méiose sur les plans cytogénétique et moléculaire chez les espèces de la famille des Poacées. La première partie est réservée aux généralités sur la famille des graminées ; la deuxième partie est réservée à la description des mécanismes moléculaires du déroulement régulier de la méiose ; et la troisième partie est réservée à la description des différentes irrégularités rencontrées dans la famille des graminées. Le mémoire s'achève par une conclusion et des perspectives de travail.

Chapitre I. Généralités sur les Graminées

Les Poacées, appelées communément les graminées, sont une famille du clade des Monocotylédones. Elles se classent parmi les premières familles de plantes à fleurs en termes de nombre d'espèces, et représentent la famille la plus abondante et la plus importante de la flore terrestre. Les espèces poussent sur tous les continents, dans les déserts (steppes, *Stipa*), dans les habitats d'eau douce (*Phragmites*, *Typha*) et marins (*Zostera marina* L.). Toutes les prairies sont dominées par les espèces de la famille des Poacées (Sampoux *et al.*, 2013). Les espèces de cette famille sont reconnaissables par une tige creuse (appelée chaume), cylindrique et portant des nœuds, par des feuilles alternes, distiques et engainantes (composées par la gaine, le faux limbe, la ligule, l'oreillette) et par des inflorescences élémentaires (appelés épillets) constituant l'inflorescence qui peut être soit une panicule soit un épi (Fig.1) (Gibson, 2009). Le système racinaire est souvent fasciculé comme chez toutes les Monocotylédones et peut être très dense.

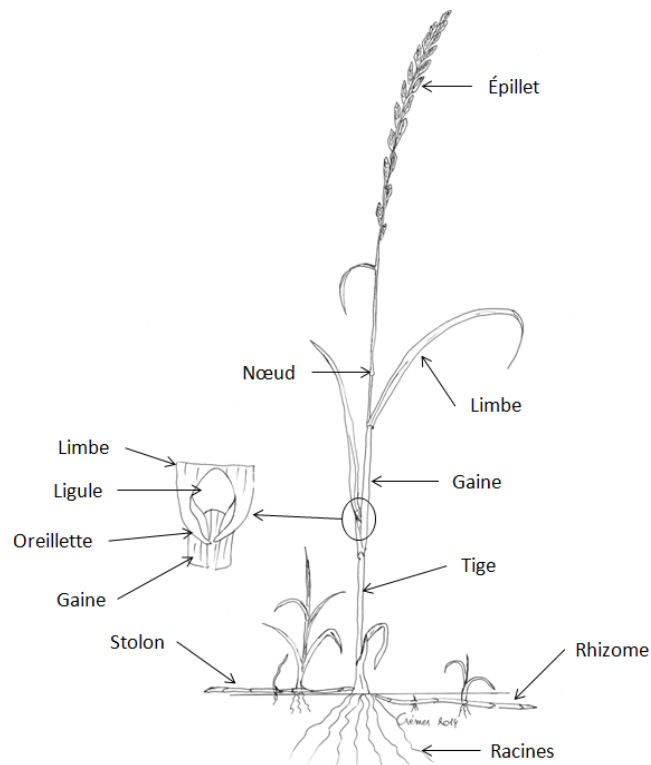


Figure 01 : Morphologie générale des Graminées (Crémer, 2014)

Chapitre I. Généralités sur les Graminées

La classification phylogénétique (APGIV, 2016) des graminées, est comme suit :
Clade des Angiospermes, Clade des Monocots, Clade des Poales, Famille des Poaceae ou Graminées.

Sur le plan écologique, les graminées jouent un rôle important dans l'enrichissement du sol en matière organique, par leur système racinaire puissant en laissant une quantité importante de matière organique au niveau des sols. En plus des racines, le sol s'enrichit en matière organique par la dégradation des chaumes, des rhizomes et des feuilles (Gibson, 2009).

Sur le plan agronomique et économique, les graminées sont la culture alimentaire la plus importante au monde. Le maïs, le blé, le millet, l'orge représentent la plupart des cultures vivrières. Les graminées des prairies et les pâturages sont fortement recherchées et constituent un élément de qualité (Goldringer *et al.*, 2013) pour l'élevage de bétail. Elles sont à la base de l'alimentation des grands herbivores tels que les ruminants. Ces ressources fourragères sont étroitement liées au développement des industries de transformation des produits d'origine animale (Baumont *et al.*, 2009). Des applications, dans l'industrie énergétique, sont également mises en œuvre pour la production de bio-éthanol (maïs, sorgho, canne à sucre). Certaines espèces de bambou sont aussi cultivées pour la production d'énergie principalement en Asie, soit par combustion directe, soit par conversion en d'autres formes d'énergie (cogénération d'électricité, pyrolyse) (Le, *et al.*, 2014).

Chapitre II. Mécanismes moléculaires du déroulement de la méiose

La méiose a pour conséquence la répartition du contenu diploïde d'un génome eucaryote dans quatre cellules filles haploïdes sans synthèse d'ADN intermédiaire. Par ce processus, elle permet également le brassage génétique essentiel à la diversité des espèces. La méiose est une succession de deux divisions de cellules reproductrices. Ces divisions passent par plusieurs processus très coordonnés durant le cycle cellulaire après l'interphase (Terret *et al.*, 2008).

Sur le plan moléculaire, le cycle cellulaire est contrôlé par l'activité des complexes Cyclin Dependent Kinase (CDK)/Cyclines et par des points de contrôle ou « checkpoints ». Plusieurs CDK/Cyclines ont été mises en évidence chez les Eucaryotes. Trois points de contrôle du cycle cellulaire ont été pour l'instant mis en évidence d'abord chez la levure. (Lebart *et al.*, 2004). Le premier intervient avant la transition G1/S, c'est le point « START », appelé point de restriction chez les Eucaryotes supérieurs. Le second intervient à la transition G2/M. Le troisième se situe en métaphase « checkpoint du fuseau achromatique ». Le cycle cellulaire passe par plusieurs étapes qui suivent l'interphase :

1. L'interphase

L'interphase est la phase de croissance cellulaire. Durant cette phase, le noyau de la cellule est délimité par une enveloppe nucléaire et les chromosomes sont à l'état de chromatine dans le nucléoplasme. L'interphase est subdivisée en trois phases, la phase G1 (G pour Gap), S (phase de synthèse de l'ADN) et G2.

1.1. La phase G1 et la transition G1/S

Durant la phase G1, la cellule croît. La synthèse d'ARNm et de protéines est très élevée. Cette phase est activée par deux types de signaux :

- Des signaux environnementaux tels que la lumière, la température, les nutriments (sels minéraux).
- Et des signaux internes (hormones) telles que les cytokinines, les auxines et l'acide gibbéréllique.

En réponse à ces signaux et par l'intermédiaire des facteurs de croissance, des gènes codant des cyclines D sont transcrits ; ces cyclines s'associent, ensuite, avec des CDK. Les complexes, ainsi formés, sont activés par phosphorylation et par une kinase activatrice des

Chapitre II. Mécanismes moléculaires du déroulement de la méiose

CDK. La phosphorylation de cette dernière déclenche le facteur de transcription E2F et ainsi ce facteur provoque la transition de G1 vers la phase S (Fig. 2) (Stals *et al.*, 2001).

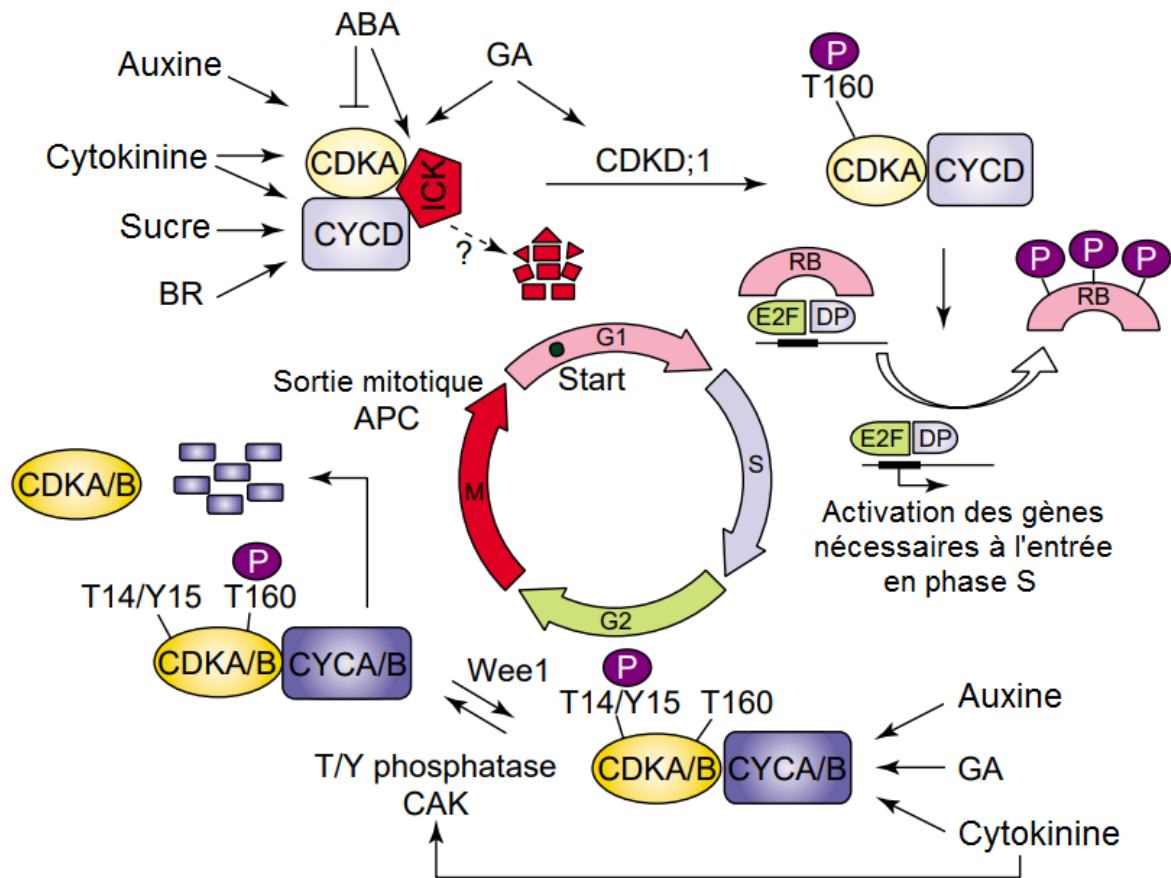


Figure 2 : Régulation du cycle cellulaire chez les plantes (Stals *et al.*, 2001).

