

## Diversité et évolution des caféiers à la lumière de la génomique

Philippe Lashermes  
Marie-Christine Combes  
Alexis Dereeper  
Alberto Cenci

IRD  
UMR RPB  
(Cirad, IRD, université Montpellier II)  
BP 64501  
34394 Montpellier cedex 5  
France  
<philippe.lashermes@ird.fr>  
<marie-christine.combes@ird.fr>  
<alexis.dereeper@ird.fr>  
<alberto.cenci@ird.fr>

### Résumé

Les caféiers présentent une diversité considérable en termes de morphologie, de phénologie et d'adaptation écologique. Différentes études moléculaires ont été entreprises afin de préciser l'histoire évolutive du génome des caféiers ainsi que la phylogénie et les modalités de diversification du genre *Coffea*. Ainsi, il apparaît que les espèces de caféiers résultent d'une explosion radiative récente. Une faible divergence nucléique ainsi qu'une quasi parfaite colinéarité au niveau des gènes sont observées entre espèces. Les modalités de régulation de l'expression des gènes joueraient un rôle central dans la diversification des caféiers. Des analyses suggèrent que les Astéridées (par exemple les caféiers) et les Rosidées (par exemple la vigne) dérivent d'un même génome ancestral paléohexaploïde, et qu'aucun événement de duplication globale n'aurait eu lieu ultérieurement au cours de la lignée évolutive conduisant aux caféiers. Ces nouvelles connaissances permettent de nouvelles stratégies pour l'identification de gènes d'importance agroéconomique, et devraient conduire à une plus grande efficacité des programmes d'amélioration.

**Mots clés :** biodiversité ; évolution ; génome ; polyploïdie ; séquence nucléotidique.

**Thèmes :** amélioration génétique ; productions végétales.

### Abstract

#### Diversity and evolution of coffee trees in light of genomics

Coffee trees exhibit considerable diversity in terms of morphology, phenology and ecological adaptation. Several molecular studies have been undertaken in order to specify the evolutionary history of the coffee genome as well as the phylogeny and the diversification of the *Coffea* genus. The coffee tree species appear to result from a rapid and radial mode of speciation. Both a low sequence divergence and an almost perfect collinearity are observed between species. The gene expression regulatory mechanisms played a key role in the diversification and adaptive capacity of the coffee tree. Furthermore, comparative sequence analyses suggest that asterids (e.g. coffee trees) and rosids (e.g. grapevine) derive from the same paleo-hexaploid ancestral genome. No additional polyploidization events were detected in the *Coffea* lineage. This new knowledge on the coffee genome results in the possibility of improved strategies towards identifying and analysing agro-economically important genes, and should lead to a higher efficiency in plant breeding programmes.

**Key words:** biodiversity; evolution; genome; nucleotide sequence; polyploidy.

**Subjects:** genetic improvement; vegetal productions.

Les caféiers appartiennent à la famille des Rubiaceae et constituent la tribu des Coffeae (Davis *et al.*, 2006). Ils présentent une diversité considérable en termes de morphologie, de phénologie et

Pour citer cet article : Lashermes P, Combes MC, Dereeper A, Cenci A, 2012. Diversité et évolution des caféiers à la lumière de la génomique. *Cah Agric* 21 : 134-42. doi : 10.1684/agr.2012.0555

Tirés à part : Ph. Lashermes

d'adaptation écologique. Sur la base de caractéristiques florales, on distingue deux genres, *Coffea* (112 espèces) et *Psilanthus* (22 espèces). Toutefois, une intégration des espèces du genre *Psilanthus* au sein du genre *Coffea* a été récemment proposée (Davis *et al.*, 2011). Les deux genres sont endémiques de la zone intertropicale d'Afrique. Par ailleurs, des espèces du genre *Coffea* sont aussi présentes à Madagascar, dans l'archipel des Comores et les îles Mascareignes, tandis que des espèces du genre *Psilanthus* se retrouvent en Asie du Sud-Est et Océanie. Les recherches se sont principalement focalisées sur les espèces du genre *Coffea* sous genre *Coffea* qui englobe la majorité des espèces de caféier (c'est-à-dire 95) dont les deux espèces d'importance économique, *C. arabica* et *C. canephora*. Les espèces appartenant au genre *Coffea* sont toutes diploïdes ( $2n = 22$ ) à l'exception de l'espèce

*C. arabica* qui est tétraploïde ( $2n = 4X = 44$ ). La biodiversité des caféiers aujourd'hui menacée par la déforestation constitue une ressource précieuse pour les programmes d'amélioration génétique (Labouisse et Adolphe, 2012). Dans le cadre du développement d'une agriculture écologiquement intensive, l'étude, la préservation et l'utilisation raisonnée des ressources génétiques des caféiers apparaissent comme des enjeux majeurs, et pour cela une bonne connaissance du génome des caféiers est essentielle. Au cours des dernières années, les techniques de séquençage des génomes et d'analyse de l'expression des gènes se sont considérablement améliorées (Delseny, 2009a ; Quétier *et al.*, 2006). Bien que le caféier n'ait pas encore totalement bénéficié de l'apport de ces progrès technologiques, notre connaissance de son génome a notablement progressé. Le présent article vise à présenter les

principaux résultats obtenus récemment par des équipes du Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (Cirad) et de l'Institut de recherche pour le développement (IRD) sur l'origine, la diversité et l'évolution génomique des caféiers.

## Une histoire récente

De nombreuses analyses moléculaires ont été entreprises afin de préciser la phylogénie et les modalités de diversification du genre *Coffea*. En particulier, l'ADN chloroplastique a été utilisé afin de préciser la systématique et la position des caféiers au sein des Rubiacées (Maurin *et al.*, 2007 ; Anthony *et al.*, 2010 ; Davis *et al.*, 2011). La tribu des Coffeae appartient à la sous-famille des Ixoroideae (*figure 1*). Alors que des hybrides interspécifiques relativement fertiles

