



HAL
open science

Décryptage du génome de la vigne : Méthodes et résultats (Partie 1/2)

Anne-Francoise A.-F. Adam-Blondon

► **To cite this version:**

Anne-Francoise A.-F. Adam-Blondon. Décryptage du génome de la vigne : Méthodes et résultats (Partie 1/2). La revue des œnologues et des techniques vitivinicoles et œnologiques, 2008, 129S, pp.9-12. hal-02655915

HAL Id: hal-02655915

<https://hal.inrae.fr/hal-02655915>

Submitted on 29 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Décryptage du génome de la vigne: Méthodes et résultats

Partie 1/2

Revue des Oenologues, 129:9-12

Anne-Françoise Adam-Blondon

UMR INRA-CNRS - Université d'Evry - Evry - France.

Malgré l'importance culturelle et économique de la viticulture en France, jusqu'en 2001 les connaissances sur le déterminisme génétique des caractères agronomiques importants étaient extrêmement partielles alors qu'elles avaient explosé durant les 15 années précédentes chez d'autres espèces cultivées comme par exemple la tomate, le maïs ou le riz. Les handicaps à des études génétiques chez cette espèce sont la longueur de son cycle biologique (au moins trois ans sont nécessaires entre le semis d'un pépin et l'obtention de baies) ainsi que le fait que de nombreux caractères agronomiques importants sont complexes, c'est-à-dire contrôlés par plusieurs gènes. La communauté scientifique ne disposait pas non plus des outils nécessaires tels que des collections séquences partielles de gènes exprimés (Expressed Sequence Tags ou ESTs) et des cartes génétiques (Adam-Blondon, 2006).

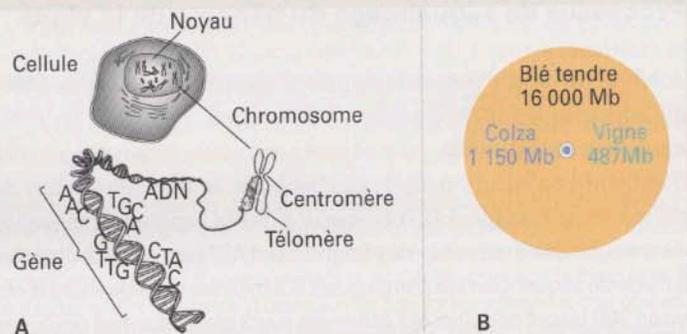
En 1998, une première étape a été franchie avec la décision d'une vingtaine de laboratoires à travers le monde de s'associer pour développer des marqueurs moléculaires de type microsatellites (Simple Sequence Repeats ou SSR) afin de faciliter les études génétiques. Trois ans plus tard, en 2001, les mêmes équipes ont décidé de former un consortium international (International Grape Genome Program ou IGGP; www.vitaceae.org) dont l'objectif était de promouvoir le

développement de ressources et d'outils publiques pour le décodage et la compréhension du fonctionnement du génome de cette espèce. Durant l'été 2005, un accord a été signé sous l'égide de l'IGGP entre la France et l'Italie pour joindre les efforts des deux pays dans cet objectif (www.genoscope.cns.fr/vitis et www.vitisgenome.it). L'IGGP a donc été très efficace puisqu'en 6 ans la vigne est passée du statut d'espèce sous-étudiée à la quatrième espèce végétale dont le génome a été entièrement séquencé. Nous allons décrire ici comment ceci a été réalisé. Dans un prochain article, l'intérêt de disposer de séquence du génome pour la recherche viticole sera détaillé. Brevement, sa connaissance permet maintenant de mettre en place des outils extrêmement puissants pour explorer comment la vigne s'adapte à son environnement (agents pathogènes, milieu physique), pour mieux étudier et exploiter les ressources génétiques naturelles aussi bien chez *Vitis vinifera* que dans l'ensemble des *Vitaceae* et pour proposer des innovations à la viticulture en terme de lutte contre les pathogènes, de suivi de la qualité de la vendange, d'adaptation au changement climatique...

