



Endoréduplication, division et expansion cellulaire : mécanismes acteurs de la croissance du fruit

Cynthia Deluche

► **To cite this version:**

Cynthia Deluche. Endoréduplication, division et expansion cellulaire : mécanismes acteurs de la croissance du fruit. Sciences agricoles. Université de Bordeaux, 2015. Français. <NNT : 2015BORD0199>. <tel-01266953>

HAL Id: tel-01266953

<https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01266953>

Submitted on 3 Feb 2016

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.



Université de Bordeaux

Ecole doctorale Science de la Vie et de la Santé

Endoreduplication, division et expansion cellulaire : mécanismes acteurs de la croissance du fruit

Cynthia DELUCHE

Thèse de doctorat de Biologie et Biotechnologie Végétale

Jean-Pierre Renaudin (Directeur de Thèse)

UMR biologie du fruit et pathologie/ équipe Organogénèse du fruit et endoreduplication

Présentée et soutenue publiquement le 30 octobre 2015

Devant un jury composé de :

Bertin Nadia (INRA Avignon): Rapporteur

Zouine Mohammed (INTP-ENSAT Toulouse): Rapporteur

Gonzalez Nathalie (Université de Gand): Examineur

Delrot Serge (Université de Bordeaux): Examineur, président

Frangne Nathalie (Université de Bordeaux): Examineur

Renaudin Jean-Pierre (Université de Bordeaux) : Examineur

A mes parents,

Le bon sens nous montre que la vie humaine est courte, et qu'il vaut mieux faire de notre court passage sur terre quelque chose d'utile pour soi et pour les autres.

Dalai Lama

Une personne qui n'a jamais commis d'erreurs n'a jamais tenté d'innover.

Albert Einstein

Remerciements.

Je tiens à remercier M. Renaudin, directeur de thèse, pour m'avoir permis de travailler sur ce sujet de thèse et M^{me} Frangne Nathalie pour m'avoir encadré pendant 3 ans. Merci à M.Chevalier et à M.Hernould pour leurs savoirs immenses, leurs sagesses et leurs temps dès que j'avais besoin d'aide ou si j'avais tout simplement des questions. Je tiens à remercier toute l'équipe de l'organogénèse du fruit, qui ont tous été là quand j'avais des soucis techniques, de compréhension, ou même quand je souhaitais débattre d'idées parfois extrêmement farfelues. A tous mes collègues un grand merci.

Je souhaiterais remercier mes sœurs, qui m'ont toujours soutenu, même dans les pires situations où je souhaitais abandonner. Jean-Baptiste qui as du subir durant ces 3 derniers mois mes transformations en véritable démon parfois pour un rien et qui depuis 1 ans et demi a ramené de la joie dans ma vie. A Catherine et Didier, qui dès qu'ils étaient au courant d'un petit coup de mou, m'envoyaient des sms de réconfort ou m'accueillaient les bras grands ouverts chez eux.

Grand merci à mes amies, Camille, Virginie, Emilie et Morgane qui ont toujours eu le courage de me dire ce qu'elles pensaient réellement et parfois m'ont poussé au cul pour que je prenne des décisions dures mais importante pour mon bien être. Elles ont toujours été là pour m'écouter quand le moral n'y était pas puis à m'encourager pour que je reprenne du poil de la bête.

Merci aussi à des amis plus récents, Claireline, Jérémy, Olivier et Marie charlotte, sans eux les soirées seraient moins bizarres ou drôles je ne saurais dire.

Enfin, merci à mes parents, même s'ils ne sont plus de ce monde, c'est grâce à leurs éducation, à leurs caractères, et à leurs valeurs que je suis devenue ce que je suis aujourd'hui.

Sommaire

Remerciements	2
Sommaire	3
Partie I : INTRODUCTION	
I. Les Angiospermes	9
A. La fleur	11
B. Le fruit	13
1. De l'ovaire au fruit: la mise à fruit	13
2. Croissance du fruit	17
a) Les gènes impliqués dans la croissance du fruit	19
b) Les divisions cellulaires: génération de nouvelles cellules	19
c) L'expansion cellulaire	23
3. Comparaison de la croissance de différents fruits	25
a) Fruits Secs	25
• <i>Arabidopsis thaliana</i>	25
• Le riz	27
b) Fruits charnus complexes: le concombre	27
c) Fruits charnus simples	29
• Le physalis	29
• Le poivron	31
4. Conclusion	31
C. L'endoréduplication	37
1. Régulation de l'endoréduplication	39
2. Rôle de l'endoréduplication	41
a) Morphogénèse	41
b) Adaptation à l'environnement et source d'énergie	43
c) Augmentation du métabolisme général	45
• L'autopolyploïdie	45
• L'endopolyploïdie	49
• Conclusion	51
3. Conclusion	51
II. La tomate	55
A. Développement floral	59
B. Développement du fruit	61
1. Les gènes impliqués dans la croissance	65
2. Les divisions et expansions cellulaires	67
3. L'endoreduplication	69
III. Problématique	73
A. Mécanismes impliqués dans le développement précoce	73

B. Impacts de l'endoréduplication sur les programmes d'expression génétique	75
---	----

PARTIE II: LE DEVELOPPEMENT PRECOCE

I. Evolution de l'anatomie du fruit	81
A. Evolution du diamètre du fruit	81
B. Evolution de l'épaisseur du péricarpe	85
C. Conclusion	85
II. Evolution des Processus cellulaires du péricarpe	85
A. Caractérisation de l'expansion cellulaire dans le péricarpe	87
1. Dynamique spatiale de l'expansion cellulaire	87
2. Dynamique temporelle de l'expansion cellulaire	93
3. Conclusion	95
B. Caractérisation des divisions cellulaires dans le péricarpe	97
1. Dynamique spatiale des divisions cellulaires	97
2. Dynamique temporelle des divisions cellulaires	103
C. Caractérisation moléculaire du péricarpe	105
III. Modélisation simplifiée de la croissance	107
A. Formules et étapes de calculs	107
B. Résultats de la modélisation pour les 2 cultivars	109
1. WVA106	111
2. Micro-tom	113
C. Conclusion	113
IV. Discussions et perspectives	115
A. Analyse globale du développement des fruits	115
B. Patron de développement en fonction des assises	119
C. Cycle cellulaire et endocycle	125
D. Du 2D au 3D	131
E. Conclusion	133

PARTIE III: ROLE DE L'ENDOREDUPLICATION DANS LE PERICARPE DE FRUIT DE TOMATE

I. Contexte de l'analyse	137
A. Obtention du matériel	139
B. Séquençage des ARN nucléaires	139
C. Préparation bio-informatique des reads	141
II. Analyses des transcrits non cartographiés	143
III. Analyse des transcrits cartographiés	149
A. Analyses bio-informatiques	149
B. Analyse globale des gènes cartographiés sur le génome de la tomate	153
C. Mise en évidence de l'expression différentielle de gènes selon les niveaux de ploïdie	153
D. Fonction des gènes détectés par DESeq2	161
IV. Discussions et perspectives	165
A. Les biais techniques et les solutions	167

B. Reads non cartographiés: mise en avant des gènes de tomate non référencés	169
C. Reads cartographiés: mise en avant du rôle de l'endoréduplication	171

PARTIE IV: DISCUSSION FINALE

A. Spécialisation fonctionnelle des assises	179
B. Cycle cellulaire et rythme interne	185
C. Endoréduplication et transcription	187
D. Conclusion	189
Matériels et méthodes	192
Bibliographie	212
Liste des abréviations	223
Table des figures	225
Table des tableaux	231
Annexes	233

PARTIE I: INTRODUCTION



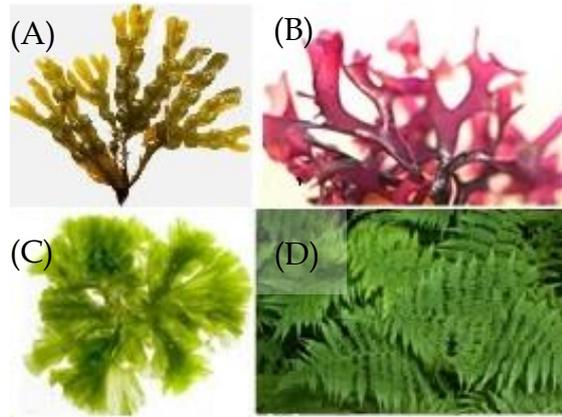


Figure 1: Représentation des 4 groupes principaux de végétaux; (A) Algues brunes; (B) Algues rouges; (C) Algues vertes;(D) Plantes terrestres.

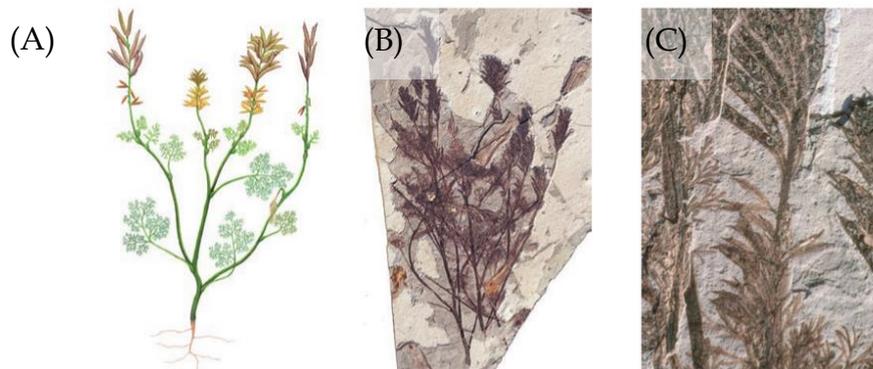


Figure 2: *Archeafructus sinensis* est le fossile d'angiosperme le plus ancien retrouvé; (A) Illustration de la plante dans son entier; (B) Fossile d'*Archeafructus sinensis*; (C) Agrandissement de l'organe floral d'*Archeafructus sinensis*.

Les végétaux sont des organismes autotrophes car ils sont capables de créer leur propre matière organique. Ils utilisent l'énergie solaire, via le phénomène de photosynthèse, pour générer de la matière organique sous forme de glucides. Les cellules de ces êtres vivants sont caractérisées par la présence de plastides, d'une paroi pecto-cellulosique et d'une vacuole. Ils peuvent être unicellulaires ou pluricellulaires. Une classification a été effectuée pour la première fois par Théophraste, philosophe de la Grèce antique et élève d'Aristote (370-285 av.J.-C.), en fonction de leurs aspects morphologiques. La classification des plantes a évolué grâce à la botanique, à la paléobotanique et plus récemment, à la suite du développement de la phylogénie moléculaire.

Les premiers organismes photosynthétiques seraient apparus il y a 3,4 milliards d'années et les premiers végétaux il y a 1,2 milliards d'années. Ils sont actuellement classés en 4 groupes (Fig 1) les algues brunes, les algues rouges, les algues vertes et enfin le groupe des plantes terrestres. Actuellement, il existe plus de 300 000 espèces connues de plantes terrestres dont la grande majorité fait partie des Spermaphytes, végétaux à graines comprenant les embranchements des Gymnospermes et des Angiospermes.

I. LES ANGIOSPERMES

Les Angiospermes sont caractérisées par la présence d'un appareil reproducteur particulier: la fleur qui donnera après fécondation un fruit contenant une ou plusieurs graines. Le plus ancien fossile est daté d'environ 125 millions d'années, ce qui correspond au début du Crétacé (Fig 2). Cet embranchement possède un important intérêt économique. En effet, les différentes espèces sont utilisées aussi bien pour l'alimentation humaine et animale (ex: graines, fruits, légumes...), pour la construction (ex: le chêne, le frêne...), que dans l'ornementation. (ex: pétunia, rosier...)



Figure 3: Représentation schématique des principales caractéristiques des monocotylédones (adaptée de www.larousse.fr)

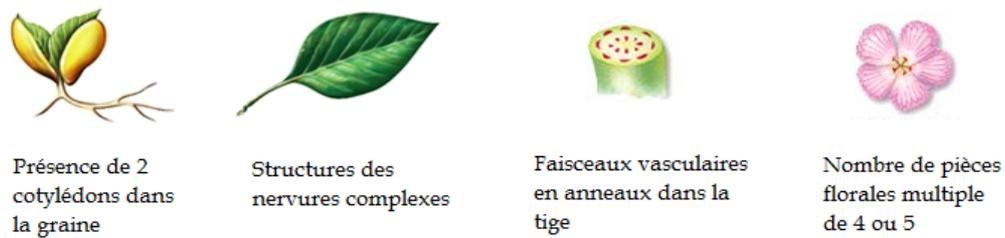


Figure 4: Représentation schématique des principales caractéristiques des dicotylédones (adaptée de www.larousse.fr)

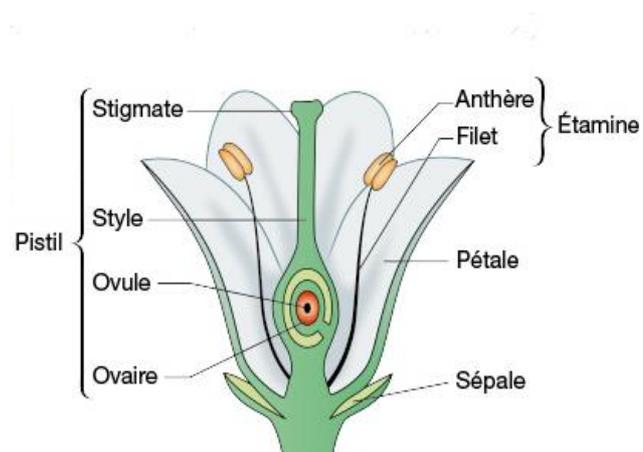


Figure 5: Schéma structural d'une coupe longitudinale de fleur (tiré de www.larousse.fr)

Les Angiospermes sont classées en 2 grands groupes:

-Les Monocotylédones sont caractérisées par la présence de nervures parallèles au niveau des feuilles et d'un seul cotylédon dans leurs graines (Fig 3). Chez les monocotylédones, les céréales possèdent un grand intérêt agronomique. La production mondiale de céréales (blé, maïs, riz...) en 2012 a été d'environ 2,5 milliards de tonnes (FAOSTAT, <http://faostat.fao.org/site/291/default.aspx>).

-Les Dicotylédones sont caractérisées par la présence de 2 cotylédons dans leurs graines. Les feuilles peuvent être pennées, palmées, ou réticulés et possèdent des nervures complexes (Fig 4). La production mondiale d'espèces cultivées en 2012 a été d'environ 636 millions de tonnes pour les fruits et d'environ 1106 millions de tonnes pour les légumes. (FAOSTAT, <http://faostat.fao.org/site/291/default.aspx>).

A. La fleur

La fleur est composée de différents organes floraux (Fig 5). Les sépales, qui forment le calice, sont majoritairement verts et photosynthétiques. Lorsqu'ils sont colorés ils sont qualifiés de sépales pétaloïdes (ex: les Anémones). Les pétales, qui forment la corolle, sont dans la majorité des cas très colorés. Ils ont pour rôle principal d'attirer les pollinisateurs. Lorsque les sépales et les pétales sont identiques, la pièce florale est alors appelée tépale (ex: le lis). Les étamines forment l'androcée et correspondent à l'organe reproducteur mâle. Elles sont composées de 2 parties: le filet et l'anthère (contenant le pollen). Enfin, au centre de la fleur se trouve le pistil formant le gynécée qui correspond à l'organe reproducteur femelle. Il est composé d'un ou plusieurs carpelles, eux-mêmes composés de 3 parties: le stigmate, le style et l'ovaire qui contient les ovules.

Chez *Arabidopsis thaliana*, il existe différents gènes spécifiques de la formation du gynécée. NGATHA (facteur de transcription), régulerait la concentration et la distribution de l'auxine au sein du gynécée. Une perturbation de son expression déclenche un arrêt du développement du gynécée (Liu *et al.*, 2015).

Il a été montré que SPATULA et HECATE, tous deux codant des facteurs de transcriptions, sont impliqués dans la formation du stigmate, du style ainsi que du septum, tandis que ETTIN (codant un facteur de réponse à l'auxine) régulerait la taille de l'ovaire en inhibant l'action de SPATULA/HECATE (Seymour *et al.*, 2013).

Le gynécée possède trois axes de développement: basal/apical, médian/latéral et abaxial/adaxial. Ces trois axes sont régulés par un gradient d'auxine, synthétisée dans la partie apicale du gynécée puis transportée vers la partie basale (Nemhauser *et al.*, 2000). L'intervention des cytokinines a été récemment mise en évidence dans le développement du gynécée, par le biais de la réduction du transport de l'auxine. En effet, Zuniga-Mayo *et al.*, 2014 ont montré qu'un traitement avec des cytokinines perturbe la localisation et l'expression du transporteur PIN1 de l'auxine, déclenchant un phénotype anormal.

Une fois l'ovaire formé, la pollinisation ainsi que la fécondation peuvent avoir lieu pour déclencher le programme de développement du fruit. Ce programme est divisé en 3 phases: la mise à fruit, la croissance du fruit et sa maturation. Les stades de développement des fruits sont mesurés en Jours Après Anthèse (JAA), l'anthèse correspondant à l'ouverture des étamines et à la libération du pollen.

B. Le fruit

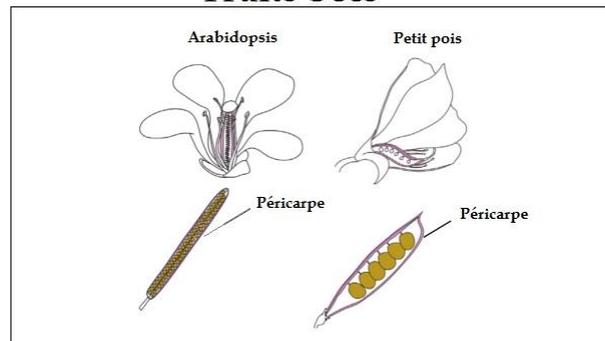
1. DE L'OVAIRE AU FRUIT: LA MISE A FRUIT

Lors de la pollinisation, les grains de pollen se fixent au niveau du stigmate et germent en produisant chacun un tube pollinique. Ce tube s'allonge à travers le style et se dirige vers l'ovaire, permettant le transport des gamètes mâles puis la fécondation des ovules. Ce type de fécondation est appelée fécondation par siphonogamie. La pollinisation déclenche les processus de mise à fruit provoquant par la suite le programme de croissance du fruit. Durant la mise à fruit, les phytohormones jouent un rôle crucial.

En effet, il a été montré chez différentes espèces, juste après la fécondation, une augmentation des concentrations d'auxines et de gibbérellines dans les ovules (Ozga *et al.*, 2003, Kumar *et al.*, 2014). Ces 2 phytohormones participent au signal permettant de passer à la mise à fruit puis à la phase de croissance. Les expériences consistant à l'application d'hormone sur des pistils de fleurs castrées pour déclencher le développement du fruit, permettent de démontrer l'importance pour la mise à fruit de l'hormone utilisée. Le fruit obtenu ne possède alors pas de graine, il est qualifié de parthénocarpique (Shinozaki *et al.*, 2015, Sotelo-Silveira *et al.*, 2014, Tang *et al.*, 2015, MacAtee *et al.*, 2013). Grâce à ce type d'expérience, Tang *et al.*, 2015 ont montré que les auxines interviendraient en amont des gibbérellines. Il existe donc une coordination temporelle entre ces 2 hormones, la synthèse des auxines précédant la synthèse des gibbérellines. D'un point de vue spatial les auxines sont synthétisées dans les ovules puis transportées dans la paroi du gynécée où elles induisent la synthèse des gibbérellines (MacAtee *et al.*, 2013, Zhao *et al.*, 2010). De plus, pendant l'étape de mise à fruit, une forte accumulation, au niveau du gynécée, de métabolites issus de la photosynthèse et de la voie des carbohydrates a lieu. Enfin, l'expression de ARF9 (AUXINE RESPONSE FACTOR) et la sous-expression de ARF7 chez la tomate et du gène DELLA (régulateur négatif de la réponse aux gibbérellines) chez *Arabidopsis thaliana* sont indispensables durant cette période (Seymour *et al.*, 2013, Sotelo-Silveira *et al.*, 2014, De Jong *et al.*, 2011). Le gène DELLA aurait comme fonction de réprimer la croissance du fruit, tandis que le gène ARF9 serait un activateur de la mise à fruit chez la tomate et chez *Arabidopsis thaliana* (Seymour *et al.*, 2013).

Dans les conditions où un défaut de la pollinisation et/ou de la fécondation se produit, des plantes comme *Arabidopsis thaliana* déclenchent un programme de sénescence de la fleur par une élévation de la concentration en éthylène. Toutefois, chez d'autres plantes comme par exemple la tomate, l'ovaire reste dans un état dormant, et apte à reprendre un programme de croissance du fruit pendant une période plus ou moins longue (Sotelo-Silveira *et al.*, 2014). Si la fécondation est optimale le fruit commence sa croissance.

Fruits Secs



Fruits Charnus

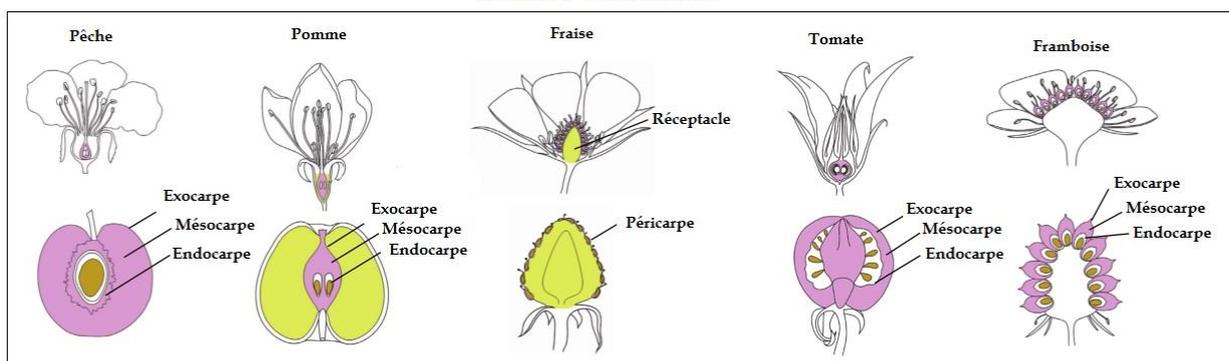


Figure 6: Représentation schématique de l'évolution de l'ovaire en fruit chez différents espèces. (adaptée de Karlova *et al.*,2014). Marron: graines, violet: péricarpe dérivé de la paroi de l'ovaire, jaune: tissus issus d'autres parties de la fleur.

2. CROISSANCE DU FRUIT

Chez les angiospermes il existe 2 sortes de fruits, définies en fonction de la structure du péricarpe: les fruits secs et les fruits charnus.

Il existe 2 catégories de fruits secs. La première correspond aux fruits déhiscent qui s'ouvrent à maturité comme les gousses (ex: fruit de petits pois), les follicules (ex: fruit de pivoines), les siliques (ex: fruit d'Arabidopsis) et les capsules (ex: fruit du pavot). La deuxième correspond aux fruits indéhiscent, qui ne s'ouvrent pas à maturité, comme par exemple les akènes (ex: fruit des renoncules) ou encore les caryopses (ex: grain de riz).

Parmi les fruits charnus il existe aussi différentes catégories. La première correspond aux fruits simples où seul l'ovaire participe à la formation du fruit. Dans ce groupe sont inclus les baies (ex: fruit de tomate), et les drupes (ex: fruit de pêche). La deuxième catégorie correspond aux fruits complexes où une ou plusieurs pièces florales participent à la formation du fruit. Par exemple, chez la pomme et la fraise le réceptacle floral devient charnu.

Quel que soit le type de fruit, après la fécondation la paroi de l'ovaire devient le péricarpe. Il est composé de trois zones: l'exocarpe le plus à l'extérieur, le mésocarpe au centre et l'endocarpe à l'intérieur (Fig 6). Le péricarpe croît grâce à 2 processus importants: la division cellulaire et l'expansion cellulaire (Gillaspy *et al.*,1993). Pour tous les fruits, la taille finale est déterminée génétiquement mais peut être influencée par l'environnement (Gillaspy *et al.*, 1993, Karlova *et al.*, 2014, Okello *et al.*,2014). La taille et la forme des fruits vont dépendre de l'action d'hormones et de facteurs génétiques, qui pour certains, contrôlent la régulation spatio-temporelle des phénomènes de division et d'expansion cellulaire.

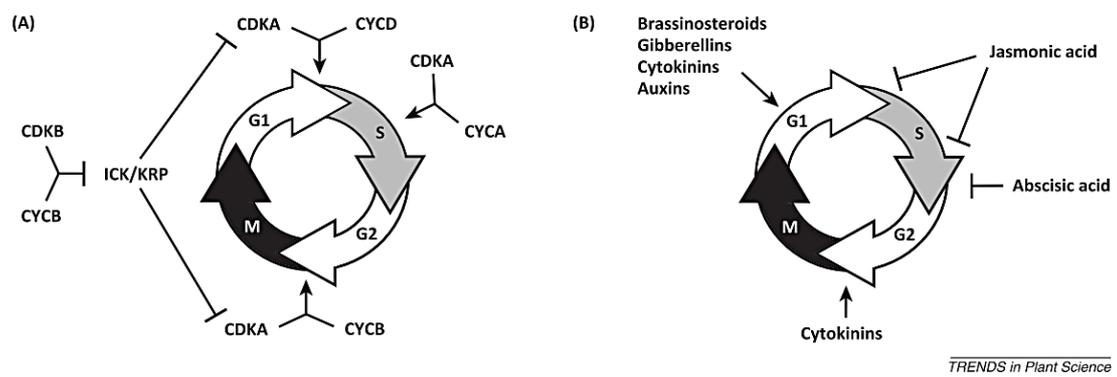


Figure 7: Régulation du cycle cellulaire; (A) Complexes CDK/Cyc spécifiques des différentes phases; (B) Hormones contrôlant la transition des différentes phases (Scholes *et al.*, 2015).

a) LES GENES IMPLIQUES DANS LE DEVELOPPEMENT DU FRUIT

Une modification de l'expression des gènes AGAMOUS et SHATERPROOF a pour conséquence une perte d'identité du carpelle. Cette perte d'identité déclenche des phénotypes variables. Chez la tomate une sous-expression d'AGAMOUS induit un phénotype appelée «fruit inside fruit» c'est-à-dire un fruit qui se développe dans un fruit (Pan *et al.*, 2010). Une expression plus forte de l'homologue de SHATERPROOF chez la pêche a pour impact une plus importante lignification de l'endocarpe (Tani *et al.*, 2007). La suppression de l'expression des gènes SEPALATA, chez la fraise ainsi que chez la pomme, déclenche une diminution de la taille des fruits. Enfin, le gène FRUITFULL chez la pomme, est impliqué dans la fermeté du fruit durant le développement (Karlova *et al.*, 2014).

Les gènes impliqués dans le développement du fruit ont principalement été trouvés chez *Arabidopsis thaliana*. Cependant les travaux de Pabón-Mora, *et al* 2014, sur l'évolution de ces gènes montrent la présence d'homologues chez d'autres espèces. Les gènes FRUITFULL et AGAMOUS sont très conservés et sont présents aussi bien chez des espèces dicotylédones que monocotylédones. Pour le gène SHATERPROOF, des séquences similaires ont été retrouvés chez les Angiospermes et des homologues ont été retrouvés chez les Gymnospermes. Pour le gène INDEHISCENT, il a été retrouvé uniquement chez les Brassicacées (famille contenant l'espèce *Arabidopsis thaliana*).

b) LES DIVISIONS CELLULAIRES

La régulation des divisions cellulaires se fait manière hormonale et grâce à une régulation très fine des complexes CDK/Cyc (cycline-dépendent kinase/cycline). Dans un cycle cellulaire il y a 4 phases distinctes: G1 (préparation à la synthèse de l'ADN), S (Synthèse de l'ADN), G2 (préparation à la mitose) et M (Mitose aboutissant à la formation de 2 cellules filles) (Fig 7). Pour chacune de ces phases des complexes CDK/Cyc sont régulés de manière spécifique.

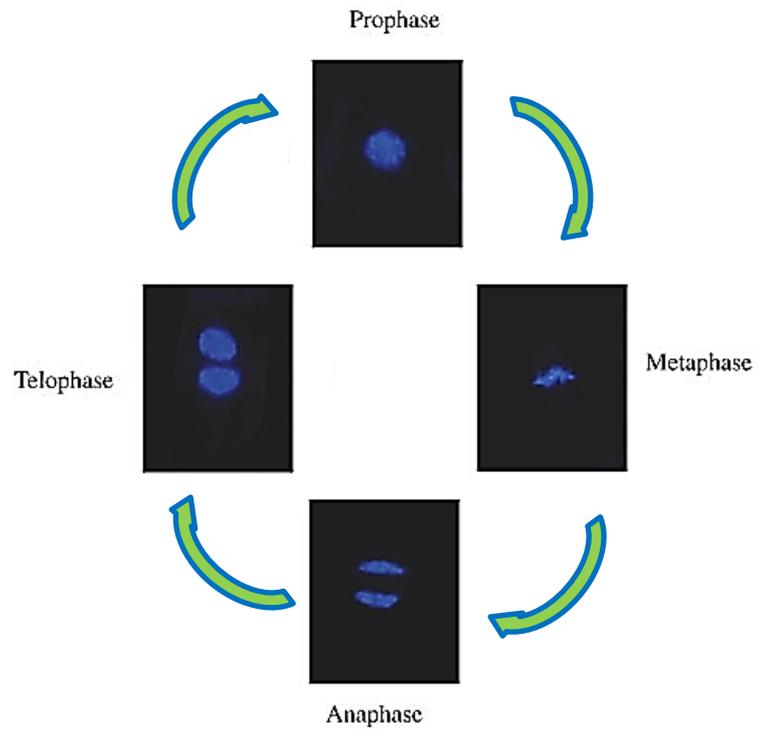


Figure 8: Différentes phases composant la mitose dans des cultures cellulaires de tabac. (tiré de Yano *et al.*, 2006)

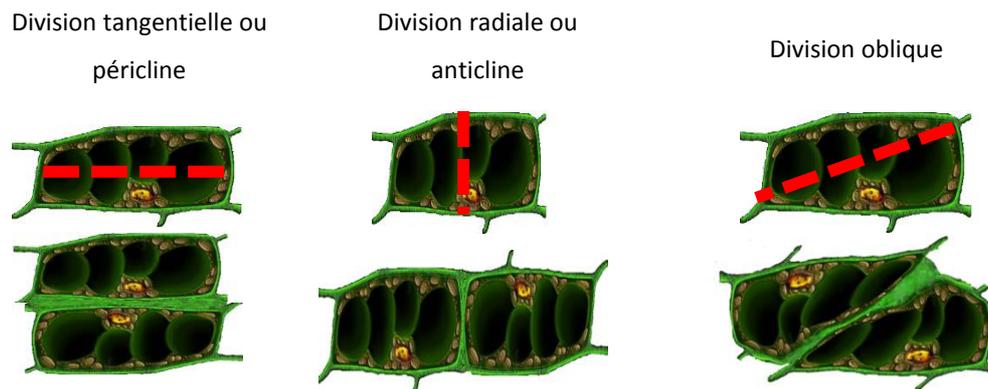


Figure 9: Représentation des différents plans d'orientation des divisions cellulaires La surface externe de l'organe correspond au-dessus de la cellule.

Par exemple les complexes CDKA/CycD sont spécifiques de la transition des phases G1/S tandis que les complexes CDKA/CycB sont spécifiques de la transition des phases G2/M (Fig 7A) (Scholes *et al.*, 2015; Breuer *et al.*, 2010). Les hormones végétales interviennent aussi dans les transitions des phases du cycle cellulaire (Fig 7B). Par exemple, les cytokinines agissent sur la transition des phases G2/M et dans la phase G1.

La mitose se déroule en plusieurs phases: la prophase (condensation de l'ADN), la métaphase (alignement des chromosomes sur le plan équatorial créant une plaque métaphasique), l'anaphase (séparation des chromatides) et enfin la télophase (fin de la mitose, formation du phragmoplaste, reformation de l'enveloppe nucléaire) (Fig 8). Du fait de l'absence de mobilité des cellules végétales, leurs plans de division déterminent l'axe de la croissance du fruit et sont annoncés avant la mitose par des structures cytosquelettiques (Smith 2001). Les divisions peuvent être de type anticlines, appelées aussi radiales, c'est-à-dire que le plan de division est perpendiculaire à la cuticule. Elles peuvent être périclines, appelées aussi tangentielles, c'est-à-dire que le plan de division est parallèle à la cuticule. Enfin, elles peuvent être ni tangentielles ni radiales (ex: obliques) (Fig 9). Ces différents plans de division pourraient être causés par la présence d'une pression mécanique au sein du tissu. En effet, Lynch *et al.*, 1997 ont démontré qu'en fonction de la pression exercée sur des cellules, les divisions ne se font pas dans le même plan. Une cellule sphérique, ne subissant aucune pression ou une pression homogène, possède des plans de division aléatoires. En revanche, une cellule de forme ovoïde, subissant une pression non homogène, a tendance à se diviser de manière orientée.

Le plan de division de la cellule peut être également déterminé par son axe principal d'expansion. Ainsi une cellule dont l'axe principal d'expansion est parallèle à la cuticule aura tendance à se diviser de manière radiale. A l'inverse une cellule dont l'axe principal d'expansion est perpendiculaire à la cuticule se divisera de manière tangentielle (Smith 2001). En conséquence, le sens de l'expansion cellulaire influence l'orientation des divisions cellulaires.

c) L'EXPANSION CELLULAIRE

De par la présence d'une paroi pecto-cellulosique rigide, l'expansion cellulaire chez les plantes est un processus complexe finement régulé. Pour permettre l'expansion de la cellule, la pression de turgescence au niveau de la vacuole doit être maintenue au-dessus d'un certain seuil pour exercer une contrainte sur la paroi. D'autre part, la modification de certains éléments de la paroi est nécessaire pour la rendre extensible. Trois principales familles de gènes sont impliquées dans la croissance et l'expansion des cellules: les expansines, les xyloglucan-endo-transglucosylases/hydrolases (XET/XTH) et les endo-(1,4) β -D-glucanases (Cosgrove 2005).

Les expansines sont des protéines qui agissent lors d'une diminution du pH pariétal. Elles ont pour fonction de rompre les liaisons hydrogènes entre les polysaccharides de la paroi. Les XET/XHT ont pour fonction de rompre des liaisons de type $\beta(1-4)$ au niveau des xyloglucanes de la paroi primaire (<http://www.brenda-enzymes.org/enzyme.php?ecno=2.4.1.207>). Enfin, les endo-(1,4) β -D-glucanases ont pour fonction d'hydrolyser les liaisons $\beta(1,4)$ présentes au niveau des hémicelluloses (<http://www.brenda-enzymes.org/enzyme.php?ecno=3.2.1.4>).

L'expansion cellulaire est très importante pour le développement des différents organes végétaux. Elle permet aussi, lors d'un stress biotique ou abiotique, une certaine plasticité qui induit une variation de taille ou de forme chez l'organe. Le modèle le plus étudié pour démontrer ce rôle est le développement de l'hypocotyle d'*Arabidopsis thaliana* lors d'un stress lumineux. En effet, les analyses révèlent que lorsque les graines germent dans l'obscurité, les cellules de l'hypocotyle s'allongent 3 fois plus que dans le cas d'une germination à la lumière, et elles possèdent une élasticité de la paroi plus importante (Kutschera *et al.*, 2013). Cette adaptation permet une croissance de l'organe plus importante à l'obscurité qu'à la lumière.

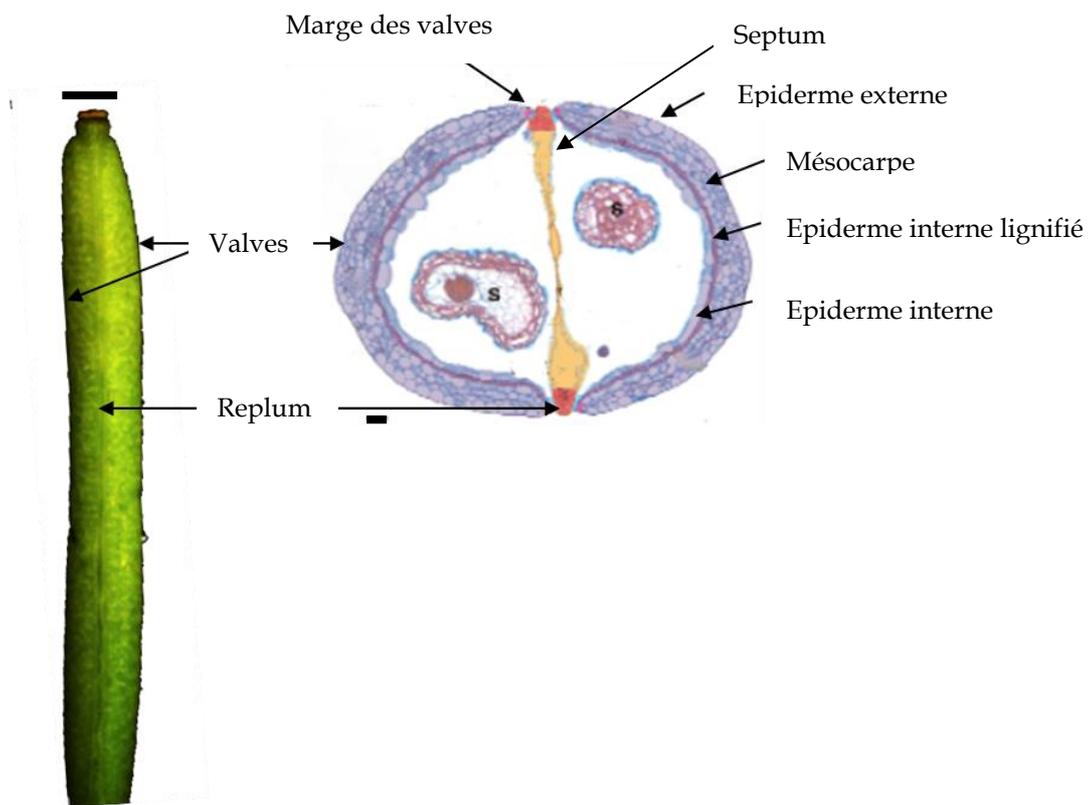


Figure 10: Fruits d'*Arabidopsis thaliana*; (A) Photographie d'un fruit non mature. La barre représente 1 mm; (B) Coupe transversale d'un fruit. S: Graines. La barre représente 50 µm. (issu de Roeder *et al.*,2005).

3. COMPARAISON DE LA CROISSANCE DE DIFFERENTS FRUITS

Afin de mieux comprendre la coordination et l'importance des phénomènes de division cellulaire et d'expansion cellulaire durant la croissance, différents exemples de développement de fruits sont maintenant présentés.

a) Fruits secs

Arabidopsis thaliana

Arabidopsis thaliana possède un fruit de type silique, composé de 2 valves séparées par un replum. Les valves, correspondant au péricarpe, sont composées d'un épiderme externe, d'un mésocarpe au centre, d'un épiderme interne lignifié et d'un épiderme interne non lignifié (Fig 10). Le développement du fruit d'*Arabidopsis* dure environ 10 jours après la fécondation.

Après la fécondation le fruit commence à s'allonger. Ce phénomène est déclenché par une élévation de la concentration en acide gibbéréllique. Durant toute la période entre la fécondation et le stade 17 (débutant à 2,5 JAA et se finissant à 10 JAA) (Alvarez-Buylla *et al.*, 2010), les cellules des valves se divisent et s'accroissent. A la fin de la croissance du fruit, durant le stade 17, les divisions cellulaires se localisent principalement dans le mésocarpe tandis que l'expansion cellulaire est prépondérante au niveau de l'épiderme externe et interne (Roeder *et al.*, 2005).

Différents gènes ont montré des expressions spécifiques des tissus en croissance. SHATTERPROOF, codant un facteur de transcription de la famille des MADS box, est spécifique des marges des valves. AGAMOUS et FRUITFULL sont deux gènes impliqués dans le développement des valves. Une perturbation de l'expression de ces gènes aboutit à une plus faible élévation du fruit après la fécondation (Roeder *et al.*, 2015). FRUITFULL code un facteur de transcription qui réprimerait d'autres gènes dont SHATTERPROOF et INDEHISCENT (gènes impliqués dans la maturation du fruit) (Roeder *et al.*, 2005; Seymour *et al.*, 2013).

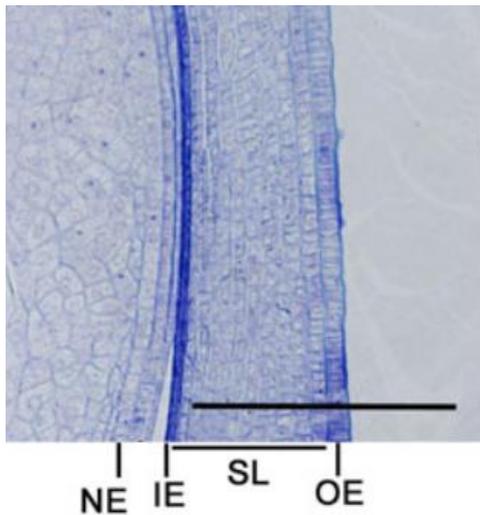
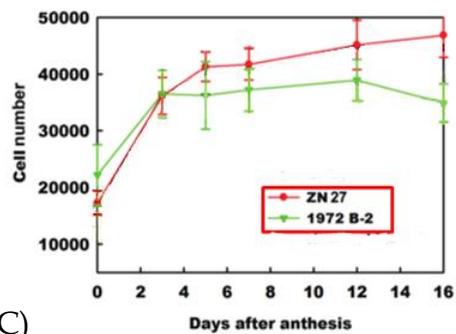


Figure 11: Péricarpe du grain de riz. NE: épiderme nucellaire; IE: épiderme interne; SL: Assises cellulaires sous-épidermiques; OE: épiderme externe (Tiré de Uchiumi *et al.*, 2010)

(A)



(B)



(C)

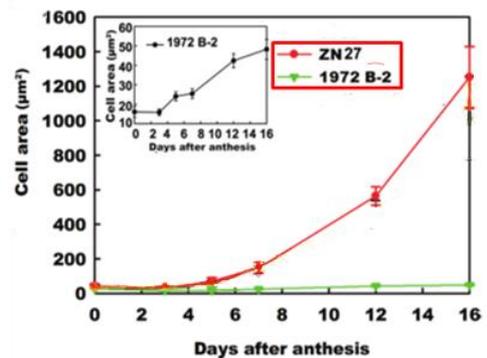


Figure 12: Comparaison morphologique du nombre de cellules et de leurs aires moyennes de 2 cultivars de concombre; (A) Comparaison morphologique; (B) Comparaison de l'évolution du nombre de cellule (= nombre de cellules sur une section transversale du fruit) en fonction des stades de développement; (C) Evolution de l'aire des cellules en fonction des stades de développement. (Yang *et al.*, 2013)

La division et l'expansion cellulaires sont donc deux phénomènes concomitants pendant toute la croissance du fruit d'*Arabidopsis thaliana*.

Le riz

Le riz possède un fruit sec de type caryopse dont la durée de développement est d'environ 28 JAA. Entre 1 JAA et 6 JAA la croissance de la graine est très rapide puis elle ralentit jusqu'à ce que le fruit atteigne sa taille finale à 28 JAA (Fig 11).

Juste après la fécondation il y a différenciation d'un épiderme externe, d'un épiderme nucellaire et d'un épiderme interne. A partir de 4 JAA, il y a le développement de l'albumen, futur tissu nourricier de l'embryon ainsi que la dégénérescence des cellules nucellaires. De plus, les cellules de l'épiderme nucellaire ainsi que de l'épiderme externe commencent leurs différenciations. Au niveau du péricarpe, les cellules s'allongent. Entre la fécondation et la fin de croissance du grain de riz le nombre de cellules des différents épidermes et sous épidermes est augmenté entre 1,5 fois et 2,5 fois par rapport au stade ovaire (Krishnan *et al.*, 2003; Uchiumi *et al.*, 2010).

b) Fruits charnus complexes: le concombre

Le concombre est une plante de la famille des Cucurbitacées. Cette plante possède un fruit issu d'un ovaire de type infère dont la croissance dure 16 jours. Le fruit de concombre possède une croissance très rapide entre 0 JAA et 16 JAA. Puis, après 16 JAA, le fruit entre en maturation. Dans l'exemple de la fig. 12, deux cultivars possédant des tailles différentes ont été comparés: ZN27 (Zhong Nong 27) à grand fruit et 1972 B-2 à fruit plus petit (Fig 12A). Le nombre de cellules du fruit augmente rapidement entre 0 et 4 JAA passant d'environ 17 000 à 37 000 pour les 2 cultivars (= nombre de cellules sur une section transversale du fruit) (Yang *et al.*, 2013; Fu *et al.*, 2008).

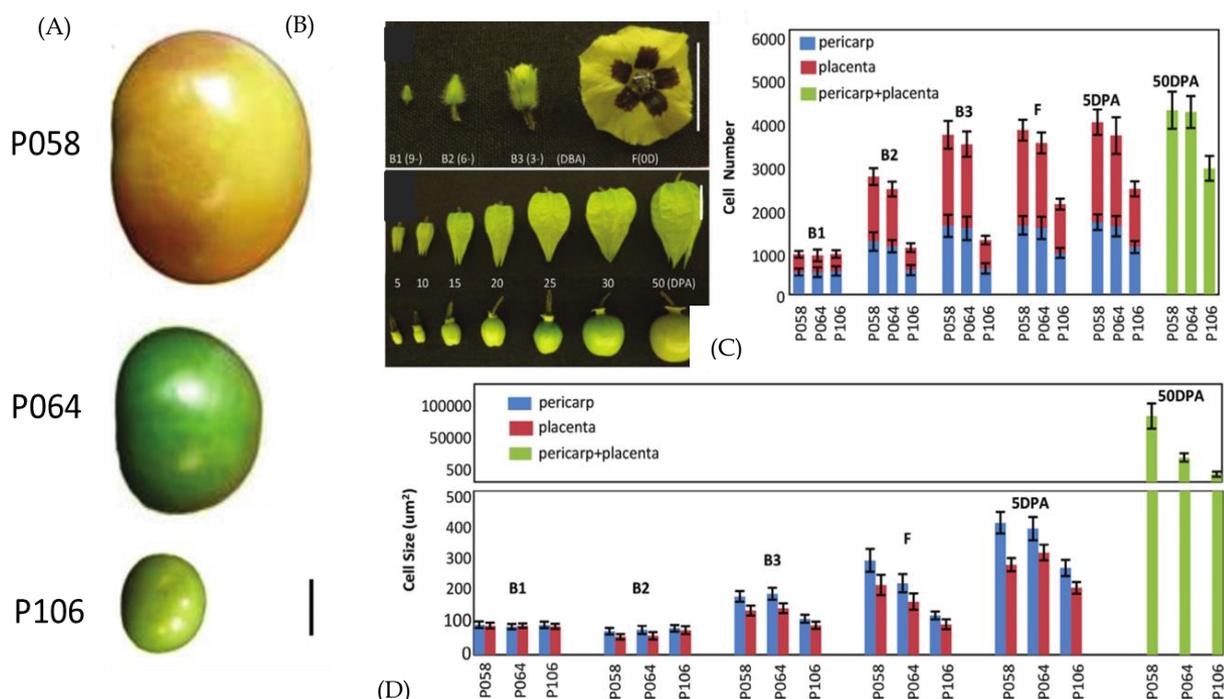


Figure 13: Analyse du développement du fruit de physalis chez 3 variétés; (A) Caractéristiques morphologiques des fruits des 3 variétés; (B) Caractéristiques morphologique des différents stades de développement du fruit de physalis; (C) Analyse du nombre de cellules en fonction du stade de développement (nombre de cellules par section de fruit); (D) Analyse de la taille cellulaire en fonction du stade de développement (Li *et al.*, 2015).

Pour le cultivar ZN 27, entre 5 JAA et 16 JAA, l'augmentation continue de manière plus faible atteignant un nombre de cellules d'environ 45 000 tandis que pour le cultivar 1972 B-2 les divisions cellulaires s'arrêtent après 3 JAA. Pour le cultivar ZN27, l'expansion cellulaire commence faiblement dès 0 JAA et devient exponentielle après 5 JAA, en effet, la surface cellulaire passe de 100 μm^2 à 5 JAA à 1 200 μm^2 à 16 JAA (Fig 12C) (Yang *et al.*, 2013). Pour le cultivar 1972 B-2 l'expansion cellulaire reste très faible (doublement de la surface cellulaire) durant tout le développement.

Chez le concombre, les divisions cellulaires n'ont donc lieu qu'au début de la croissance du fruit, alors que l'expansion cellulaire, qui commence très tôt aussi, est très importante pendant toute la phase de croissance. Un résultat intéressant de cette expérience est la comparaison des variétés de concombre possédant des tailles finales différentes. Il s'avère que les cellules du fruit le plus petit (cultivars 1972-B2) ne font que très peu d'expansion cellulaire en comparaison des cellules du fruit plus grand (cultivar ZN27) (Fig 12C), alors que la différence du nombre de cellule entre les deux variétés est moins importante (Yang *et al.*, 2013).

c) Fruits charnus simples

Le physalis

Le physalis est une angiosperme de la famille des Solanacées. Après fécondation son fruit charnu grandit jusqu'à 50 JAA (Fig 13B). Les divisions cellulaires se déroulent principalement durant le développement de l'ovaire (Fig 13C)(Li *et al.*, 2015). Une fois que la fécondation a eu lieu, le fruit de physalis grandit principalement grâce au phénomène d'expansion cellulaire (Fig 13D). Ces résultats sont valables pour 3 variétés de physalis différant par la taille du fruit (Fig 13A) (Li *et al.*, 2015). Chaque phénomène ne possède cependant pas les mêmes proportions selon la variété. Lors de la comparaison entre les variétés possédant les tailles les plus extrêmes P058 et P106 les résultats révèlent un nombre de cellules identique d'environ 1 000 cellules au stade B1 (avant anthèse) et un nombre de cellules à 50 JAA d'environ 4 000 pour P058 contre 3 000 pour P106 (Fig 13C).

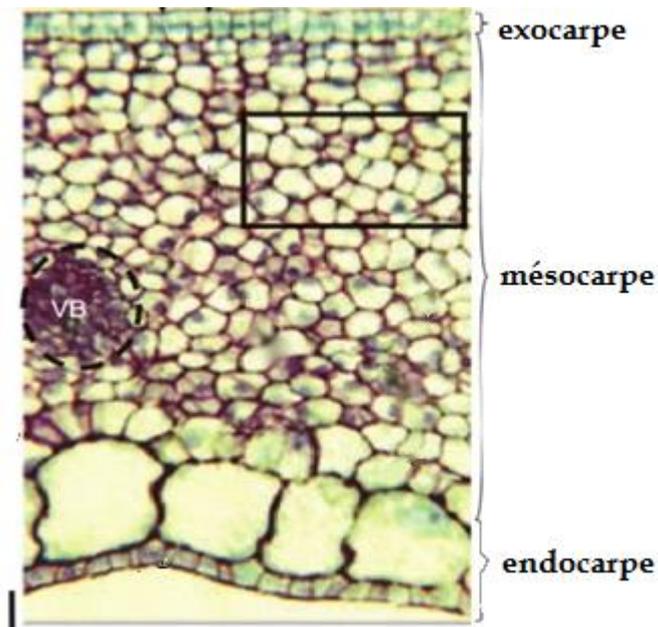


Figure 14: Observation histologique d'une coupe transversale d'un péricarpe de poivron. VB: faisceaux vasculaires (tiré de Tiwari *et al.*, 2003)

Tableau 1: Bilan des différents processus impliqués dans la croissance des fruits de différentes espèces végétales.

JAA: (Jours après Anthèse, HPP: Heure post pollinisation.

Espèce	Type de fruit	Durée de croissance	Division cellulaire			Expansion cellulaire		
			Stades	Localisation	Intensité	Stades	Localisation	Intensité
A.thaliana	Sec	10JAA	précoce	Péricarpe	?	précoce	Péricarpe	?
			Fin de croissance	Mésocarpe	?	fin de croissance	Epiderme externe et interne	?
Riz	Sec	28 JAA	toute la croissance	péricarpe	?	toute la croissance	Péricarpe	?
Concombre	Charnu	16 JAA	0-5JAA	Fruit	forte	0-5JAA	Fruit	faible
			5-16JAA		faible	5-16JAA		forte
Physalis	Charnu	50JAA	avant anthèse	Péricarpe	forte	avant anthèse	Péricarpe	faible
			après anthèse		faible	après anthèse		forte
Poivron	Charnu	40JAA	30 -40 HPP	Exocarpe + endocarpe	forte	30 -40 HPP	Mésocarpe + sous épiderme interne	forte
			0-40 JAA		moyenne	0-40 JAA		forte

Pour ce qui est de l'expansion cellulaire, au stade B1, les cellules des deux variétés possèdent une aire similaire d'environ $100 \mu\text{m}^2$ mais à 50 JAA les cellules de la variété à gros fruit P058 atteignent $75\,000 \mu\text{m}^2$ contre $500 \mu\text{m}^2$ pour la variété à petit fruit P106 (Fig 13D). C'est cette différence d'expansion cellulaire qui explique majoritairement la différence de taille de fruit entre les variétés.

Le poivron

Tiwari *et al.*, 2013, ont analysé le développement du fruit de poivron (*Capsicum annuum* L). Chez cette espèce les divisions cellulaires ainsi que l'expansion cellulaire participent à la croissance du fruit. Le péricarpe du fruit de poivron peut être divisé en plusieurs assises: l'exocarpe, le mésocarpe et l'endocarpe possédant 2 assises cellulaires dont une caractérisée par la présence de cellules géantes (Fig 14). Chacune des assises possèdent un patron de développement différent, c'est-à-dire des caractéristiques morphologiques spécifiques avec parfois une fonction précise. L'exocarpe ainsi que l'assise interne de l'endocarpe possèdent des cellules de petite taille qui se divisent de manière importante et principalement de manière tangentielle. Ce type de division permet de générer de nouvelles assises cellulaires dont le nombre passe de 20 à 40 en 40 jours. Le mésocarpe ainsi que le sous-épiderme interne, possèdent de grandes cellules et leurs divisions ont un plan d'orientation aléatoire (Tiwari *et al.*, 2013).

Chez le poivron le développement du fruit se fait grâce à une régulation spatio-temporelle de l'expansion cellulaire et des divisions cellulaires. Les épidermes externes et internes favorisent les divisions cellulaires tandis que les assises internes favorisent l'expansion cellulaire.

4. CONCLUSION

Les différents exemples, résumés dans le tableau 1, montrent l'importance de la division et de l'expansion cellulaire lors de la croissance des fruits. Cependant, leurs modalités diffèrent selon les espèces étudiées, les stades de développement et les tissus.

Les résultats montrent globalement une division cellulaire qui est présente durant les stades précoces du développement (ex: concombre et poivron) voire même avant l'anthèse (ex: physalis), tandis que l'expansion cellulaire se déroule plus tard durant le développement. En fonction des études, les analyses ont été effectuées soit sur le fruit ou un tissu entier (ex: le concombre ou le physalis) tandis que les autres analyses ont pris en compte les différentes assises cellulaires. Ce dernier type d'analyse révèle des résultats intéressants avec la présence d'une régulation spatio-temporelle des phénomènes. En effet, les divisions cellulaires chez *Arabidopsis* interviennent en fin de développement au niveau du mésocarpe tandis que chez le poivron les divisions cellulaires interviennent dans l'exocarpe et l'endocarpe. A l'inverse, chez *Arabidopsis thaliana* l'expansion cellulaire intervient dans l'endocarpe et l'exocarpe tandis que chez le poivron elle intervient dans le mésocarpe et le sous épiderme interne.

Pour l'analyse du développement précoce d'un fruit il paraît donc indispensable de suivre l'expansion cellulaire et les divisions cellulaires à l'échelle la plus fine possible et non de façon globale dans l'ensemble des tissus du fruit.

Pour l'étude de l'expansion cellulaire, la majorité des analyses se concentre sur l'aire des cellules observées en coupes microscopiques et non sur le volume des cellules. En effet, tous les modèles d'études ne se prêtent pas à une analyse 3D du volume des cellules. Pour l'analyse de l'aire des cellules, différentes expérimentations sont possible (Gray *et al.*, 1999). L'analyse par zone permet de connaître, dans une section dont les dimensions sont préalablement définies, le nombre de cellule et ainsi calculer l'aire moyenne des cellules (Tiwari *et al.*, 2013, Cheniclet *et al.*, 2005). Ce type d'analyse a pour avantage d'être rapide, facile et permet d'obtenir directement l'aire moyenne des cellules. En revanche, elle ne permet pas de prendre en compte la variabilité de l'aire des cellules dans un tissu. Une deuxième technique est de mesurer individuellement l'aire des cellules dans un tissu. L'avantage est de connaître l'aire exacte de chacune des cellules et ainsi de mettre en avant la présence d'une variabilité ou non au sein d'un tissu.

Il est également possible de mesurer pour chaque cellule les 2 distances: anticline et péricline; puis de calculer l'aire de la cellule grâce à la formule de l'aire d'une ellipse ou d'un quadrilatère en fonction de la forme de la cellule. Une fois l'aire cellulaire obtenue il est possible d'extrapoler le volume des cellules en supposant que la cellule est ellipsoïde ou parallélépipédique. Avec cette technique un biais est obligatoirement généré lors de l'utilisation des formules de l'aire et du volume car les cellules sont rarement de forme parfaitement homogène.

L'analyse de l'aire moyenne des cellules permet, lorsque l'on connaît la taille du fruit à analyser, d'estimer le nombre de cellules moyen dans le fruit. Par exemple, pour un fruit sphérique le diamètre moyen permet de connaître le périmètre moyen qui divisé par la distance péricline moyenne (distance parallèle à la cuticule) des cellules permettra d'estimer un nombre de cellules sur la circonférence du fruit, et ainsi de mettre en avant ou non l'évolution du nombre de cellule en fonction des stades de développement. Cette technique permet d'avoir une approximation sur le nombre de cellules créé entre 2 stades. Le désavantage de cette technique est l'absence de données sur l'orientation et la localisation des divisions cellulaires.

Il est envisageable d'estimer le nombre de cellules à différents stades par digestion enzymatique ou par dissociation puis par comptage des cellules dans la suspension cellulaire. L'inconvénient de cette technique est qu'il est probable de ne pas digérer toutes les cellules et que cette situation puisse concerner davantage certains stades de développement, notamment tardifs (McAtee *et al.*, 2009; Bertin *et al.*, 2003).

Pour analyser les divisions cellulaires il est possible d'identifier les divisions cellulaires récentes par la fine paroi séparant les deux cellules nouvellement générées. Cette technique permet de connaître la localisation mais aussi l'orientation des divisions cellulaires en fonction du sens de la paroi nouvellement créée. Cette technique est assez longue de par la fixation des fruits mais aussi le temps d'analyse. D'autre part il est parfois difficile de discerner une nouvelle paroi d'une paroi fine.

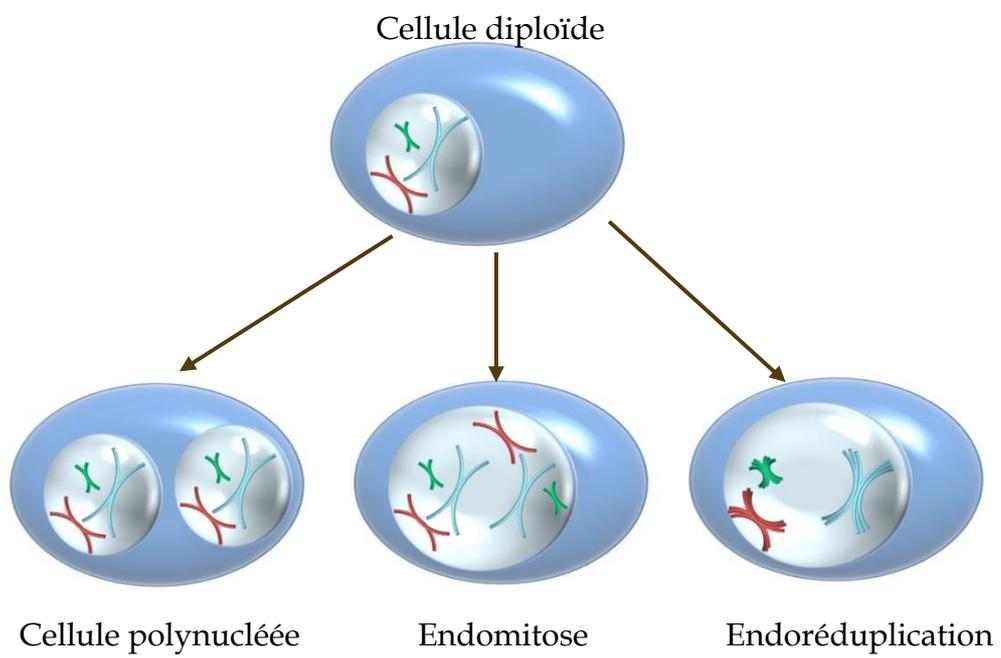


Figure 15: Schéma représentant les différents types d'endopolyploïdisation

L'analyse des figures de mitoses *in vivo* est réalisable. Si l'organe est assez petit, comme par exemple pour la racine d'*Arabidopsis thaliana*, les divisions cellulaires peuvent se visualiser en directe (Yin *et al.*, 2014). Si le tissu ne permet pas une visualisation en direct des divisions cellulaires, une fixation des tissus suivie d'un marquage spécifique de l'ADN est envisageable. L'avantage de ces techniques est de fournir la localisation, l'orientation et la phase de la mitose. L'inconvénient de ces analyses c'est qu'en fonction de la taille du génome et de la taille des noyaux il est parfois difficile de visualiser les prophases dans un tissu.

Par rapport aux différents biais techniques cités précédemment il semble difficile d'analyser le développement précoce des fruits après la mise à fruit. Enfin, en fonction de la taille du fruit des différentes espèces, les techniques d'analyses doivent être adaptées.

C. L'endoréduplication

L'endoreduplication est un processus de polyploïdisation, c'est-à-dire un processus permettant d'augmenter la quantité d'ADN au sein d'une cellule. Il existe 2 types de polyploïdisations:

- La polyploïdisation constitutive, où toutes les cellules de l'organisme possèdent une quantité accrue d'ADN. Elle peut être obtenue par hybridation de 2 espèces différentes, dans ce cas elle est qualifiée d'allo-polyploïdisation (ex: le blé tendre est hexaploïde 6C). Si l'augmentation de l'ADN est obtenue par la duplication de l'ADN au sein de la même espèce elle est qualifiée d'auto-polyploïdisation (Otto *et al.*, 2007) (ex: variétés de *Lolium perenne* tétraploïdes 4C).

- L'endopolyploïdisation où seules certaines cellules d'un organe ou d'un tissu augmentent leur quantité d'ADN. Ce phénomène est très répandu chez les plantes et surviendrait chez près de 90% des espèces d'Angiospermes (Traas *et al.*, 1998).

Il existe différents types d'endopolyploïdisation (Fig 15): les cellules polynucléées (cellules possédant plusieurs noyaux, la séparation des 2 cellules filles n'a pas eu lieu), l'endomitose avec augmentation du nombre de chromosomes dans le noyau

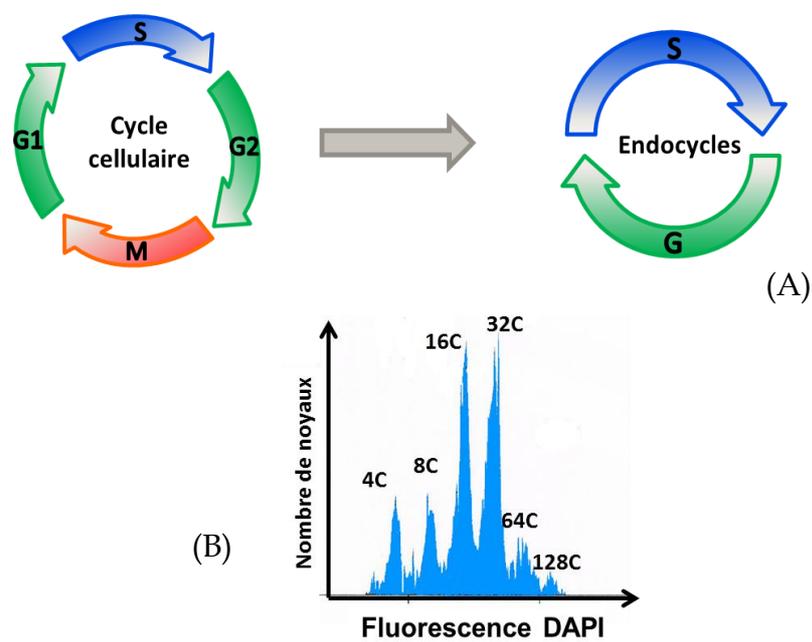


Figure 16:(A) Différence entre cycle cellulaire et endocycle; (B) Cytogramme de noyaux issu de péricarpe de tomate de 30 JAA permettant la visualisation des différentes populations de noyaux. 1C= quantité d'ADN dans une cellule haploïde

(cycle cellulaire classique interrompu durant l'anaphase de la mitose), et l'endoréduplication.

L'endoréduplication correspond à un cycle cellulaire modifié et consiste en une alternance de la phase de préparation de la synthèse de l'ADN (G) et de la synthèse de l'ADN (S) (Fig 16A). Cela a pour conséquence un doublement de l'ADN à chaque endocycle. Cette augmentation de la quantité d'ADN est visualisable grâce à la technologie de cytométrie en flux (Fig 16B).

1. REGULATION DE L'ENDOREDUPLICATION

L'endoréduplication est un processus contrôlé de manière génétique et environnementale. Elle est régulée par le taux des complexes CDK/Cyc spécifiques de la phase M (Azzi *et al.*, 2015). En complément, trois facteurs principaux ont montré, par des expériences de transgénèse, leur importance et spécificité dans la régulation du phénomène d'endoréduplication :

-CCS52A (Cell Cycle Switch 52A), activateur de l'endoréduplication, se lie au complexe APC (Anaphase Promoting Complex) permettant la dégradation de la cycline mitotique A3;1. Lorsque cette dernière est couplée à CDKB1 la phase M est activée (Chevalier *et al.*, 2010; Takahashi *et al.*, 2010; Baloban *et al.*, 2013, Cebolla *et al.*, 1999).

-WEE1, activateur de l'endoréduplication, est impliqué dans la durée de la phase G mais aussi dans l'expansion cellulaire (Gonzalez *et al.*, 2007).

-KRP (Kip-Related Protein), inhibiteur de l'endoréduplication, est un inhibiteur des complexes CDK/Cyc (Wen *et al.*, 2013, Jun *et al.*, 2013, Jégu *et al.*, 2013; de Veylder *et al.*, 2003).

Il a été montré que l'endoréduplication pouvait être déclenchée par des phytohormones (Tank *et al.*, 2014): les brassinostéroïdes (Fu *et al.*, 2008), les cytokinines (Takahashi *et al.*, 2014) et les gibbérellines (Gendreau *et al.*, 1999).

2. ROLE DE L'ENDOREDUPPLICATION

L'endoréduplication est un processus présent chez de nombreux organismes incluant les mammifères (ex: Trophoblaste (Hu *et al.*, 2010)), les insectes (ex: Drosophile (Maines *et al.*, 2004)) et les Angiospermes. Dans la littérature différents rôles ont été suggérés pour le phénomène d'endoréduplication selon le type cellulaire et l'organe considéré.

a)Morphogénèse

La morphogénèse est la mise en place de l'ensemble des caractéristiques qui déterminent un organe. Ce processus agit sur la structure des tissus et sur la forme de l'organe en contrôlant notamment le nombre et la taille des cellules.

L'endoréduplication interviendrait dans la caractéristique de la forme de certains organes tels que les trichomes d'*Arabidopsis thaliana*. Ces trichomes sont particuliers car ils sont unicellulaires et possèdent 3 branches caractéristiques. Une perturbation du niveau de ploïdie a pour conséquence une modification du nombre de branches. Une quantité d'ADN supérieure à 32C engendre la formation de branche(s) surnuméraire(s). Au contraire une quantité d'ADN inférieure à 32C engendre une diminution du nombre de branches (Briampsiepe *et al.*, 2010; Roodbakelari *et al.*,2010; Kasili *et al.*,2011).

L'endoréduplication permettrait aussi une augmentation de la taille des cellules comme l'a démontré Baloban *et al.*, 2013 chez *Arabidopsis thaliana*. En analysant les effets-doses des 2 isoformes de CCS52A présents chez cette plante, ces auteurs ont montré qu'une concentration élevée de CCS52A augmente la taille des cellules mais pas celle de l'organe. Dans ce contexte, le niveau de ploïdie moyen augmente pour les plantes transformées. Cependant une légère surexpression induit une augmentation de la taille des cellules ainsi que celle de l'organe. Dans ce contexte il y a aussi une légère augmentation du niveau moyen d'endoréduplication. Ces résultats suggèrent une régulation fine entre le phénomène d'endoréduplication et celui des divisions cellulaires (Baloban *et al.*, 2013).