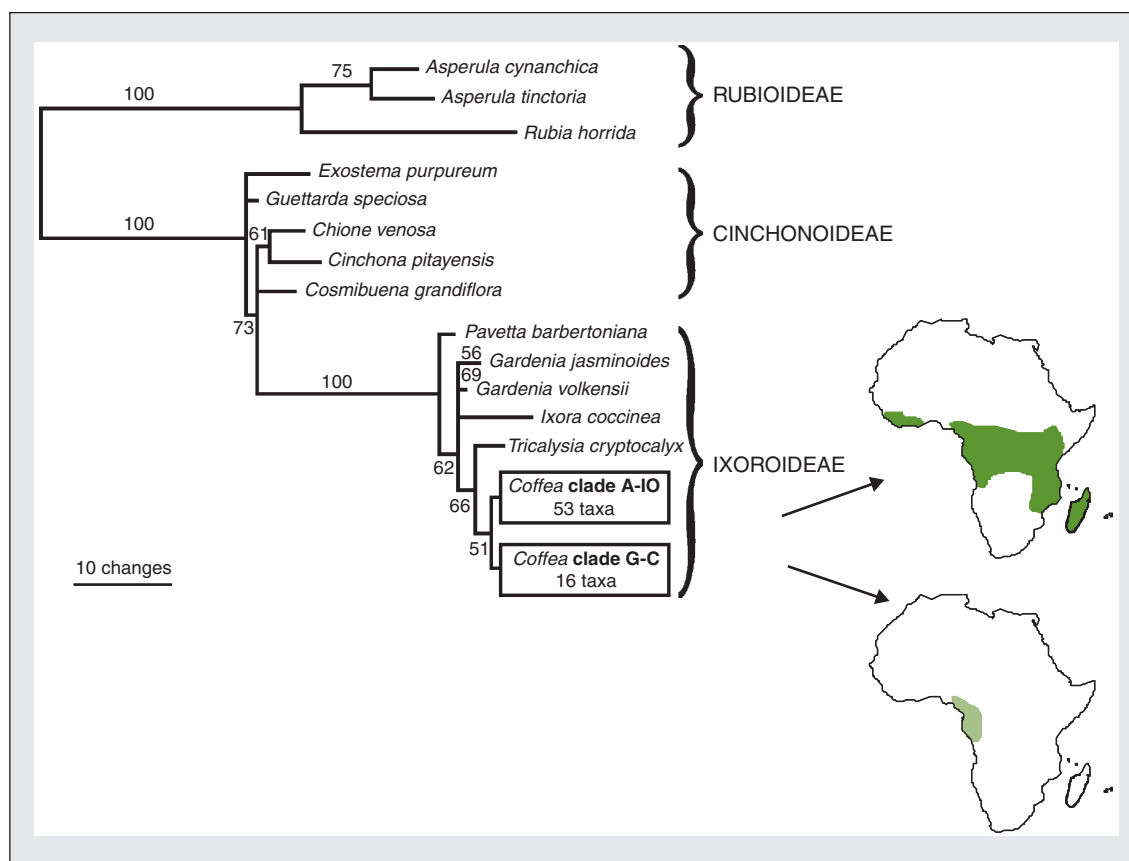


Figure 1. Phylogénie moléculaire des caféiers sur la base de l'analyse de l'ADN chloroplastique.

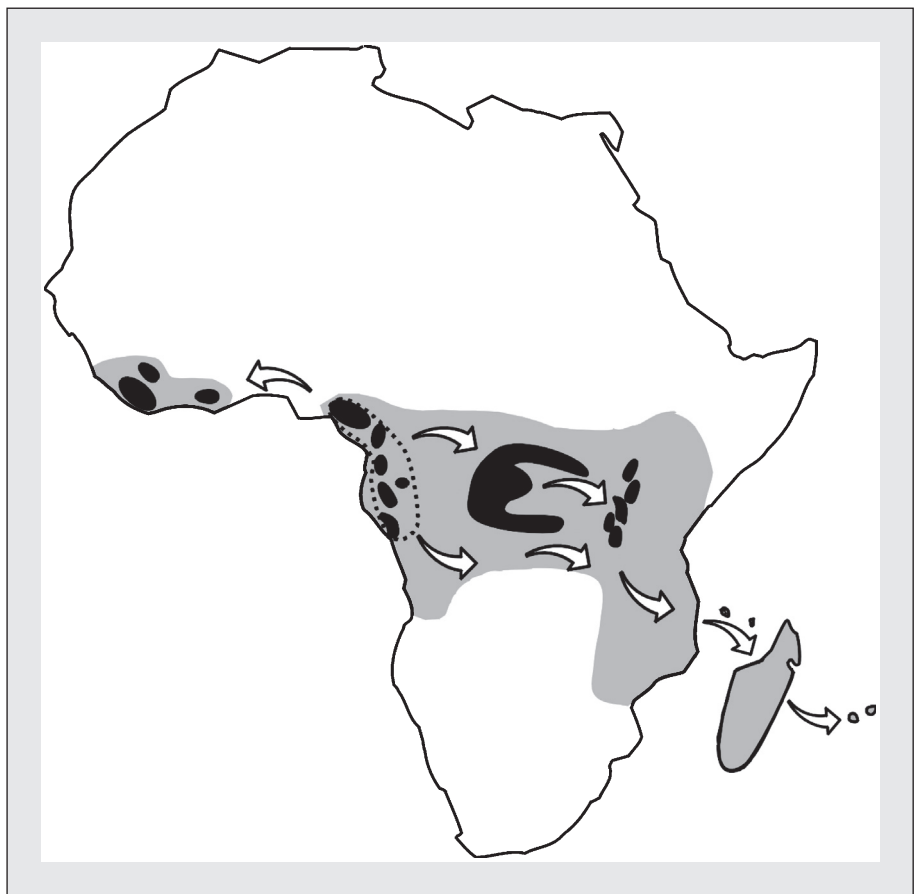
Figure 1. Coffee tree molecular phylogeny based on the plastid DNA.

Au sein de la sous-famille des Ixoroideae (rubiacées), les espèces du genre *Coffea* se regroupent en deux clades qui se distinguent par leur distribution biogéographique (d'après Anthony *et al.*, 2010).

peuvent être obtenus entre les différentes espèces de caféier, aucun hybride intertribu n'a été rapporté à ce jour. Une origine Est africaine et une diversification très ancienne (> 100 millions d'années) associée à la dislocation du supercontinent Gondwana ont été longtemps suggérées pour les caféiers (Leroy, 1980). Toutefois ce scénario apparaît aujourd'hui en totale contradiction avec les données moléculaires. En effet, les espèces du genre *Coffea* semblent résulter d'une explosion radiative relativement récente. Sur la base des variations de l'ADN chloroplastique, la diversification des caféiers a été estimée avoir débuté il y a moins de 0,5 million d'années (Anthony *et al.*, 2010). Toutefois, les datations moléculaires et notamment l'étape de calibration sont des analyses particulièrement délicates et des études complémentaires sont nécessaires afin de confirmer cette estimation.