Que savait-on du génome de la vigne avant son décodage complet?

La vigne cultivée, *Vitis vinifera*, comprend 19 paires de chromo-

Encadré 1: Génome et code génétique.



A. Le génome correspond à l'ensemble des chromosomes d'une espèce. Ces chromosomes sont contenus dans le noyau des cellules qui constituent les tissus végétaux et animaux. Toutes les cellules d'un organisme contiennent la même information génétique qui est codée par les chromosomes. Les chromosomes sont constitués d'un filament d'ADN enroulé autour de protéines (non figurées sur le schéma) le tout étant sous une forme plus ou moins compacte suivant les besoins de la cellule. L'ADN est lui-même constitué de l'enchaînement de quatre acides desoxyribonucléiques ou plus simplement appelés bases A, T, G, C. Les triplets de ces bases codent pour les acides aminés dont l'enchaînement constitue les protéines. L'ensemble des bases codant pour une protéine complète constitue un gène. Le décodage ou séquençage complet d'un génome consiste donc à obtenir la séquence complète de l'enchaînement en bases de tous ses chromosomes. Chez les plantes comme chez les animaux, les chromosomes vont par paires qui contiennent les mêmes gènes dans le même ordre mais avec des versions éventuellement différentes. Schéma réalisé d'après www.jesuiscultive.com/spip.php?article32.

B. Chez les plantes, les tailles des génomes (en millions de paires de bases ou Mb) sont extrêmement variables. La taille des génomes du blé, du colza et de la vigne sont représentés à l'échelle. Le génome de la vigne est un petit génome, ce qui en rend le décodage assez aisé par rapport à d'autres plantes cultivées comme le blé. Le nombre de gènes varie peu d'une espèce à l'autre et n'est en tout cas pas directement proportionné à la taille de son génome. Deux phénomènes expliquent les différences de taille de génomes chez les plantes: la quantité de séquences répétées et la polyploïdie. Le blé tendre par exemple est hexaploïde: son génome est constitué de l'addition de trois génomes d'espèces ancestrales. Son génome est également extrêmement riche en séquences répétées (99 % contre 41 % chez la vigne).

somes (photo 1). Des études en cytométrie de flux ont permis d'estimer que ces chromosomes sont constitués d'environ 475 millions de bases (Lodhi et Reisch 1995) dont l'enchaînement constitue la séquence du génome. Le génome de la vigne est un petit génome pour une plante (encadré 1), ce qui en rend le décodage possible. En revanche, de nombreuses études ont montré que la vigne est très hétérozygote (Adam-Blondon, 2007 pour revue; Velasco et al., 2007). En effet, les deux chromosomes d'une même paire ont une très forte probabilité de présenter des versions différentes, appelées allèles, des gènes qu'ils portent. Ce polymorphisme allélique se manifeste sous la forme de variations de séquence qui peuvent dans certains

cas conduire à une modification de la composition en acides aminés de la protéine pour laquelle ces gènes codent et donc en affecter la fonction. La variation de séquence entre chromosomes homologues est encore plus importante dans la partie du génome qui ne code pas pour des protéines. Lorsqu'on extrait les chromosomes d'une variété de vigne, on obtient donc un mélange de deux versions de la séquence du génome, ce qui pose des problèmes techniques pour la déchiffrer. Pour contourner cette difficulté et dans l'objectif de produire une séquence de référence de très haute qualité, un individu quasiment homozygote, c'est-à-dire un individu dont les séquences des chromosomes d'une paire donnée sont quasiment identiques (**encadré 2**) a donc été choisi pour cette opération par le consortium public franco-italien. Il faut noter qu'un projet concurrent privé a choisi de séquencer le génome de la variété Pinot Noir qui est donc très hétérozygote (Velasco et al., 2007).