1.2. La phase S

La phase S correspond à la phase répliquative. Lors de cette phase, les deux brins d'ADN complémentaires se séparent et leur séquence est recopiée, donnant naissance à deux chromatides identiques, formant un chromosome. Au fur et à mesure de leur formation, les chromatides sœurs restent physiquement liées grâce à l'assemblage de complexes protéiques nommés 'cohésines'. Cela permet aux chromatides de ne pas se mélanger, afin que chaque cellule fille hérite d'une chromatide sœur. Ces complexes contiennent au moins quatre protéines : *Smc1*, *Smc3*, *Sccl* et *Scc3*. Ces *cohésines* sont retrouvées chez tous les Eucaryotes dont le génome a été séquencé, indiquant que le mécanisme de liaison des chromatides sœurs entre elles est très conservé. A l'issue de la phase S, chaque chromosome est donc formé de deux chromatides sœurs identiques liés par les complexes de *cohésines* (Feytout *et al.*, 2010).

1.3. La phase G2 et la transition G2/méiose

Au cours de cette phase, une vérification et des réparations des erreurs éventuelles, survenues lors de la réplication, est effectuée. A ce niveau, intervient le point de contrôle de la transition G2/M et le contrôle de l'ADN endommagé au cours de la réplication. Si l'ADN est très endommagé la division cellulaire est arrêtée. La vérification de la réplication d'ADN et les hormones activent la synthèse des cyclines B qui vont s'associer à la cycline CDK. Ainsi, le complexe formé déclenche la transition G2 vers la phase de division cellulaire dite méiose (Stals *et al.*, 2001).

La méiose consiste en une méiose I et une méiose II. La méiose I est une division réductrice (division réductionnelle), dans laquelle les chromosomes homologues s'associent en bivalents et subissent ensuite une ségrégation au hasard. Au cours de la méiose II (division équationnelle), ce sont les chromatides sœurs qui se séparent telle dans une mitose (Gerton et Hawley, 2005 *in* Luo *et al.*, 2014). Les méioses I et II sont divisées en quatre étapes importantes : la prophase, la métaphase, l'anaphase et la télophase.

Plusieurs processus clés, comme l'appariement des chromosomes homologues, la synapsis, la recombinaison et la ségrégation se déroulent durant la méiose. Ces différentes étapes de la méiose sont sous contrôle à la fois génétique et épigénétique et sont largement conservées. Cependant, les mécanismes moléculaires continuent à être étudiés. L'un des aspects les plus notables de ce processus est que les cellules méiotiques subissent un seul cycle de réplication de l'ADN et deux divisions nucléaires successives.

2. La Méiose I ou division réductionnelle

Les différents stades de la division réductionnelle sont :

2.1. Prophase I

La prophase de la première division de la méiose (prophase I) est l'étape la plus longue et la plus complexe puisqu'elle représente 90% de la durée totale de la méiose (Armstrong et Jones 2003 *in* Mieulet *et al.*, 2017). Sa durée varie d'une espèce à l'autre. Elle est le siège de profonds changements de l'état chromatinien. La prophase I se divise en cinq stades nommés chronologiquement : leptotène, zygotène, pachytène, diplotène et diacinèse (Fig. 3).

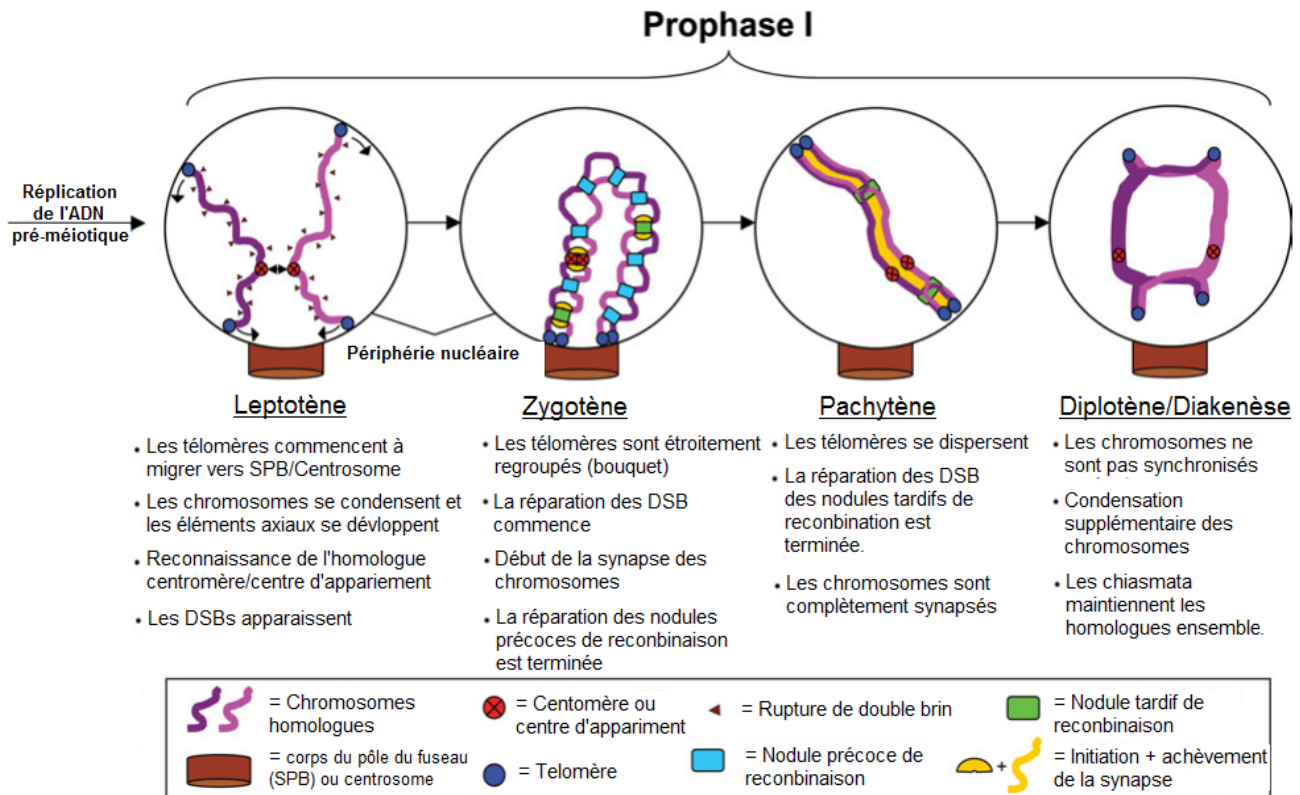


Figure 3 : Représentation schématique des principales étapes de la prophase de première division méiotique (Jordan, 2006).

Le début de la méiose est associé à une réorganisation dynamique de la chromatine (phosphorylation, méthylation des histones H3) (Verma and Hong 2008 *in* Mieulet *et al.*, 2017). Ces modifications profondes de la structure des axes chromosomiques et de la compaction de la chromatine sont des marqueurs qui permettent de subdiviser en 5 stades la prophase I de méiose : leptotène, zygotène, pachytène, diplotène et diakinèse (Zickler and Kleckner 1999 ; Verma and Hong 2008 *in* Mieulet *et al.*, 2017). Lors de cette phase, trois phénomènes importants se produisent (Jordan 2006 ; Pawlowski and Cande, 2005 *in* Julian *et al.*, 2010) :

- ❖ Le rapprochement des chromosomes et l'identification de l'homologie des partenaires,
- ❖ L'appariement et la synapsis des chromosomes homologues, grâce au complexe synaptonémal associé aux *cohésines*,
- ❖ La recombinaison méiotique permettant le brassage de l'information génétique. Grâce aux protéines *SPO11* et *MMR*, les crossing-overs induisent la formation permettant les échanges chromosomiques homologues et le maintien de l'appariement des chromosomes.

Chapitre II. Mécanismes moléculaires du déroulement de la méiose

L'appariement des chromosomes, la mise en place du complexe synaptonémal et le déclenchement de la recombinaison homologue sont essentiels à la ségrégation correcte des chromosomes homologues. La prophase de première division méiotique est une étape cruciale du processus méiotique.

➤ **Leptotène** (*leptos* = tenu, allongé) : Mise en place des axes chromosomiques

Au stade leptotène, la chromatine se condense et les chromosomes s'individualisent progressivement sous forme de filaments longs et minces. Chaque chromosome est constitué de deux chromatides sœurs parfaitement identiques reliées entre elles par le centromère et maintenues ensemble par des *cohésines*. Ces protéines sont extrêmement bien conservées entre les organismes. La protéine *REC8* est une sous-unité du complexe *cohésine* spécifique de la méiose. *REC8* s'associe aux autres sous-unités protéiques pour former des sortes d'anneaux qui viennent littéralement encercler les chromatides sœurs sur toute leur longueur empêchant ainsi une dissociation précoce des chromatides sœurs avant l'anaphase (Sakuno and Watanabe 2009) (Fig. 4a).

Pendant que les *cohésines* permettent de maintenir deux à deux les chromatides sœurs, des *condensines* se fixent sur chaque chromatide et condensent l'ADN de sorte à former des boucles qui viennent s'ancrer sur l'axe formé par les *cohésines*. En cytologie, on voit apparaître des boucles d'ADN qui s'échappent des axes chromosomiques et s'attachent à l'axe de part et d'autre des *condensines*. Cette organisation de la chromatine est déterminante pour la poursuite de la méiose et l'initiation du processus de recombinaison chez la plupart des espèces (*S. cerevisiae*, *S. pombe*, *C. elegans*, *M. musculus*, *A. thaliana*). Afin de compléter l'axe chromosomique, un troisième type de structure multi-protéique appelé élément axial (*EA*) s'associe aux *cohésines* et *condensines*. L'*EA* est une structure linéaire qui participe à l'élongation et au maintien de l'axe chromosomique. Bien que très conservées, les protéines qui composent l'élément axial ont des séquences très peu similaires entre les organismes. La protéine *HOP1*, isolée chez la levure, a pour homologue *ASY1* (*ASYNAPTIC1*) chez *A.thaliana*. Chez le riz, *PAIR2* (Pairing2) est l'orthologue de *ASY1* (Nonomura *et al.*, 2004), et a le même profil de localisation que *ASY1* et *HOP1*. *PAIR2* est associée à l'*EA* du leptotène au zygotène puis se retire de l'élément axial le long des bras chromosomiques lorsque la synapsis se forme. En revanche, il reste des protéines *PAIR2* au niveau des la diacynèse. Le mutant *pair2* a le même phénotype que *asy1* chez *A. thaliana* centromères jusqu'à, à savoir une diminution de la fertilité de 90% (Nonomura 2006 *in* Mieulet *et al.*, 2017).

Chapitre II. Mécanismes moléculaires du déroulement de la méiose

ASY3 chez *Arabidopsis thaliana* ou son orthologue *PAIR3* chez le riz (Yuan *et al.*, 2009) font aussi partie du complexe de protéines qui forment l'*EA*.