Les analyses phylogénétiques suggèrent l'existence de plusieurs groupes d'espèces relativement peu différenciés correspondant globalement à des ensembles biogéographiques, et dont la distribution actuelle serait fortement liée aux fluctuations climatiques du quaternaire. Toutefois deux lignées évolutives ont été mises en évidence, l'une limitée à l'Afrique centrale atlantique et l'autre répandue sur toute l'aire de distribution, en Afrique et dans la région malgache (figure 1). Une origine du genre *Coffea* en Afrique centrale atlantique (c'est-à-dire Basse Guinée) a été proposée (Anthony *et al.*, 2010). À partir de ce centre d'origine, les caféiers auraient colonisé, en moins de 500 000 ans, les forêts de toute l'Afrique équatoriale puis de Madagascar (figure 2). Cette dispersion aurait connu des phases d'expansion et de reflux des populations en fonction des variations climatiques et se serait accompagnée de spéciations associées à des adaptations écologiques.

Du fait de son importance économique, l'espèce *C. arabica* a fait l'objet d'études plus approfondies. *C. arabica* est un constituant naturel du sous-bois des forêts d'altitude (1 200 à 2 000 m) du Sud-Ouest de l'Éthiopie, du Sud Soudan et du Nord du Kenya. Seule espèce allotétraploïde ( $2n = 4X = 44$ ) du genre *Coffea*, elle résulterait d'une hybridation récente entre les espèces diploïdes *C. eugenioides* (parent femelle) et *C. canephora* (parent mâle)



**Figure 2.** Représentation schématique de la colonisation de l'Afrique et de la région malgache du genre *Coffea* à partir d'une origine en Basse Guinée (d'après Anthony *et al.*, 2010).

**Figure 2.** Schematic representation of the dispersal of *Coffea* species in Africa and the Madagascar region from its centre of origin in Lower Guinea (from Anthony *et al.*, 2010).

L'aire de distribution actuelle des caféiers et les zones putatives de refuges forestiers durant la dernière période glaciaire (- 18000 ans) sont indiquées respectivement en gris et en noir.

(figure 3). Son génome est ainsi constitué de deux sous-génomes dénommés E<sup>a</sup> et C<sup>a</sup>, proches des génomes actuels de ces deux espèces (Cenci *et al.*, 2012). Sur la base d'une part des aires de distribution des deux espèces diploïdes parentales et de *C. arabica*, et d'autre part de la faible diversité génétique de *C. arabica*, l'hypothèse d'un unique site de spéciation localisé sur le versant ouest du rift africain est privilégiée (Lashermes *et al.*, 1999).

## Des génomes présentant une faible divergence nucléique

Une bonne connaissance des bases moléculaires de la diversité génétique

est primordiale tant pour sa conservation que pour son utilisation raisonnée dans les programmes d'amélioration génétique. Dans ce sens, plusieurs études ont été conduites à différentes échelles allant du génome global à des régions particulières du génome.

Une variation relativement importante de la taille des génomes entre les différentes espèces de caféier a été observée (0,50-0,88 pg d'ADN/1C ; Noiroit *et al.*, 2003). Des travaux préliminaires suggèrent que ces différences résulteraient de l'amplification spécifique de certaines familles d'éléments transposables (séquences d'ADN capables de se déplacer et de se multiplier dans un génome) (Hamon *et al.*, 2011). Par ailleurs, ces variations de la taille des génomes pourraient avoir un rôle adaptatif.

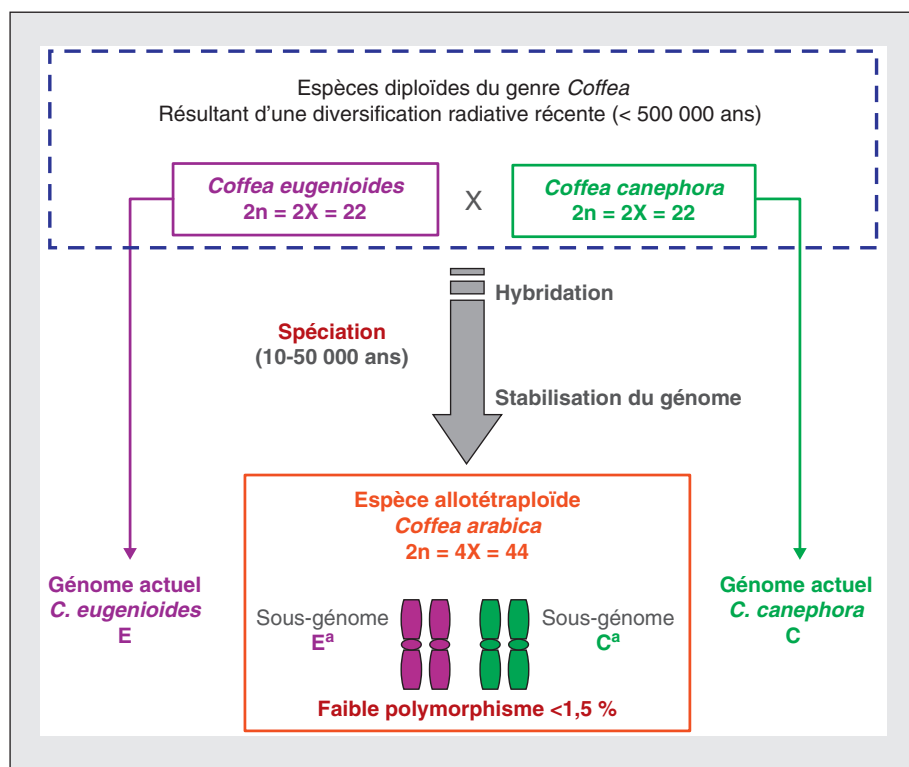


Figure 3. Scénario de formation de l'espèce allotétraploïde *C. arabica*.

Figure 3. Formation history of the allotetraploid species *C. arabica*.