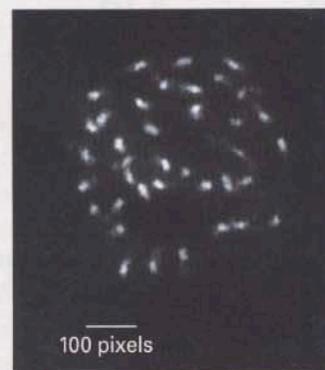
Processus de séquençage du génome de la vigne

L'objectif est donc d'obtenir la séquence complète en bases de l'ADN qui constitue les 19 chromosomes de la vigne. Pour cela, les chromosomes sont purifiés, puis séparés en quatre lots qui vont être fragmentés de façon à générer des banques de fragments d'ADN de différentes tailles (**figure 1**). Pour chacune de ces banques, la séquence de chacune des extrémités des fragments d'ADN est ensuite obtenue à l'aide de séquenceurs automatiques. 6.2 millions de séquences d'environ 700 bases ont ainsi été obtenues par 3 plates-formes équipées

pour réaliser ce type d'expérience à très haut débit (Jaillon et al., 2007). Le jeu a ensuite consisté à rechercher des chevauchements entre ces séquences à l'aide de logiciels d'assemblage et à ainsi progressivement reconstruire des séquences plus longues appelées *contigs* qui peuvent à leur tour être organisées entre elles en *super-contigs* (**figure 1**).

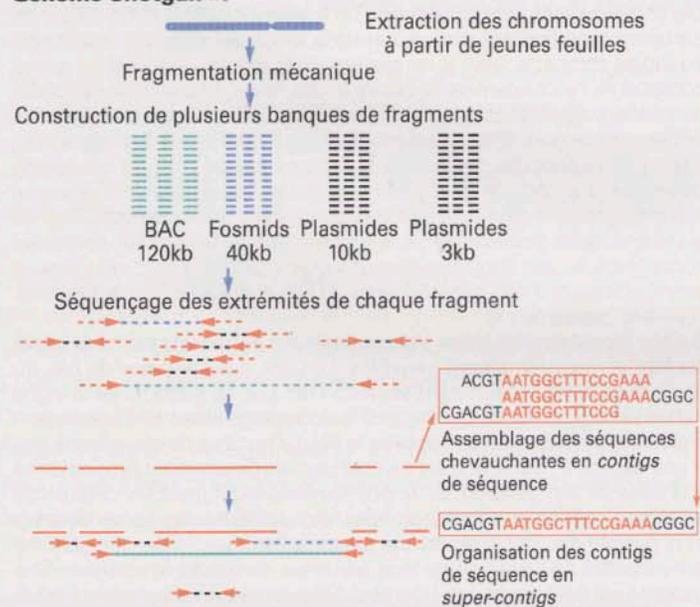
Ce travail est réalisé par des logiciels qui demandent un matériel informatique puissant. Plus le nombre de séquences d'extrémités de fragments est important, plus les *contigs* sont longs, moins il y a de trous dans la séquence et plus le taux d'erreur de la séquence est faible car chaque base aura été séquencée plusieurs fois. Ceci est généralement exprimé en terme de couverture du génome, c'est-à-dire du nombre de fois où la taille du génome en nombre de bases est représentée dans le

■ **Photo 1 : Étalement des chromosomes en métaphase du Pinot Noir, préparés à partir de pointes racinaires de plantules *in vitro* et colorés au DAPI.**