Au même temps, les télomères des chromosomes s'attachent à la membrane nucléaire et se regroupent progressivement pour former un « bouquet télomérique » chez la plupart des espèces (Bass *et al.*, 2000 ; Martinez-Perez *et al.*, 1999 ; Scherthan, 2007 *in* Mestiri . 2010). Au milieu du leptotène, des nodules précoces de recombinaison (*EN*), d'environ 50 à 200 nm, commencent à apparaître le long des éléments axiaux (Anderson *et al.*, 2001) et marquent les sites où la recombinaison est initiée. En fin de leptotène, les chromosomes homologues apparaissent relativement proches (>300 nm), et alignés sans pour autant être appariés, on parle alors d'alignement présynaptique (Loidl, 1990 *in* Mestiri., 2010). Concernant les protéines de l'*EA*, *PAIR3* dans le riz Swim, intervient dans l'établissement de la cohésion des chromatides sœurs mais son maintien est assuré par une autre protéine homologue (protéine *Rad21*).

➤ Le zygotène

C'est au stade zygotène (du grec *zygo* = "paire") que les paires de chromosomes homologues s'apparient. Les protéines qui permettent de rattacher physiquement les chromosomes homologues entre eux sont les protéines du complexe synaptonémal (*CS*). On sait aujourd'hui que le complexe synaptonémal (*CS*) est composé d'une structure tripartite avec un élément central (*EC*), deux éléments latéraux (*EL*) reliés entre eux par des éléments transversaux (*ET*). Les chromosomes ainsi liés sont appelés « bivalents » (Costa *et al.*, 2007 *in* Julian *et al.*, 2010).

Le complexe synaptonémal se met en place progressivement au zygotène à partir de plusieurs sites de nucléation, puis s'étend de façon bidirectionnelle pour associer les chromosomes homologues entre eux ; c'est ce qu'on appelle la synapsis (sorte de fermeture éclair qui zippe les deux homologues) (Fig. 4b). Selon Anderson et Stack (2005) et Zickler (2006 *in* Nicolas *et al.*, 2007), le complexe synaptonémal est initié au niveau des télomères et des cassures double-brins destinées à former des crossing-overs (*CO*).

Une des protéines les plus connues de l'élément centrale du complexe synaptonémal est la protéine *ZYP1* mise en évidence chez *A. thaliana* (Higgins *et al.*, 2005) et son homologue *ZEPI* chez *Oryza sativa* (Wang *et al.*, 2010).

➤ Le pachytène

Le pachytène débute lorsque le *CS* s'étend sur toute la longueur de chaque paire de chromosomes. La plupart des nodules précoces de recombinaison disparaissent et il ne reste plus au milieu de celui-ci qu'un faible nombre de nodules, appelés alors nodules tardifs de recombinaison (*LN*) et qui sont associés au complexe synaptonémal (Fig. 4c). Le nombre et la localisation des *LN* sont très fortement corrélés avec les événements de crossing-overs, qui marquent l'un des aboutissements du processus de recombinaison. (Hunter et Kleckner, 2001 in Nicolaset al., 2007)

La synapsis est complète entre les chromosomes homologues. La recombinaison méiotique s'achève par la réparation des cassures double brin conduisant, entre autres, à la formation de crossing-overs qui sont des échanges réciproques de matériel génétique (Pawlowski et Cande, 2005 ; Hamant *et al.*, 2006 in Cromer *et al.*, 2013).

Les bivalents sont alors formés et se maintiennent jusqu'à la fin de la métaphase I. La recombinaison méiotique se produit simultanément et entraîne la formation de crossing-overs (*CO*), échanges physiques entre des chromatides homologues visualisables en cytologie sous forme de chiasmata.

➤ Le diplotène

Au stade diplotène, le complexe synaptonémal se dépolymérise progressivement libérant les chromosomes sauf au niveau des chiasmata (points de jonction ou *crossing-overs*) (Fig. 4d).

Après la disparition complète du complexe synaptonémal, les bivalents sont maintenus par l'association de ces *CO* et de la cohésion des chromatides sœurs (Pawlowski et Cande, 2005 ; Hamant *et al.*, 2006 in Cromer *et al.*, 2013).

➤ La diacinèse

La phase terminale de la prophase I est la diacinèse. Les chromosomes, homologues sont facilement identifiables à ce stade et les chiasmata (manifestation cytologique des crossing-overs) sont visibles au niveau des bras chromosomiques (Pawlowski et Cande, 2005 ; Hamant *et al.*, 2006 in Cromer *et al.*, 2013). L'enveloppe nucléaire disparaît à la fin de diacinèse suite à la phosphorylation des lamines nucléaires par le complexe *CDK1/Cycline B* (Fig. 5).

Chapitre II. Mécanismes moléculaires du déroulement de la méiose

Les autres composants des membranes cellulaires internes (appareil de Golgi, réticulum endoplasmique) sont eux aussi fragmentés et vésicularisés, les mitochondries et les plastides se regroupent autour du fuseau achromatique.

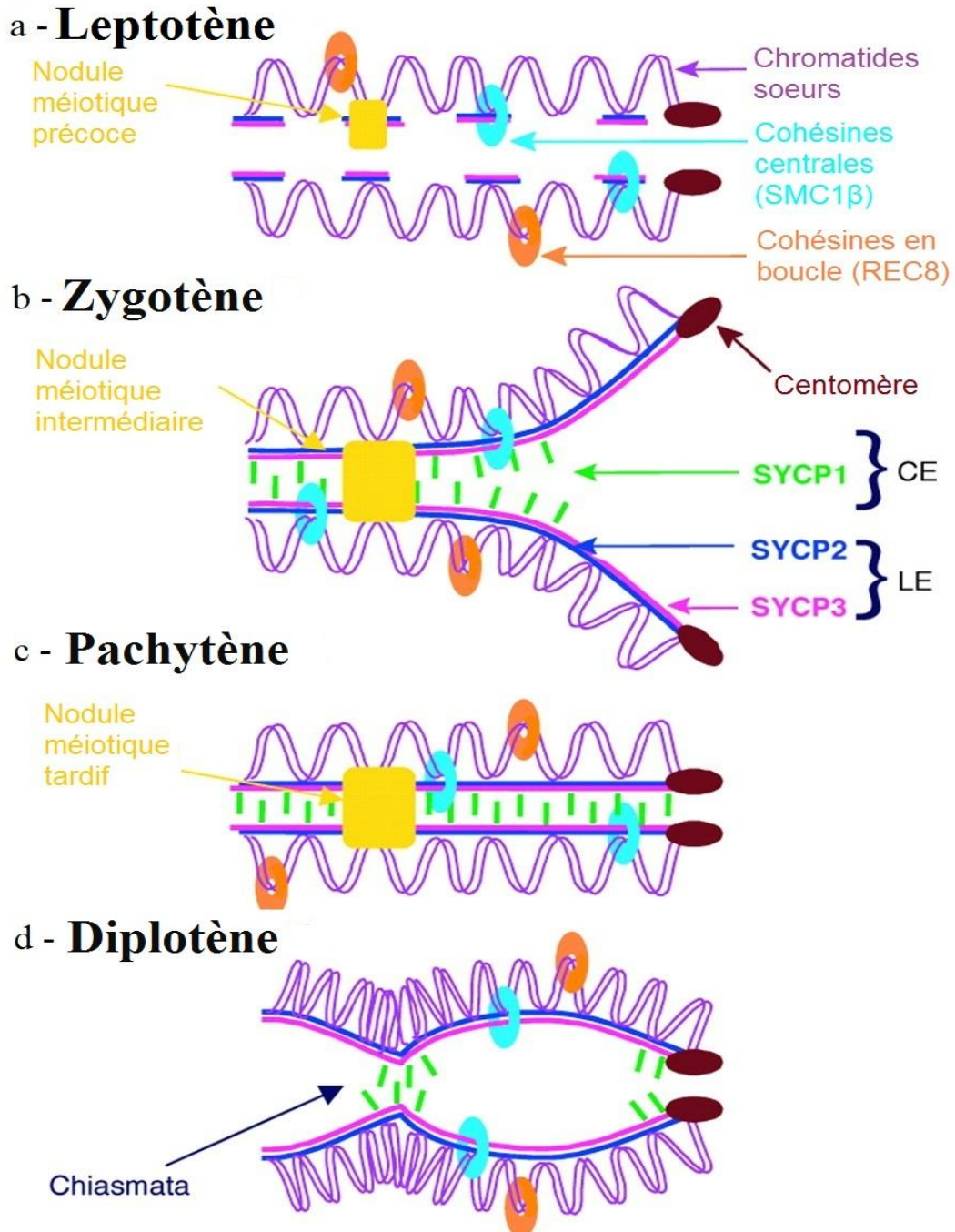


Figure 4 : Représentation schématique de la formation du complexe synaptonemal et localisation des nodules méiotiques précoces et tardifs (Morelli *et al.*, 2005). CE : Central Element (Element central), LE : Lateral Element (Element latéral), SYCP1, SYCP2 et SYCP3 (Synaptonemal Complex Protein 1, 2 et 3)

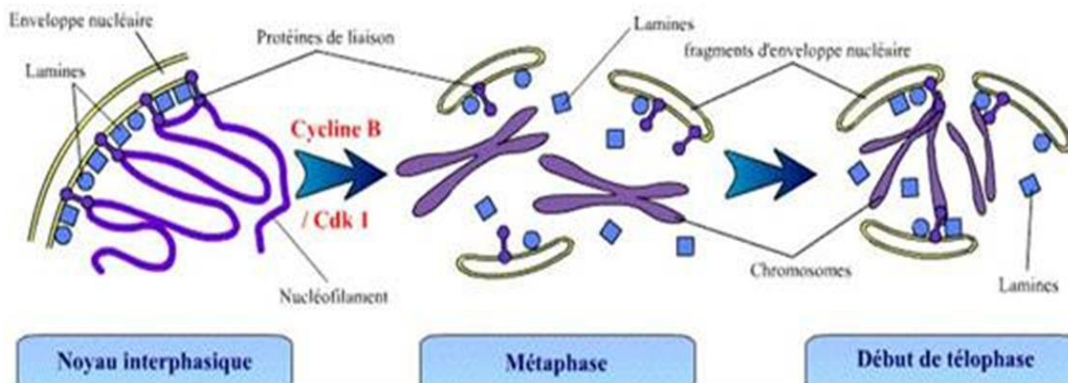


Figure 5 : Dépolymérisation des lamines et désorganisation de l'enveloppe nucléaire (Lebart *et al.*, 2004).