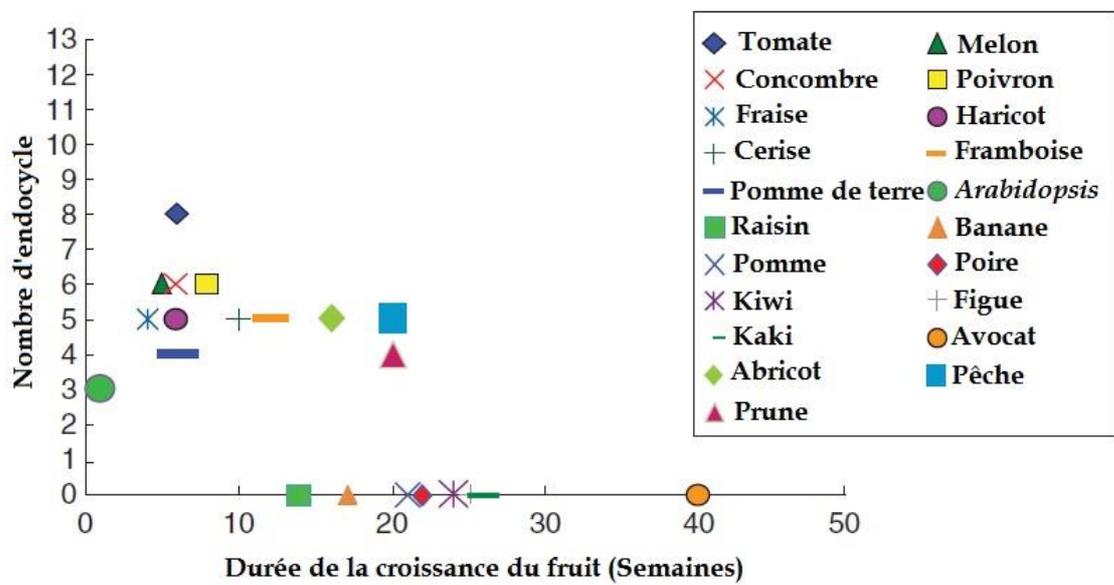


Figure 17: Phénomène d'endoréduplication dans les fruits charnus. Le nombre maximal d'endocycle déterminé durant la maturation des fruits charnus est corrélé avec la durée de croissance du fruit. (Tiré de Chevalier *et al.*, 2011)

Une surexpression trop importante a pour conséquence un nombre de cellules polyploïdes plus important empêchant un taux de division normal ce qui a des conséquences sur le phénotype de la feuille.

Il a été suggéré que ce processus particulier est corrélé à une croissance plus rapide des organes. En effet, Chevalier *et al.*, 2011 ont montré que les fruits faisant de l'endoréduplication, tel que le poivron ou la tomate, possèdent une croissance plus rapide que les fruits ne faisant pas d'endoréduplication, tel que l'avocat ou le kaki (Fig 17).

En conclusion, l'endoréduplication serait un phénomène permettant la morphogénèse des organes en participant à la mise en place de leurs caractéristiques morphologiques tel que la croissance des cellules.

b) Adaptation à l'environnement et source d'énergie

L'endoreduplication permettrait aux plantes une certaine adaptation aux changements environnementaux (Scholes *et al.*, 2015). Cookson *et al.*, 2006, ont mené une étude sur la plasticité de la taille des feuilles chez *Arabidopsis thaliana* qui a révélé qu'une augmentation de la quantité d'ADN constitue un avantage lors d'un déficit en eau. Cependant, cette augmentation au niveau des feuilles serait un désavantage en cas de déficit en luminosité. En effet, les plantes ayant un haut niveau de ploïdie moyen sont plus sensibles à l'obscurité que des plantes ayant un niveau plus faible. Ce phénomène serait dû au fait, qu'à l'obscurité les feuilles sont incapables de maintenir durablement la croissance et l'expansion cellulaire déclenchées par l'endoréduplication (Cookson *et al.*, 2006).

Une autre expérimentation menée par Gendreau *et al.*, 1998 a montré qu'une augmentation du niveau de ploïdie au niveau des cellules est corrélée à une augmentation de la taille des cellules au niveau de l'hypocotyle d'*Arabidopsis thaliana* à l'obscurité (Gendreau *et al.*, 1998). Lors de la germination, la plantule doit grandir de manière très rapide pour atteindre la surface du sol et ainsi accéder à la lumière. Si les plantules sont à l'obscurité, il faut qu'elles grandissent d'autant plus pour tenter d'atteindre cette lumière.

Un autre rôle de l'endoréduplication serait de permettre de stocker et de détenir une source de nutriment en réserve tel que l'azote et le phosphore. En effet, ce phénomène a lieu dans des tissus de réserve comme l'albumen de maïs qui a pour rôle la nutrition de l'embryon. Cette nutrition se fait via l'apoptose des cellules de l'albumen libérant des ressources nutritives telles que l'azote, le phosphore (issus de la dégradation de l'ADN) et le glucose (issus de la dégradation de l'amidon) (Sabelli *et al.*, 2009; Lee *et al.*, 2009).

c) Augmentation du métabolisme général

Dans la littérature, la polyploïdisation serait un avantage évolutif permettant une augmentation du métabolisme général. Comme cité précédemment 2 types de polyploïdisation sont présentes chez les plantes: la polyploïdie constitutive et l'endopolyploïdie. Pour analyser l'effet de l'augmentation de la quantité d'ADN sur le métabolisme et la transcription, les 2 types de polyploïdies ont été examinés.

- Autopolyploïdie

Guo *et al.*, 1996 ont étudié l'expression de 18 gènes, par une analyse de northern blot, sur des cultivars de maïs haploïdes, diploïdes, triploïdes et tétraploïdes. Les résultats ont montré que la majorité de ces gènes ont un taux d'expression proportionnel au niveau de ploïdie. Cependant 5 gènes, soit 28%, ont montré des niveaux d'expression non proportionnels, certains étant régulés de manière positive (ex: Ribosomal protein S22), d'autres étant régulés de manière négative (ex: Thiol protease).

Une des premières études sur l'analyse complète du transcriptome en fonction de niveaux de ploïdie a été réalisée sur des levures (*Saccharomyces cerevisiae*) par Galitski *et al.*, 1999. Les ARN messagers de levure 2C, 3C et 4C ont été comparés par microarray. Le niveau relatif de l'expression des gènes totaux augmente proportionnellement au niveau de ploïdie, cependant 10 gènes sont surexprimés par rapport au niveau relatif et 7 sont sous-exprimés. De plus, ces auteurs ont constaté la présence de gènes dont l'expression est ploïdie dépendante tandis que d'autres sont spécifiques de l'identité de la souche de levure polyploïde.

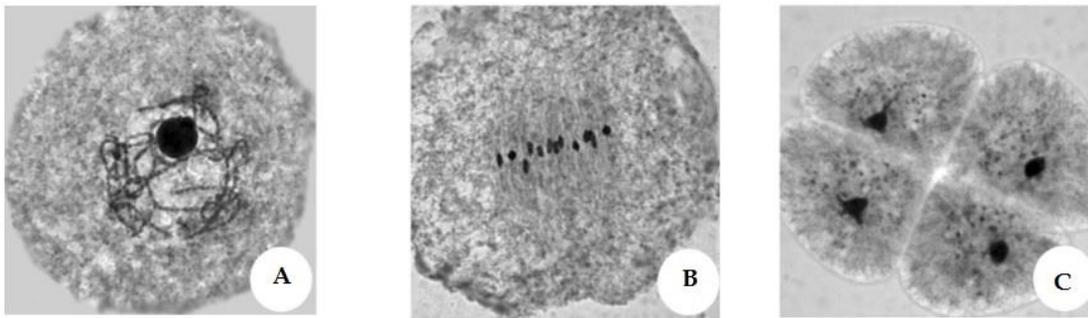


Figure 18: Stade de développement du pollen de riz. A: Interphase pré-méiotique; B: Phase méiotique avec les chromosomes localisés sur le plan équatorial; C: stade microspore simple (Wu *et al.*, 2014).

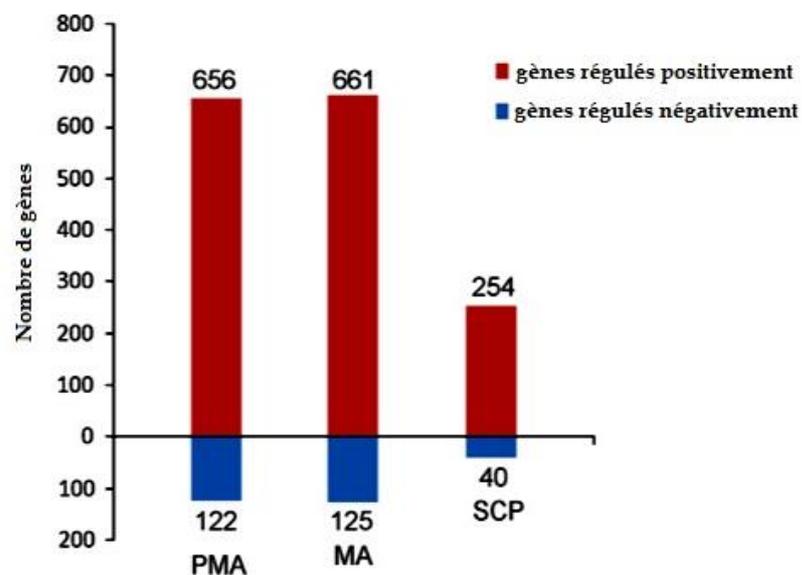


Figure 19: Analyse de l'expression différentielle des gènes entre du pollen de plantes de riz diploïdes ou autotétraploïdes. En rouge gènes dont le nombre de transcrits chez le pollen autotétraploïde est supérieur au diploïde. En bleu gènes dont le nombre de transcrits chez le pollen autotétraploïde est inférieur au diploïde. PMA: interphase pré-méiotique; MA: phase méiotique; SCP: stade microspore simple. (Wu *et al.*, 2014)

Wu *et al.*, 2014, ont réalisé une analyse similaire sur du pollen issu de plantes de riz diploïdes et autotétraploïdes. Le niveau de ploïdie des cellules analysées diffère également selon le stade de développement du pollen. Pour l'interphase pré-méiotique et la phase méiotique les cellules mères du pollen sont diploïdes ou tétraploïdes selon le niveau de ploïdie de la plante de départ, tandis qu'au stade microspore les cellules sont haploïdes ou diploïdes, la méiose ayant eu lieu (Fig 18). Pour comparer le transcriptome des différents niveaux de ploïdie, la technique du microarray a été employée en utilisant une quantité constante d'ARN quel que soit le niveau de ploïdie et quel que soit le stade. Les résultats montrent, pour différents stades, l'expression différentielle de quelques centaines de gènes sur les 47000 analysés pour une quantité d'ARN constante. La majorité de ces gènes sont régulés de manière positive selon la ploïdie mais certains sont régulés de manière négative (Fig 19). Par ailleurs, l'analyse de l'identité de ces gènes révèle que la majorité est associée au développement du pollen et code des facteurs de transcription, des transporteurs et des hydrolases.

Parmi les Solanacées, Stupar *et al.*, 2007, a mené une étude sur la pomme de terre en analysant par microarray le transcriptome de la feuille issus de plante possédant 3 niveaux de ploïdie différents (1C, 2C et 4C). Pour une quantité d'ARN constante Stupar *et al.*, 2007 démontrent que environ 10 % des 9 000 gènes étudiés sont exprimés de manière différentielle lors de la comparaison 1C et 2C et très peu de gènes sont différentiellement exprimés entre la comparaison 2C et 4C. De plus, la modification de l'expression n'est pas proportionnelle au niveau de ploïdie. Parmi les gènes exprimés différentiellement 1 seul est sous-exprimé et est impliqué dans la voie de biosynthèse des gibbérellines. Les gènes surexprimés sont, quant à eux, impliqués principalement dans l'infrastructure cellulaire, dans la synthèse des ribosomes et des histones.

	Chromatine	Protéine/ Ribosome	Carbohydate	Energie	Glycolyse	Respiration	Fermentation	Transport	Photosynthèse	Métabolites secondaires
<i>Medicago truncatula</i> / nodules	+	+/+	+	+	+	+	+	+	+	Altéré
<i>Medicago truncatula</i> / Mycorhizes	+	+/+	+	+	+	+	=	+	=	Terpénoides+ Composés phénoliques + Flavonoïdes+

Tableau 2 : Impact de la ploïdie sur les processus métaboliques. +: augmentation de l'expression; - diminution de l'expression; = aucune modification significative de l'expression. Tiré de Wildermuth *et al.*, 2010

De manière globale, l'analyse de la transcription sur des génomes autopolyploïdes révèle d'une part que le niveau de transcription de la majorité des gènes varie en fonction du niveau de ploïdie. D'autre part en fonction des cas d'études il existe des gènes surexprimés ou sous-exprimés dont l'expression est spécifique de l'identité cellulaire.

- Endopolyploïdie

Très peu d'études ont été réalisées sur des tissus ayant subi de l'endopolyploïdie. Lu *et al.*, 2007 ont étudié le taux de transcription nucléaire sur les hépatocytes de souris en fonction des niveaux de ploïdie. Les hépatocytes de souris possèdent des cellules avec des niveaux de ploïdies différents (2C, 4C, 8C et 16C). L'analyse du taux de transcription a été faite par microarray avec une quantité d'ARN nucléaire constante. Sur les 12 000 transcrits analysés, 50 gènes connus montrent une expression différente entre le 2C et le 4C. 22 gènes sont régulés négativement tandis que les 28 autres sont régulés positivement. Néanmoins, la différence d'expression entre les deux niveaux de ploïdie est faible, toujours inférieure à un facteur 2. De plus, les gènes ne sont pas spécifiques de l'identité de la cellule (Lu *et al.*, 2007).

Les études menées sur l'endoréduplication et ses conséquences sur le métabolisme ont utilisé comme modèle l'interaction entre des racines et des bactéries (nodule) ou des champignons (mycorhize) (Wildermuth *et al.*, 2010). En fonction de la plante hôte et du symbiote, l'augmentation de la ploïdie n'a pas la même importance. Par exemple, la colonisation des arbuscules mycorhiziens de *Glomus mosseae* au niveau des racines de tomate a pour conséquence une augmentation du degré de ploïdie jusqu'à 8C (Bainard *et al.*, 2011), tandis que la colonisation de *Medicago truncatula* par la bactérie *Sinorhizobium meliloti* entraîne une augmentation de la ploïdie jusqu'à 64C. (Wildermuth *et al.*, 2010). Les études sur le transcriptome de ces différentes symbioses montrent une régulation positive de différents processus métabolique (Tableau 2).

	Polyploïdie				Endopolyploïdie	
	Maïs (Guo <i>et al.</i> , 1996)	Levure (Galitski <i>et al.</i> , 1999)	Pollen de riz (Wu <i>et al.</i> , 2014)	Pomme de terre (Stupar <i>et al.</i> , 2007)	Souris (Lu <i>et al.</i> , 2007)	Nodules/Mycorhizes (Wildermuth <i>et al.</i> , 2010)
Méthodes d'analyses	Northern blot	Microarray	Microarray	Microarray	Microarray	Microarray
Augmentation proportionnelle des transcrits en fonction des niveaux de ploïdie	OUI	OUI	NON	NON	NON	ND
Présence de gènes surexprimés et/ou sousexprimés	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI	OUI
transcrits impliqués dans l'identité cellulaire	ND	OUI	NON	OUI	NON	OUI

Tableau 3: Récapitulatif du rôle et de l'impact de la polyploïdie et de l'endopolyploïdie au niveau de la transcription globale mais aussi au niveau de l'identité cellulaire.

- Conclusion

Que ce soit lors d'une autopolyploïdisation ou d'une endopolyploïdisation, les analyses du transcriptome révèlent une augmentation globale de la transcription. Néanmoins, l'augmentation de la transcription n'est pas obligatoirement proportionnelle à l'augmentation de la quantité d'ADN, comme le montrent les études sur le pollen de riz, la pomme de terre et les hépatocytes de souris (Tableau 3). Dans toutes les analyses étudiées, certains gènes sont surexprimés ou sous-exprimés de façon différentielle selon le niveau de ploïdie. Cette différence d'expression n'est pas automatiquement corrélée à une identité cellulaire spécifique (Tableau 3).

La difficulté de l'analyse de la transcription en fonction des niveaux de ploïdie est de prendre en compte la quantité d'ADN. Dans la majorité des analyses précédemment cités, la quantité d'ARN analysée est constante quel que soit le niveau de ploïdie. Dans la majorité des études l'expression différentielle est analysée via des microarrays selon des protocoles qui ne fournissent pas d'information sur la quantité d'ADN initialement associée à chaque échantillon. De plus, cette technique est moins sensible par rapport au RNA-seq (Séquençage d'ARN). Enfin, les niveaux de ploïdies étudiés des travaux décrits ci-dessus ne sont pas très élevés, au maximum 16C pour l'analyse sur les hépatocytes de souris.

En conclusion, l'augmentation de la quantité d'ADN peut induire une expression différentielle de certains gènes dans le cas de l'endopolyploïdie comme dans celui de l'autopolyploïdie. Cependant cette hausse semble être spécifique des organismes et des tissus observés.

3. CONCLUSION

L'endoréduplication est un processus présent chez de nombreux animaux et végétaux. Il est finement régulé par la présence ou l'absence des différents complexes CDK/Cyc, par la présence d'inhibiteurs et d'activateurs, et par les hormones.

Cet endocycle est présent chez 90% des Angiospermes, chez les Bryophytes (mousses) et Ginkophytes (Scholes *et al.*, 2015) et il peut atteindre des niveaux importants (24 576C dans l'albumen d'*Arum maculatum* (Sugimoto-Shirasu *et al.*, 2003)). Ce phénomène est présent dans différents organes et peut se déclencher lors de stress environnementaux (Scholes *et al.*, 2015, Lee *et al.*, 2009).

L'augmentation de la quantité d'ADN aurait comme avantage de permettre une différenciation cellulaire et une stabilité génétique plus importante. En effet, l'apoptose (mort cellulaire) des cellules est souvent inactivée dans les cellules polyploïdes (Orr-Weaver *et al.*, 2015). De plus, de multiples copies du génome permettent une protection contre les mutations. En revanche, une cellule polyploïde, de par sa différenciation et son augmentation de la quantité d'ADN, ne pourra plus correctement se diviser. Si ce phénomène a lieu, cela engendrera la création de cellules aneuploïdes (possédant une quantité d'ADN anormale) (Orr-Weaver *et al.*, 2015).

Les études, chez les végétaux et chez les animaux, suggèrent qu'une augmentation de la quantité d'ADN a pour conséquence une augmentation de la taille des cellules et parfois même de l'organe (Orr-Weaver *et al.*, 2015). En effet, d'après la théorie nucléo-plasmique, l'augmentation de la quantité d'ADN a pour conséquence une augmentation du volume de la cellule. Cette théorie repose sur l'hypothèse que le rapport du volume du noyau sur le volume de cytoplasme reste constant. Ainsi, en doublant la quantité d'ADN le noyau augmente son volume ce qui déclencherait une augmentation de la quantité de cytoplasme et donc une expansion de la cellule.

L'augmentation de la taille des cellules participe à la morphogénèse des organes et donc à l'identité cellulaire. Par exemple, au niveau des sépales d'*Arabidopsis thaliana*, une perturbation du ratio entre cellules polyploïdes et cellules diploïdes déclenche un phénotype anormal (Roeder *et al.*, 2012). L'endoréduplication serait donc un phénomène qui permettrait aux cellules de se différencier et d'acquérir une identité propre (Orr-Weaver *et al.*, 2015).

Ce phénomène est parfaitement explicite dans l'exemple des trichomes d'*Arabidopsis thaliana* où une perturbation de l'endoréduplication induit un nombre anormal de branches. Or il a été montré que les 3 branches des trichomes permettent à la plante une protection contre les insectes. Ainsi, en perturbant l'endoréduplication, et donc le développement correct du trichome, il y a une perte partielle de l'identité de cette cellule spécialisée (Orr-Weaver *et al.*, 2015, Bramsiepe *et al.*, 2010).

Les analyses sur la transcription associée à la polyploïdie, ont révélé une augmentation globale de la transcription qui n'est pas obligatoirement proportionnelle au niveau de ploïdie. Il est probable que l'augmentation rapide de la taille des cellules repose sur cette augmentation de la transcription. Cette hausse permettrait l'augmentation du métabolisme indispensable pour générer les molécules nécessaires à la création des membranes et de la paroi. Ces travaux ont aussi révélé, dans certaines études, l'existence de gènes pouvant être surexprimés et sous-exprimés selon la ploïdie, ce qui confère donc à la cellule polyploïde une identité spécifique.

Il existe des plantes possédant des organes pouvant atteindre des niveaux de ploïdie élevés comme par exemple la tomate (*Solanum lycopersicum*). Cette plante est un modèle de laboratoire sur l'étude de la croissance des fruits charnus et plus particulièrement sur l'endoréduplication car elle possède dans son fruit des niveaux élevés d'endoréduplication.

II. LA TOMATE

Parmi les dicotylédones les plus cultivées dans le monde il y a la famille des Solanacées qui inclue les pommes de terre (*Solanum tuberosum*), les aubergines (*Solanum melongena*) et les tomates (*Solanum lycopersicum*). La tomate est le premier fruit produit dans le monde avec 162 millions de tonnes en 2012.

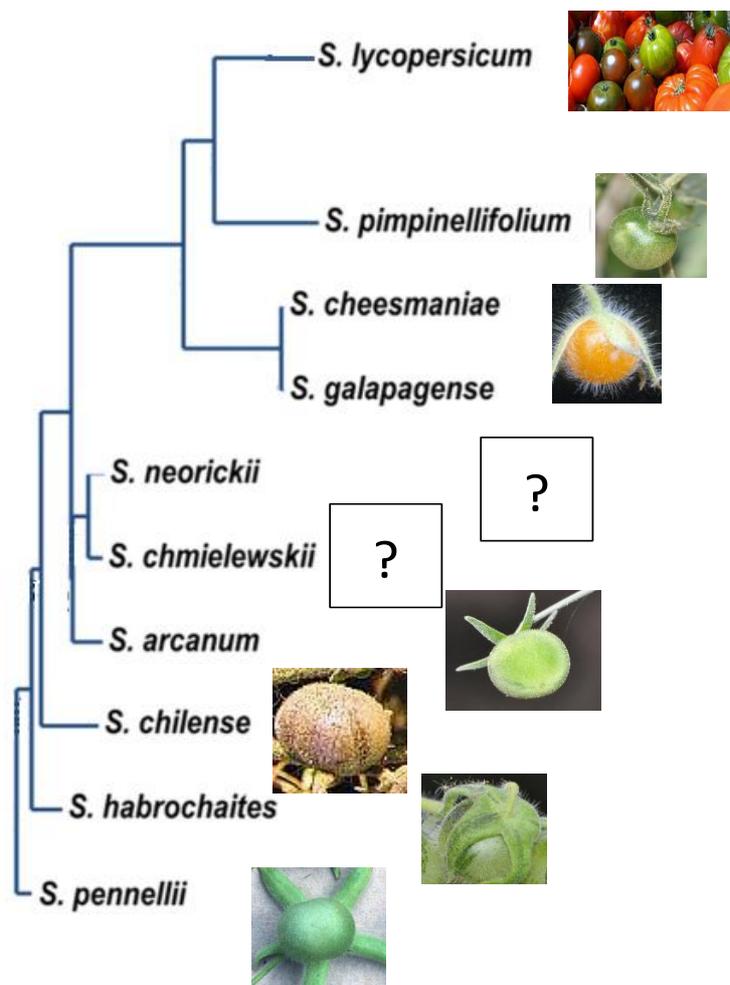


Figure 20: Arbre phylogénétique des différentes espèces de *Solanum* apparentées à *Solanum lycopersicum* (Tiré de Viquez-Zamora *et al.*, 2013)

Les variétés sauvages sont originaires du continent américain ainsi que des îles Galápagos. Elles auraient été domestiquées en Amérique du Sud. Deux hypothèses se confrontent. La première de DeCandolle, soutient que la première domestication aurait eu lieu dans la région du Pérou (Bergounoux *et al.*, 2014). La deuxième de Jenkins, soutient que la domestication de la tomate aurait eu lieu au Mexique (Bergounoux *et al.*, 2014) (Fig 20).

De nos jours, il existe 2 variétés de tomates cultivées qui ont été domestiquées à partir de la variété ancestrale *Solanum pimpinellifolium* (Fig 20) (Ranc *et al.*, 2012) :

-la variété *Solanum lycopersicum var. Cerasiforme*

- la variété *Solanum lycopersicum var. Esculentum*.

A partir de ces 2 variétés plusieurs milliers de cultivars ont été créés. Ces cultivars possèdent des caractéristiques physiologiques et morphologiques d'une grande diversité. Cette plante annuelle est de type sympodial et peut par exemple être à croissance indéterminée (plantes lianes), ou à croissance déterminée.

La tomate possède des fruits charnus simples, c'est-à-dire qu'après la fécondation uniquement l'ovaire participe à la formation du fruit. Le fruit de tomate est multicarpellaire et peut être de taille et de poids variables. Il peut peser de 3,8g pour le cultivar West Virginia 700 à 1000g pour le cultivar «Giant Heirloom» (Cheniclet *et al.*, 2005; Lippman *et al.*, 2001). La forme et la couleur peuvent aussi varier.

Malgré une diversité importante, les cultivars possèdent de nombreux points communs. Leurs fleurs, de couleur jaune, possèdent 5 sépales alternant avec 5 pétales et 5 étamines qui ont fusionné (Fig 21). Cette fusion des étamines permet la protection du pistil et favorise l'autofécondation (fusion des gamètes issus d'un même individu). La majorité des plants de tomates sont donc autogames, cependant, l'allogamie (fusion des gamètes issus de fleurs d'individus différents) n'est pas exclue. La fleur possède un ovaire de type supère c'est-à-dire situé au-dessus du réceptacle floral.

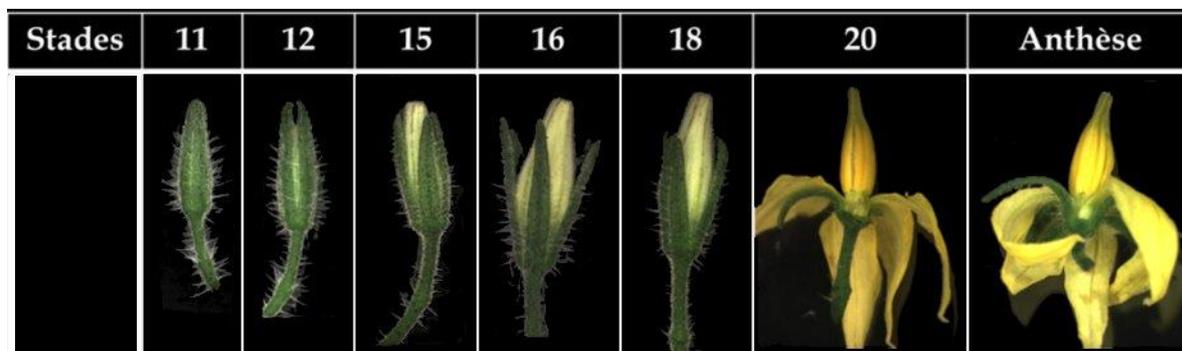


Figure 21: Stades de développement de la fleur de tomate (adapté de Brukhin *et al.*,2003)

A. Développement floral

Le développement de la fleur de tomate est divisé en 20 stades (Brukhin *et al.*,2003), chacun possédant des caractéristiques morphologiques spécifiques (Fig 21).

Dès le stade 1 le primordium (premier stade de développement d'un organe) des sépales est visible, puis, au stade 2 le primordium des pétales apparaît. Il faut attendre le stade 4 pour voir l'émergence des primordia des étamines et des carpelles. Le calice est la première pièce florale à finir son développement dès le stade 12. Les pétales finissent leurs élongation au stade 16 puis se colorent jusqu'à leurs ouverture au stade 20. Les étamines et les carpelles ne sont matures qu'au stade 20. A ce stade la fleur est prête pour la fécondation, et est complètement ouverte: les étamines possèdent du pollen mature et le pistil possède des ovules matures. Le moment de l'ouverture des étamines permettant la pollinisation du pistil se nomme l'anthèse (Brukhin *et al.*,2003)(Fig 21).

Durant le développement floral, 4 étapes sont importantes pour l'acquisition de la taille finale du fruit. La première étape est le développement correct du méristème, contrôlé majoritairement par le gène WUSCHEL (Van der Knaap *et al.*, 2014; Pesaresi *et al.*,2014) et la deuxième est le maintien de son organisation. La troisième étape est le développement du gynécée et la mise en place de ses trois axes de différenciation grâce aux divisions cellulaires. L'identité du gynécée est principalement régulée par le gène AGAMOUS (Van der Knaap *et al.*,2014; Pesaresi *et al.*, 2014). C'est l'axe abaxial/adaxial du gynécée qui permettra de déterminer l'épaisseur du péricarpe et des autres tissus. Cet axe est régulé par les facteurs de transcription de la famille YABBY. Enfin, la dernière étape est la spécialisation des tissus du gynécée (Van der Knaap *et al.*, 2014).

Si la pollinisation, et donc la fécondation, n'ont pas eu lieu, au bout de 3 JAA la fleur subit une abscission à la base du pédicelle (tige soutenant la fleur) (Tsuchiya *et al.*,2015).

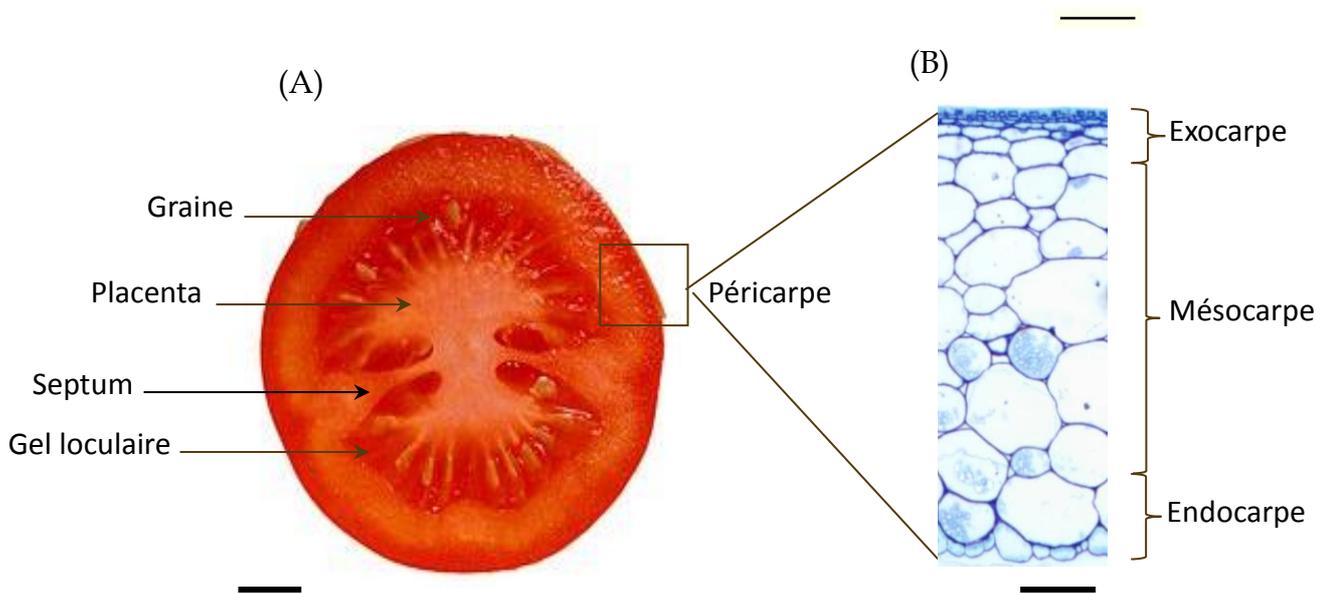


Figure 22: Structure d'un fruit de tomate; A, Coupe transversale d'un fruit de tomate grappe à maturité. La barre représente 1 cm; B, Coupe d'un péricarpe de tomate à 30 JAA la barre représente 300 μ m.

B. Développement du fruit

Si la pollinisation a eu lieu le fruit se développe à partir de l'ovaire. Il est composé de différents tissus (Fig 22):

- Le péricarpe, partie charnue du fruit. Il est divisé en trois zones, l'exocarpe le plus à l'extérieur, le mésocarpe au centre et l'endocarpe le plus à l'intérieur.

- les septums, correspondant à la zone de fusion de la paroi latérale des carpelles dans l'ovaire.

- Le placenta, partie de la paroi de l'ovaire ou du fruit où sont insérés les ovules ou les graines.

- Le gel loculaire

- Les graines, développées à partir des ovules.

Le développement du fruit de tomate est typiquement divisé en trois phases (Fig 23) (Gillaspy, 1993). La première phase correspond à la fécondation et à la mise à fruit. Les principales hormones impliquées dans cette étape sont l'auxine, les gibbérellines, ainsi que les cytokinines (De Jong *et al.*, 2009; Ding *et al.*, 2013). Ces trois hormones sont les régulateurs majeurs de la mise à fruit (Kumar *et al.*, 2014). Les cytokinines auraient notamment pour rôle de moduler l'expression des auxines et gibbérellines (Ding *et al.*, 2013) tandis que les auxines ont un rôle dans la durée et l'importance des divisions cellulaires. Les gibbérellines, quant à elles, ont un rôle dans l'expansion des cellules. Le développement du fruit dépend de cette étape ainsi que du taux de fécondation des ovules. Une fois les ovules fécondés et la mise à fruit effective, le fruit entre dans la deuxième phase appelée phase de croissance, au cours de laquelle de nombreuses hormones restent impliquées. Deux groupes d'hormones jouent un rôle majeur dans la croissance des fruits: les auxines et les cytokinines (Azzi *et al.*, 2015; Kumar *et al.*, 2014). Lorsque le fruit a atteint sa taille finale, il entre dans la troisième phase appelée phase de maturation. Le fruit acquiert alors toutes ses caractéristiques organoleptiques, c'est-à-dire tous les critères perceptibles et appréciés par les animaux (la pigmentation, l'odeur, le goût, la texture ...) (Gillaspy *et al.*, 1993; Azzi *et al.*, 2015).

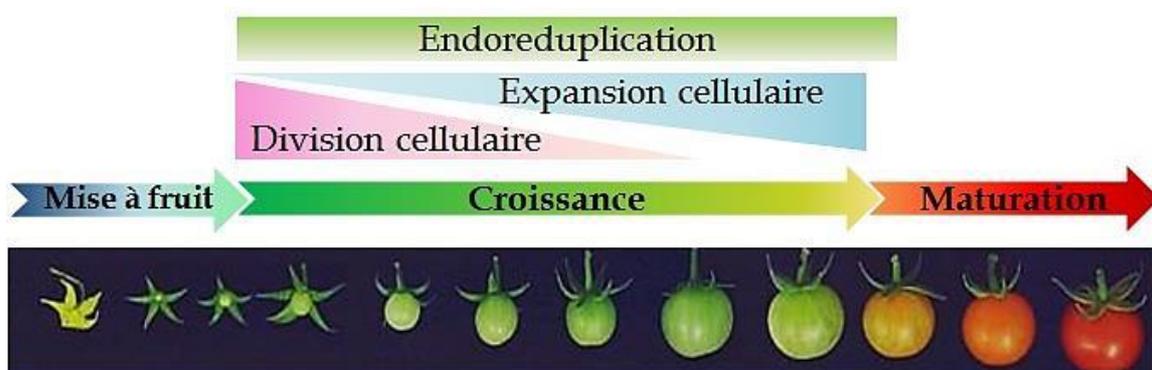


Figure 23: Schéma représentant les différents processus impliqués dans la croissance du fruit de tomate au cours du développement. Adaptée de Gillaspay *et al.*, 1993)

La taille finale du fruit de tomate dépend de nombreux facteurs génétiques, physiologiques et environnementaux. Parmi ces facteurs il y a le nombre de cellules initiales de l'ovaire, le nombre de loges carpellaires qui est contrôlé par les gènes LOCULAR NUMBER et FASCIATED (Van der Knaap *et al.*, 2014; Munos *et al.*, 2011), le nombre d'ovules fécondés (efficacité de la pollinisation) et enfin le taux de division cellulaire (Gillaspy *et al.*, 1993).

La croissance du fruit de tomate est assurée par la coordination de la division cellulaire, de l'expansion cellulaire, et de l'endoréduplication. Ces 3 processus commencent dès la fécondation et ont, selon les stades, une implication plus ou moins importante (Fig 23). Les schémas classiques du développement du fruit de tomate, adaptés pour la majorité de Gillaspy *et al.*, 1993, suggèrent que durant les premières étapes de développement les divisions cellulaires sont plus importantes que durant les dernières étapes de développement. Inversement, l'expansion cellulaire serait plus importante durant la fin de la croissance du fruit par rapport au début du développement.

Dans les différentes analyses de croissance du fruit de tomate, le tissu le plus étudié est le péricarpe. Xiao *et al.*, 2009 ont étudié le développement de ce tissu chez l'espèce ancestrale: *Solanum pimpinellifolium*. Ils ont constaté que très tôt l'épaisseur du péricarpe double passant de 100 μm à 200 μm entre 0 JAA et 2 JAA puis atteignant 400 μm à 4 JAA et 700 μm à 10 JAA. Cheniclet *et al.*, 2005, ont montré, pour la variété *Solanum lycopersicum cerasiforme* cv WVA106, une augmentation du diamètre du fruit et de l'épaisseur du péricarpe entre 0 et 10 JAA d'un facteur 5 passant respectivement de 1,5 mm environ à 7,5 mm et de 100 μm à 500 μm . La vitesse de croissance des fruits ainsi que l'augmentation du péricarpe semblerait être spécifique à chaque cultivar. Cependant, il est possible de mettre en avant des points communs que ce soit d'un point de vue génétique mais aussi au niveau des processus de division cellulaire, d'expansion cellulaire et d'endoréduplication.

1. LES GENES IMPLIQUES DANS LA CROISSANCE

De nombreux gènes sont impliqués dans le développement du fruit de tomate et influencent sa taille, son poids et sa forme (Tanksley *et al.*, 2004).

Parmi ces gènes OVATE et SUN sont impliqués dans la régulation de l'élongation du fruit (Van der Knaap *et al.*, 2014; Xiao *et al.*, 2009, Liu *et al.*, 2002). Le gène SUN est exprimé avant l'anthèse puis son expression augmente rapidement à partir de 2 JAA et il continue à être exprimé dans des proportions plus faibles jusqu'à 20 JAA (Xiao *et al.*, 2009). La surexpression du gène SUN provoque un phénotype anormal avec un fruit très allongé. Cette forme allongée serait due à un changement du plan des divisions cellulaires et du sens de l'expansion cellulaire au niveau des septums et du péricarpe. Le gène OVATE, quand à lui, est exprimé principalement durant le développement de l'ovaire puis jusqu'à 15 JAA mais de manière moins importante (Liu *et al.*, 2002). Une surexpression du gène produit un fruit plus arrondi que le phénotype sauvage. OVATE serait donc un régulateur négatif de la croissance chez la tomate. Une perturbation de son expression désorganiserait la prolifération et la différenciation cellulaire.

Le gène FW2.2/CNR (FRUIT WEIGHT2.2/CELL NUMBER REGULATOR) est impliqué dans la régulation des divisions cellulaires et donc par conséquent du nombre de cellule. Il a été montré par transgénèse qu'une augmentation de la quantité des transcrits de *fw2.2/cnr* a pour conséquence une diminution du nombre de cellules et un fruit plus petit (Van der Knaap *et al.*, 2014, Pesaresi *et al.*, 2014 et Guo *et al.*, 2011).

Récemment Chusreeaom *et al.*, 2014 ont montré la présence d'un nouveau gène impliqué dans la forme du fruit de tomate: SIELF1. Une mutation sur ce gène entraîne la formation d'un fruit avec un diamètre inférieur et une longueur supérieure au sauvage. Il serait donc impliqué dans la croissance longitudinale du fruit en favorisant les divisions anticlines (Chusreeaom *et al.*, 2014).

Les hormones interviennent de manière importante durant le développement précoce du fruit de tomate (Srivastava *et al.*, 2005). De Jong *et al.*, 2015 ont montré que ARF9 (Auxin Response Facteur 9) influence la taille du fruit en inhibant les divisions cellulaires durant les stades précoces (jusqu'à 15 JAA). Les fruits sous-exprimant ce gène montrent une augmentation du nombre d'assises cellulaires. A l'inverse les fruits sur-exprimant le gène montrent un nombre d'assises cellulaires inférieur à celui de la lignée témoin. Wang *et al.*, 2005 ont aussi montré qu'un régulateur transcriptionnel spécifique des réponses à l'auxine, IAA9, est un régulateur négatif de la mise à fruit. En effet, sa sous-expression déclenche le développement parthénocarpique du fruit.

Enfin, Zhang *et al.*, 2012 ont montré que le QTL (Quantitative Trait Loci) FW3.2, chez la tomate, a un rôle dans le poids des fruits. L'un des gènes candidats localisés par ce QTL est le gène KLUH qui régule la taille des organes chez *Arabidopsis thaliana*.

2. DIVISION ET EXPANSION CELLULAIRE

Au niveau du péricarpe de la tomate, les divisions cellulaires se produisent principalement dans l'épiderme externe (Gillaspy *et al.*, 1993) de façon anticline (plan perpendiculaire à la cuticule) et dans les assises sous-épidermiques de manière péricline (plan parallèle à la cuticule). Ce dernier type de division permettrait la génération de nouvelles assises (Cheniclet *et al.*, 2005).

Des études antérieures ont montré que l'index mitotique est plus important dans les assises externes (Gillaspy *et al.*, 1993; Joubès, 1999). De plus, l'index mitotique varie en fonction du stade de développement atteignant un maximum entre 5 JAA et 10 JAA avec une valeur d'environ 3 % (Joubès *et al.*, 1999) pour le cultivar WVA106. Il varie aussi en fonction du cultivar, pour les mêmes stades, l'index mitotique dans le péricarpe du cultivar M82 n'est que d'environ 1,5 % (Cong *et al.*, 2002).

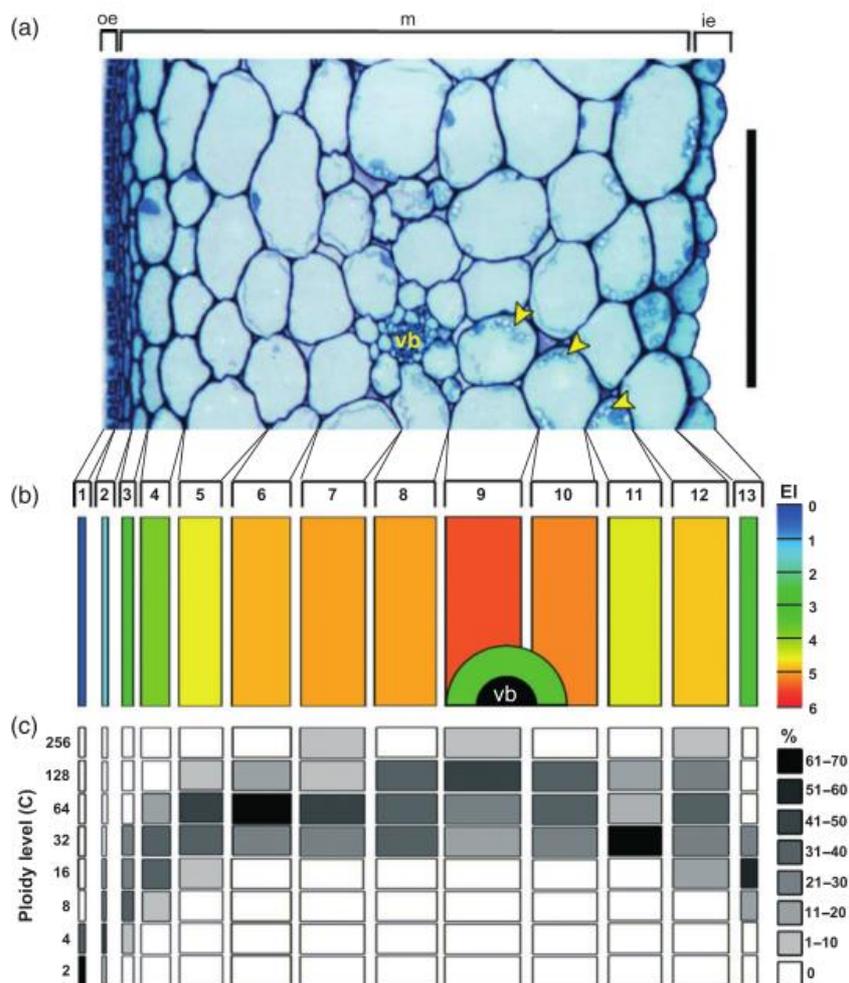


Figure 24: Cartographie des niveaux de ploïdie d'un péricarpe de fruit de 30 JAA. (A) Coupe transversale de péricarpe inclus en Technovit . Les flèches jaunes représentent les amyloplastes. oe: Epiderme externe. m: Mésocarpe. ie: Epiderme interne. vb faisceaux vasculaires. La barre d'échelle représente 500μm; (B) Distribution des index moyens d'endoréduplication en fonction des assises. L'échelle de couleur à droite représente l'index d'endoréduplication moyen; (C) Pourcentage des différents niveaux de ploïdie en fonction des assises cellulaires. Les niveaux de ploïdie sont représentés à gauche tandis que la proportion des niveaux de ploïdie est représentée par une échelle de gris à droite de la figure.(Tiré de Bourdon *et al.*, 2011)

De plus certains auteurs ont dénombré les cellules du péricarpe de différentes variétés de tomates durant les stades précoces. Teitel *et al.*, 1985 ont montré une augmentation du nombre de cellules entre 0 JAA et 5 JAA de l'ordre d'un facteur 2 (passant de $1,94 \pm 0,45 \cdot 10^6$ à $4,55 \cdot 10^6$) et entre 5 et 20 JAA d'un facteur 5 au niveau du péricarpe du fruit du cultivar Pearson. Bohner *et al.*, 1988 ont travaillé sur l'espèce ancestrale *Solanum pimpinellifolium* et ont démontré une augmentation du nombre de cellules d'un facteur 5 entre 0 et 5 JAA passant de $1,18 \pm 0,3 \cdot 10^5$ à $5,63 \pm 1,23 \cdot 10^5$.

L'expansion cellulaire au sein du péricarpe, débute juste après la fécondation et augmente à partir de 4 JAA pour ensuite se stabiliser vers 40 JAA (fin de la croissance du fruit) avec une aire cellulaire moyenne d'environ $0,04 \text{ mm}^2$ pour le cultivar WVA106 (Cheniclet *et al.*, 2005). Le résultat le plus intéressant est l'augmentation d'un facteur de 2000 à 22000 fois pour le volume des cellules du mésocarpe selon les cultivars (Cheniclet *et al.*, 2005 ; Azzi *et al.*, 2015). Cette hypertrophie cellulaire est corrélée de manière positive à une augmentation de la quantité d'ADN, conséquence de l'endoréduplication.

3. L'ENDOREDUPLICATION

Le fruit de tomate a la particularité de montrer des niveaux d'endoréduplication importants (de 8C jusqu'à 512C avec une moyenne supérieure à 32C) et qui se manifeste à maturité dans les différents tissus le composant (péricarpe, columelle, gel loculaire) (Bergervoet *et al.*, 1995 ; Cheniclet *et al.*, 2005).

La technologie du FISH (Fluorescence *In Situ* Hybridization) a permis de montrer que les noyaux polyploïdes du fruit de tomate sont polyténiques. Cela signifie qu'il n'y a pas de séparation des chromatides (Bourdon *et al.*, 2011). Cette structuration des chromosomes est caractéristique de l'endoréduplication.

Des études ont montré, chez le cultivar WVA106, un patron d'endoréduplication assez précis dans le péricarpe d'un fruit âgé de 30 JAA. Les niveaux de ploïdie les plus importants sont localisés principalement dans le mésocarpe tandis que l'exocarpe et l'endocarpe possèdent des niveaux de ploïdie plus faibles (Fig 24)(Bourdon *et al.*, 2011).

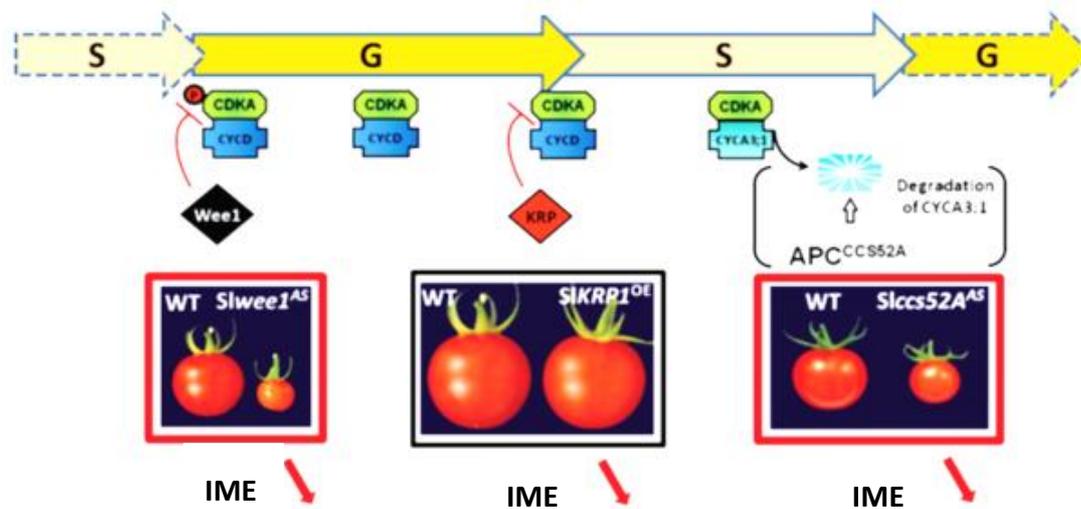


Figure 25. Régulation génétique de l'endoréduplication (tiré de Chevalier *et al.*,2015). WT : Wild type ; CDK : Cycline dépendante kinase ; Cyc : cycline ; KRP : Kip related protein ; CCS52a : cell cycle switch 52A ; IME: index moyen d'endoréduplication; S: synthèse d'ADN; G: Gap phase; OE: over-expression (surexpression) AS: anti-sens (sous-expression)

(A)

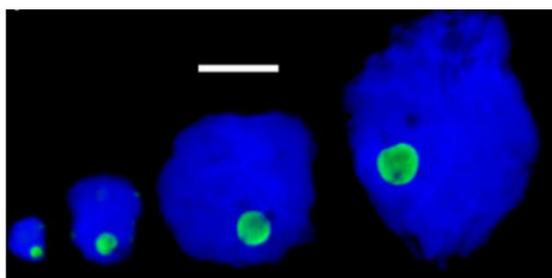
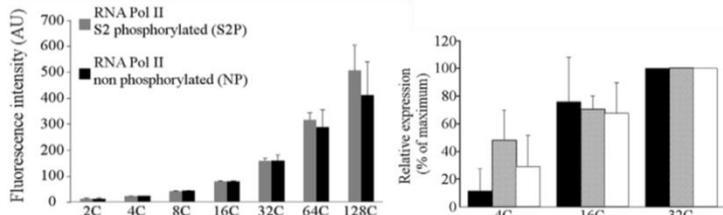


Figure 26: (A) Analyse par RNA FISH de l'ARN 5,8S localisé dans le nucléole en fonction des tailles de noyaux. En bleu: l'ADN marqué au DAPI, en vert: sonde 5,8S ;



(B) Analyse de l'évolution de l'ARN polymérase II active (RNAPolIII S2) et inactive (RNAPOLII NP) sur des noyaux de péricarpe de tomate (30 JAA) triés en fonction des niveaux de ploïdie;

(C) expression de différents gènes candidats en fonction du niveau de ploïdie.

(B)

(C)

Ces résultats suggèrent que l'endoréduplication débiterait d'abord dans les assises centrales de la paroi de l'ovaire ou du très jeune fruit ce qui leur permettrait de faire plus d'endocycles par rapport aux assises plus externes qui dériveraient des divisions cellulaires post-anthèse et seraient donc plus récentes.

De nombreuses études ont été menées sur la régulation de l'endoréduplication dans le fruit de tomate. Il a été montré que les 3 facteurs cités précédemment sont présents chez la tomate: WEE1 (Gonzalez *et al.*, 2007), CCS52A (Mathieu-Rivet *et al.*, 2010) et KRP (Nafati *et al.*, 2011; Jasinski *et al.*, 2002). Une diminution de l'expression de CCS52A ou de WEE1 et l'augmentation de l'expression de KRP1 entraînent une diminution de l'index moyen d'endoréduplication dans le péricarpe (Chevalier *et al.*, 2014)(Fig 25).

L'endoréduplication permettrait une augmentation de la taille des cellules en maintenant le ratio nucléo-plasmique (Chevalier *et al.*, 2014, Bourdon *et al.*, 2012). Il a été montré une corrélation positive entre la taille des noyaux et des cellules avec le niveau d'endoréduplication (Bourdon *et al.*, 2011; Cheniclet *et al.*, 2005). Cependant cette corrélation n'est pas stricte il a été montré, sur des plants de tomate *SIKRP1^{OE}*, qu'une diminution du niveau d'endoréduplication n'a pas d'impact sur l'expansion cellulaire (Nafati *et al.*, 2011). L'endoréduplication agirait comme un potentialisateur de la croissance cellulaire (Chevalier *et al.*, 2014).

Cet effet de l'endoreduplication serait la conséquence de l'augmentation du métabolisme général et particulièrement de la transcription. L'endoréduplication, et plus généralement l'endopolyploïdisation, a pour conséquence une augmentation de la quantité d'ADN par cellule. Cette augmentation du nombre de copie de gènes permet d'augmenter la transcription par noyau et donc par cellule. Des études sur le fruit de tomate WVA106 ont confirmé l'augmentation, en fonction des niveaux de ploïdie, du transcrit 5,8S dans le fruit de tomate (Fig 26A). L'ARN ribosomal 5,8S est un des constituants de la sous unité 60S du ribosome important pour la traduction (Bourdon *et al.*, 2012). De plus, il a été montré, par des techniques d'immuno-marquage, une augmentation proportionnelle de la quantité d'ARN polymérase II en

fonction du niveau de ploïdie. Cette polymérase est impliquée dans la transcription des ARN messager. (Bourdon *et al.*, 2012 Fig 26B). Enfin, l'analyse de quelques gènes candidats par RT-qPCR sur noyaux triés en fonction de leurs niveaux de ploïdie a montré une augmentation proportionnelle de la quantité de transcrits nucléaires (Fig 26C).

III. PROBLEMATIQUES

L'endoreduplication n'est pas un processus systématiquement présent chez tous les fruits. L'objectif général de ce travail est de contribuer à mieux connaître le ou les rôles possibles de ce phénomène aussi bien sur la croissance du fruit que sur la transcription au moment de la maturation.

A. Mécanismes impliqués dans le développement précoce

Les données présentes dans la littérature sur le développement du fruit de tomate mettent en avant les gènes impliqués dans les mécanismes du développement de l'ovaire, de la fécondation, de la mise à fruit et enfin de la maturation. Néanmoins, ces données ne prennent pas en compte les relations entre les différents processus impliqués durant le développement du fruit. En effet, il serait intéressant de connaître le patron spatio-temporel des phénomènes de division cellulaire, d'expansion cellulaire et d'endoreduplication pour mieux comprendre leur coordination et leur régulation. Seule, l'existence d'un gradient de taille cellulaire et d'activité mitotique a été plusieurs fois mentionnée au niveau des trois zones exocarpe/mésocarpe/endocarpe et sur des pas de temps larges (par exemple les 10 premiers jours du développement du fruit). Il n'existe cependant aucune donnée quantitative sur l'intensité des divisions et de l'expansion cellulaire dans chacune des assises et au cours de la mise à fruit.

Ces données sont importantes pour avoir une meilleure connaissance du développement du fruit de tomate et permettrait de mieux comprendre le patron du péricarpe connu à 30 JAA décrit par Bourdon *et al.*, 2011. De plus, ces différentes données permettront d'établir des références importantes pour créer un modèle de croissance du fruit de tomate, mais aussi pour l'analyse de phénotype de mutant ou de plantes issus de la transgénèse.

B. Impacts de l'endoréduplication sur les programmes d'expression génétique

Les études antérieures suggèrent que l'endoréduplication, dans le fruit de tomate, permettrait à la cellule d'avoir un potentiel de croissance supérieur. De plus, les analyses préliminaires menées dans l'équipe, par RT-qPCR, par RNA FISH et par marquages des gènes candidats, suggèrent que l'endoréduplication permettrait une augmentation de la transcription dans le péricarpe de tomate.

Pour affiner ce résultat, la seconde partie de cette thèse abordera l'étude du transcriptome en fonction des niveaux de ploïdie en déterminant si l'ensemble du transcriptome d'une cellule augmente proportionnellement à l'augmentation de la quantité d'ADN, ou si certains gènes échappent à ce comportement. Ces résultats permettront de déterminer la nature des transcrits présents mais aussi de savoir s'il y a une augmentation de la transcription en comparant la quantité de chaque transcrit entre les différents niveaux de ploïdie. De plus, cette analyse permettra de mettre en avant, d'éventuelle régulations gène-spécifiques liées au niveau de ploïdie.

PARTIE II : DEVELOPPEMENT PRECOCE



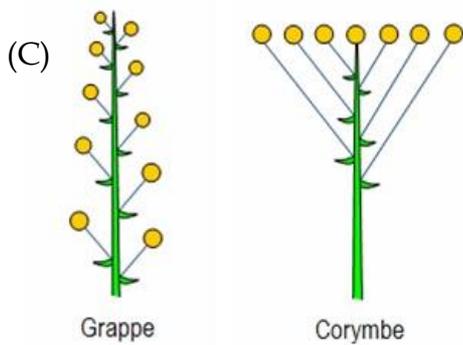
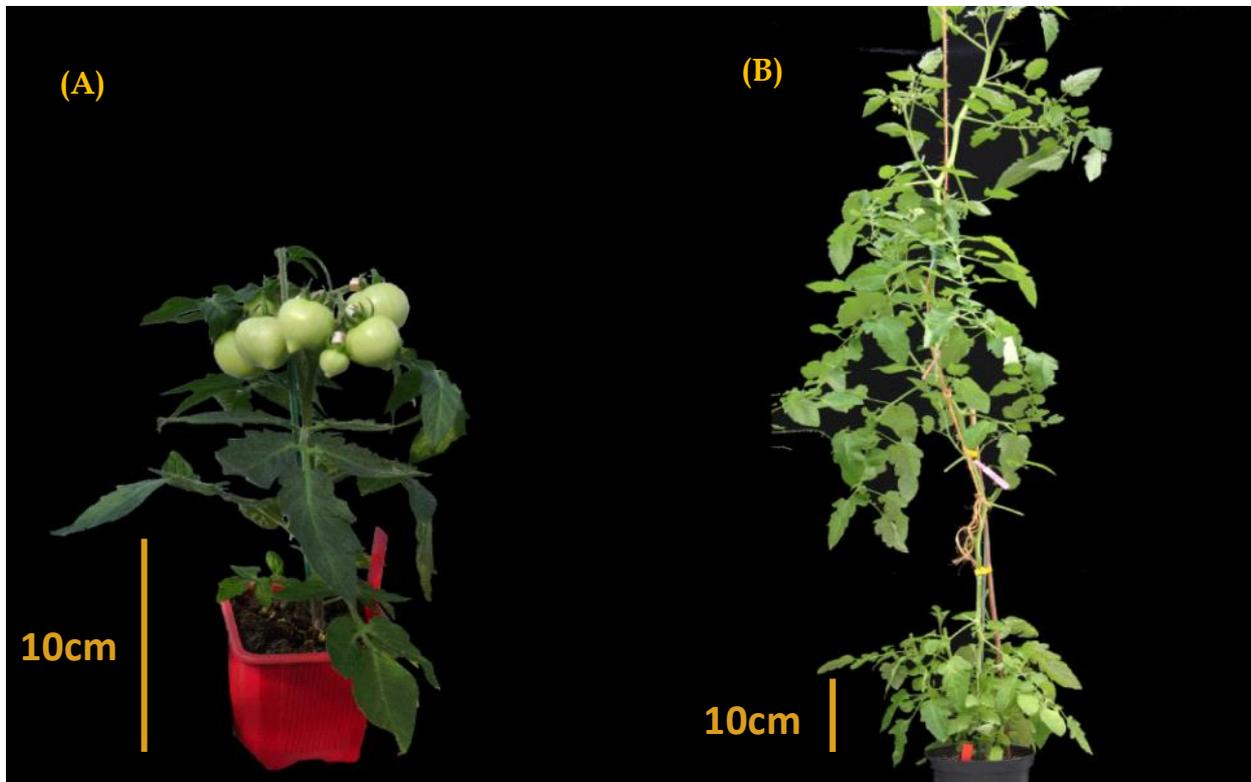


Figure 27: Phénotype des 2 cultivars utilisés pour les différentes analyses; (A) Micro-Tom possède une croissance déterminée et des inflorescences en corymbes; (B) WVA106 possède une croissance indéterminée et des inflorescences en grappes; (C) Schéma des différents types d'inflorescences.

Afin de mieux comprendre le développement précoce du fruit de tomate, 2 cultivars issus de deux variétés différentes ont été étudiés.

Le premier cultivar correspond à *Solanum lycopersicum* var. *esculentum* cv. *Micro-Tom* (MT) (Fig 27A). Micro-Tom est un cultivar obtenu à partir du croisement du cultivar Ohio avec le cultivar Florida basket. Cette plante possède un phénotype nain c'est-à-dire ayant une croissance déterminée de faible taille (maximum 30 cm). Ses inflorescences sont en forme de corymbes (Fig 27C) et les fruits sont de petite taille. D'un point de vue génétique, le phénotype nain serait dû à une combinaison de 3 mutations: *Dwarf* (impliqué dans la voie de biosynthèse des brassinostéroïdes), *Miniature* et *Selfpruning* (impliqué dans le déterminisme méristématique)(Martí et al., 2006).

Le deuxième cultivar correspond à *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme* cv. *West Virginia 106* (WVA106)(Fig 27B). Ce cultivar provient de l'université américaine West Virginia. WVA106 est une plante à croissance indéterminée de type liane, ses inflorescences forment une grappe de 6 à 10 fleurs sur laquelle différents stades de développement de la fleur et du fruit se retrouvent (Fig 27C). Le fruit, de petite taille, arrive à sa taille finale entre 30 JAA et 35 JAA. Cette plante se caractérise par une résistance contre les champignons *Phytophthora infestans*, *Verticillium albo-atrum* et *Fusarium oxysporum*, résistance qui présente un intérêt important pour l'agriculture. Ce cultivar a été obtenu par des croisements de WVA63 avec les cultivars Marglobe, Urbana et Campell's (Gallegly, 1960).

L'objectif de cette étude est de mieux comprendre le développement précoce et les relations entre les 3 mécanismes impliqués dans la croissance durant le développement du fruit. L'utilisation de 2 cultivars, possédant des phénotypes très différents au niveau de leurs parties végétatives, permet de mettre en avant des points communs et des différences durant le développement précoce des fruits. Ces données sont utiles pour établir un patron spatio-temporel de développement robuste. Sur ces deux cultivars, des analyses à l'échelle de l'organe (diamètre du fruit et épaisseur du péricarpe), des analyses à l'échelle cellulaire (divisions cellulaires et

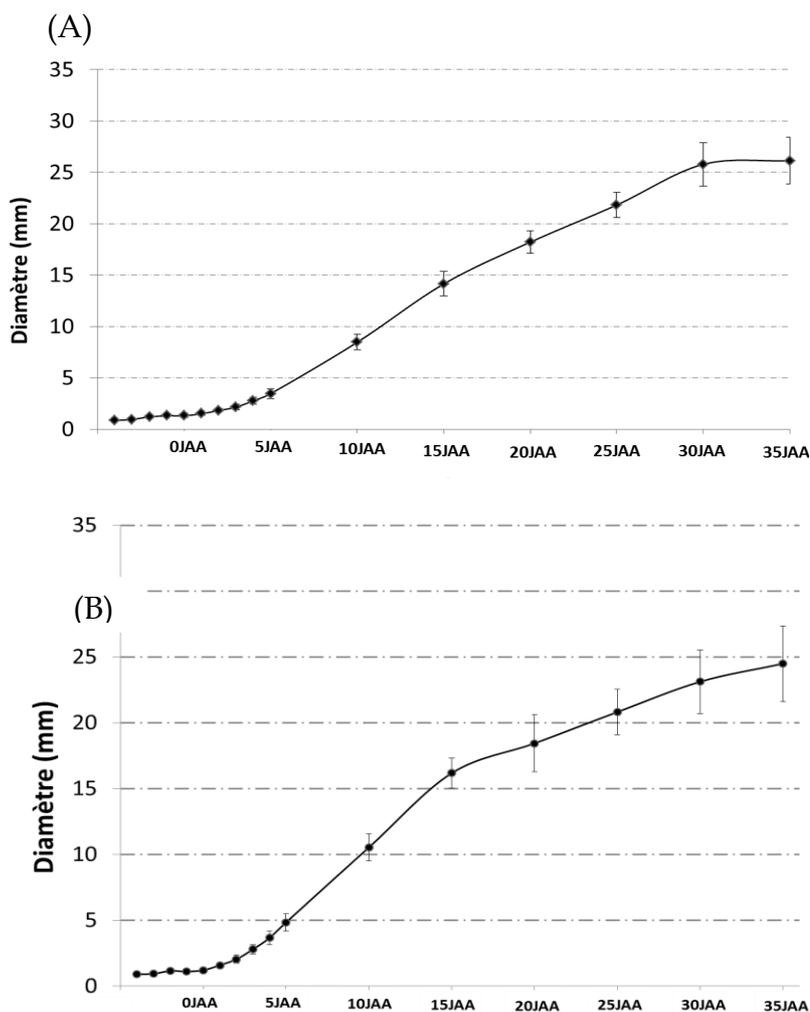


Figure 28: Cinétique du diamètre des fruits au cours de leur développement; (A) Evolution du diamètre du fruit de WVA106; (B) Evolution du diamètre du fruit de Micro-Tom. N=5 fruits pour les stades avant anthèse (du stade 11 au stade 20) et 0 JAA pour ces stades les fruits ont été récoltés. N=10 fruits ; pour les stades 1 JAA à 35 JAA; pour ces stades les fruits n'ont pas été récoltés, le suivi du diamètre se fait donc sur les mêmes fruits. JAA: jours après anthèse. Les barres représentent l'écart-type calculé à partir du diamètre de chaque fruit.

expansion cellulaire) et à l'échelle moléculaire (évolution du niveau de ploïdie) ont été réalisées.

I. Evolution de la cinétique de croissance

A. Evolution du diamètre du fruit

L'évolution de la croissance d'un fruit est typiquement suivie par la mesure de sa taille en longueur et/ou de son diamètre selon sa forme. L'originalité de l'expérimentation présentée est la mesure du diamètre d'un même fruit maintenu sur la plante sans prélèvement à partir du stade 1 JAA jusqu'au stade 35 JAA. Pour un échantillonnage représentatif de la variabilité de taille au sein des cultivars, 10 fruits différents ont été suivis pendant 35 JAA. Ce type de mesure n'est pas possible sur les stades avant anthèse car pour visualiser l'ovaire il faut retirer les pétales et étamines ce qui perturbe le développement de l'ovaire. Pour les stades avant anthèse les fleurs ont été prélevées et disséquées puis le diamètre de l'ovaire a été mesuré (Fig 28).

A cause d'une augmentation de la température durant l'expérimentation dans le compartiment de la serre contenant le cultivar Micro-Tom, il n'est pas possible de comparer les données brutes des 2 cultivars à partir du stade 10 JAA. En effet, les 2 cultivars ont été cultivés en même temps mais dans 2 compartiments séparés. A partir du stade 8 JAA il y a eu un dérèglement dans le refroidissement du compartiment contenant Micro-Tom déclenchant une hausse de température supérieure en moyenne à 2°C sur 24h. Cependant, il est possible de comparer la tendance des courbes pour les stades entre 10 JAA et 35 JAA (Fig 28). Les 2 courbes de l'évolution du diamètre du fruit révèlent une tendance similaire. Une faible croissance avant anthèse, une amplification de la croissance après anthèse puis la présence d'un plateau en fin de croissance. Cette tendance est équivalente à celle obtenue lors de l'analyse de Cheniclet *et al.*, 2005 qui a été faite en prélevant les fruits pour chaque stade étudié. Cependant durant les stades précoces, entre 0 JAA et 3 JAA, les données brutes des 2 analyses diffèrent. En effet, Cheniclet *et al.*, 2005 ne décèlent pas d'augmentation du diamètre du fruit tandis que les résultats présentés dans cette thèse montrent une augmentation du diamètre.

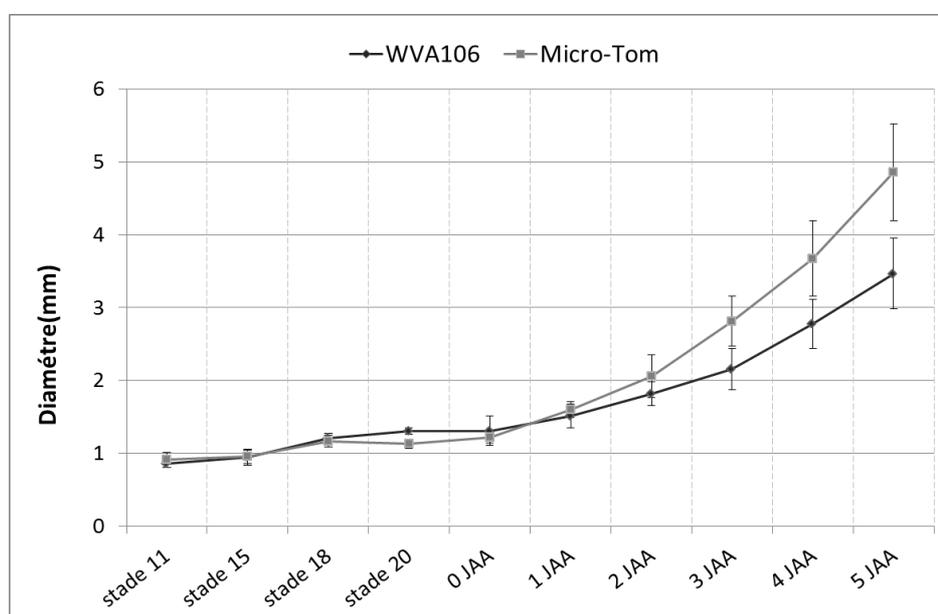


Figure 29: Cinétique du diamètre des fruits durant les stades précoces chez WVA106 et Micro-Tom. N=5 fruits pour les stades 11 à 0 JAA; pour ces stades les fruits ont été récoltés : N=10 fruits pour les stades entre 1 et 5 JAA; pour ces stades les fruits n'ont pas été récoltés, le suivi du diamètre se fait donc sur les mêmes fruits. Les barres représentent l'écart-type calculé à partir du diamètre de chaque fruit. (Données identiques à la figure 28)

Entre le stade 11 avant l'anthèse et le stade 5 JAA une comparaison des valeurs obtenues sur les 2 géotypes est possible (Fig 29). Pour faciliter la comparaison des diamètres, le taux relatif de croissance est calculé. Ce taux correspond à l'augmentation du diamètre du fruit par unité de temps, par rapport à son diamètre initial. Il est égal à $[(D1 - D0)/D0] \times 100$, où D0 est le diamètre initial et D1 le diamètre final. Durant les stades avant anthèse, pour WVA106, le diamètre de l'ovaire croît de 0,9 mm au stade 11 à 1,3 mm au stade 0 JAA soit un taux relatif de croissance entre 2 stades de 12% en moyenne. Pour Micro-tom le diamètre de l'ovaire augmente de 0,9 mm au stade 11 à 1,2 mm à 0 JAA soit un taux relatif de croissance entre 2 stades de 8% en moyenne (Fig 29). Pour les 2 géotypes, le diamètre des ovaires est équivalent et il augmente légèrement et de façon semblable lors des derniers stades de développement avant anthèse. Entre 0 JAA et 5 JAA, pour WVA106 la hausse du diamètre se fait en 2 étapes (Fig 29). La première entre 0 JAA et 3 JAA où le diamètre du fruit progresse de 1,3 mm à 2,2 mm soit un taux relatif de croissance journalier de 18% en moyenne. La deuxième étape se passe entre 3 et 5 JAA où le taux relatif de croissance journalier augmente à environ 28% permettant ainsi d'atteindre un diamètre de 3,5 mm à 5 JAA. Pour Micro-Tom, le même phénomène a lieu mais de manière plus intense. En effet, entre 0 JAA et 3 JAA le taux relatif de croissance journalier est en moyenne de 32% (2,81 mm à 3 JAA), juste après 3JAA une forte augmentation du diamètre a lieu avec un taux relatif de croissance journalier en moyenne de 33 % (4,9 mm à 5 JAA). A 5 JAA, le fruit de Micro-Tom a un diamètre plus important que celui de WVA106 (respectivement 4,9 mm et 3,5 mm).