L'analyse d'EST (séquences partielles de gènes exprimés) a révélé une faible divergence nucléique des régions codantes sur l'ensemble du génome entre les espèces *C. arabica*, *C. canephora* et *C. racemosa* (Vieira *et al.*,

2006 ; Vidal *et al.*, 2010). De façon plus complète, la divergence nucléique entre génomes a été étudiée pour quelques espèces de caféiers. Notamment les génomes  $E^a$  et  $C^a$  de *C. arabica*, et les génomes de *C. cane-*

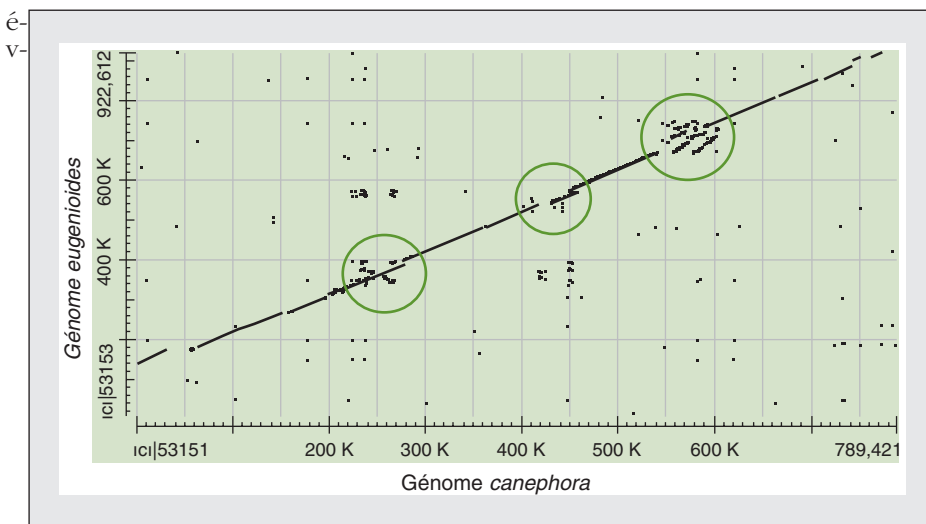
*phora* (C) et *C. liberica* (L) ont été comparés au niveau de la région  $S_{H3}$ . Cette région correspond à un segment chromosomique de 800 kb riche en gènes qui a fait l'objet d'une attention particulière car il porte le locus  $S_{H3}$  de résistance à la rouille du caféier (Lashermes *et al.*, 2010). La rouille orangée due à *Hemileia vastatrix* est en effet une maladie importante dans la plupart des régions de production de café à travers le monde. Une faible divergence nucléique a été rapportée (Cenci *et al.*, 2012) tant pour les séquences codantes (par exemple  $1,35\% \pm 0,67$  entre  $E^a$  et  $C^a$ ) que non codantes (tableau 1). Globalement un taux d'identité de séquences supérieur à 95 % est observé entre deux espèces de caféier et une parfaite colinéarité (maintien de l'ordre des gènes) est retrouvée pour la centaine de gènes annotés sur cette région (Cenci *et al.*, 2010). Une visualisation de l'alignement des séquences des génomes E et C pour la région  $S_{H3}$  est présentée à la figure 4. Une très forte similarité est mise en évidence à l'exception de quelques segments présentant des réarrangements. Ceux-ci correspondent à des variations du nombre de copies de familles multigéniques (ensemble de gènes ayant de grandes ressemblances fonctionnelles et structurales). Notamment une de ces régions contient un nombre variable de membres d'une famille de gènes de résistance aux maladies (figure 5) dont l'histoire

**Tableau 1. Estimation de la fréquence de substitutions nucléotidiques entre régions non codantes des génomes/sous-génomes de *C. arabica* ( $C^a$  et  $E^a$ ), *C. liberica* (L) et *C. canephora* (C) au locus  $S_{H3}$  (Cenci *et al.*, 2012).**

Table 1. Estimation of nucleotide substitution frequencies at locus  $S_{H3}$  between non-coding regions of the *C. arabica* ( $C^a$  and  $E^a$ ), *C. liberica* (L) and *C. canephora* (C) genomes (Cenci *et al.*, 2012).

Comparaison	Total nucléotides	Identité	Insertion/délétion	% Substitution *
$C^a$ vs $E^a$	160 625	151 080	4 791	3,05 <sup>bc</sup>
C vs $E^a$	146 811	136 928	4 634	3,69 <sup>a</sup>
C vs $C^a$	145 552	142 372	1 437	1,21 <sup>d</sup>
L vs $E^a$	37 699	35 056	1 323	3,64 <sup>a</sup>
L vs $C^a$	28 648	26 990	827	2,99 <sup>c</sup>
L vs C	46 665	44 055	1 310	2,87 <sup>c</sup>

\* Les fréquences de substitutions suivies par la même lettre ne sont pas statistiquement significativement différentes au seuil de risque de 1 % ( $p > 0,01$ )



**Figure 4.** Alignement et visualisation en dotplot des séquences de deux génomes de caféier (génomes E et C) pour la région  $S_{H3}$ .

**Figure 4.** Alignment and dotplot representation of sequences at the  $S_{H3}$  region from two coffee genomes (*i.e.* E and C genomes).

Les points alignés sur la diagonale marquent l'identité de segments des deux séquences. Des zones présentant des divergences associées à des duplications sont encerclées.

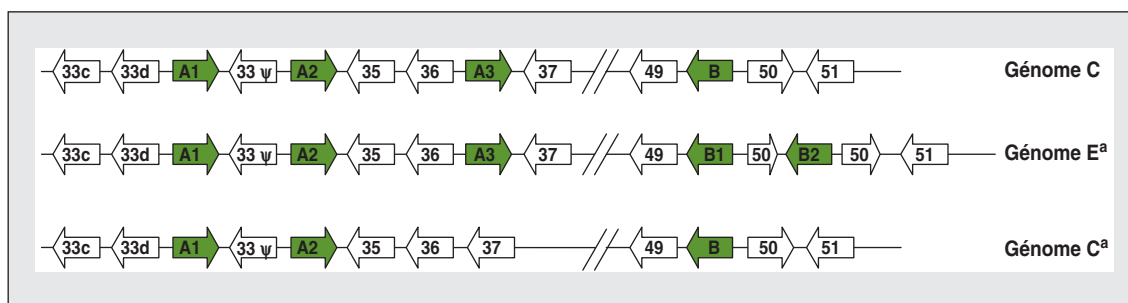
olutive a pu être reconstituée (Ribas *et al.*, 2011). Cette famille semble suivre un modèle évolutif de type « *birth-and-death* » caractéristique de nombreux gènes de résistance aux maladies (Noir et Lashermes, 2000). D'après ce modèle d'évolution, de nouveaux gènes de résistance sont créés par duplication ; ils peuvent par la suite soit se fixer dans la population s'ils représentent de nouvelles spécificités en réponse à l'évolution des agents pathogènes, soit être inactivés et/ou perdus en absence d'avantage sélectif.