2.2. Métaphase I

En métaphase I, les bivalents se déplacent vers le plan équatorial de la cellule et le fuseau achromatique se forme. Le fuseau achromatique est formé de microtubules et de nombreuses protéines associées. Les chromosomes s'alignent sur la plaque métaphasique et sont attachés aux microtubules par leurs kinétochores. Les kinétochores sont des structures associées au centromère des chromosomes. Chaque chromosome possède une paire de kinétochores. Le kinétochore est le lieu d'attachement des microtubules sur le chromosome. Le kinétochore contient des protéines structurales comme *CENP-A*, *B* et *C*, des moteurs comme la dynéine cytoplasmique (Pfarr *et al.*, 1990 ; Steuer *et al.*, 1990 in Wynne *et al.*, 2018) et *CENP-E* (Yen *et al.*, 1991 in Wynne *et al.*, 2018), des protéines modulant la stabilité des microtubules comme *XKCM1* (Desai et Hyman, 1999 ; Maney *et al.*, 1998 in Wynne *et al.*, 2018). D'autres protéines comme *CENP-F*, *ZW10*, *CLIP170*, des protéines passagères les *INCENPs* et des protéines du point de contrôle du fuseau comme *Mad2* et *Bub1* interviennent également dans la structure des kinétochore. En mitose, les chromosomes sont attachés de façon bipolaire, chaque chromatide sœur étant reliée par son kinétochore à un pôle du fuseau. En méiose I, les chromosomes sont attachés de façon monopolaire, les deux chromatides sœurs formant un chromosome étant attachées par leurs kinétochores au même pôle du fuseau. Cela permet de séparer les chromosomes homologues en méiose I sans séparer les chromatides sœurs (Diallo *et al.*, 2013).

Pendant la métaphase I, la cohésion des chromatides sœurs est assurée comme en mitose par un lien physique entre les bras et le centromère des chromatides sœurs. De plus, les chromosomes homologues sont liés au niveau des chiasmata par une liaison entre un chromatide non-sœur de chaque chromosome.

Chapitre II. Mécanismes moléculaires du déroulement de la méiose

Les chiasmata sont résolus par la dissolution des *cohésines* qui relient ces chromatides non-sœurs à la transition métaphase/anaphase, permettant la séparation physique des chromosomes homologues. Les *cohésines* localisées sur les bras des chromatides sœurs sont également dégradées. Seules les *cohésines* localisées au centromère des chromatides sœurs sont protégées de la dégradation, leur permettant de rester liées jusqu'en métaphase II. A la transition métaphase II/anaphase II, les *cohésines* centromériques seront dégradées, permettant la séparation des chromatides sœurs comme en mitose (Landmann *et al.*, 2017).

Lorsque les chromosomes sont correctement attachés au fuseau, le complexe APC/C (Anaphase Promoting Complex / Cytosome) est activé et libère la *séparase* qui à son tour clive les sous-unités *REC8* des *cohésines* présentes le long des bras chromosomiques (Cromer *et al.*, 2013). Ceci permet le relâchement de la cohésion le long des bras, ainsi que la résolution des chiasmata et déclenche l'anaphase I.

2.3. Anaphase I

Lors de l'entrée en anaphase I, les chiasmata sont résolus et la cohésion entre les bras chromosomiques des homologues est levée, excepté au niveau des centromères où les protéines *Shugoshin* (*SGO1*, *SGO2*) (Kitajima *et al.*, 2004 in Mieulet *et al.*, 2017) et *PATRONUS* chez *A. thaliana* (Cromer *et al.*, 2013) ainsi que les kinétochores protègent la cohésion des chromosomes (Gomez *et al.*, 2007 ; Ishiguro et Watanabe, 2007 ; Watanabe, 2005 in Jullian *et al.*, 2010).

Par la suite, les chromosomes homologues s'éloignent l'un de l'autre grâce à la force exercée par le fuseau. La mono-orientation des kinétochores permet aux chromatides sœurs de migrer du même côté.

A la fin d'anaphase I, les chromosomes migrent vers un des pôles de la cellule. Chaque groupe est composé de chromosomes en unique exemplaire, mais avec deux chromatides sœurs. La cellule commence à s'allonger pour préparer la division cellulaire suivante (méiose II) (Jullian *et al.*, 2010).

2.4. Télaphase I

En télaphase I, le fuseau méiotique disparaît, chaque groupe de chromosomes est maintenant arrivé près d'un pôle. La cytokinèse a lieu à ce stade, et produit deux cellules filles. Il n'y a pas de nouvelle réplication de l'ADN avant la prophase II. Cependant, chez certaines espèces (cas des Monocotylédones), il existe une interphase (appelée intercinèse), où les chromosomes se décondensent et des membranes se forment autour de l'ADN pour former des noyaux. Chez d'autres espèces, les deux cellules filles après la télaphase I se préparent immédiatement à la seconde division méiotique (Chen *et al.*, 2005 in Mieulet *et al.*, 2017).

3. La méiose II ou division équationnelle

Cette division ressemble à une mitose sans qu'il y ait réplication préalable de l'ADN. A la suite de la première division de méiose, l'activité du *MPF* (*Maturation Promoting Factor* ou *Mitosis Promoting factor*) chute brutalement à cause de la dégradation de la *cycline B*. Cependant, cette dégradation n'est pas complète, et la *cycline B* reste à une concentration suffisante pour maintenir une faible activité du *MPF*, essentielle pour empêcher un nouveau cycle de réplication de l'ADN.

3.1. Prophase II

Entre les deux divisions méiotiques, les chromosomes restent condensés, le noyau ne se reforme pas et l'ADN ne se réplique pas ; la chromatine et les microtubules restent dans un état pseudométaphasique.

Au cours de la prophase II, chaque chromosome est composé d'une paire de chromatides sœurs liées par un même centromère. Les chromosomes se condensent et leurs centromères se divisent (Subramanian *et al.*, 2014).

3.2. Transition métaphase II / anaphase II

L'attachement correct des chromosomes au fuseau mitotique en plaque métaphasique est indispensable au déclenchement de l'anaphase II. Le contrôle de cet attachement représente un point de surveillance important, au cours de la division cellulaire. Un mécanisme opère pour assurer que tous les chromosomes sont correctement attachés au fuseau avant que la séparation des chromatides-sœurs n'ait lieu. Les chromosomes non attachés au fuseau bloquent la séparation de toutes les chromatides-sœurs (Terret *et al.*, 2008).

Chapitre II. Mécanismes moléculaires du déroulement de la méiose

Habituellement, à l'anaphase, les chromatides-sœurs se séparent lorsque la *séparase* (une *protéase*) détruit par protéolyse spécifique la *cohésine* qui les maintient rassemblées. Or, tant que les chromosomes métaphasiques ne sont pas correctement attachés au fuseau par leurs kinétochores (et, il suffit qu'un seul ne le soit pas), la *séparase* est inhibée par la *sécurine*. La destruction de la *sécurine* est sous la dépendance de l'*APC-Cdc20* (*APC* = *Anaphase Promoting Complex*, *ubiquitine ligase* active lorsqu'elle est associée à la protéine *Cdc20*) qui reste inhibée par la protéine *Mad2* tant que les chromosomes ne sont pas tous correctement attachés. Chaque kinétochore non correctement attaché au fuseau envoie un signal inhibiteur bloquant l'activation de *APC-Cdc20* (Lebart *et al.*, 2004).

Ce signal généré par le kinétochore non attaché correspond à la protéine *Mad2* : un seul kinétochore mal attaché a pour conséquence la liaison de *Mad2* sur le complexe *APC-Cdc20*, et ainsi son inhibition. Une fois que tous les kinétochores sont attachés, *Mad2* n'est plus activée et ne peut plus inhiber le complexe *APC-Cdc20* qui devient actif, ce qui permet la destruction de la *sécurine* et la séparation des chromatides pour leur ascension polaire opposée (Fig. 6) (Lara-Gonzalez, 2012).

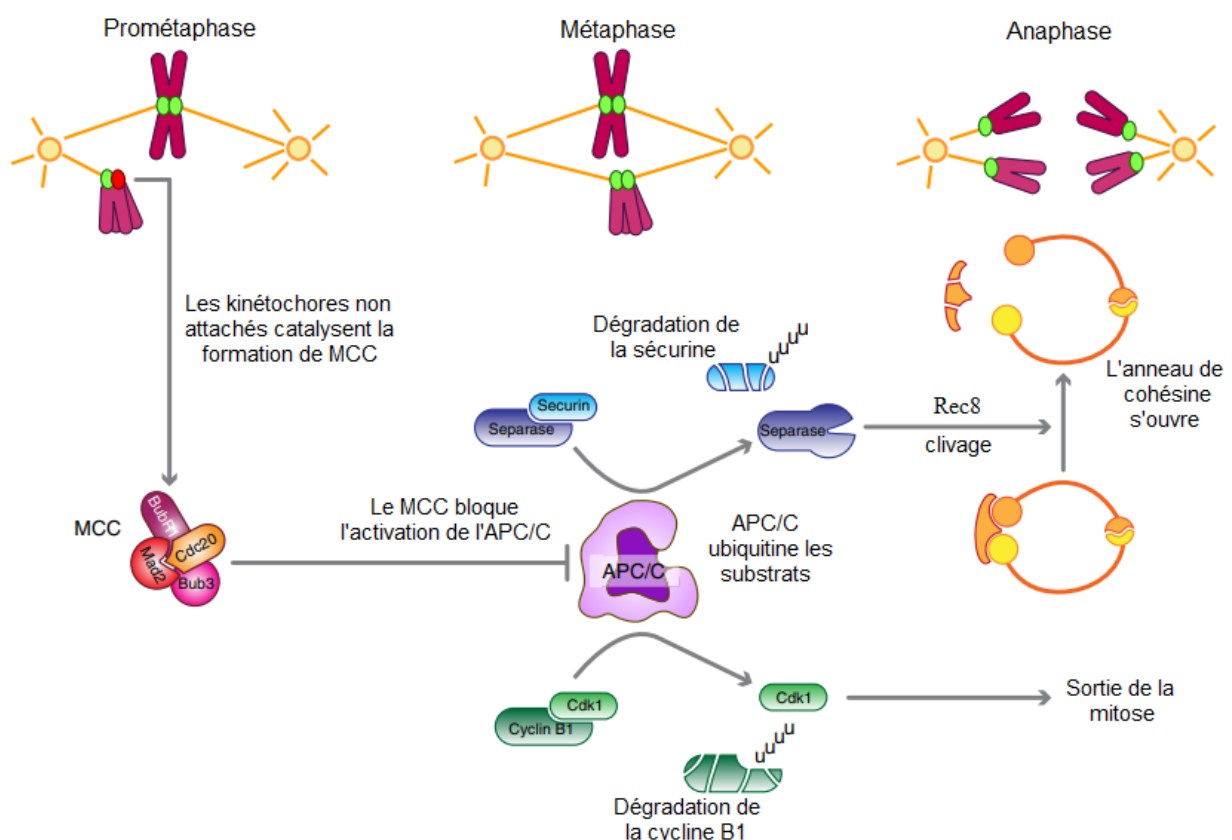


Figure 6 : Régulation de la transition métaphase-anaphase par l'APC/C (Lara-Gonzalez *et al.*, 2012).