Pour les 2 cultivars, les résultats révèlent une faible croissance de l'ovaire avant pollinisation puis, après la pollinisation, une première hausse immédiate du diamètre dès le 1^{er} jour suivie d'une accélération de la croissance du diamètre entre 2 et 3 JAA. Cette accélération est plus importante pour Micro-tom par rapport à WVA106. La taille de l'ovaire de Micro-tom et de WVA106 étant équivalente, la différence de taille du fruit à 5 JAA serait due au fait que Micro-tom engage plus précocement la croissance de son fruit. Cette période d'augmentation rapide du diamètre révèle le succès de la mise à fruit.

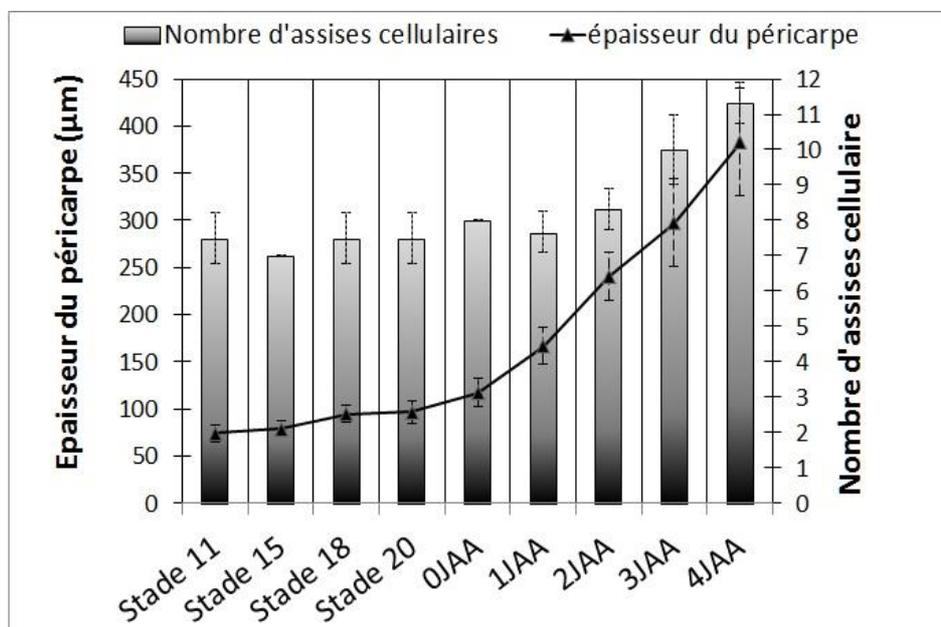


Figure 30: Evolution de l'épaisseur du péricarpe (trait plein) ainsi que du nombre d'assise cellulaire dans le péricarpe de WVA106 (histogramme). N=4 fruits. Les barres représentent l'écart-type calculé à partir des données recueillies pour chaque fruit.

B. Evolution de l'épaisseur du péricarpe

L'augmentation du diamètre du fruit est le résultat d'un ensemble de processus parmi lesquels se trouve l'accroissement des différents tissus du fruit dont le développement du péricarpe. La dynamique de ce dernier, a été mesurée uniquement sur le cultivar WVA106 (Fig 30). Durant les stades avant anthèse, l'épaisseur du péricarpe s'accroît légèrement ($74,3 \pm 9,1 \mu\text{m}$ au stade 11 à environ $96,7 \pm 11,6 \mu\text{m}$ au stade 20) tandis que le nombre d'assises reste stable ($7,5 \pm 0,7$ en moyenne). Après l'anthèse, l'épaisseur du péricarpe progresse de $117,4 \pm 14,5 \mu\text{m}$ à 0 JAA à $383,2 \pm 57,3 \mu\text{m}$ à 4 JAA. En parallèle, une augmentation du nombre d'assises est observée passant en moyenne de 8 ± 0 à 0 JAA à $11 \pm 0,6$ à 4 JAA.

C. Conclusion

L'analyse des 2 cultivars démontre que jusqu'à l'anthèse l'ovaire conserve une faible croissance. Puis entre 2 JAA et 3 JAA, en fonction des cultivars, la croissance du fruit s'accélère. L'augmentation du diamètre est en concordance avec une augmentation du nombre d'assises cellulaires et de l'épaisseur du péricarpe. Cette période correspond à la fin de la phase de mise à fruit. Ces données, obtenues par une nouvelle méthode de mesure, confirment les données déjà publiées par Cheniclet *et al.*, 2005 et les complètent en précisant la dynamique de l'ovaire juste avant l'anthèse. Elles restent cependant à l'échelle de l'organe et du tissu; l'analyse à l'échelle cellulaire permettra de mieux comprendre cette dynamique particulière.

II. EVOLUTION A L'ECHELLE CELLULAIRE DES PROCESSUS IMPLIQUES DANS LA CROISSANCE

Au sein du péricarpe, l'augmentation de son épaisseur et de sa circonférence est due principalement à deux phénomènes: l'expansion et la division cellulaire.

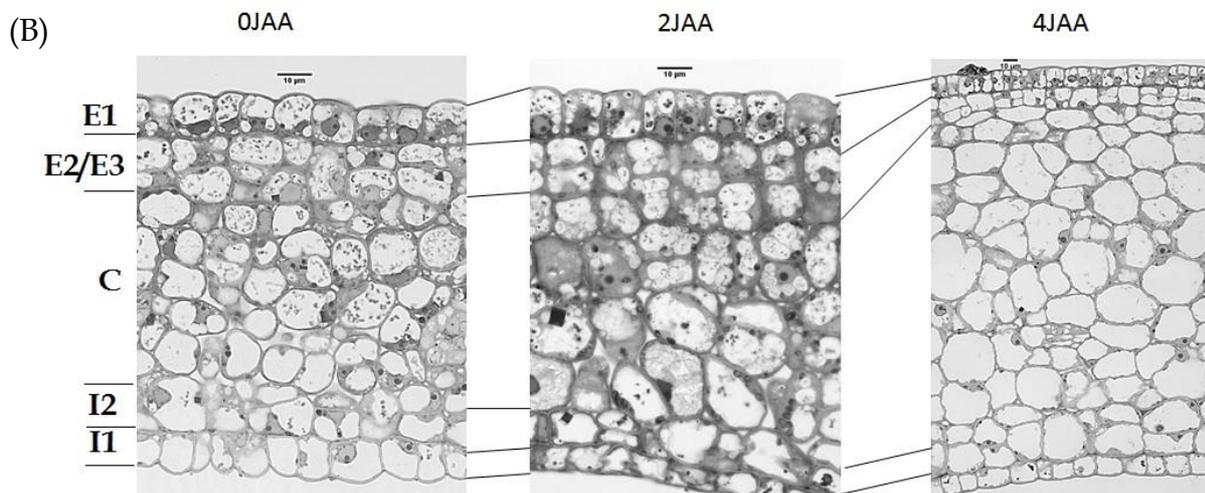
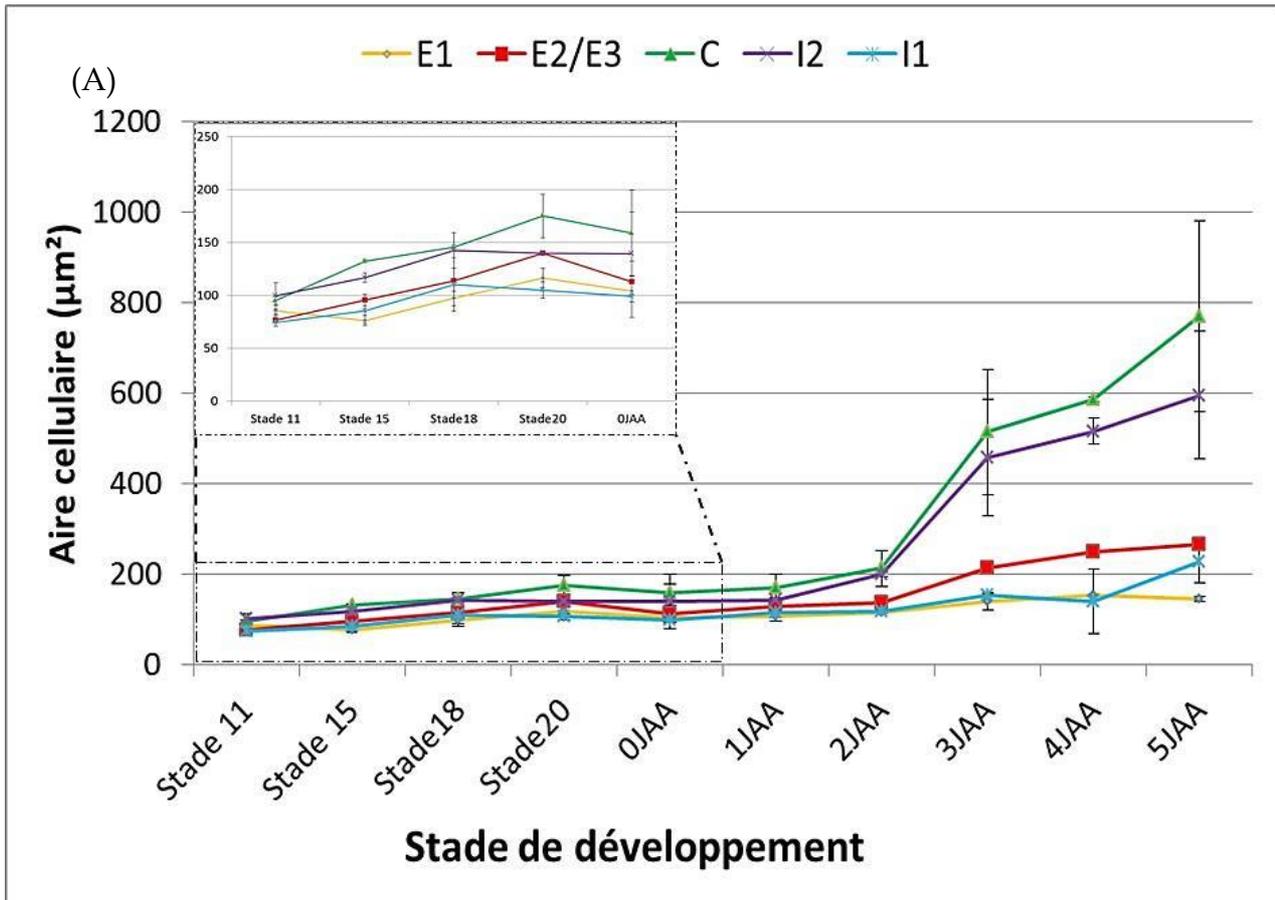


Figure 31: Evolution de la taille des cellules ; (A) Analyse de l'aire cellulaire moyenne pour chaque assise durant le développement précoce calculée à l'aide du logiciel Cellset. E1: épiderme externe. E2/E3: sous épidermes externes. I1: épiderme interne. I2: sous épiderme interne. N=2 les barres représentent la moyenne des écart-types calculés à partir de l'aire cellulaire de chaque cellule. (B) Illustration de l'augmentation de l'aire des cellules pour les stades 0JAA, 2JAA et 4JAA. La barre représente 10 μm

A. Caractérisation de l'expansion cellulaire dans le péricarpe

Pour la caractérisation de l'expansion cellulaire dans le péricarpe, l'aire des cellules va être observée d'un point de vue spatial, c'est-à-dire au sein des différentes assises pour un stade donné. Le stade choisi est le stade 3 JAA, correspondant au moment où la croissance du fruit s'accélère. L'expansion cellulaire sera analysée aussi d'un point de vue temporel, c'est-à-dire durant le développement du péricarpe et durant une période de temps plus courte allant du début de 3 JAA à la fin de 4 JAA.

1. DYNAMIQUE TEMPORELLE DE L'EXPANSION CELLULAIRE

L'aire moyenne des cellules dans chaque assise a été suivie durant le développement précoce du fruit de WVA106. Avant l'anthèse les résultats révèlent une hausse légère de l'aire des cellules des 3 assises analysées (Fig 31A). L'aire moyenne des cellules de l'assise E1 et I1 augmente d'environ 27%, passant pour E1 de $78,7 \mu\text{m}^2$ au stade 11 à $108,2 \mu\text{m}^2$ au stade 20 et pour I1 de $78,7 \mu\text{m}^2$ à $106,7 \mu\text{m}^2$. La hausse de l'aire moyenne des cellules est plus importante dans le mésocarpe, en effet, elle s'accroît d'environ 46% passant de $88,9 \mu\text{m}^2$ au stade 11 à $164,5 \mu\text{m}^2$ au stade 20. De plus, les résultats révèlent que dès le stade 18 une différence significative existe entre l'aire moyenne des cellules du mésocarpe qui sont plus grandes que l'aire moyenne des cellules de E1 et I1. A partir du stade 1 JAA, cette différence s'accroît. Une augmentation de 64% de l'aire moyenne des cellules du mésocarpe entre 0 et 4 JAA est observable, l'aire moyenne atteignant $639,2 \mu\text{m}^2$ à 4JAA.

Les photographies du péricarpe de fruits âgés de 0 JAA, 2JAA, et 4JAA illustrent l'augmentation importante de l'aire des cellules du mésocarpe ainsi que la différence de taille des cellules en fonction des assises dès le stade 0 JAA. Les cellules de l'exocarpe (E1 et E2/E3) sont principalement de forme rectangulaire tandis que les cellules du mésocarpe (C) et de l'endocarpe sont de forme se rapprochant plus d'une ellipse.

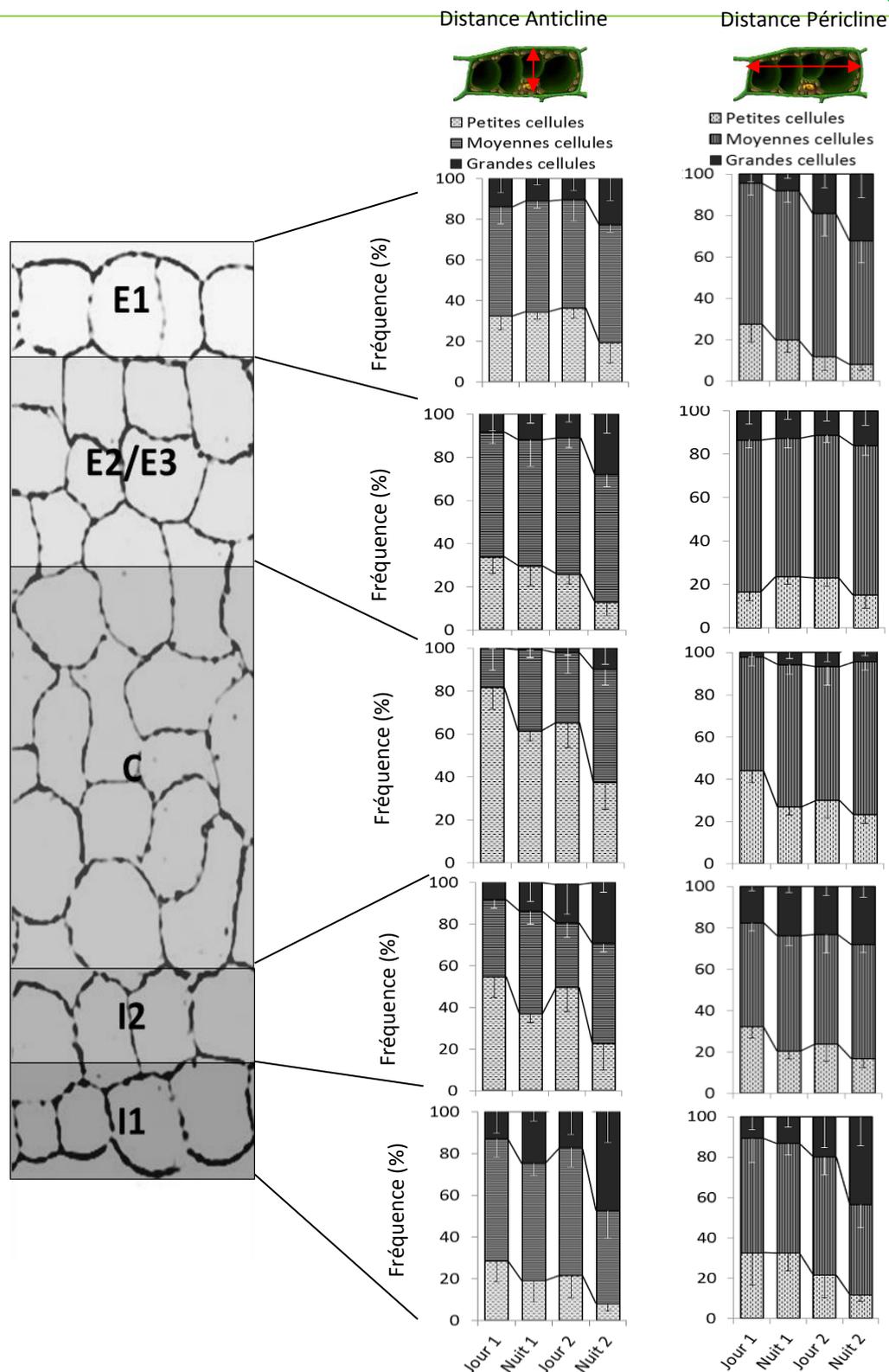


Figure 32: Evolution de la distance péricle et anticline en fonction du jour et de la nuit pour les différentes assises analysées. Le jour 1 et la nuit 1 correspondent au stade 3 JAA, le jour 2 et la nuit 2 correspondent au stade 4 JAA. 3 catégories de distance sont analysées : les petites cellules (cellules ayant une petite distance péricle ou anticline), les moyennes cellules (cellules ayant une moyenne distance péricle ou anticline) et les grandes cellules (cellules ayant une grande distance péricle ou anticline). Les différentes catégories ont été créées en prenant en compte la moyenne des distances ainsi que l'écart-type pour chaque assise. E1 : épiderme, E2/E3 : sous épiderme externe, C : mésocarpe, I2 : sous épiderme interne, I1 : endoderme. N=2 fruits; les barres représentent l'écart-type calculé à partir de la moyenne des fréquences entre les fruits.

Entre 1 JAA et 4 JAA, les cellules de l'assise E1 grandissent mais avec une intensité beaucoup plus faible que les autres assises, 12% pour E1 et 46% pour les cellules de l'assise I1 pour la même période. Pour les sous-épidermes internes (I2) et externes (E2/E3), les analyses révèlent une augmentation entre 0 JAA et 4 JAA plus importante pour I2 que pour E2/E3 respectivement de 59% ($213,7 \mu\text{m}^2$ à $525,1 \mu\text{m}^2$) et de 47% ($119,3 \mu\text{m}^2$ à $227,9 \mu\text{m}^2$).

Durant le développement de l'ovaire, les cellules commencent leur expansion avant l'anthèse et ce phénomène est plus intense au niveau des cellules du mésocarpe, qui deviennent très tôt les cellules les plus grandes de la paroi de l'ovaire. Après anthèse, cette différence s'accroît de manière importante, tandis que les cellules des autres assises continuent de manière plus progressive leur expansion. A partir de 2 JAA, les cellules de l'assise E1 sont statistiquement les cellules les plus petites du péricarpe (Fig 32 B). A 3 JAA et 4 JAA les cellules les plus petites sont situées dans l'épiderme externe (E1) tandis que les cellules les plus grandes sont situées dans le mésocarpe (C) et le sous épiderme interne (I2). Ces différents résultats suggèrent que le stade anthèse n'est pas un stade d'arrêt complet de la croissance de l'ovaire car une expansion cellulaire y est observée.

La dynamique temporelle de l'expansion cellulaire a ensuite été suivie plus finement sur un pas de temps de 48h, pour connaître le sens de l'expansion cellulaire dans chaque assise et savoir si elle a lieu à un moment privilégié de la journée. Les mesures ont été regroupées par période de demi-journée (jour/nuit) et les cellules ont été classées en 3 catégories. Les résultats montrent un comportement différent selon les assises analysées (Fig 32).

On constate que pour l'assise E1 la croissance des cellules se fait majoritairement de manière péricline (parallèle à la cuticule) avec une diminution du taux de cellule possédant une petite distance péricline (27 % durant le jour 1 à 8 % à la nuit 2) et une augmentation du taux de cellules possédant une grande distance (5 % le jour 1 à 32 % la nuit 2). Pour la distance anticline (perpendiculaire à la cuticule), les analyses montrent une variation du taux des 3 classes de taille de cellules uniquement entre le jour 2 et la nuit 2 (36% le jour 2 à 19 % la nuit 2 pour les petites cellules).

Pour les assises E2/E3, les analyses révèlent un comportement inverse à l'assise E1. En effet, les cellules grandissent préférentiellement dans le sens anticline tandis que la distance péricline reste constante. Entre chaque période, le taux des cellules possédant une petite distance anticline diminue (34% le jour 1 à 13 % la nuit 2) tandis que celui des cellules ayant de grande distance anticline augmente (8% le jour 1 à 28 % la nuit 2) (Fig 32).

Pour les assises centrales (C) et I1, il y a une expansion cellulaire dans les 2 directions. Pour la distance anticline, les analyses révèlent un taux plus faible des cellules ayant une petite distance anticline la nuit 1 par rapport au jour 1 et la nuit 1 (82 % à 62 % pour les assises C et de 29 % à 19 % pour l'assise I1) et entre le jour 2 et la nuit 2 (65 % à 37 % pour les assises C et de 22% à 8% pour l'assise I1). Pour la distance péricline, les résultats suggèrent une diminution du taux des cellules ayant une petite distance péricline entre le jour 1 et la nuit 2 (44 % le jour 1 à 23 % la nuit 2 pour les assises C et de 33 % à 12% pour l'assise I1) (Fig 32).

Pour l'assise I2, les analyses suggèrent que pour la distance anticline, l'expansion se fait principalement la nuit. En effet, la fréquence des petites cellules diminue de 55 % à 23% entre le jour 2 et la nuit 2. Pour la distance péricline les résultats montrent une diminution du taux des cellules possédant une petite distance péricline entre le jour 1 et la nuit 1 (32% à 21 %) et entre le jour 2 et la nuit 2 (23 % à 17%) (Fig 32).

Lorsque les résultats sont analysés uniquement sur 24h, c'est-à-dire par la comparaison entre jour 1 avec la nuit 1 et séparément le jour 2 avec la nuit 2, ils révèlent une expansion cellulaire plus importante entre le jour 2 et la nuit 2, correspondant au 4^{ème} jour, qu'entre le jour 1 et la nuit 1, correspondant au 3^{ème} jour.

En conclusion pour WVA106, en fonction des assises, l'expansion cellulaire ne semble pas être uniforme en fonction des 2 directions analysées. En effet, les assises centrales C et l'assise I1 montrent une expansion visible sur 24h au niveau des 2 orientations analysées tandis que l'assise E1 et l'assise I2 montrent une expansion cellulaire préférentielle dans le sens périclinal, c'est à dire parallèle à la cuticule.

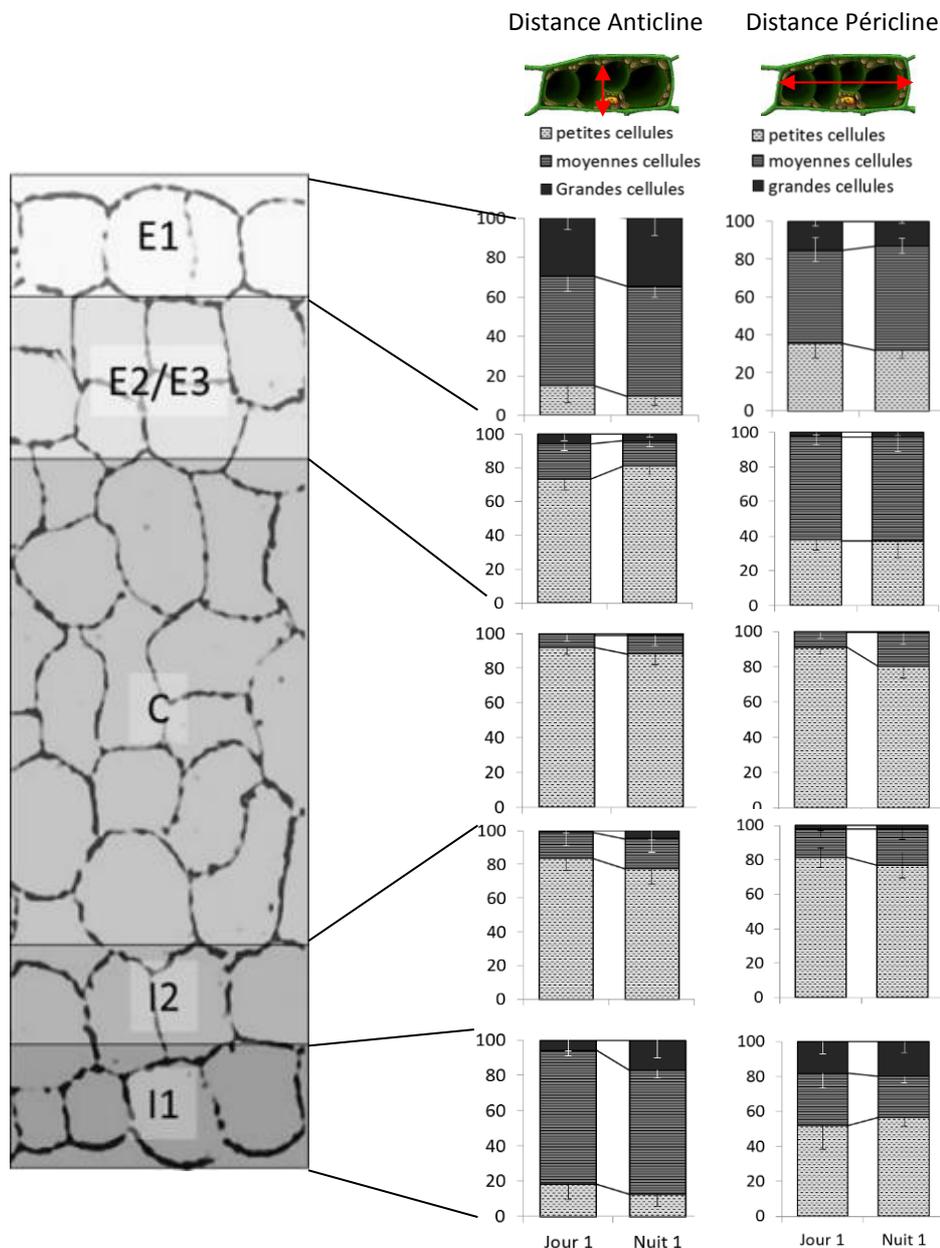


Figure 33: Evolution de la distance périline et anticline en fonction du jour et de la nuit pour les différentes assises analysées. Le jour 1 et la nuit 1 correspondent au stade 3JAA pour un fruit de Micro-tom. 3 catégories de distance sont analysées : les petites cellules (cellules ayant une petite distance périline ou anticline), les moyennes cellules (cellules ayant une moyenne distance périline ou anticline) et les grandes cellules (cellules ayant une grande distance périline ou anticline). Les différentes catégories ont été créées en prenant en compte la moyenne des distances ainsi que l'écart-type pour chaque assise. E1 : épiderme, E2/E3 : sous épiderme externe, C : mésocarpe, I2 : sous épiderme interne, I1 : endoderme. N=2 les barres représentent l'écart-type calculé à partir de la moyenne des fréquences entre les fruits

Quant aux assises E2/E3, elles montrent une expansion principalement dans le sens anticlinal c'est-à-dire perpendiculaire à la cuticule. De plus, l'expansion cellulaire paraît se produire surtout la nuit dans les assises C, I2 et I1.

Une analyse similaire sur 24 h a été effectuée sur des fruits de Micro-Tom au stade 3 JAA (Fig 33). L'analyse de la différence de taille entre le jour et la nuit montre qu'il y a très peu de modification de la distance péricline et anticline durant 24 heures excepté pour la distance péricline des assises centrales C. En effet, pour cette dernière, il y a une diminution de la fréquence des cellules ayant une petite distance entre le jour et la nuit qui passe de 91,1% à 80,3% et une augmentation de la fréquence des cellules ayant une distance moyenne qui passe de 8,9% à 19,2%. Lorsque l'on compare ces données avec celles de WVA106 pour la même période, il s'avère que chez WVA106 il y a une différence significative pour les distances périclines et anticlines des assises C et I2, pour la distance anticline des assises E2/E3 et pour la distance anticline des assises I1 entre le jour et la nuit pour un fruit de 3 JAA.

Les différentes études sur la dynamique temporelle de l'expansion cellulaire révèlent une évolution de l'aire moyenne des cellules durant le développement précoce dans toutes les assises. Cependant certaines assises telles que le mésocarpe et le sous épiderme interne s'accroissent de manière plus intense que les autres assises. Lors de l'analyse plus détaillée sur 24h et 48h pour des fruits dont le stade est compris entre 3 JAA et 4 JAA, les résultats révèlent un comportement spécifique à chaque assise mais aussi à chaque cultivar. Chez Micro-tom, uniquement les cellules du mésocarpe s'agrandissent tandis que chez WVA106 pour la même période analysée (3 JAA) l'aire moyenne des cellules C, I2, I1 et E2/E3 évolue.

2. DYNAMIQUE SPATIALE DE L'EXPANSION CELLULAIRE

La dynamique spatiale du phénomène d'expansion cellulaire dans le péricarpe, est analysée par l'étude de l'aire des cellules dans les différentes assises pour des fruits âgés de 3 JAA issus des 2 cultivars (Fig 34).

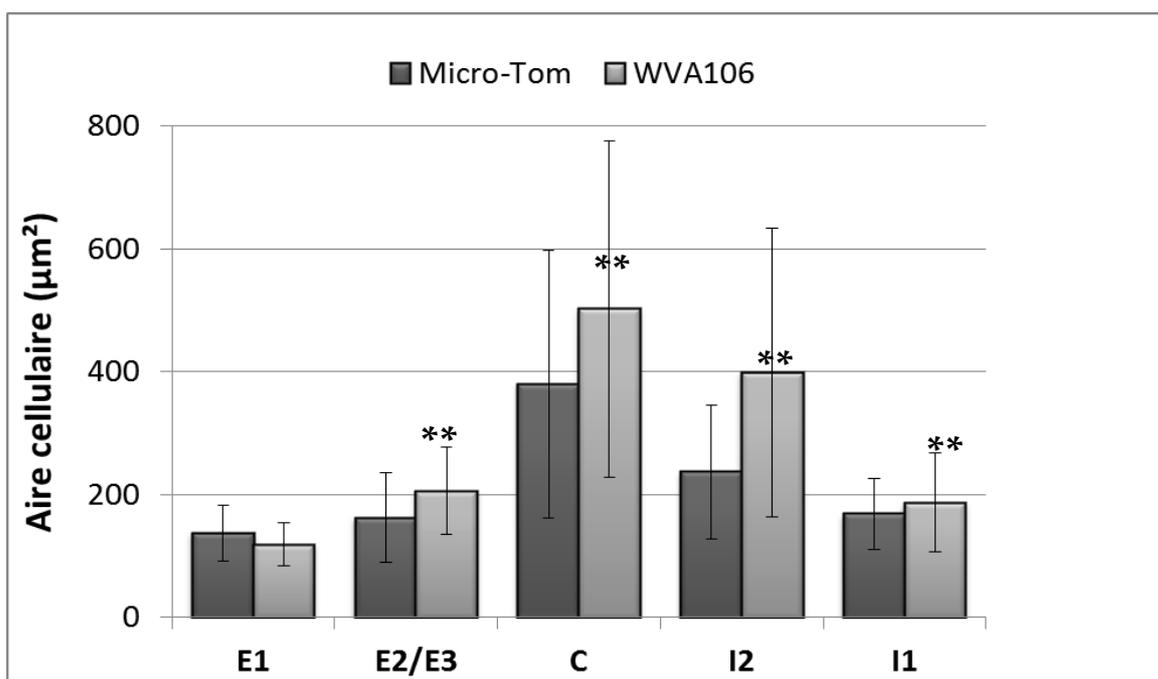


Figure 34: Comparaison de l'aire moyenne cellulaire en fonction des assises pour des fruits de WVA106 et Micro-Tom âgés de 3JAA. Les barres représentent l'écart-type calculé à partir de l'aire de chaque cellule. N=2 fruits. ** génotypes statistiquement différents p-value<0,001 (T-test)

Les résultats révèlent que pour Micro-Tom et WVA106 les cellules les plus petites sont situées au niveau de l'assise E1 avec une aire moyenne de $137,4 \mu\text{m}^2$ pour les cellules de Micro-tom et de $118,7 \mu\text{m}^2$ pour WVA106 sans différence significative entre les 2 cultivars. Les cellules les plus grandes sont localisées au niveau du mésocarpe (C) $379,9 \mu\text{m}^2$ pour Micro-Tom et $502,1 \mu\text{m}^2$ pour WVA106. Les autres assises possèdent des cellules avec des tailles intermédiaires. Dans toutes les assises les cellules de Micro-tom sont plus petites que celle de WVA106 (excepté pour l'assise E1). Pour les assises E2/E3 l'aire moyenne des cellules est de $206,2 \mu\text{m}^2$ pour WVA106 et de $162,2 \mu\text{m}^2$ pour Micro-tom soit une différence de 21%. Pour les assises centrales l'aire moyenne des cellules est de $502 \mu\text{m}^2$ pour WVA106 contre $379 \mu\text{m}^2$ pour Micro-Tom soit une différence de 24 %. Enfin, pour l'assise I2 l'aire moyenne des cellules de WVA106 est de $398 \mu\text{m}^2$ contre $236 \mu\text{m}^2$ pour Micro-tom soit une différence 41%.

3. CONCLUSION

Le péricarpe de tomate est composé de différentes assises, qui à 3 JAA possèdent une aire cellulaire propre à chacune. Cette observation est valable pour les 2 cultivars étudiés. L'épiderme externe (E1) possède les cellules les plus petites principalement de forme carrée tandis que le mésocarpe (C) possède les cellules les plus grandes principalement de forme elliptique. Les assises sous épidermiques externes (E2/E3) possèdent des cellules de forme principalement rectangulaire et avec une aire supérieure à E1 tandis que l'assise sous épidermique interne (I2) possède des cellules de forme elliptique de taille proche des cellules du mésocarpe. Enfin, l'épiderme interne (I1) possède des cellules de forme carrée et de taille équivalente à E2/E3. Ce gradient de taille, avec vers l'extérieur les cellules les plus petites et à l'intérieur les cellules les plus grandes, est retrouvé de manière plus prononcé à 30 JAA (Bourdon *et al.*, 2011). La comparaison des 2 cultivars, montrent que Micro-tom possède, à 3 JAA pour les assises E2/E3, C, I2 et I1 des cellules dont l'aire moyenne est inférieure aux cellules de WVA106 malgré un fruit de diamètre supérieur.

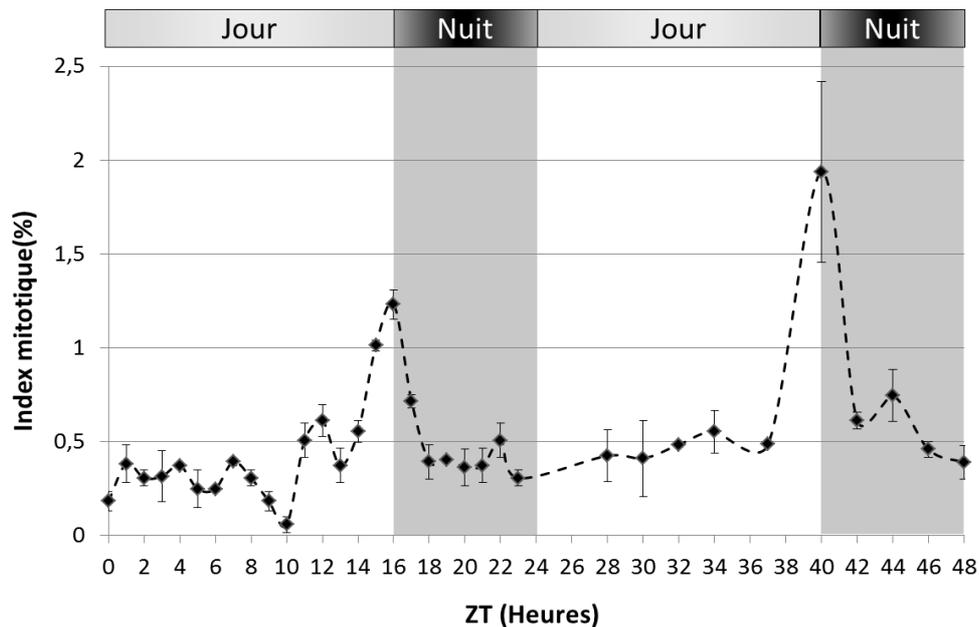


Figure 35: Analyse sur 48h de l'évolution de l'index mitotique chez un fruit de WVA106 âgés de 3JAA. N=4 fruits. Les barres représentent l'écart-type calculé à partir des différents index mitotique de chaque fruit. ZT: Zeitgeber times (ZT=0 et ZT=24 correspondent au lever du soleil, ZT=16 et ZT=40 correspondent au coucher du soleil).

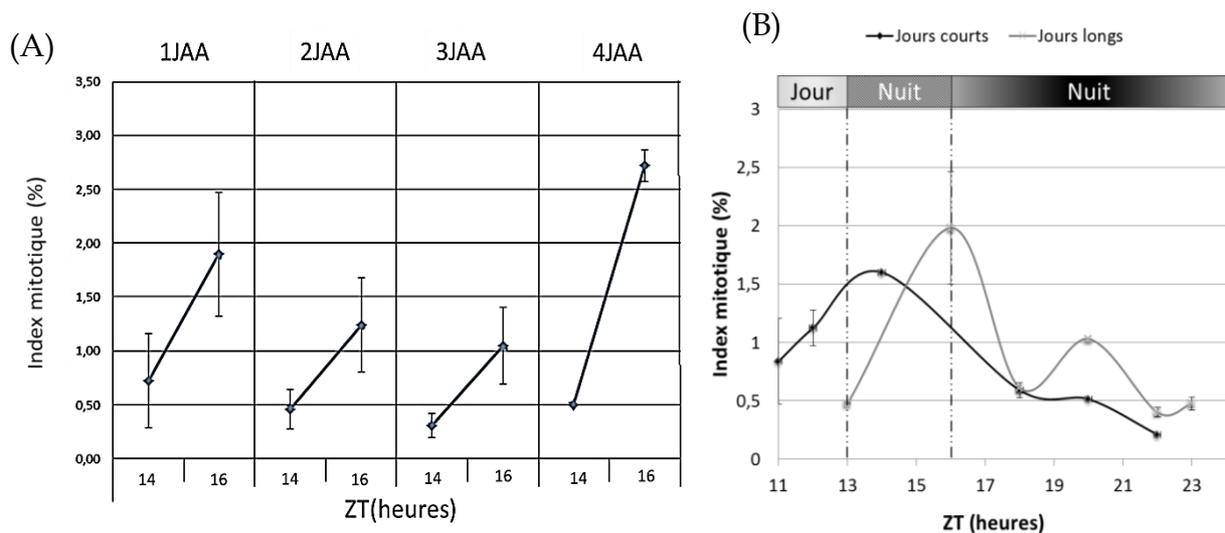


Figure 36: Caractérisation du rythme jour/nuit de la synchronisation partielle des divisions cellulaires chez WVA106. (A) analyse sur les stades précoces de l'augmentation de l'index mitotique durant le crépuscule (ZT=16: crépuscule). (B) Analyse en fonction des jours courts ou longs de l'évolution de l'index mitotique avant et après le coucher du soleil. JAA : jours après anthèse. ZT : zeitgeber times, ZT=0 correspond au lever du soleil. N=4 fruits. Les barres représentent l'écart-type calculé à partir des différents index mitotique de chaque fruit.

B. Caractérisation des divisions cellulaires dans le péricarpe

L'expansion cellulaire n'est pas le seul processus cellulaire participant à la croissance des fruits. La division cellulaire, par l'augmentation du nombre de cellules, est elle-aussi importante. Différentes études ont été menées pour caractériser ce phénomène et aussi mieux comprendre son importance dans la croissance du fruit. Tout comme l'expansion cellulaire, la caractérisation des divisions cellulaires passe par une analyse spatio-temporelle.

1. DYNAMIQUE TEMPORELLE DES DIVISIONS CELLULAIRES

Pour caractériser les divisions cellulaires dans le temps, une première analyse sur 48h de l'index mitotique a été effectuée sur des fruits de WVA106 âgés de 3 JAA (Fig 35). Cette étude révèle que l'index mitotique ne varie pas de façon monotone au cours de la journée, et qu'une synchronisation partielle des mitoses a lieu au crépuscule. A ce moment la valeur de l'index mitotique atteint 1,2 % à 3 JAA et 1,9 % à 4JAA. L'index mitotique diminue ensuite de manière rapide pour atteindre un palier à environ 0,5 % maintenu durant la fin de la nuit et durant la journée. Les observations semblent suggérer la présence d'un rythme jour/nuit qui déclencherait, au crépuscule, une synchronisation partielle des divisions cellulaires (Fig 35). Pour appuyer cette hypothèse les stades antérieurs ont été analysés uniquement avant et après le crépuscule. Les résultats obtenus à 3 et 4 JAA semblent concerner aussi la période allant de 1 à 4JAA (Fig 36A). Lorsqu'on analyse statistiquement l'évolution de l'index mitotique au crépuscule (ZT=16), à 4 JAA l'index mitotique est significativement plus élevé qu'aux stades 3JAA, 2JAA et 1JAA (Fig 36A). Afin d'appuyer l'hypothèse de la présence d'un rythme jour/nuit, une comparaison de l'index mitotique a été faite sur des fruits de WVA106 de 4 JAA pendant une période de jours courts et une période de jours longs. Les résultats révèlent la coïncidence du pic de synchronisation des divisions cellulaires avec le coucher du soleil qui a lieu à ZT=16 lors des jours longs et passe à ZT=13 lors des jours courts (Fig 36B).

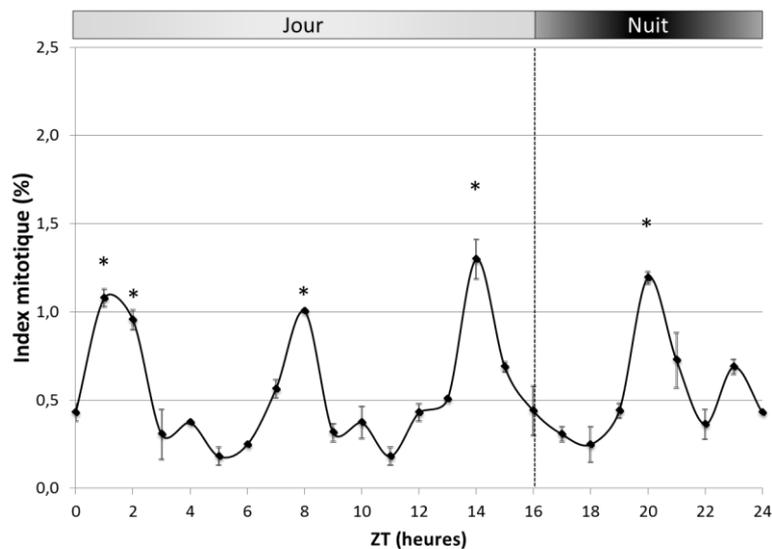


Figure 37: Evolution de l'index mitotique en fonction des heures dans le péricarpe d'un fruit de Micro-tom âgés de 3JAA. ZT : Zeitgeberg times. * statistiquement différent p-value<0.001. N=4 fruits; les barres représentent l'écart-type calculé à partir des différents index mitotique de chaque fruit.

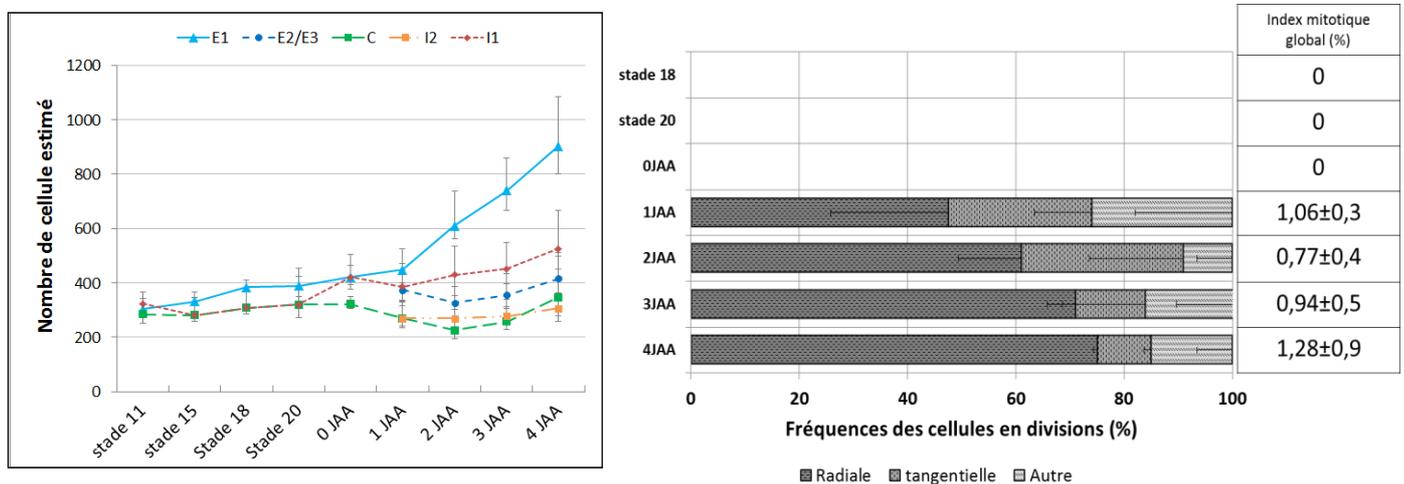


Figure 38: Caractérisation des divisions cellulaires chez WVA106. (A) Estimation du nombre de cellules en fonction des assises avant et après anthèse. Les barres représentent les bornes inférieures et supérieures de la gamme. (B) L'index mitotique global et l'orientation des divisions cellulaires durant les stades précoces du développement du fruit de WVA106. Les index mitotiques obtenus correspondent à la moyenne des index mitotiques avant et après le coucher du soleil. JAA: jours après anthèse; N=4 fruits; les barres représentent l'écart-type calculé à partir de la fréquence de chaque fruit.

Une expérience similaire a été menée chez Micro-tom pour un fruit de 3 JAA (Fig 37). Le suivi de l'index mitotique montre dans ce cas 4 pics séparés d'en moyenne 6 heures. Ces résultats présentent un comportement, du point de vue des synchronisations partielles des divisions cellulaires, différent entre les 2 cultivars. La présence de ces 4 pics de synchronisation partielle chez Micro-tom pourrait expliquer l'index mitotique plus élevé à 3 JAA par rapport à celui retrouvé chez WVA106 pour le même stade.

Une deuxième analyse pour mieux comprendre le phénomène de division cellulaire a porté sur le dénombrement cellulaire dans chaque assise à différents stades de développement (Fig 38A). Pour estimer le nombre de cellules, le périmètre du fruit est divisé par la distance péricle moyenne des cellules (distance parallèle à la cuticule). Les résultats révèlent un nombre constant de cellules avant l'anthèse dans toutes les assises, et une hausse du nombre de cellules après anthèse dans certaines assises et plus particulièrement dans l'épiderme externe E1. En effet, à 0 JAA le nombre de cellules estimé de l'assise E1 est compris entre 392 et 465 tandis qu'à 4 JAA il est compris entre 794 et 1082. Le nombre de cellules du mésocarpe reste constant avant et après anthèse suggérant un taux de division faible ou nul.

Pour compléter ces résultats, l'index mitotique a été mesuré au cours du développement du fruit chez WVA106 (Fig 38B). Les résultats révèlent un index mitotique nul aux stades 18, 20 et à l'anthèse. Il augmente ensuite dès 1 JAA à une valeur moyenne de 1% sans variation significative.

L'observation des plans de division dans ce cadre montre la présence de divisions orientées dans le péricarpe de façon radiale, tangentielle et autre à tous les stades. Il est révélé une augmentation de la fréquence des divisions radiales (qui passe de 48% à 1 JAA à 75 % à 4 JAA) et une diminution de la fréquence des divisions tangentielles qui passent de 27 % à 1 JAA à 10 % à 4 JAA.

Le bilan de ces analyses chez WVA106, permet de montrer, par 2 méthodes différentes, l'absence de division cellulaire avant l'anthèse. De plus, l'analyse de l'orientation des divisions cellulaires révèlent une évolution en fonction des stades de développement. Les divisions cellulaires deviennent majoritairement radiales à 4 JAA par rapport au 1 JAA suggérant une mise en place précoce des assises cellulaires grâce aux divisions tangentielles. Enfin, les expérimentations ont montré, lorsqu'uniquement les index mitotiques avant et après le crépuscule sont utilisés, un index mitotique moyen faible n'évoluant pas avec les stades de développement entre 1 et 4 JAA ce qui montre que l'analyse sur 24h de l'index mitotique dans le péricarpe de tomate est important pour avoir un aperçu du potentiel réel de division.

Ces différentes analyses de la dynamique des divisions cellulaires révèlent des points communs entre WVA106 et Micro-tom lors de l'analyse durant le développement. En effet, ces deux cultivars possèdent un index mitotique global faible, les divisions sont majoritairement localisées dans les assises externes et sont très rares dans les assises centrales. Les divisions sont majoritairement radiales mais leurs taux diminuent en fonction des stades de développement. Ces résultats suggèrent que les assises cellulaires générées par les divisions tangentielles seraient mises en place très tôt entre 1 et 2 JAA. De plus, par rapport aux différentes proportions des divisions cellulaires la génération d'une nouvelle assise devrait se faire grâce aux divisions tangentielles suivies de plusieurs divisions radiales. La différence majeure, ce trouve lors de la dynamique temporelle sur 24h où WVA106 semble montrer la présence d'un rythme jour/nuit avec un pic de synchronisation partielle des divisions cellulaires tandis que Micro-tom possède 4 pics de synchronisation partielle. De plus, les expérimentations révèlent qu'il est important d'analyser l'index mitotique sur 24h car la moyenne de 2 points ne révèle pas de différence significative alors que la moyenne sur 24h révèle une différence significative.

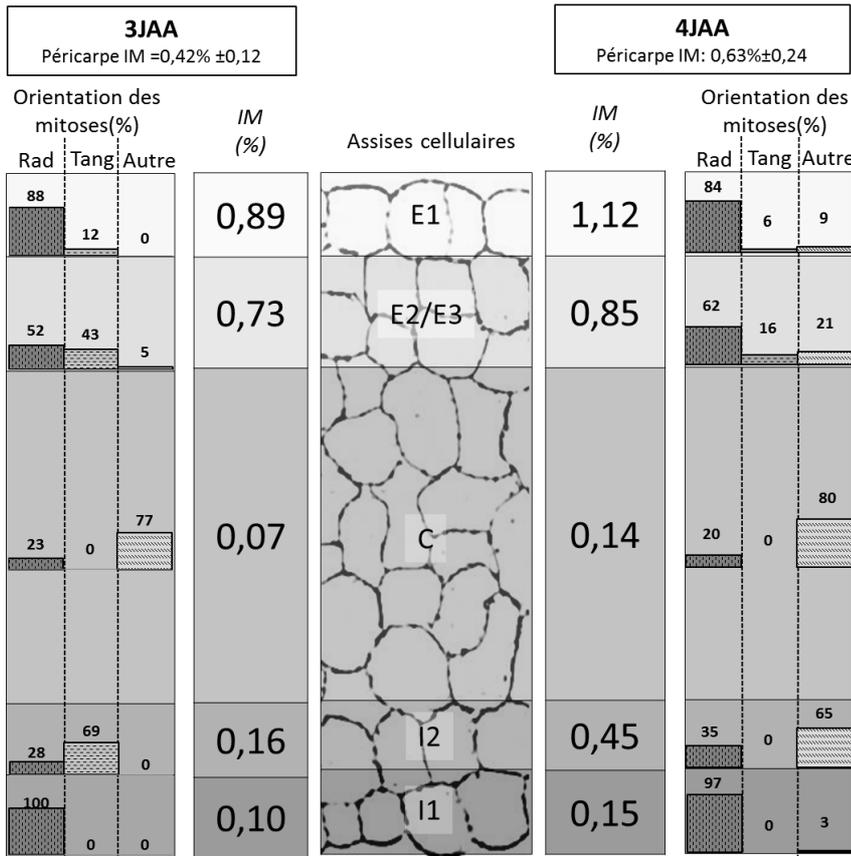


Figure 39: Caractérisation des divisions cellulaires (Orientation et index mitotique) pour chaque assise du péricarpe de fruits de WVA106 âgés de 3 JAA et 4 JAA. Rad: Radiale, Tang: tangentielle, IM: index mitotique JAA : Jours après anthèse. Les index mitotiques correspondent à la moyenne sur 24h . N=4 fruits.

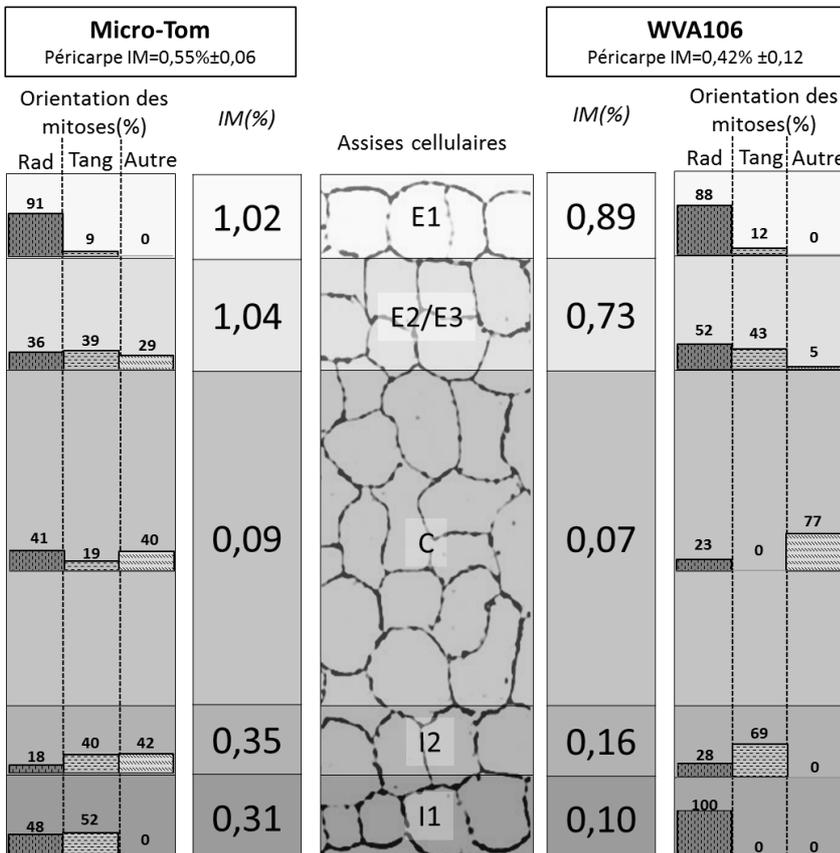


Figure 40: Divisions cellulaires (Orientation et index mitotique) pour chaque assise du péricarpe de fruit de Micro-tom et WVA106 âgés de 3JAA. Rad: Radiale, Tang: tangentielle, IM: index mitotique JAA : Jours après anthèse. Les Index mitotiques correspondent à la moyenne sur 24h. N=4 fruits.

2. DYNAMIQUE SPATIALE DES DIVISIONS CELLULAIRES

La localisation des divisions cellulaires en fonction des assises cellulaires du péricarpe a été analysée à 2 stades (3 JAA et 4 JAA) pour des fruits de WVA106. Pour chaque assise un index mitotique global et l'orientation des divisions ont été analysés (Fig 39). Les résultats révèlent une différence de l'index mitotique moyen dans le péricarpe entre les stades 3 JAA et 4 JAA. A 3 JAA l'index moyen dans le péricarpe est de 0,42% tandis qu'à 4 JAA il est de 0,6%. De plus, toutes les assises n'ont pas le même index mitotique. L'index mitotique le plus fort est situé dans l'assise E1 (0,89% à 3 JAA et 1,12% à 4 JAA) et dans les assises E2/E3 (0,73% à 3 JAA et 0,85% à 4 JAA). Les assises du mésocarpe (C) possèdent l'index mitotique le plus faible du péricarpe (maximum 0,14% à 4 JAA). Les autres assises possèdent des index mitotiques intermédiaires. Le pic de synchronisation partielle, observé dans l'ensemble du péricarpe, est retrouvé au même moment de la journée et avec des amplitudes variables dans chaque assises analysées chez WVA106 (donnée non montré). L'orientation des plans de division cellulaire varie également selon les assises (Fig 39). Les divisions tangentielles (plan parallèle à la cuticule) sont présentes majoritairement dans les assises E2/E3, mais aussi dans les assises I2 et I1 à 3 JAA. Les divisions radiales (plan perpendiculaire à la cuticule) sont les plus fréquentes dans les deux épidermes E1 et I1 et sont majoritaires dans toutes les assises excepté dans le mésocarpe et dans l'assises I2. Les divisions sans orientations spécifiques de leurs plans (= « autres ») sont présentes dans le mésocarpe et dans l'assise I2. Dans le péricarpe des fruits de WVA106 à 3 JAA et 4 JAA, les cellules de l'épiderme se divisent de façon majoritairement radiale, ce qui permettrait une augmentation du diamètre du fruit. De plus, les cellules de assises E2/E3, correspondant aux assises sous épidermique externe, se divisent de manière tangentielle permettant la génération de nouvelles assises.

Une analyse similaire a été effectuée sur des fruits du cultivar Micro-Tom de 3 JAA (Fig 40). L'analyse de l'index mitotique global dans le péricarpe montre qu'à 3 JAA, Micro-Tom possède un index mitotique légèrement plus élevée que WVA106 (0,55 % pour Micro-Tom contre 0,42% pour WVA106).

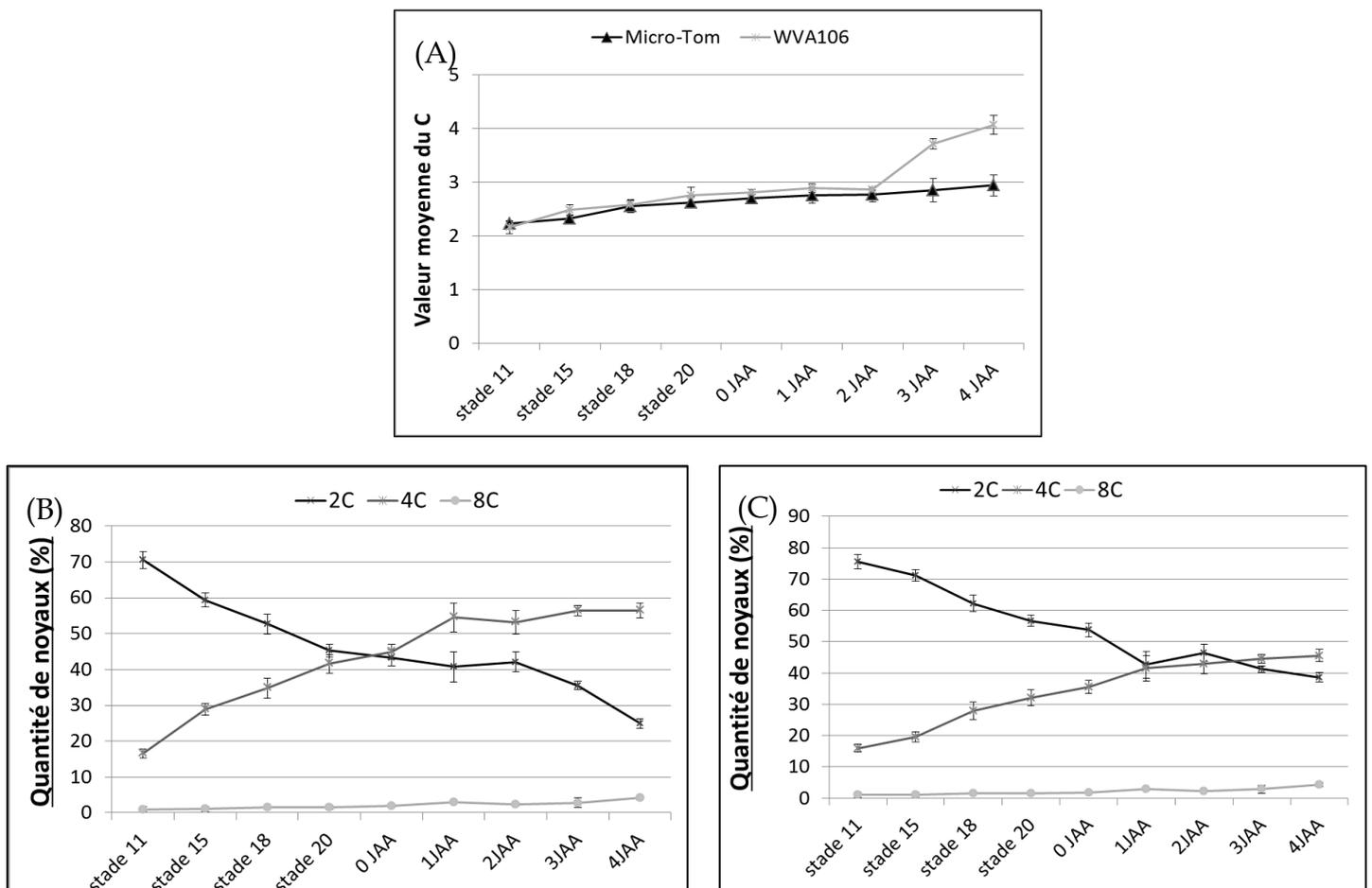


Figure 41: Endoreduplication chez Micro-tom et WVA106 ; (A) Analyse du niveau de ploïdie moyen en fonction des stades de développement ; (B) Analyse des différents niveaux de ploïdie en fonction du développement chez WVA106 ; (C) Analyse des différents niveaux de ploïdie en fonction du développement chez Micro-tom. JAA: jours après anthèse, C: quantité d'ADN (1C= cellule haploïde). Les barres représentent l'écart-type calculé à partir de données recueillies pour chaque fruit. Pour les stades avant 0 JAA inclus, l'ovaire entier a été analysé, pour les stades entre 1 et 4 JAA seul le péricarpe a été analysé. N=5 fruits.

L'analyse en fonction des assises cellulaires démontre la présence d'un patron de division cellulaire similaire à WVA106. En effet, les assises possédant un index mitotique élevé sont E1 et E2/E3 avec respectivement 1,02% et 1,04%. De plus, les assises C présentent l'index mitotique le plus faible avec 0,09%. Tout comme chez WVA106 ce sont les divisions radiales qui sont majoritaires, cependant les divisions tangentielles sont présentes dans toutes les assises à la différence de WVA106 où elles sont localisées dans les assises E2/E3 et I2.

C. Caractérisation de l'endoréduplication dans le péricarpe

La caractérisation de l'endoréduplication est faite grâce à l'analyse de la valeur moyenne de ploïdie en fonction du stade de développement et de la fréquence des différents niveaux de ploïdie pour les 2 cultivars: WVA106 et Micro-Tom (Fig 41).

Les résultats révèlent que dès le stade 11 la valeur moyenne du niveau de ploïdie par noyau est légèrement supérieure à 2C. La ploïdie moyenne de l'ovaire augmente légèrement jusqu'à l'anthèse à 2,8C puis plus nettement, en cas de pollinisation après 3 JAA pour le cultivar WVA106 où elle atteint 3,7C uniquement pour le cultivar WVA106. Pour le cultivar Micro-tom l'augmentation de la ploïdie reste modérée jusqu'à 4 JAA ou elle atteint 2,94C soit en moyenne 35% de moins par rapport à WVA106 (Fig 41A). L'analyse de la répartition des niveaux de ploïdie montre pour les 2 cultivars la présence des niveaux 2C, 4C et 8C dès le stade 11 (Fig 41B et 41C). Lors du développement de l'ovaire entier puis du péricarpe, la proportion de noyaux 2C diminue tandis que la proportion de noyaux 4C augmente. Chez WVA106 la quantité de 4C devient égale à la quantité de 2C à l'anthèse avec des fréquences respectives de $43 \pm 3\%$ et $45 \pm 3\%$ tandis que chez Micro-Tom cet équilibre ne survient qu'entre 1 et 2 JAA. Enfin la quantité de noyaux 8C semble rester faible et constante entre le stade 11 et le stade 2 JAA et ne commence à augmenter qu'à partir de 3 JAA pour les 2 cultivars.

Les noyaux 4C peuvent correspondre soit à des noyaux endorédupliqués soit à des noyaux en phase G2 du cycle cellulaire.

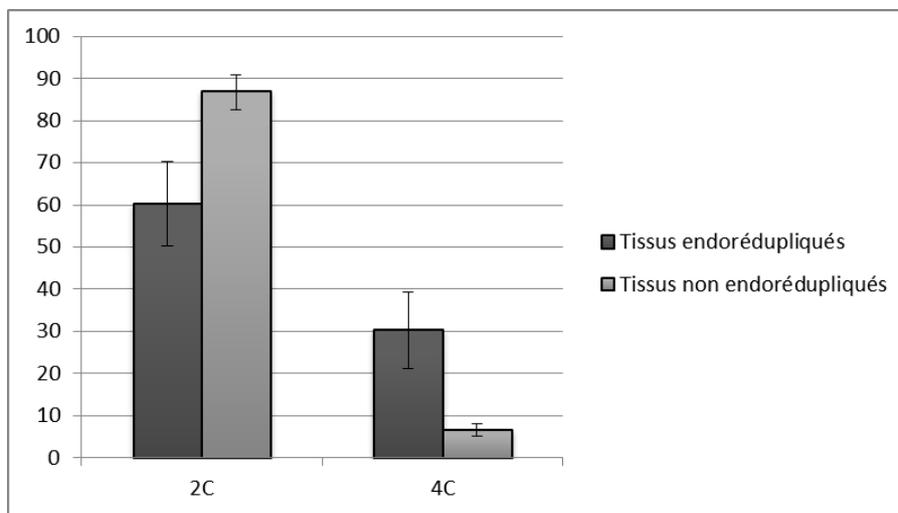


Figure 42: Fréquence des différents niveaux de ploïdie dans des tissus endoredupliqués (ovaire ou jeune fruit de : haricot, courgette, concombre, cerise, piment pêche et tabac) et non endoredupliqués (ovaire ou jeune fruit de : pensée, kiwi, laurier rose, dipladénia, pétunia, jasmin).

Pour obtenir des arguments en faveur de l'une de ces hypothèses, les niveaux de ploïdie d'ovaires matures ou de jeunes fruits sur différentes espèces faisant ou non de l'endoréduplication ont été caractérisés (Fig 42). Les résultats révèlent que chez les six espèces faisant de l'endoréduplication, globalement le rapport $4C/2C$ est égal à 0,5 tandis que chez les six espèces ne faisant pas d'endoréduplication le rapport est beaucoup plus faible de l'ordre de 0,07. Dans ce dernier cas, les noyaux $4C$ sont très probablement des noyaux en phase G2 du cycle cellulaire. Ce dernier résultat suggère, que chez les espèces dont les fruits deviennent polyploïdes, la présence d'un rapport $4C/2C$ égal à 0,5 traduit l'existence de l'endopolyploïdie. Ainsi, l'endoréduplication débiterait avant l'anthèse durant la croissance de l'ovaire.

III. MODELISATION SIMPLIFIEE DE LA CROISSANCE

Les expérimentations précédentes ont permis de cumuler de nombreuses données sur la croissance du fruit de tomate. L'élaboration d'une modélisation simplifiée de la croissance a comme objectif de vérifier si l'intensité des divisions et de l'expansion cellulaire mesurées dans la couche E1 peut rendre compte de l'évolution du diamètre du fruit entre 2 stades de développements (3 JAA et 4 JAA). De plus, cette modélisation simplifiée permettra d'estimer la contribution des différents processus à l'augmentation du diamètre du fruit.

Pour cette modélisation seules les divisions radiales présentent dans l'assise épidermique externe E1 ont été prises en compte. En effet, si l'épiderme externe ne s'accroît pas, la croissance du fruit ne peut pas se faire convenablement. Une hypothèse, permettant les différents calculs, est émise : « Un fruit est de forme sphérique, ainsi en 2D, l'épiderme externe correspond à cercle de périmètre P ».