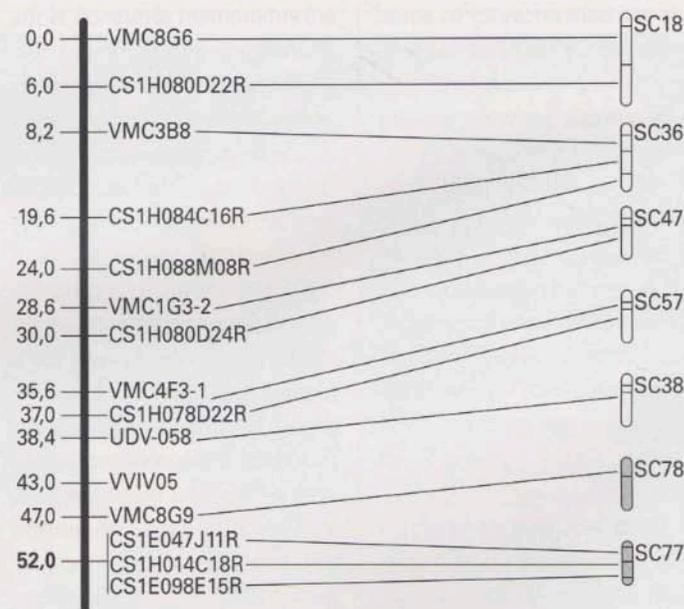
nombre total de bases séquencées. Dans le but d'obtenir une séquence de référence de haute qualité, l'objectif du consortium franco-italien est d'obtenir un ensemble de séquences correspondant à 12 fois (12X) la taille du génome de la vigne (objectif atteint en juillet 2007) et un premier

■ **Figure 1 : Processus de séquençage de l'ensemble des chromosomes d'une espèce par la méthode dite « Whole Genome Shotgun ».**



L'ADN qui constitue les chromosomes est purifié puis réparti dans plusieurs lots. Chaque lot est alors fragmenté de façon à obtenir des banques de fragments d'ADN de 120000 bases (120kb) à 3000 bases (3kb). Les fragments sont insérés dans des vecteurs adaptés à leurs tailles respectives: chromosomes artificiels de bactéries (BAC) pour les fragments de 120kb; fosmidès pour les fragments de 40kb et plasmides pour les fragments de 10kb ou 3kb et l'ensemble est introduit dans des bactéries, pour constituer ce qu'on appelle des banques de fragments d'ADN génomique. La séquence des extrémités de l'ensemble des fragments de chacune des banques est ensuite obtenue de façon industrielle et à l'aide de séquenceurs automatiques (les fragments d'ADN génomique sont symbolisés par des traits pointillés noirs, bleus et verts et les séquences de la séquence de leurs extrémités par des flèches rouges). L'ensemble de ces séquences courtes (600-700bp en moyenne) est ensuite analysé pour rechercher des chevauchements entre elles et progressivement reconstruire une séquence plus longue (*contig*; symbolisés par des traits rouges). Une partie des *contigs* de séquence pourra être ordonnée et reliée entre elle par les séquences des deux extrémités d'un fragment. L'ensemble des *contigs* ainsi ordonné et orienté forme un *super-contig* de séquence. La taille du trou entre deux *contigs* successifs d'un *super-contig* peut être estimée à partir de taille du fragment qui a servi à faire le pont entre les eux.

■ **Figure 2 : Alignement et orientation des super-contigs de séquence le long des chromosomes de la vigne: exemple du chromosome 12.**



Une carte génétique de la vigne est d'abord construite (barre noire à gauche) dans laquelle l'ordre de marqueurs moléculaires (ici des marqueurs microsatellites: leur nom est indiqué à droite de la barre grise) entre eux sur les chromosomes est déterminé à partir de leur ségrégation dans une population de pleins frères (ici obtenue à partir d'un croisement entre Syrah et Grenache).

Sur une carte génétique, la distance entre marqueurs est estimée en pourcentage de recombinants et l'unité est le cM (à gauche de la barre noire). La séquence des marqueurs est ensuite recherchée sur l'ensemble des *super-contigs* de séquence génomique. Les *super-contigs* sont symbolisés par des barres blanches et grises à droite et les séquences des marqueurs sont indiquées par un trait horizontal.