## Histoire évolutive du génome ancestral des caféiers

La compréhension de l'évolution des génomes végétaux a été profondément modifiée suite aux séquençages de génomes complets (Delseny, 2009b ; Quétier *et al.*, 2006). Notamment, l'analyse et la comparaison de plusieurs génomes ont permis de mettre en évidence l'importance

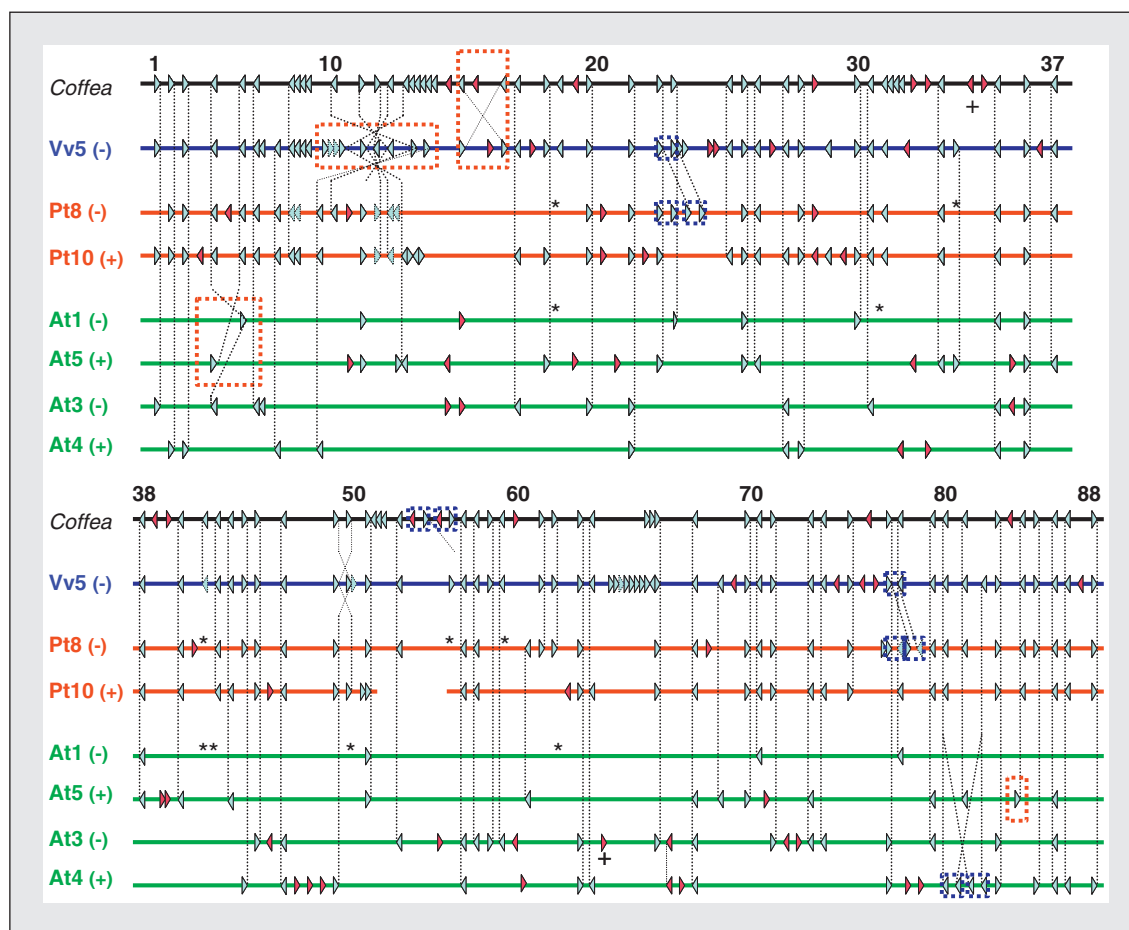
considérable de duplications globales du génome (WGD, *Whole Genome Duplication*) au cours de l'évolution des monocotylédones comme des dicotylédones. Le génome des plantes supérieures résulte de plusieurs cycles successifs de duplications suivies de phases de perte et d'élimination de certains des gènes dupliqués. Ces cycles de duplications/éliminations ont un impact considérable sur la synténie (e.g. conservation de l'ordre des gènes) entre espèces.

Ainsi l'ancêtre commun aux dicotylédones est probablement hexaploïde (Jaillon *et al.*, 2007) et à partir de ce dernier, ont divergé des espèces qui ont subi une WGD (peuplier, pomme de terre, luzerne), deux WGD (*Arabidopsis*, soja) ou aucune (vigne, papayer, cacaoyer, fraisier). Pour le caféier et en l'absence de séquence de génome complet, une étude a porté sur la région  $S_{H3}$  considérée précédemment (Cenci *et al.*, 2010). Alors que chez la vigne un seul segment chromosomique correspond à cette région  $S_{H3}$ , on retrouve 2 et 4 régions colinéaires chez respectivement le peuplier et *Arabidopsis* (figure 6). De même une très bonne synténie est observée entre le caféier et la vigne, alors que les gènes conservés sont nettement moins nombreux et répartis sur les différentes duplications chez le peuplier et *Arabidopsis*. Le génome des caféiers apparaît dérivé d'un ancêtre putatif hexaploïde commun aux asteridés (caféier) et rosidés (vigne), et ne montre pas de trace de paléoduplication supplémentaire (figure 7). De plus, des études préliminaires indiquent un taux



**Figure 5.** Exemple de duplication/délétion impliquant des membres de la famille de gènes de résistance aux maladies (famille  $S_{H3}$ -CNL) localisés dans la région  $S_{H3}$ .

**Figure 5.** Example of duplication/deletion event involving members of the disease resistance gene family ( $S_{H3}$ -CNL family) located at the  $S_{H3}$  region. Notamment une duplication du membre B dans le sous-génome  $E^a$  et une délétion du membre A3 dans le sous-génome  $C^a$  ont été identifiées (Ribas *et al.*, 2011).



**Figure 6.** Évaluation de la synténie (conservation de l'ordre des gènes) entre la région  $S_{H3}$  du caféier, et la vigne (Vv), le peuplier (Pt) et l'arabette (At) (d'après Cenci *et al.*, 2010).

**Figure 6.** Synteny evaluation (gene order conservation) between the  $S_{H3}$  chromosome segment from the coffee tree and orthologous regions in grapevine (Vv), poplar (Pt) and Arabidopsis (At) (from Cenci *et al.*, 2010).

Les gènes partagés sont indiqués par un triangle bleu tandis que les gènes non synténiques sont représentés par un triangle rouge. Les zones présentant des inversions ou duplications sont encadrées respectivement en rouge et bleu.

d'évolution des gènes remarquablement faible chez le caféier.

Bien que devant être confirmées au niveau du génome complet, ces observations suggèrent une forte synténie du génome des caféiers avec le génome de la vigne et plus précisément avec le génome ancestral des dicotylédones. Ce constat permet d'envisager le transfert d'information d'une espèce vers une autre. Par exemple et suite à une cartographie génétique comparée, Lefebvre-Pautigny *et al.* (2010) ont mis en évidence une synténie marquée du caféier avec la tomate et la colocalisation de QTL<sup>1</sup> pour le poids de la graine.