A. Formules et étapes de calculs

La modélisation prend en compte l'index mitotique (IM) et l'expansion cellulaire moyenne (distance péricline moyenne) dans l'épiderme externe.

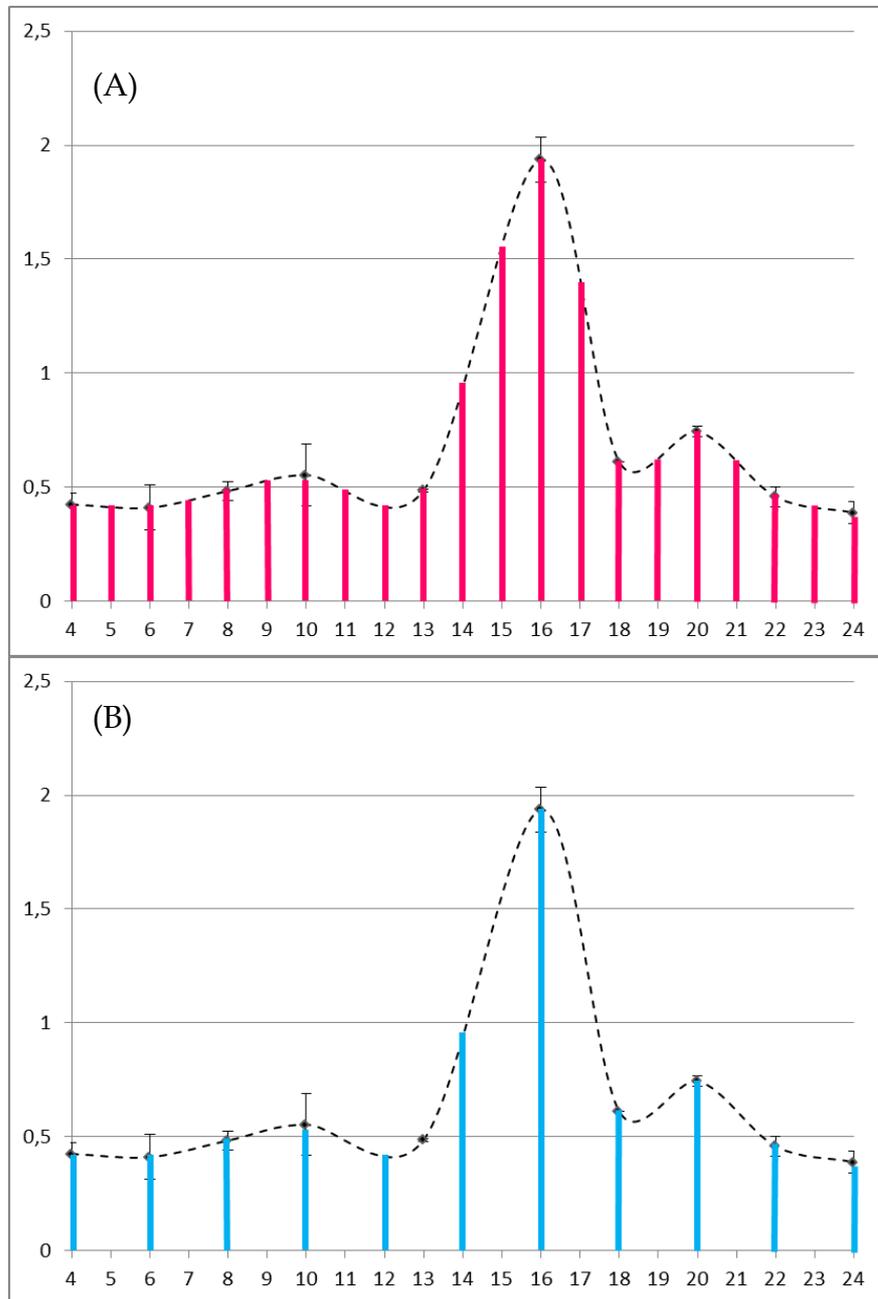


Figure 43: Exemple de relevés de l'index mitotique en fonction de la durée des divisions cellulaires théoriques; (A) Durée de 1h; (B) Durée de 2h.

La première étape va consister à connaître le périmètre du fruit au temps t_0 , puis une fois cette donnée connue il est facile de calculer le nombre de cellules épidermiques composant ce périmètre. Il suffit pour cela de diviser le périmètre par la distance péricline moyenne des cellules au temps t_0 .

$$(1) \text{Périmètre} = \pi * \text{Diamètre}$$

$$(2) \text{Nombre de cellules } t_0 = \frac{\text{Périmètre}}{\text{Distance péricline moyenne } t_0}$$

Une fois le nombre de cellule initiale à t_0 calculé, il faut ajouter le nombre de cellules issues des divisions.

$$(3) \text{Nombre de cellules à } t' = \sum_{t_0}^{t'} \left(\frac{\text{IM épiderme } t_0 * \text{Nombre de cellule } t_0}{100} \right) + \text{Nombre de cellule } t_0$$

En fonction de la durée de la phase de mitose, le nombre de nouvelles cellules ne sera pas le même. En effet, par exemple, si la phase de mitose dure 1h alors ce calcul devra être fait avec le relevé de l'index mitotique toutes les heures soit 24 fois (Fig 43).

Une fois le nombre de cellules connu au temps t' , il est simple de calculer le périmètre puis le diamètre théorique au temps t' .

$$(4) \text{Périmètre } t' = \text{Nombre de cellules } t' * \text{Distance péricline moyenne } t'$$

$$(5) \text{Diamètre } T1 = \frac{\text{Périmètre } T1}{\pi}$$

Tableau 4: Résultats de la modélisation de la croissance du fruit chez WVA106 en prenant en compte l'index mitotique et l'expansion cellulaire.

Durée de la mitose	1h	1h30	2h			Diamètre observé (mm)
Diamètre (mm) 3JAA/ 4JAA	2,9	2,7	2,5		3JAA	2,8
Diamètre (mm) 4JAA/5JAA	3,8	3,5	3,3		4JAA	3,5

Durée de la mitose	1h30			Diamètre observé (mm)
Diamètre (mm) T ₀ 3JAA/ T ₁ 4JAA	2,4		3JAA	2,8
Diamètre (mm) 4JAA/5JAA	3,3		4JAA	3,5

Tableau 5: Résultat de la modélisation de la croissance du fruit chez WVA106 avec une expansion cellulaire égale à 0.

B. Résultats de la modélisation pour les 2 cultivars

1. WVA106

Les données utilisées pour WVA106 sont :

- un diamètre à 3 JAA de 2,15 mm avec une distance péricline moyenne de $8,51\mu\text{m}$ à 3 JAA (t_0) et de $9,32\mu\text{m}$ à 4 JAA (t).

- un diamètre à 4 JAA de 2,8 mm avec une distance péricline moyenne de $9,92\mu\text{m}$ à 4 JAA (t_0) et de $10,32\mu\text{m}$ à 5 JAA (t).

Trois durées de phase de mitose ont été testées et le diamètre théorique obtenu a été comparé avec les diamètres réels à 4 JAA et 5 JAA.

Les résultats révèlent que les diamètres obtenus par cette modélisation sont proches des diamètres observés (Tableau 4). Cependant, en fonction des durées de la phase de mitose, le diamètre théorique n'est pas le même. C'est une durée de la phase de mitose d'1h30 qui permet d'obtenir les diamètres les plus proches des diamètres observés.

Si l'expansion cellulaire est égale à 0, le résultat obtenu nous permet d'estimer l'importance relative des divisions cellulaires et de l'expansion cellulaire dans le fruit (Tableau 5). En effet, en considérant que la durée de la phase de mitose est de 1h30 les diamètres théoriques obtenus sont de 2,4 mm et 3,3 mm soit une différence avec le diamètre observée de respectivement 0,4 mm et de 0,2 mm. Sachant qu'entre 3 JAA et 4 JAA le fruit a grandi de 0,65 mm (différence entre le diamètre à 4 JAA et 3 JAA) on aurait alors une croissance due aux divisions cellulaires uniquement de 0,25 mm ($=0,65-0,4$) soit 38,5% et une croissance due à l'expansion cellulaire de 0,4 mm soit environ 61,5%. Entre 4JAA et 5JAA le fruit grandit de 0,7 mm, on aura alors une croissance due aux divisions cellulaires de 0,5 mm soit 71,4 % et une croissance due à l'expansion cellulaire de 0,2 mm soit 28,6 %.

Tableau 6: Résultats de la modélisation de la croissance du fruit chez Micro-Tom en prenant en compte uniquement l'index mitotique.

Durée de la mitose	1h	1h30	2h			Diamètre observé (mm)
Diamètre (mm) 3JAA/ 4JAA	3,4	3,2	3,1		4JAA	3,7

En conclusion, ces modélisations complémentaires suggèrent une durée approximative de la phase de mitose pour WVA106 d'1h30. De plus, les observations suggèrent qu'entre 3 JAA et 4 JAA l'expansion cellulaire, dans l'épiderme externe, influence davantage la croissance que les divisions cellulaires. A l'inverse entre 4 JAA et 5 JAA ce serait les divisions cellulaires qui influenceraient le plus la croissance du fruit. Ces résultats peuvent être validés par les index mitotiques qui, lors de la synchronisation partielle, sont plus élevés à 4 JAA qu'à 3 JAA permettant la formation d'un nombre plus important de cellules.

2. MICRO-TOM

Sachant que chez Micro-Tom les cellules de l'épiderme externe ne s'accroissent pas entre 3 JAA et 4 JAA de manière péricline, la modélisation de la croissance se fera avec une expansion cellulaire nulle (Tableau 5). Les résultats de la modélisation révèlent que pour avoir un diamètre théorique final le plus proche du diamètre observé il faudrait que la durée de la phase de mitose ne dure qu'une heure avec un diamètre théorique de 3,4 mm et un taux d'erreur de 8 %. En effet, plus le temps de la phase de mitose est long plus le diamètre estimé est faible par rapport aux diamètres observés.

C. Conclusion

La modélisation simplifiée révèle que nos données d'index mitotique sont cohérentes et qu'elles permettent d'expliquer la croissance du fruit aux stades étudiés. Pour WVA106, les modélisations ont permis, pour 2 stades de développement, de montrer l'impact plus ou moins important de l'expansion cellulaire et des divisions cellulaires dans la croissance du fruit. Enfin, elles permettent d'avoir une idée quant à la durée des divisions cellulaires.

IV. DISCUSSIONS ET PERSPECTIVES

Les différentes expérimentations présentées dans cette thèse ont permis de mieux comprendre le développement précoce, avant et après anthèse du fruit de tomate et ce pour 2 cultivars issus de 2 variétés différentes.

A. Analyse globale du développement des fruits

Certaines expérimentations, telles que l'analyse du diamètre du fruit en fonction des stades de développement, ont permis de confirmer le développement biphasique du fruit de tomate présenté par Cheniclet *et al.*, 2005, Gillaspay *et al.*, 1993 ou encore Xiao *et al.*, 2009. Mes résultats complètent ces données en précisant la transition des événements entre la phase ovaire et la phase de mise à fruit. Cependant la technique utilisée dans cette thèse permet de suivre le diamètre d'un même fruit durant tout son développement ce qui permet d'obtenir des résultats plus robustes par rapport à une technique nécessitant le prélèvement d'un fruit différent pour chaque stade. En effet, durant les stades précoces entre 0 et 3 JAA Cheniclet *et al.*, 2005 n'ont pas révélé d'augmentation du diamètre du fruit, ce qui pourrait être causé par un faible échantillonnage et par l'absence d'information sur le futur succès de la mise à fruit. Pour mes résultats, l'analyse pour la même période révèle une faible croissance du fruit. L'avantage est la possibilité d'enlever les données issues des fruits dont le succès de la mise à fruit n'a pas eu lieu et où l'avortement s'est déclenché vers 3 JAA.

Les résultats ont révélé que Micro-tom engage plus précocement le développement de son fruit par rapport à WVA106. Il est alors possible que la durée de pollinisation et de fécondation de Micro-Tom soit plus courte que celle de WVA106 permettant ainsi d'atteindre plus rapidement la fin de la mise à fruit. Dans la littérature, différentes durées de pollinisation et de fécondation sont évoquées en fonction des espèces. Xiao *et al.*, 2009 ont montré que la pollinisation chez *Solanum pimpinellifolium* est comprise entre 10h et 12h, pour *Capsicum annuum* elle dure entre 20 et 28h (Tiwari *et al.*, 2013), et pour *Zea mays* elle est comprise entre 24 et 36h (Mascarenhas 1993). Il est donc possible qu'il y ait une différence de vitesse de

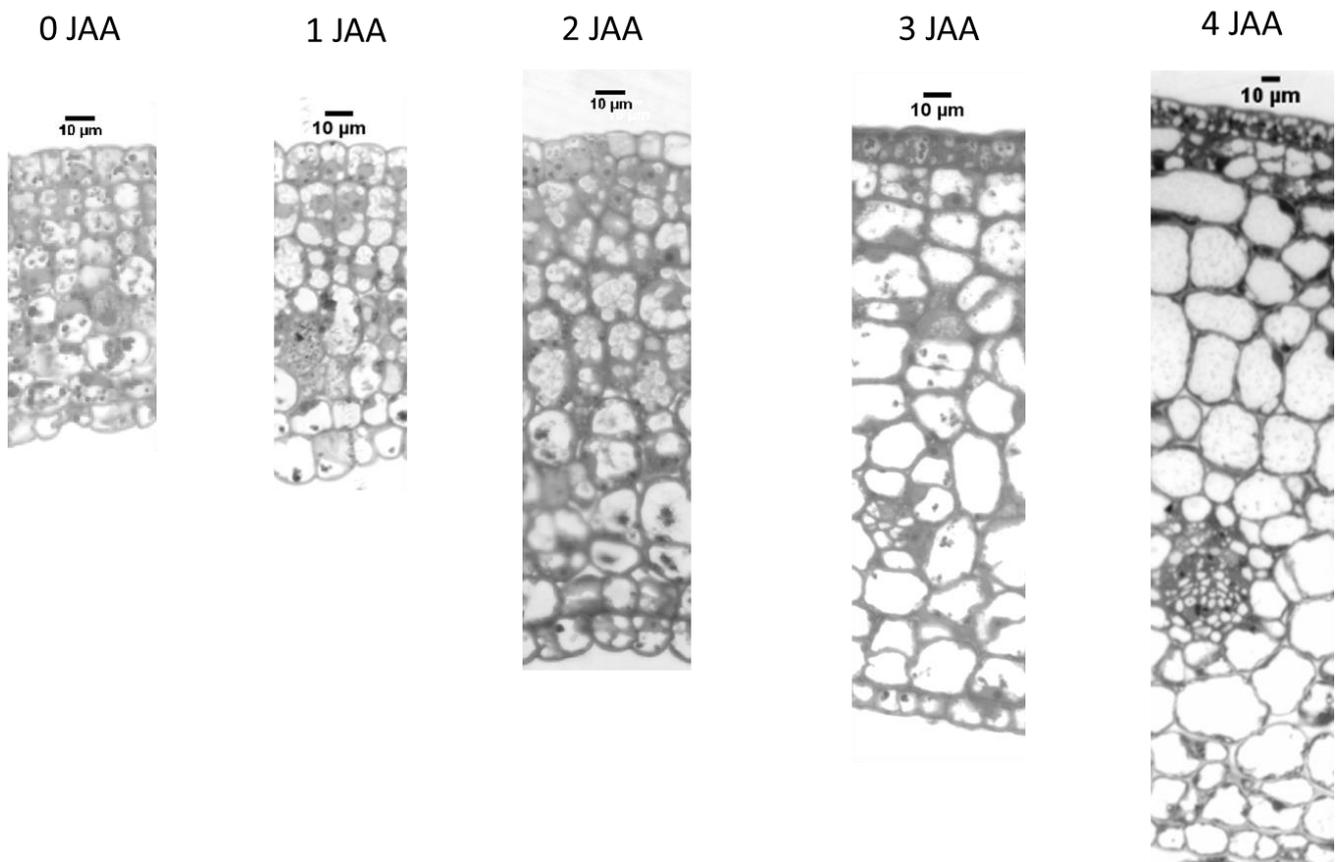


Figure 44: Evolution du péricarpe post-anthèse chez un fruit de WVA106. JAA= Jours après anthèse. Les barres représentent 10µm. F

croissance du tube pollinique entre les deux cultivars mais aussi une efficacité de pollinisation plus importante chez Micro-Tom que chez WVA106. Pour vérifier ces hypothèses, il faudrait calculer la vitesse de croissance *in vivo* du pollen issu des 2 cultivars, la taille du pistil, mais aussi mesurer le taux de germination du pollen pour vérifier si l'efficacité de pollinisation est identique.

Chez WVA106 l'augmentation de l'épaisseur de la paroi de l'ovaire est en concordance avec la présence d'expansion cellulaire au sein des différentes assises. Après anthèse, à partir de 1 JAA, il y a une concordance entre l'augmentation de l'épaisseur du péricarpe et la génération de nouvelles assises cellulaires (Fig 44). Pabón-Mora *et al.*, 2011, ont montré une tendance similaire pour le cultivar Micro-tom où le nombre d'assise qui est en moyenne de 7 avant anthèse, passe en moyenne à 10 assises à 2 JAA puis atteint en moyenne 16 assises à 4 JAA. Le nombre d'assises à 4 JAA chez Micro-tom est supérieur au nombre chez WVA106 ($11 \pm 0,6$) et pourrait expliquer l'augmentation plus rapide du diamètre chez Micro-tom durant les stades précoces.

Une expérimentation supplémentaire est nécessaire pour compléter les résultats obtenus, c'est la mesure du diamètre des fruits des 2 cultivars après 5 JAA dans les mêmes conditions de culture. En effet, le développement du fruit est influencé par la température (Okello *et al.*, 2014, Adams *et al.*, 2001). Il est donc important de mettre les plantes dans les mêmes conditions pour permettre une comparaison. Ce résultat pourra renseigner sur le moment où WVA106 « rattrape » son retard de croissance car à la fin de croissance les diamètres des fruits de WVA106 et Micro-tom sont équivalents.

Bohner *et al.*, 1988 ont révélé que la différence de taille des fruits de 2 lignées semi-isogéniques de *Solanum pimpinellifolium* serait due, en partie, à un nombre différent de cellules dans la paroi de l'ovaire ainsi qu'à une expansion cellulaire plus importante et plus rapide. Dans notre cas d'étude, les ovaires des 2 cultivars possèdent une taille identique à l'anthèse. Comme la taille des cellules chez Micro-tom n'a pas été mesurée, et que ce génotype montre une activité de division

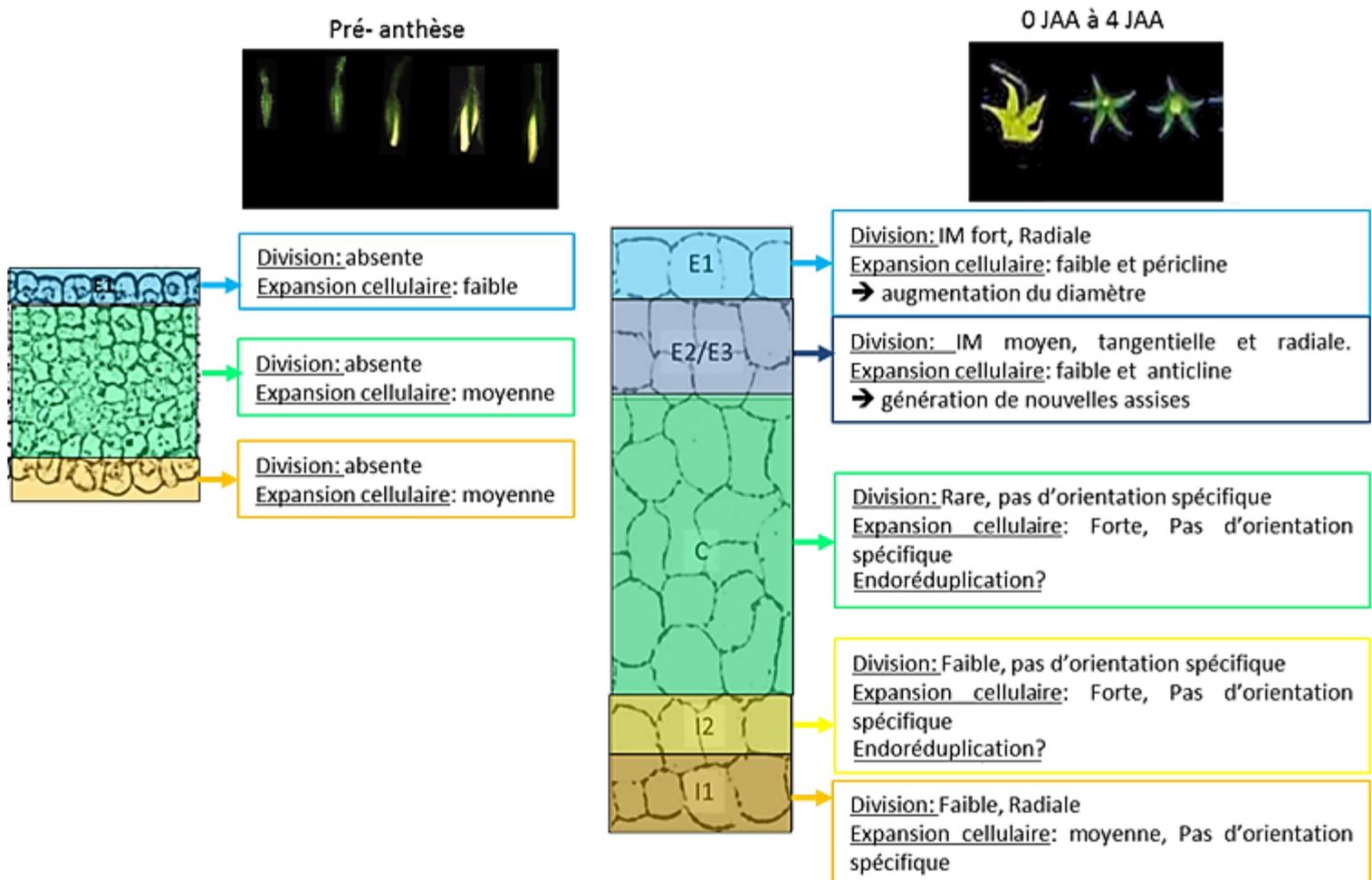


Figure 45: Schéma récapitulatif des processus cellulaires présent dans les différentes assises analysées avant et après anthèse. IM : Index mitotique

cellulaire précoce dans le péricarpe plus importante que WVA 106 il est possible que les cellules de l'ovaire de Micro-tom soient plus nombreuses mais plus petites. Cette donnée serait donc à vérifier a posteriori. Enfin, la différence de diamètre du fruit à 5 JAA peut être expliquée par la présence d'une loge supplémentaire. En effet, chez WVA106 la majorité des fruits possèdent 2 loges (Cheniclet *et al.*, 2005) tandis que chez Micro-tom la majorité des fruits possèdent 3 loges (Carvalho *et al.*, 2011). Or Cheniclet *et al.*, 2005 ont montré que le nombre de loges influence la taille du fruit.

B. Patron de développement en fonction des assises

L'étude des phénomènes de divisions cellulaires et d'expansion cellulaire en fonction des assises présentes dans la paroi de l'ovaire a montré qu'elles acquièrent, de manière très précoce, un comportement révélateur d'une identité spécifique selon leurs localisations.

Les divisions cellulaires semblent absentes entre le stade 18 et l'anthèse dans la paroi de l'ovaire. L'expansion cellulaire, quant à elle, est présente dans chacune des assises dès le stade 11 et est la plus intense dans les assises centrales. Cette expansion cellulaire induit une légère augmentation du diamètre de l'ovaire durant les stades avant anthèse et son caractère différentiel selon les assises révèle un début de différenciation. Après la fécondation, les divisions cellulaires reprennent et l'expansion cellulaire s'intensifie toujours de façon différentielle selon les assises (Fig 45).

L'épiderme externe (E1) possède l'expansion cellulaire la plus faible parmi les assises de l'ovaire /péricarpe et commence dès le stade 11. L'expansion cellulaire s'y fait principalement de manière péricline (parallèle à la cuticule). Après l'anthèse, lors de l'activation des divisions cellulaires, l'épiderme E1 possède par contre le taux de division le plus élevé. De plus, ces divisions sont orientées principalement de manière radiale/anticlinale (plan de division perpendiculaire à la cuticule) permettant ainsi une augmentation du diamètre du fruit. L'expansion cellulaire qui a lieu dans cette

assise pourrait préparer à la division cellulaire. En effet, comme l'a suggéré Smith (2001) le plan de la division est perpendiculaire à l'axe d'expansion. Enfin, très rapidement, vers 3 JAA, cette assise va posséder les cellules les plus petites du péricarpe.

Dans les assises sous-épidermiques externes (E2/E3) l'expansion cellulaire, après anthèse, est supérieure à celle de l'assise E1 ce qui a pour conséquence, à 4 JAA, une taille cellulaire plus importante. Elles ont une activité mitotique significative mais plus faible que l'assise E1. C'est dans ces assises que l'on retrouve majoritairement les divisions tangentielles (Plan de division parallèle à la cuticule). Cela permet, avec une succession de divisions radiales, la création de nouvelles assises cellulaires durant les stades précoces de 1 à 4 JAA. L'expansion dans ces assises est principalement anticlinale (perpendiculaire à la cuticule). Tout comme l'assise E1, l'expansion cellulaire semble donc préparer les cellules E2/E3 pour les divisions cellulaires. Ces résultats confirment encore une fois l'hypothèse de Smith 2001.

Les cellules du mésocarpe (C) présentent une expansion cellulaire qui débute dès le stade 11 et s'amplifie à partir de 1 JAA ce qui entraîne dès le stade 18 une aire cellulaire supérieure à celle des autres assises. L'expansion cellulaire dans ces assises ne possède pas d'orientation particulière et semble homogène. Les divisions cellulaires, dans ces assises sont un phénomène rare et elles ne possèdent pas d'orientation caractéristique. Ces différents résultats appuient l'hypothèse que ce serait ces cellules qui entreraient en premier, avant l'anthèse, en endoreduplication ce qui favoriserait leur expansion et limiterait leur division. En effet, une cellule qui entre en endocycle, pourrait moins facilement, ou plus du tout, retourner dans un cycle cellulaire normal ce qui expliquerait l'index mitotique très faible des cellules C.

L'assise sous-épidermique interne (I2) a été analysée uniquement après l'anthèse tout comme les assises E2/E3. Elle possède une expansion cellulaire importante, presque équivalente aux assises centrales. Son activité mitotique reprend légèrement après anthèse avec un taux plus faible que dans l'exocarpe.

Dans cette assise aussi il est possible que l'expansion cellulaire soit due au phénomène d'endoréduplication.

L'endoderme (I1), montre une expansion cellulaire intermédiaire avec celles des assises centrales et de l'épiderme externe. L'activité mitotique est plus élevée que dans les assises centrales et du sous épiderme interne, mais elle reste largement inférieure à celle présente dans l'épiderme externe. L'orientation des plans de divisions est principalement radiale à 3 JAA et 4 JAA.

Ces différents résultats sur la localisation principalement dans l'exocarpe de l'activité mitotique appuient ceux de Gillapsy *et al.*, 1993 et ceux de Pabón-Mora *et al.*, 2011. Cependant d'après ces mêmes auteurs l'expansion cellulaire ne débiterait que tardivement vers 8/10 JAA. J'ai montré que l'expansion cellulaire est déjà présente avant l'anthèse et s'amplifie après la fécondation. De plus, le patron de développement ressemble à celui trouvé chez une autre Solanacée : le poivron (Tiwari *et al.*, 2013)

La localisation des cellules en cours d'endoréduplication dans la paroi de l'ovaire n'a pas pu être précisée. Cette analyse était initialement dans le cadre de ma thèse cependant à cause de nombreuses difficultés rencontrées les résultats n'ont pu aboutir. Pour répondre à cette question différentes expérimentations ont été essayées. La première tentative a été de générer des plantes transformées avec un gène spécifique de l'endoréduplication couplé à un fluorochrome. Pour cela un des candidats potentiels était CCS52A, de nombreuses publications montrant son implication dans le phénomène d'endoréduplication (Mathieu-Rivet *et al.*, 2010, Kheibarshekan *et al.*, 2008, Baloban *et al.*, 2013). La difficulté de cette approche est que CCS52A fait partie de la famille des protéines WD40-repeat c'est-à-dire possédant de nombreuses répétitions d'un motif d'une quarantaine d'acides aminés terminé par le tandem tryptophane et acide aspartique. Chez la tomate le gène CCS52A, localisé sur le chromosome 8, possède ce motif répété 7 fois sur une longueur de 779 nucléotides soit 54% de l'ensemble de l'ADNc. De plus, il possède un score de 56,6% d'identité avec un paralogue CCS52B localisé sur le chromosome 12. Toutes ces données peuvent entraîner des difficultés de clonage.

Enfin, le promoteur de CCS52A a été cloné durant cette thèse, mais sa fonction n'a pu être vérifiée. Une autre technique a été utilisée : l'hybridation *in situ*. Cependant, de par la séquence de CCS52A la synthèse de la sonde n'a pas été optimale. Cette expérience n'a pas donné de résultats convaincants, en effet j'ai observé des signaux d'hybridation très faible.

En conclusion, les différentes analyses effectuées permettent d'établir un patron de développement précis en fonction des assises qui pourra être utilisé lors de comparaison avec des phénotypes mutants ou des transformants. Cependant, il serait intéressant de refaire ces analyses sur un cultivar possédant un fruit dont la taille est très différente comme par exemple M82 ou la tomate cœur de bœuf. Cela permettrait de valider de manière plus robuste le patron décrit précédemment.

C. Cycle cellulaire et endocycle

Une question sur le développement du fruit difficile à répondre est la durée du cycle cellulaire. L'analyse de l'index mitotique a permis de mettre en avant un résultat nouveau, jamais encore montré dans le péricarpe de tomate, la synchronisation partielle des divisions cellulaires. Cette synchronisation peut être due à une synchronisation du cycle cellulaire par un facteur externe tels que la lumière ou par un facteur interne avec l'apport de source carbonée durant la journée ou la dégradation de l'amidon au coucher du soleil (ex: feuille d'*Arabidopsis thaliana* (Dornbusch *et al.*, 2014)). Une telle synchronisation est suggérée par l'observation de la répétition de ce pic à 3 JAA et à 4 JAA chez WVA106.

La synchronisation partielle chez WVA106 présente toutes les 24h fait penser à la présence d'un rythme jour/nuit ou à un rythme interne appelé rythme circadien. La différence entre le rythme jour/nuit et le rythme circadien est qu'en l'absence de variation lumière/obscurité le rythme jour/nuit s'arrête tandis que le rythme circadien continue. Pour vérifier cette hypothèse il faudrait mettre les plantes pendant 48h à la lumière et vérifier si cette synchronisation est maintenue avec une périodicité d'environ 24h. Les rythmes circadiens existent chez de nombreux organismes et permettent d'anticiper et de réguler les changements

environnementaux mais aussi de synchroniser les différents processus avec ces changements (Harmer *et al.*, 2009). Les phytohormones participent à la mise en place des rythmes circadiens avec une augmentation de la quantité d'auxine, d'acide abscissique, de gibbérélines et de brassinostéroïdes (McWatters *et al.*, 2011; Robertson *et al.*, 2009), et elles sont impliquées dans la régulation du cycle cellulaire (Scholes *et al.*, 2015).

Cette synchronisation partielle chez WVA106 pourrait suggérer un cycle cellulaire dont la durée serait de 24h. Bertin *et al.*, 2007 ont montré que pour le cultivar Cervil (dont le fruit est proche en taille du fruit de WVA106) le cycle cellulaire dure environ 1 jour. Cependant pour d'autres cultivars, possédant de plus gros fruits, comme la tomate cœur de bœuf ou Levovil ce cycle augmente respectivement à 2, 6 jours et 1,88 jours. Grâce à la modélisation simplifiée expliquée dans ce mémoire, la durée de la phase M du cycle cellulaire a pu être estimée à environ 1h30 chez WVA106. Dans la littérature, Yin *et al.*, 2014 ont montré pour la racine d'*Arabidopsis thaliana* que cette phase M dure environ 2h. Ainsi les résultats obtenus par la modélisation simplifiée semblent réalistes.

La présence de 4 pics de synchronisation partielle toutes les 6 heures est plus difficile à analyser. Si la synchronisation partielle traduit une synchronisation du cycle cellulaire cela aurait comme conséquence une durée du cycle de 6h ce qui est rapide. Cependant il est possible que plusieurs groupes de cellules synchronisent leurs cycles cellulaires de manière décalés engendrant ces 4 pics. Néanmoins, l'analyse du cultivar Micro-tom peut engendrer des biais dans les comportements des différents phénomènes. Ce cultivar possède différentes mutations dont l'une (*dwarf*) impliquée dans la synthèse des brassinostéroïdes. Par rapport au rythme des divisions jour/nuit chez WVA106 il est possible que ce rythme soit de type circadien, c'est-à-dire un rythme interne à la plante, qui même sans facteur externe, à lieu avec une fréquence située entre 22h et 26h. Dans la littérature il a été montré que les phytohormones influencent ce type de rythme en modulant la fréquence (ou périodicité), la précision mais aussi l'amplitude. Les brassinostéroïdes semblent favoriser la fréquence des rythmes en les rapprochant tandis que l'acide abscissique agit de manière contraire en les réprimant (Hanano *et al.*, 2006). Il est donc possible,

lors d'une perturbation du système hormonal comme chez Micro-Tom, qu'il y ait une perturbation de la périodicité des rythmes biologiques. De plus, différentes études montrent que les phytohormones influencent l'expression des phytochromes et cryptochromes, molécules indispensables pour la perception de la lumière chez les plantes (Marti *et al.*, 2006). Par exemple chez *Solanum lycopersicum*, les gibbérellines diminuent la quantité de transcrits des cryptochromes et des phytochromes (Marti *et al.*, 2006). Or, il a été démontré que Micro-tom, de par sa mutation *dwarf*, est moins sensible aux gibbérellines ce qui pourrait avoir des conséquences sur la perception de la lumière par la plante (Marti *et al.*, 2006). Pour vérifier si la caractéristique des synchronisations des divisions cellulaires est due à la variété, *esculentum* ou *cerasiforme*, ou au cultivar, il faudrait vérifier sur 2 autres cultivars issus des 2 variétés existantes la synchronisation des divisions cellulaires sur 24h.

Il serait intéressant pour l'analyse de la durée du cycle cellulaire et de l'endocycle de générer des plantes possédant un double marquage de la synthèse d'ADN et de la phase de mitose comme cela a été fait chez *Arabidopsis thaliana* (Yin *et al.*, 2014). Il serait ainsi possible de localiser dans le péricarpe et au cours du temps les cellules en phase M et en phase S (cellules entrées en endocycle ou dans un cycle cellulaire classique). La comparaison des zones marquées pourrait renseigner sur la localisation initiale de l'endoréduplication dans la paroi de l'ovaire puis au sein du péricarpe. Il serait aussi possible d'estimer par ces méthodes la durée du cycle cellulaire et de l'endocycle et de tester l'hypothèse de Hayashi *et al.*, 2013 : plus le stade de développement avance plus le cycle cellulaire est long. Une autre possibilité pour visualiser la durée d'un cycle cellulaire *in vivo* serait de faire des cultures cellulaires primaires de fruit de tomate. Pour vérifier si les cellules possèdent un comportement cellulaire identique à celles présente dans le fruit, il faudrait vérifier la synchronisation des divisions cellulaires, et observer si elles se synchronisent toujours partiellement lors de la transition jour/nuit. Une fois cette vérification effectuée, il sera possible alors d'utiliser différents marqueurs spécifiques des différentes phases. De plus, grâce aux hormones il serait possible de déclencher le phénomène d'endoréduplication et ainsi voir si la durée de synthèse d'ADN

augmente plus le niveau de ploïdie est important. Cette expérimentation permettrait aussi de révéler la présence ou non d'une synchronisation de la phase de synthèse durant un endocycle. Un résultat n'a pas été analysé dans cette thèse de par sa particularité, c'est la présence, lors de l'analyse des niveaux de ploïdie d'un pic intermédiaire entre le 4C et le 8C et parfois entre le 8C et le 16C (Annexe 1). Différentes vérifications ont été faites et montrent que ce pic n'est pas un artefact dû à la présence de molécule qui pourrait émettre à la longueur d'onde utilisée. Il serait important de faire un tri de noyaux et d'essayer de les isoler pour vérifier que ce sont bien des noyaux et si c'est le cas vérifier si ce pic ne serait pas dû à un état de condensation de la chromatine différent au sein de certains noyaux.

D. Du 2D au 3D

Les différentes analyses de taille cellulaire réalisées dans cette thèse font référence à l'aire des cellules et non à leurs volumes. Il est possible d'extrapoler cette aire en volume à l'aide de formule du volume des ellipsoïdes, cependant pour être le plus proche possible de la réalité il faudrait au préalable faire des coupes transversales et vérifier la profondeur moyenne des cellules en fonction de leur localisation (Fanwoua *et al.*, 2012). Le péricarpe du fruit de tomate est un organe trop gros pour réussir à analyser le volume des cellules comme cela a été fait pour la feuille d'*Arabidopsis thaliana* par Wuyts *et al.*, 2012. Cette donnée est importante pour la modélisation de la croissance de tomate, il est possible d'extrapoler le volume des cellules en utilisant des formules mathématiques pour le volume d'ellipsoïde ou de quadrilatère, cependant ce type d'analyse crée un biais car les cellules ne sont pas de forme parfaitement homogène. Néanmoins, grâce à l'avancée technologique des microscopes et des logiciels d'analyses d'image associés, il serait possible d'utiliser la technique de Montenegro-Johnson *et al.*, 2015 sur une coupe d'une centaine de μm d'épaisseur de péricarpe préalablement fixé et coloré au calcofluor pour marquer les parois. Puis via l'acquisition de stack (image en profondeur) il serait possible de reconstituer les cellules et de calculer leurs volumes. Montenegro-Johnson *et al.*, 2015 ont utilisés ce type d'image pour reconstituer des racines et des hypocotyles

d'*Arabidopsis thaliana* en 3D. Cette technique serait utilisable uniquement sur des jeunes stades où les cellules centrales ne sont pas encore de taille importante.

E. Conclusion

Baldazzi *et al.*, 2012 expliquent que l'ambition de la biologie est de combiner les informations de la biologie moléculaire avec le développement des tissus, des organes et au final de la plante. La modélisation de la croissance est un outil permettant de prédire des phénotypes via des interactions moléculaires ou des processus cellulaires. La difficulté de la modélisation est le nombre de variables à prendre en compte mais aussi leurs dynamiques. Les résultats de cette partie de thèse vont permettre d'apporter des informations importantes sur le développement du fruit de tomate durant le développement précoce. Ces données apportent des informations aussi bien d'un point de vue spatial, en fonction des assises démontrant que chaque assise acquiert une identité et une fonction propre dans le patron de développement, que d'un point de vue temporel, avec la présence d'une synchronisation partielle des divisions cellulaires et parfois d'une expansion cellulaire privilégiée durant la nuit.

PARTIE III:
ROLE DE L'ENDOREPLICATION
DANS LE PERICARPE DE FRUIT DE
TOMATE



Représentation 3D schématique d'un noyau

(<http://www.coachzell.org/images/nucleus/>)

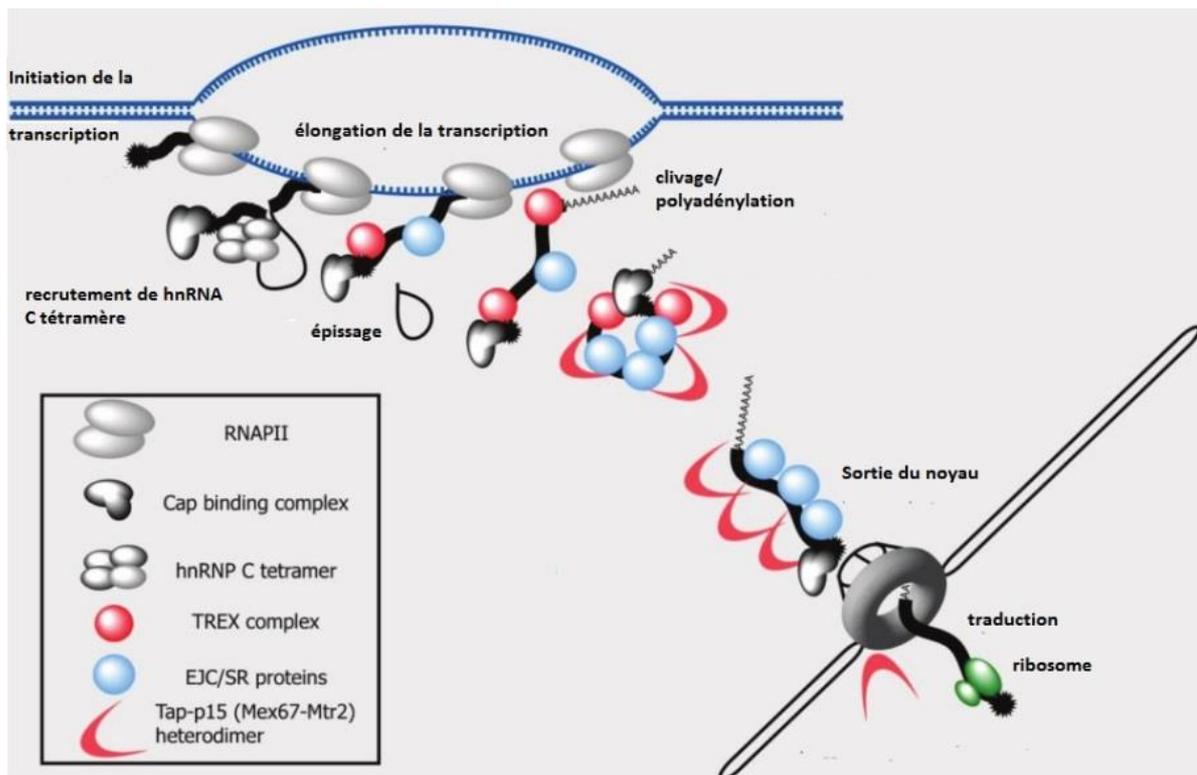


Figure 46: Schéma représentant les étapes de transcription des ARN avec un empaquetage progressif par des protéines chaperones avant leur sortie du noyau (Katahira, 2015).

L'endoréduplication est un processus permettant l'augmentation de la quantité d'ADN au sein d'un même noyau. Il a été montré, chez plusieurs organismes, qu'une augmentation de la quantité d'ADN peut entraîner une augmentation de la transcription de certains gènes. Cette augmentation n'est pas obligatoirement proportionnelle au niveau de ploïdie et peut être spécifique de l'identité cellulaire (Guo *et al.*,1996; Wu *et al.*,2014, Stupar *et al.*, 2007, Lu *et al.*,2007, Wildermuth *et al.*,2010). Dans le péricarpe du fruit de tomate, le niveau d'endoréduplication peut atteindre des niveaux importants jusqu'à 512C pour certains cultivars. De plus, il a été montré une augmentation proportionnelle de la quantité d'ARN polymérase II en fonction des niveaux de ploïdie (Bourdon *et al.*, 2012). Ces résultats suggèrent donc une augmentation globale de la transcription. Il s'agit cependant d'une approche globale et il reste possible qu'à l'échelle des gènes des variations d'expression spécifique, liées au niveau de ploïdie, aient lieu.

I. CONTEXTE DE L'ANALYSE

Pour essayer de comprendre le rôle de l'endoréduplication dans la transcription au sein du péricarpe, une analyse par RNA-seq sur des ARN nucléaires a été faite en fonction de 4 niveaux de ploïdies: 4C, 8C, 16C et 32C.

La difficulté de cette étude est d'analyser les ARN nucléaires. Ces derniers sont composés en majorité d'ARN ribosomiques et d'ARN de transfert. Les ARN codant les protéines, présents dans le noyau, sont des ARN pré-messagers, en début, en cours et en fin de transcription (Fig 46). Par conséquent, ces ARN possèdent un degré de transcription et un épissage variables. De plus, ils ne possèdent pas obligatoirement une queue polyA, qui est acquise lors de la fin de la maturation des ARN pré-messagers, avant leur sortie du noyau. Au cours de la transcription, les ARN pré-messagers sont empaquetés par des protéines chaperones leur permettant ainsi d'être exportés en dehors du noyau par les pores nucléaires à la fin de la transcription.

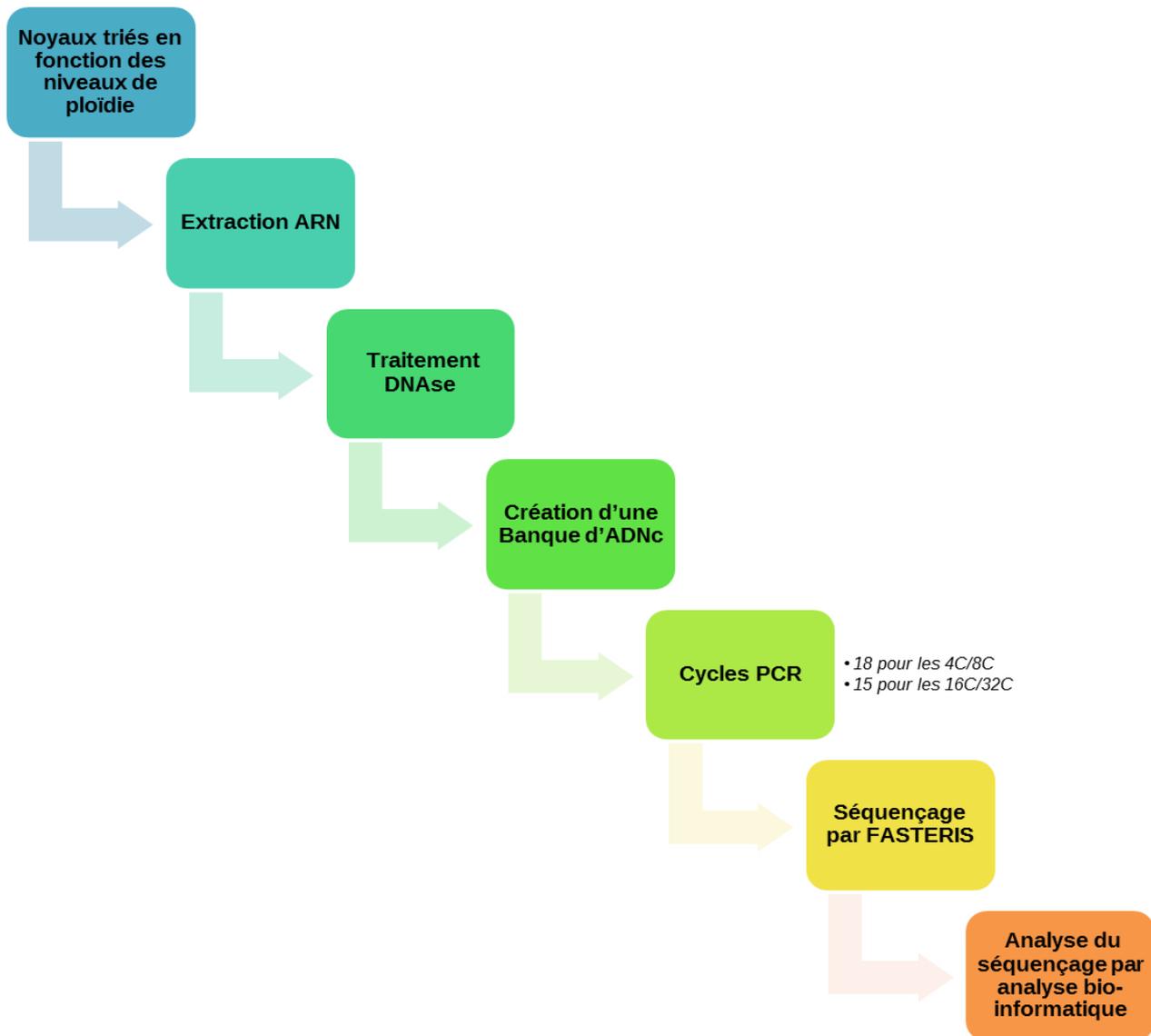


Figure 47: Schéma récapitulatif de l'obtention du matériel, du séquençage et de l'analyse bio-informatique

A. Obtention du matériel

Pour obtenir les ARN nucléaires en fonction des niveaux de ploïdies, les noyaux issus de péricarpe de fruits âgés de 30 JAA ont été triés en fonction de 4 niveaux de ploïdie: 4C, 8C, 16C et 32C (Fig 47).

Les noyaux ont été triés grâce à un cytomètre en flux trieur. Cette méthode permet de compter le nombre de noyaux et de recueillir une quantité déterminée de noyaux. Pour notre analyse RNA-seq environ 100 000 noyaux ont été triés pour chaque niveau de ploïdie (Fig 47).

Les ARN sont ensuite extraits des noyaux triés, puis ils sont dosés et envoyés à séquencer (Fig 47). L'ensemble des approches menées dans cette section A et dans la section B ci-dessous a été initié avant le début de ce travail de thèse.

B. Séquençage des ARN nucléaires

Le séquençage a été effectué par une société privée: FASTERIS (https://www.fasteris.com/ga/ga_run.html). Cette entreprise a utilisé la technologie Illumina HiSeq 2000 qui permet un séquençage haut débit (Fig 47). L'étape en amont du séquençage est la création d'une banque d'ADNc avec la ligation d'adaptateur. C'est cette banque d'ADNc qui est ensuite séquencée. A cause de la faible concentration des échantillons, des cycles PCR ont été effectués après la génération de la banque d'ADNc (18 cycles pour les ARN issus des noyaux 4C et 8C et 15 cycles pour les ARN issus des noyaux 16C et 32C). Pour que le séquençage soit optimal, une concentration minimum de 20 ng/ μ l par échantillon est en effet nécessaire (Fig 47).

Pour chaque niveau de ploïdie, 2 librairies ont été créées: la première sans traitement et la deuxième avec un traitement DSN (Duplex-Specific Nuclease). Le traitement DSN permet d'éliminer les ARN formant des structures secondaires tels que les ARN ribosomiques ou les ARN de transfert. Il est possible également que ce traitement élimine une partie des ARNm les plus représentés.

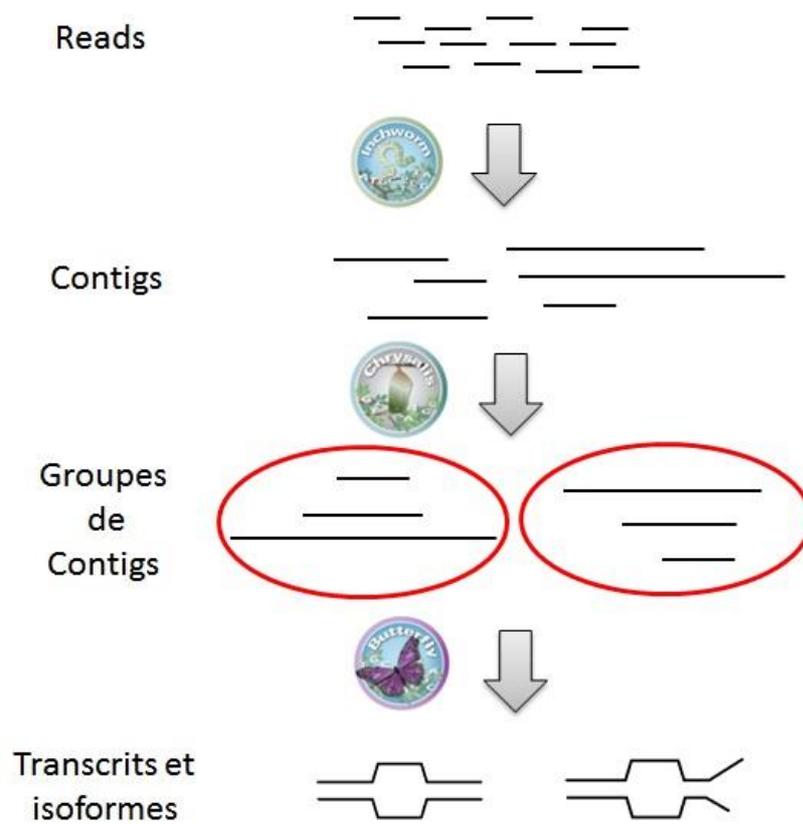


Figure 48: Schéma des différents modules informatiques contenus dans TRINITY (Adapté de Manfred *et al.*, 2013).

Le séquençage permet d'obtenir des reads, c'est-à-dire des séquences de 100 paires de bases (pb) représentant une partie d'un ARN présent. Plus il y a de reads correspondant à un ARN plus ce dernier est représenté. Le nombre de reads obtenus après séquençage est quasi égal entre les niveaux de ploïdie (11 ± 3 millions de reads).

C'est sur ce matériel que j'ai pris en charge les analyses bio-informatiques en collaboration avec l'équipe Génomique et Biotechnologie du Fruit (GBF) de Toulouse (Fig 48).

C. Préparation bio-informatique des reads

Pour l'analyse bio-informatique, uniquement les reads issus des bibliothèques avec traitement DSN ont été, durant cette thèse, analysés. L'analyse de la bibliothèque sans DSN sera réalisée ultérieurement.

La première étape de l'analyse des reads consiste à une reconstruction *de novo* du transcriptome via le logiciel TRINITY (Fig 48). Ce logiciel regroupe 3 modules indépendants: Inchworm qui assemble les données de RNA-seq en des séquences uniques de transcrits appelées contigs, Chrysalis qui réunit les contigs en groupe, chaque groupe représente toute la complexité transcriptionnelle pour un gène donné (ou ensembles de gènes qui partagent des séquences en commun), et enfin Butterfly qui crée des liens entre les différents groupes pour obtenir, à la fin, la taille entière des transcrits et des isoformes (Manfred *et al.*, 2013). Cette reconstruction *de novo* est indispensable pour connaître l'identité des séquences.

Une fois les transcrits générés *de novo*, ils sont comparés et alignés sur le génome de référence de la tomate (Heinz_SL2.50 ftp://ftp.solgenomics.net/genomes/Solanum_lycopersicum/annotation/ITAG2.4_release/) et classés en 2 catégories:

- ceux qui sont cartographiés sur le génome de la tomate.
- ceux non cartographiés sur le génome de la tomate.

Ploïdie	Réplicat 1				Réplicat 2				Réplicat 3				Réplicat 4			
	4C	8C	16C	32C	4C	8C	16C	32C	4C	8C	16C	32C	4C	8C	16C	32C
Concentration (ng/μl)	0,44	2,12	2,84	4,6	0,6	1,1	2,1	5	0,51	2,29	1,65	3,9	0,91	1,31	3,29	7,3
Moyenne (ng/μl)					0,62±0,21	1,71±0,59	2,47±0,75	5,2±1,47								

Tableau 7: Concentration des ARN totaux en fonction de chaque niveau de ploïdie pour les différents réplicats ainsi que pour la moyenne des 4 réplicats.

Niveau de ploïdie	4C	8C	16C	32C
% de reads non cartographiés	92 ± 2%	87 ± 4%	80 ± 11%	75 ± 9%

Tableau 8: Pourcentage de reads non cartographiés sur le génome de tomate en fonction des niveaux de ploïdie.

L'analyse de la concentration des ARN totaux nucléaires issus des différents niveaux de ploïdie révèle une augmentation de la concentration en fonction des niveaux de ploïdie (Tableau 7). Pour les noyaux 4C la concentration est en moyenne de 0,62 ng/ μ l tandis que pour les 32C elle est en moyenne de 5,2 ng/ μ l. A partir de ces résultats une hypothèse H_0 a été formulée: «la quantité d'ARN totaux double à chaque endocycle». Une analyse statistique (test de Student) a permis de ne pas rejeter l'hypothèse H_0 . Ainsi, entre chaque niveau de ploïdie l'augmentation des ARN totaux correspond à un coefficient alpha égal à 2.

II. ANALYSES DES TRANSCRITS NON CARTOGRAPHIÉS

En fonction des niveaux de ploïdie, le pourcentage de reads non cartographiés sur le génome de la tomate évolue (Tableau 8). On constate que plus le niveau de ploïdie est important, plus le pourcentage de reads non cartographiés diminue passant de 92 % pour le 4C à 75 % pour le 32C. Dans le but d'expliquer la présence de ce fort pourcentage, l'étude des contigs est indispensable.

La première étape est de comprendre la dynamique des contigs en fonction des niveaux de ploïdie. En effet, si les contigs non cartographiés correspondent à de la contamination alors quel que soit le niveau de ploïdie la contamination sera identique. Sachant que le nombre de reads total est considéré comme constant et que la quantité d'ADN de tomate devrait augmenter avec le niveau de ploïdie, cela signifie que plus le niveau de ploïdie est haut, moins il y aura de probabilité de séquencer des contaminants (Fig 49).

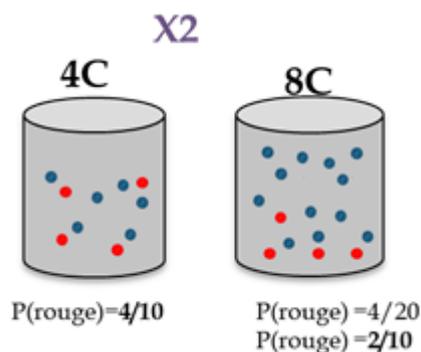


Figure 49: Schéma représentant la probabilité de séquencer des contaminants. Boules bleues: transcrits de tomate, boules rouges: transcrits de contaminant. $P(\text{rouge})$: probabilité de tirer une boule rouge.

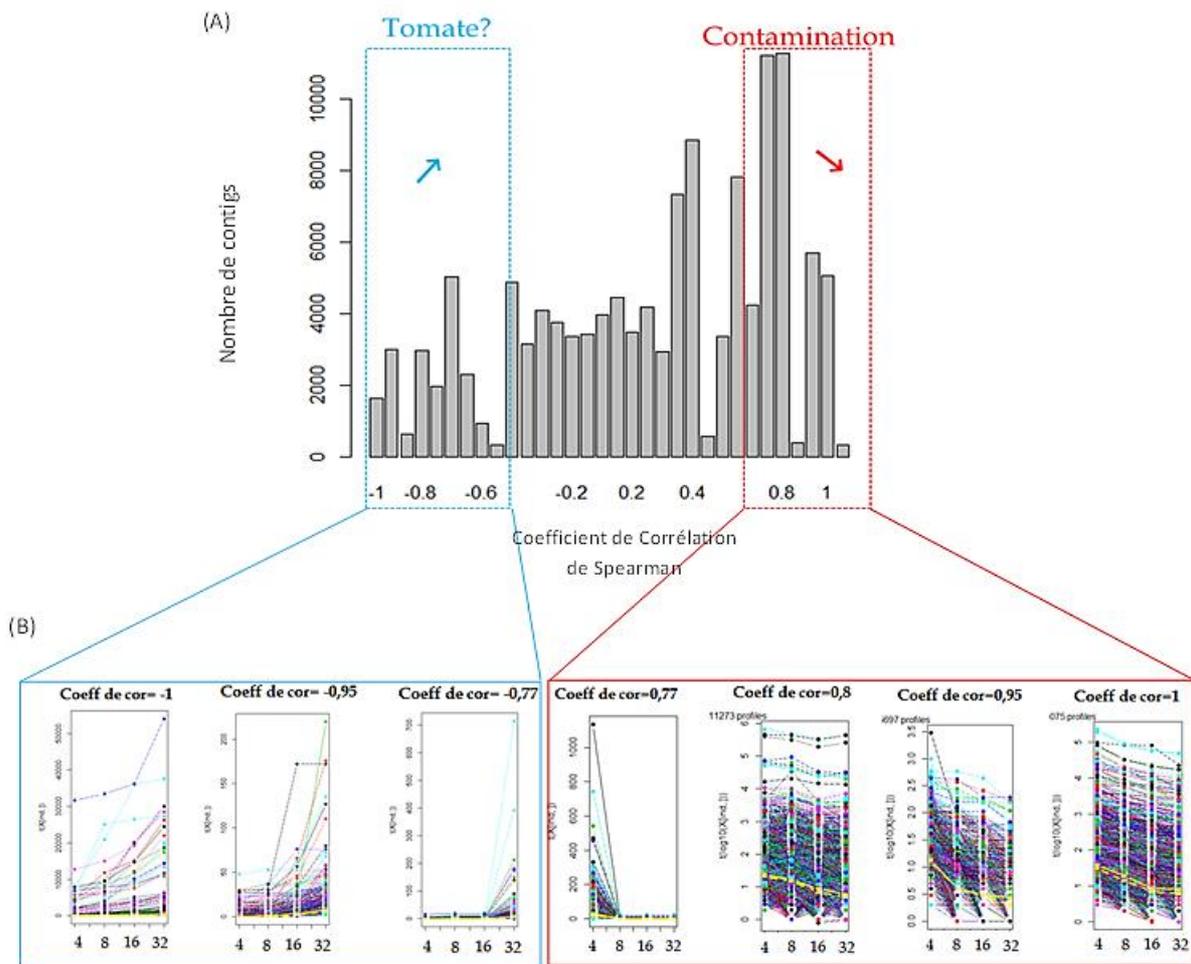


Figure 50: Dynamique de l'observation des contigs. (A) Distribution des coefficients de corrélation de Spearman entre l'évolution des nombres de reads des différents contigs et la série décroissante (4,3,2,1). Une forte corrélation positive impliquera donc une évolution décroissante de ces quantités. Une corrélation proche de zéro impliquera une dynamique non monotone de ces quantités. \searrow : $4C > 8C > 16C > 32C$ \nearrow : $4C < 8C < 16C < 32C$. (B) Exemples d'évolutions du nombre de reads pour chaque contigs en fonction des niveaux de ploïdie pour différents coefficients de Spearman.

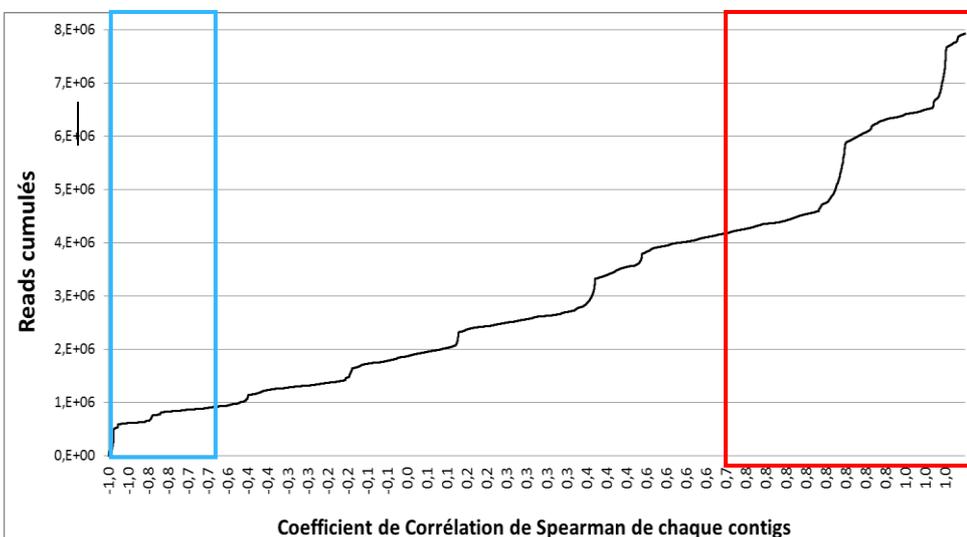
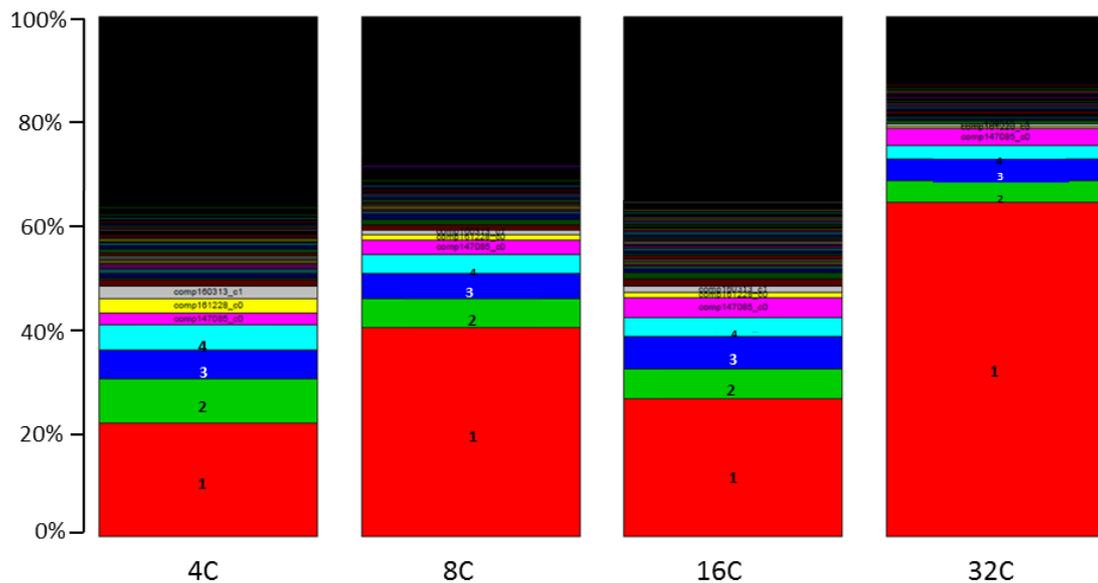


Figure 51: Distribution du nombre de reads cumulés en fonction du coefficient de Corrélation de Spearman des différents contigs. Le carré bleu correspond aux contigs possédant une dynamique $4C < 8C < 16C < 32C$, le carré rouge correspond aux contigs possédant une dynamique $4C > 8C > 16C > 32C$.

L'évolution des contigs non cartographiés en fonction du niveau de ploïdie a été réalisée grâce à l'analyse du coefficient de corrélation de Spearman. Dans cette analyse l'évolution du nombre de reads, pour chaque contig selon la ploïdie, permet de tester l'hypothèse d'une contamination : Si l'abondance du contig est corrélée avec la série décroissante 4,3,2,1, cela correspond à l'hypothèse qu'entre chaque niveau de ploïdie la quantité de contaminants diminue. Ainsi, plus le coefficient de corrélation de Spearman est proche de 1 plus l'évolution des contigs sera décroissante en fonction des niveaux de ploïdie (Fig 50). L'analyse de la distribution des contigs en fonction de ce coefficient a montré que de nombreux contigs sont situés entre 1 et 0,77 (Fig 50A). En générant des graphiques représentant l'évolution du nombre de reads des contigs en fonction du coefficient de Spearman (Fig 50B), il s'avère qu'entre les coefficients de corrélation 1 et 0,77 la dynamique est bien décroissante. En revanche, entre -0,77 et -1 la dynamique est inverse c'est-à-dire qu'il y a une augmentation en fonction des niveaux de ploïdie. Ce dernier résultat est intéressant car il serait possible que ces contigs correspondent à des transcrits de tomate non référencés. Entre 0,77 et -0,77 l'évolution des contigs est aléatoire en fonction des niveaux de ploïdie.

Afin de connaître l'importance de chaque contig dans le pourcentage de reads non cartographiés, un graphique est généré (Fig 51). La première étape est de classer les contigs en fonction de leurs coefficients de Spearman du plus faible au plus élevé. Puis les reads de chaque contig sont additionnés ce qui permet d'obtenir le nombre de reads cumulés en fonction du coefficient de corrélation de Spearman. Les résultats montrent que moins de la moitié des reads, correspondant à environ 33% des contigs, seraient issus d'une contamination car ils possèdent une dynamique inverse à l'augmentation du niveau de ploïdie (Fig 51 carré rouge), 37,5% des reads ne posséderaient pas de dynamique spécifique et 12,5% des reads correspondant à 33% des contigs posséderaient une dynamique d'augmentation en fonction des niveaux de ploïdie (Fig 51 carré bleu). De plus, les pentes les plus prononcées de la courbe précédente représentent les contigs possédant un nombre de reads important. Ainsi dans l'analyse, il existerait 7 contigs majeurs.



1 comp159840_c0 → *Solanum lycopersicum* Chromosome 2 ARN ribosomal tomate (coeff spear=-0,4)

2 comp1610180_c0 → *Medicago truncatula* Chloroplaste (coeff spear=0,8)

3 comp1610180_c3 → *Medicago truncatula* Chloroplaste (coeff spear=0,8)

4 comp159579_c0 → *Medicago truncatula* (coeff spear=0,8)

5 comp147065_c0 → *Solanum lycopersicum* ARN mitochondrie (coeff spear=-0,8)

Figure 52: Importance des différents contigs non cartographiés en fonction des niveaux de ploïdie. Coeff spear: Coefficient de corrélation de Spearman. Le noir correspond à tous les contigs restants, leurs proportions étant trop faibles pour permettre de distinguer la couleur.

Lors de l'analyse de l'identité des contigs, il a été montré que 5 contigs, à eux seuls, correspondent en moyenne à 50% des reads non cartographiés (Fig 52). En fonction des niveaux de ploïdie, le pourcentage des reads des 5 contigs est différent mais ils restent majoritaires. On constate pour tous les niveaux de ploïdie que le contig contenant le plus de reads est le comp159840_c0 correspondant à de l'ARN ribosomal localisé sur le chromosome 2 de tomate (séquence absente du fichier Heinz_SL2.50). Il correspond à 20% des reads pour le 4C, 40% des reads pour le 8C, 30% des reads pour le 16C et 60% des reads pour le 32C. De plus, il possède un coefficient de Spearman de -0,4 ce qui signifie qu'il aurait une tendance à devenir relativement plus abondant quand le niveau de ploïdie augmente, ce qui correspond aux résultats que l'on peut attendre pour des ARN issus de tomate (Fig 52). Les contigs comp1610180_c0, comp1610180_c3 et comp159579_c0, possèdent respectivement 99%, 97% et 99% d'identité avec de l'ARN chloroplastique de *Medicago truncatula* (contamination). Cependant les séquences possèdent aussi une identité avec la tomate de respectivement 97%, 96% et 99% (non contaminant). Le coefficient de Spearman étant de 0,8 cela suggère que ces transcrits diminuent quand le niveau de ploïdie augmente, résultat attendu pour de la contamination. Pour ces 3 contigs il est donc difficile d'en conclure qu'ils appartiennent spécifiquement à la tomate. Enfin, pour le contigs comp147065_c0, les résultats révèlent une identité à 99% avec de l'ARN mitochondrial de tomate.