Il faut au moins un marqueur par *super-contig* pour les ordonner entre eux et deux marqueurs par *super-contig* pour les orienter. Les *super-contigs* non orientés dans cet exemple sont indiqués en gris. Dans le cas du *super-contig* sc77, trois marqueurs génétiques ont été cartographiés mais au même endroit sur la carte génétique, si bien qu'ils se comportent comme s'il n'y avait qu'un seul marqueur.

brouillon de qualité a été publié aux deux tiers du parcours (8X) comprenant 3514 super-contigs et couvrant 487Mb pour permettre à la communauté scientifique de commencer à travailler avec la séquence du génome (Jaillon et al., 2007).

Les *supers-contigs* doivent à leur tour vont être ordonnés et orientés le long des chromosomes de la vigne par l'intermédiaire d'une carte génétique. La séquence des marqueurs génétiques est recherchée dans séquence des super-contig et il en faut au moins deux pour placer et orienter un super-contig (figure 2).

Une séquence par chromosome est ainsi générée. Cette séquence est en générale incomplète, puisqu'il reste des trous de taille connue entre *contigs* et de taille inconnue entre super-contigs. Les trous les plus grands correspondent entre autres, aux télomères et aux centromères des chromosomes (encadré 1) qui sont extrêmement riches en séquences répétées dans lesquelles les logiciels d'assemblage se perdent. Ces parties de chromosomes ont un rôle dans la conservation de l'intégrité des chromosomes et dans leur tri par paires lors des divisions cellulaires, plus que dans la physiologie de la plante. La connaissance de leur séquence n'est pas donc *a priori* pas importante pour l'identification des gènes impliqués dans la variation de caractères agronomiques.

L'annotation du génome: identification des gènes sur la séquence des chromosomes

La séquence 8X obtenue par le consortium constitue un enchaînement de 487 millions de bases dans lequel il s'agit d'identifier des « mots » codant pour des protéines. Cette étape est réalisée par des logiciels qui vont compiler un certain nombre d'informations pour prédire la présence d'une séquence d'ADN codant pour une protéine et sa structure

en intron et exons (encadré 3). Cette opération, lorsqu'elle est réalisée à l'échelle d'un génome complet est extrêmement gourmande en ressources informatiques (mémoire et puissance de calcul).

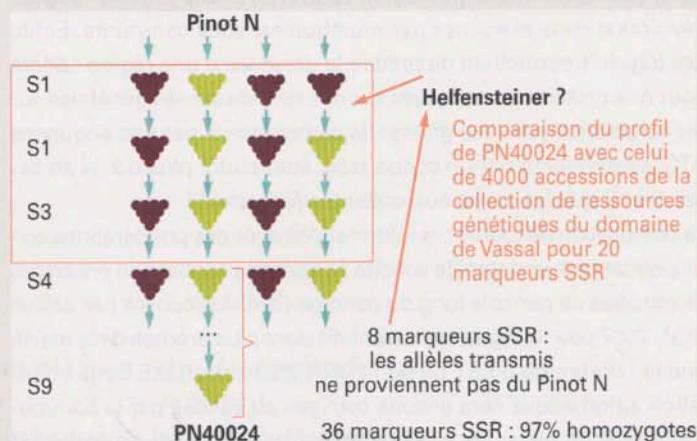
La première étape du processus d'annotation consiste à repérer et masquer les séquences répétées qui peuvent brouiller la détection des gènes. Par la suite, plusieurs couches d'informations vont être recherchées dans la séquence du génome et compilées.

Tout d'abord, les ESTs et flicDNA (encadré 3) disponibles dans les bases de données publiques vont être recherchées sur la séquence. Un des premiers succès de l'IGGP avait été de fortement stimuler la production et la mise à disposition dans les bases de données internationales d'ESTs (Adam-Blondon, 2006) et plus de 190000 ESTs de vigne étaient disponibles pour la première annotation du génome de la vigne.