<sup>1</sup> QTL : quantitative trait locus.

## Régulation de l'expression des gènes : moteur de diversification et d'adaptation au sein des caféiers ?

Bien que présentant une diversité phénotypique et phénologique considérable, les caféiers résultent d'une évolution radiale, rapide et récente, associée à une faible divergence nucléaire. Dans ce contexte, on peut raisonnablement avancer l'hypothèse que les modalités de régulation de l'expression des gènes jouent un rôle

central dans la diversification et les capacités adaptatives des caféiers (Barrier *et al.*, 2001). Ces aspects n'ont été que très récemment abordés mais des résultats prometteurs ont été obtenus. Par exemple, il a été montré l'importance des cinétiques d'expression des gènes dans la maturation de la graine ou l'accumulation des acides chlorogéniques (Joët *et al.*, 2009 ; Joët *et al.*, 2010 ; Joët *et al.*, 2012). De même, une influence différentielle des conditions environnementales de culture sur les profils d'expression de gènes des espèces *C. arabica*, *C. canephora* et *C. eugenioides* a été mise en évidence (Bardil *et al.*, 2011 ; Marraccini *et al.*, 2011).

Par ailleurs, la contribution relative des sous-génomes E<sup>a</sup> et C<sup>a</sup> au transcriptome (ensemble des ARN messagers

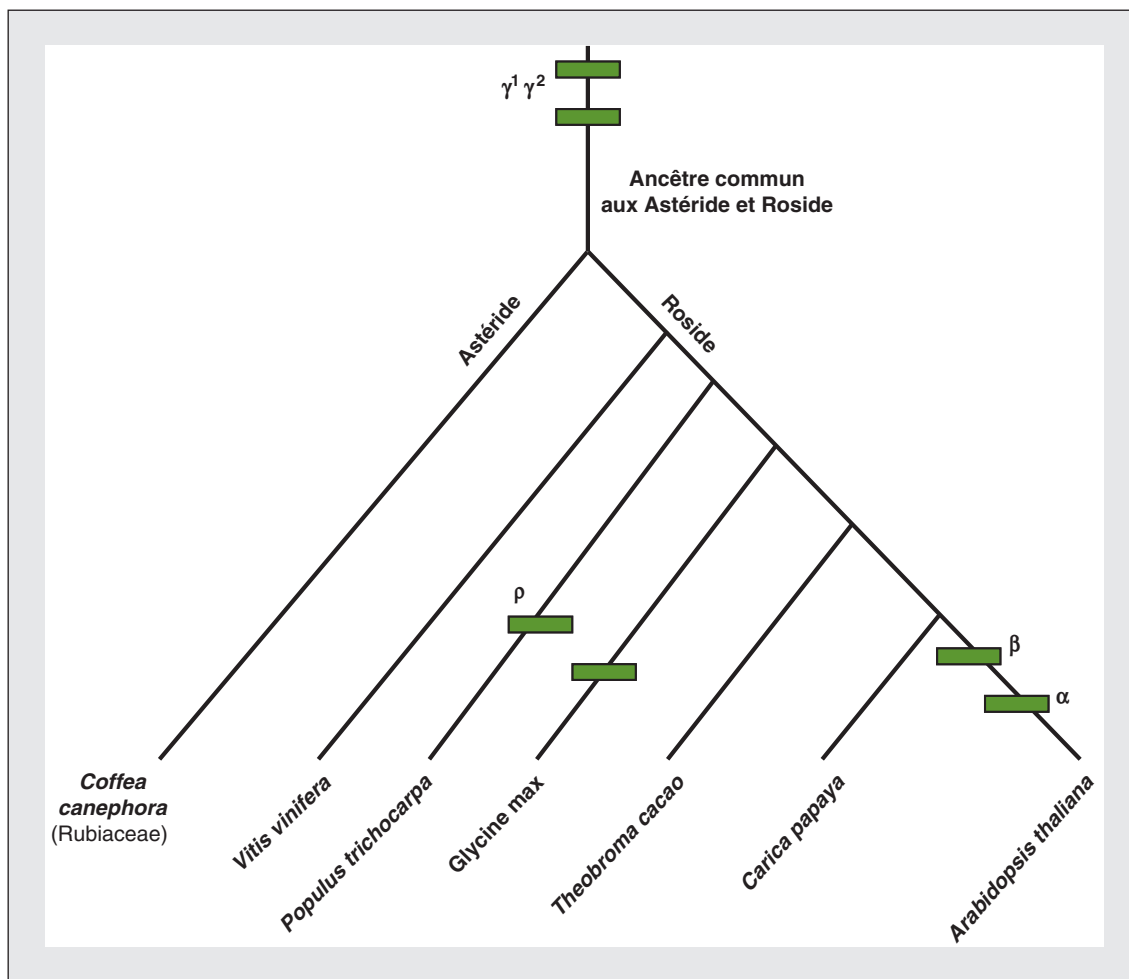


Figure 7. Relation phylogénétique entre des espèces de Rosidae dont le génome a été séquencé et le caféier (Asteridae).

Figure 7. Phylogenetic relationships between rosoid species the genome of which has been completely sequenced and the coffee tree (Asterid). Les événements de duplication du génome (WGD) sont indiqués par des barres vertes.

traduisant l'expression génique totale) de *C. arabica* a été analysée (Vidal *et al.*, 2010 ; Combes *et al.*, 2012). Pour une proportion significative des gènes, une participation différentielle des deux sous-génomes est observée (figure 8). De même, les contributions au transcriptome des deux sous-génomes semblent dans certains cas varier en fonction des organes considérés et des conditions environnementales. Toutefois, les mécanismes moléculaires sous-jacents comme l'impact de ces contributions différentielles dans la plasticité et les capacités adaptatives de *C. arabica* restent à explorer.