Chapitre II. Mécanismes moléculaires du déroulement de la méiose

Un kinétochore non attaché génère un signal inhibiteur de l'APC/C, le MCC. Lorsque les chromosomes sont correctement attachés et mis sous tension, l'APC/C est actif et permet de diriger la dégradation de la *sécurine* et de la cycline B1. En conséquence, la *séparase* n'est pas inhibée par la *sécurine* et peut cliver les *cohésines*, ce qui permet la ségrégation des chromosomes. Aussi, la dégradation de la *cycline B1* fait chuter l'activité *MPF* et permet la sortie de la phase M (Lara-Gonzalez, 2012).

3.3. La télophase II

A la télophase II, les chromosomes se décondensent et l'enveloppe nucléaire est reformée. Les noyaux commencent à se former aux deux pôles de la cellule, autour de chacun des quatre stocks chromosomiques haploïdes. La cytokinèse a lieu, et quatre cellules filles sont formées, génétiquement différentes les unes des autres (grâce au brassage des chromosomes homologues lors de la recombinaison pendant la Prophase I) (Touati *et al.*, 2014).

Chapitre III. Les irrégularités de la méiose chez les Poacées

En général, les organismes à reproduction sexuée présentent une méiose régulière pour produire des gamètes équilibrés et de ce fait préserver l'intégrité de l'espèce. Cependant, des mutations peuvent affecter des gènes intervenant dans le déroulement de la méiose et provoquer ce qu'on appelle « irrégularités ou anomalies méiotiques » et qui affectent la première ou la deuxième division. On peut citer, parmi les plus courantes, la cytomixie, la présence d'univalents en métaphase I, la présence des chromosomes retardataires en anaphase I, celle des micronoyaux en télophase I ou II, les ponts chromosomiques en anaphase I, les divisions asynchrones et des diades à la métaphase II.

1. La cytomixie

Il s'agit de la migration de matériel cytoplasmique ou nucléaire entre les cellules adjacentes. Le matériel génétique quitte la zone centrale de la cellule, se rapproche d'une des parois et passe à la cellule voisine par des canaux intercellulaires d'un type spécial et différents des plasmodesmes dits « canaux cytomictiques » (Mursalimov *et al.*, 2015).

La cytomixie est principalement observable dans les cellules mères de microspores (CMM) ou du pollen (PMC) et peut avoir un effet considérable sur la composition des produits méiotiques (Shamina *et al.*, 2000 ; Lattoo *et al.*, 2006 ; Kumar *et al.*, 2010 ; Guan *et al.*, 2012 in Sidorchuk *et al.*, 2016) où elle affecte fréquemment la gamétogenèse avec une baisse de fertilité (Mursalimov et Deineko, 2015). La constitution génétique et les conditions externes, telles que la température, peuvent influencer de manière significative le taux de cytomixie (Mursalimov *et al.*, 2015).

La fréquence de la cytomixie est beaucoup plus élevée au cours des premiers stades de la méiose-I, ce qui pourrait être dû au fait que la migration de la chromatine à travers les canaux cytoplasmiques est beaucoup plus facile au cours des premiers stades par rapport au stade ultérieurs lorsque la chromatine se condense en chromosomes (Singhal, Rohit Kumar et Puneet Kumar, 2018). Chaque niveau de ploïdie plus élevé dans la série polyploïde de la famille des Graminées s'accompagne d'une augmentation du taux de cytomixie. En effet, chez le genre *Triticum*, le niveau de ploïdie de ses différentes espèces affecte significativement la fréquence de cytomixie. Ainsi, chez l'octaploïde *T. flaksbergeri* et l'hexaploïde *T. aestivum*, les taux sont de 10 % et 7.2 % respectivement alors que chez les diploïdes *T. monocoque* et *T.*

Chapitre III. Les irrégularités de la méiose chez les Poacées

sinskajae, les taux sont de 2.89 et de 2.48 respectivement. Ce qui affirme une corrélation entre le taux de cytomixie, le niveau de ploïdie et l'équilibre du génome (Sidorchuk *et al.*, 2016).

La chromatine supplémentaire dans les méiocytes hyperploïdes après la cytomixie entraîne diverses irrégularités méiotiques qui comprennent le caractère collant de la chromatine (chromosomes agglutinés), des anomalies du fuseau conduisant à une séparation non synchrone des ponts bivalents retardataires et chromatiniens, des micronoyaux, des pôles multiples, des noyaux de restitution etc. Ainsi, la cytomixie est considérée comme une irrégularité méiotique naturelle d'importance évolutive potentielle régulée par un ensemble de gènes (Singhal *et al.*, 2008 ; Guan *et al.*, 2012 ; Rana *et al.*, 2013 ; Lovleen et Saggoo, 2015 ; Reis *et al.* 2016 in Singhal *et al.*, 2018).

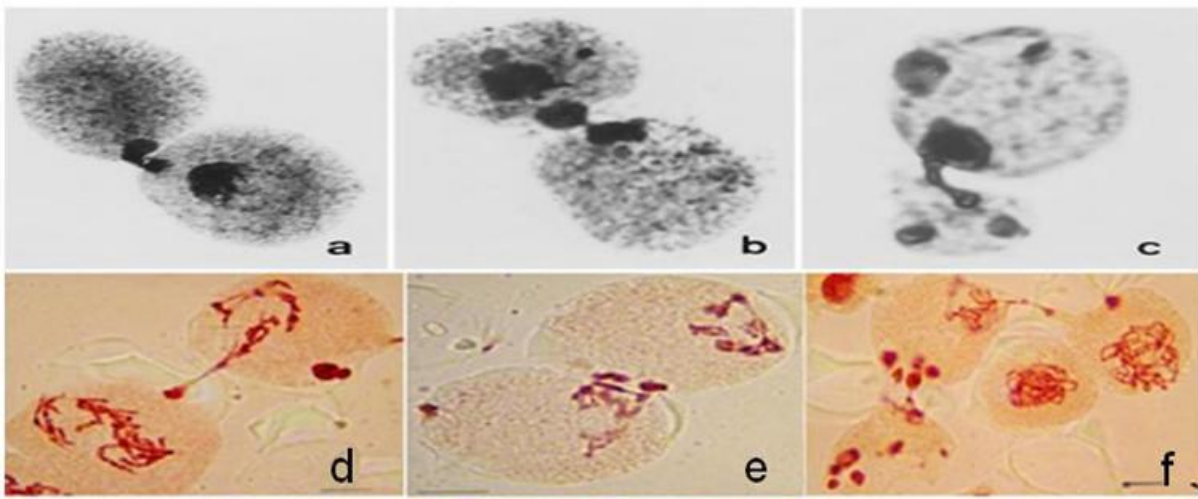


Figure 7 : Cytomixie dans les méiocytes de *Brachiaria nigropedata* (a, b, c), (Gx400) (Utsunomiya *et al.*, 2004) et dans les méiocytes de *Hordeum bulbosum* L. : Cytomixie entre deux cellules (d); Changement de matériel génétique par contact étroit entre deux cellules (e); Cytomixie entre trois cellules (f) (Sedki, 2016).

2. Les univalents

Au cours de la diacinèse et de la métaphase I, les chromosomes homologues s'associent en bivalents, mais une mutation notamment au niveau des protéines *Asy1* et *Spo11* qui se traduit par l'absence de chiasma, affectant le processus synaptique (complexe synaptoménal), provoque la formation d'univalents (Fig. 8). Il peut y avoir « asynapsis » lorsqu'il y a manque d'appariement des chromosomes à la fin de la prophase I et « synapsis » lorsqu'il y a dislocation des homologues synapsés en raison de leur incapacité à conserver les chiasmata formés. Ainsi, il y a formation d'univalents (Ricci *et al.*, 2007 et Koduru et Rao, 1981 in Calisto *et al.*, 2008).

Les univalents sont présents dans certaines espèces comme *Bracharia humidicola* et *B. decumbens* Stapf, *Oryza sativa*, *Panicum distichum* L. et *Pennisetum glaucum*, ou encore dans *Zea mays* L. Le taux d'univalents est différent d'une espèce à une autre. Il serait élevé chez les polyploïdes et faible chez les diploïdes. Ainsi, chez *Bracharia humidicola*, on constate une présence d'univalents de 100% pour toutes les cellules heptaloïdes, alors que pour *Pennisetum glaucum* et *Zea mays* L. où les cellules sont diploïdes le taux est faible (5,6% pour *P. glaucum*) (Kaur *et al.*, 2014 ; Sidorchuk *et al.*, 2016).

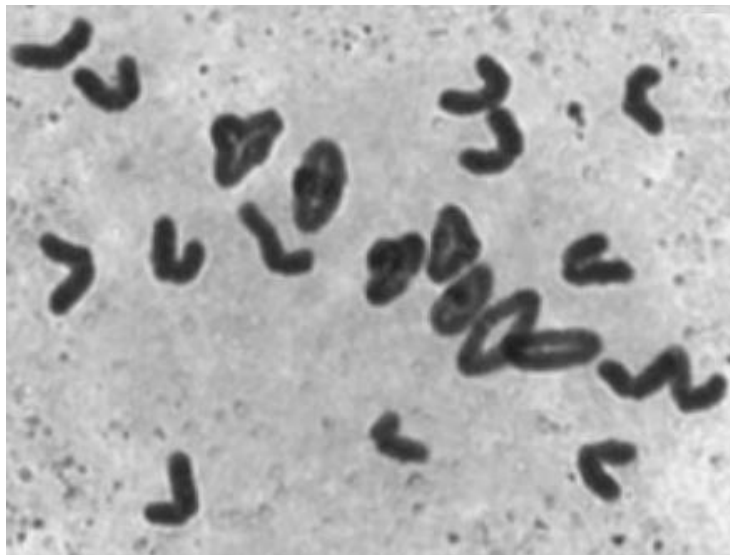


Figure 8 : Plaqué métaphasique montrant 14 univalents chez *Triticum turgidum* ($2n=4x=28$)(Wang *et al.*, 2010).

3. Les multivalents

Pendant la diacynèse et la métaphase I, la translocation non homologue et la formation d'un chiasma terminal entraînent des anomalies aboutissant l'association de plus de deux chromosomes (trivalents, quadrivalents, pentavalents et hexavalents). Ces multivalents pourraient entraîner la production de gamètes aneuploïdes, et donc une baisse de fertilité ou une stérilité complète (Ramsey *et al.*, 2002 ; Kaur *et al.*, 2016).

Généralement, la présence de multivalents est observée chez les polyploïdes (Fig. 3), tels que l'heptaploïde *Brachiaria humidicola*, le tétraploïde *Zea perennis* ou encore l'hybride hexaploïde *Z. luxurians* x *Z. perennis*. Cependant, certains diploïdes tels que *Pennisetum glaucum*, *Zea diploperennis*, *Oryza sativa*, *O. punctata* et *Sorghum bicolor* peuvent également présenter des multivalents (Fig. 9) (Chang *et al.*, 2016 ; Kaur *et al.*, 2013 ; Wang *et al.*, 2013).