Le bilan de ces analyses indique que pour le niveau de ploïdie 4C environ 23% des reads non cartographiés correspondent à des transcrits de tomate non référencés sur le génome. Ce chiffre est de 43% pour le niveau de ploïdie 8C, de 34% pour le niveau de ploïdie 16C et de 64% pour le niveau de ploïdie 32C. Cependant pour certains contigs il est difficile de savoir s'ils sont issus de la contamination par *Medicago truncatula* ou s'ils proviennent de la tomate à cause des séquences chloroplastiques et mitochondriales très conservées.

Ces résultats révèlent la limite du séquençage des ARN nucléaires. Quel que soit le niveau de ploïdie le pourcentage de reads non cartographiés est important. Il est possible que la quantité d'ARN soit limitante, de plus les cycles de PCR réalisés après la création de la banque d'ADNc, couplés au séquençage ont pu créer un biais technique en favorisant le séquençage de transcrits issus de contamination. Cependant, les résultats ont permis de mettre en avant la présence d'ARN ribosomal de tomate qui serait présent sur le chromosome 2 mais non référencé sur le génome (Heinz_SL.2.50).

III. ANALYSE DES TRANSCRITS CARTOGRAPHIÉS

Les résultats précédents ont montré la présence de transcrit non cartographiés sur le génome possédant des dynamiques différentes en fonction des niveaux de ploïdie. La question de l'expression différentielle en fonction des niveaux de ploïdie pour les transcrits cartographiés se pose.

A. Analyses bio-informatiques

Le logiciel utilisé pour l'analyse de l'expression différentielle des gènes entre les niveaux de ploïdie est le logiciel R (<https://www.r-project.org/>) couplé au module DESeq2 (Love *et al.*, 2014). Entre autres, l'avantage de ce module est qu'il permet d'analyser des échantillons appariés. En effet, pour chaque réplicat les noyaux 4C, 8C, 16C et 32C sont issus du même lot de fruit, c'est pourquoi ces derniers sont définis comme étant appariés.

Tout comme pour les reads non cartographiés l'hypothèse de départ pour l'analyse est «qu'entre 2 niveaux de ploïdie successifs la quantité d'ARN est doublée». En effet, le nombre de reads (X) du gène (g) dans la condition k est égal au nombre de transcrits du gène g dans la condition k (μ_{gk}) multiplié par sa longueur (L_g) divisé par la taille du transcriptome dans la condition k (S_k) et le tout multiplié par la taille de la librairie dans la condition k (N_k) soit:

$$(1) \quad X_{gk} = \frac{\mu_{gk} * L_g}{S_k} N_k \quad (\text{Robinson et al., 2010})$$

Si entre les conditions k il y a une augmentation de la quantité de transcrits global d'un coefficient α alors le nombre de transcrits du gène g dans la condition 2 est égal au nombre de transcrits du gène g dans la condition 1 multiplié par le coefficient α soit:

$$(2) \quad \mu_{g2} = \alpha \mu_{g1}$$

Ce dernier calcul démontre que la taille du transcriptome dans la condition 2 est égale à la taille du transcriptome dans la condition 1 multiplié par le coefficient α soit:

$$(3) \quad S_2 = \alpha S_1$$

Ainsi l'équation (1) implique que :

$$(4) \quad \frac{X_{g2}/N_2}{X_{g1}/N_1} = \frac{\mu_{g2}}{\mu_{g1}} \frac{S_1}{S_2} = \frac{\alpha \mu_{g1}}{\mu_{g1}} \frac{S_1}{\alpha S_1} = 1$$

En conclusion, si la quantité globale de transcrit augmente d'un coefficient α , une comparaison des 2 conditions aboutira, via une approche d'analyse RNA-seq classique, à une absence de variation d'expression pour tous les gènes. Ainsi, sous cette hypothèse, un gène détecté comme non différentiellement exprimé est un gène qui varie d'un coefficient alpha. Aussi, tous les gènes posséderont une variation de leur expression entre les niveaux de ploïdie, augmentée d'un facteur égal au coefficient α . Cela suppose, dans nos conditions, qu'entre le 4C et le 8C, entre le 8C et 16C et entre le 16C et 32C la quantité d'ARN est multipliée par 2, entre le 4C et 16C et le 8C et 32C la quantité est multipliée par 4 et entre le 4C et 32C la quantité est multipliée par 8.

Tableau 9: Nombre et pourcentage de gènes, parmi les 34700 présents chez la tomate, possédant au minimum 1 read en fonction des niveaux de ploïdie.

Niveaux de ploïdie	4C			8C			16C			32C		
Nombre de gènes exprimés	15 754	12 952	14 310	18 209	9 070	16 306	19 429	114 238	17 920	19 850	17 506	18 328
Pourcentage de gènes	45,4	37,3	41,2	52,4	26,1	46,9	55,9	41	51,6	57,2	50,4	52,8
pourcentage moyen	41,3			41,8			49,5			53,5		

Tableau 10: Nombre de gènes de tomate détectés par le logiciel DEseq2 comme ayant une expression différentielle pour chaque comparaison entre 2 niveaux de ploïdie. Les comparaisons sont classées en fonction du nombre d'endocycles.

	1 endocycle			2 endocycles		3 endocycles
	4C/8C	8C/16C	16C/32C	4C/16C	8C/32C	4C/32C
Nombre de gènes dont l'expression varie	2	11	11	360	127	834
Nombre de gènes régulés positivement	1	1	2	156	37	554
Nombre de gènes régulés négativement	1	10	9	206	90	280

B. Analyse globale des gènes cartographiés sur le génome de la tomate

La première étape de l'analyse des transcrits cartographiés a été d'examiner le nombre de gènes possédant au minimum 1 read (tableau 9). Les résultats révèlent un pourcentage important de gènes exprimés dans le péricarpe de fruit de tomate. En effet, en moyenne 41,3 % des 34700 gènes de la tomate sont exprimés dans les noyaux 4C, 41,8 % pour les noyaux 8C, 49,5 % pour les noyaux 16C et enfin pour les noyaux 32C il y en a 53,5 %. De plus, les résultats révèlent une augmentation statistiquement significative du nombre de gènes exprimés entre le 4C et le 32C (Test de Student) mais pas entre les autres niveaux de ploïdie.

Ces résultats montrent qu'environ 50% des gènes présents chez la tomate sont exprimés dans le fruit à 30 JAA. Si le niveau d'expression de ces gènes augmente entre chaque niveau de ploïdie d'un facteur égal au coefficient α , cela devrait avoir comme conséquence, lors de l'analyse de l'expression différentielle des gènes avec le logiciel DESeq2, l'absence de gènes exprimés différentiellement.

C. Mise en évidence de l'expression différentielle de gènes selon les niveaux de ploïdie.

L'analyse révèle la présence de gènes dont l'expression varie entre les niveaux de ploïdie (Tableau 10)(liste des gènes en Annexe 2). En fonction des comparaisons, le nombre de gènes dont la hausse de l'expression est différente du coefficient α diffère. Lors de la comparaison entre les niveaux de ploïdie séparés d'un seul endocycle, de 2 à 11 gènes possèdent une variation d'expression. Quand l'écart entre les niveaux de ploïdie devient plus important le nombre de gènes exprimés différentiellement augmente. En effet, lors de la comparaison des reads représentant les ARN issus des noyaux 4C et 16C et des noyaux 8C et 32C le nombre de gènes augmente respectivement à 360 et 127 et lors de la comparaison entre les reads représentant les ARN issus des noyaux 4C et 32C le nombre de gènes atteint 834 (Tableau 10). De plus, certains gènes sont régulés positivement tandis que d'autres sont régulés négativement.

Chr	Taille du chr (Mb)	Nombre de gènes surexprimé et sous-exprimés	Nombre de gènes Surexprimés				Nombre de gènes Sous-exprimés			
			0	22	13	0	0	71	30	0
1	≈ 90	136	0	22	13	0	0	71	30	0
2	≈ 49	86	0	16	7	0	1	38	25	0
3	≈ 64	82	0	17	16	0	2	21	26	0
4	≈ 63	66	0	14	11	0	0	25	18	0
5	≈ 64	57	1	13	8	0	0	18	17	0
6	≈ 45	55	0	14	7	0	3	16	18	0
7	≈ 65	65	0	19	6	0	3	18	18	1
8	≈ 62	68	0	10	14	0	0	20	24	0
9	≈ 67	57	0	9	6	0	0	27	15	0
10	≈ 64	62	0	10	13	0	0	28	11	0
11	≈ 53	55	0	11	7	0	0	15	22	0
12	≈ 65	59	0	13	13	1	0	21	11	0

Tableau 11: Localisation des gènes surexprimés et sous-exprimés sur les différents chromosomes de la tomate. Chr: Chromosome, Mb: Méga base; **X**: nombre de gènes présents uniquement dans l'analyse 4Cvs16C; **X**: nombre de gènes présents uniquement dans l'analyse 4Cvs32C; **X**: nombre de gènes présents dans les analyses 4Cvs16C et 4Cvs32C; **X**: nombre de gènes présents dans les analyses 4Cvs8C; 4Cvs16C et 4Cvs32C

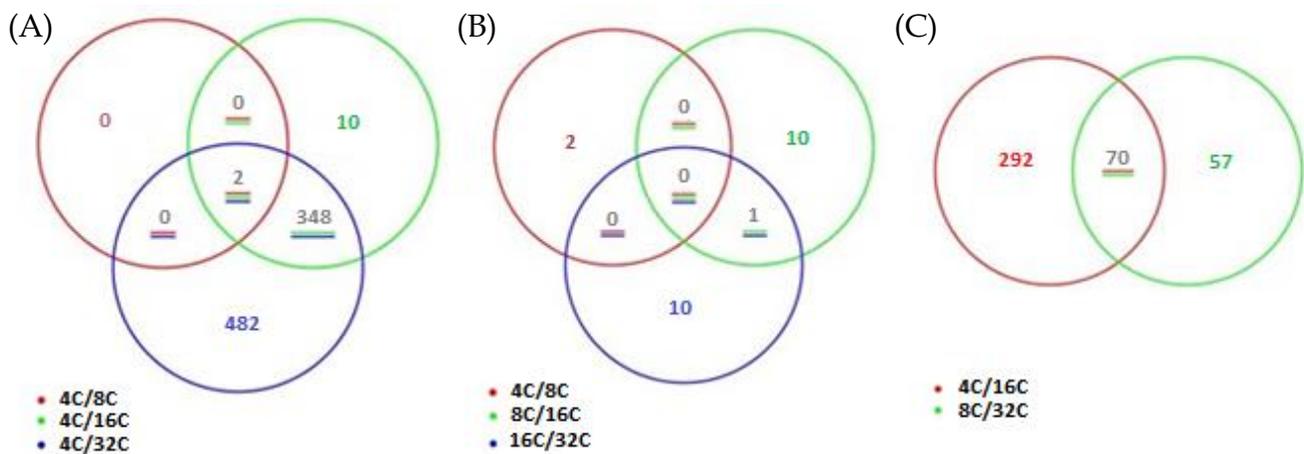


Figure 53: Diagrammes de Venn montrant le nombre de gènes différentiellement exprimés selon les niveaux de ploïdie. (A) comparaison des gènes des analyses 4C/8C, 4C/16C et 4C/32C. (B) Comparaison des gènes des analyses séparées d'un endocycle (4C/8C, 8C/16C et 16C/32C). (C) comparaison des gènes des analyses séparées de 2 endocycles (4C/16C et 8C/32C)

Dans la majorité des comparaisons, les gènes régulés négativement sont en quantité supérieure à ceux régulés positivement (Tableau 10). Nous avons vérifié si la surexpression ou la sous-expression des gènes pouvaient être dues à leur localisation sur les chromosomes c'est-à-dire si un lien existe entre le niveau d'expression de ces gènes et leur position sur les chromosomes. Les résultats du tableau 11 révèlent que quel que soit le chromosome analysé, aucun lien n'est détecté entre l'expression différentielle des gènes et leur localisation. De plus, l'analyse plus détaillée de la localisation chromosomique des gènes exprimés différentiellement révèle que les gènes sont principalement localisés sur les extrémités des bras des chromosomes et qu'il n'y a pas de différence de localisation entre les gènes surexprimés et sous-exprimés quel que soit le chromosome (Données en Annexe 3).

Les différentes comparaisons ont révélé l'expression différentielle d'un nombre plus ou moins important de gènes. La prochaine étape de cette étude va être l'analyse de la redondance ou non des gènes dans les différentes comparaisons grâce à des diagrammes de Venn. La figure 53A, correspondant aux comparaisons 4C/8C, 4C/16C et 4C/32C, révèle que les 2 gènes présents dans l'analyse 4C/8C sont présents dans les 2 autres comparaisons et que seuls 12 gènes sur 362 sont spécifiques de l'analyse 4C/16C. L'étude du diagramme de Venn correspondant aux comparaisons des niveaux de ploïdie séparés d'un endocycle, révèle l'absence de gènes en commun entre les 3 comparaisons (Fig 53B). Le diagramme de Venn comparant les niveaux de ploïdies séparés par 2 endocycles révèle la présence de 70 gènes en commun entre les 2 analyses (Fig 53C). Ces résultats suggèrent que lors d'un endocycle, les gènes différentiellement exprimés sont spécifiques des niveaux de ploïdie comparés. Lors de l'analyse des comparaisons séparées de 2 endocycles un nombre plus important de gènes sont en commun, cela peut être expliqué par l'augmentation du nombre de gènes dû à un écart entre les 2 niveaux de ploïdie analysés plus importants. Les gènes en commun entre les différentes analyses ne sont pas spécifiques des niveaux de ploïdie comparés.

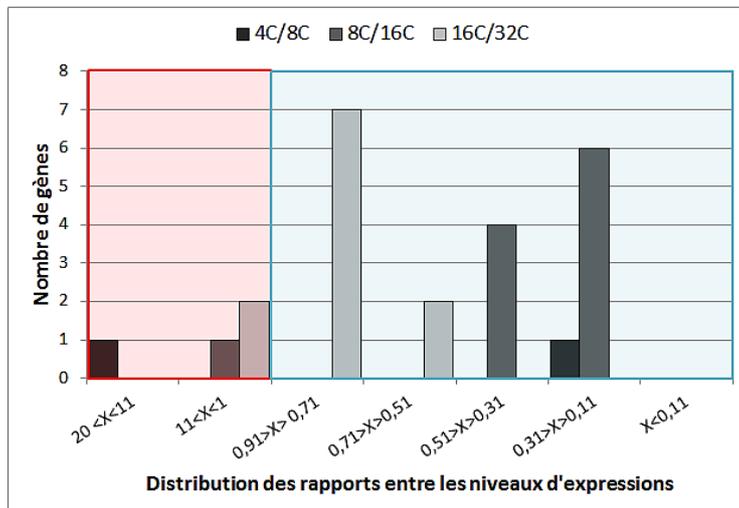


Figure 54: Distribution des rapports d'expression pour les comparaisons entre 2 niveaux de ploïdie séparés par 1 endocycle (4C/8C; 8C/16C et 16C/ 32C) en fonction de d'intervalle d'expression différentielle. C : quantité d'ADN au sein d'un noyau sachant que 1C correspond à une cellule haploïde. En rouge: gènes surexprimés; en bleu gène sous-exprimés.

Ces résultats permettent de mettre en avant que la majorité des gènes exprimés, identifiés dans les noyaux triés, montre une augmentation de leur expression proportionnelle au niveau de ploïdie. Cependant, un certain nombre d'entre eux présentent une expression différentielle entre les niveaux de ploïdie, d'autant plus importante que les niveaux de ploïdie sont plus éloignés.

La suite de l'étude a pour but d'estimer le différentiel d'expression de ces gènes selon le niveau de ploïdie. Le rapport d'expression est calculé en divisant le niveau d'expression de la condition k_2 avec le niveau d'expression de la condition k_1 multiplié par le coefficient α . Par exemple, lors de la comparaison 4C/32C le niveau d'expression moyen des ARN issus des noyaux 32C est divisé par le niveau d'expression moyen des ARN issus des noyaux 4C. Si le rapport est supérieur à 1 il y a surexpression du transcrite dans la condition k_2 , et inversement s'il est inférieur à 1 il y a une sous-expression du transcrite. Ces données permettent de montrer la présence ou non de gènes fortement régulés positivement ou fortement régulés négativement. De plus, elles permettent de donner un aperçu de l'intervalle où sont situés la majorité des gènes (Annexe 2).

Pour la comparaison des niveaux de ploïdie séparés d'un endocycle, les analyses révèlent un comportement spécifique pour chaque cas étudié (Fig 54). Dans la comparaison 4C/8C le gène Gibberellin-regulated protein 2 (Solyc12g089300.1), impliqué dans la régulation des gibbérellines, est fortement surexprimé avec un rapport égal à 19. Dans cette même comparaison le gène Alpha-humulene/(-)-(E)-bêta-caryophyllène synthase (Solyc07g051940.2), impliqué dans la voie de biosynthèse des sesquiterpènes, est fortement sous-exprimé avec un rapport égal à 0,13. La comparaison 8C/16C révèle que la majorité des gènes sont sous-exprimés avec un rapport situé entre 0,30 et 0,21 (Fig 54). Un gène est fortement surexprimé avec un rapport de 10, il s'agit du gène Hydroxycinnamoyl CoA shikimate/quinate hydroxycinnamoyltransferase-like (Solyc08g007210.2) impliqué dans la voie de biosynthèse des phenylpropanoïdes.

Pour la comparaison 16C/32C (Fig 54), l'analyse révèle que la majorité des gènes surexprimés possèdent un rapport compris entre 1 et 10 et pour les gènes sous-exprimés le rapport est compris entre 0,8 et 0,7.

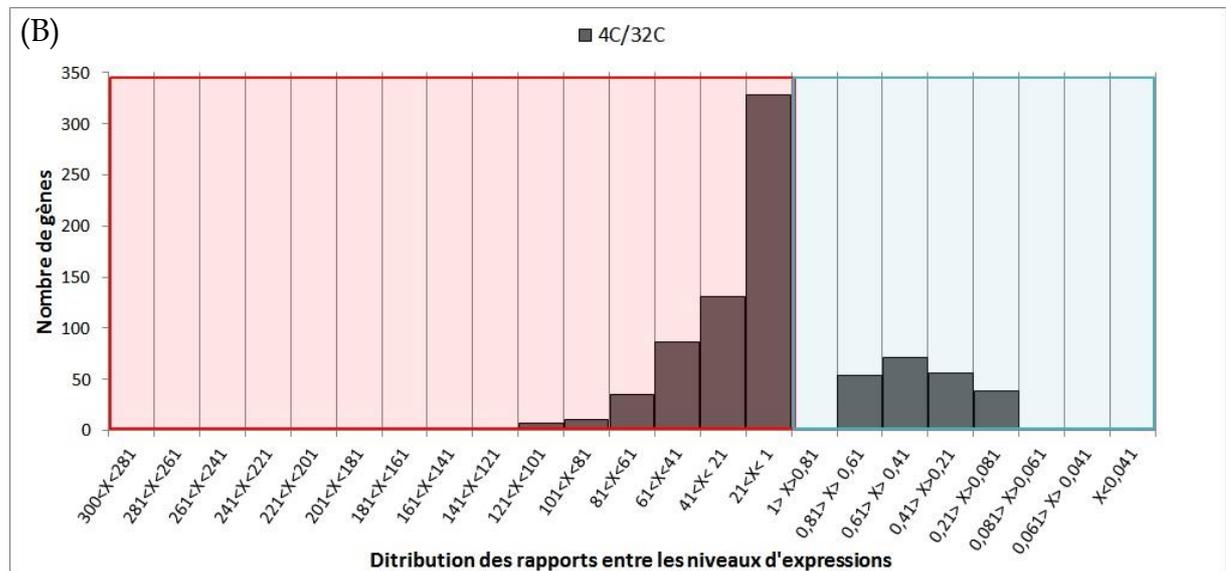
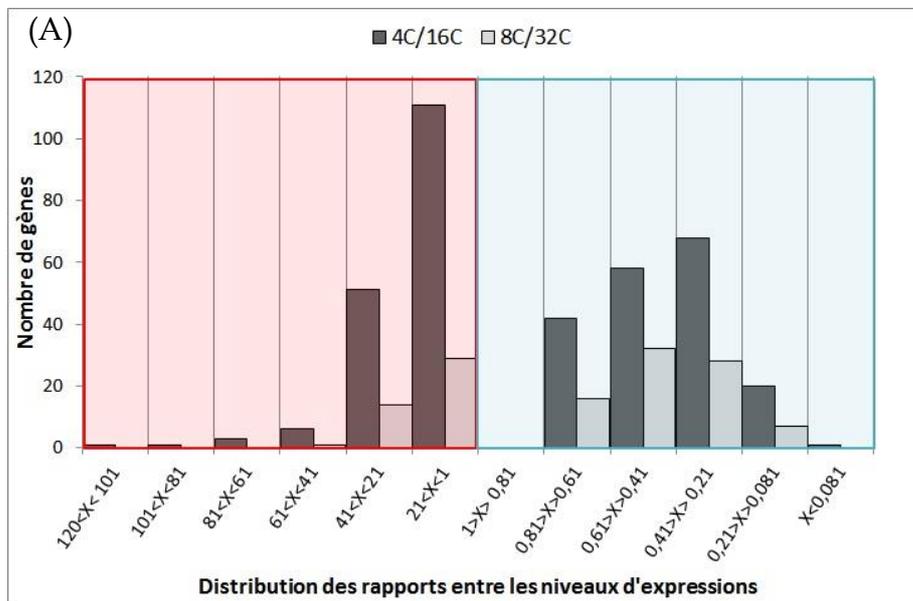


Figure 55 Distribution des rapports d'expression pour les comparaisons entre 2 niveaux de ploïdie en fonction d'un intervalle d'expression différentielle ; (A) Comparaison entre 2 niveaux de ploïdie séparés de 2 endocycles (4C/16C ; 8C/ 32C) ; (B) Comparaison entre 2 niveaux de ploïdie séparés de 3 endocycles (4C/32C) C : quantité d'ADN au sein d'un noyau sachant que 1C correspond à une cellule haploïde. En rouge: gènes surexprimés; en bleu gène sous-exprimés.

Lors de la comparaison des niveaux de ploïdie issus de 2 endocycles successifs, 4C/16C et 8C/32C, les résultats révèlent une tendance similaire même si le nombre de gènes détectés diffère (Fig 55A). La majorité des gènes surexprimés possèdent un rapport compris entre 1 et 20 tandis que les gènes sous-exprimés possèdent un rapport compris entre 0,40 et 0,21. Le gène présent dans l'analyse 4C/8C (Solyc12g089300.1, rapport de 19) qui est fortement surexprimé est retrouvé dans l'analyse 4C/16C avec un rapport élevé égal à 112 tandis que le gène sous-exprimé dans l'analyse 4C/8C (Solyc07g051940.2, rapport de 0,13) est retrouvé dans cette même analyse avec un rapport égal à 0,23. Toujours au sein de cette comparaison, le gène le plus sous-exprimé correspond à un gène codant une prosystémine (Solyc05g051750.2) impliquée dans l'activation des défenses de la plante avec un rapport faible de 0,07.

Enfin lors de la comparaison des niveaux de ploïdie issus de 3 endocycles successifs, 4C/32C, les résultats révèlent que la majorité des gènes possèdent aussi un rapport compris entre 1 et 20 et sont donc majoritairement surexprimés (Fig 55B). Il y a la présence d'un gène dont la surexpression est très importante c'est le gène codant la Gibberellin-regulated protein 2 (Solyc12g089300.1) mis en avant dans l'analyse 4C/8C (rapport:19) et l'analyse 4C/16C (rapport: 112) qui est exprimé avec un rapport égal à 283 dans l'analyse 4C/32C. Le gène codant l'Alpha-humulene/(-)-(E)-bêta-caryophyllene synthase (Solyc07g051940.2), quant à lui, possède un rapport de 0,25 proche des analyses 4C/8C (rapport: 0,13) et 4C/16C (rapport: 0,23). De plus, ce gène n'est pas retrouvé lors des autres analyses, cela signifie donc qu'il est exprimé dans les mêmes proportions pour les niveaux 8C, 16C et 32C mais qu'il est sous-exprimé par rapport au 4C. Pour les autres fonctions il n'existe pas de différence entre les analyses 4C/16C et 4C/32C.

En conclusion, l'analyse DESeq2 permet de mettre en avant que sur tous les gènes exprimés dans le fruit de tomate une minorité (moins de 3%) ne suit pas l'augmentation proportionnelle au niveau de ploïdie. Ces gènes peuvent être régulés positivement et négativement et la différence d'expression peut atteindre des niveaux important jusqu'à 283 fois.

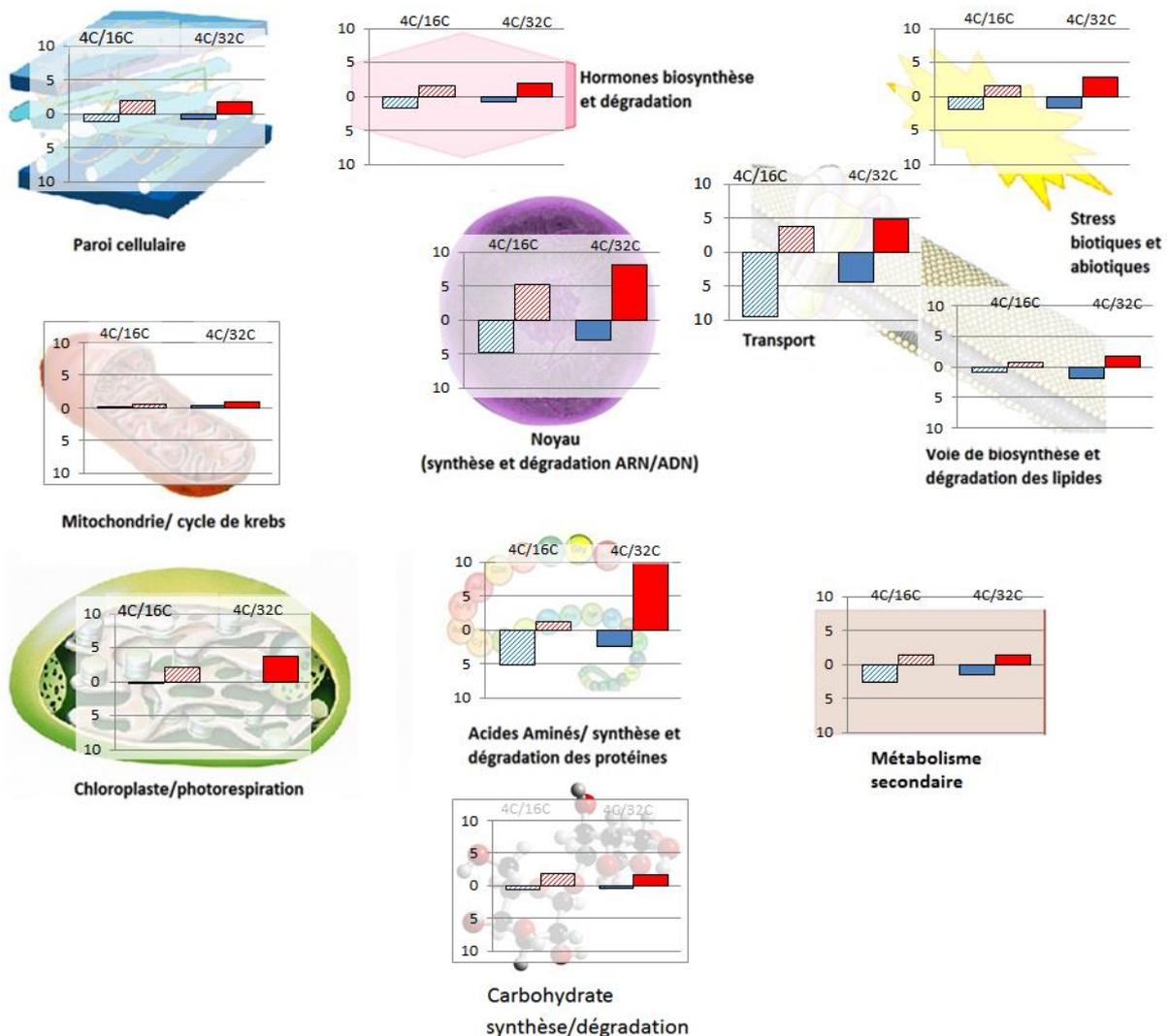


Figure 56: Schéma représentant le pourcentage de gènes surexprimés (rouge) et sous-exprimés (bleu) pour différents processus biologiques pour les comparaisons 4C/16C et 4C/32C.

Acide aminés/synthèse et dégradation des protéines regroupe les gènes impliqués dans le métabolisme des acides aminés ; **Carbohydate synthèse/dégradation** regroupe les gènes du métabolisme des sucres, de l'amidon mais aussi la voie des pentoses-phosphates et de la glycolyse; **Chloroplaste/photorespiration** regroupe les gènes impliqués dans la photosynthèse et la réponse à la lumière ainsi que les gènes ayant un rôle dans la constitution des chloroplastes; **Hormones biosynthèse et dégradation** correspond aux gènes impliqués le métabolisme et la réponse aux phytohormones ; **Métabolisme secondaire** rassemble les gènes impliqués dans le métabolisme secondaire tels que les phenylpropanoïdes ; **Mitochondrie/cycles de Krebs** réunit les gènes impliqués dans la génération d'énergie dans la cellule ; **Noyau (synthèse et dégradation ARN/ADN)** regroupe les gènes impliqués dans le métabolisme des acides nucléiques, mais aussi les gènes ayant un rôle dans la constitution du noyau. **Stress biotiques et abiotiques** inclue les gènes impliqués dans la résistance et la réponse aux différents stress. **Transport** inclue les gènes impliqués dans la synthèse de transporteurs. **Voie de biosynthèse et dégradation des lipides** rassemble tous les gènes impliqués dans le métabolisme des lipides.

L'étape suivante de l'étude va être l'analyse de la fonction des gènes qui ne suivent pas l'augmentation d'un facteur égal au coefficient α . Cette analyse permettra de mieux comprendre si cette dérégulation, par rapport au coefficient alpha, est une conséquence de l'endoréduplication ou si elle est due à une identité cellulaire.

D. Fonction des gènes détectés par DESeq2

L'analyse de l'identité des gènes détectés par DESeq2 a été effectuée en utilisant le logiciel MapMan(<http://mapman.gabipd.org/web/guest/mapman>). Ce logiciel permet, grâce aux identifiants de nos gènes, de les classer en fonction de leurs propriétés et de leurs rôles. Uniquement les comparaisons 4C/16C et 4C/32C sont représentées nous permettant de mettre en avant l'évolution entre les niveaux de ploïdie 4C, 8C, 16C et 32C de l'expression différentielle des gènes en prenant comme référence le 4C (4C/8C : uniquement 2 gènes différentiellement exprimés)

Les résultats de la figure 56 révèlent que la majorité des gènes surexprimés par rapport au coefficient α sont impliqués dans le métabolisme de l'ARN et de l'ADN (5,3% pour l'analyse 4C/16C et 8,2% pour l'analyse 4C/32C) mais aussi le métabolisme des protéines et des acides aminés (1,4% pour l'analyse 4C/16C et 9,8% pour l'analyse 4C/32C). Les gènes sous-exprimés sont, quant à eux, principalement impliqués dans le transport des molécules (9,4% pour l'analyse 4C/16C et 4,4% pour l'analyse 4C/32C). Les résultats montrent aussi que pour la synthèse d'énergie (Mitochondrie/cycle de Krebs) très peu de gènes sont différentiellement exprimés. Pour la synthèse des protéines et des acides aminés ainsi que le transport et le noyau, les résultats révèlent un pourcentage de gènes surexprimés supérieur et un pourcentage de gènes sous-exprimés inférieur pour l'analyse 4C/32C par rapport à l'analyse 4C/16C. D'autres voies métaboliques possèdent un comportement différent, le métabolisme des métabolites secondaires montre uniquement une diminution du pourcentage de gènes sous-exprimés pour l'analyse 4C/32C par rapport à l'analyse 4C/16C.

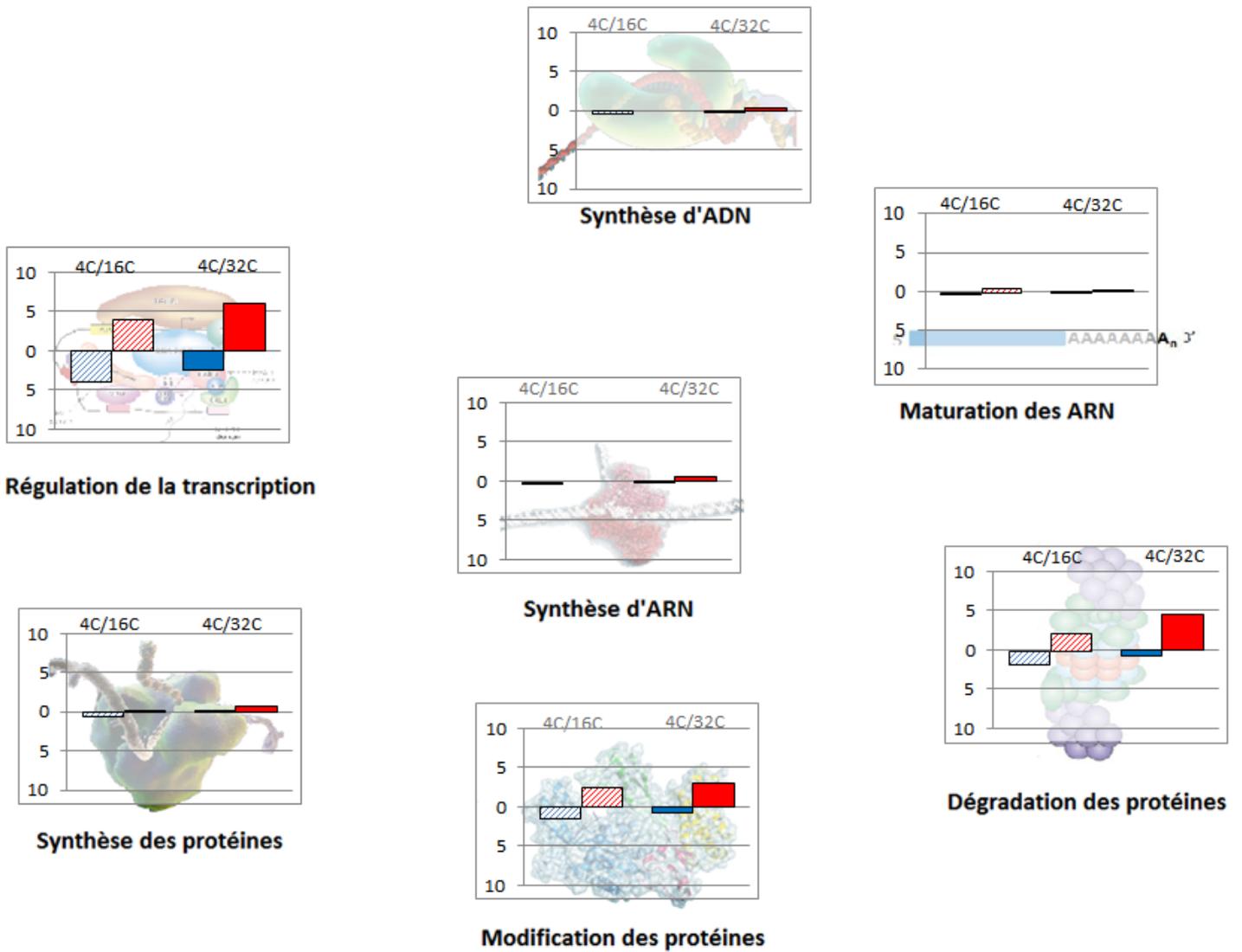


Figure 57: Schéma représentant le pourcentage des gènes surexprimés (en rouge) et sous-exprimés (en bleu) pour différents processus moléculaire des 2 grandes fonctions «noyau (synthèse et dégradation ARN/ADN)» et « Acides Aminés/ synthèse et dégradation des protéines»

Cette analyse permet de montrer qu'à partir du niveau de ploïdie 16C les gènes surexprimés et sous-exprimés, par rapport aux noyaux 4C, sont présents dans de nombreux processus métaboliques. La surexpression des gènes se fait principalement pour des gènes impliqués dans la fonction «synthèse et dégradation des acides nucléiques». Ces résultats semblent s'accorder avec le rôle de l'endoréduplication dans l'augmentation de la transcription. De plus, l'augmentation du pourcentage de gènes dans la fonction «synthèse des acides aminés et des protéines» suggère que l'augmentation de la transcription permet la hausse de la synthèse protéique qui serait indispensable pour un accroissement rapide des cellules en endoréduplication.

Il est intéressant d'étudier les gènes possédant une différence d'expression avec le coefficient α en analysant cette fois des fonctions cellulaires plus spécifiques (Fig 57). Les fonctions cellulaires analysées correspondent à celles impliquées dans la synthèse d'ADN, la synthèse d'ARN, la maturation des ARN, la régulation de la transcription mais aussi dans la synthèse, la modification et la dégradation des protéines. Les résultats montrent que pour la synthèse de l'ADN peu de gènes sont exprimés de manière différentielle (moins de 1% des gènes pour les 2 comparaisons). Il en est de même pour la synthèse des ARN ainsi que leurs maturations. Cependant les résultats révèlent que le pourcentage de gènes impliqués dans la régulation de la transcription est plus élevé que pour les autres processus de biosynthèse et de maturation des ARN. En effet, il y a environ 5% des gènes qui sont surexprimés et environ 3% qui sont sous-exprimés pour les 2 analyses. D'un point de vue du métabolisme protéique, les résultats révèlent peu de différences d'expression par rapport au coefficient α pour la synthèse des protéines. Toutefois, il y a une augmentation du pourcentage de gènes pour les processus de modification et de dégradation des protéines (respectivement pour l'analyse 4C/16C et 4C/32C entre 3% et 3,5% de surexprimés et 1 % de sous-exprimés dans les 2 processus).

Ces résultats sont très intéressants car ils montrent que l'expression différentielle ne concerne pas la synthèse d'ADN, d'ARN et de protéine. Donc, pour ces processus l'augmentation des transcrits entre 2 niveaux ploïdie successifs est de 2.

C'est au niveau de la régulation de la transcription et de la régulation post-transcriptionnelle (par modification des protéines ou leur dégradation) que certains gènes ne suivent plus cette dynamique et sont majoritairement surexprimés pour la comparaison 4C/32C. Cette analyse permet de distinguer les processus et les voies métaboliques qui sont influencés par l'endoréduplication, cependant l'analyse compare un pourcentage de gènes qui a été calculé par rapport au nombre de gènes différentiellement exprimés de chaque analyse. Ainsi, pour la comparaison 4C/16C il y a au total 362 gènes tandis que pour la comparaison 4C/32C il y a 824 gènes soit quasiment 2 fois plus. Cela a pour conséquence que comparativement le niveau de ploïdie 32C possède plus de gènes différentiellement exprimés par rapport au 16C. De plus, il faudrait rapporter les résultats en fonction du nombre de gènes spécifiques de la fonction présents dans le génome de la tomate. En effet, il est possible, par exemple pour la synthèse d'ARN, qu'il y ait moins de gènes par rapport au processus de régulation de la transcription. Ainsi, le pourcentage de gènes de la synthèse d'ARN surexprimés rapporté au nombre de gènes sur le génome pourrait donner une meilleure idée de l'importance de ces modifications.

L'analyse précédente est une analyse préliminaire de l'identité des gènes différentiellement exprimés. En effet, il serait intéressant de corrélérer le pourcentage de gènes impliqués dans une fonction avec leurs niveaux d'expression différentielle pour mieux voir l'impact de la surexpression et de la sous-expression. Cependant, même si les gènes de la tomate sont référencés sur le génome, leurs fonctions exactes au sein du fruit ne sont pas obligatoirement connues. Il y a certaines familles de gènes qui sont régulées positivement et négativement comme par exemple les GDSL esterase/lipase. Il est alors compliqué d'en extraire une quelconque information.

IV. DISCUSSION ET PERSPECTIVES

Le RNA-seq des ARN pré-messagers issus de noyaux polyploïdes isolés est une expérimentation inédite, de par l'analyse d'ARN en fonction des niveaux de ploïdie et l'analyse de tous les ARN nucléaires.

A. Les biais techniques et les solutions

Les différents résultats évoqués précédemment révèlent la limite du système. En effet, la quantité d'ARN nucléaire est trop faible, dans nos conditions, pour garantir un séquençage optimal par l'entreprise FASTERIS. Cela a eu pour conséquence l'obligation d'effectuer des cycles PCR avant le séquençage à l'aide de «random primers» (hexamères de nucléotides possédant des séquences aléatoires). Cependant, de par leur nature, les ARN nucléaires sont capables de faire des structures secondaires. Les PCR avec des «random primers» ont pu créer un nouveau biais en favorisant l'amplification des ARN faisant peu de structures secondaires.

Pour obtenir plus d'ARN nucléaires il faudrait augmenter le matériel de départ, qui dans nos conditions est de 100 000 noyaux. Cela permettrait d'augmenter la quantité d'ARN extrait. De plus, il est possible qu'il y ait eu une dégradation des ARN nucléaires.

Pour mieux les conserver il serait possible, lors du tri par le cytomètre en flux, de récupérer les noyaux directement dans du Trizol et non dans un tampon classique, puis de faire l'extraction aussitôt le nombre de noyaux souhaité atteint. Enfin, juste avant l'extraction, pour connaître son efficacité, il serait intéressant d'ajouter en amont des «spikes» c'est-à-dire des ARN synthétiques ne correspondant à aucune séquence connue. Ainsi en connaissant la quantité ajoutée de «spikes» avant l'extraction et en analysant la quantité de «spikes» après extraction, par RT-QPCR par exemple, il est possible d'évaluer le pourcentage de perte.

Dans la littérature le séquençage des ARN nucléaires issus d'un seul noyau a été effectué, cependant, lors de la création des ADNc les auteurs ont utilisé des amorces poly(T) ce qui signifie que le séquençage a été effectué uniquement sur les ARN pré-messagers maturés (Grindberg *et al.*, 2014). L'analyse ne prenant en compte que les ARN possédant une queue poly(A), des informations sur la transcription globale ont pu être éliminées. Afin d'optimiser la synthèse d'ADNc de nos échantillons il suffirait d'ajouter artificiellement une queue poly(A).

En effet, il existe dans le commerce un kit (Poly(A) polymerase Tailing kit ®) qui permet d'ajouter une queue poly(A) à tous les ARN sur la partie 3' (Belasco *et al.*, 1993). Cette technique permettrait de recréer une banque d'ADNc et d'amplifier de manière homogène tous les ARN présents dans nos noyaux quelles que soient leurs structures secondaires. De plus, cela permettrait d'obtenir, après amplification, assez de matériel pour un séquençage optimal en enlevant le biais d'une amplification aléatoire.

B. Reads non cartographiés: mise en avant de gènes de tomate non référencés.

La faible quantité d'ARN, obtenue à partir de nos populations de noyaux, a sans doute eu pour conséquence, lors du séquençage, la détection et l'amplification d'ARN non cartographiés sur le génome de la tomate correspondant pour certains à de la contamination par des bactéries ou même par de l'ARN humain. Cependant, notre analyse sur ces reads non cartographiés a révélé la présence d'ARN issus de plantes correspondant, en grande partie, à des ARN mitochondriaux, ribosomiques ou chloroplastiques. Cette analyse a permis de mettre en avant 5 contigs représentant la majorité des reads non cartographiés. L'étude de leurs identités a permis de découvrir la présence d'un ARN ribosomique de tomate non référencé sur le génome qui expliquerait 20% à 60% des reads non cartographié et d'un deuxième correspondant à un ARN mitochondrial de tomate. Pour les autres contigs l'analyse de l'identité est plus complexe à cause de la conservation du génome chloroplastique chez les Angiospermes. Lors de l'alignement sur le génome des différentes espèces, les résultats ne montrent pas de différence importante d'homologie entre *Medicago truncatula* et la tomate. Le coefficient de Spearman aurait permis de faire la distinction entre les 2 espèces en fonction de leurs dynamiques. Cependant avec les analyses des reads cartographiés sur le génome il a été montré que certains gènes peuvent avoir une régulation négative en fonction des niveaux de ploïdie. Il est donc possible que l'ARN chloroplastique soit régulé de manière négative entre les niveaux de ploïdie, cela aurait pour conséquence un coefficient de Spearman équivalent à

un contaminant. Par conséquent, il semble difficile d'être certain de l'identité de ces contigs.

Il serait intéressant de poursuivre l'analyse de l'identité des contigs non cartographiés pour mieux comprendre le type de contamination présente et pour identifier d'autres gènes de tomate non référencés sur le génome.

C. Reads cartographiés : mise en avant du rôle de l'endoréduplication

Parmi les reads cartographiés sur le génome, les résultats ont révélé la présence d'environ 47% du génome référencé qui est exprimé dans le péricarpe du fruit de tomate âgés de 30 JAA. Dans la littérature, Matas *et al.*, 2011 ont montré que 57% des gènes sont exprimés dans le péricarpe de fruit de tomate de 10 JAA du cultivar Ailsa Craig. Pattison *et al.*, 2015, quant à eux, ont montré pour la variété *Solanum pimpinellifolium* que 15% des gènes sont exprimés à 0 JAA et 40% des gènes sont exprimés à 4 JAA. Ces différentes analyses révèlent des pourcentages d'expression proches des nôtres. Cela montre que la présence d'un nombre important de contaminants ne perturbe pas la nature et la répartition des reads qui ont été cartographiés sur le génome de la tomate.

L'analyse des reads cartographiés sur le génome a aussi permis de mettre en avant que la majorité des gènes suit une augmentation proportionnelle en fonction des niveaux de ploïdie. Cependant, certains gènes ne suivent pas cette dynamique et sont soit surexprimés soit sous-exprimés. Ce comportement ressemble aux résultats de Guo *et al.*, 1996 chez le maïs et aux résultats de Galitski *et al.*, 1999 chez la levure. Il est alors important de se poser la question de savoir si la surexpression est la sous-expression sont dues à la présence d'une identité cellulaire. En effet, le péricarpe de tomate à 30 JAA est constitué de cellules ayant des identités différentes de par leur localisation. Par exemple, dans le mésocarpe, les cellules de la partie externe ne contiennent quasiment pas d'amyloplast, qui sont par contre nombreux dans les cellules de la partie interne du mésocarpe.

La surexpression des gènes dans les noyaux les plus polyploïdes (comparaisons 4C/16C et 4C/32C) concerne notamment la transcription et les processus post-transcriptionnels. En effet, la surexpression est présente au niveau de gènes impliqués non pas au niveau de la duplication de l'ADN, de la transcription et de la traduction mais impliqués dans les différents processus les régulant. Il semblerait donc qu'une augmentation d'un facteur 2 entre chaque niveau de ploïdie soit suffisante pour accomplir la duplication de l'ADN, la transcription et la traduction. Les gènes principalement sous-exprimés sont impliqués principalement dans la fonction de transport. Ce résultat semble suggérer que les cellules possédant un niveau de ploïdie 16C et 32C possèdent une activité de transport des molécules plus faible que les cellules à plus faible niveau de ploïdie. Matas *et al.*, 2011 ont montré aussi qu'il y a une différence d'expression entre l'épiderme externe, le mésocarpe et l'épiderme interne dans le péricarpe de tomate. En effet, au niveau de l'épiderme externe il y a plus de transcrits associés au transport, au stress et aux lipides. Ces résultats sont semblables aux résultats obtenus dans notre analyse. Lorsque l'on regarde la distribution des niveaux de ploïdie révélée par Bourdon *et al.*, 2011 (Fig 58), on constate que les niveaux de ploïdie les plus faibles sont localisés dans l'épiderme externe tandis que les niveaux de ploïdie 16C et 32C sont localisés plutôt dans le mésocarpe. Ces différents résultats, révèlent que pour les niveaux 16C et 32C l'expression génétique est spécifique avec une surexpression et une sous-expression de gènes particuliers. Il est alors possible que ces gènes soient caractéristiques de l'identité des cellules. Cependant, il faut prendre en compte que les noyaux triés sont issus de cellules localisées partout dans le péricarpe, ainsi les noyaux 4C peuvent être des noyaux en phase G2, des noyaux endoredupliqués ou des noyaux présents dans les faisceaux vasculaires.

Pour valider ces différents résultats, il faut valider l'hypothèse que le coefficient α correspond à un facteur 2 entre 2 niveaux de ploïdie successifs. Pour cela des RT-qPCR sur ARN nucléaires sur des gènes non détectés par le module DESeq2 ont été envisagées. La difficulté de cette analyse est de posséder une quantité d'ARN suffisante pour que ce soit détectable par qPCR, ce qui n'a pas été le cas durant ma thèse.

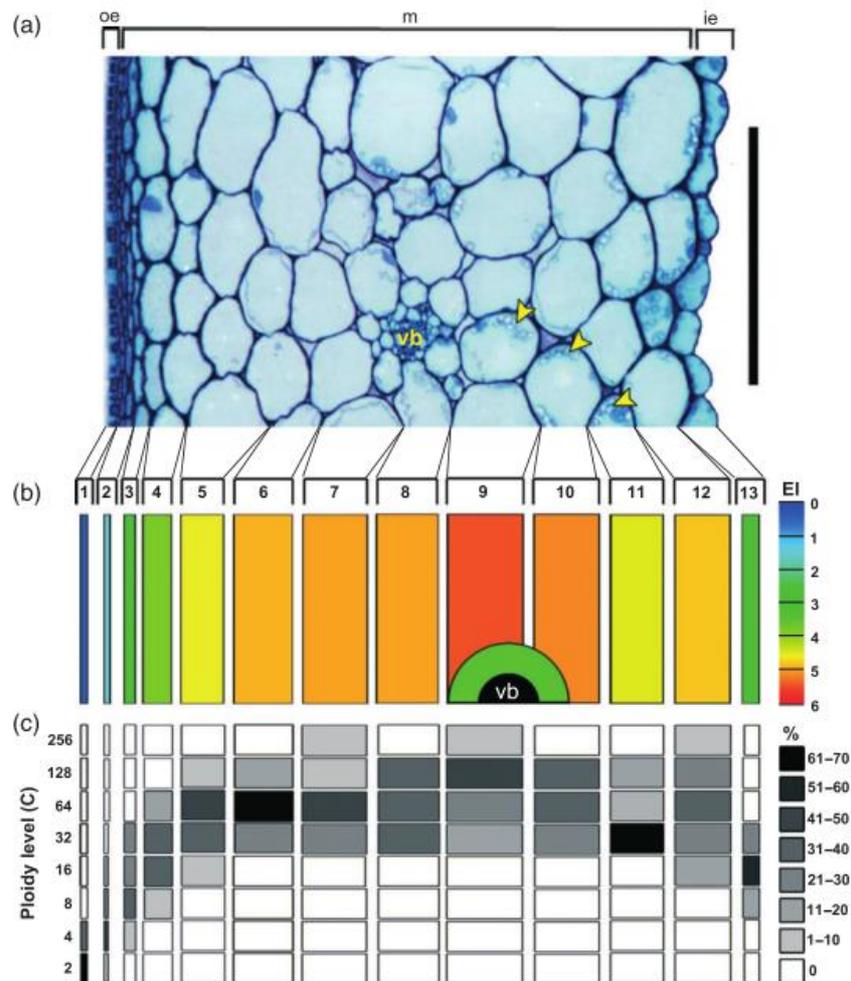


Figure 58: Cartographie des niveaux de ploïdie d'un péricarpe de fruit de 30 JAA. (a) Coupe transversale de péricarpe fixé au Technovit . Les flèches jaunes représentent les amyloplastes. oe: Epiderme externe. m: Mésocarpe. ie: Epiderme interne. vb faisceaux vasculaires. La barre d'échelle représente 500µm (b) Distribution des index moyens d'endoréduplication en fonction des assises. L'échelle de couleur à droite représente l'index d'endoréduplication moyen. (c) Pourcentage des différents niveaux de ploïdie en fonction des assises cellulaires. Les niveaux de ploïdie sont représentés à gauche tandis que la proportion des niveaux de ploïdie est représentée par une échelle de gris à droite de la figure.(Tiré de Bourdon *et al.*, 2011)

Si les ADNc ne sont pas détectables il serait possible de faire une pré-amplification soit avec des amorces aléatoires (comme pour le séquençage) soit avec des amorces spécifiques des gènes sélectionnés. Le désavantage de l'utilisation des amorces aléatoires est la possibilité de générer une inégalité d'amplification entre les différents transcrits. Le désavantage d'utiliser des amorces spécifiques des gènes sélectionnés est la possibilité de générer plusieurs produits, ce qui créera un biais lors de l'analyse en qPCR. Une autre possibilité serait d'utiliser la technique expliquée dans le paragraphe A c'est-à-dire l'ajout de la queue poly(A) aux ARN nucléaires.

PARTIE IV:
DISCUSSION
FINALE

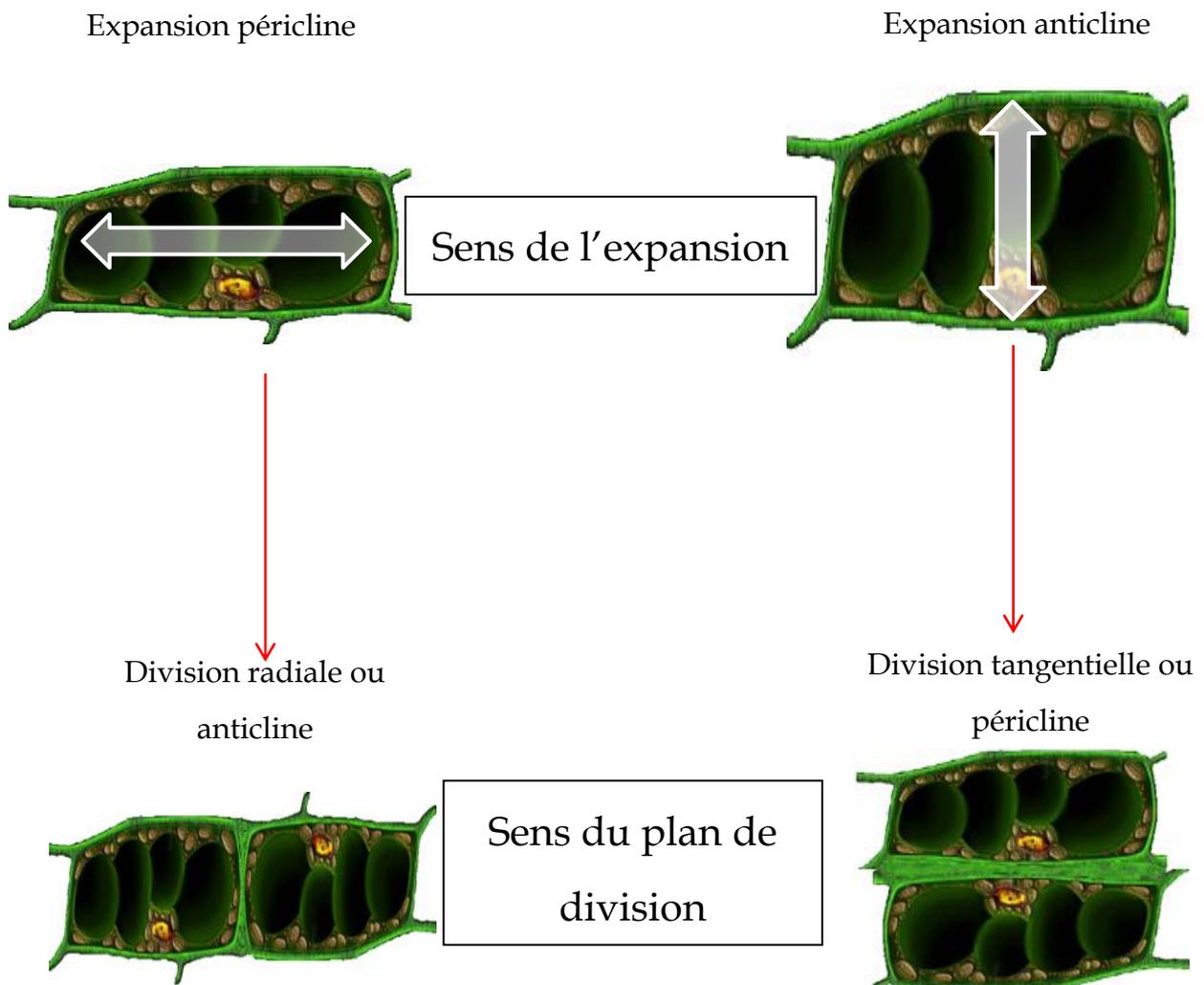


Figure 59: Sens d'expansion associé aux différents plans de division.

Les expérimentations réalisées durant cette thèse permettent de mieux comprendre les différents processus impliqués dans la croissance de l'ovaire puis du fruit et mettent en avant le rôle de l'endoréduplication dans l'augmentation de la transcription.

A. SPECIALISATION FONCTIONNELLE DES ASSISES

Avant la pollinisation et la fécondation, les analyses ont révélé que les assises cellulaires possèdent déjà des caractéristiques qui leurs sont propres. En effet, avant l'anthèse, les cellules du mésocarpe possèdent une expansion cellulaire plus importante que celle présente au sein de l'épiderme externe. Cela a pour conséquence que dès le stade 18 les assises externes possèdent les cellules les plus petites de la paroi de l'ovaire. Après la fécondation, cette différence va s'accroître de manière importante. C'est au niveau de l'exocarpe que les divisions cellulaires sont majoritaires, tandis qu'au niveau du mésocarpe le taux de division est plus faible et devient presque nul à 3 JAA. Ces résultats suggèrent que les assises se spécialisent de manière très précoce et que leurs destins cellulaires seraient déterminés avant l'anthèse.

Ainsi, l'exocarpe (l'épiderme externe et les deux sous-épidermes externes), après la fécondation, se spécialise dans les divisions cellulaires. Ce processus permet l'augmentation du diamètre du fruit mais aussi l'épaississement du péricarpe en générant de nouvelles assises cellulaires. En fonction de l'axe d'expansion des cellules, l'orientation des plans de division n'est pas le même (Fig 59). En effet, l'épiderme externe a une expansion principalement péricline (parallèle à la cuticule) et un axe de division principalement anticline/radiale (perpendiculaire à la cuticule). Quant aux deux sous-épidermes externes, l'expansion est principalement anticline (perpendiculaire à la cuticule) et c'est dans ces assises que l'on retrouve les divisions périclines/tangentielles (plan de division parallèle à la cuticule). Ces résultats sont en concordance avec les résultats de Smith 2001.

Les résultats observés sur le péricarpe du fruit de tomate révèlent des similitudes avec l'hypothèse de Marcotrigiano *et al.*, 2010 où ce serait l'épiderme externe qui canaliserait la croissance de l'organe. En effet, dans la littérature il a été mis en avant, dans la feuille d'*Arabidopsis thaliana* une communication apoplastique entre les cellules, via des brassinostéroïdes, de l'épiderme externe vers l'intérieur de la feuille (Nobusava *et al.*, 2013; Löffke *et al.*, 2013; Salvadi-Goldstein *et al.*, 2007). Ce signal émis par les cellules épidermiques a pour conséquence une augmentation de la croissance des cellules les plus internes. Ainsi, ce serait les divisions cellulaires au niveau de l'épiderme qui permettraient un contrôle de la taille de l'organe. Il serait donc possible, dans notre modèle d'étude, que ce soit l'épiderme externe qui contrôle la croissance du fruit grâce à la présence d'une activité mitotique élevée.

Les autres assises, centrales et internes, privilégient, quant à elles, l'expansion cellulaire. Dans le fruit de tomate, l'expansion cellulaire peut être due à deux processus. Le premier, présent chez toutes les espèces végétales, est la conséquence d'une augmentation de la pression de turgescence générée par la vacuole sans augmentation de la quantité d'ADN. Cette pression, exercée sur la paroi cellulaire, atteint un point critique qui déclenche l'expansion cellulaire par un relâchement de la paroi (Kutschera *et al.*, 2013). Le deuxième serait aussi dû à l'augmentation de la pression de turgescence générée par la vacuole mais elle serait accompagnée d'une augmentation de la quantité d'ADN liée au phénomène d'endoréduplication permettant ainsi le maintien du ratio nucléo-plasmique. Grâce à différentes observations microscopiques, l'endoréduplication a souvent été corrélé de manière positive avec une croissance cellulaire. De manière non exhaustive, cette concordance a été visualisée par Bourdon *et al.* ; 2011 au niveau du péricarpe du fruit de *Solanum lycopersicum*, par Baloban *et al.*, 2013 avec la feuille d'*Arabidopsis thaliana* ou encore par Galitsky *et al.*, 1999 avec *Saccharomyces cerevisiae*. L'ADN a pour rôle de coder différents ARN, mais il aurait aussi un impact sur la mise en place de la structure et la taille du noyau. En effet, plus la quantité d'ADN est importante au sein du noyau, plus le volume du noyau sera important. Or, les échanges entre l'enveloppe nucléaire et le cytoplasme sont des paramètres indispensables à prendre en compte pour comprendre la théorie nucléo-plasmique.

Ces échanges sont limités par la surface de l'enveloppe nucléaire, de plus, le ratio correspondant à la surface du noyau divisé par le volume du cytoplasme est constant. C'est pourquoi une hausse du volume nucléaire, par une augmentation de la quantité d'ADN, provoque une modification du ratio ce qui a pour conséquence une expansion cellulaire (Cavalier Smith *et al.*, 2005). De plus, d'après Cavalier Smith *et al.*, 2005, certains gènes seraient exprimés de manière constitutive, c'est-à-dire sans régulation. Ce serait le cas des ARN polymérase et des ARN ribosomiques. Ainsi, lorsque la quantité d'ADN double, la quantité de ces ARN augmenterait de manière proportionnelle. Ce phénomène permettrait une optimisation de la synthèse des molécules importantes liées à la croissance cellulaire.

Dans le péricarpe du fruit de tomate, l'expansion cellulaire des assises centrales, même avant l'anthèse, pourrait être due au phénomène d'endoréduplication. En effet, il a été montré la présence de 8C avant l'anthèse et la présence de noyaux 4C qui pourrait être soit des noyaux en phase G2 soit des noyaux endorédupliqués. Cette hypothèse est appuyée par les résultats de Bourdon *et al.*, 2011 où à 30 JAA les cellules les plus grandes avec les niveaux d'endoréduplication les plus élevés semblent, par leur localisation dans le mésocarpe, correspondre aux cellules du mésocarpe de l'ovaire avant l'anthèse.

B. CYCLE CELLULAIRE ET RYTHME INTERNE

Les cellules, dont la fonction est de se diviser, possèderaient une capacité de prolifération déterminée par un nombre maximum de divisions pour chaque cellule. Dans certains tissus plus cette capacité diminue plus la polyploïdisation dans ce même tissu augmente. Ainsi, chaque cellule posséderait un potentiel de division et une cellule n'ayant plus la capacité de se diviser entrerait en endocycle (Bertin *et al.*, 2007). Dans les résultats de cette thèse, lors de l'analyse des index mitotiques en fonction des assises cellulaires, il a été mis en avant un résultat nouveau : en fonction des assises, l'activité mitotique est différente.

De plus, les résultats ont démontré que les divisions cellulaires dans les assises centrales sont des évènements très rares. Ainsi, les résultats appuient l'hypothèse que les cellules engagées dans le processus d'endoreduplication ne possèderaient plus la capacité de se diviser. Cependant, Joubès *et al.*, 1999 ont montré que les divisions cellulaires se déroulent dans le péricarpe jusqu'à 25 JAA avec un taux de 3 % au niveau de l'épiderme externe et de 0,5 % dans le péricarpe entier. Les cellules de l'épiderme seraient donc encore capables de se diviser durant les stades tardifs. Cependant, d'après Bertin *et al.*, 2007, les cellules du péricarpe chez la tomate possèderaient un potentiel de prolifération qui diminuerait en fonction du temps. Il semblerait que les cellules des assises externes possèderaient un potentiel de prolifération importante qui débiterait dès la fécondation et se terminerai à la fin de la phase de croissance du fruit. Les cellules centrales, quant à elles, possèderaient un potentiel de prolifération presque nul. Ces résultats suggèrent donc qu'en fonction des assises la capacité de prolifération des cellules diffère.

Les résultats de la partie développement précoce ont aussi révélé la présence d'une synchronisation partielle des divisions cellulaires. Chez le cultivar WVA106 cette synchronisation a lieu chaque jour et suit le crépuscule. Cette synchronisation partielle pourrait être due à un changement, pour certaines cellules, de la durée du cycle cellulaire ce qui déclencherait une synchronisation partielle apparente lors du coucher du soleil. Cependant, ce comportement pourrait aussi faire penser à la présence d'un rythme interne appelé rythme circadien. Le rythme circadien est un rythme endogène qui se synchronise avec des facteurs externes, principalement la lumière. Ce rythme permet une optimisation des différents processus biologiques avec les changements environnementaux (Harmer *et al.*, 2009) et permettrait de maintenir une stabilité du génome en diminuant les risques d'exposition de l'ADN décondensé aux mutagènes tels que les UV (Kang *et al.*, 2008). Kang *et al.*, 2008 ont révélé, via un modèle mathématique, que l'inhibition globale de la transcription durant la phase M pourrait décaler le rythme endogène et ainsi servir de point de repère pour l'horloge interne. Ainsi, si on extrapole ces résultats pour WVA106, il est possible que la synchronisation partielle des mitoses durant le crépuscule engendre une synchronisation partielle du cycle cellulaire. La durée de ce cycle pourrait donc

être de 24h ou d'un multiple de 24h. Pour Micro-tom le résultat est plus difficile à analyser à cause de la présence des 4 pics. Il est possible que des groupes de cellules se synchronisent de manière décalée permettant ainsi la présence des 4 pics de synchronisation partielle des divisions. Dans la littérature Bertin *et al.*, 2003 ont estimé, à l'aide d'un modèle mathématique, la durée du cycle cellulaire pour le cultivar cœur de bœufs à 2,6 jours, puis en 2007 la même équipe a estimé la durée d'un cycle cellulaire du cultivar Cervil, qui possède un fruit similaire à WVA106, à 1 jour ce qui validerait nos résultats pour WVA106. De plus, cette même équipe, révèle que la différence obtenue de durée du cycle cellulaire est liée à une différence du nombre initial de cellules.

D'autres auteurs ont révélé l'importance du rythme interne de la plante chez la tomate. En effet, en fonction des heures de la journée, Facella *et al.*, 2008, ont démontré une différence de transcription au sein de la partie aérienne de plants de tomate (cv. MoneyMaker). Durant la phase de lumière la majorité des gènes codent des protéines cytosoliques et mitochondriales. Au crépuscule, il y a une majorité de gènes codant des protéines ribosomales, nucléaires et spécifiques des thylakoïdes. Enfin, durant la phase obscure, la plupart des gènes codent des protéines membranaires, spécifiques de la paroi et spécifiques des plastes. Lorsque la fonction des gènes est analysée plus en détail, les résultats de Facella *et al.*, 2008 révèlent que les gènes spécifiques de la transcription ont une expression plus faible au crépuscule. Ce résultat peut appuyer la présence de la synchronisation partielle des mitoses chez WVA106 car durant les divisions cellulaires la transcription est stoppée (Harmer *et al.*, 2009).

C. ENDOREDUPLICATION ET TRANSCRIPTION

Facella *et al.*, 2008 ont montré lors d'une étude RNA-seq globale une variation du transcriptome durant la journée, cependant, le transcriptome peut aussi varier en fonction des niveaux de ploïdie. Dans notre analyse RNA-seq, réalisée sur des ARN nucléaires issus de noyaux triés en fonction des niveaux de ploïdie à un stade donné,

il a été montré qu'une augmentation de la quantité d'ADN aboutit à une augmentation proportionnelle de la quantité d'ARN pour la majorité des gènes exprimés dans le fruit. Ce résultat va dans le sens de ceux de Cavalier Smith *et al.*, 2005 montrant qu'une augmentation de la quantité d'ADN aboutit à un maintien du potentiel de la transcription sachant que les ARN polymérases ne possèdent pas de régulation négative. Cependant, certains gènes de notre analyse RNA-seq sont surexprimés ou sous-exprimés ce qui montre, une certaine spécialisation des cellules. Les cellules 32C sont localisées plus à l'intérieur du péricarpe que les cellules 4C ce qui fait que les variations d'expression de gènes donnés entre 4C et 32C pourraient être aussi dues à des identités cellulaires différentes, sans lien avec le niveau de ploïdie. Cette analyse RNA-seq a été faite pour un stade donné, il serait intéressant de refaire cette analyse sur différents stades de développement pour vérifier si les gènes surexprimés et sous-exprimés varient en fonction de l'âge du fruit. En effet, le stade 30 JAA est un stade intermédiaire où le fruit a terminé sa croissance et où il débute sa maturation. Il est donc possible qu'un aspect du rôle de l'endoréduplication sur la croissance du fruit par l'augmentation ou la diminution de la transcription de gènes spécifiques ne soit pas visible à ce stade. De plus, il serait intéressant de refaire ce type d'analyse mais sur un autre fruit charnu faisant de l'endoréduplication tel que le concombre. Cela permettrait de savoir si le comportement de l'augmentation proportionnelle du transcrit en fonction du niveau de ploïdie pour la majorité des gènes se retrouve chez d'autres espèces.

D. CONCLUSION

En conclusion de cette thèse, la croissance du fruit de tomate est un processus où 3 phénomènes sont présents au sein d'un même tissu: le péricarpe de tomate. Ces 3 mécanismes sont régulés spatialement et temporellement, ils permettent d'obtenir un tissu possédant des assises cellulaires spécialisées et possédant une identité propre. Il semble donc indispensable pour une future modélisation de la croissance du fruit de tomate de prendre en compte les rythmes endogènes mais aussi l'identité des assises.