## Perspectives

Notre connaissance du génome des caféiers reste encore parcellaire. Tou-

tefois, dans le cadre d'une initiative internationale (<http://www.coffeegenome.org>), l'IRD, le Cirad et le Génoscope/CEA se sont associés pour entreprendre le séquençage complet et l'annotation du génome de l'espèce *C. canephora*. Un génotype haploïde-doublé a été choisi afin d'éviter les problèmes liés aux polymorphismes alléliques lors de la phase d'assemblage et de l'annotation. La séquence est établie à l'aide des nouvelles technologies de séquençage (Delseny, 2009a) avec un apport minimum de données provenant de la méthode de Sanger. En parallèle, un séquençage massif des ADN complémentaires est effectué pour aider à l'annotation fonctionnelle et structurale. Ce projet bénéficie d'un important soutien financier de l'Agence nationale de la recherche (ANR). Il doit aboutir à la fin de l'année 2012 et

devrait apporter des informations précieuses sur le contenu en gènes, éléments transposables et ARN non codants ainsi que sur leurs organisations dans le génome des caféiers. D'ores et déjà un grand nombre de nouveaux marqueurs moléculaires ont été générés, qui peuvent être directement utilisés pour la caractérisation des génotypes et les programmes de cartographie génétique ou de sélection assistée par marqueurs. La disponibilité d'une séquence génomique de référence ouvre la voie à l'identification et la caractérisation détaillée de gènes importants en matière de résistance aux maladies, contraintes environnementales et de qualité du produit. Ce travail devrait être grandement facilité par le transfert d'information provenant d'autres espèces et notamment d'espèces modèles pour lesquelles l'étude de

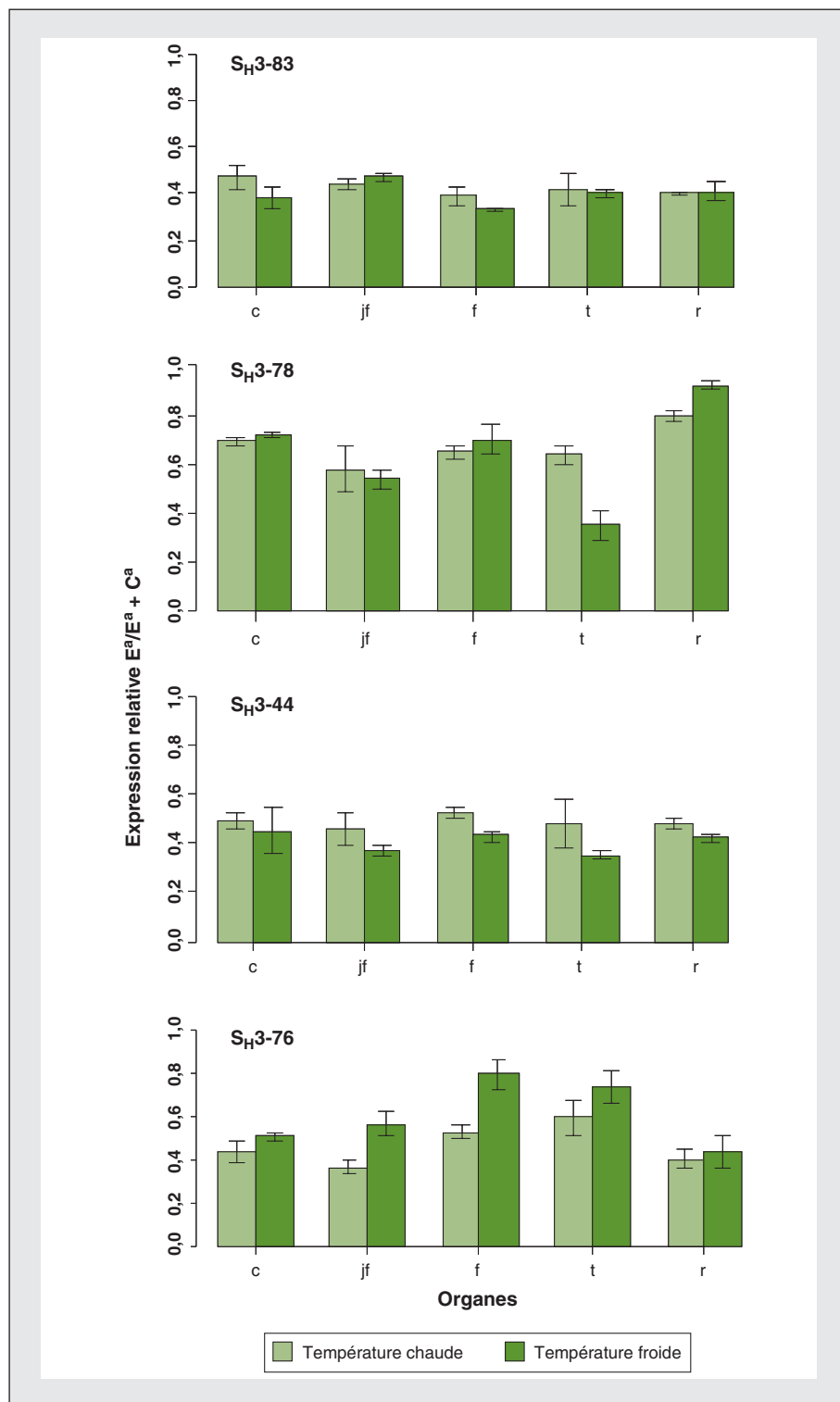


Figure 8. Expression des gènes homéologues chez *C. arabica*.

Figure 8. Homeologous gene expressions in *C. arabica*.

Variation des contributions relatives au transcriptome pour 4 gènes de la région S<sub>H3</sub> en fonction de 5 organes (c, cotylédon ; jf, jeune feuille ; f, feuille ; t, tige ; r, racine) et des conditions environnementales de croissance des plantes (Combes *et al.*, 2012).

caractères ou fonctions d'importance pour le caféier, est plus avancée. Ces nouvelles données devraient permettre le développement de nouvelles stratégies et une plus grande efficacité des programmes d'amélioration génétique. En conséquence du progrès des technologies de séquençage, on assiste actuellement à un essor considérable de la génomique comparée afin de mieux comprendre l'évolution des plantes et leur capacité adaptative. Le génome des caféiers de part son organisation relativement simple (c'est-à-dire absence de WGD), apparaît particulièrement adapté à ce type d'approche. Par ailleurs, il pourrait servir de génome de référence pour l'ensemble des Rubiacées, une des familles les plus vastes parmi les plantes à fleurs (> 12 000 espèces) et très présente dans les régions tropicales et subtropicales. ■