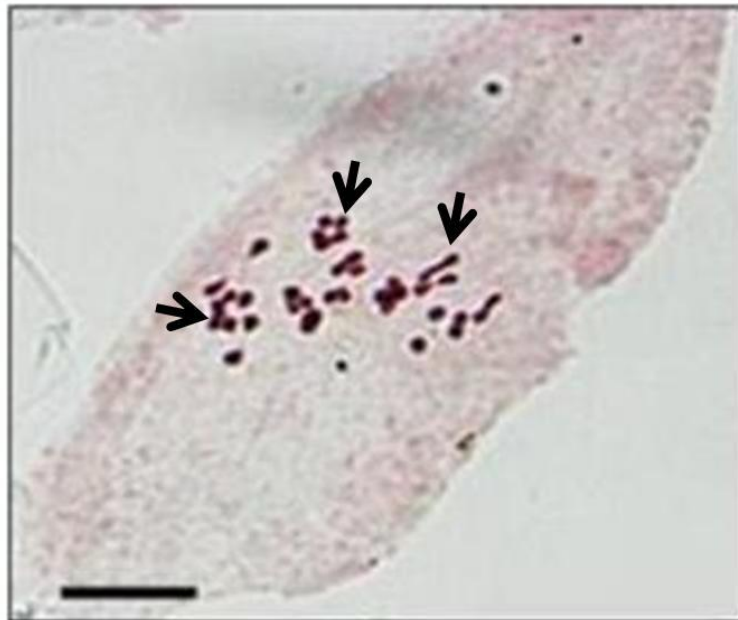


Figure 9 : Plaque métaphasique chez les cellules mères de pollen de *Sorghum bicolor* montrant des multivalents (flèches) (Kaur *et al.*, 2016).

4. Les ponts chromatiques

Cette anomalie est présente dans la majorité des espèces des Poacées. Elle est observable en anaphase où les chromosomes restent liés par des ponts de chromatine, un processus qui pourrait se poursuivre jusqu'à la télophase (Hu *et al.*, 2017) (Fig.10). Ces ponts seraient le résultat d'un fonctionnement anormal aux endroits où les chiasmata sont formés.

La protéine (*MEICAI*) participe à la recombinaison méiotique, elle est indispensable pour la synapsis et la formation bivalente. Le rôle de *MEICAI* dans la méiose est de prévenir la recombinaison méiotique aberrante et réguler la formation de croisement. La perte de cette protéine entraîne une association de chromosomes non homologues, la formation de ponts chromosomiques massifs et une fragmentation (Hu *et al.*, 2017).

L'épaisseur des ponts observés et le nombre de chromosomes impliqués dans leur formation varient selon les différents méiocytes et les génotypes étudiés (Hu *et al.*, 2017). Par exemple chez le genre *Bracharia*, l'espèce *B. decumbens* Stapf, un tétraploïde qui possède des chromosomes retardataires, possède des ponts chromosomiques avec une fréquence de 8.4%, par contre les ponts chromosomiques sont absents dans les deux autres espèces *B. humidicola* et *B. brizantha* même si les chromosomes retardataires sont présents (Daniela *et al.*, 2005).

La présence de ponts avec ou sans fragment reflète des changements structurels tels que des inversions hétérozygotes, des échanges de chromatides, des délétions et des duplications (Ruvalcaba-Ruiz et Rodriguez-Garay, 2002). L'existence de ponts de chromatine avec des fragments d'accompagnement est une preuve indirecte de l'existence d'inversions et résultent généralement d'inversions paracentriques (Brown, 1972 *in* Podio *et al.*, 2012). Les chromosomes agglutinés et la terminaison tardive du chiasma sont également connus pour être des mécanismes générateurs de ponts (Baptista-Giacomelli *et al.*, 2000 *in* Techio, 2006).

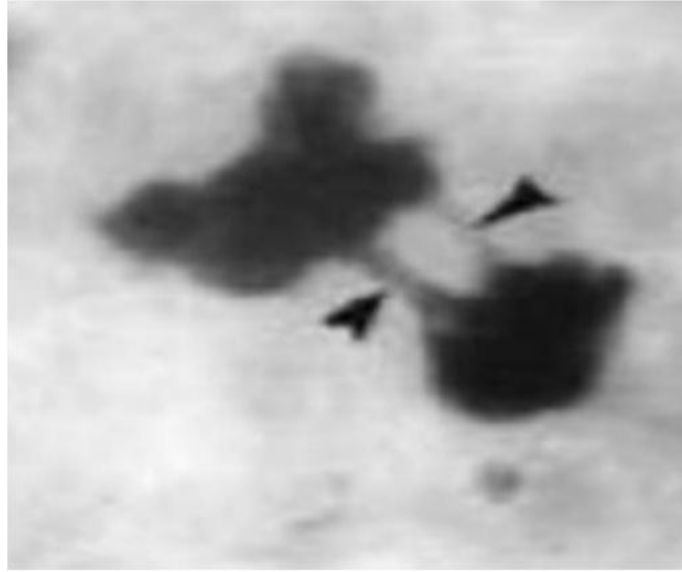


Figure 10 : Cellule méiotique montrant des ponts chromosomiques (têtes de flèches) observée dans des échantillons de riz (*Oryza sativa* L.)(Mohanty *et al.*, 2004).

5. Les divisions asynchrones

A la fin de la métaphase II, les chromosomes d'une des cellules de la diade restent alignés sur la plaque équatoriale, alors que dans l'autre cellule, les chromatides sœurs se séparent, conduisant ainsi, à une division cellulaire asynchrone (Fig. 11).

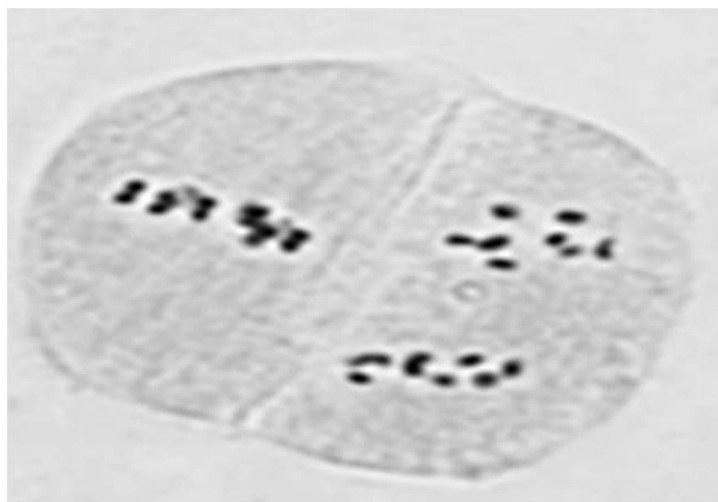


Figure 11 : Cellule en Métaphase II en divisions asynchrones observée dans les microméiocytes des plantes diploïdes de *Brachiaria ruziziensis* (Morais, 2018).

Les cellules avec des chromatides non dispersés sont incapables de progresser dans la méiose. Ainsi, l'anaphase II n'aura pas lieu et les chromatides sœurs ne seront pas libérées. Par conséquent, dans certains cas, cette anomalie peut conduire à la formation de noyaux en télophase II de différentes tailles (contenant des chromosomes avec les deux chromatides sœurs). Cette irrégularité peut s'expliquer par une erreur dans la fixation du kinétochore aux fibres du fuseau, une mutation qui affecte le point de contrôle du fuseau qui arrête la deuxième division méiotique (Risso-Pascotto *et al.*, 2003).

Chez l'heptaploïde *Brachiaria humidicola*, le tétraploïde *B. decumbens* Stapf et le diploïde *B. ruziziensis*, on trouve une fréquence moyenne de divisions asynchrones qui est de 12.2 %, 9.3 % et 20.64 % respectivement. Chez *B. ruziziensis*, le taux d'asynchronie anaphase-télophase atteint 61.02 % (taux le plus élevé). À l'inverse, l'asynchronie métaphase-tétrade présente un taux est de 2.92 % (Risso-Pascotto *et al.*, 2003 ; Kaur *et al.*, 2013). Chez le diploïde *Pennisetum glaucum*, l'asynchronie est de 0.8 %, une fréquence très faible selon Kaur *et al.*, (2013).

6. Les chromosomes retardataires

À l'anaphase I ou à la télophase I, un chromosome est classé comme retardataire (Fig. 12) s'il demeure sur la plaque équatoriale et ne rejoint pas les pôles alors que les autres chromosomes sont correctement séparés (Singhal *et al.*, 2018). Il n'existe pas de définition standardisée du décalage anaphasique. Ainsi, certains considèrent un chromosome comme retardataire uniquement s'il reste immobilisé dans l'interzone, non inclus dans l'un ou l'autre des noyaux fils, devenant un micronoyau. D'autres, définissent un retardataire par sa position anaphasique par rapport aux chromosomes non retardataires, quel que soit son sort final (Gupta *et al.*, 2017).

Les chromosomes retardataires ont une fréquence variable selon le genre ou l'espèce. Chez le genre *Brachiaria*, les trois espèces *B. humidicola*, *B. decumbens* Stapf et *B. brizantha* possèdent des chromosomes retardataires avec un taux élevé qui varie entre 33.16 et 98.1 % selon l'espèce concernée (Boldrini *et al.*, 2009). Contrairement à ces dernières, les espèces telles que *Elymus semicostatus*, ou encore *Bothriochloa pertusa* ou *Chrysopogon serrulatus* Trin ont un taux très faible, de 6.25%, 16.3% et 17.3% respectivement (Rai *et al.*, 2010).



Figure 12 : Cellules mère de pollen en anaphase I montrant des chromosomes retardataires chez *Elymus semicostatus* (barre = 1 μ m) (Singhal *et al.*, 2018).

7. Les micronoyaux

Lors de la télophase I ou II, lorsque les chromatides sœurs séparées se décondensent et l'enveloppe nucléaire se reforme autour d'elles, des chromosomes isolés dans l'espace ou des fragments de chromosomes se décondensent également, formant un petit noyau rond entouré de sa propre membrane nucléaire (Potapova *et al.*, 2017). Ainsi, des chromosomes retardataires ou de la chromatine issue de la cytomixie sont à l'origine de la formation de micronoyaux (Sidorchuk *et al.*, 2016). Le piégeage de la chromatine des chromosomes en retard dans le sillon de clivage semble être un mécanisme courant pour générer des micronoyaux (Potapova *et al.*, 2017).