Les résultats de cette thèse révèlent que les trois processus, permettant la croissance du fruit, sont étroitement liés. En effet, une cellule pour se diviser a besoin, au préalable, d'augmenter son volume par une expansion cellulaire. Cependant, l'expansion cellulaire peut aussi être due au phénomène d'endoréduplication qui surviendrait dans des cellules ayant perdu leur potentiel de prolifération et donc ne pouvant plus se diviser. Enfin, le processus d'endoréduplication permettrait aux cellules de grandir plus rapidement en augmentant leurs transcriptions.

MATERIELS ET METHODES



L'ensemble des approches de cytologie ont été réalisées sur le pôle d'imagerie du végétal du BIC (Bordeaux Imaging Center www.bic.u-bordeaux.fr) et le tri des noyaux ont été effectué avec la collaboration du laboratoire ISV du CNRS situé à Gif sur Yvette (<http://www.isv.cnrs-gif.fr/offres/cytometrie.html>).

MATERIELS ET CONDITION DE CULTURE

Deux cultivars de tomate ont été utilisés: West Virginia 106 (WVA106) et Micro-Tom. WVA106 a été cultivé dans des pots de 3L en serre avec une température comprise entre 16°C et 25°C et avec une photopériode de 16 h de lumière (270W/m²) et 8 h d'obscurité.

Micro-tom a été cultivé dans des pots de 1 L en serre avec une température comprise entre 16°C et 25°C et avec une photopériode de 16 h de lumière (270W/m²) et 8 h d'obscurité.

L'anthèse est estimée lorsque la corolle de la fleur est entièrement ouverte et lorsque le pollen tombe lors de la vibration des fleurs. Les stades pré-anthèses ont été estimés par les aspects morphologiques de la fleur décrits dans Burkhin *et al.*, 2003.

PREPARATION DES COUPES DE PERICARPE

Pour les différentes analyses des index mitotiques et de l'expansion cellulaire les coupes ont été préparées de la même manière.

Des coupes de fruit de 30 µm d'épaisseur ont été réalisées avec un microtome à lame vibrante Microm HM 650V dans du TBS (TRIS-buffered saline) 1X pour limiter la turgescence des cellules. Pour les stades après anthèse les coupes ont été réalisées dans la zone équatoriale tandis que pour les stades pré-anthèse la partie du haut des ovaires (située à la base du style) a été éliminée pour ne garder que la partie la plus proche de la zone équatoriale. Les paramètres utilisés pour les coupes sont: une fréquence de 100 Hz, une vitesse de 4mm/s et une amplitude de 0,8 mm. Les coupes de péricarpe sont ensuite fixées 20 min dans de l'éthanol/acide acétique (3 :1) dans des piluliers en verre. Puis le mélange éthanol/acide acétique est remplacé par de l'éthanol 70%. Les coupes peuvent être ainsi conservées à 4°C durant au

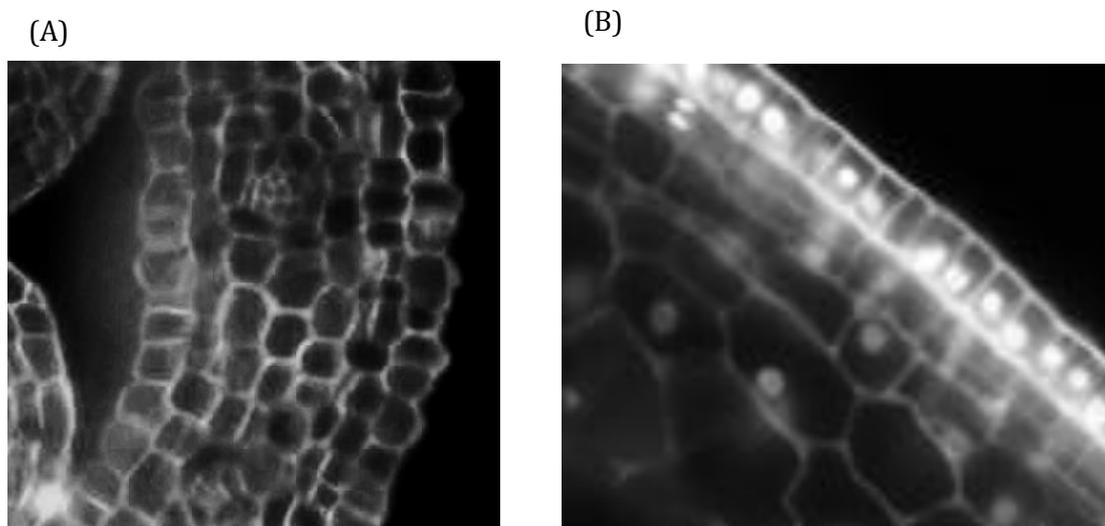


Figure 61:Exemple d'images acquises au microscope. (A) Marquage uniquement au calcofluor. (B) marquage au DAPI et calcofluor pour l'analyse de l'index mitotique.

maximum 2 semaines. Elles sont ensuite réhydratées progressivement 5 min dans de l'éthanol 50 %, 5 min dans de l'éthanol 40 %, 5 min dans de l'éthanol 20 % et pour finir incubées 5 min dans du TBS 1X, toujours dans les piluliers. Selon les mesures réalisées par la suite, les coupes ont été incubées avec différents marqueurs fluorescents sur la lame. Pour les mesures de la taille cellulaire, 5 coupes de péricarpe ont été incubées 1 min dans du calcofluor 0,01 mg/ml (qui permet de marquer les parois), lavées 3 fois durant 30 s dans du TBS 1X puis elles sont montées entre lame et lamelle dans du Vectashield (Fig 61A). Pour l'analyse de l'index mitotique (Fig 61B), 5 coupes de péricarpe ont été incubées dans du calcofluor comme indiqué précédemment puis montées entre lame et lamelle avec du Vectashield® contenant du DAPI permettant le marquage de l'ADN. Enfin les lames ont été scellées avec du vernis.

ACQUISITION DES IMAGES

Pour la mesure de l'index mitotique les coupes sont observées avec l'objectif 40X d'un microscope à épifluorescence Nikon Eclipse E800 équipé d'une caméra haute sensibilité Coolsnap HQ2 black and white. La fluorescence du DAPI et du calcofluor a été observée en utilisant un filtre possédant une bande passante d'émission contenue entre 435 nm et 485 nm et une longueur d'onde d'excitation comprise entre 340 nm et 380 nm. Les images ont été acquises avec un temps d'exposition de 200 ms en faisant varier la profondeur Z permettant ainsi de voir l'intégralité des noyaux. 10 séries en Z ont été acquises pour chaque coupe (5 correspondant aux assises internes et centrales du péricarpe et 5 correspondant aux assises externes et centrales du péricarpe).

Pour l'analyse de la taille des cellules les coupes ont été observées avec un microscope à épifluorescence Zeiss Axioplan équipé d'une caméra Moticam 2300 3,0 Mpixel. Les images sont acquises avec l'objectif 20X. La fluorescence a été observée avec un filtre dichroïque DAPI avec une longueur d'onde d'excitation comprise entre 365 nm et 395 nm et une longueur d'onde d'émission supérieure à 397 nm. Pour chaque stade 5 images ont été réalisées.

ANALYSE DES INDEX MITOTIQUES ET DE LA TAILLE DES CELLULES

La mesure de l'index mitotique a été réalisée à l'aide du logiciel ImageJ en comptant, avec le plugin CellCounter, les noyaux sur les images et en identifiant ceux en division. Les noyaux considérés comme des noyaux en cours de division sont les noyaux en cours de métaphase, anaphase et télophase. L'index mitotique est calculé en divisant le nombre de noyaux en cours de division par le total des noyaux analysés.

$$\text{Index mitotique} = \frac{\text{Noyaux en division}}{\text{Noyaux totaux}} * 100$$

Puis le résultat a été corrigé en ajoutant les prophases théoriques soit 47,6% des figures de mitoses (Tage Eriksson *et al.*, 2006).

$$\text{Index mitotique corrigé} = \frac{\text{Index mitotique calculé} * 100}{52,4}$$

Pour chaque coupe observée environ 1500 noyaux ont été analysés. Le nombre de noyaux en division dans chaque assises analysées du péricarpe a été enregistré, ainsi que l'orientation de la division.

Pour les stades 0 JAA, 1 JAA, 2 JAA, 3 JAA et 4 JAA deux distances ont été analysées avec le logiciel Image J en fonction des heures de prélèvement mais aussi de leurs localisations dans le péricarpe.

-la distance perpendiculaire à la cuticule: distance anticline

-la distance parallèle à la cuticule: distance péricline.

Pour la figure 32 et la figure 33, les classes de tailles de cellules utilisées sont pour les distances anticlinales :

E1 : petites cellules → inférieures à 8 μm, moyennes cellules → entre 8 et 12 μm et grandes cellules → supérieures à 12 μm.

E2/E3 : petites cellules → inférieures à 16 μm, moyennes cellules → entre 16 et 27 μm et grandes cellules → supérieures à 27 μm

C : petites cellules → inférieures à 16 μm , moyennes cellules → entre 16 et 27 μm et grandes cellules → supérieures à 27 μm

I2 : petites cellules → inférieures à 25 μm , moyennes cellules → entre 25 et 35 μm et grandes cellules → supérieures à 35 μm

I1 : petites cellules → inférieures à 12 μm , moyennes cellules → entre 12 et 19 μm et grandes cellules → supérieures à 19 μm

Pour les distances péricleinales :

E1 : petites cellules → inférieures à 12 μm , moyennes cellules → entre 12 et 16 μm et grandes cellules → supérieures à 16 μm .

E2/E3 : petites cellules → inférieures à 12 μm , moyennes cellules → entre 12 et 16 μm et grandes cellules → supérieures à 16 μm

C : petites cellules → inférieures à 30 μm , moyennes cellules → entre 30 et 50 μm et grandes cellules → supérieures à 50 μm

I2 : petites cellules → inférieures à 15 μm , moyennes cellules → entre 15 et 25 μm et grandes cellules → supérieures à 25 μm

I1 : petites cellules → inférieures à 11 μm , moyennes cellules → entre 11 et 15 μm et grandes cellules → supérieures à 15 μm

Pour l'analyse de l'aire des cellules, les coupes ont été marquées au calcofluor permettant l'utilisation du logiciel CellSeT (<https://www.cpib.ac.uk/tools-resources/software/cellset/>). Ce logiciel permet de connaître l'aire exacte des cellules.

ANALYSE DU DIAMETRE DE L'OVAIRE

Les photos des ovaires entiers ont été acquises via la loupe binoculaire Leica MZFLIII couplé à la caméra couleur Leica DC300F au grossissement X5. Pour chaque photo, le diamètre de l'ovaire a été mesuré via le logiciel ImageJ en prenant 5 mesures différentes et en faisant la moyenne. Pour chaque stade et chaque cultivar 6 ovaires ont été analysés.

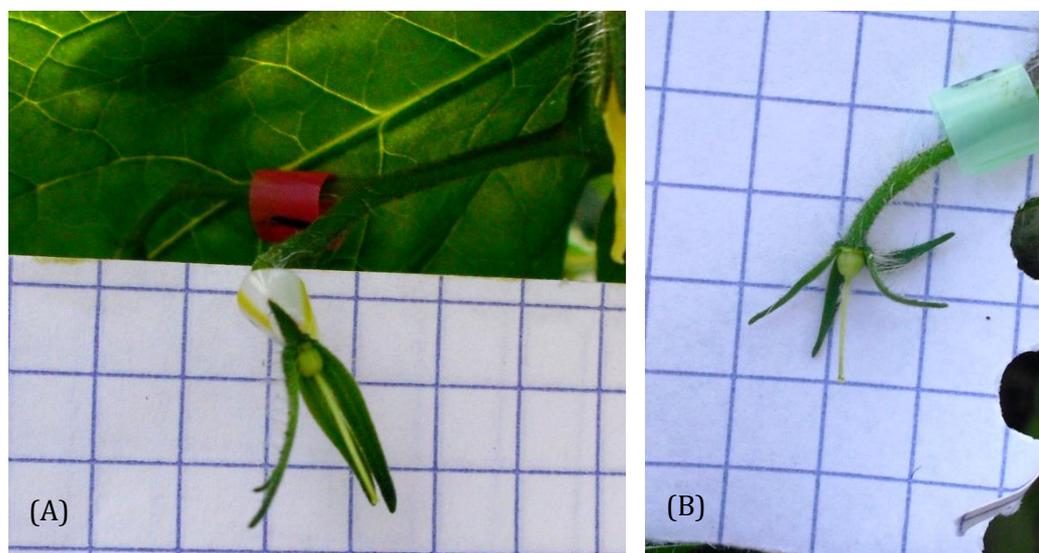


Figure 62: Exemple de photos acquises pour suivre l'évolution du diamètre du fruit. (A) fruit de 1JAA de WVA106. (B) fruit de 1 JAA de Micro-Tom

ANALYSE DU DIAMETRE DU FRUIT A PARTIR DE 1 JAA.

Le suivi de l'évolution du diamètre du fruit à partir de 1 JAA a été réalisé en mesurant le même fruit, *in planta*, durant la période souhaitée sur les 2 cultivars. Pour réussir à visualiser le fruit après la fécondation la fleur a été disséquée. 2 à 3 sépales ont été retirés, les pétales et les étamines ont été entièrement éliminés et le pistil a été maintenu pour permettre la fin de la fécondation (Fig 62). Pour éliminer les pétales et les étamines sans éliminer le pistil il faut tirer légèrement en tenant les étamines par les extrémités. Une série de 4 photos a été prise pour chaque fruit pour un jour donné à l'aide d'un appareil photo CASIO Exilim ® 12 méga pixel avec une exposition ISO de 100. Sur chacune des photos une échelle, dont la taille est connue, doit être placée à hauteur du fruit. L'analyse de la taille a ensuite été faite avec le logiciel ImageJ en prenant pour chaque photo 4 mesures différentes du diamètre. Pour chaque jour, 10 fruits ont été analysés avec 10 contrôles. Les contrôles correspondent à des fruits dont la fleur n'a pas été disséquée.

ANALYSE DE L'ÉPAISSEUR DU PERICARPE ET DU NOMBRE D'ASSISES

L'analyse de l'épaisseur du péricarpe et du nombre d'assises a été effectuée via le logiciel ImageJ sur les photos acquises pour l'analyse de l'aire des cellules et de l'index mitotique. L'épaisseur du péricarpe a été mesurée en faisant la moyenne de 5 mesures pour chaque photo à différents endroits de l'image.

CALCUL DU NOMBRE DE CELLULES ESTIMÉ

Le nombre de cellules estimé moyen du péricarpe a été calculé en divisant le périmètre moyen des fruits (obtenu à partir de la moyenne des différents fruits analysés) par la distance péricline moyenne des cellules (obtenue par la moyenne des distances mesurées sur les différents fruits analysés). Le nombre de cellules estimé maximal a été calculé en divisant le périmètre minimal du fruit par la distance péricline minimale. Le nombre de cellules estimé minimal a été calculé en divisant le périmètre maximal du fruit par la distance péricline maximale.

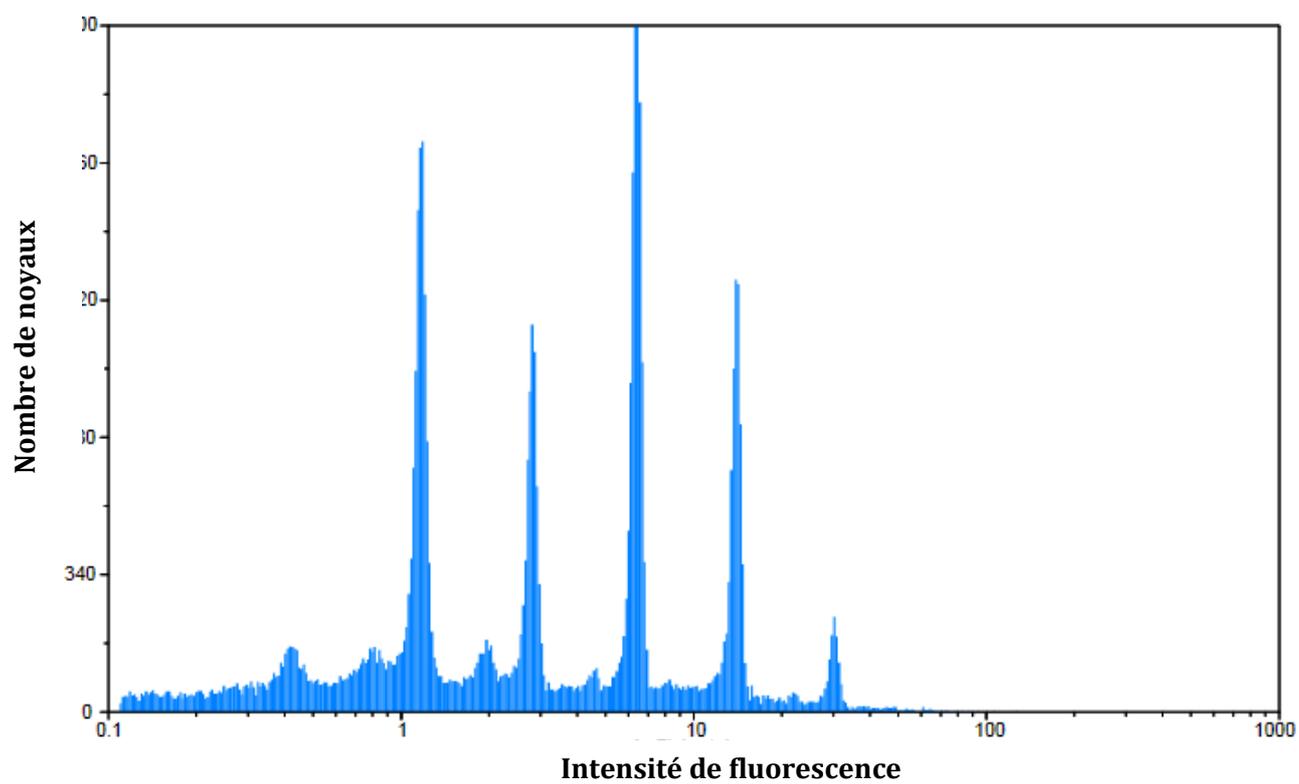


Figure 63: Exemple de cytogramme obtenu lors de l'analyse de cytométrie en flux (péricarpe de fruit de wva106 de 30 jaa)

ANALYSE DES NIVEAUX DE PLOÏDIE.

Les noyaux sont isolés à partir de l'ovaire entier pour les stades prè-anthèse et à partir du péricarpe seul pour les stades post-anthèse en hachant, sur la glace, légèrement avec une lame de rasoir dans 0,4 mL de Cystain UV precise P extraction buffer® (Partec). La suspension est filtrée avec un filtre de nylon de 30 µm et les noyaux sont ensuite marqués avec 0,7 mL de Cystain UV precise P staining solution (Partec ®) contenant du DAPI. L'ensemble est analysé par le cytomètre en flux: Partec CyFlow ® space. Les données sont représentées sur un graphique avec en abscisse l'intensité de fluorescence, proportionnelle à la quantité d'ADN nucléaire (échelle logarithmique) et en ordonnée le nombre de noyaux (Fig 63). La calibration des C values est faite avec des noyaux issus de jeunes feuilles. Les histogrammes de ploïdie ainsi obtenus sont analysés quantitativement par le logiciel Partec FloMax®.

TRI DES NOYAUX DE PERICARPE DE TOMATE

Les noyaux ont été préparés à partir de morceaux de péricarpe prélevé dans la zone équatorial du fruit (sans les septa) au stade vert mature (30 JAA) en hachant avec une lame de rasoir dans 2ml de tampon d'extraction (60 mM de MOPS pH7 ; 45 mM MgCl₂ 30 mM de Tri-sodium citrate ; 0,1% de Triton X-100) auquel est ajouté 10 unité/ml de RNAsin.

La suspension est ensuite filtrée 2 fois sur un filtre de nylon de 50 µm et les noyaux ont ensuite été marqués avec du DAPI à une concentration finale de 5 µg/ml (Sigma-aldrich,<http://www.sigmaaldrich.com/>).

Les noyaux ont été triés par un cytomètre MoFlo XDP (Beckman Coulter, <http://www.beckmancoulter.com/>) en utilisant le liquide de gaine isotonique standard à 30 psi (pound per square inch). Le DAPI a été excité avec un laser à une longueur d'onde de 405 nm. Les noyaux ont été sélectionnés en utilisant une région d'intérêt.

Pour chaque niveau de ploïdie (4C à 32C) 100 000 noyaux ont été recueillis directement dans des tubes 1,5 ml contenant 0,1% de triton 100X, 20 mM de MES à pH7, 45 mM de MgCl₂, 30 mM de tri-sodium citrate et 20 unités de RNAsin.

EXTRACTION ET PURIFICATION D'ARN A PARTIR DE NOYAUX ISOLEES.

Les ARN totaux ont été extraits à partir d'en moyenne 100 000 noyaux en utilisant le Trizol® comme réactif (Invitrogen). Puis 0,2 ml de chloroforme pour 1 ml de Trizol® sont ajoutés, le tout est remué vigoureusement par inversion pendant 15 s. Une incubation de 2 à 3 min à température ambiante est effectuée, suivie d'une centrifugation à 12 000 g pendant 15 min à 4°C. La phase aqueuse, contenant les ARN, est récupérée puis elle est placée dans un nouveau tube de 1,5 ml. Ensuite, 0,5 ml d'isopropanol 100% pour 1 ml de Trizol® sont ajoutés puis le tout est incubé à température ambiante pendant 10 min. Une centrifugation à 12 000 g pendant 10 min à 4°C est effectuée, suivie de l'élimination du surnageant pour ne garder que le culot contenant les ARN. Ce dernier est lavé avec 1 ml d'éthanol 75 % pour 1ml de Trizol® ensuite il est vortexé puis centrifugé à 7 500 g pendant 5 min à 4°C. Le surnageant est éliminé puis le culot est séché sous hotte entre 5 et 10 min. Enfin, le culot est re-suspendu dans 30 µl d'eau DEPC.

Les ARN ont ensuite été purifiés en utilisant le kit RNAeasy Mini kit® (Quiagen). Les ARN purifiés sont ensuite traités avec 0,06 u/µl de DNA-free TURBO DNase® (Ambion) pour éliminer l'ADN génomique résiduel. Pour ce traitement 0,1 volume du TURBO DNase Buffer 10X et 1 µl de DNase TURBO est ajouté puis les tubes sont remués délicatement par inversion. Ensuite ils sont incubés pendant 20 à 30 min à 37°C. A la fin de l'incubation 0,1 volume de DNase Inactivation Reagent est ajouté et les tubes sont vortexés. Ensuite, une incubation de 5 min à température ambiante suivie d'une centrifugation à 10 000 g pendant 1,5 min est nécessaire. Enfin, le surnageant (contenant l'ARN) est transféré dans un tube neuf. Les ARN ont été dosés en utilisant le Bioanalyseur Agilent 2100®.

RNA-seq

Les ARN nucléaires extraits et purifiés ont été envoyés à séquencer à l'entreprise FASTERIS. Cette entreprise utilise la technologie Illumina HiSeq 2000. Les reads obtenus ont ensuite été analysés afin de former des contigs via le logiciel TRINITY. Les différents reads ont été cartographiés et alignés sur le génome de la tomate (*Heinz Sl2.50*). Pour l'analyse de l'expression différentielle des gènes le logiciel R couplé au module DESeq2 a été utilisé en prenant comme paramètre que les échantillons sont appariés et un intervalle de confiance de 99 %. Le FDR utilisé est de 0,1 ce qui signifie que sur 1000 gènes rejetés moins de 10 sont des faux positifs.

L'analyse de l'identité des gènes cartographiés sur le génome a été effectuée via le logiciel Mapman. Les codes d'identifications (Codes BIN) utilisés sont : le noyau (synthèse et dégradation ARN/ADN) : 27/28/23; Stress biotiques et abiotiques: 20 ; carbohydrate synthèse /dégradation : 2/3/4/7 ; Transport : 34 ; Mitochondrie/cycle de Krebs : 9/8 ; Chloroplaste/photorespiration : 1 ; Paroi cellulaire : 10, Voie de biosynthèse et dégradation des lipides :11 ; Acides aminés/synthèse des protéines : 13/29 ; Hormones biosynthèse et dégradation :17 ; Métabolites secondaires : 16.

ANALYSES STATISTIQUES

L'analyse du coefficient de Spearman pour le RNA-seq a été réalisée sous R. Les autres tests statistiques ont été réalisés sous XLStat avec comme intervalle de confiance 95%.

FIXATION GLUTA/OSMIUM/EPON

Pour chaque fruit, une seule tranche est fixée, soit transversale équatoriale soit longitudinale orthogonale aux septa. La fixation se fait grâce au glutaraldéhyde 2,5% dans du tampon phosphate 0,1 M pH 7,2 pendant 4h à 4°C. Trois dégazages ont lieu: 15 min à 600 mbar, 30 min à 400 mbar, 1h15 à 200 mbar. Puis la tranche de fruit est rincée 3 fois dans du tampon phosphate sur de la glace.

Ensuite elle est incubée 3h à 4°C dans du tétroxyde d'osmium 1% dans du tampon phosphate 0,1 M pH 7,2. A la fin de l'incubation 3 rinçages au tampon phosphate sont effectués puis la tranche est laissée dans ce tampon à 4°C toute la nuit. La déshydratation de l'échantillon est faite sur agitateur rotatif, la première étape consiste en 2 rinçages à l'eau désionisée sur de la glace. Ce rinçage est suivi par une incubation de 10 min sur de la glace dans de l'éthanol 30, 50, 70 et 95 % puis 3 bains de 20 min dans de l'éthanol 100% suivi d'un bain de 20 min à température ambiante toujours dans l'éthanol 100%.

Ensuite l'échantillon est incubé 2 fois 10 min à température ambiante dans de l'éthanol/oxyde de propylène. Enfin la dernière étape de déshydratation consiste à laisser incubé 2 fois 10 min dans de l'oxyde de propylène à température ambiante. L'étape suivante de la fixation correspond à l'imprégnation : pour cela l'échantillon est incubé 1h dans de l'oxyde de propylène/ Epon 2 :1, suivie d'1h dans de l'oxyde de propylène/Epon 1 :1 bouchons fermés. Les bouchons sont ensuite enlevés et l'échantillon est laissé 2h sous sorbonne ventilée. L'échantillon est ensuite mis dans de l'Epon dans un verre de montre toute la nuit. La polymérisation de l'Epon se fera à 60°C pendant 24h.

Bibliographie

Adams, S. R., Cockshull, K. E., Cave, C. R. J. (2001). Effect of temperature on the growth and development of tomato fruits. *Annals of Botany*, 88, 869–877.

Alvarez-Buylla, E. R., Benítez, M., Corvera-Poiré, A., Chaos Cador, A., de Folter, S., Gamboa de Buen, ASánchez-Corrales, Y. E. (2010). Flower development. *The Arabidopsis Book / American Society of Plant Biologists*

Azzi, L., Deluche, C., Gévaudant, F., Frangne, N., Delmas, F., Hernould, M., Chevalier, C. (2015). Fruit growth-related genes in tomato. *Journal of Experimental Botany* 66(4):1075-1086.

Bainard, L. D., Bainard, J. D., Newmaster, S. G., & Klironomos, J. N. (2011). Mycorrhizal symbiosis stimulates endoreduplication in angiosperms. *Plant, Cell and Environment*, 34(9), 1577–1585.

Baldazzi, V., Bertin, N., de Jong, H., Génard, M. (2012). Towards multiscale plant models: Integrating cellular networks. *Trends in Plant Science*, 17(12), 728–736.

Baloban, M., Vanstraelen, M., Tarayre, S., Reuzeau, C., Cultrone, A., Mergaert, P., Kondorosi, E. (2013). Complementary and dose-dependent action of AtCCS52A isoforms in endoreduplication and plant size control. *New Phytologist*, 198(4), 1049–1059.

Belasco. (1993). *Control of Messenger RNA Stability*. Elsevier.

Bergougnoux, V. (2014). The history of tomato: From domestication to biopharming. *Biotechnology Advances*, 32(1), 170–189.

Bertin, N., Génard, M., Fishman, S. (2003). A model for an early stage of tomato fruit development: Cell multiplication and cessation of the cell proliferative activity. *Annals of Botany*, 92(1), 65–72.

Bertin, N., Lecomte, A., Brunel, B., Fishman, S., Génard, M. (2007). A model describing cell polyploidization in tissues of growing fruit as related to cessation of cell proliferation. *Journal of Experimental Botany*, 58(7), 1903–1913.

Bohner, J., Bangerth, F. (1988). Cell number, cell size and hormone levels in semi-isogenic mutants of *Lycopersicon pimpinellifolium* differing in fruit size. *Physiologia Plantarum* 72:316-320

Botero, L. M., Imperio, S. D., Burr, M., Timothy, R., Young, M., Hassett, D. J., Mcdermott, T. R. (2005). Poly (A) Polymerase Modification and Reverse Transcriptase PCR Amplification of Environmental RNA Poly (A) Polymerase Modification and Reverse Transcriptase PCR Amplification of Environmental RNA, 71(3), 1267–1275.

Bourdon, M., Coriton, O., Pirrello, J., Cheniclet, C., Brown, S. C., Poujol, C., Frangne, N. Renaudin JP, Chevalier C (2011). In planta quantification of endoreduplication using

fluorescent in situ hybridization (FISH). *The Plant Journal : For Cell and Molecular Biology*, 66(6), 1089–99.

Bourdon, M., Pirrello, J., Cheniclet, C., Coriton, O., Bourge, M., Brown, S., A Moïse, M Peypelut, V Rouyère, JP Renaudin, C Chevalier Frangne, N. (2012). Evidence for karyoplasmic homeostasis during endoreduplication and a ploidy-dependent increase in gene transcription during tomato fruit growth. *Development*, 139(20), 3817–3826.

Bramsiepe, J., Wester, K., Weinl, C., Roodbarkelari, F., Kasili, R., Larkin, J. C., Schnittger, A. (2010). Endoreplication controls cell fate maintenance. *PLoS Genetics*, 6(6),

Breuer C, Ishida T, S. K. (2010). Developmental control of endocycles and cell growth in plants.

Brukhin, V., Hernould, M., Gonzalez, N., Chevalier, C., Mouras, a. (2003). Flower development schedule in tomato *Lycopersicon esculentum* cv Sweet Cherry. *Sex. Plant Reprod.*, 15(6), 311–320.

Carvalho, R. F., Campos, M. L., Pino, L. E., Crestana, S. L., Zsögön, A., & Lima, J. E. (2011). Convergence of developmental mutants into a single tomato model system : “ Micro-Tom ” as an effective toolkit for plant development research. *Methodology*, 1–14.

Cavalier-Smith, T. (2005). Economy, speed and size matter: Evolutionary forces driving nuclear genome miniaturization and expansion. *Annals of Botany*, 95(1), 147–175.

Cebolla, A., Vinardell, J. M., Kiss, E., Oláh, B., Roudier, F., Kondorosi, A., Kondorosi, E. (1999). The mitotic inhibitor *ccs52* is required for endoreduplication and ploidy-dependent cell enlargement in plants. *The EMBO Journal*, 18(16), 4476–84.

Cheniclet, C., Rong, W. Y., Causse, M., Frangne, N., Bollier, JP Carde et JP Renaudin. (2005). Cell Expansion and Endoreduplication Show a Large Genetic Variability in Pericarp and Contribute Strongly to Tomato Fruit Growth 1. *Plant Physiology*, 139(December), 1984–1994.

Chevalier, C., Bourdon, M., Pirrello, J., Cheniclet, C., Gévaudant, F., Frangne, N. (2014). Endoreduplication and fruit growth in tomato: Evidence in favour of the karyoplasmic ratio theory. *J Exp Bot.* 2014 Jun;65(10):2731-46

Chevalier, C., Nafati, M., Mathieu-Rivet, E., Bourdon, M., Frangne, N., Cheniclet, C., Gévaudant F, Renaudin JP, Hernould, M. (2011). Elucidating the functional role of endoreduplication in tomato fruit development. *Annals of Botany*, 107(7), 1159–1169.

Chusreeaeom, K., Ariizumi, T., Asamizu, E., Okabe, Y., Shirasawa, K., Ezura, H. (2014). A novel tomato mutant, *Solanum lycopersicum* elongated fruit1 (*Slelf1*), exhibits an elongated fruit shape caused by increased cell layers in the proximal region of the ovary. *Molecular Genetics and Genomics*, 289(3), 399–409.

Cong, B., Tanksley, S. D. (2006). FW2.2 and cell cycle control in developing tomato fruit: A possible example of gene co-option in the evolution of a novel organ. *Plant Molecular Biology*, 62(6), 867–880.

- Cookson, S. J., Radziejwoski, A., Granier, C. (2006). Cell and leaf size plasticity in *Arabidopsis*: What is the role of endoreduplication? *Plant, Cell and Environment*, 29(7), 1273–1283.
- De Jong, M., Mariani, C., Vriezen, W. H. (2009). The role of auxin and gibberellin in tomato fruit set. *Journal of Experimental Botany*, 60(5), 1523–1532.
- De Jong, M., Wolters-Arts, M., García-Martínez, J. L., Mariani, C., Vriezen, W. H. (2011). The *Solanum lycopersicum* AUXIN RESPONSE FACTOR 7 (SlARF7) mediates cross-talk between auxin and gibberellin signalling during tomato fruit set and development. *Journal of Experimental Botany*, 62(2), 617–26.
- De Jong, M., Wolters-Arts, M., Schimmel, B. C. J., Stultiens, C. L. M., de Groot, P. F. M., Powers, S. J., Rieu, I. (2015). *Solanum lycopersicum* AUXIN RESPONSE FACTOR 9 regulates cell division activity during early tomato fruit development. *Journal of Experimental Botany*, 66(11), 3405–3416.
- De Veylder, L., Joubès, J., Inzé, D. (2003). Plant cell cycle transitions. *Current Opinion in Plant Biology*, 6(6), 536–543.
- Ding, J., Chen, B., Xia, X., Mao, W., Shi, K., Zhou, Y., Yu, J. (2013). Cytokinin-Induced Parthenocarpic Fruit Development in Tomato Is Partly Dependent on Enhanced Gibberellin and Auxin Biosynthesis. *PLoS ONE*, 8(7), 1–11.
- Dornbusch, T., Michaud, O., Xenarios, I., & Fankhauser, C. (2014). Differentially Phased Leaf Growth and Movements in *Arabidopsis* Depend on Coordinated Circadian and Light Regulation. *The Plant Cell*.
- Facella, P., Daddiego, L., Giuliano, G., Perrotta, G. (2012). Gibberellin and auxin influence the diurnal transcription pattern of photoreceptor genes via CRY1a in tomato. *PLoS ONE*, 7(1)
- Facella, P., Daddiego, L., Perrotta, G. (2012). CRY1a influences the diurnal transcription of photoreceptor genes in tomato plants after gibberellin treatment. *Plant Signaling & Behavior*, 7(8), 1034–1036.
- Facella, P., Lopez, L., Carbone, F., Galbraith, D. W., Giuliano, G., Perrotta, G. (2008). Diurnal and circadian rhythms in the tomato transcriptome and their modulation by cryptochrome photoreceptors. *PloS One*, 3(7).
- Fishman, S., Génard, M. (1998). A biophysical model of fruit growth: simulation of seasonal and diurnal dynamics of mass. *Plant, Cell and Environment*, 21, 739–752.
- Fu, F. Q., Mao, W. H., Shi, K., Zhou, Y. H., Asami, T., & Yu, J. Q. (2008). A role of brassinosteroids in early fruit development in cucumber. *Journal of Experimental Botany*, 59(9), 2299–2308.
- Galitski, T., Alok J. Saldanha, Cora A. Styles, Eric S. Lander, Gerald R. Fink (1999). Ploidy Regulation of Gene Expression. *Science*, 285(5425), 251–254.

- Gallegly, M. E., Pathologist, P. (1960). A New Home-Garden Tomato Resistant to Late Blight, 36(Pi 204976).
- Gendreau, E., Orbovic, V., Höfte, H., Traas, J. (1999). Gibberellin and ethylene control endoreduplication levels in the *Arabidopsis thaliana* hypocotyl. *Planta*, 209(4), 513–516.
- Gillaspy, G., Ben-david, H., Gruissem, W., & Darwin, C. (1993). Fruits : A Developmental Perspective. *The Plant Cell*, 5(October), 1439–1451.
- Gonzalez, N., Hernould, M., Delmas, F., Gévaudant, F., Duffe, P., Causse, M., Mouras A, Chevalier, C. (2004). Molecular characterization of a WEE1 gene homologue in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Plant Molecular Biology*, 56(6), 849–861.
- Gonzalez, N., Gévaudant, F., Hernould, M., Chevalier, C., Mouras, A. (2007). The cell cycle-associated protein kinase WEE1 regulates cell size in relation to endoreduplication in developing tomato fruit. *The Plant Journal : For Cell and Molecular Biology*, 51(4), 642–55.
- Gray, J. D., Kolesik, P., Høj, P. B., Coombe, B. G. (1999). Confocal measurement of the three-dimensional size and shape of plant parenchyma cells in a developing fruit tissue. *Plant Journal*, 19(2), 229–236.
- Grindberg, R., Yee-Greenbaum, J., MJ.McConnellb, M, N., AL, O., GM, L., Laskena, R. S. (2014). RNA-sequencing From Single Nuclei. *Plant and Animal Genome XXII Conference*, 3–8.
- Guo, M., Davis, D., Birchler, J. a. (1996). Dosage effects on gene expression in a maize ploidy series. *Genetics*, 142(4), 1349–1355.
- Guo, M., Simmons, C. R. (2011). Cell number counts - The fw2.2 and CNR genes and implications for controlling plant fruit and organ size. *Plant Science*, 181(1), 1–7.
- Hanano, S., Domagalska, M. a., Nagy, F., Davis, S. J. (2006). Multiple phytohormones influence distinct parameters of the plant circadian clock. *Genes to Cells*, 11(12), 1381–1392.
- Harmer, S. L. (2009). The circadian system in higher plants. *Annual Review of Plant Biology*, 60, 357–77.
- Hayashi, K., Hasegawa, J., Matsunaga, S. (2013). The boundary of the meristematic and elongation zones in roots: endoreduplication precedes rapid cell expansion. *Scientific Reports*, 3, 2723.
- Hu, D., Cross, J. C. (2010). Development and function of trophoblast giant cells in the rodent placenta. *International Journal of Developmental Biology*, 54(2-3), 341–354.
- Jasinski, S., Riou-Khamlichi, C., Roche, O., Perennes, C., Bergounioux, C., Glab, N. (2002). The CDK inhibitor NtKIS1a is involved in plant development, endoreduplication and restores normal development of cyclin D3; 1-overexpressing plants. *Journal of Cell Science*, 115(Pt 5), 973–982.

- Jégu, T., Latrasse, D., Delarue, M., Mazubert, C., Bourge, M., Hudik, E., Benhamed, M. (2013). Multiple functions of Kip-related protein5 connect endoreduplication and cell elongation. *Plant Physiology*, 161(4), 1694–705.
- Joubès, J., Phan, T. H., Just, D., Rothan, C., Bergounioux, C., Raymond, P., Chevalier, C. (1999). Molecular and biochemical characterization of the involvement of cyclin-dependent kinase A during the early development of tomato fruit. *Plant Physiology*, 121(3), 857–869.
- Jun, S. E., Okushima, Y., Nam, J., Umeda, M., Kim, G.-T. (2013). Kip-related protein 3 is required for control of endoreduplication in the shoot apical meristem and leaves of *Arabidopsis*. *Molecules and Cells*, 35(1), 47–53.
- Kang, B., Li, Y.-Y., Chang, X., Liu, L., Li, Y.-X. (2008). Modeling the effects of cell cycle M-phase transcriptional inhibition on circadian oscillation. *PLoS Computational Biology*, 4(3).
- Karlova, R., Chapman, N., David, K., Angenent, G. C., Seymour, G. B., De Maagd, R. a. (2014). Transcriptional control of fleshy fruit development and ripening. *Journal of Experimental Botany*, 65(16), 4527–4541.
- Kasili, R., Huang, C.-C., Walker, J. D., Simmons, L. A., Zhou, J., Faulk, C., Larkin, J. C. (2011). BRANCHLESS TRICHOMES links cell shape and cell cycle control in *Arabidopsis* trichomes. *Development (Cambridge, England)*, 138(11), 2379–2388.
- Katahira, J. (2015). Nuclear export of messenger RNA. *Genes*, 6(2), 163–84.
- Kheibarshekan, L., Zalmas, L. P., Gaamouche, T., Maes, S., Lammens, T., Vanstraelen, M., Inze, D. (2008). Atypical E2F activity restrains APC / C CCS52A2 function obligatory for endocycle onset. *PNAS*, (22), 1–6.
- Krishnan, S., Dayanandan, P. (2003). Structural and histochemical studies on grain-filling in the caryopsis of rice (*Oryza sativa* L.). *Journal of Biosciences*, 28(4), 455–469.
- Kumar, R., Khurana, A., Sharma, A. K. (2014). Role of plant hormones and their interplay in development and ripening of fleshy fruits. *Journal of Experimental Botany*, 65(16), 4561–4575.
- Kutschera, U., Niklas, K. J. (2013). Cell division and turgor-driven stem elongation in juvenile plants: a synthesis. *Plant Science : An International Journal of Experimental Plant Biology*, 207, 45–56.
- Lee, H. O., Davidson, J. M., Duronio, R. J. (2009). Endoreplication: polyploidy with purpose. *Genes & Development*, 23(21), 2461–77.
- Li, Z., He, C. (2015). *Physalis floridana* Cell Number Regulator1 encodes a cell membrane-anchored modulator of cell cycle and negatively controls fruit size. *Journal of Experimental Botany*, 66(1), 257–270.

- Lippman, Z., Tanksley, S. D. (2001). Dissecting the genetic pathway to extreme fruit size in tomato using a cross between the small-fruited wild species *Lycopersicon pimpinellifolium* and *L. esculentum* var. Giant Heirloom. *Genetics*, 158(1), 413–22.
- Liu, J., Van Eck, J., Cong, B., Tanksley, S. D. (2002). A new class of regulatory genes underlying the cause of pear-shaped tomato fruit. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(20), 13302–13306.
- Liu, Z., Franks, R. G. (2015). Molecular basis of fruit development. *Frontiers in Plant Science*, 6, 28.
- Löfke, C., Dünser, K., Kleine-Vehn, J. (2013). Epidermal patterning genes impose non-cell autonomous cell size determination and have additional roles in root meristem size control. *Journal of Integrative Plant Biology*, 55(9), 864–875.
- Love, M. I., Huber, W., Anders, S. (2014). Moderated estimation of fold change and dispersion for RNA-Seq data with DESeq2. *bioRxiv*, 1–21.
- Lu, P., Prost, S., Caldwell, H., Tugwood, J. D., Betton, G. R., Harrison, D. J. (2007). Microarray analysis of gene expression of mouse hepatocytes of different ploidy. *Mammalian Genome*, 18(9), 617–626.
- Lynch, T. M., Lintilhac, P. M. (1997). Mechanical signals in plant development: a new method for single cell studies. *Developmental Biology*, 181(2), 246–56.
- Maines, J. Z., Stevens, L. M., Tong, X., Stein, D. (2004). *Drosophila* dMyc is required for ovary cell growth and endoreplication. *Development*, 131(4), 775–786.
- Manfred G. Grabherr, Brian J. Haas, Moran Yassour, Joshua Z. Levin, Dawn A. Thompson, Ido Amit, Xian Adiconis, Lin Fan, Raktima Raychowdhury, Qiandong Zeng, Zehua Chen, Evan Mauceli, Nir Hacohen, Andreas Gnirke, Nicholas Rhind, Federica di Palma, Bruce W. N., Friedman, and A. R. (2013). Trinity: reconstructing a full-length transcriptome without a genome from RNA-Seq data. *Nature Biotechnology*, 29(7), 644–652.
- Marcotrigiano, M. (2010). A role for leaf epidermis in the control of leaf size and the rate and extent of mesophyll cell division. *American Journal of Botany*, 97(2), 224–233.
- Martí, E., Gisbert, C., Bishop, G. J., Dixon, M. S., García-Martínez, J. L. (2006). Genetic and physiological characterization of tomato cv. Micro-Tom. *Journal of Experimental Botany*, 57(9), 2037–2047.
- Mascarenhas, J. (1993). Molecular Mechanisms of Pollen Tube Growth and Differentiation. *The Plant Cell*, 5(10), 1303–1314.
- Matas, a. J., Yeats, T. H., Buda, G. J., Zheng, Y., Chatterjee, S., Tohge, T., Rose, J. K. C. (2011). Tissue- and Cell-Type Specific Transcriptome Profiling of Expanding Tomato Fruit Provides Insights into Metabolic and Regulatory Specialization and Cuticle Formation. *The Plant Cell*, 23(11), 3893–3910.

- Mathieu-Rivet, E., Gévaudant, F., Cheniclet, C., Hernould, M., Chevalier, C. (2010). The Anaphase Promoting Complex activator CCS52A, a key factor for fruit growth and endoreduplication in Tomato. *Plant Signaling & Behavior*, 5(8), 985–987.
- Mathieu-Rivet, E., Gévaudant, F., Sicard, A., Salar, S., Do, P. T., Mouras, A., Fernie AR, Gibon Y, Rothan C, Chevalier C, Hernould, M. (2010). Functional analysis of the anaphase promoting complex activator CCS52A highlights the crucial role of endo-reduplication for fruit growth in tomato. *Plant Journal*, 62(5), 727–741.
- McAtee, P., Karim, S., Schaffer, R., David, K. (2013). A dynamic interplay between phytohormones is required for fruit development, maturation, and ripening. *Frontiers in Plant Science*, 4(April), 79.
- McWatters, H. G., Devlin, P. F. (2011). Timing in plants--a rhythmic arrangement. *FEBS Letters*, 585(10), 1474–84.
- Montenegro-Johnson, T. D., Stamm, P., Strauss, S., Topham, A. T., Tsagris, M., Wood, A. T. a., Bassel, G. W. (2015). Digital Single-Cell Analysis of Plant Organ Development Using 3DCellAtlas. *The Plant Cell*, 27(April), tpc.15.00175.
- Nafati, M., Cheniclet, C., Hernould, M., Do, P. T., Fernie, A. R., Chevalier, C., Gévaudant, F. (2011). The specific overexpression of a cyclin-dependent kinase inhibitor in tomato fruit mesocarp cells uncouples endoreduplication and cell growth. *Plant Journal*, 65(4), 543–556.
- Nemhauser, J. L., Feldman, L. J., Zambryski, P. C. (2000). Auxin and ETTIN in Arabidopsis gynoecium morphogenesis. *Development (Cambridge, England)*, 127(18), 3877–3888.
- Nobusawa, T., Okushima, Y., Nagata, N., Kojima, M., Sakakibara, H., Umeda, M. (2013). Restriction of cell proliferation in internal tissues via the synthesis of very-long-chain fatty acids in the epidermis. *Plant Signaling & Behavior*, 8(8).
- Okello, R. C. O., de Visser, P. H. B., Heuvelink, E., Lammers, M., de Maagd, R. a., Struik, P. C., Marcelis, L. F. M. (2014). A multilevel analysis of fruit growth of two tomato cultivars in response to fruit temperature. *Physiologia Plantarum*, (2005), 403–418.
- Orr-Weaver, T. L. (2015). When bigger is better: the role of polyploidy in organogenesis. *Trends in Genetics : TIG*, 31(6), 307–315.
- Otto, S. P. (2007). The evolutionary consequences of polyploidy. *Cell*, 131(3), 452–62.
- Ozga, J. a., & Reinecke, D. M. (2003). Hormonal Interactions in Fruit Development. *Journal of Plant Growth Regulation*, 22(1), 73–81.
- Pabón-Mora, N., Litt, A. (2011). Comparative anatomical and developmental analysis of dry and fleshy fruits of Solanaceae. *American Journal of Botany*, 98(9), 1415–1436.
- Pabón-Mora, N., Wong, G. K.-S., Ambrose, B. a. (2014). Evolution of fruit development genes in flowering plants. *Frontiers in Plant Science*, 5(June), 300.

- Pan, I. L., McQuinn, R., Giovannoni, J. J., Irish, V. F. (2010). Functional diversification of AGAMOUS lineage genes in regulating tomato flower and fruit development. *Journal of Experimental Botany*, 61(6), 1795–806.
- Pattison, R. J., Csukasi, F., Zheng, Y., Fei, Z., van der Knaap, E., Catala, C. (2015). Comprehensive Tissue-specific Transcriptome Analysis Reveals Distinct Regulatory Programs During Early Tomato Fruit Development. *Plant Physiology*, 168(4):1684-1701
- Pesaresi, P., Mizzotti, C., Colombo, M., Masiero, S. (2014). Genetic regulation and structural changes during tomato fruit development and ripening. *Frontiers in Plant Science*, 5(April), 124.
- Ranc, N., Munos, S., Xu, J., Le Paslier, M.-C., Chauveau, A., Bounon, R., Causse, M. (2012). Genome-Wide Association Mapping in Tomato (*Solanum lycopersicum*) Is Possible Using Genome Admixture of *Solanum lycopersicum* var. *cerasiforme*. *Genes | Genomes | Genetics*, 2(8), 853–864.
- Robertson, F. C., Skeffington, A. W., Gardner, M. J., Webb, A. a R. (2009). Interactions between circadian and hormonal signalling in plants. *Plant Molecular Biology*, 69(4), 419–27.
- Robinson, M. D., Oshlack, A. (2010). A scaling normalization method for differential expression analysis of RNA-seq data. *Genome Biology*, 11(3), R25.
- Rodríguez, G. R., Muñoz, S., Anderson, C., Sim, S.-C., Michel, A., Causse, M., van der Knaap, E. (2011). Distribution of SUN, OVATE, LC, and FAS in the tomato germplasm and the relationship to fruit shape diversity. *Plant Physiology*, 156(1), 275–285.
- Roeder, A. H. K., & Yanofsky, M. F. (2005). Fruit Development in Arabidopsis. *The Arabidopsis Book* (Vol. 52). <http://doi.org/10.1199/tab.0075>
- Roodbarkelari, F., Bramsiepe, J., Weinl, C., Marquardt, S., Novák, B., Jakoby, M. J., Schnittger, A. (2010). Cullin 4-ring finger-ligase plays a key role in the control of endoreplication cycles in Arabidopsis trichomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107(34), 15275–15280.
- Sabelli, P. a., & Larkins, B. a. (2009). The contribution of cell cycle regulation to endosperm development. *Sexual Plant Reproduction*, 22(4), 207–219.
- Sampedro, J., Cosgrove, D. J. (2005). The expansin superfamily. *Genome Biology*, 6(12), 242.
- Savaldi-Goldstein, S., Peto, C., Chory, J. (2007). The epidermis both drives and restricts plant shoot growth. *Nature*, 446(7132), 199–202.
- Scholes, D. R., Paige, K. N. (2015). Plasticity in ploidy: a generalized response to stress. *Trends in Plant Science*, 20(3), 165–175.
- Seymour, G. B., Ostergaard, L., Chapman, N., Knapp, S., & Martin, C. (2013). Fruit Development and Ripening 1. *Annual Review of Plant Biology*. 64(1):219-241

- Shinozaki, Y., Hao, S., Kojima, M., Sakakibara, H., Ozeki-Iida, Y., Zheng, Y., Ariizumi, T. (2015). Ethylene suppresses tomato (*Solanum lycopersicum*) fruit set through modification of gibberellin metabolism. *The Plant Journal* 83:237-251
- Smith, L. G. (2001). Plant cell division: building walls in the right places. *Nature Reviews. Molecular Cell Biology*, 2(1), 33-39.
- Sotelo-Silveira, M., Marsch-Martínez, N., de Folter, S. (2014). Unraveling the signal scenario of fruit set. *Planta*, 239(6), 1147-1158.
- Srivastava, A., Handa, A. K. (2005). Hormonal regulation of tomato fruit development: A molecular perspective. *Journal of Plant Growth Regulation*, 24(2), 67-82.
- Stupar, R. M., Bhaskar, P. B., Yandell, B. S., Rensink, W. A., Hart, A. L., Ouyang, S., Jiang, J. (2007). Phenotypic and Transcriptomic Changes Associated With Potato Autopolyploidization. *Genetics Society of America*, 2067(August), 2055-2067.
- Sugimoto-Shirasu, K., Roberts, K. (2003). "Big it up": endoreduplication and cell-size control in plants. *Current Opinion in Plant Biology*, 6(6), 544-553.
- Takahashi, N., Umeda, M. (2014). Cytokinins promote onset of endoreplication by controlling cell cycle machinery. *Plant Signaling & Behavior*, 9, 11-13.
- Tang, N., Deng, W., Hu, G., Hu, N., Li, Z. (2015). Transcriptome Profiling Reveals the Regulatory Mechanism Underlying Pollination Dependent and Parthenocarpic Fruit Set Mainly Mediated by Auxin and Gibberellin. *Plos One*, 10(4).
- Tani, E., Polidoros, A. N., Tsaftaris, A. S. (2007). Characterization and expression analysis of FRUITFULL- and SHATTERPROOF-like genes from peach (*Prunus persica*) and their role in split-pit formation. *Tree Physiology*, 27(5), 649-659.
- Teitel, D. C., Cohen, E., (Malis) Arad, S., Birnbaum, E., Mizrahi, Y. (1985). The possible involvement of polyamines in the development of tomato fruits in vitro. *Plant Growth Regulation* 3(3):309-317
- Tiwari, A., Vivian-Smith, A., Ljung, K., Offringa, R., Heuvelink, E. (2013). Physiological and morphological changes during early and later stages of fruit growth in *Capsicum annuum*. *Physiologia Plantarum*, 147(3), 396-406.
- Traas, J., Hülskamp, M., Gendreau, E., Höfte, H. (1998). Endoreduplication and development: rule without dividing? *Current Opinion in Plant Biology*, 1(6), 498-503.
- Tsuchiya, M., Satoh, S., Iwai, H. (2015). Distribution of XTH, expansin, and secondary-wall-related CesA in floral and fruit abscission zones during fruit development in tomato (*Solanum lycopersicum*). *Frontiers in Plant Science*, 6:323.
- Uchiumi, T., Okamoto, T. (2010). Rice fruit development is associated with an increased IAA content in pollinated ovaries. *Planta*, 232(3), 579-592.

- Van der Knaap, E., Chakrabarti, M., Chu, Y. H., Clevenger, J. P., Illa-Berenguer, E., Huang, Z., Wu, S. (2014). What lies beyond the eye: the molecular mechanisms regulating tomato fruit weight and shape. *Frontiers in Plant Science*, 5, 227.
- Viquez-Zamora, M., Vosman, B., van de Geest, H., Bovy, A., Visser, R. G. F., Finkers, R., van Heusden, A. W. (2013). Tomato breeding in the genomics era: insights from a SNP array. *BMC Genomics*, 14, 354.
- Wang, H., Jones, B., Li, Z., Frasse, P., Delalande, C., Regad, F., Bouzayen, M. (2005). The tomato Aux/IAA transcription factor IAA9 is involved in fruit development and leaf morphogenesis. *The Plant Cell*, 17(10), 2676-92.
- Wang, Y., Wang, Y., Ji, K., Dai, S., Hu, Y., Sun, L., Leng, P. (2013). The role of abscisic acid in regulating cucumber fruit development and ripening and its transcriptional regulation. *Plant Physiology and Biochemistry*, 64(1), 70-79.
- Wen, B., Nieuwland, J., Murray, J. a H. (2013). The Arabidopsis CDK inhibitor ICK3/KRP5 is rate limiting for primary root growth and promotes growth through cell elongation and endoreduplication. *Journal of Experimental Botany*, 64(4), 1135-44.
- Wildermuth, M. C. (2010). Modulation of host nuclear ploidy: A common plant biotroph mechanism. *Current Opinion in Plant Biology*, 13(4), 449-458.
- Wu, J., Qasim, M. (2014). Comparative cytological and transcriptomic analysis of pollen development in autotetraploid and diploid rice. *Plant Reproduction*, 181-196.
- Wuyts, N., Massonnet, C., Dauzat, M., Granier, C. (2012). Structural assessment of the impact of environmental constraints on arabidopsis thaliana leaf growth: A 3D approach. *Plant, Cell and Environment*, 35(9), 1631-1646.
- Xiao, H., Radovich, C., Welty, N., Hsu, J., Li, D., Meulia, T., van der Knaap, E. (2009). Integration of tomato reproductive developmental landmarks and expression profiles, and the effect of SUN on fruit shape. *BMC Plant Biology*, 9, 49.
- Yang, X. Y., Wang, Y., Jiang, W. J., Liu, X. L., Zhang, X. M., Yu, H. J., Liu, G. Q. (2013). Characterization and expression profiling of cucumber kinesin genes during early fruit development: Revealing the roles of kinesins in exponential cell production and enlargement in cucumber fruit. *Journal of Experimental Botany*, 64(14), 4541-4557.
- Yano, A., Kodama, Y., Koike, A., Shinya, T., Kim, H.-J., Matsumoto, M., Sano, H. (2006). Interaction between methyl CpG-binding protein and ran GTPase during cell division in tobacco cultured cells. *Annals of Botany*, 98(6), 1179-87.
- Yin, K., Ueda, M., Takagi, H., Kajihara, T., Aki, S. S., Nobusawa, T. (2014). A dual-color marker system for in vivo visualization of cell cycle progression in Arabidopsis. *Plant Journal*, 80, 541-552.
- Zhang, N., Brewer, M. T., van der Knaap, E. (2012). Fine mapping of fw3.2 controlling fruit weight in tomato. *Theoretical and Applied Genetics*, 125(2), 273-84.

Zhao, Z., Andersen, S. U., Ljung, K., Dolezal, K., Miotk, A., Schultheiss, S. J., Lohmann, J. U. (2010). Hormonal control of the shoot stem-cell niche. *Nature*, 465(7301), 1089–1092.

Zúñiga-Mayo, V. M., Reyes-Olalde, J. I., Marsch-Martinez, N., de Folter, S. (2014). Cytokinin treatments affect the apical-basal patterning of the *Arabidopsis* gynoecium and resemble the effects of polar auxin transport inhibition. *Frontiers in Plant Science*, 5, 191.

Liste des abréviations

%:	Pourcent
°C:	Degrés Celsius
µl:	MicroLitre
µM:	Micro Molaire
µm:	MicroMètre
µg :	MicroGramme
3D :	3 dimensions
Av. J.-C :	Avant Jésus Christ
ADN:	Acide Desoxyribo-Nucléique
APC:	Anaphase Promoting Complex
ARF:	Auxin response factor
ARN:	Acide Ribo Nucléique
AS:	Antisens
ATP:	Adenosine Tri-Phosphate
C:	quantité d'ADN (1C= cellule haploïde)
CCS52A :	Cell cycle Switch 52A
CDK:	Cyclin Dependant Kinase
cm:	Centimètre
CNR:	Cell Number Regulator
CYC :	Cycline
Cv :	Cultivar
DAPI:	4',6'-DiAmidino-2-PhénylIndole
DSN :	Duplex-Specific Nuclease
EGF:	Epidermic growth factor
ERF:	Ethylene Response Factor
ETR:	Ethylene Receptor
Ex:	Exemple
FAO:	Food and Agriculture Organization
FISH:	Fluorescence <i>In Situ</i> Hybridization
FW2.2:	Fruit Weight2.2
G:	Gap phase
g:	Gramme
GBF:	Genomics and Biotechnology of Fruit
GFP:	Green Fluorescence Protein
H:	Heure
HPP :	Hour post polinization
IM :	Index Mitotique

INRA:	Institut National de Recherche Agronomique
ie:	intern epiderm
IE:	index d'endoreduplication
JAA :	Jours Après Anthèse
KRP:	Kip-Related Protein
km:	Kilomètre
L:	Litre
M:	Molaire
m:	mésocarpe
MA:	phase méiotique
mL:	MilliLitre
mm:	Millimètre
MT :	Micro-Tom
OE:	Over-expression
oe :	Outer epiderm
PCR:	Polymerase Chain Reaction
pH:	potentiel Hydrogène
pb :	paire de base
PMA:	interphase pré-méiotique
Q-PCR:	Quantitative - Polymerase Chain Reaction
QTL :	Quantitative Trait Loci
R&D:	Research and Development
RNAseq:	Séquençage d'ARN
RT-qPCR:	Reverse transcriptase quantitative Polymerase Chain Reaction
rpm:	rotation par minute
S :	Synthèse d'ADN
S. :	<i>Solanum</i>
SCP:	Stade microspore simple
SVF:	Serum de Veau Foetal
vb :	Vascular bounds
V/V:	Volume/Volume
Var :	Variété
WT:	Wild Type
WVA106:	West Virginia 106
XET :	Xyloglucan-endo-transglucosylases
XTH :	Xyloglucan-hydrolases
ZN27:	Zhong Nong 27
ZT:	Zeitgeber Times

Tables des figures

<u>Figure 1:</u> Représentation des 4 groupes principaux de végétaux (A) Algues brunes (B) Algues rouges, (C) algues vertes, (D) Plantes terrestres.....	8
<u>Figure 2:</u> <i>Archeafructus sinensis</i> est le fossile d'angiosperme le plus ancien retrouvé. (A) Illustration de la plante dans son entier. (B) Fossile d' <i>Archeafructus sinensis</i> . (C) Agrandissement de l'organe floral d' <i>Archeafructus sinensis</i>	8
<u>Figure 3:</u> Représentation schématique des principales caractéristiques des monocotylédones (adaptée de www.larousse.fr).....	10
<u>Figure 4:</u> Représentation schématique des principales caractéristiques des dicotylédones (adaptée de www.larousse.fr).....	10
<u>Figure 5:</u> Schéma structurale d'une coupe longitudinale de fleur (tiré de www.larousse.fr).....	10
<u>Figure 6:</u> Représentation schématique de l'évolution de l'ovaire en fruit chez différents espèces. (adaptée de Karlova <i>et al.</i> , 2014).....	16
<u>Figure 7:</u> Régulation du cycle cellulaire. (A) Complexes CDK/Cyc spécifiques des différentes phases. (B) Hormones contrôlant la transition des différentes phases. (Scholes <i>et al.</i> , 2015).....	18
<u>Figure 8:</u> Différentes phases composant la mitose dans des cultures cellulaires de tabac. (tiré de Yano <i>et al.</i> , 2006).....	20
<u>Figure 9:</u> Représentation des différents plans d'orientation des divisions cellulaires La surface externe de l'organe correspond au-dessus de la cellule.....	20
<u>Figure 10:</u> Fruits d' <i>Arabidopsis thaliana</i> . (A) Photographie d'un fruit non mature. La barre représente 1 mm (B) Coupe transversale d'un fruit. (issu de Roeder <i>et al.</i> , 2005).....	24
<u>Figure 11:</u> Péricarpe du grain de riz. (Tiré de Uchiumi <i>et al.</i> , 2010).....	26
<u>Figure 12:</u> Comparaison morphologique du nombre de cellules et de leurs aires moyennes de 2 cultivars de concombre. (A) Comparaison morphologique. (B) Comparaison de l'évolution du nombre de cellule en fonction des stades de développement. (C) Evolution de l'aire des cellules en fonction des stades de développement. (Yang <i>et al.</i> , 2013).....	26

- Figure 13: Analyse du développement du fruit de physalis chez 3 variétés. (A) Caractéristiques morphologiques des fruits des 3 variétés. (B) Caractéristiques morphologiques des différents stades de développement du fruit de physalis. (C) Analyse du nombre de cellules en fonction du stade de développement. (D) Analyse de la taille cellulaire en fonction du stade de développement (Li *et al.*, 2015).....28
- Figure 14: Observation histologique d'une coupe transversale d'un péricarpe de poivron.30
- Figure 15: Schéma représentant les différents types d'endopolyploïdisation.....36
- Figure 16: (A) Différence entre cycle cellulaire et endocycle. (B) Cytogramme de noyaux issus de péricarpe de tomate de 30 JAA permettant la visualisation des différentes populations de noyaux.....38
- Figure 17: Phénomène d'endoréduplication dans les fruits charnus. Le nombre maximum d'endocycle déterminé durant la maturation des fruits charnus est corrélé avec la durée de croissance du fruit. (Tiré de Chevalier *et al.*, 2011).....42
- Figure 18: Stade de développement du pollen. (A) Interphase pré-méiotique, (B): Phase méiotique avec les chromosomes localisé sur le plan équatorial, C: stade microspore simple (Wu *et al.*, 2014).....46
- Figure 19: Analyse de l'expression différentielle des gènes entre du pollen diploïde et du pollen autotétraploïde. (Wu *et al.*, 2014).....46
- Figure 20: Arbre phylogénétique des différentes espèces de *Solanum* apparentées à *Solanum lycopersicum* (Tiré de Viquez-Zamora *et al.*, 2014).....56
- Figure 21: Stade de développement de la fleur de tomate (adapté de Brukhin *et al.*, 2003).....58
- Figure 22: Structure d'un fruit de tomate. (A) Coupe transversale d'un fruit de tomate grappe à maturité. La barre représente 1 cm. (B) Coupe au Technovit d'un péricarpe de tomate à 30 JAA la barre représente 300µm.....60
- Figure 23: Schéma représentant les différents processus impliqués dans la croissance du fruit de tomate au cours du développement. (Tirée de Gillaspay *et al.*, 1993).....60
- Figure 24: Cartographie des niveaux de ploïdie d'un péricarpe de fruit de 30 JAA. (a) Coupe transversale de péricarpe fixé au Technovit. (b) Distribution des index moyens d'endoréduplication en fonction des assises. (c) Pourcentage des différents niveaux de ploïdie en fonction des assises cellulaires. (Tiré de Bourdon *et al.*, 2011).....68

Figure 25 : Régulation génétique de l'endoréduplication (tiré de Chevalier *et al.*,2015).
.....70

Figure 26: (A) Analyse par RNA FISH de l'ARN 5,8S localisé dans le nucléole en fonction des tailles de noyaux.70

Figure 27: Phénotype des 2 cultivars utilisés pour les différentes analyses. (A) Micro-Tom possède une croissance déterminées et des inflorescences en corymbe. (B) WVA106 possède une croissance indéterminées et des inflorescences en grappes. (C) Schéma des différents types d'inflorescences.....78

Figure 28: Cinétique du diamètre des fruits au cours de leurs développements. (A) Evolution du diamètre du fruit de WVA106. (B) Evolution du diamètre du fruit de Micro-Tom. N=5 pour les stades avant anthèse (du stade 11 au stade 20) et 0 JAA pour ces stades les fruits ont été récoltés. N=10 pour les stades 1 JAA à 35 JAA pour ces stades les fruits n'ont pas été récoltés, le suivi du diamètre se fait donc sur les mêmes fruits. JAA: jours après anthèse. Les barres représentent l'écart-type.....80

Figure 29: Cinétique du diamètre des fruits durant les stades précoces chez WVA106 et Micro-Tom. N=5 pour les stades 11 à 0 JAA pour ces stades les fruits ont été récoltés .N=10 pour les stades entre 1 et 5 JAA pour ces stades les fruits n'ont pas été récoltés, le suivi du diamètre se fait donc sur les mêmes fruits. Les barres représentent l'écart-type. (Données similaires à la figure 28).....82

Figure 30: Evolution de l'épaisseur du péricarpe (trait plein) ainsi que du nombre d'assise cellulaire dans le péricarpe de WVA106 (histogramme). N=4. Les barres représentent l'écart -types.....84

Figure 31: Cinétique de l'aire moyenne des cellules (A) Analyse de l'aire cellulaire moyenne pour chaque assise durant le développement précoce. Pour les stades avant anthèse l'aire cellulaire a été calculée via un logiciel : Cellset. A partir de 0JAA l'aire des cellules de E1, de E2/E3 et de I1 a été calculé avec la formule de l'aire d'un quadrilatère tandis que l'aire des cellules du mésocarpe et de I2 a été calculée avec la formule de l'aire d'une ellipse. E1 : l'épiderme externe. E2/E3: sous épidermes externes. I1: l'épiderme interne. I2: le sous épiderme interne. La barre en pointillée est la limite entre les 2 types d'analyses effectuées. N=2 les barres représentent la moyenne des écart-types. (B) Illustration de l'augmentation de l'aire des cellules pour les stades 0JAA, 2JAA et 4JAA.....86

Figure 32: Evolution de la distance péricline et anticline en fonction du jour et de la nuit pour les différentes assises analysées. Le jour 1 et la nuit 1 correspond au stade 3 JAA, le jour 2 et la nuit 2 correspond au stade 4 JAA. 3 catégories de distance sont analysées : les petites cellules (cellules ayant une petite distance péricline ou anticline), les moyennes cellules (cellules ayant une moyenne distance péricline ou anticline) et les grandes cellules (cellules ayant une grande distance péricline ou anticline). Les différentes catégories ont été créées en prenant en compte la moyenne des distances ainsi que l'écart-type pour chaque assise. E1 : épiderme, E2/E3 : sous épiderme externe, C : mésocarpe, I2 : sous épiderme interne, I1 : endoderme. N=2 les barres représentent l'écart-type.....88

Figure 33: Evolution de la distance péricline et anticline en fonction du jour et de la nuit pour les différentes assises analysées. Le jour 1 et la nuit 1 correspond au stade 3JAA pour un fruit de Micro-tom. 3 catégories de distance sont analysées : les petites cellules (cellules ayant une petite distance péricline ou anticline), les moyennes cellules (cellules ayant une moyenne distance péricline ou anticline) et les grandes cellules (cellules ayant une grande distance péricline ou anticline). Les différentes catégories ont été créées en prenant en compte la moyenne des distances ainsi que l'écart-type pour chaque assise. E1 : épiderme, E2/E3 : sous épiderme externe, C : mésocarpe, I2 : sous épiderme interne, I1 : endoderme. N=2 les barres représentent l'écart-type.....92

Figure 34: Comparaison de l'aire moyenne cellulaire en fonction des assises pour des fruits de WVA106 et Micro-Tom âgés de 3JAA. Les barres représentent l'écart-type. N=2 ** statistiquement différent p-value<0,001 (T-test).....94