Le consortium franco-italien a par ailleurs l'objectif de produire 100 000 flicDNA et environ 48000 étaient disponibles pour l'annotation de la version 8X du génome de la vigne (Jaillon et al., 2007). Enfin, il est possible aussi d'utiliser des séquences EST ou flicDNA d'autres plantes en prenant quelques précautions dans l'utilisation de cette information. La connaissance préalable de ces séquences de gènes exprimés est cruciale pour l'obtention de modèles de gènes corrects à la fin de l'annotation avec une structure en intron et exons qui corresponde à la réalité (encadré 3).

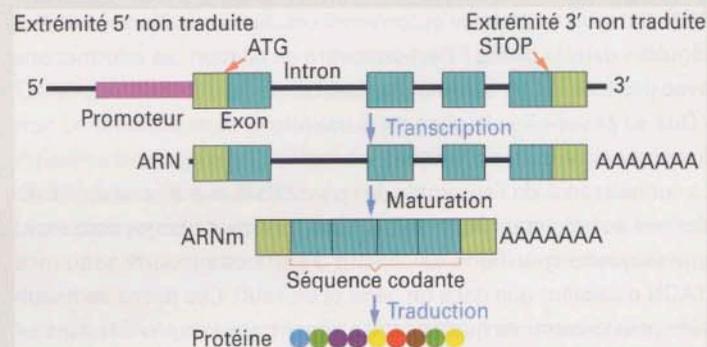
La deuxième couche d'information consiste à traduire l'ensemble de la séquence du génome en protéines potentielles et à les comparer avec des séquences de protéines déjà disponibles dans les bases de données (en général provenant d'autres espèces). Le troisième type d'information correspond à la recherche de zones dont la séquence est conservée entre différentes espèces végétales dont le génome est déjà

Encadré 2: Obtention de la lignée quasi homozygote de vigne dont le génome a été séquencé par Bronner et Oliveira (1991) à l'INRA de Colmar.



Un Pinot Noir a été autofécondé et les pépins obtenus ont été semés pour donner la génération S1. Chaque individu S1 a été à son tour autofécondé pour produire la génération S2. Un descendant S2 par plante S1 est à son tour autofécondé pour obtenir la génération S3 et ainsi de suite jusqu'en génération S9. Le taux d'homogénéisation des chromosomes homologues a été estimé à 97 % sur la génération S9 à l'aide de marqueurs microsatellites (Jaillon et al 2007). Ces mêmes marqueurs ont permis de montrer qu'un pollen étranger avait fécondé les plantes (au lieu d'une auto-fécondation) entre la génération S1 et S3 et de montrer que ce « père » est sans doute l' Helfensteiner. L'individu très homozygote qui a été choisi dans la génération S9, PN40024, est donc probablement dérivé d'un croisement entre l' Helfensteiner et le Pinot Noir. Il faut noter que ce processus d'obtention de lignées homozygotes, très courant en amélioration des plantes annuelles (blé, tomate, melon...), est extrêmement long chez une plante pérenne comme la vigne puisqu'il faut au moins trois ans entre chaque génération. De plus, les organismes hétérozygotes (comme l'homme ou la vigne) subissent ce qu'on appelle une dépression de consanguinité lors d'autofécondations ou de croisements consanguins, c'est-à-dire que les descendance ainsi obtenues sont peu vigoureuses ou présentent des maladies génétiques. Ceci est lié au fait que des versions délétères des gènes peuvent être conservées à l'état hétérozygote (une version délétère du gène et une version normale) sans porter préjudice à la plante puisque la version normale s'exprime. Lors d'une autofécondation, les versions délétères ont une chance sur quatre de se retrouver à l'état homozygote dans la descendance et donc de s'exprimer. Mais cette même descendance a également une chance sur quatre de présenter le « bon » allèle à l'état homozygote: on peut donc au cours des générations d'autofécondation finir par sélectionner des individus qui ne possèdent plus aucun allèle délétère: c'est ce qui a été réalisé dans le cas de l'individu PN40024 qui a une vigueur normale.

Encadré 3: Du gène à la protéine.