Les micronoyaux sont présents sur la majorité des espèces de graminées avec une fréquence qui varie entre 2.4 % et 100 %. Une forte fréquence se trouve dans l'espèce *Bracharia decumbens* Stapf (Mendes-Bonato *et al.*, 2001) où les micronoyaux du tétraploïde recouvrent toutes les cellules, alors que l'espèce *Pennisetum glaucum* a un taux faible qui est de 2.4% (Kaur *et al.*, 2013). La figure 13 montre la présence de micronoyaux chez *Hordeum bulbosum* L.

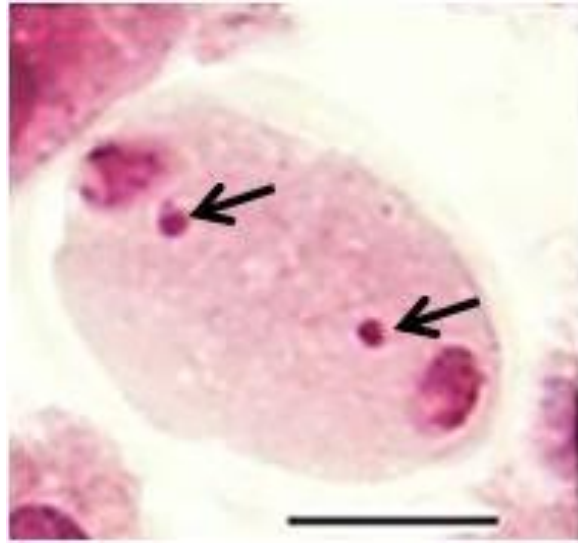


Figure 13 : Cellule mère pollinique de *Hordeum bulbosum* L. montrant deux micronoyaux (flèches) (Feddoul, 2016).

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Le contrôle de la progression du cycle méiotique est un mécanisme complexe qui demande une régulation fine. Au cours de l'interphase et de la méiose, plusieurs protéines, enzymes et complexes entrent en jeu pour le bon déroulement de la régulation méiotique.

Principalement, le cycle méiotique est contrôlé par l'activité CDK/Cyclines et des points de contrôle (Checkpoint). Le complexe CDK/Cyclines agit en déclenchant différentes réactions, permettant, entre autres, de provoquer la condensation des chromosomes, la fragmentation de l'enveloppe nucléaire et la formation du fuseau achromatique. Les points de contrôle interviennent pendant l'interphase et la méiose, et peuvent détecter, potentiellement, des anomalies chromatiques, des mutations génétiques qui affectent la première et la deuxième division méiotique.

Les anomalies chez les différentes espèces de Poaceae sont relativement conséquentes chez certaines et faible chez d'autres. Elles semblent être liées au niveau de ploïdie, chez *Triticum flaksbergeri* ($2n=8x=56$) et *T. aestivum* ($2n=6x=42$) et enfin chez *T. sinskajae* ($2n=2x=14$), les fréquences de cytomixie sont de 10%, 7.2% et de 2.48% respectivement. En effet, chaque niveau de ploïdie plus élevé s'accompagne d'une augmentation du taux de cytomixie, et cette corrélation a pour conséquence la formation d'autres anomalies telles que les micronoyaux et divisions asynchrones. On peut conclure donc que plus la cytomixie est conséquente plus y aura d'anomalies.

Pendant la division réductionnelle, l'association de deux chromosomes homologues est primordiale pour la formation de bivalents afin de subir une ségrégation, mais une mutation au niveau du chiasma (protéines *Asy1* et *Spo11*) provoque une asynapsis ou une synapsis conduisant à la formation d'univalents, par contre la translocation non homologue et la formation d'un chiasma terminal entraîne au contraire la formation de multivalents. Ces anomalies peuvent conduire à la production de gamètes aneuploïdes, par conséquent à une baisse de fertilité, voir une stérilité complète.

Une mutation au sein de la protéine *MEICAI* entraîne une association de chromosomes non homologues, la formation de ponts chromosomiques massifs et une fragmentation, reflétant ainsi des changements structurels tels que des inversions hétérozygotes, des échanges de chromatides importants.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES

Bien que l'aberration méiotique soit répandue chez les graminées, le schéma cytologique de ce phénomène est uniforme dans l'ensemble, toutes les anomalies se suivent et sont connectées, seul le taux varie. Les caractéristiques spécifiques du comportement des noyaux et de la chromatine migrant à travers les canaux cytomictiques, les schémas de formation des micronoyaux et le comportement des chromosomes retardataires et des ponts chromatiques, semblent universels. Ces anomalies méiotiques en tant que phénomène biologique peuvent induire de la variabilité génétique qui, dans un environnement adéquat, peuvent former de nouvelles espèces.

En perspective, bien que les anomalies méiotiques affectent la fertilité des individus, elles sont importantes pour la survie des espèces et nécessaires pour produire des variétés résistantes. L'utilisation de techniques poussées et l'étude approfondie sur le sujet permettra une meilleure compréhension du processus moléculaire de l'évolution et une avancée majeure dans le domaine de la biologie.

Références bibliographiques

- APG IV. 2016.** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants : APG IV. – *Botanical Journal of the Linnean Society* 181 (1) : 1-20.
- Anderson L. K., Hooker K. D., et Stack, S. M.** The distribution of early recombination nodules on zygotene bivalents from plants. *Genetics*, 2001, vol. 159, no 3, p. 1259-1269.
- Baumont R., Aufrere J., et Meschy F.** La valeur alimentaire des fourrages : rôle des pratiques de culture, de récolte et de conservation. *Fourrages*, 2009, vol. 198, no 198, p. 153-173.
- Boldrini, K. R., Micheletti, P. L., Gallo, P. H., et al.** Origin of a polyploid accession of *Brachiaria humidicola* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae). *Genet. Mol. Res.*, 2009, vol. 8, no 3, p. 888-895.
- Calisto V, Fuzinato V, Mendes-Bonato A, et al.** Desynapsis and precocious cytokinesis in *Brachiaria humidicola* (Poaceae) compromise meiotic division. *Journal of genetics*, 2008, vol. 87, no 1, p. 27.
- Crémer S.** Introduction à la reconnaissance des graminées. Fourrages Mieux ASB, Université Joseph Fourier (Grenoble I), 2014.
- Cromer L. Jolivet S. Horlow C. et al.** Centromeric cohesion is protected twice at meiosis, by SHUGOSHINs at anaphase I and by PATRONUS at interkinesis. *Current Biology*, 2013, vol. 23, no 21, p. 2090-2099.
- Cromer L.** Etude de deux régulateurs de l'APC/C et de leurs rôles dans le contrôle du cycle cellulaire et de la cohésion lors de la méiose chez *Arabidopsis thaliana*. 2013. Thèse de doctorat. Université Paris Sud-Paris XI.
- Daniela, M. V., Bonato, A. B. M., Pagliarini, M. S., & Valle, C. B. D.** Abnormal meiotic behavior in *Brachiaria brizantha* (Poaceae) leading to microspore degeneration. *Caryologia*, 2005, 58(4), 396-402.
- Delseny M., Salseb J. Et Cooke R.** La génomique du riz : un outil pour l'amélioration du riz et des autres céréales. *Cahiers Agricultures*, 2013, vol. 22, no 5, p. 466-474 (1).

- Diallo A.** Identification d'une nouvelle fonction de la protéine kinase Aurora-A. Thèse de doctorat. Université Rennes 1. 2013.
- Feddoul D.** Analyse cytogénétique de *Hordeum bulbosum* L. (Poacées) dans la station d'ADEKAR (Béjaïa). Mémoire Master. Université M. MAMMERI de Tizi-Ouzou, 2016, 37p.
- Feytout A.** Régulation dynamique de l'association des cohésines aux chromosomes, établissement et maintien de la cohésion des chromatides sœurs. Thèse de doctorat. Bordeaux 2. 2010.
- Gibson D J.** Grasses and grassland ecology. Oxford University Press, 2009.
- Goldringer I., Bonnin I., et David J.** Rôle de la sélection dans la dynamique de la diversité des Blés cultivés : de la domestication à la sélection moderne au 20ème siècle. Innovations Agronomiques, 2013, vol. 29, p. 1-15.
- Gupta R. C., Gupta A. et Kaur. N.** Meiotic studies in some members of tribe Andropogoneae (Poaceae) from semi desert area of North India. Cytologia, 2017, vol. 82, no 2, p. 105-113.
- Higgins J. D., Sanchez-Moran E., Armstrong S. J. et al.** The *Arabidopsis* synaptonemal complex protein ZYP1 is required for chromosome synapsis and normal fidelity of crossing over. Genes & development, 2005, vol. 19, no 20, p. 2488-2500.
- Horlow C et Doutriaux M.P.** Les mécanismes moléculaires de la méiose chez les plantes. M/S: médecine sciences, 2003, vol. 19, no 6-7, p. 717-723.
- Hu Q., Li Y., Wang H., et al.** Meiotic chromosome association 1 interacts with TOP3 α and regulates meiotic recombination in rice. The Plant Cell, 2017, vol. 29, no 7, p. 1697-1708.
- Jordan P.** Initiation of homologous chromosome pairing during meiosis. Biochemical Society Transactions, 2006, vol. 34, no 4, p. 545-549.
- Juery C.** Expression et régulation épigénétique des gènes homéologues chez le blé tendre. 2020. Thèse de doctorat. Université Clermont Auvergne (2017-2020).

- Julian K.** Caractérisation moléculaire d'inversions péri-et paracentriques et analyse de leurs effets sur la méiose d'individus porteurs hétérozygotes. 2010. Thèse de doctorat. Université de Toulouse, Université Toulouse III-Paul Sabatier.
- Kaur H., Kumari S., et Gupta R. C.** Cytomorphological studies in some members of tribe Paniceae (Poaceae) from district Kangra of Himachal Pradesh (WesternHimalayas). *Cytology and Genetics*, 2013, vol. 47, no 2, p. 93-106.
- Kaur H., Mubarik N., Kumari S., et al.** Meiotic studies in some species of *Pennisetum* Pers. (Poaceae) from the Western Himalayas. *Cytologia*, 2014, vol. 79, no 2, p. 247-259.
- Kaur N. et Gupta R. C.** Anamolous meiotic behaviour in different populations of octaploid *Sorghum bicolor* (L.) Moench from Sirohi District (Rajasthan), India. *Chromosome Botany*, 2016, vol. 11, no 1, p. 21-26.
- Kokubo Y., Nishizaka M., Ube N. et al.** Distribution of the tryptophan pathway-derived defensive secondary metabolites gramine and benzoxazinones in Poaceae. *Bioscience, biotechnology, and biochemistry*, 2017, vol. 81, no 3, p. 431-440.
- Kumar R. et Kumar P.** A new perception about cytomixis : Causes, mécanismes and rôle. *Chromosome Science*, 2018, vol. 21, no 2-4, p. 61-66.
- Lapeyronie A.** Techniques agricoles et productions méditerranéennes : les productions Fourragères Méditerranéennes. *Tome I: Généralités Caractères Botaniques et Biologiques, Edition GP Maisonneuve et Larose (Paris)*, 1982.
- Landmann C.** Rôles et régulations de Polo et BubR1 sur les cassures double-brin de l'ADN en mitose. 2017. Thèse de doctorat. Université de Bordeaux.
- Lara-Gonzalez, Pablo, Westhorpe, Frederick G., et Taylor, Stephen S.** The spindle assembly checkpoint. *Current biology*, 2012, vol. 22, no 22, p. R966-R980.
- Lebart M-C., Mariani J., Furelaud G.** La régulation du cycle cellulaire. Université Pierre et Marie Curie (Paris VI), 2004.
- Le Thi My Anh. et al.** Overview of bamboo biomass for energy production. 2014.
- Luo Q., Li Y., Shen Y. et al.** Tenyears of gene discovery for meiotic event control in rice. *Journal of Genetics and Genomics*, 2014, vol. 41, no 3, p. 125-137.