Figure 35: Analyse sur 48h de l'évolution de l'index mitotique chez un fruit de WVA106 âgés de 3JAA. N=4 les barres représentent l'écart-type. ZT : Zeitgeber times (ZT=0 et ZT=24 correspondent aux lever du soleil, ZT=16 et ZT=32 correspondent aux coucher du soleil).....96

Figure 36: Caractérisation du rythme jour/nuit de la synchronisation partielle des divisions cellulaires chez WVA106. (A) analyse sur les stades précoces de l'augmentation de l'index mitotique durant le crépuscule (ZT=16: crépuscule). (B) Analyse en fonction des jours courts ou longs de l'évolution de l'index mitotique avant et après le coucher du soleil. JAA : jours après anthèse. ZT : zeitgeber times, ZT=0 correspondant au lever du soleil. N=4 les barres représentent l'écart-type...96

Figure 37: Evolution de l'index mitotique en fonction des heures dans le péricarpe d'un fruit de Micro-tom âgés de 3JAA. ZT : Zeitgeber times. * statistiquement différent p-value<0.001. N=4 les barres représentent l'écart-type.....98

Figure 38: Caractérisation des divisions cellulaires chez WVA106. (A) Estimation du nombre de cellule en fonction des assises avant et après anthèse. Les barres représentent les bornes inférieures et supérieures de la gamme. (B) L'index mitotique globale et de l'orientation des divisions cellulaires durant les stades précoces du développement du fruit de WVA106. Les index mitotiques obtenus correspondent à la moyenne des index mitotiques avant et après le coucher du soleil. JAA: jours après anthèse N=4 les barres représentent l'écart-types.....98

Figure 39 : Caractérisation des divisions cellulaires (Orientation et index mitotique) pour chaque assise du péricarpe de fruit de WVA106 âgés de 3 JAA et 4 JAA. Rad: Radiale, Tang: tangentielle, IM: index mitotique JAA : Jours après anthèse. Les index mitotiques correspondent à la moyenne sur 24h . N=4.....102

Figure 40: Divisions cellulaires (Orientation et index mitotique) pour chaque assise du péricarpe de fruit de Micro-tom et WVA106 âgés de 3JAA. Rad: Radiale, Tang: tangentielle, IM: index mitotique JAA : Jours après anthèse. Les Index mitotiques correspondent à la moyenne sur 24h. N=4.....102

Figure 41: Endoréduplication chez Micro-tom et WVA106. (A) Analyse du niveau de ploïdie moyen en fonction des stades de développement. (B) Analyse des différents niveaux de ploïdie en fonction du développement chez WVA106. (C) Analyse des différents niveaux de ploïdie en fonction du développement chez Micro-tom. JAA: jours après anthèse, C: quantité d'ADN (1C= cellule haploïde). Les barres représentent l'écart-type. Pour les stades avant 0 JAA inclus, l'ovaire entier a été analysé, pour les stades entre 1 et 4 JAA seul le péricarpe a été analysé. N=5.....104

Figure 42: Fréquence des différents niveaux de ploïdie dans des tissus endorédupliqués (ovaire ou jeune fruit de : haricot, courgette, concombre, cerise, piment pêche et tabac) et non endorédupliqués (ovaire ou jeune fruit de : pensée, kiwi, laurier rose, dipladénia, pétunia, jasmin).....106

Figure 43: Exemple de relevés de l'index mitotique en fonction de la durée des divisions cellulaires théoriques. (A) Durée de 1h. (B) Durée de 2h.....108

Figure 44: Evolution du péricarpe post-anthèse chez un fruit de WVA106. JAA= Jours après anthèse. Les barres représentent 10µm. Fixation Gluta/Osmium/Epon.....116

Figure 45: Schéma récapitulatifs des processus cellulaires présent dans les différentes assises analysées avant et après anthèse. IM : Index mitotique.....118

Figure 46: Schéma représentant les étapes de transcription des ARN avec un empaiquetage progressive des ARN par des protéines chaperones avant la sortie du noyau (Katahira 2015).....136

Figure 47: Schéma récapitulatif de l'obtention du matériel, du séquençage et de l'analyse bio-informatique.....138

Figure 48: Schéma des différents modules informatiques contenus dans TRINITY et de leurs résultats (Adapté de Manfred et al., 2013).....140

Figure 49: Schéma représentant la probabilité de séquencer des contaminants. Boules bleues: transcrits de tomate, boules rouges: transcrits de contaminant. P (rouge): probabilité de tirer une boule rouge.....143

Figure 50: Dynamique de l'observation des contigs. (A) Distribution des coefficients de corrélation de Spearman entre l'évolution des nombres de reads des différents contigs et la série décroissante (4,3,2,1). Une forte corrélation positive impliquera donc une évolution décroissante de ces quantités. Une corrélation proche de zéro impliquera une dynamique non monotone de ces quantités. \nearrow : $4C > 8C > 16C > 32C$ \searrow : $4C < 8C < 16C < 32C$. (B) Exemples d'évolutions du nombre de reads pour chaque contigs en fonction des niveaux de ploïdie pour différents coefficients de Spearman144

Figure 51: Distribution du nombre de reads cumulées en fonction du coefficient de Corrélation de Spearman des différents contigs. Le carré bleu correspond aux contigs possédant une dynamique $4C < 8C < 16C < 32C$, le carré rouge correspond aux contigs possédant une dynamique $4C > 8C > 16C > 32C$144

Figure 52: Importance des différents contigs non cartographiés en fonction des niveaux de ploïdie. Coeff spear : Coefficient de corrélation de Spearman.....146

Figure 53: Diagrammes de Venn montrant le nombre de gènes différentiellement exprimés selon les niveaux de ploïdie. (A) comparaison des gènes des analyses 4C/8C, 4C/16C et 4C/32C. (B) Comparaison des gènes des analyses séparées d'un endocycle (4C/8C, 8C/16C et 16C/32C). (C) comparaison des gènes des analyses séparées de 2 endocycles (4C/16C et 8C/32C).....154

Figure 54: Distribution des rapports d'expression pour les comparaisons entre 2 niveaux de ploïdie séparés par 1 endocycle (4C/8C; 8C/16C et 16C/ 32C) en fonction de d'intervalle d'expression différentielle. C : quantité d'ADN au sein d'un noyau sachant que 1C correspond à une cellule haploïde.....156

Figure 55: Distribution des résultats des rapports d'expression pour les comparaisons entre 2 niveaux de ploïdies en fonction d'un intervalle d'expression différentielle (A) Comparaison entre 2 niveaux de ploïdie séparé de 2 endocycles (4C/16C; 8C/ 32C). (B) Comparaison entre 2 niveaux de ploïdie séparé de 3 endocycles (4C/32C) C : quantité d'ADN au sein d'un noyau sachant que 1C correspond à une cellule haploïde.....158

Figure 56: Schéma représentant le pourcentage de gènes surexprimés (rouge) et sous-exprimés (bleu) pour différents processus biologiques pour les comparaisons 4C/16C et 4C/32C.....160

Figure 57: Schéma représentant le pourcentage des gènes surexprimés (en rouge) et sous-exprimés (en bleu) pour différents processus moléculaires des 2 grandes fonctions « noyaux(synthèse et dégradation des ARN/ADN) » et « Acides aminés/synthèse et dégradation des protéines ».....162

Figure 58: Cartographie des niveaux de ploïdie d'un péricarpe de fruit de 30 JAA. (a) Tiré de Bourdon et al., 2011).....174

Figure 59: Récapitulatif du sens d'expansion associé aux différents plans de divisions.....178

Figure 60:Exemple d'images acquises au microscope. (A) Marquage uniquement au calcofluor. (B) marquage au DAPI et calcofluor pour l'analyse de l'index mitotique.....196

Figure 61: Exemple de photo acquise pour l'analyse du diamètre du fruit. (A) fruit de 1JAA de WVA106. (B) fruit de 1 JAA de Micro-Tom.....202

Figure 62: Exemple de cytogramme obtenu lors de l'analyse de cytométrie en flux (fruit de WVA106 de 30 JAA).....204

Tables des tableaux

Tableau 1: Bilan des différents processus impliqués dans la croissance des fruits de différentes espèces végétales.....29

Tableau 2: Impact de la ploïdie sur les processus métaboliques. (Tiré de Wildermuth et al.,2010).....47

Tableau 3: Récapitulatif du rôle et de l'impact de la polyploïdie et de l'endopolyploïdie au niveau de la transcription globale mais aussi au niveau de l'identité cellulaire.....49

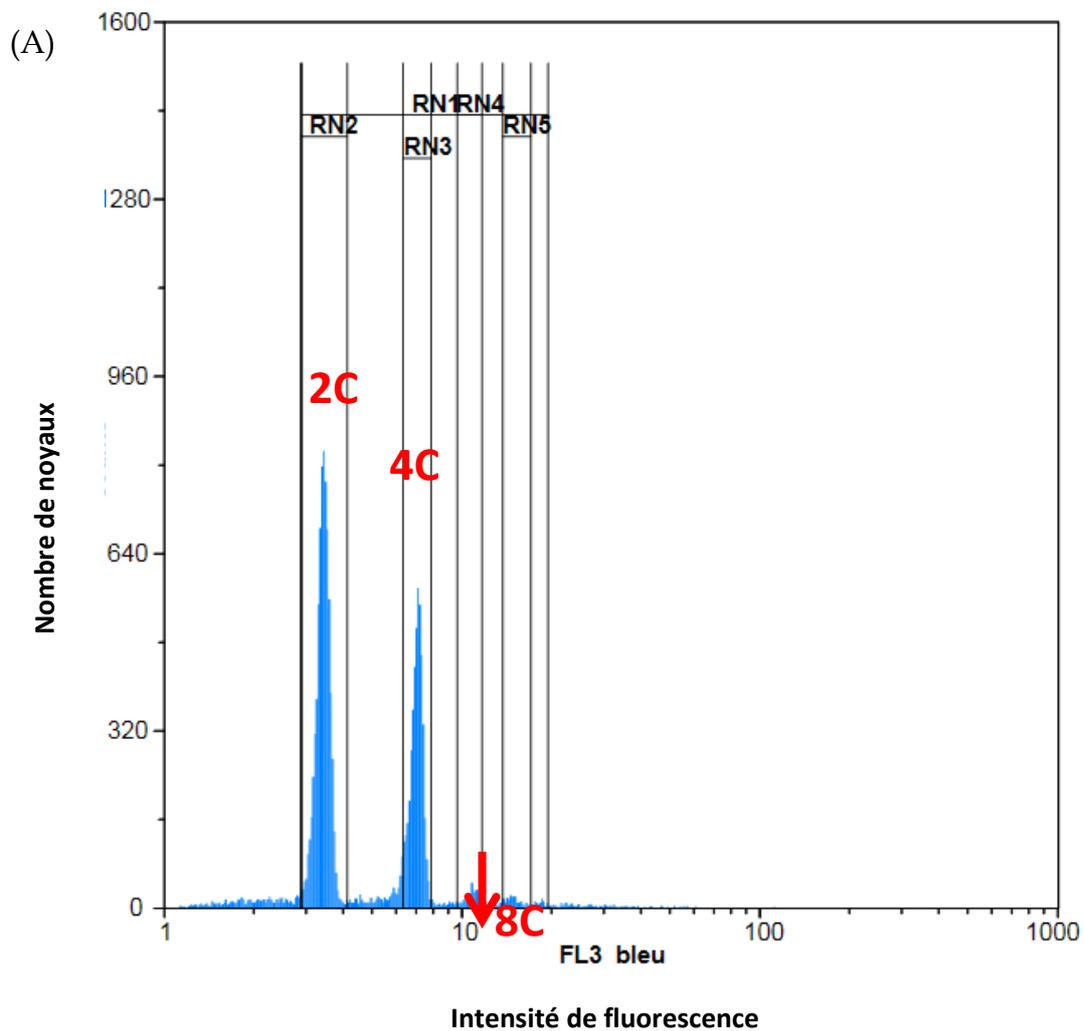
Tableau 4: Résultats de la modélisation de la croissance du fruit chez WVA106 en prenant en compte l'index mitotique et l'expansion cellulaire.....110

Tableau 5: Résultat de la modélisation de la croissance du fruit chez WVA106 avec une expansion cellulaire égale à 0.....110

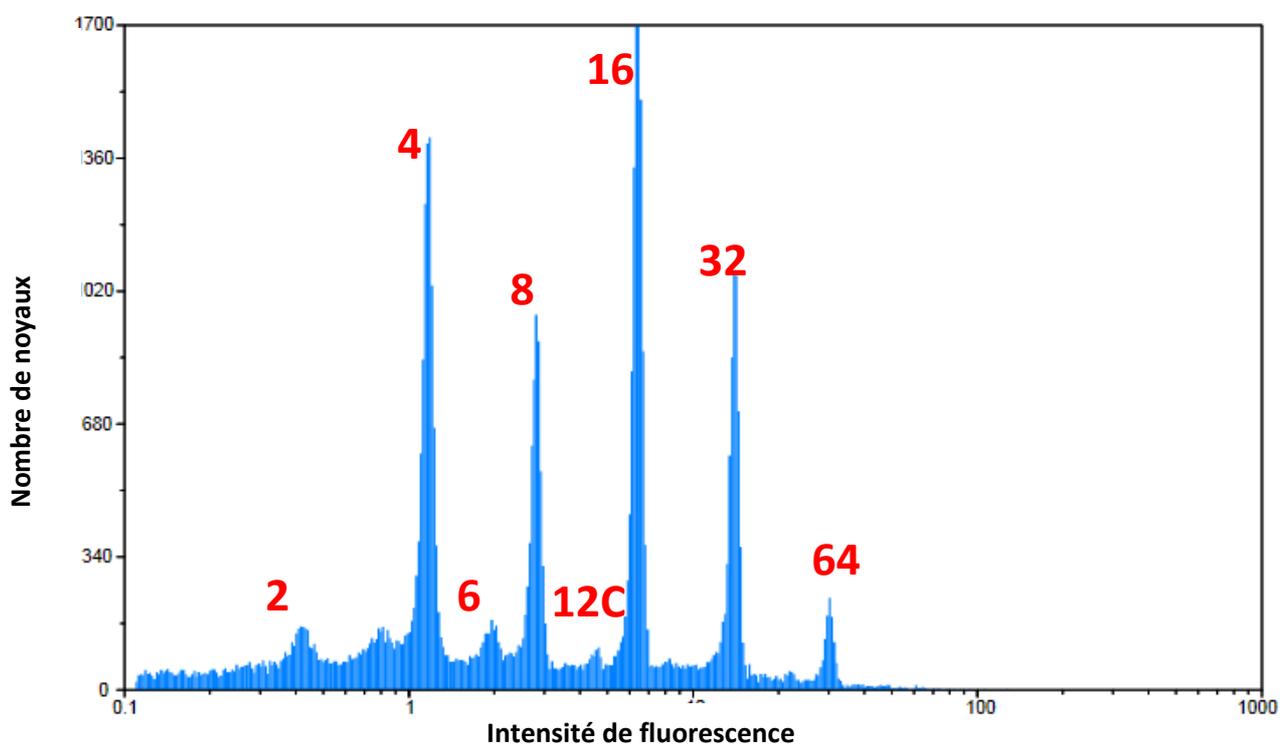
<u>Tableau 6:</u> Résultats de la modélisation de la croissance du fruit chez Micro-Tom en prenant en compte uniquement l'index mitotique.....	112
<u>Tableau 7:</u> Concentration des ARN totaux en fonction de chaque niveau de ploïdie pour les différents réplicats ainsi que pour la moyenne des 4 réplicats.....	142
<u>Tableau 8:</u> Pourcentage de reads non cartographiés sur le génome de tomate en fonction des niveaux de ploïdies.....	142
<u>Tableau 9:</u> Nombre et pourcentage de gènes possédant minimum 1 read en fonction des niveaux de ploïdie.....	152
<u>Tableau 10:</u> Nombre de gènes de tomate détectés par le logiciel DEseq2 comme ayant une expression différentielle pour chaque comparaison entre 2 niveaux de ploïdie.....	152
<u>Tableau 11:</u> Localisation des gènes surexprimés et sous-exprimés sur les différents chromosomes de la tomate. Chr: Chromosome, Mb: Méga base; X: nombre de gènes présents uniquement dans l'analyse 4Cvs16C; X: nombre de gènes présents uniquement dans l'analyse 4Cvs32C; X: nombre de gènes présents dans les analyses 4Cvs16C et 4Cvs32C; X : nombre de gènes présents dans les analyses 4Cvs8C; 4Cvs16C et 4Cvs32C.....	154

Annexes

Annexe 1: Cytogramme du péricarpe de tomate avec la présence d'un pic intermédiaire entre le 4C et le 8C (A) avant anthèse stade 18 (B) Après anthèse stade 17JAA



(B)



Annexe 2 (page 235 à 264) : Liste des Gènes détectés par DESeq2 pour les différentes comparaisons. Les gènes sont classés en fonction du rapport brute de DESeq2 c'est-à-dire en fonction du log2FoldChange correspondant au logarithme de base 2 du rapport conditionB/conditionA.

ID: identifiant Solgenomics network. baseMean: moyenne des counts divisé par le size factor (est un quotient prenant en compte le nombre de reads par gènes mais aussi l'ensemble des gènes pour chaque condition). Log2FoldChange : Log 2 du ratio conditionB/conditionA.,lfcSE : Erreur standard. Stat: résultats statistiques du test de Wald. : padj : pvalue ajustée en utilisant le test multiple de Benjamini-Hochberg qui contrôle le FDR (False Discovery Rate)

4Cvs8C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc12g089300.1	52,18973387	3,258659687	0,6701474	4,86260138	1,16E-06	3,24E-03	Gibberellin-regulated protein 2
Solyc07g051940.2	57,0920571	-3,93846962	0,75347428	-5,22707908	1,72E-07	9,64E-04	Alpha-humulene/(-)-(E)-beta-caryophyllene synthase
8Cvs16C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc01g006540.2	207,6031661	2,279515515	0,49644597	4,59166885	4,40E-06	7,55E-03	Lipoxygenase
Solyc10g075070.1	101,8609839	-2,272710187	0,50095322	-4,53677129	5,71E-06	7,79E-03	Non-specific lipid-transfer protein
Solyc08g068150.2	183,6434726	-2,333074842	0,47291704	-4,93337025	8,08E-07	2,21E-03	BURP domain-containing protein
Solyc02g084390.2	40,64130632	-2,669494444	0,59573325	-4,48102307	7,43E-06	8,11E-03	Kinesin like protein
Solyc07g026660.2	1779,89177	-2,704171336	0,547073	-4,94298076	7,69E-07	2,21E-03	Unknown Protein
Solyc05g056370.2	36,57190523	-2,751025055	0,61699639	-4,45873765	8,24E-06	8,18E-03	Receptor like kinase
Solyc07g017780.2	69,81700571	-2,76428371	0,57425332	-4,81370087	1,48E-06	3,23E-03	H-ATPase
Solyc04g005910.2	16,24644983	-2,952896216	0,65589111	-4,50211353	6,73E-06	8,11E-03	Receptor like kinase,
Solyc05g051750.2	42,16792327	-2,962770512	0,64811152	-4,57138996	4,84E-06	7,55E-03	Prosystemin
Solyc00g008570.2	11108,62563	-3,0381829	0,60828156	-4,99469838	5,89E-07	2,21E-03	Unknown Protein
Solyc08g007210.2	39,56346439	-3,370034826	0,6248711	-5,39316804	6,92E-08	7,56E-04	Hydroxycinnamoyl CoA shikimate/quinate hydroxycinnamoyltransferase-like protein
16Cvs32C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc00g060810.2	61,71879599	1,530431141	0,28420528	5,38494963	7,25E-08	2,08E-04	Major latex-like protein
Solyc07g005310.1	2302,420353	1,235622899	0,19404755	6,36762961	1,92E-10	2,76E-06	Unknown Protein
Solyc03g119060.2	104,0648049	-1,204870521	0,2552221	-4,72087061	2,35E-06	3,07E-03	Alpha-dioxygenase 2
Solyc07g007800.2	30,03729437	-1,365101685	0,28446395	-4,79885656	1,60E-06	2,29E-03	Adiponectin receptor
Solyc08g068150.2	46,88738757	-1,400106641	0,28031214	-4,9948127	5,89E-07	9,40E-04	BURP domain-containing protein
Solyc01g095930.2	592,6652559	-1,433687552	0,24785372	-5,78441011	7,28E-09	4,70E-05	O-acyltransferase WSD1
Solyc10g075090.1	94,3641098	-1,457744538	0,27498241	-5,30122839	1,15E-07	2,75E-04	Non-specific lipid-transfer protein
Solyc08g076720.2	243,8670567	-1,458512539	0,27883799	-5,23068087	1,69E-07	3,03E-04	Uncharacterized ABC transporter ATP-binding protein
Solyc10g080840.1	37,48637061	-1,492754173	0,28463044	-5,24453458	1,57E-07	3,03E-04	Cytochrome P450
Solyc12g006520.1	97,70072958	-1,544198821	0,26931004	-5,73390728	9,81E-09	4,70E-05	Cycloartenol synthase
Solyc05g032700.2	45,00238061	-1,606347497	0,28440288	-5,64814081	1,62E-08	5,82E-05	Unknown Protein

4Cvs16C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc12g089300.1	143,5876125	4,808562291	0,500092762	9,615340703	6,89E-22	2,22E-18	Gibberellin-regulated protein 2
Solyc03g083900.2	54,97130001	4,490904355	0,667804297	6,724880894	1,76E-11	7,07E-09	Laccase-22
Solyc05g010340.2	51,52800916	4,036975113	0,627693585	6,431442367	1,26E-10	3,54E-08	Uridine kinase
Solyc03g119240.2	23,45098041	3,957216303	0,72594124	5,45115236	5,00E-08	6,50E-06	Receptor-like kinase
Solyc09g097870.2	353,5638829	3,937109609	0,531983188	7,400815854	1,35E-13	7,26E-11	Transcription factor
Solyc08g078460.2	20,27208699	3,707318135	0,734529594	5,0472005	4,48E-07	4,35E-05	Inositol 2-dehydrogenase like protein-binding domain
Solyc02g031940.1	137,8931651	3,679111579	0,553686725	6,644753098	3,04E-11	1,09E-08	Pathogenesis-related protein-like protein
Solyc12g100330.1	20,45236122	3,643307851	0,73929791	4,928064586	8,30E-07	7,58E-05	Cytosine-specific methyltransferase
Solyc05g012020.2	51,78169421	3,391263042	0,716049462	4,736073722	2,18E-06	1,73E-04	MADS-box transcription factor MADS-MC
Solyc06g035440.2	26,13724281	3,36754096	0,698973274	4,817839371	1,45E-06	1,22E-04	Unknown Protein
Solyc01g111350.2	1676,041747	3,349380603	0,367630885	9,110716057	8,18E-20	1,50E-16	Endo-1 4-beta-xylanase
Solyc08g077230.2	45,47793276	3,302590894	0,59610909	5,540245819	3,02E-08	4,27E-06	Two-component response regulator ARR11
Solyc01g111340.2	112,4641138	3,287538454	0,581016684	5,658251378	1,53E-08	2,32E-06	Phosphatidylinositol-specific phospholipase c
Solyc12g013820.1	67,10287183	3,220927254	0,558959509	5,762362393	8,29E-09	1,48E-06	Ubiquitin-conjugating enzyme 23
Solyc12g089290.1	86,97910381	3,146921787	0,623065149	5,050710652	4,40E-07	4,32E-05	Receptor expression-enhancing protein 3
Solyc08g077870.2	14,13023791	3,13156319	0,754878128	4,148435454	3,35E-05	1,74E-03	Unknown Protein
Solyc08g067270.2	16,29942217	3,097362075	0,739546645	4,188190284	2,81E-05	1,50E-03	Unknown Protein
Solyc03g098100.2	89,32297545	3,067178474	0,604094614	5,077314719	3,83E-07	3,85E-05	Reductase 2
Solyc01g057730.1	14,33656393	3,065651571	0,756750128	4,051075058	5,10E-05	2,52E-03	Unknown Protein
Solyc12g013700.1	14,36980723	3,060897798	0,756745437	4,044818306	5,24E-05	2,55E-03	Aluminum-induced protein-like protein
Solyc12g010800.1	18,25714858	3,055958513	0,727555691	4,20030872	2,67E-05	1,45E-03	BZIP transcription factor family protein
Solyc08g066700.2	610,3072512	3,021333859	0,392469979	7,698254688	1,38E-14	8,87E-12	Polyribonucleotide nucleotidyltransferase
Solyc08g075320.2	12,08132845	3,00524828	0,756893941	3,970501174	7,17E-05	3,33E-03	Cytochrome P450
Solyc08g005770.2	175,726557	2,987335326	0,525981271	5,679546956	1,35E-08	2,09E-06	Alcohol acetyltransferase
Solyc10g084000.1	19,8890969	2,935514754	0,723599525	4,056822391	4,97E-05	2,49E-03	Heavy-metal-associated domain-containing protein-like
Solyc05g008220.2	11,8060681	2,916709728	0,758758311	3,844056384	0,000121017	5,17E-03	Unknown Protein
Solyc08g078650.2	82,43141022	2,911707857	0,554866927	5,247578685	1,54E-07	1,72E-05	Glycosyl transferase family 8 glycogenin
Solyc04g064610.2	26,26054844	2,892172316	0,689628787	4,193810307	2,74E-05	1,47E-03	RAG1-activating protein 1 homolog
Solyc03g083030.2	92,63923739	2,887271287	0,641420754	4,50136867	6,75E-06	4,46E-04	Protein ABIL1
Solyc04g050050.2	13,14035282	2,878507453	0,746316646	3,856951962	0,00011481	4,99E-03	Calmodulin-binding protein
Solyc12g019010.1	159,1453161	2,838872976	0,603951424	4,700498856	2,60E-06	2,04E-04	Ubiquinone/menaquinone biosynthesis methyltransferase UbiE
Solyc06g082190.2	35,47178516	2,834684653	0,60961785	4,64993709	3,32E-06	2,48E-04	Serine/threonine/tyrosine kinase
Solyc07g063480.2	96,24519729	2,832436161	0,586161415	4,83217777	1,35E-06	1,16E-04	Pto-like, Serine/threonine kinase protein, resistance protein
Solyc10g086280.1	17,54647924	2,809167882	0,72563368	3,871330617	0,000108243	4,77E-03	Heavy metal-associated domain containing protein expressed
Solyc12g014570.1	19,72661299	2,803618272	0,714275995	3,925118991	8,67E-05	3,87E-03	Glycerophosphoryl diester phosphodiesterase family protein
Solyc08g066100.2	37,47547242	2,799296785	0,633308384	4,420116416	9,86E-06	6,10E-04	Phosphofructokinase family protein
Solyc07g052960.1	57,72018213	2,791266353	0,586995122	4,755178109	1,98E-06	1,59E-04	GRAS family transcription factor
Solyc02g030230.2	54,65205541	2,757409671	0,651410248	4,232984786	2,31E-05	1,28E-03	UDP-glucose 4-epimerase
Solyc01g107850.2	34,80667649	2,699567267	0,68202665	3,958155107	7,55E-05	3,46E-03	UDP-glucosyltransferase
Solyc10g038080.1	16,53702824	2,693742511	0,732239176	3,678774095	0,000234358	8,59E-03	Shikimate dehydrogenase
Solyc08g066690.2	227,4919274	2,690306537	0,41212398	6,527905852	6,67E-11	2,04E-08	Exostosin family protein
Solyc11g010730.1	100,2465848	2,681377101	0,462684411	5,795261391	6,82E-09	1,25E-06	Receptor-like kinase
Solyc11g064850.1	229,7480694	2,673855329	0,546267862	4,894769608	9,84E-07	8,73E-05	Os04g0226400 protein (Fragment)
Solyc08g079090.2	29,23359611	2,633363478	0,653954856	4,02682762	5,65E-05	2,73E-03	Laccase-22
Solyc01g103140.2	390,7898982	2,628521904	0,405862977	6,476377628	9,40E-11	2,75E-08	Voltage-gated chloride channel
Solyc12g088830.1	50,77142462	2,61106092	0,60055136	4,347772883	1,38E-05	8,08E-04	Myosin heavy chain-like
Solyc02g094030.2	53,14778537	2,606225352	0,584172903	4,461393773	8,14E-06	5,19E-04	Unknown Protein

4Cvs16C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc10g085230.1	128,8713585	2,585736495	0,497540843	5,197033637	2,02E-07	2,19E-05	UDP-glucosyltransferase
Solyc04g074850.2	350,0962573	2,581974724	0,390731874	6,60804735	3,89E-11	1,32E-08	Multidrug resistance protein mdtK
Solyc07g007420.2	123,097593	2,578915552	0,528212754	4,882342449	1,05E-06	9,24E-05	Leucine-rich repeat family protein
Solyc06g036240.1	26,54170576	2,574166614	0,670754331	3,837718959	0,000124182	5,26E-03	ABC transporter G family member 40
Solyc03g095850.1	21,7328986	2,549474162	0,701862642	3,632440324	0,000280754	9,98E-03	Peptide-N4-(N-acetyl-beta-glucosaminy)asparagine amidase A
Solyc12g013690.1	173,1201193	2,548760051	0,480971952	5,299186444	1,16E-07	1,35E-05	Monooxygenase FAD-binding protein
Solyc01g095470.2	169,0339675	2,494935432	0,40141584	6,215338767	5,12E-10	1,20E-07	Aldose 1-epimerase family protein
Solyc03g080100.2	93,47890478	2,49182259	0,511794253	4,868797523	1,12E-06	9,83E-05	Copper-translocating P-type ATPase
Solyc12g013580.1	25,3882209	2,48459067	0,655999877	3,787486489	0,000152179	6,12E-03	Peptidyl-prolyl cis-trans isomerase cyclophilin-type
Solyc09g082720.2	65,67043093	2,460514019	0,558855358	4,402774317	1,07E-05	6,55E-04	Aldo/keto reductase family protein
Solyc09g007860.2	47,08773914	2,41120165	0,548750764	4,39398322	1,11E-05	6,77E-04	Plant synaptotagmin
Solyc08g016440.2	46,78894292	2,401430676	0,592905864	4,05027311	5,12E-05	2,52E-03	Unknown Protein
Solyc10g081110.1	29,50406022	2,336927608	0,629346842	3,713258656	0,000204608	7,74E-03	RING finger family protein
Solyc05g012450.2	204,0647291	2,325128308	0,501266759	4,638504884	3,51E-06	2,58E-04	Dehydration-responsive family protein
Solyc03g116630.2	63,73528483	2,323084603	0,533425678	4,355029573	1,33E-05	7,85E-04	Unknown Protein
Solyc07g054060.2	49,44968846	2,313854145	0,588683057	3,930560118	8,47E-05	3,80E-03	Unknown Protein
Solyc10g024420.1	677,1664394	2,308282109	0,398719342	5,789240365	7,07E-09	1,28E-06	ABC transporter C family member 9
Solyc09g090360.2	42,56734626	2,308023739	0,592421708	3,895913517	9,78E-05	4,36E-03	Xenotropic and polytropic retrovirus receptor
Solyc05g056030.2	348,4038547	2,29636463	0,411508092	5,580363242	2,40E-08	3,47E-06	Patatin-like protein 3
Solyc08g077560.2	104,4759966	2,291176523	0,481348394	4,759913098	1,94E-06	1,57E-04	ATP binding / serine-threonine kinase
Solyc03g116180.1	268,5486033	2,288258375	0,467460194	4,89508712	9,83E-07	8,73E-05	Unknown Protein
Solyc04g015530.1	102,0311851	2,287496519	0,623691279	3,667674368	0,000244767	8,90E-03	Polygalacturonase A
Solyc01g065530.2	158,4329912	2,280864488	0,473869561	4,813274947	1,48E-06	1,24E-04	COBRA-like protein
Solyc03g116460.2	44,60209748	2,247494378	0,570410503	3,940134984	8,14E-05	3,68E-03	Aspartate racemase
Solyc04g071150.2	85,29509616	2,230825725	0,555880975	4,013135592	5,99E-05	2,88E-03	Cytochrome P450
Solyc02g062480.1	36,93756999	2,211834207	0,591332308	3,740425097	0,000183709	7,08E-03	Transposon Ty1-A Gag-Pol polyprotein
Solyc04g071780.2	155,4515957	2,200996419	0,569804771	3,862720236	0,000112131	4,91E-03	Cytochrome P450
Solyc08g079730.1	41,85657486	2,188268403	0,549775335	3,9802957	6,88E-05	3,22E-03	Mate efflux family protein
Solyc10g083720.1	193,8881886	2,186340994	0,475353088	4,599404207	4,24E-06	3,01E-04	Pyruvate kinase
Solyc10g081980.1	102,1635167	2,182598043	0,574030055	3,802236525	0,000143396	5,84E-03	Harpin-induced protein-like (Fragment)
Solyc06g007930.2	93,92167566	2,178853815	0,568671423	3,831481107	0,000127374	5,32E-03	Cytochrome b5
Solyc03g031860.2	170,1914218	2,145290211	0,557187501	3,850212374	0,000118015	5,08E-03	Phytoene synthase 1
Solyc03g111970.2	242,5125509	2,135429412	0,413944778	5,158730168	2,49E-07	2,54E-05	Cytochrome P450
Solyc11g009000.1	358,9952952	2,126559725	0,440422154	4,828457666	1,38E-06	1,17E-04	Carboxylesterase bioH
Solyc07g007410.2	714,4032217	2,120083801	0,368751629	5,7493544	8,96E-09	1,50E-06	Leucine-rich repeat family protein
Solyc09g005320.2	101,4913503	2,070968796	0,557710978	3,713336974	0,000204544	7,74E-03	E3 ubiquitin-protein ligase RNF34
Solyc01g091690.2	429,5317718	2,06431534	0,358860028	5,752424843	8,80E-09	1,50E-06	Dehydration-responsive family protein
Solyc06g050170.2	285,8960359	2,03795095	0,408088462	4,993895048	5,92E-07	5,52E-05	Potassium transporter
Solyc05g053210.2	768,7824819	2,037269576	0,428684345	4,752376898	2,01E-06	1,61E-04	CBL-interacting protein kinase 1
Solyc12g009000.1	78,0930087	2,024906314	0,491663261	4,118482051	3,81E-05	1,96E-03	Os07g0175100 protein (Fragment)
Solyc11g072320.1	149,4897261	2,021637483	0,479351984	4,217438435	2,47E-05	1,36E-03	Something about silencing protein 10, C-terminal
Solyc01g111970.2	296,8772511	2,013841819	0,438162109	4,596111302	4,30E-06	3,04E-04	Tyrosine-protein kinase transforming protein Src
Solyc04g077650.2	199,9211795	1,996575305	0,411900095	4,847231955	1,25E-06	1,08E-04	Serine carboxypeptidase 1
Solyc11g066820.1	172,4398306	1,979617104	0,543046347	3,645392544	0,000266984	9,57E-03	Cellulose synthase-like C6 glycosyltransferase family 2
Solyc01g057000.2	329,3528102	1,974682292	0,420590978	4,695018187	2,67E-06	2,08E-04	Universal stress protein family protein
Solyc03g120550.2	203,0107082	1,972460515	0,389771155	5,060560508	4,18E-07	4,14E-05	Peptide transporter 1
Solyc04g076940.2	71,22446511	1,962465603	0,534931863	3,66862724	0,000243856	8,89E-03	Unknown Protein
Solyc07g024000.2	222,027479	1,959433361	0,421205076	4,651969956	3,29E-06	2,47E-04	Dehydrogenase/ reductase 3
Solyc11g009010.1	67,55743357	1,945871052	0,501441398	3,880555255	0,000104218	4,62E-03	Hydrolase alpha/beta fold family protein

4Cvs16C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc12g098570.1	109,5853785	1,921866748	0,479459904	4,008399314	6,11E-05	2,92E-03	Receptor like kinase, RLK
Solyc11g072310.1	193,7593048	1,911222671	0,428391616	4,461391401	8,14E-06	5,19E-04	Gibberellin 20-oxidase-3
Solyc06g051800.2	720,6836979	1,87806024	0,503853503	3,727393434	0,00019347	7,43E-03	Expansin
Solyc01g107830.2	450,4853219	1,869823569	0,359923947	5,195051862	2,05E-07	2,19E-05	UDP-glucosyltransferase family 1 protein
Solyc05g007070.2	1125,240873	1,842454459	0,383812017	4,800408477	1,58E-06	1,31E-04	Alpha amylase 2 (IC)
Solyc12g011420.1	110,8525008	1,807533919	0,436410447	4,141820916	3,45E-05	1,79E-03	Integral membrane single C2 domain protein
Solyc04g009790.2	231,8634698	1,790244973	0,374911867	4,775108852	1,80E-06	1,46E-04	Multidrug resistance protein mdtK
Solyc01g107800.2	136,5348637	1,771799981	0,461064118	3,842849428	0,000121614	5,18E-03	Expressed protein (Fragment)
Solyc02g088260.2	278,4870375	1,769065728	0,436922359	4,04892469	5,15E-05	2,53E-03	Latex abundant protein 1
Solyc04g006970.2	1095,447447	1,761095313	0,33320459	5,285327295	1,25E-07	1,44E-05	Phosphoenolpyruvate carboxylase
Solyc09g089580.2	214,1641259	1,754224894	0,432933769	4,051947478	5,08E-05	2,52E-03	1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase-like protein
Solyc10g006880.2	139,2879559	1,746176925	0,438634611	3,98093739	6,86E-05	3,22E-03	NAC domain protein protein
Solyc05g009550.2	214,4017051	1,737776409	0,393032008	4,421462819	9,80E-06	6,10E-04	IST1 homolog
Solyc03g082660.2	193,5714829	1,711077823	0,432298474	3,9580936	7,56E-05	3,46E-03	Major facilitator superfamily domain containing protein 5
Solyc03g097580.2	202,9921633	1,693755664	0,438814875	3,859841043	0,000113461	4,95E-03	MtN3-like protein
Solyc04g081190.2	101,3668497	1,657173319	0,43542883	3,805841978	0,000141323	5,79E-03	BZIP transcription factor family protein expressed
Solyc02g071050.2	359,5175091	1,642955426	0,408780928	4,019158701	5,84E-05	2,81E-03	Purine permease family protein
Solyc06g051570.2	518,0164045	1,619919727	0,425351029	3,808430254	0,000139852	5,77E-03	NF-X1 type zinc finger family protein
Solyc01g058260.2	611,2093803	1,596758093	0,34217933	4,666436442	3,06E-06	2,33E-04	Poly(A) polymerase polymerase, central region
Solyc03g083910.2	2054,147733	1,577329518	0,347404577	4,54032451	5,62E-06	3,87E-04	Acid beta-fructofuranosidase
Solyc03g111690.2	1024,326708	1,576239224	0,418234204	3,768795594	0,000164037	6,49E-03	Pectate lyase
Solyc10g008630.2	136,0537127	1,547624492	0,419051885	3,693157209	0,000221487	8,22E-03	NADH dehydrogenase like protein
Solyc10g074790.1	255,9203664	1,497528552	0,389263268	3,847084158	0,000119532	5,13E-03	Auxin efflux carrier family protein
Solyc02g092790.2	277,3193372	1,452058119	0,376654441	3,855146684	0,00011566	5,01E-03	Arabinogalactan
Solyc10g085880.1	1179,572395	1,327824029	0,350858673	3,78449824	0,000154019	6,17E-03	UDP-glucosyltransferase family 1 protein
Solyc10g083630.1	812,6681193	1,177027854	0,31858634	3,694533342	0,000220291	8,22E-03	Repressor of silencing 2b
Solyc01g007330.2	6135,468647	-1,220455722	0,328599134	-3,714117281	0,000203914	7,74E-03	Ribulose bisphosphate carboxylase large chain
Solyc01g007500.2	788,6537142	-1,237048649	0,334964298	-3,693076115	0,000221558	8,22E-03	Photosystem II CP47 chlorophyll apoprotein
Solyc01g095930.2	812,5679608	-1,321091175	0,335920464	-3,932749916	8,40E-05	3,78E-03	O-acyltransferase WSD1
Solyc01g007660.2	573,0726029	-1,33529161	0,346655789	-3,851923583	0,000117194	5,06E-03	NAD(P)H-quinone oxidoreductase subunit 2 chloroplastic
Solyc00g277510.1	840,0167128	-1,423538094	0,316214196	-4,501815892	6,74E-06	4,46E-04	Photosystem Q(B) protein
Solyc05g016120.1	3348,186507	-1,440208577	0,320410911	-4,494879937	6,96E-06	4,55E-04	Photosystem Q(B) protein
Solyc12g039030.1	2076,933081	-1,442595418	0,313413273	-4,602853627	4,17E-06	2,98E-04	Photosystem Q(B) protein
Solyc06g074260.2	213,9129041	-1,510867669	0,398151709	-3,79470346	0,00014782	6,00E-03	Genomic DNA chromosome 5 P1 clone MWD9
Solyc01g048590.1	1022,850127	-1,5142222	0,361774178	-4,185545268	2,84E-05	1,51E-03	Photosystem Q(B) protein
Solyc04g015690.2	194,905644	-1,568168403	0,375125592	-4,180382345	2,91E-05	1,54E-03	Insulin degrading enzyme
Solyc10g061830.1	127,0253673	-1,568430877	0,416849168	-3,762586078	0,000168165	6,60E-03	Photosystem II CP43 chlorophyll apoprotein
Solyc04g071120.2	103,5098617	-1,595321972	0,421974634	-3,780611067	0,000156444	6,23E-03	Serine/threonine/tyrosine kinase
Solyc01g007600.2	135,766615	-1,629153586	0,410071673	-3,972850832	7,10E-05	3,31E-03	50S ribosomal protein L16 chloroplastic
Solyc03g005090.2	146,182698	-1,637796893	0,429832396	-3,810315158	0,00013879	5,74E-03	4-coumarate-coa ligase
Solyc10g075030.1	203,9963743	-1,70478525	0,406532257	-4,193480883	2,75E-05	1,47E-03	AP2 domain-containing transcription factor
Solyc12g006530.1	160,43712	-1,717698704	0,392057608	-4,381240583	1,18E-05	7,13E-04	Cycloartenol synthase
Solyc07g008320.2	317,2405193	-1,750330944	0,379450627	-4,612802877	3,97E-06	2,87E-04	Calcium-transporting ATPase 1
Solyc06g074120.2	209,7827323	-1,755947561	0,38149925	-4,602754945	4,17E-06	2,98E-04	BEL1-like homeodomain protein 1
Solyc10g075090.1	182,5406722	-1,768764903	0,469976825	-3,763515153	0,000167542	6,59E-03	Non-specific lipid-transfer protein
Solyc08g078340.2	67,96952785	-1,827025674	0,499266315	-3,659421075	0,000252786	9,14E-03	Myb family transcription factor
Solyc07g016180.2	87,36414887	-1,831462788	0,45026558	-4,06751675	4,75E-05	2,39E-03	Auxin response factor 19
Solyc00g011160.1	1112,744933	-1,831833041	0,495048743	-3,700308436	0,000215338	8,06E-03	Unknown Protein

4Cvs16C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc09g010800.2	343,6977652	-1,843875417	0,395030537	-4,667678182	3,05E-06	2,33E-04	Type 2 metallothionein
Solyc01g007490.2	628,8644304	-1,846844531	0,355714513	-5,191929094	2,08E-07	2,20E-05	ATP-dependent Clp protease proteolytic subunit
Solyc06g071580.2	101,6910658	-1,876610668	0,456078098	-4,114669559	3,88E-05	1,98E-03	MORC family CW-type zinc finger 3
Solyc03g119060.2	191,6117895	-1,88432928	0,378214615	-4,982169396	6,29E-07	5,82E-05	Alpha-dioxygenase 2
Solyc08g080650.1	134,5565059	-1,885269603	0,465022259	-4,054149165	5,03E-05	2,51E-03	Osmotin-like protein (Fragment)
Solyc03g119690.1	51,95412543	-1,904153238	0,509028453	-3,740759923	0,000183465	7,08E-03	Aspartic proteinase nepenthesin-1
Solyc07g065700.2	57,6033533	-1,91717698	0,506175659	-3,787572446	0,000152126	6,12E-03	SEC14-like protein 1
Solyc11g021170.1	3935,59316	-1,931935077	0,474050492	-4,075378277	4,59E-05	2,32E-03	ORF82c
Solyc07g026660.2	713,8853433	-1,937867713	0,509277434	-3,805131708	0,000141729	5,79E-03	Unknown Protein
Solyc04g014370.2	108,8365965	-1,957557104	0,517498588	-3,782729359	0,000155118	6,20E-03	Tyrosine phosphatase-like
Solyc03g113620.2	211,8009273	-1,968711444	0,513135198	-3,836633019	0,000124733	5,26E-03	MYB transcription factor
Solyc02g036370.2	115,2301737	-1,991958519	0,529533868	-3,761720709	0,000168748	6,60E-03	MYB transcription factor
Solyc07g005260.1	174,64808	-2,006834923	0,523420862	-3,834075154	0,000126038	5,28E-03	Unknown Protein
Solyc11g065350.1	88,07903143	-2,013579929	0,482426129	-4,173861673	2,99E-05	1,57E-03	ABC transporter G family member 15
Solyc01g007670.2	221,107024	-2,020127488	0,445313675	-4,536414668	5,72E-06	3,91E-04	30S ribosomal protein S7 chloroplastic
Solyc02g086930.2	159,9449547	-2,062024644	0,449505988	-4,587312955	4,49E-06	3,14E-04	Homeobox-leucine zipper-like protein
Solyc04g079090.2	71,36577411	-2,062871271	0,500835928	-4,118856411	3,81E-05	1,96E-03	Lipin family protein
Solyc02g078210.2	104,0198755	-2,097262121	0,494065618	-4,244906026	2,19E-05	1,22E-03	Ubiquitin-conjugating enzyme 22
Solyc07g018190.2	95,62030995	-2,127203601	0,512381913	-4,151597759	3,30E-05	1,73E-03	Receptor like kinase, RLK
Solyc09g007280.2	54,9859976	-2,129119418	0,585807899	-3,634501037	0,000278519	9,93E-03	Pto-like, Serine/threonine kinase protein, resistance protein
Solyc04g082610.2	61,29877724	-2,159902615	0,488621953	-4,420396184	9,85E-06	6,10E-04	Glutamate-gated kainate-type ion channel receptor subunit GluR5
Solyc08g076720.2	603,8032105	-2,187204478	0,361112569	-6,05684948	1,39E-09	2,93E-07	Uncharacterized ABC transporter ATP-binding protein TM_0288
Solyc11g011180.1	35,13117952	-2,198209626	0,595652492	-3,690422947	0,000223881	8,28E-03	LRR receptor-like serine/threonine-protein kinase, RLP
Solyc05g005080.2	88,496218	-2,221852863	0,6100693	-3,64196799	0,000270562	9,67E-03	Endo-1-4-beta-glucanase
Solyc00g008570.2	2535,041475	-2,228605009	0,479506655	-4,647704017	3,36E-06	2,50E-04	Unknown Protein
Solyc09g090980.2	96,80567107	-2,271534104	0,473811788	-4,794169673	1,63E-06	1,35E-04	Major allergen Mal d 1
Solyc09g091560.2	76,01796375	-2,283789657	0,570301287	-4,00453183	6,21E-05	2,95E-03	Ankyrin repeat domain-containing protein 13C-A
Solyc06g071500.2	69,89804665	-2,287931697	0,523060735	-4,37412244	1,22E-05	7,33E-04	Boron transporter
Solyc08g006590.1	46,09621581	-2,309751834	0,633342412	-3,6469243	0,000265398	9,57E-03	Os10g0479800 protein (Fragment)
Solyc08g008410.2	65,08144089	-2,329302374	0,632581554	-3,682216719	0,000231215	8,53E-03	Nodule inception protein (Fragment)
Solyc02g082770.2	125,4745545	-2,338829962	0,426430726	-5,484665669	4,14E-08	5,44E-06	Phosphatidylinositol phosphatase SAC1
Solyc04g071620.2	230,8409037	-2,348394034	0,433903017	-5,412255605	6,22E-08	7,85E-06	ASR4 (Fragment)
Solyc02g070260.2	155,0948673	-2,352351855	0,479227387	-4,908634021	9,17E-07	8,25E-05	Protein phosphatase 1 regulatory subunit 7
Solyc02g069420.2	88,16359553	-2,368672523	0,507200074	-4,670094984	3,01E-06	2,32E-04	Phospholipid-translocating P-type ATPase flippase family protein
Solyc06g071620.2	21,23565565	-2,373585291	0,639161957	-3,713589747	0,00020434	7,74E-03	Hydrolase alpha/beta fold family protein
Solyc07g020960.2	35,7791934	-2,378018579	0,6411114	-3,709212751	0,000207905	7,82E-03	BHLH transcription factor-like protein
Solyc05g055400.2	41,91370423	-2,381046713	0,649462483	-3,666180533	0,0002462	8,92E-03	Cytochrome P450
Solyc05g008090.2	41,68799432	-2,38213628	0,619980815	-3,842274183	0,0001219	5,18E-03	Os2g0200800 protein (Fragment)
Solyc01g097740.2	106,7595079	-2,3847279	0,625818664	-3,810573314	0,000138645	5,74E-03	Tetratricopeptide repeat protein KIAA0103
Solyc08g006600.2	669,8063597	-2,408568531	0,349773912	-6,886072533	5,74E-12	2,54E-09	Dynamin-2
Solyc08g075430.2	89,09927681	-2,416604762	0,563222141	-4,290677845	1,78E-05	1,01E-03	ABC transporter G family member 14
Solyc06g060110.2	100,670624	-2,420916849	0,551039502	-4,393363524	1,12E-05	6,77E-04	Amino acid permease
Solyc10g080840.1	122,9723821	-2,443333954	0,424439933	-5,756607145	8,58E-09	1,49E-06	Cytochrome P450
Solyc00g006820.2	39,70053892	-2,454563485	0,55388304	-4,431555595	9,36E-06	5,87E-04	Peptide transporter-like protein
Solyc10g083440.1	29,95326986	-2,471287397	0,651541109	-3,792987674	0,000148846	6,02E-03	UDP flavonoid 3-O-glucosyltransferase (Fragment)
Solyc05g018510.2	143,6649059	-2,501861874	0,578931379	-4,321517137	1,55E-05	8,94E-04	ABC transporter G family member 32
Solyc08g081070.2	49,30571817	-2,510096368	0,681870385	-3,681192825	0,000232145	8,53E-03	Mitochondrial carrier family
Solyc11g007690.1	41,64286991	-2,52060674	0,598350329	-4,212593556	2,52E-05	1,39E-03	Pyruvate kinase

4Cvs16C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc02g091930.2	34,88761954	-2,522126074	0,669336905	-3,768096537	0,000164497	6,49E-03	Homeobox-leucine zipper protein 22
Solyc08g067260.2	80,2927363	-2,523217986	0,561658267	-4,492443417	7,04E-06	4,58E-04	Fatty acid elongase 3-ketoacyl-CoA synthase
Solyc01g095180.2	28,00646565	-2,537016382	0,674538632	-3,761113537	0,000169159	6,60E-03	RING finger protein 38
Solyc02g084630.2	87,8292448	-2,543935319	0,604950164	-4,205198165	2,61E-05	1,43E-03	MADS-box transcription factor
Solyc04g049080.2	18,92794274	-2,544919998	0,6857079	-3,711376226	0,000206135	7,78E-03	Senescence-associated protein-like
Solyc02g084130.2	143,4587046	-2,559864693	0,514976405	-4,970838791	6,67E-07	6,13E-05	Unknown Protein
Solyc03g111170.2	39,2699126	-2,570663143	0,573263872	-4,484258068	7,32E-06	4,73E-04	4-coumarate-coa ligase
Solyc11g013110.1	94,83190541	-2,574240588	0,447135823	-5,757178151	8,55E-09	1,49E-06	Anthocyanidin synthase
Solyc02g069430.2	30,45739871	-2,575875287	0,645238582	-3,992128429	6,55E-05	3,10E-03	Phospholipid-transporting ATPase
Solyc01g097910.2	75,61081863	-2,581025783	0,60296076	-4,280586655	1,86E-05	1,05E-03	Rubredoxin family protein4 protein
Solyc03g025320.2	127,8022291	-2,594913102	0,487724886	-5,320444327	1,04E-07	1,22E-05	Hydroxycinnamoyl transferase
Solyc10g075070.1	88,98423982	-2,628742627	0,450444571	-5,8358848	5,35E-09	1,04E-06	Non-specific lipid-transfer protein
Solyc11g069930.1	132,7825738	-2,647131273	0,507148493	-5,219637459	1,79E-07	1,95E-05	Disease resistance protein R3a-like protein
Solyc07g007800.2	111,010858	-2,65229426	0,473460033	-5,601939076	2,12E-08	3,10E-06	Adiponectin receptor
Solyc04g081770.2	50,1937458	-2,65660897	0,508872618	-5,220577554	1,78E-07	1,95E-05	GDSL esterase/lipase At5g42170
Solyc08g044260.2	49,61929432	-2,65899198	0,624401507	-4,25846503	2,06E-05	1,16E-03	CER1
Solyc05g032700.2	167,2957877	-2,664765496	0,465835959	-5,720394585	1,06E-08	1,71E-06	Unknown Protein
Solyc06g067890.2	65,41748192	-2,664882779	0,726349447	-3,668871491	0,000243623	8,89E-03	
Solyc02g090500.2	38,1333491	-2,665613088	0,665251639	-4,006924499	6,15E-05	2,93E-03	HAD-superfamily hydrolase subfamily IA variant 3 containing protein expressed
Solyc03g117800.2	42,07186445	-2,667615517	0,588119849	-4,535836568	5,74E-06	3,91E-04	CER1 protein (Fragment)
Solyc08g080190.2	32,3080495	-2,66943556	0,673404422	-3,964089738	7,37E-05	3,41E-03	Choline dehydrogenase
Solyc12g062600.1	25,7940136	-2,676219005	0,66154286	-4,045420437	5,22E-05	2,55E-03	Photosystem I P700 chlorophyll a apoprotein A2
Solyc04g081460.2	23,36868997	-2,7001463	0,696863405	-3,874713869	0,00010675	4,72E-03	Unknown Protein
Solyc12g044290.1	53,43733544	-2,737782605	0,557209341	-4,913382468	8,95E-07	8,11E-05	Acetyl-coenzyme A synthetase
Solyc02g084640.2	133,555751	-2,761280189	0,467871206	-5,901795528	3,60E-09	7,34E-07	Aldehyde dehydrogenase
Solyc02g077430.2	25,7349745	-2,779782669	0,662530116	-4,195707642	2,72E-05	1,47E-03	Lipase-like
Solyc03g114020.2	33,73000263	-2,785293893	0,643818133	-4,326212251	1,52E-05	8,83E-04	Genomic DNA chromosome 5 P1 clone MQB2
Solyc06g030470.2	13,6432873	-2,786050337	0,752116409	-3,704280753	0,000211991	7,95E-03	Auxin-regulated protein
Solyc00g080750.2	11,28226487	-2,789949415	0,765303917	-3,645544408	0,000266826	9,57E-03	Unknown Protein
Solyc10g005330.2	98,18346564	-2,790232919	0,487455307	-5,724079472	1,04E-08	1,69E-06	Homeobox-leucine zipper protein ATHB-14
Solyc09g025210.2	69,67789472	-2,792330429	0,62513269	-4,466780371	7,94E-06	5,11E-04	Legumin 11S-globulin
Solyc10g078600.1	11,2470856	-2,820827866	0,748336568	-3,769464148	0,000163598	6,49E-03	Myosinase-binding protein (Fragment)
Solyc05g054330.2	55,20852248	-2,824345264	0,530378397	-5,325151396	1,01E-07	1,21E-05	Epoxide hydrolase
Solyc01g073660.2	75,65984264	-2,827462921	0,510525991	-5,538332954	3,05E-08	4,27E-06	Uncharacterized MFS-type transporter C19orf28
Solyc02g084980.2	14,75266603	-2,831533528	0,753108801	-3,759793439	0,000170054	6,61E-03	Galactinol synthase
Solyc04g026110.2	8,001497874	-2,843678869	0,764886631	-3,717778235	0,000200983	7,70E-03	Cc-nbs, resistance protein fragment
Solyc05g053870.2	18,79366927	-2,861694198	0,72249517	-3,960848899	7,47E-05	3,44E-03	Copine I-like protein
Solyc06g065670.2	48,72753463	-2,863515807	0,525910549	-5,444872355	5,18E-08	6,67E-06	ATP-binding cassette transporter
Solyc11g006250.1	9,396225677	-2,867326126	0,764868324	-3,748783988	0,000177694	6,89E-03	GDSL esterase/lipase At5g33370
Solyc09g007770.2	9,964399985	-2,8830045	0,755860723	-3,814200702	0,000136624	5,69E-03	Aquaporin 2
Solyc06g060010.2	26,18363433	-2,890168336	0,699046021	-4,134446444	3,56E-05	1,84E-03	Alpha-humulene/(-)-(E)-beta-caryophyllene synthase
Solyc05g010400.2	9,218361406	-2,896766682	0,755344387	-3,835027746	0,00012555	5,28E-03	Receptor like kinase, RLK
Solyc05g014240.2	54,2001686	-2,901528462	0,552914855	-5,247694894	1,54E-07	1,72E-05	Pto-like, Serine/threonine kinase protein, resistance protein
Solyc09g042680.1	11,86205126	-2,904304054	0,763253857	-3,805161317	0,000141712	5,79E-03	Unknown Protein
Solyc04g050990.2	11,70460405	-2,905281628	0,734261402	-3,956740229	7,60E-05	3,47E-03	F-box protein PP2-B1
Solyc09g011710.2	66,87366688	-2,908020064	0,654140563	-4,445558385	8,77E-06	5,56E-04	class I heat shock protein 3
Solyc03g112220.1	15,46023822	-2,913455486	0,708990537	-4,109300949	3,97E-05	2,02E-03	Unknown Protein

4Cvs16C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc09g072560.2	59,3213059	-2,91348638	0,54589463	-5,337085624	9,45E-08	1,15E-05	Legumin 11S-globulin
Solyc07g005280.2	255,851183	-2,916479609	0,44527728	-6,549805574	5,76E-11	1,81E-08	Unknown Protein
Solyc11g018690.1	47,68481114	-2,920785688	0,649509089	-4,496912724	6,89E-06	4,53E-04	ABC transporter G family member 25
Solyc06g072700.2	11,08110643	-2,925167019	0,741743802	-3,94363527	8,03E-05	3,65E-03	Metal ion binding protein
Solyc03g082470.2	9,339841129	-2,952886644	0,764039115	-3,864837002	0,000111163	4,88E-03	Receptor like kinase, RLK
Solyc08g083060.2	56,46557176	-2,960547597	0,537902322	-5,50387584	3,72E-08	4,98E-06	Oligopeptide transporter (Fragment)
Solyc09g090150.2	22,60272168	-2,965364753	0,671308552	-4,417290299	9,99E-06	6,15E-04	Legumin 11S-globulin
Solyc03g083440.2	153,6139602	-2,977224976	0,47906498	-6,214657925	5,14E-10	1,20E-07	Glutamate synthase
Solyc07g041230.2	28,08900895	-2,981018317	0,69118928	-4,312882738	1,61E-05	9,26E-04	Protein Brevis radix-like 4
Solyc05g006000.2	10,82037203	-3,008766942	0,763685863	-3,939796567	8,16E-05	3,68E-03	Solute carrier family 15 member 4
Solyc08g082370.1	15,96234529	-3,017829399	0,739763143	-4,079453574	4,51E-05	2,29E-03	Unknown Protein
Solyc02g092370.1	11,8025503	-3,027860991	0,760746978	-3,980115699	6,89E-05	3,22E-03	GRAS family transcription factor
Solyc12g056710.1	14,06791756	-3,046773402	0,755193051	-4,034429872	5,47E-05	2,66E-03	Xanthoxin dehydrogenase
Solyc01g079150.2	24,72146185	-3,107038066	0,712337628	-4,361749179	1,29E-05	7,69E-04	AE family transporter anion exchange
Solyc03g112210.1	14,71720738	-3,124857889	0,717003271	-4,35821985	1,31E-05	7,78E-04	Unknown Protein
Solyc04g025040.1	14,01149282	-3,147032232	0,749863059	-4,19680926	2,71E-05	1,47E-03	Unknown Protein
Solyc11g062100.1	12,59070115	-3,150650772	0,744731239	-4,230587633	2,33E-05	1,29E-03	Copper-transporting ATPase
Solyc06g084140.2	19,52422888	-3,154121705	0,695719583	-4,533610643	5,80E-06	3,93E-04	High affinity sulfate transporter 1
Solyc10g009190.1	28,61261831	-3,158473826	0,727311428	-4,342670421	1,41E-05	8,23E-04	Cold shock protein-1
Solyc04g006990.2	11,05414566	-3,17879254	0,761115433	-4,176492029	2,96E-05	1,56E-03	Transcription factor bHLH30
Solyc06g068520.2	19,02441505	-3,189228717	0,7184001	-4,439348929	9,02E-06	5,69E-04	Hydroxyproline-rich systemin
Solyc11g009580.1	16,73484922	-3,189630386	0,737523425	-4,32478519	1,53E-05	8,85E-04	Cyclic nucleotide gated channel
Solyc12g009680.1	20,73897896	-3,190377063	0,707821623	-4,507317889	6,57E-06	4,38E-04	Adiponectin receptor protein 2
Solyc03g116740.2	41,27673115	-3,190930203	0,621500471	-5,134236181	2,83E-07	2,87E-05	Genomic DNA chromosome 3 P1 clone MSJ11
Solyc02g084390.2	35,58501942	-3,19158863	0,589412693	-5,414862401	6,13E-08	7,81E-06	Kinesin like protein
Solyc04g058150.2	17,93138467	-3,231327352	0,691330612	-4,674069536	2,95E-06	2,29E-04	Type 2 metallothionein
Solyc01g111880.2	15,87113576	-3,243517777	0,752421983	-4,310769558	1,63E-05	9,30E-04	Nodulin family protein
Solyc01g107180.2	79,78425605	-3,253957658	0,5446114	-5,974824725	2,30E-09	4,78E-07	Phototropic-responsive NPH3 family protein
Solyc11g066590.1	10,60379036	-3,267220001	0,759390356	-4,302424932	1,69E-05	9,62E-04	Lysosomal Pro-X carboxypeptidase
Solyc06g008820.2	30,33432904	-3,273593598	0,617469777	-5,301625636	1,15E-07	1,34E-05	Sodium/hydrogen exchanger
Solyc01g005730.2	20,25415897	-3,275438808	0,707314139	-4,630812006	3,64E-06	2,66E-04	LRR receptor-like serine/threonine-protein kinase, RLP
Solyc01g094700.2	39,65152007	-3,284187768	0,561387836	-5,850122779	4,91E-09	9,72E-07	Glycerol-3-phosphate acyltransferase 4
Solyc05g014380.2	27,88372215	-3,285008859	0,65130504	-5,043733207	4,57E-07	4,38E-05	Multidrug resistance protein ABC transporter family
Solyc04g077990.2	13,31734905	-3,316803981	0,759254996	-4,368498068	1,25E-05	7,49E-04	LOB domain protein 38
Solyc11g065340.1	33,41224447	-3,322473226	0,725763494	-4,577900729	4,70E-06	3,27E-04	Unknown Protein
Solyc01g098930.2	17,85786222	-3,348603242	0,720666577	-4,646536064	3,38E-06	2,50E-04	Cyclin
Solyc06g061200.1	26,13841327	-3,373706657	0,747958376	-4,510554018	6,47E-06	4,33E-04	Glycine-rich protein TomR2
Solyc01g088160.2	18,81206001	-3,375625468	0,737797701	-4,575272415	4,76E-06	3,29E-04	Cytokinin oxidase/dehydrogenase
Solyc02g087280.2	24,42434371	-3,386171022	0,727172885	-4,656624429	3,21E-06	2,43E-04	Peptide transporter
Solyc08g082910.1	13,06187365	-3,397911279	0,740704499	-4,587404673	4,49E-06	3,14E-04	Dof zinc finger protein 2
Solyc03g097940.2	26,72567891	-3,405497478	0,657908805	-5,176245483	2,26E-07	2,33E-05	Potassium channel
Solyc02g062790.2	39,45463044	-3,406475552	0,630472328	-5,403053234	6,55E-08	8,18E-06	Receptor-like kinase
Solyc07g049660.2	11,05319967	-3,42531084	0,755757139	-4,53229042	5,83E-06	3,93E-04	Acetyl coenzyme A cis-3-hexen-1-ol acetyl transferase
Solyc11g017010.1	187,0897313	-3,444063734	0,40694418	-8,463233789	2,60E-17	3,35E-14	Sucrose transporter
Solyc12g096940.1	19,29096158	-3,444495477	0,746120864	-4,616538211	3,90E-06	2,84E-04	CCT motif family protein
Solyc03g005580.2	32,47666216	-3,446388512	0,72844772	-4,731140501	2,23E-06	1,76E-04	Legumin 11S-globulin
Solyc08g080490.2	29,74817382	-3,448055876	0,624810588	-5,518561855	3,42E-08	4,63E-06	2S albumin seed storage protein (Fragment)
Solyc10g006040.1	18,5388061	-3,459528166	0,691149303	-5,005471536	5,57E-07	5,27E-05	Serine acetyltransferase

4Cvs16C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc03g112200.1	63,05628147	-3,461162894	0,617080163	-5,608935602	2,04E-08	3,01E-06	Unknown Protein
Solyc12g019380.1	20,46183294	-3,465859875	0,725369919	-4,778058459	1,77E-06	1,45E-04	Polyprotein
Solyc02g080880.2	44,87332326	-3,469505323	0,668788192	-5,187749071	2,13E-07	2,23E-05	Aspartic proteinase
Solyc09g098510.2	232,2551442	-3,476187418	0,653222591	-5,321597055	1,03E-07	1,22E-05	Unknown Protein
Solyc01g104430.1	18,70639043	-3,477371666	0,689073125	-5,046447962	4,50E-07	4,35E-05	Unknown Protein
Solyc03g111550.2	40,0689675	-3,480955436	0,573651627	-6,068065129	1,29E-09	2,78E-07	GDSL esterase/lipase At3g48460
Solyc03g121180.2	40,04261707	-3,493062055	0,599807463	-5,823638873	5,76E-09	1,11E-06	GDSL esterase/lipase At5g22810
Solyc01g098120.2	140,9205913	-3,507253883	0,459295497	-7,636159954	2,24E-14	1,37E-11	Unknown Protein
Solyc12g036500.1	17,00705378	-3,521892358	0,725302763	-4,855754778	1,20E-06	1,04E-04	cDNA clone J023065D24 full insert sequence
Solyc08g014190.2	19,56506941	-3,555230185	0,736975857	-4,824079582	1,41E-06	1,19E-04	Cytochrome P450
Solyc01g006720.2	45,50010034	-3,557929443	0,643530761	-5,528763598	3,22E-08	4,46E-06	ABC transporter G family member 22
Solyc01g099160.2	51,98209738	-3,60647426	0,543196763	-6,639351528	3,15E-11	1,10E-08	Lipoxygenase
Solyc11g010960.1	68,56174342	-3,630779391	0,567054858	-6,402871504	1,52E-10	4,17E-08	Alcohol dehydrogenase
Solyc01g065690.2	30,03672822	-3,642133442	0,692181194	-5,261820852	1,43E-07	1,62E-05	Heavy-metal associated domain protein
Solyc09g083050.2	49,97078959	-3,658289438	0,622196443	-5,879637338	4,11E-09	8,27E-07	Fatty acid elongase 3-ketoacyl-CoA synthase
Solyc09g082340.2	111,2339646	-3,668019015	0,583806433	-6,282936955	3,32E-10	8,22E-08	Vicilin-like protein (Fragment)
Solyc03g097600.2	41,74988598	-3,668104183	0,667706648	-5,493586438	3,94E-08	5,22E-06	MtN3-like protein
Solyc08g068150.2	340,951931	-3,677404409	0,454399687	-8,092884994	5,83E-16	5,36E-13	BURP domain-containing protein
Solyc11g071410.1	25,97975728	-3,692551434	0,683623496	-5,4014402	6,61E-08	8,18E-06	Disease resistance protein R3a-like protein
Solyc11g006640.1	15,66743911	-3,720631232	0,742970996	-5,007774532	5,51E-07	5,25E-05	Cc-nbs-lrr, resistance protein
Solyc09g007030.2	33,60322447	-3,726464757	0,651947487	-5,715897108	1,09E-08	1,73E-06	Kinesin
Solyc11g065820.1	56,91226618	-3,738810948	0,54351404	-6,878959279	6,03E-12	2,59E-09	Mate efflux family protein
Solyc11g040330.1	16,06438869	-3,745395866	0,749698111	-4,995872085	5,86E-07	5,50E-05	Endo-1,4-beta-xylanase
Solyc07g005400.2	52,22836666	-3,749695292	0,717435771	-5,226524021	1,73E-07	1,92E-05	Transcription factor
Solyc12g100180.1	16,29315392	-3,788876245	0,74802117	-5,065199218	4,08E-07	4,07E-05	ATP-binding cassette transporter
Solyc02g086530.2	59,74418298	-3,812059642	0,6878993	-5,541595469	3,00E-08	4,27E-06	Alpha-galactosidase
Solyc08g062760.1	40,23699732	-3,823834073	0,659646762	-5,796790487	6,76E-09	1,25E-06	Unknown Protein
Solyc08g075790.2	15,17371276	-3,84872934	0,743117439	-5,179167028	2,23E-07	2,31E-05	Vacuolar sorting protein
Solyc04g005910.2	26,5803431	-3,856006866	0,742554107	-5,192896828	2,07E-07	2,20E-05	Receptor like kinase, RLK
Solyc10g075100.1	272,904157	-3,867464914	0,429456693	-9,005482924	2,15E-19	3,45E-16	Non-specific lipid-transfer protein
Solyc05g055330.2	31,23641947	-3,869765084	0,620614801	-6,235373501	4,51E-10	1,09E-07	ATP-binding cassette transporter
Solyc04g080010.2	41,5092291	-3,944328344	0,623594953	-6,325144755	2,53E-10	6,51E-08	UDP-glucosyltransferase
Solyc05g013630.1	37,16420994	-3,949521851	0,610977903	-6,464262997	1,02E-10	2,91E-08	Unknown protein (Fragment)
Solyc03g077920.1	27,79019235	-3,998287503	0,706300233	-5,660889402	1,51E-08	2,31E-06	Phosphoribosylanthranilate transferase (Fragment)
Solyc02g065000.1	45,38255939	-4,016623887	0,749301781	-5,360488908	8,30E-08	1,02E-05	Acetyltransferase-like protein
Solyc01g103530.2	16,58213613	-4,024148228	0,729122541	-5,519165852	3,41E-08	4,63E-06	Receptor like kinase, RLK
Solyc01g109810.2	25,25465338	-4,026508228	0,713986909	-5,639470663	1,71E-08	2,55E-06	Genomic DNA chromosome 5 TAC clone K1F13
Solyc08g082190.2	240,9867362	-4,055201397	0,516498145	-7,851337772	4,12E-15	3,09E-12	Dof zinc finger protein 2
Solyc11g032100.1	77,67949882	-4,067246603	0,605284368	-6,719563259	1,82E-11	7,11E-09	MADS box transcription factor
Solyc06g059840.2	31,07465158	-4,085862662	0,647688711	-6,308374058	2,82E-10	7,11E-08	3-methyl-2-oxobutanoate dehydrogenase (2-methylpropanoyl-transferring)
Solyc06g035580.2	21,93544006	-4,08668949	0,702800913	-5,814860813	6,07E-09	1,15E-06	Choline dehydrogenase
Solyc11g069620.1	95,92463381	-4,089542091	0,629848317	-6,492899931	8,42E-11	2,52E-08	Cc-nbs-lrr, resistance protein
Solyc01g100920.2	35,33833165	-4,094254344	0,64283258	-6,369083446	1,90E-10	5,10E-08	Nodulin-like protein
Solyc01g098130.2	61,84718818	-4,110354749	0,598124647	-6,872070517	6,33E-12	2,63E-09	Unknown Protein
Solyc11g069570.1	45,88531487	-4,118779919	0,678314567	-6,072079418	1,26E-09	2,75E-07	Cytokinin riboside 5'-monophosphate phosphoribohydrolase LOG
Solyc08g007640.1	85,85507975	-4,121878485	0,590315823	-6,982497032	2,90E-12	1,44E-09	Lrr, resistance protein fragment
Solyc07g051940.2	75,63251992	-4,128825859	0,725296362	-5,692605226	1,25E-08	1,96E-06	Alpha-humulene(-)-(-)-beta-caryophyllene synthase