Chez les organismes supérieurs, dont les plantes font partie, les gènes ont une structure complexe avec une alternance d'exons qui portent la séquence codant pour la protéine et d'introns qui correspondent à une séquence non codante. Les gènes sont d'abord recopiés sous forme d'ARN non matures. La machinerie cellulaire supprime ensuite les introns pour donner un ARN mature (ARNm). Les ARNm sont alors « lus » par les ribosomes qui les « traduisent » en protéines. Il est possible de purifier spécifiquement les ARNm produits dans un organe et d'en obtenir la séquence. Cette séquence est en générale partielle (EST) car les ARNm sont des molécules très instables et il est difficile d'en obtenir la molécule complète: pour cela, il faut mettre en œuvre des protocoles d'extraction particuliers qui permettent d'enrichir les ARN extraits en ARNm pleine longueur (flicDNA).

séquencé (dans la pratique *Jaillon et al., 2007* ont utilisé le génome d'*Arabidopsis*, du riz et du peuplier): elles ont en effet de fortes chances de correspondre à une région codant pour une protéine et dont l'évolution de la séquence par mutation est sous contrainte. Enfin, des logiciels permettent de prédire la présence d'une région codant pour une protéine en se basant sur des connaissances générales sur les caractéristiques des gènes: ils commencent par une séquence ATG, se terminent par un codon stop, sont plutôt plus riches en bases G et C que les zones non codantes (**encadré 3**).

La compilation de toutes ces informations avec des pondérations correspondant à leur degré de solidité permet de proposer un ensemble de modèles de gènes le long du génome (30434 proposés par *Jaillon et al., 2007* pour la vigne) qui seront d'autant plus proches de la réalité que le nombre de d'EST ou de fcdDNA était important. Cette annotation automatique sera ensuite corrigée ou validée par la communauté scientifique au cours des années (il y a toujours des nouvelles versions améliorées de l'annotation de la séquence du génome de la plante modèle *Arabidopsis thaliana* qui sont proposées, 8 ans après la publication de la première version; Arabidopsis Genome Initiative 2000). Il est donc important d'organiser cette annotation autour d'une base de données centralisée et de façon coordonnée. En ce qui concerne le génome de la vigne, c'est la plateforme de bio-informatique végétale nationale de l'INRA (URGI; <http://urgi.versailles.inra.fr>) sous l'égide de l'IGGP qui sera en charge de faciliter et maintenir cette expertise manuelle et de diffuser régulièrement des versions de l'annotation dans les bases de données internationales.

Comment déterminer la fonction de 30000 gènes ?

La connaissance de 30000 modèles de gène ne renseigne pas nécessairement sur leur fonction. Par exemple, alors que la séquence complète du génome de la plante modèle *Arabidopsis thaliana* a été publiée en 2000, la fonction d'environ 40 % de ses gènes reste encore totalement mystérieuse, et ce malgré le travail d'une communauté scientifique internationale extrêmement importante. Les biologistes doivent donc maintenant s'attacher à croiser plusieurs types d'informations parmi lesquelles:

- Y a-t-il un gène équivalent chez une autre plante et si oui que sait-on de sa fonction ?
- Dans quel organe et sous quelle condition le gène est-il transcrit en ARN et traduit en protéine et comment ces deux opérations sont-elles régulées dans la plante ? Peut-on mettre en relation ces informations avec des teneurs en métabolites particuliers ?
- Que se passe-t-il si le gène est surexprimé, sous-exprimé ou non fonctionnel dans une plante ?