- Mendes-Bonato A. B., Pagliarini M. S., Silva N. et Valle C. B.** Meiotic instability in invader plants of signal grass *Brachiaria decumbens* Stapf (Gramineae). *Acta Scientiarum*, 2001, 23(2), 619-625.
- Mercadante D. L., Crowley E. A. et Manning A. L.** Live cell imaging to assess the dynamics of metaphase timing and cell fate following mitotic spindle perturbations. *Jove (Journal of Visualized Experiments)*, 2019, no 151, p. e60255.
- Mercier R. Mézar C. Jenczewski, E. et al.** The molecular biology of meiosis in plants. *Annual review of plant biology*, 2015, vol. 66, p. 297-327.
- Mestiri I.** Changements génétiques et épigénétiques en relation avec le comportement méiotique chez les allopolyploïdes de blé (genres *Aegilops* et *Triticum*). 2010. Thèse de doctorat.
- Mieulet D.** Manipulation de la recombinaison chez une plante cultivée, le riz. 2017. Thèse de doctorat. Montpellier Sup Agro.
- Mohanty S., Das A. B., Das P. et al.** Effect of a low dose of aluminium on mitotic and meiotic activity, 4C DNA content, and pollen sterility in rice, *Oryza sativa* L. *Ecotoxicol Mol. Mutagen*, 2004, vol. 41, p. 353-359.
- Morais L. C., Sobrinho F. S. et Techio, V. H.** Comparative microsporogenesis between diploid and tetraploid plants of *Brachiaria ruziziensis* and their progenies. *South African Journal of Botany*, 2018, vol. 119, p. 258-264.
- Morelli M. A. et Cohen P. E.** Not all germ cells are created equal: aspects of sexual dimorphism in mammalian meiosis. *Reproduction*, 2005, vol. 130, no 6, p. 761-781.
- Mursalimov S., Sidorchuk Y., Demidov D. et al.** A rise of ploidy level influences the rate of cytotoxicity in tobacco male meiosis. *Protoplasma*, 2015, vol. 253, no 6, p. 1583-1588.
- Nicolas S. D.** Contrôle génétique de la recombinaison homéologue chez les haploïdes de colza (*Brassica napus* L.). 2007. thèse de doctorat. École nationale supérieure agronomique de rennes.
- Nonomura K. I., Nakano M., Fukuda T. et al.** The novel gene homologous pairing aberration in rice meiosis1 of rice encodes a putative coiled-coil protein required for homologous chromosome pairing in meiosis. *The Plant Cell*, 2004, vol. 16, no 4, p. 1008-1020.

- Pawlowski W. P. et Cande, W. Z.** Coordinating the events of the meiotic prophase. *Trends in cell biology*, 2005, vol. 15, no 12, p. 674-681.
- Podio M., Siena L. A., Hojsgaard D. et al.**, Evaluation of meiotic abnormalities and pollen viability in aposporous and sexual tetraploid *Paspalum notatum* (Poaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 2012, vol. 298, no 9, p. 1625-1633.
- Potapova T. et Gorbsky G. J.** The consequences of chromosome segregation errors in mitosis and meiosis. *Biology*, 2017, vol. 6, no. 1, p. 12.
- Rai P. K., Kumar G, et Tripathi, A.** Induced cytotoxic diversity in maize (*Zea mays* L.) inbred. *Cytology and genetics*, 2010, vol. 44, no 6, p. 334-338.
- Ramsey J., et Schemske D. W.** Neopolyploidy in flowering plants. *Annual review of ecology and systematics*, 2002, vol. 33, no 1, p. 589-639.
- Ricci G. C., Silva N., Pagliarini M. S. et al.** Microsporogenesis in inbred line of popcorn (*Zea mays* L.). *Genet. Mol. Res*, 2007, vol. 6, no 4, p. 1013-1018.
- Risso-Pascotto C. Pagliarini M. S. et Valle, C. B do.** A mutation in the spindle checkpoint arresting meiosis II in *Brachiaria ruziziensis*. *Genome*, 2003, vol. 46, no 4, p. 724-728.
- Ruvalcaba-Ruiz D. et Rodriguez-Garay.** Aberrant meiotic behavior in *Agave tequilana* Weber var. azul. *BMC Plant Biology*, 2002, 1471-2229/2/10.
- Sakuno T et Watanabe Y.** Studies of meiosis disclose distinct roles of cohesion in the core centromere and pericentromeric regions. *Chromosome research*, 2009, vol. 17, no 2, p. 239-249.
- Sampoux J-P., Barre P, Litrico I. et al.** La diversité naturelle des graminées fourragères: une ressource génétique à mieux connaître, préserver et valoriser depuis l'échelle locale jusqu'à l'échelle continentale. *Innovations Agronomiques*, 2013, vol. 29, p. 45-60.
- Sedki W.** Contribution à l'étude cytogénétique d'une population de *Hordeum bulbosum* L. d'Ighzer Amokrane (Béjaïa). Mémoire Master. Université M. MAMMERI de Tizi-Ouzou, 2016, 31p.
- Sidorchuk Y. V., Novikovskaya A. A. et Deineko E. V.** Cytomixis in the cereal (Gramineae) microsporogenesis. *Protoplasma*, 2016, vol. 253, no 2, p. 291-298.

- Singhal V. K., Singh J., Singh H. et al.**, Chromosome count, meiotic abnormalities, pollen fertility and karyotype of *Elymus semicostatus* (Nees ex Steud.) Meld. (Family: Poaceae) from North-west Himalaya. *Caryologia*, 2018, vol. 71, no 4, p. 322-330.
- Stals H. et Inzé D.** When plant cells decide to divide. *Trends in plant science*, 2001, vol. 6, no 8, p. 359-364.
- Subramanian V. V. Et Hochwagen A.** The meiotic checkpoint network: step-by-step through meiotic prophase. *Cold Spring Harbor perspectives in biology*, 2014, vol. 6, no 10, p. a016675
- Tardif S.** Comparaison de l'architecture, du développement et du fonctionnement des Graminées en vue de l'élaboration du modèle générique Cereals. Article de revue, université Claude Bernard Lyon 1, Mai 2019.
- Techio V. H., Davide L. C. et Pereira A. V.**, Meiosis in elephant grass (*Pennisetum purpureum*), pearl millet (*Pennisetum glaucum*) (Poaceae, Poales) and their interspecific hybrids. *Genetics and Molecular Biology*, 2006, vol. 29, p. 353-362.
- Terret M. E. et Wassmann K.** Le point faible méiotique : la première division. *Médecine/sciences*, 2008, vol. 24, no 2, p. 197-204.
- Touati S.** Mécanismes de séparation des chromosomes dans l'ovocyte de souris. 2014. Thèse de doctorat. Université Pierre et Marie Curie-Paris VI.
- Wang C-J., Zhang L-Q., Dai S-F. et al.** Formation of unreduced gametes is impeded by homologous chromosome pairing in tetraploid *Triticum turgidum* × *Aegilops tauschii* hybrids. *Euphytica*, 2010, vol. 175, no 3, p. 323-329.
- Wang M. Wang K. Tang D. et al.** The central element protein ZEP1 of the synaptonemal complex regulates the number of crossovers during meiosis in rice. *The Plant Cell*, 2010, vol. 22, no 2, p. 417-430.
- Wynne C. L. et Vallee R. B.** Cdk1 Phosphorylation of the dynein adapter Nde1 controls cargo binding from G2 to anaphase. *Journal of Cell Biology*, 2018, vol. 217, no 9, p. 3019-3029.
- Yuan W. L. Xingwang, C Y. et al.** Mutation of the rice gene PAIR3 results in lack of bivalent formation in meiosis. *The Plant Journal*, 2009, vol. 59, no 2, p. 303-315.

RESUME

Dans ce document, sont analysés les différents travaux sur le comportement méiotique des cellules mères de pollen dans la famille des graminées. Le comportement méiotique chez des cellules mères polliniques aboutit à la production de gamètes haploïdes. Lors de la méiose, un unique évènement de réplication est suivi de deux divisions afin de réduire la ploïdie. Lors de ces deux divisions, la cohésion entre chromatides sœurs est éliminée de façon séquentielle pour permettre la succession de deux ségrégations de chromosomes équilibrées. La progression du cycle méiotique est contrôlée par des mécanismes nécessitant des protéines spécifiques comme le complexe CDK/Cyclines. Des irrégularités se produisent au cours de ce cycle, des mutations sur des gènes qui sont impliquées dans le processus méiotique, affectant les deux divisions méiotiques, chez de nombreuses espèces. Les aberrations méiotiques produites sont : la cytomixie, des univalents, multivalents, micronoyaux, divisions asynchrones, ponts chromatiques et chromosomes retardataires. Ces anomalies provoquent la stérilité des gamètes due à la variation de leurs constitutions génétiques mais dans certains cas induisent de la variabilité nécessaire à la survie des espèces.

Mot clefs : Méiose, CDK, mécanismes moléculaires, anomalies méiotiques, Poacées

ABSTRACT

In this document, various studies on the meiotic behavior of pollen mother cells in the family grass, are analyzed. Meiotic mechanism in pollen mother cells results in the production of haploid gametes. During meiosis, two divisions to reduce ploidy follow a single replication event. During these two divisions, the cohesion between sister chromatids is sequentially eliminated to allow the succession of two balanced chromosome segregations. The progression of the meiotic cycle is controlled by mechanisms requiring specific proteins such as the CDK/Cyclin complex. Some irregularities occur during this cycle, mutations in genes that are involved in the meiotic process, affecting both meiotic divisions, in several species. The produced meiotic aberrations are cytomixis, univalents, multivalents, micronuclei, asynchronous divisions, chromatic bridges and lagging chromosomes. These abnormalities cause gametic sterility due to the variation of their genetic constitutions but in some cases induce the necessary variability for the survival of the species.

Key words: Meiosis, CDK, molecular mechanisms, meiotic abnormalities, Poaceae.