## Références

- Anthony F, Diniz LEC, Combes MC, Lashermes P, 2010. Adaptive radiation in *Coffea* subgenus *Coffea* L. (Rubiaceae) in Africa and Madagascar. *Plant Systematics and Evolution* 285 : 51-64. doi:10.1007/s00606-009r-0255-8
- Bardil A, de Almeida JD, Combes MC, Lashermes P, Bertrand B, 2011. Genomic expression dominance in the natural allopolyploid *Coffea arabica* is massively affected by growth temperature. *New Phytology* 192 : 760-74. doi:10.1111/j.1469-8137.2011.03833.x
- Barrier M, Robichaux RH, Purugganan MD. Accelerated regulatory gene evolution in an adaptive radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98 : 10208-13.
- Cenci A, Combes MC, Lashermes P, 2010. Comparative sequence analyses indicate that *Coffea* (Asterids) and *Vitis* (Rosids) derive from the same paleo-hexaploid ancestral genome. *Molecular Genetics and Genomics* 283 : 493-501. doi:10.1007/s00438-010r-0534-7
- Cenci A, Combes MC, Lashermes P, 2012. Genome evolution in diploid and tetraploid *Coffea* species as revealed by comparative analysis of orthologous genome segments. *Plant Molecular Biology* 78 : 135-45. doi:10.1007/s11103-011r-9852-3
- Combes MC, Cenci A, Baraille H, Bertrand B, Lashermes P, 2012. Homeologous gene expression in response to growing temperature in a recent allopolyploid (*Coffea arabica* L.). *Journal of Heredity* 103 : 36-46. doi:10.1093/jhered/esr120
- Delseny M, 2009a. Le séquençage des génomes de plantes : vers une révolution en biologie végétale. *Cahiers Agricultures* 18 : 468-73. doi : 10.1684/agr.2009.0342
- Delseny M, 2009b. Le séquençage des génomes de plantes : les acquis. *Cahiers Agricultures* 18 : 461-7. doi : 10.1684/agr.2009.0343
- Davis AP, Govaerts R, Bridson DM, Stoffelen P, 2006. An annotated taxonomic conspectus of the



genus *Coffea* (Rubiaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 152 : 465-512.

Davis AP, Tosh J, Ruch N, Fay MF, 2011. Growing coffee: *Psilanthus* (Rubiaceae) subsumed on the basis of molecular and morphological data; implications for the size, morphology, distribution and evolutionary history of *Coffea*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 167 : 357-77.

Hamon P, Duroy PO, Dubreuil-Tranchant C, Costa PMA, Duret C, Razafinarivo NJ, *et al.*, 2011. Two novel Ty1-copia retrotransposons isolated from coffee trees can effectively reveal evolutionary relationships in the *Coffea* genus (Rubiaceae). *Molecular Genetics and Genomics* 285 : 447-60.

Jaillon O, Aury JM, Noel B, Policriti A, Clepet C, Casagrande A, *et al.*, 2007. The grapevine genome sequence suggests ancestral hexaploidization in major angiosperm phyla. *Nature* 449 : 463-7. doi:10.1038/nature06148

Joët T, Salmona J, Laffargue A, Descroix F, Dussert S, 2010. Use of the growing environment as a source of variation to identify the quantitative trait transcripts and modules of co-expressed genes that determine chlorogenic acid accumulation. *Plant Cell and Environment* 33 : 1220-33.

Joët T, Laffargue A, Salmona J, Doulebeau S, Descroix F, Bertrand B, *et al.*, 2009. Metabolic pathways in tropical dicotyledonous albuminous seeds: *Coffea arabica* as a case study. *New Phytology* 182 : 146-62. doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02742.x

Joët T, Pot D, Ferreira LP, Dussert S, Marraccini P, 2012. Identification des déterminants moléculaires

de la qualité du café par des approches de génomique fonctionnelle. *Cahiers Agricultures* 21 : 125-33. doi : 10.1684/agr.2012.0548

Labouisse JP, Adolphe C, 2012. Conserver et gérer les ressources génétiques du caféier Arabica (*Coffea arabica* L.) : un défi pour l'Éthiopie. *Cahiers Agricultures* 21 : 98-105. doi : 10.1684/agr.2012.0554

Lashermes P, Combes MC, Robert J, Trouslot P, D'Hont A, Anthony F, Charrier A, 1999. Molecular characterisation and origin of the *Coffea arabica* L. genome. *Molecular Genetics and Genomics* 261 : 259-66.

Lashermes P, Combes MC, Ribas A, Cenci A, Mahe L, Etienne H, 2010. Genetic and physical mapping of the S<sub>1</sub>3 region that confers resistance to leaf rust in coffee tree (*Coffea arabica* L.). *Tree Genetics and Genomes* 6 : 973-80. doi:10.1007/s11295-010-0306-x

Lefebvre-Pautigny F, Wu F, Philippot M, Rigoreau M, Priyono, Zouine M, *et al.*, 2010. High resolution synteny maps allowing direct comparisons between the coffee and tomato genomes. *Tree Genetics and Genomes* 6 : 565-77.

Leroy JF, 1980. Evolution et taxogénèse chez les caféiers: Hypothèse sur l'origine. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 291 : 593-6.

Maurin O, Davis AP, Chester M, Mvungi EF, Jaufferally-Fakim Y, Fay MF, 2007. Towards a phylogeny for *Coffea* (Rubiaceae): identifying well-supported lineages based on nuclear and plastid DNA sequences. *Annals of botany* 100 : 1565-83.

Marraccini P, Freire LP, Alves GSC, Vieira NG, Vinecky F, Elbelt S, *et al.*, 2011. RBCS1 expression in coffee: *Coffea* orthologs, *Coffea arabica* homeologs, and expression variability between genotypes and under drought stress. *BMC Plant Biology* 11 : 85.

Noir S, Lashermes P, 2000. Organisation et évolution des gènes de résistance chez les plantes. *Cahiers Agricultures* 8 : 301-9.

Noirot M, Poncet V, Barre P, Hamon P, Hamon S, de Kochko A, 2003. Genome size variations in diploid African *Coffea* species. *Annals of Botany* 92 : 709-14.

Quétier F, Salanoubat M, Weissenbach J, 2006. Le séquençage des génomes nucléaires de plantes. *Biofutur* 265 : 27-32.

Ribas AF, Cenci A, Combes MC, Etienne H, Lashermes P, 2011. Organization and molecular evolution of a disease-resistance gene cluster in coffee trees. *BMC Genomics* 12 : 240. doi:10.1186/1471-2164-r12-240

Vidal RO, Mondego JMC, Pot D, Ambrosio AB, Andrade AC, Pereira LFP, *et al.*, 2010. A high-throughput data mining of single nucleotide polymorphisms in *Coffea* species expressed sequence tags suggests differential homeologous gene expression in the allotetraploid *Coffea arabica*. *Plant Physiology* 154 : 1053-66.

Vieira LGE, Andrade AC, Colombo CA, Moraes AHA, Metha A, Oliveira AC, *et al.*, 2006. Brazilian coffee genome project: an EST-based genomic resource. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 18 : 95-108.