La connaissance de l'ensemble des gènes de la vigne permet d'aborder ces questions de façon exhaustive à l'aide de puces contenant une étiquette spécifique de chacun d'entre eux (courte séquence d'ADN n'existant que dans un gène et un seul). Ces puces sont utilisées pour déterminer quels sont les gènes transcrits en ARN dans tel organe et sous tel stress. On peut également déterminer l'ensemble des protéines ou des métabolites contenus dans ce même organe (*Adam-Blondon, 2007*). En ce qui concerne l'étude des protéines, il faut noter qu'il n'est possible de les identifier dans leur ensemble que lorsque la séquence complète du génome de l'espèce correspondante est connue et cela est donc possible maintenant chez la vigne. Sinon, de nombreuses protéines de l'échantillon restent indéterminées. Mais le goulet d'étranglement de la détermination de la fonction des gènes chez la vigne reste l'étude indispensable de l'effet du gène lorsque son expression normale est artificiellement modifiée ou complè-

tement supprimée. En effet, ceci nécessite la création de vignes transgéniques dans lesquelles on a introduit une version modifiée du gène pour le sur-exprimer ou bien un fragment d'ADN qui va stimuler des mécanismes naturels d'extinction spécifique de gènes (que les plantes utilisent pour lutter contre les virus). Or les vignes transgéniques restent longues à obtenir (1 an environ) et si le gène d'intérêt est exprimé dans les baies, il faut encore attendre 2 ou 3 ans avant de pouvoir observer le résultat. Une autre solution consiste à créer de grandes collections de plusieurs milliers de mutants artificiels obtenus en traitant des pépins avec un agent mutagène. Les plantes portant une version mutée du gène d'intérêt seront recherchées pour les étudier (*Dalmais et al., 2008*). Là encore, la création de telles collections chez des plantes pérennes hétérozygotes, si elle n'est pas impossible, reste beaucoup plus lourde que chez les plantes annuelles. Ces travaux indispensables sont néanmoins engagés en même temps que des recherches pour tenter d'en simplifier les étapes comme par exemple la création d'une vigne naine à cycle biologique plus court (6 mois entre le semis du pépin et l'obtention de baies) et manipulable dans des expériences de transformation (*Boss et Thomas, 2002*).

Familles multigéniques et caractères agronomiques

De nombreux gènes appartiennent à des familles multigéniques qui se sont formées par duplication qu'un gène en plusieurs copies dans le génome. Chacune des copies a ensuite évolué par mutations, conduisant soit à la modification de la fonction du gène, soit à une régulation spécifique dans un organe ou à un stade développement particulier ou sous un stress donné. Il est donc crucial lorsqu'on veut comprendre le rôle d'une famille de

gènes dans un caractère physiologique d'en étudier l'ensemble des membres en parallèle (*Cas-tellarin et al., 2006*).

Certaines familles de gènes peuvent avoir subi une expansion particulièrement importante dans certains organismes et ont donc un intérêt particulier. C'est ce qui a été observé chez la vigne par *Jaillon et al., (2007)* pour la famille des gènes codant pour des stilbènes synthases et celle codant pour les terpènes synthases. Dans les deux cas, les familles sont respectivement dix et deux fois plus importantes chez la vigne que chez *Arabidopsis*. Il va être très intéressant maintenant d'étudier l'expression de l'ensemble de ces gènes dans différents organes (feuilles, baies, racines), à différents stades de développement (dans des baies de fermeture de la grappe à la maturité complète), sous différents stress (pathogènes, stress hydrique...) pour comprendre quel est leur rôle respectif.

Cette étude sera ensuite complétée par l'étude des allèles existant dans les ressources génétiques pour chacun des gènes et leur association avec la variation d'un caractère agronomique. Par exemple, certaines terpènes synthases sont impliquées dans la synthèse de composés aromatiques des baies de raisin. Il est maintenant possible de regarder si la présence d'un allèle particulier dans les collections de ressources génétique de vigne d'un des gènes codant pour une terpène synthase peut-être corrélée avec une différence d'arôme. La connaissance du génome de la vigne n'est donc que le début d'une histoire riche en découvertes. ■

NDLR: La deuxième partie de cette étude sera publiée dans le numéro 130 de la Revue des Œnologues (janvier 2009).

NDLR: Les références bibliographiques concernant cet article sont disponibles sur simple demande auprès de la Revue des Œnologues.
- Par courrier: joindre une enveloppe affranchie, avec les références de l'article
- Sur internet: www.oeno.tm.fr