4Cvs16C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc01g097650.2	20,61399575	-4,135712496	0,71927528	-5,749832659	8,93E-09	1,50E-06	Serine incorporator 1
Solyc03g005450.2	43,78608899	-4,155026128	0,598683844	-6,940267675	3,91E-12	1,87E-09	Cellulose synthase
Solyc01g005870.1	37,12166607	-4,217975297	0,736583764	-5,726402755	1,03E-08	1,69E-06	LRR receptor-like serine/threonine-protein kinase, RLP
Solyc03g097870.2	227,9347332	-4,231571238	0,539889276	-7,837850146	4,58E-15	3,10E-12	MtN3-like protein
Solyc08g014370.1	30,19452761	-4,253976441	0,698570381	-6,089545959	1,13E-09	2,51E-07	CHP-rich zinc finger protein-like
Solyc02g085870.2	229,5703406	-4,280566321	0,412763516	-10,37050551	3,38E-25	2,17E-21	Fatty acid elongase 3-ketoacyl-CoA synthase
Solyc12g006800.1	38,7625995	-4,32044247	0,697499551	-6,194186741	5,86E-10	1,35E-07	Myb family transcription factor-like
Solyc08g082120.2	21,43193137	-4,383790789	0,711736651	-6,159287684	7,31E-10	1,65E-07	Methanol inducible protein
Solyc06g062600.2	64,39107175	-4,404642328	0,668909429	-6,584811241	4,55E-11	1,50E-08	Choline dehydrogenase
Solyc02g081190.2	31,90932989	-4,415735428	0,639417308	-6,905874099	4,99E-12	2,29E-09	1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase
Solyc03g096380.2	116,7224725	-4,449615246	0,487205568	-9,132931851	6,67E-20	1,43E-16	Amino acid permease-like protein proline transporter-like protein
Solyc08g081690.2	55,58834182	-4,490064752	0,57233732	-7,84513711	4,32E-15	3,09E-12	Respiratory burst oxidase
Solyc02g093330.2	46,5624838	-4,507733518	0,673926074	-6,688765565	2,25E-11	8,52E-09	Nup98 (Fragment)
Solyc11g008630.1	39,25817693	-4,508964295	0,636242715	-7,086861959	1,37E-12	7,06E-10	Hydroxycinnamoyl CoA shikimate/quininate hydroxycinnamoyltransferase-like protein (Fragment)
Solyc02g084950.2	23,92914121	-4,515253366	0,711355549	-6,34739319	2,19E-10	5,75E-08	Carboxyl methyltransferase 4
Solyc05g056370.2	71,9020529	-4,548623859	0,56611798	-8,034763099	9,38E-16	7,54E-13	Receptor like kinase, RLK
Solyc07g017780.2	161,2485377	-4,550251333	0,495163098	-9,189399112	3,95E-20	1,02E-16	H-ATPase
Solyc05g015490.2	42,57671909	-4,574444827	0,685494999	-6,673199421	2,50E-11	9,20E-09	Non-specific lipid-transfer protein
Solyc07g065320.2	23,29555307	-4,622563892	0,705604808	-6,551208039	5,71E-11	1,81E-08	Multidrug resistance protein ABC transporter family
Solyc04g081760.2	89,32969235	-4,777690437	0,540769434	-8,834986109	1,00E-18	1,43E-15	GDSL esterase/lipase At3g43570
Solyc07g049440.2	62,76968526	-4,859237824	0,599234277	-8,109078548	5,10E-16	5,05E-13	GDSL esterase/lipase At2g04570
Solyc07g053010.1	35,91507978	-4,970069242	0,667979039	-7,440456891	1,00E-13	5,61E-11	Cc-nbs-lrr, resistance protein
Solyc03g117540.2	97,73914519	-5,035168167	0,618138577	-8,145694761	3,77E-16	4,04E-13	Multidrug resistance protein ABC transporter family
Solyc07g009130.2	59,90133133	-5,035918237	0,624252427	-8,067118396	7,20E-16	6,17E-13	Potassium-transporting ATPase B chain-translocating
Solyc03g093800.1	30,57954624	-5,266028689	0,694126763	-7,586551871	3,29E-14	1,92E-11	Unknown Protein
Solyc09g092270.2	148,3617693	-5,344442381	0,50405951	-10,60280041	2,89E-26	3,72E-22	Hydroxycinnamoyl-CoA shikimate/quininate hydroxycinnamoyl transferase
Solyc03g097590.2	38,85705848	-5,367308629	0,651670941	-8,236225209	1,78E-16	2,08E-13	MtN3-like protein
Solyc05g051750.2	130,7815207	-5,833063094	0,604484511	-9,649648562	4,93E-22	2,12E-18	Aspartic proteinase nepenthesin I

8Cvs 32C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc05g025690.1	16,70934761	3,357482815	0,676206955	4,965170484	6,86E-07	0,00019839	Respiratory burst oxidase-like protein E
Solyc09g082830.2	46,69687886	3,280971169	0,580294959	5,65397152	1,57E-08	6,59E-06	ARGONAUTE 1
Solyc07g051950.2	65,70853273	3,028812132	0,580014379	5,221960427	1,77E-07	6,17E-05	C4-dicarboxylate transporter/malic acid transport family protein
Solyc05g025680.1	30,57271626	2,892759134	0,635988953	4,548442419	5,40E-06	0,00110612	Respiratory burst oxidase protein B
Solyc01g006540.2	365,2702887	2,868458874	0,48274468	5,941979262	2,82E-09	1,55E-06	Lipoxygenase
Solyc01g088590.2	42,43542117	2,846530546	0,679702519	4,187906426	2,82E-05	0,00408504	Invertase inhibitor
Solyc01g016970.1	19,44362145	2,793494806	0,640976003	4,358189379	1,31E-05	0,002287	Unknown Protein
Solyc10g024430.1	14,91558856	2,751621433	0,692454977	3,973718908	7,08E-05	0,00816012	Unknown Protein
Solyc06g053620.2	153,0626278	2,617093351	0,512573043	5,105795917	3,29E-07	0,00010022	Calcium-dependent protein kinase 2
Solyc12g099810.1	26,90012607	2,566363433	0,609711512	4,209143807	2,56E-05	0,00378024	Crt homolog 1
Solyc09g097870.2	813,4921018	2,494717155	0,440478349	5,663654433	1,48E-08	6,42E-06	Transcription factor
Solyc05g053900.2	96,50518345	2,483522255	0,559146995	4,441626757	8,93E-06	0,0017023	Aspartic proteinase nepenthesin-2
Solyc05g010340.2	126,1468242	2,455623741	0,572866029	4,286558494	1,81E-05	0,00294877	Uridine kinase
Solyc01g104950.2	92,66700573	2,411751317	0,556423144	4,334383541	1,46E-05	0,00245908	Alpha-L-arabinofuranosidase/beta-D-xylosidase
Solyc08g005770.2	472,6004815	2,325691793	0,451323052	5,153053416	2,56E-07	8,52E-05	Alcohol acetyltransferase
Solyc04g064610.2	57,21004801	2,32062806	0,555982601	4,173922091	2,99E-05	0,00419747	RAG1-activating protein 1 homolog
Solyc09g082460.2	220,0772244	2,272233593	0,563788671	4,030293107	5,57E-05	0,00692709	Homocysteine S-methyltransferase
Solyc03g032240.2	104,7657933	2,271760273	0,558317962	4,068936387	4,72E-05	0,0060851	Cation/H(+) antiporter 2
Solyc12g089290.1	185,9146617	2,27058725	0,496359622	4,574480177	4,77E-06	0,00100395	Receptor expression-enhancing protein 3
Solyc04g015530.1	207,6395861	2,254614951	0,458321693	4,919284829	8,69E-07	0,00023887	Polygalacturonase A
Solyc04g063350.2	122,0661709	2,217498825	0,488035051	4,543728613	5,53E-06	0,00111314	3-methyl-2-oxobutanoate dehydrogenase
Solyc02g070020.1	85,05355176	2,11286553	0,527661967	4,004202805	6,22E-05	0,00747769	UDP-glucosyltransferase
Solyc11g072310.1	487,4946909	2,108307281	0,448708274	4,698614672	2,62E-06	0,00058526	Gibberellin 20-oxidase-3
Solyc06g053340.2	121,6101342	2,023845639	0,476347791	4,248672248	2,15E-05	0,00332058	ApaG protein
Solyc10g006880.2	272,0002482	2,021702227	0,458263147	4,411662256	1,03E-05	0,00185683	NAC domain protein protein
Solyc10g083720.1	283,7323707	1,930837593	0,473566392	4,07722682	4,56E-05	0,0060346	Pyruvate kinase
Solyc09g082720.2	128,7491928	1,852084104	0,44336646	4,177321182	2,95E-05	0,0041762	Aldo/keto reductase family protein
Solyc10g085230.1	315,588383	1,832506735	0,434906688	4,213563017	2,51E-05	0,00378024	UDP-glucosyltransferase
Solyc11g064850.1	520,320294	1,737891356	0,405773977	4,2829049	1,84E-05	0,00296394	Os04g0226400 protein (Fragment)
Solyc07g016170.2	218,6560838	1,718883929	0,427356304	4,022133087	5,77E-05	0,00698924	Galactokinase like protein
Solyc02g031950.2	938,0542476	1,618887762	0,402275204	4,024328987	5,71E-05	0,00698353	Pathogenesis-related protein-like protein
Solyc03g113620.2	184,9021495	-1,720201828	0,426650747	-4,031873467	5,53E-05	0,00692709	MYB transcription factor
Solyc01g105410.2	125,2044027	-1,760314178	0,420472919	-4,186510233	2,83E-05	0,00408504	Os06g0220000 protein
Solyc00g009110.2	213,5520661	-1,808922141	0,449085073	-4,028016626	5,62E-05	0,00693419	Inositol-1 4 5-trisphosphate 5-Phosphatase-like protein
Solyc08g076810.2	177,2112347	-1,914802219	0,436162076	-4,390116257	1,13E-05	0,00202486	GPI-anchored wall transfer protein 1
Solyc07g016180.2	105,6001586	-1,917998706	0,470814336	-4,07378994	4,63E-05	0,00606821	Auxin response factor 19
Solyc08g008410.2	50,35737611	-1,929042737	0,482061934	-4,001649168	6,29E-05	0,00749588	Nodule inception protein (Fragment)
Solyc06g082010.2	93,00467837	-2,053615091	0,468067282	-4,387435671	1,15E-05	0,00202486	Zinc finger CCCH domain-containing protein 66
Solyc03g083130.1	53,02176825	-2,103129528	0,476519844	-4,413519301	1,02E-05	0,00185683	At5g24280-like protein
Solyc12g006520.1	83,30551744	-2,14136502	0,540586619	-3,961187617	7,46E-05	0,008464	Cycloartenol synthase
Solyc10g078390.1	156,938924	-2,205342153	0,515681677	-4,276557135	1,90E-05	0,0030158	Calcium-dependent protein kinase-like
Solyc04g071620.2	229,5752339	-2,232073746	0,525173393	-4,250165329	2,14E-05	0,00332058	ASR4 (Fragment)
Solyc11g065320.1	48,80472195	-2,26292443	0,57027759	-3,968110388	7,24E-05	0,00828768	Zinc finger CCCH domain-containing protein 23
Solyc03g114180.2	20,35692845	-2,295138329	0,574342286	-3,996115881	6,44E-05	0,00760975	UDP-glucosyltransferase
Solyc06g068800.2	49,5944148	-2,326085525	0,582795214	-3,991257082	6,57E-05	0,00770371	CRAL/TRIO domain containing protein expressed
Solyc03g119060.2	155,0710286	-2,332570252	0,557417543	-4,184601439	2,86E-05	0,00408504	Alpha-dioxygenase 2
Solyc08g080650.1	118,2926491	-2,363949683	0,437403706	-5,404503098	6,50E-08	2,32E-05	Osmotin-like protein (Fragment)

8Cvs 32C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc05g018510.2	71,60838753	-2,389614082	0,507208642	-4,711303953	2,46E-06	0,00055869	ABC transporter G family member 32
Solyc01g106330.2	101,6560896	-2,457699175	0,438418661	-5,605827019	2,07E-08	7,80E-06	Glutamyl-tRNA(Gln) amidotransferase subunit A
Solyc01g095930.2	754,7311605	-2,463485236	0,479580447	-5,136750784	2,80E-07	8,92E-05	O-acyltransferase WSD1
Solyc05g009500.2	24,22186499	-2,53106656	0,581954488	-4,349251724	1,37E-05	0,0023255	Peptide transporter
Solyc11g071430.1	34,39321675	-2,532767245	0,537399536	-4,713006017	2,44E-06	0,00055869	Cc-nbs-lrr, resistance protein
Solyc03g025320.2	54,76841753	-2,565707345	0,523435605	-4,901667602	9,50E-07	0,00025164	Hydroxycinnamoyl transferase
Solyc05g005330.2	29,90354912	-2,567142752	0,540252008	-4,751750502	2,02E-06	0,00048878	Cc-nbs-lrr, resistance protein with an R1 specific domain
Solyc09g008240.2	74,05620006	-2,627889628	0,667726543	-3,935577602	8,30E-05	0,00934531	Uncharacterized ABC transporter ATP-binding protein/permease C9B6.09c
Solyc08g080190.2	25,08077528	-2,667862158	0,669022237	-3,987703265	6,67E-05	0,00775642	Choline dehydrogenase
Solyc11g013110.1	114,4034833	-2,669530303	0,589552821	-4,528059588	5,95E-06	0,00118229	Anthocyanidin synthase
Solyc01g099160.2	15,11323874	-2,689110412	0,666969701	-4,031832943	5,53E-05	0,00692709	Lipoxygenase
Solyc12g045030.1	51,91337845	-2,716513488	0,639522179	-4,247723653	2,16E-05	0,00332058	Short-chain dehydrogenase/reductase family protein
Solyc05g055400.2	22,4227427	-2,734920932	0,657017328	-4,162631357	3,15E-05	0,00436776	Cytochrome P450
Solyc09g090980.2	73,9244413	-2,77197628	0,491957217	-5,634588094	1,75E-08	7,17E-06	Major allergen Mal d 1
Solyc02g091350.2	36,46381449	-2,784025152	0,678952659	-4,100470206	4,12E-05	0,00551033	Glucosyltransferase-2
Solyc02g079500.2	80,60494172	-2,80863911	0,581333553	-4,83137279	1,36E-06	0,00034625	Peroxidase
Solyc10g083440.1	31,10071722	-2,841380328	0,607464446	-4,677443016	2,90E-06	0,00062897	UDP flavonoid 3-O-glucosyltransferase (Fragment)
Solyc07g009130.2	17,57676342	-2,842924704	0,700492805	-4,058463816	4,94E-05	0,00630689	Potassium-transporting ATPase B chain-translocating
Solyc11g071820.1	25,00256107	-2,88584036	0,611003418	-4,723116553	2,32E-06	0,00055355	Receptor-like kinase
Solyc05g051750.2	51,96205445	-2,887784502	0,70345092	-4,105168423	4,04E-05	0,00545046	Aspartic proteinase nepenthesin I
Solyc02g071610.2	21,95720109	-2,901491039	0,713088389	-4,068907986	4,72E-05	0,0060851	GDSL esterase/lipase
Solyc07g008590.1	166,5204748	-2,904169825	0,674395559	-4,306329999	1,66E-05	0,00275999	LRR receptor-like serine/threonine-protein kinase, RLP
Solyc11g071410.1	22,20462491	-2,910516419	0,689086023	-4,223734515	2,40E-05	0,00365543	Disease resistance protein R3a-like protein
Solyc02g088230.2	24,7988762	-2,921246664	0,711258138	-4,10715394	4,01E-05	0,00545046	Xenotropic and polytropic retrovirus receptor
Solyc07g054740.2	23,39141628	-2,958861773	0,712855665	-4,150716504	3,31E-05	0,00455725	Membrane associated protein-like protein
Solyc10g085500.1	30,6999492	-3,000199247	0,712793509	-4,209072068	2,56E-05	0,00378024	Cytochrome P450
Solyc01g094700.2	24,62736759	-3,000411091	0,697779105	-4,29994402	1,71E-05	0,00280808	Glycerol-3-phosphate acyltransferase 4
Solyc03g111730.2	53,76414916	-3,003675928	0,642568229	-4,674485595	2,95E-06	0,00062897	Cathepsin B-like cysteine proteinase
Solyc02g084640.2	62,02212829	-3,010276169	0,626706836	-4,80332429	1,56E-06	0,0003915	Kinesin like protein
Solyc09g072560.2	24,22293859	-3,072059639	0,633480063	-4,849496957	1,24E-06	0,00032182	Legumin 11S-globulin
Solyc02g067340.2	33,36188659	-3,072651411	0,657284423	-4,67476682	2,94E-06	0,00062897	MYB transcription factor
Solyc06g071620.2	70,44748328	-3,074757536	0,696483332	-4,414689331	1,01E-05	0,00185683	Hydrolase alpha/beta fold family protein
Solyc01g073660.2	58,91394238	-3,080527825	0,518201634	-5,94465093	2,77E-09	1,55E-06	Uncharacterized MFS-type transporter C19orf28
Solyc01g107180.2	216,9037485	-3,086996688	0,709388648	-4,351629668	1,35E-05	0,0023255	Phototropic-responsive NPH3 family protein
Solyc07g066570.2	14,35621442	-3,098911126	0,700870494	-4,421517457	9,80E-06	0,00184414	>F3O9.30
Solyc05g054330.2	24,66265652	-3,161267872	0,627578367	-5,037247997	4,72E-07	0,0001407	Epoxide hydrolase
Solyc02g021130.1	53,83739066	-3,165631918	0,712035531	-4,445890379	8,75E-06	0,00169143	Polyprotein
Solyc02g069420.2	63,42513654	-3,188288948	0,614299026	-5,19012535	2,10E-07	7,16E-05	Phospholipid-translocating P-type ATPase flippase family protein
Solyc02g062790.2	34,4862309	-3,201544079	0,623364935	-5,135906591	2,81E-07	8,92E-05	Receptor-like kinase
Solyc02g092450.2	23,98579286	-3,201855453	0,709293595	-4,514146857	6,36E-06	0,00124532	Calcium-transporting ATPase 1
Solyc11g072500.1	13,42609451	-3,223248095	0,708710231	-4,548047925	5,41E-06	0,00110612	Dof zinc finger protein 12
Solyc10g080840.1	75,7593829	-3,250150542	0,661387529	-4,914139442	8,92E-07	0,0002406	Cytochrome P450
Solyc11g065350.1	73,35809583	-3,273746349	0,541557126	-6,045061901	1,49E-09	8,90E-07	ABC transporter G family member 15
Solyc08g076720.2	488,2917375	-3,29478834	0,541064005	-6,089461341	1,13E-09	7,71E-07	Uncharacterized ABC transporter ATP-binding protein TM_0288
Solyc01g066290.2	13,14485647	-3,304859916	0,694354563	-4,759614315	1,94E-06	0,00047822	Unknown Protein
Solyc09g090150.2	25,87288937	-3,327953766	0,705308431	-4,718437525	2,38E-06	0,00055714	Legumin 11S-globulin
Solyc04g081770.2	27,02377856	-3,39071482	0,687420332	-4,932520415	8,12E-07	0,00022761	GDSL esterase/lipase At5g42170
Solyc10g005330.2	63,15351366	-3,451029741	0,614575811	-5,615303566	1,96E-08	7,58E-06	Homeobox-leucine zipper protein ATHB-14
Solyc11g017010.1	91,97959828	-3,452402013	0,570634684	-6,050108958	1,45E-09	8,90E-07	Sucrose transporter

8Cvs 32C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc02g071620.2	10,55435164	-3,479837225	0,701138084	-4,963126817	6,94E-07	0,00019839	GDSL esterase/lipase
Solyc02g084390.2	48,68137896	-3,55604762	0,626492162	-5,676124674	1,38E-08	6,16E-06	Kinesin like protein
Solyc07g008600.1	264,5624425	-3,561076839	0,695801386	-5,117950198	3,09E-07	9,60E-05	LRR receptor-like serine/threonine-protein kinase, RLP
Solyc08g082190.2	104,6697946	-3,64952964	0,640476775	-5,698145167	1,21E-08	5,59E-06	Dof zinc finger protein 2
Solyc10g075090.1	199,5059156	-3,653918848	0,431397081	-8,469966551	2,45E-17	1,57E-13	Non-specific lipid-transfer protein
Solyc09g061930.2	21,69786899	-3,686689146	0,681859051	-5,406819988	6,42E-08	2,32E-05	Receptor like kinase, RLK
Solyc09g025210.2	44,2890924	-3,744393519	0,563105635	-6,649540129	2,94E-11	2,34E-08	Legumin 11S-globulin
Solyc11g010960.1	22,86052071	-3,770933152	0,670469663	-5,624315849	1,86E-08	7,40E-06	Alcohol dehydrogenase
Solyc05g008070.2	19,98933457	-3,774841121	0,637528823	-5,921051698	3,20E-09	1,69E-06	Cc-nbs-lrr, resistance protein
Solyc07g049440.2	32,60260617	-3,81815428	0,664452792	-5,746313848	9,12E-09	4,35E-06	GDSL esterase/lipase At2g04570
Solyc02g081190.2	16,25048137	-3,837714935	0,663377134	-5,785117908	7,25E-09	3,57E-06	1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase
Solyc10g075070.1	114,7517239	-3,945384928	0,485207262	-8,13133941	4,25E-16	1,52E-12	Non-specific lipid-transfer protein
Solyc09g083050.2	37,32250964	-3,967037734	0,653863323	-6,067074868	1,30E-09	8,47E-07	Fatty acid elongase 3-ketoacyl-CoA synthase
Solyc07g017780.2	83,6742019	-3,973752677	0,573608572	-6,927638243	4,28E-12	4,72E-09	H-ATPase
Solyc05g032700.2	86,43868637	-3,977178871	0,511906704	-7,769343204	7,89E-15	1,61E-11	Unknown Protein
Solyc09g092270.2	33,05810288	-4,000952258	0,689656625	-5,801368556	6,58E-09	3,36E-06	Hydroxycinnamoyl-CoA shikimate/quininate hydroxycinnamoyl transferase
Solyc03g097870.2	88,15737829	-4,112502694	0,518964917	-7,924432966	2,29E-15	6,55E-12	MtN3-like protein
Solyc07g007800.2	108,6144794	-4,137465803	0,539349323	-7,671217205	1,70E-14	3,05E-11	Adiponectin receptor
Solyc09g097770.2	39,33301688	-4,156531511	0,563335391	-7,37843135	1,60E-13	2,29E-10	Cell wall protein
Solyc07g017600.2	35,73998086	-4,160399252	0,613488011	-6,781549401	1,19E-11	1,00E-08	Pectinesterase
Solyc10g075100.1	145,487265	-4,193125948	0,594552996	-7,052568859	1,76E-12	2,28E-09	Non-specific lipid-transfer protein
Solyc08g067260.2	62,09506319	-4,199366878	0,607116623	-6,916903139	4,62E-12	4,72E-09	Fatty acid elongase 3-ketoacyl-CoA synthase
Solyc06g016770.2	32,46735631	-4,237049195	0,623928007	-6,790926434	1,11E-11	9,96E-09	Zinc finger family protein
Solyc06g059840.2	25,49704998	-4,289785128	0,67287851	-6,375274383	1,83E-10	1,31E-07	3-methyl-2-oxobutanoate dehydrogenase (2-methylpropanoyl-transferring)
Solyc02g093330.2	24,40750102	-4,330868137	0,636462599	-6,804591732	1,01E-11	9,66E-09	Nup98 (Fragment)
Solyc02g085870.2	88,97054814	-4,406265945	0,567050526	-7,770499698	7,82E-15	1,61E-11	Fatty acid elongase 3-ketoacyl-CoA synthase
Solyc08g007210.2	48,39327254	-4,413585379	0,637690984	-6,921197709	4,48E-12	4,72E-09	Hydroxycinnamoyl CoA shikimate/quininate hydroxycinnamoyltransferase-like protein
Solyc04g081760.2	29,48716656	-4,432515517	0,669430736	-6,621320588	3,56E-11	2,68E-08	GDSL esterase/lipase At3g43570
Solyc01g106340.2	64,97167148	-4,475623471	0,530537589	-8,43601577	3,28E-17	1,57E-13	Glutamyl-tRNA(Gln) amidotransferase subunit A
Solyc08g068150.2	203,5595002	-4,494282467	0,478009423	-9,402079222	5,35E-21	7,65E-17	BURP domain-containing protein

4Cvs32C							Dénomination
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	
Solyc12g089300.1	203,2870118	5,147940556	0,468487762	10,98842056	4,34E-28	4,42E-25	Gibberellin-regulated protein 2
Solyc03g083900.2	79,82540115	4,867656238	0,67490645	7,212342147	5,50E-13	7,26E-11	Laccase-22
Solyc03g119240.2	38,9743128	4,787706892	0,71691238	6,678231574	2,42E-11	2,52E-09	Receptor-like kinase
Solyc05g010340.2	92,60884006	4,747933009	0,594522816	7,986124137	1,39E-15	2,65E-13	Uridine kinase
Solyc08g078460.2	42,35599153	4,574513204	0,735320113	6,22111802	4,94E-10	4,40E-08	Inositol 2-dehydrogenase like protein-binding domain
Solyc09g097870.2	590,7480861	4,419311684	0,522378256	8,459983989	2,67E-17	5,69E-15	Transcription factor
Solyc08g075320.2	28,0539273	4,325379006	0,73804654	5,860577585	4,61E-09	3,25E-07	Cytochrome P450
Solyc10g038080.1	53,70360033	4,21917664	0,684393601	6,164839401	7,06E-10	6,09E-08	Shikimate dehydrogenase
Solyc08g077870.2	26,34039363	4,189665508	0,744869693	5,624695903	1,86E-08	1,07E-06	Unknown Protein
Solyc05g012020.2	87,09568899	4,046790493	0,708020905	5,715637013	1,09E-08	6,71E-07	MADS-box transcription factor MADS-MC
Solyc12g010800.1	33,18260314	3,988623763	0,688564664	5,792664032	6,93E-09	4,61E-07	BZIP transcription factor family protein
Solyc12g100330.1	20,56539193	3,911522673	0,756165856	5,172836941	2,31E-07	1,06E-05	Cytosine-specific methyltransferase
Solyc04g008500.2	19,94375508	3,839140536	0,759784326	5,052934635	4,35E-07	1,90E-05	C2H2L domain class transcription factor
Solyc07g052960.1	127,7548076	3,826719963	0,515391626	7,42487804	1,13E-13	1,64E-11	GRAS family transcription factor
Solyc12g013820.1	113,0318434	3,800635035	0,513411343	7,402709521	1,33E-13	1,92E-11	Ubiquitin-conjugating enzyme 23
Solyc02g031940.1	160,1004966	3,776662956	0,511715245	7,380399534	1,58E-13	2,20E-11	Pathogenesis-related protein-like protein
Solyc08g005770.2	344,9307949	3,76025556	0,473766571	7,936937279	2,07E-15	3,79E-13	Alcohol acetyltransferase
Solyc04g050050.2	23,58102585	3,739835629	0,732562527	5,105141871	3,31E-07	1,46E-05	Calmodulin-binding protein
Solyc10g085800.1	17,45498866	3,676743838	0,76578373	4,801282257	1,58E-06	5,96E-05	Zinc-binding family protein
Solyc02g062490.2	16,78436493	3,639029261	0,767383698	4,742124793	2,11E-06	7,71E-05	2-oxoglutarate-dependent dioxygenase
Solyc06g010270.1	20,99976168	3,629961746	0,734177355	4,944257297	7,64E-07	3,09E-05	Pentatricopeptide repeat-containing protein
Solyc12g013700.1	19,71402433	3,625755196	0,772897764	4,691118756	2,72E-06	9,80E-05	Aluminum-induced protein-like protein
Solyc12g089290.1	135,7158977	3,599676407	0,60831369	5,917467366	3,27E-09	2,44E-07	Receptor expression-enhancing protein 3
Solyc04g064610.2	41,54645929	3,54715543	0,637522072	5,563972739	2,64E-08	1,48E-06	RAG1-activating protein 1 homolog
Solyc01g057730.1	18,56730264	3,502443009	0,778454094	4,499228709	6,82E-06	2,19E-04	Unknown Protein
Solyc01g111340.2	170,0825223	3,497010773	0,606603614	5,764902632	8,17E-09	5,27E-07	Phosphatidylinositol-specific phospholipase c
Solyc08g078650.2	138,6131789	3,496476201	0,497758453	7,024443641	2,15E-12	2,60E-10	Glycosyl transferase family 8 glycogenin
Solyc06g036240.1	51,81903386	3,450366511	0,603800274	5,714416938	1,10E-08	6,73E-07	ABC transporter G family member 40
Solyc08g066700.2	952,2266322	3,39806526	0,374062037	9,084229143	1,04E-19	3,31E-17	Polyribonucleotide nucleotidyltransferase
Solyc01g111350.2	2004,948606	3,36376704	0,320171276	10,50614871	8,09E-26	5,77E-23	Endo-1,4-beta-xylanase
Solyc05g025690.1	13,31688332	3,319249295	0,779868169	4,256167166	2,08E-05	5,80E-04	Respiratory burst oxidase-like protein E
Solyc12g014570.1	28,80908931	3,314168209	0,69355971	4,778490099	1,77E-06	6,56E-05	Glycerophosphoryl diester phosphodiesterase family protein
Solyc10g086030.1	13,1785746	3,300716416	0,780604518	4,228410597	2,35E-05	6,47E-04	Interactor of constitutive active ROPs 3
Solyc01g107850.2	50,11831921	3,292471274	0,626529543	5,255093409	1,48E-07	7,10E-06	UDP-glucosyltransferase
Solyc08g066100.2	56,5529879	3,284186277	0,574189407	5,71969151	1,07E-08	6,58E-07	Phosphofructokinase family protein
Solyc12g088830.1	88,63671942	3,259000236	0,555113166	5,870875406	4,33E-09	3,10E-07	Myosin heavy chain-like
Solyc08g067270.2	16,33637282	3,24625799	0,75295006	4,311385523	1,62E-05	4,70E-04	Unknown Protein
Solyc07g051950.2	52,72795378	3,231180152	0,647862292	4,987449021	6,12E-07	2,55E-05	C4-dicarboxylate transporter/malic acid transport family protein
Solyc06g051410.2	25,27206554	3,230212831	0,692526866	4,664386307	3,10E-06	1,09E-04	N-(5'-phosphoribosyl)anthranilate isomerase
Solyc03g080100.2	180,4937359	3,201884103	0,484962381	6,602334997	4,05E-11	4,03E-09	Copper-translocating P-type ATPase
Solyc10g085230.1	223,1911779	3,190009988	0,439128037	7,264418847	3,75E-13	4,99E-11	UDP-glucosyltransferase
Solyc03g098100.2	98,97809485	3,182093911	0,545911115	5,828959736	5,58E-09	3,86E-07	Reductase 2
Solyc03g078150.2	22,67855633	3,175862363	0,698760275	4,544995579	5,49E-06	1,81E-04	Amino acid transporter family protein
Solyc08g066690.2	368,8447351	3,158581965	0,373322138	8,46074112	2,66E-17	5,69E-15	Exostosin family protein
Solyc07g042400.2	11,93118657	3,12389084	0,787317932	3,96776285	7,26E-05	1,73E-03	Unknown Protein
Solyc02g064690.2	12,17440513	3,11299155	0,788597282	3,947504793	7,90E-05	1,85E-03	Acetyltransferase-like protein
Solyc09g082860.2	11,60389526	3,11150994	0,787395294	3,951649144	7,76E-05	1,83E-03	Sulfate adenylyltransferase
Solyc04g024510.2	11,43791622	3,1095541	0,787214426	3,950072557	7,81E-05	1,84E-03	protein C2orf29 homolog

4Cvs32C							Dénomination
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	
Solyc11g072930.1	11,58811868	3,102857403	0,787469667	3,94028816	8,14E-05	1,89E-03	LRR receptor-like serine/threonine-protein kinase,
Solyc08g079090.2	43,71979443	3,097215026	0,60210586	5,143970906	2,69E-07	1,21E-05	Laccase-22
Solyc11g007950.1	12,49356323	3,095977279	0,789627872	3,920805469	8,83E-05	2,04E-03	Unknown Protein
Solyc08g077230.2	43,04823368	3,094129203	0,577934158	5,353774581	8,61E-08	4,26E-06	Two-component response regulator ARR11
Solyc01g016970.1	15,38637593	3,074944959	0,75556014	4,069755398	4,71E-05	1,19E-03	Unknown Protein
Solyc10g024430.1	11,78530033	3,044953433	0,790116549	3,853802881	1,16E-04	2,61E-03	Unknown Protein
Solyc04g005020.2	11,34958344	3,035902308	0,790475168	3,840604272	1,23E-04	2,74E-03	WD-40 repeat family protein
Solyc06g035440.2	20,17069112	3,021788006	0,723711321	4,17540519	2,97E-05	8,01E-04	Unknown Protein
Solyc11g064850.1	360,9291157	3,009797837	0,552855518	5,44409478	5,21E-08	2,72E-06	Os04g0226400 protein (Fragment)
Solyc10g017850.2	37,67794973	3,008961374	0,614847043	4,893837268	9,89E-07	3,92E-05	Peroxisomal membrane protein 11-1
Solyc02g030230.2	60,00831375	3,00458075	0,580895423	5,172326434	2,31E-07	1,06E-05	UDP-glucose 4-epimerase
Solyc12g005060.1	11,46602313	2,993345797	0,792462808	3,777269754	1,59E-04	3,37E-03	ATP synthase gamma chain
Solyc02g092680.1	10,33412889	2,97204395	0,791642098	3,754277288	1,74E-04	3,65E-03	Subtilisin-like protease
Solyc03g116630.2	109,3665271	2,95367551	0,441790703	6,685689597	2,30E-11	2,43E-09	Unknown Protein
Solyc06g068900.2	18,52867914	2,927003445	0,75772178	3,862899973	1,12E-04	2,54E-03	Nudix hydrolase 4
Solyc09g059550.1	10,53687714	2,919215765	0,794134416	3,67597186	2,37E-04	4,75E-03	Genomic DNA chromosome 3 P1 clone MJL12
Solyc01g051560.2	9,856982462	2,908143902	0,793418894	3,665332303	2,47E-04	4,91E-03	Flavoprotein wrbA
Solyc02g094030.2	74,26952387	2,895167879	0,557858256	5,189791217	2,11E-07	9,77E-06	Unknown Protein
Solyc10g084000.1	19,92305708	2,888995076	0,746202579	3,871596208	1,08E-04	2,46E-03	Heavy-metal-associated domain-containing protein-like
Solyc02g069720.2	15,23423024	2,884999277	0,749611077	3,848661481	1,19E-04	2,66E-03	Zinc finger protein LSD1
Solyc12g013690.1	260,7977735	2,883560946	0,465732852	6,191448447	5,96E-10	5,21E-08	Monooxygenase FAD-binding protein
Solyc03g082370.1	12,3010473	2,878601095	0,770506361	3,735986154	1,87E-04	3,89E-03	Avr9/Cf-9 rapidly elicited protein 65
Solyc03g095850.1	27,76379367	2,877407139	0,682800571	4,214125267	2,51E-05	6,84E-04	Peptide-N4-(N-acetyl-beta-glucosaminyl)asparagine amidase A
Solyc07g063480.2	113,5805418	2,871291207	0,573443636	5,007102748	5,53E-07	2,32E-05	Pto-like, Serine/threonine kinase protein, resistance protein
Solyc07g006600.1	138,0734504	2,870751471	0,510531527	5,623064038	1,88E-08	1,07E-06	GDU1
Solyc04g074850.2	502,3031833	2,861534668	0,345842952	8,274086982	1,29E-16	2,63E-14	Multidrug resistance protein mdtK
Solyc03g083030.2	105,1880498	2,840878636	0,651287135	4,361944957	1,29E-05	3,83E-04	Protein ABIL1
Solyc07g054060.2	76,86393689	2,812649288	0,521246052	5,396010729	6,81E-08	3,44E-06	Unknown Protein
Solyc02g092210.1	9,111424509	2,80470236	0,796246301	3,522405512	4,28E-04	7,72E-03	Alpha-6-galactosyltransferase
Solyc01g095470.2	245,6266877	2,803157597	0,336914342	8,320089847	8,79E-17	1,82E-14	Aldose 1-epimerase family protein
Solyc09g082720.2	93,09295057	2,801670832	0,498502052	5,62017914	1,91E-08	1,09E-06	Aldo/keto reductase family protein
Solyc05g009520.1	9,307991055	2,801464995	0,796435297	3,51750482	4,36E-04	7,84E-03	Genomic DNA chromosome 3 P1 clone MPE11
Solyc10g086280.1	17,48879797	2,798001	0,739234176	3,784999517	1,54E-04	3,27E-03	Heavy metal-associated domain containing protein expressed
Solyc11g010730.1	128,952849	2,792834113	0,432887576	6,451638407	1,11E-10	1,06E-08	Receptor-like kinase
Solyc07g005350.2	13,57354226	2,778641567	0,778293228	3,570173126	3,57E-04	6,65E-03	Unknown Protein
Solyc10g024420.1	1106,957877	2,772912047	0,374822244	7,397938873	1,38E-13	1,97E-11	ABC transporter C family member 9
Solyc01g068490.2	8,900397614	2,771824435	0,797056093	3,477577627	5,06E-04	8,83E-03	U-box domain-containing protein
Solyc10g007040.2	9,233334687	2,771362387	0,796594771	3,479011522	5,03E-04	8,81E-03	Beta-1,3-galactosyl-O-glycosyl-glycoprotein beta-1,6-N-acetylglucosaminyltransferase
Solyc01g103140.2	510,8388973	2,756839122	0,373025689	7,39048061	1,46E-13	2,06E-11	Voltage-gated chloride channel
Solyc03g071710.1	22,32825719	2,756191534	0,680298561	4,051444014	5,09E-05	1,27E-03	Self-pruning interacting protein 1
Solyc03g116460.2	71,35209201	2,74972403	0,503956531	5,456272236	4,86E-08	2,58E-06	Aspartate racemase
Solyc12g013580.1	32,2640242	2,737062677	0,625020459	4,379156934	1,19E-05	3,61E-04	Peptidyl-prolyl cis-trans isomerase cyclophilin-type
Solyc04g015530.1	158,8046704	2,729171553	0,59604517	4,578799876	4,68E-06	1,56E-04	Polygalacturonase A
Solyc11g022530.1	39,25397208	2,71932123	0,618698658	4,395227299	1,11E-05	3,38E-04	Transmembrane protein 205
Solyc05g007850.1	18,60188672	2,715047209	0,708072677	3,834418836	1,26E-04	2,79E-03	Tir-nbs-lrr, resistance protein
Solyc05g053900.2	76,80377599	2,705141548	0,66456383	4,07055188	4,69E-05	1,19E-03	Aspartic proteinase nepenthesin-2
Solyc01g10250.2	40,12115432	2,69800014	0,63195909	4,26926392	1,96E-05	5,53E-04	6-phosphogluconolactonase
Solyc06g053620.2	118,9921275	2,677396186	0,689516142	3,883007262	1,03E-04	2,36E-03	Calcium-dependent protein kinase 2

4Cvs32C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc05g025680.1	25,08322553	2,674657299	0,722556542	3,701658134	2,14E-04	4,37E-03	Respiratory burst oxidase protein B
Solyc05g014280.2	20,58774351	2,66784648	0,75045841	3,554955803	3,78E-04	6,97E-03	Heat shock protein
Solyc11g072310.1	373,0993728	2,66247947	0,385707603	6,902844146	5,10E-12	5,76E-10	Gibberellin 20-oxidase-3
Solyc05g011890.1	34,4844942	2,647590617	0,710984063	3,723839613	1,96E-04	4,05E-03	Sulfotransferase family protein
Solyc11g008820.1	44,25295599	2,643006628	0,673053096	3,92689172	8,61E-05	2,00E-03	Endoglucanase
Solyc10g080900.1	53,52278546	2,6414192	0,62459496	4,229011388	2,35E-05	6,47E-04	3-oxoacyl-reductase
Solyc03g121620.1	19,926566	2,634700001	0,748502944	3,519959438	4,32E-04	7,78E-03	Harpin-induced protein-like (Fragment)
Solyc09g011840.1	61,3475922	2,625261034	0,539574453	4,865428707	1,14E-06	4,46E-05	Receptor lectin kinase-like protein
Solyc04g082830.2	21,72780151	2,624849082	0,715861916	3,666697478	2,46E-04	4,90E-03	Auxin efflux carrier family protein
Solyc01g100880.2	35,99470659	2,613208976	0,706543246	3,698583192	2,17E-04	4,42E-03	MtN21 nodulin protein-like
Solyc11g028170.1	28,73218531	2,610612467	0,6386067	4,087981645	4,35E-05	1,12E-03	Unknown Protein
Solyc01g111250.2	26,47427716	2,599834376	0,658283011	3,949417397	7,83E-05	1,84E-03	Cysteine proteinase cathepsin F
Solyc12g009000.1	131,0278209	2,597488865	0,4258335	6,099775772	1,06E-09	8,85E-08	Os07g0175100 protein (Fragment)
Solyc01g109120.2	27,78287739	2,597063383	0,682874119	3,803136346	1,43E-04	3,08E-03	WD-40 repeat family protein
Solyc06g082190.2	33,49777791	2,587704561	0,608826276	4,25031682	2,13E-05	5,93E-04	Serine/threonine/tyrosine kinase
Solyc06g054080.2	18,37082717	2,586145629	0,724173813	3,571167008	3,55E-04	6,64E-03	RNA polymerase II accessory factor Cdc73 family
Solyc09g007860.2	60,46258723	2,58491005	0,495399387	5,217830533	1,81E-07	8,51E-06	Plant synaptotagmin
Solyc07g007930.2	93,17555578	2,571919636	0,556179123	4,624264973	3,76E-06	1,30E-04	Alkaline alpha galactosidase 2
Solyc03g116220.1	35,9464549	2,567353501	0,608128393	4,221729379	2,42E-05	6,64E-04	Unknown Protein
Solyc03g031860.2	254,6368216	2,565211827	0,488271262	5,253661288	1,49E-07	7,13E-06	Phytoene synthase 1
Solyc01g104130.2	170,824145	2,564043214	0,444772292	5,764844755	8,17E-09	5,27E-07	Oxidoreductase 2OG-Fe(II) oxygenase family protein-like
Solyc11g072320.1	250,7357281	2,555202273	0,43447602	5,881112323	4,08E-09	2,95E-07	Something about silencing protein 10, C-terminal
Solyc08g016770.2	31,33725769	2,544499467	0,622120397	4,090043472	4,31E-05	1,11E-03	Decarboxylase family protein
Solyc09g090360.2	56,44585478	2,544168102	0,551077854	4,61671265	3,90E-06	1,34E-04	Xenotropic and polytropic retrovirus receptor
Solyc04g071150.2	122,4821148	2,542835128	0,526704514	4,827821028	1,38E-06	5,26E-05	Cytochrome P450
Solyc01g087950.2	81,6186437	2,518795409	0,529517556	4,756774128	1,97E-06	7,22E-05	Serine carboxypeptidase 1
Solyc06g073760.2	54,30876793	2,511959049	0,657231624	3,822030099	1,32E-04	2,90E-03	Beta-D-glucosidase
Solyc11g007900.1	32,99354212	2,510588482	0,588072174	4,269184285	1,96E-05	5,53E-04	Os03g0107400 protein (Fragment)
Solyc04g057890.2	20,10439423	2,494465871	0,668474043	3,731582246	1,90E-04	3,94E-03	Ganglioside-induced differentiation-associated protein 1
Solyc08g077560.2	141,4620771	2,493781222	0,430079421	5,798420253	6,69E-09	4,48E-07	ATP binding / serine-threonine kinase
Solyc01g104850.2	66,97932873	2,493641329	0,511950283	4,870866197	1,11E-06	4,36E-05	Serine carboxypeptidase F13S12.6
Solyc02g062480.1	49,71427919	2,492475664	0,534250981	4,665364691	3,08E-06	1,09E-04	Transposon Ty1-A Gag-Pol polyprotein
Solyc08g016440.2	58,32364243	2,483612263	0,57917281	4,2882059	1,80E-05	5,14E-04	Unknown Protein
Solyc04g077220.2	24,74217271	2,478783119	0,670563271	3,696568581	2,19E-04	4,44E-03	Homeobox-leucine zipper protein 22
Solyc02g078660.2	60,46800601	2,471455848	0,494269875	5,000215416	5,73E-07	2,39E-05	Phosphoinositide-binding clathrin adaptor N-terminal Wiscott-Aldrich syndrome C-terminal
Solyc12g019010.1	117,3471691	2,466826554	0,450227648	5,479065012	4,28E-08	2,28E-06	Ubiquinone/menaquinone biosynthesis methyltransferase UbiE
Solyc07g007420.2	133,1141564	2,45258392	0,503357157	4,872452663	1,10E-06	4,34E-05	Leucine-rich repeat family protein
Solyc01g065530.2	212,484867	2,447495756	0,461558659	5,302675418	1,14E-07	5,59E-06	COBRA-like protein
Solyc01g057000.2	531,395442	2,4357048	0,393250127	6,193780064	5,87E-10	5,17E-08	Universal stress protein family protein
Solyc03g118540.2	96,19153535	2,411825746	0,497966079	4,843353485	1,28E-06	4,93E-05	Protein TIFY 6B
Solyc12g088220.1	130,4411028	2,410209507	0,691090303	3,487546412	4,87E-04	8,56E-03	Branched-chain-amino-acid aminotransferase
Solyc05g053210.2	1183,674936	2,409600602	0,403339683	5,974122324	2,31E-09	1,78E-07	CBL-interacting protein kinase 1
Solyc05g056030.2	441,5860035	2,409366975	0,352971602	6,825951334	8,73E-12	9,43E-10	Patatin-like protein 3
Solyc08g076090.2	19,04149928	2,403445492	0,685552084	3,505853966	4,55E-04	8,12E-03	At1g32160/F3C3_6
Solyc06g007930.2	119,7342107	2,402726131	0,523322515	4,591291338	4,41E-06	1,49E-04	Cytochrome b5
Solyc08g061270.1	29,00680907	2,391310696	0,653392324	3,659838979	2,52E-04	4,99E-03	Unknown Protein
Solyc06g005150.2	31,93524671	2,372040676	0,65454989	3,623926477	2,90E-04	5,60E-03	Ascorbate peroxidase
Solyc08g063040.2	40,04348325	2,361982517	0,585273939	4,035687156	5,44E-05	1,34E-03	Zinc finger protein

4Cvs32C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc07g042170.2	32,48094093	2,361035495	0,612173865	3,856805441	1,15E-04	2,59E-03	Jasmonate ZIM-domain protein 3
Solyc05g012450.2	248,8468409	2,355295539	0,489742539	4,809252515	1,51E-06	5,76E-05	Dehydration-responsive family protein
Solyc08g075870.2	138,3409223	2,354866941	0,637143085	3,695978181	2,19E-04	4,45E-03	Dehydration-responsive family protein-like
Solyc12g015850.1	43,40724423	2,337508975	0,604642851	3,865933371	1,11E-04	2,52E-03	Solute carrier family 35 member E3
Solyc08g080390.2	46,41376492	2,337223797	0,625430634	3,736983238	1,86E-04	3,88E-03	Cytochrome P450
Solyc07g045090.2	70,41128324	2,334746784	0,533642617	4,375113063	1,21E-05	3,66E-04	Alcohol dehydrogenase zinc-binding domain protein
Solyc07g063880.2	90,59033453	2,333622057	0,658695947	3,542790975	3,96E-04	7,26E-03	Beta-glucosidase
Solyc07g054070.2	46,57404067	2,326523297	0,623338183	3,732361278	1,90E-04	3,93E-03	DTW domain-containing protein-like
Solyc05g005720.2	74,72984792	2,304784433	0,621681872	3,707337365	2,09E-04	4,29E-03	Potassium transporter family protein
Solyc10g081980.1	130,0097982	2,293976055	0,563074511	4,074018644	4,62E-05	1,18E-03	Harpin-induced protein-like (Fragment)
Solyc01g107830.2	694,8653645	2,285941285	0,302477225	7,557399679	4,11E-14	6,23E-12	UDP-glucosyltransferase family 1 protein
Solyc10g081110.1	30,81211299	2,283494747	0,591239972	3,862213069	1,12E-04	2,55E-03	RING finger family protein
Solyc11g017460.1	60,69314516	2,278565099	0,508299053	4,482725448	7,37E-06	2,34E-04	C2 domain-containing protein
Solyc07g045140.2	44,74456571	2,267309621	0,536842041	4,223420385	2,41E-05	6,61E-04	Uncharacterized membrane protein At3g27390
Solyc03g116180.1	311,7632786	2,26522316	0,412124261	5,496212005	3,88E-08	2,10E-06	Unknown Protein
Solyc01g091690.2	581,3915288	2,2501553	0,289330346	7,777114753	7,42E-15	1,26E-12	Dehydration-responsive family protein
Solyc02g083310.2	25,7025471	2,240535071	0,646807119	3,463992597	5,32E-04	9,23E-03	Wound responsive protein (Fragment)
Solyc06g073740.2	35,11155912	2,240328514	0,648249779	3,455964951	5,48E-04	9,47E-03	Beta-D-glucosidase
Solyc04g078460.2	78,42776816	2,228899018	0,607292953	3,670220454	2,42E-04	4,84E-03	N(4)-(Beta-N-acetylglucosaminyl)-L-asparaginase
Solyc03g025110.1	167,3777273	2,221531181	0,440032682	5,048559513	4,45E-07	1,93E-05	Unknown Protein
Solyc00g060810.2	39,10209801	2,220166322	0,642591796	3,455018155	5,50E-04	9,48E-03	Major latex-like protein
Solyc06g051800.2	1091,538866	2,210857809	0,505724475	4,371664646	1,23E-05	3,68E-04	Expansin
Solyc01g094910.2	131,2922376	2,206156563	0,575509494	3,833397342	1,26E-04	2,80E-03	Ferric reductase oxidase
Solyc03g120550.2	279,2589905	2,204744414	0,322700206	6,832175423	8,36E-12	9,10E-10	Peptide transporter 1
Solyc02g065070.2	77,59027433	2,202599038	0,44464192	4,953646826	7,28E-07	2,97E-05	Calcium-dependent protein kinase-like
Solyc03g111970.2	303,3028329	2,202268174	0,375607045	5,863223821	4,54E-09	3,23E-07	Cytochrome P450
Solyc10g006880.2	215,2423495	2,197660375	0,34921287	6,293182653	3,11E-10	2,84E-08	NAC domain protein protein
Solyc04g063350.2	97,17506918	2,194899683	0,629005276	3,48947738	4,84E-04	8,51E-03	3-methyl-2-oxobutanoate dehydrogenase (2-methylpropanoyl-transferring)
Solyc10g083720.1	224,9842192	2,193814792	0,39153096	5,603170673	2,10E-08	1,19E-06	Pyruvate kinase
Solyc08g014130.2	142,2674671	2,19017676	0,510317134	4,29179546	1,77E-05	5,08E-04	2-isopropylmalate synthase 1
Solyc07g024000.2	302,7067283	2,17519146	0,371301872	5,858283041	4,68E-09	3,28E-07	Dehydrogenase/ reductase 3
Solyc04g077650.2	267,503339	2,174650797	0,362953486	5,991541289	2,08E-09	1,64E-07	Serine carboxypeptidase 1
Solyc04g080380.2	86,46949819	2,173818801	0,493204898	4,407536928	1,05E-05	3,22E-04	Unknown Protein
Solyc02g089630.2	147,7056675	2,172190995	0,544234671	3,991276395	6,57E-05	1,58E-03	Proline dehydrogenase
Solyc09g005320.2	127,6556032	2,167042385	0,540600466	4,008584009	6,11E-05	1,49E-03	E3 ubiquitin-protein ligase RNF34
Solyc01g111970.2	392,3349571	2,154968464	0,415987791	5,180364689	2,21E-07	1,02E-05	Tyrosine-protein kinase transforming protein Src
Solyc04g071770.2	164,9650506	2,130326709	0,554732253	3,840279156	1,23E-04	2,74E-03	Ethylene responsive transcription factor 2a
Solyc05g011970.2	69,01825457	2,110230245	0,554282323	3,807139713	1,41E-04	3,05E-03	Cytochrome P450
Solyc06g075250.2	127,1015349	2,089369559	0,500626015	4,173513753	3,00E-05	8,06E-04	C2H2L domain class transcription factor
Solyc04g081190.2	157,2507194	2,088812198	0,387006316	5,397359459	6,76E-08	3,44E-06	BZIP transcription factor family protein expressed
Solyc11g009010.1	86,84137055	2,078700712	0,439812554	4,72633328	2,29E-06	8,31E-05	Hydrolase alpha/beta fold family protein
Solyc07g007410.2	846,8836801	2,078483922	0,334244155	6,218460039	5,02E-10	4,44E-08	Leucine-rich repeat family protein
Solyc06g050170.2	350,8534781	2,06473365	0,360036015	5,734797533	9,76E-09	6,10E-07	Potassium transporter
Solyc09g089580.2	311,8542475	2,052493235	0,407757185	5,033616355	4,81E-07	2,06E-05	1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase-like protein
Solyc03g097580.2	298,3516824	2,048500293	0,36186731	5,660915573	1,51E-08	8,89E-07	MTN3-like protein
Solyc10g085880.1	2159,987507	2,045538211	0,307789242	6,64590549	3,01E-11	3,07E-09	UDP-glucosyltransferase family 1 protein
Solyc04g006970.2	1565,292175	2,045312491	0,2676608	7,641434567	2,15E-14	3,40E-12	Phosphoenolpyruvate carboxylase
Solyc04g071780.2	171,2875318	2,045091036	0,579673891	3,528002671	4,19E-04	7,62E-03	Cytochrome P450

4Cvs32C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc12g011420.1	151,1228706	2,037891029	0,362353953	5,624034209	1,87E-08	1,07E-06	Integral membrane single C2 domain protein
Solyc03g095900.2	237,0672267	2,037167403	0,55715085	3,656401859	2,56E-04	5,04E-03	1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase-like protein
Solyc01g107820.2	103,3734841	2,029651696	0,531842449	3,816264947	1,35E-04	2,96E-03	UDP-glucosyltransferase family 1 protein
Solyc06g064840.2	126,9940706	2,02549839	0,49038777	4,130401523	3,62E-05	9,49E-04	Agamous MADS-box transcription factor
Solyc02g031950.2	709,5067065	2,020884867	0,487920518	4,141832108	3,45E-05	9,09E-04	Pathogenesis-related protein-like protein
Solyc12g010300.1	853,6210579	2,014699229	0,342056923	5,889953077	3,86E-09	2,81E-07	Unknown Protein
Solyc04g082880.2	39,564088	2,012937944	0,526929691	3,82012625	1,33E-04	2,92E-03	Diphosphate--fructose-6-phosphate 1-phosphotransferase
Solyc04g009790.2	316,1675287	1,991860762	0,317405304	6,275448886	3,49E-10	3,14E-08	Multidrug resistance protein mdtK
Solyc01g100130.2	55,12615861	1,985946036	0,481132544	4,127648522	3,66E-05	9,55E-04	PHD-finger family protein
Solyc05g007070.2	1491,848815	1,981014153	0,361250413	5,483769932	4,16E-08	2,24E-06	Alpha amylase 2 (IC)
Solyc01g080870.2	175,6011741	1,977873079	0,409443663	4,830635463	1,36E-06	5,20E-05	Peptide transporter-like protein
Solyc07g063460.1	77,60738224	1,961818054	0,446234691	4,396381755	1,10E-05	3,37E-04	Methyltransferase family protein
Solyc11g006130.1	55,4199997	1,960535352	0,563699877	3,477972256	5,05E-04	8,83E-03	Methyltransferase-like protein 6
Solyc04g080390.2	78,36911662	1,960510863	0,504458014	3,886370734	1,02E-04	2,33E-03	Unknown Protein
Solyc08g079730.1	42,57856288	1,958118614	0,542018828	3,612639477	3,03E-04	5,82E-03	Mate efflux family protein
Solyc03g083910.2	3102,663553	1,954486818	0,305402469	6,399708629	1,56E-10	1,44E-08	Acid beta-fructofuranosidase
Solyc01g107390.2	52,47361939	1,95393854	0,525609278	3,717473458	2,01E-04	4,15E-03	Auxin-responsive GH3 product
Solyc06g083640.2	149,0125834	1,944767784	0,391034535	4,973391369	6,58E-07	2,72E-05	Coatomer
Solyc01g100360.2	43,19786529	1,943546708	0,551506079	3,524071233	4,25E-04	7,68E-03	Dihydrolipoyl dehydrogenase
Solyc06g051570.2	742,8688749	1,940536927	0,342803965	5,660777376	1,51E-08	8,89E-07	NF-X1 type zinc finger family protein
Solyc11g066620.1	104,3508635	1,940460356	0,463308763	4,188266032	2,81E-05	7,64E-04	Aspartyl protease family protein
Solyc03g111690.2	1508,475032	1,927293051	0,357140622	5,396454324	6,80E-08	3,44E-06	Pectate lyase
Solyc12g010290.1	757,9711483	1,92237942	0,437733112	4,3916701	1,12E-05	3,42E-04	Unknown Protein
Solyc07g065220.1	81,94889246	1,921844948	0,54228492	3,543976378	3,94E-04	7,25E-03	C2 domain-containing protein
Solyc10g085900.1	46,04762484	1,919939065	0,533490751	3,598823524	3,20E-04	6,08E-03	Tetratricopeptide TPR_2 repeat protein
Solyc12g098570.1	130,9732567	1,917201795	0,442239193	4,335214571	1,46E-05	4,29E-04	Receptor like kinase, RLK
Solyc12g096420.1	58,52636188	1,912672922	0,53601791	3,568300399	3,59E-04	6,68E-03	RING-finger protein like
Solyc07g062860.2	48,80282618	1,896150712	0,541329198	3,502768219	4,60E-04	8,17E-03	Genomic DNA chromosome 3 BAC
Solyc01g087990.2	64,44109799	1,895325275	0,512494583	3,698234746	2,17E-04	4,42E-03	MADS-box transcription factor 3
Solyc08g014470.2	96,26009249	1,888010806	0,393814252	4,794165764	1,63E-06	6,14E-05	Amidohydrolase family protein
Solyc02g077710.1	2880,189148	1,883955221	0,381867293	4,933533866	8,08E-07	3,25E-05	E6-2 protein kinase
Solyc10g012240.2	94,58010208	1,867525404	0,521818405	3,578879907	3,45E-04	6,49E-03	Ubiquitin-conjugating enzyme
Solyc03g093140.2	88,44040808	1,861240994	0,459969468	4,046444655	5,20E-05	1,29E-03	MFS family major facilitator transporter glycerol 3-phosphate cation symporter
Solyc05g024260.2	869,9933306	1,849822215	0,36239881	5,104382703	3,32E-07	1,46E-05	RAG1-activating protein 1 homolog
Solyc02g070020.1	71,80886794	1,848439473	0,478362112	3,86410091	1,11E-04	2,53E-03	UDP-glucosyltransferase
Solyc04g076940.2	77,7954971	1,841074138	0,502342012	3,664981415	2,47E-04	4,91E-03	Unknown Protein
Solyc01g107800.2	166,9660541	1,834646845	0,372665554	4,923038433	8,52E-07	3,41E-05	Expressed protein (Fragment)
Solyc05g009550.2	275,7413195	1,833331	0,348221066	5,264848049	1,40E-07	6,75E-06	IST1 homolog
Solyc01g104320.2	79,37683673	1,826648122	0,529367953	3,450620902	5,59E-04	9,61E-03	PAP fibrillin
Solyc10g086660.1	184,4136486	1,820306475	0,449099234	4,053238873	5,05E-05	1,26E-03	Rop guanine nucleotide exchange factor 1
Solyc09g092460.2	78,32506044	1,818123198	0,434673123	4,182736643	2,88E-05	7,77E-04	Receptor-like kinase
Solyc09g064430.2	120,6699363	1,803730121	0,426151439	4,232603611	2,31E-05	6,39E-04	Aromatic L-amino acid decarboxylase
Solyc05g013510.2	194,6624122	1,784343666	0,427625211	4,172681172	3,01E-05	8,08E-04	Phosphate transporter 2-1
Solyc05g006170.2	91,83137091	1,765724739	0,432835309	4,079437846	4,51E-05	1,15E-03	NACHT, LRR and PYD domains-containing protein 5
Solyc01g005030.2	222,8346082	1,762629059	0,325388708	5,416995172	6,06E-08	3,13E-06	Serine/threonine-protein kinase 36
Solyc01g058260.2	817,3205543	1,744269214	0,290043204	6,013825482	1,81E-09	1,46E-07	Poly(A) polymerase polymerase, central region
Solyc01g007760.2	56,32088792	1,74216279	0,458602705	3,798849791	1,45E-04	3,13E-03	Transcription factor E2F
Solyc02g092790.2	404,0024348	1,741533619	0,356270121	4,888239335	1,02E-06	4,03E-05	Arabinogalactan

4Cvs32C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc07g005760.2	231,3794782	1,73039214	0,478883836	3,613385979	3,02E-04	5,81E-03	Hydroxycinnamoyl CoA shikimate/quinat hydroxycinnamoyltransferase
Solyc11g017470.1	166,8428888	1,714470064	0,422264867	4,060176914	4,90E-05	1,23E-03	NAC domain protein
Solyc02g090870.1	110,6378634	1,708095575	0,487585089	3,503174347	4,60E-04	8,17E-03	Unknown Protein
Solyc04g015020.2	228,2530804	1,701019947	0,383210714	4,438863234	9,04E-06	2,81E-04	Proline-rich protein
Solyc09g075460.2	129,2634911	1,695368783	0,433489947	3,910976013	9,19E-05	2,13E-03	Polygalacturonase-like protein-like
Solyc02g069800.1	72,74559322	1,690437644	0,430113127	3,93021635	8,49E-05	1,97E-03	CXE carboxylesterase
Solyc11g009000.1	325,5673635	1,687891753	0,419155821	4,02688372	5,65E-05	1,39E-03	Carboxylesterase bioH
Solyc02g071050.2	443,0810714	1,686124957	0,338352247	4,983341979	6,25E-07	2,60E-05	Purine permease family protein
Solyc03g097470.2	100,0818423	1,683395384	0,44163783	3,811710111	1,38E-04	3,01E-03	3-oxoacyl-
Solyc06g064940.2	209,7025614	1,677197941	0,406058569	4,130433559	3,62E-05	9,49E-04	Phosphatidylinositol transfer protein SFH5
Solyc06g059740.2	720,7932438	1,665964237	0,453394557	3,674424874	2,38E-04	4,77E-03	Alcohol dehydrogenase 2
Solyc08g075210.1	262,5319003	1,662574795	0,38272515	4,344043746	1,40E-05	4,13E-04	Acyltransferase-like protein
Solyc02g088260.2	313,8832598	1,639327921	0,409499705	4,003245667	6,25E-05	1,51E-03	Latex abundant protein 1
Solyc10g008630.2	172,3530948	1,623764547	0,364614238	4,453376689	8,45E-06	2,66E-04	NADH dehydrogenase like protein
Solyc11g008350.1	183,8463375	1,619240442	0,351114832	4,611711884	3,99E-06	1,37E-04	Kinesin-like protein
Solyc10g083630.1	1254,007747	1,610066749	0,271202909	5,936760626	2,91E-09	2,18E-07	Repressor of silencing 2b
Solyc03g082660.2	219,9241206	1,594202067	0,397879346	4,006747475	6,16E-05	1,50E-03	Major facilitator superfamily domain containing protein 5
Solyc03g025140.1	543,3108699	1,587172041	0,369719583	4,292907685	1,76E-05	5,07E-04	Unknown Protein
Solyc12g010130.1	133,4507472	1,568587274	0,416114068	3,769608851	1,64E-04	3,47E-03	CBL-interacting protein kinase 7
Solyc03g118640.2	226,7429271	1,567917406	0,385256745	4,069798711	4,71E-05	1,19E-03	D-tagatose-1,6-bisphosphate aldolase subunit gatY
Solyc05g011960.2	99,60438759	1,567812796	0,444757063	3,525099265	4,23E-04	7,66E-03	Heat shock protein binding protein
Solyc03g058970.2	234,6916113	1,538186405	0,3450744	4,457550033	8,29E-06	2,62E-04	Alkaline alpha galactosidase
Solyc03g063600.2	412,3828989	1,525486259	0,303036901	5,033995053	4,80E-07	2,06E-05	Guanylate kinase
Solyc12g010270.1	789,3631214	1,51742288	0,321959371	4,713088104	2,44E-06	8,85E-05	Unknown Protein
Solyc12g010280.1	201,0054638	1,516286559	0,374527425	4,048532787	5,15E-05	1,28E-03	Unknown Protein
Solyc02g092670.1	101,209959	1,510539137	0,402169411	3,755977197	1,73E-04	3,63E-03	Subtilisin-like protease
Solyc09g082980.2	163,8609073	1,500366717	0,360424212	4,162780042	3,14E-05	8,39E-04	Plant-specific domain TIGR01615 family protein
Solyc03g025530.2	329,1368573	1,493739887	0,326850865	4,570096172	4,88E-06	1,62E-04	S-layer domain protein
Solyc01g090700.2	216,7054137	1,480875294	0,366074171	4,045287567	5,23E-05	1,30E-03	Enoyl-CoA-hydratase
Solyc03g059260.2	500,9277513	1,476929817	0,317866377	4,646385783	3,38E-06	1,18E-04	Carboxyl-terminal-processing protease
Solyc07g054450.2	102,5004998	1,474757982	0,387409386	3,806717226	1,41E-04	3,05E-03	Transcription factor (Fragment)
Solyc10g009210.2	95,88608233	1,468153304	0,416294851	3,52671502	4,21E-04	7,64E-03	Calmodulin-binding protein (Fragment)
Solyc04g018110.1	128,521246	1,439203249	0,361914489	3,976638939	6,99E-05	1,67E-03	Calmodulin-like protein 1
Solyc01g112100.2	582,6210723	1,421730508	0,297625824	4,776905745	1,78E-06	6,59E-05	Lysine/histidine transporter
Solyc07g040960.1	261,7614038	1,420509357	0,380399665	3,73425502	1,88E-04	3,91E-03	Os07g0175100 protein (Fragment)
Solyc12g010250.1	550,6645214	1,403432373	0,339796434	4,130215134	3,62E-05	9,49E-04	Unknown Protein
Solyc01g087370.2	160,6666867	1,38586581	0,365478345	3,791923181	1,49E-04	3,20E-03	PHD finger family protein
Solyc08g048450.2	112,2294827	1,385100419	0,400882054	3,455132015	5,50E-04	9,48E-03	Ornithine-oxo-acid transaminase
Solyc12g005860.1	326,5594313	1,381150672	0,366699504	3,766437247	1,66E-04	3,50E-03	3-isopropylmalate dehydratase large subunit
Solyc11g008460.1	259,3007301	1,380585189	0,334461668	4,127783003	3,66E-05	9,55E-04	U4/U6.U5 tri-snRNP-associated protein 1
Solyc10g074790.1	290,9216589	1,372743507	0,342630479	4,006483932	6,16E-05	1,50E-03	Auxin efflux carrier family protein
Solyc12g027590.1	147,2417461	1,342529742	0,36783981	3,649767381	2,62E-04	5,16E-03	Exportin 4
Solyc09g092500.1	318,4628599	1,334568484	0,376644433	3,543311319	3,95E-04	7,26E-03	UDP-glucosyltransferase family 1 protein
Solyc07g017510.2	1400,552603	1,299612236	0,268172011	4,846188943	1,26E-06	4,87E-05	Phosphatidylinositol-4-phosphate 5-kinase family protein
Solyc05g005490.2	197,2644544	1,293142962	0,372379798	3,47264532	5,15E-04	8,95E-03	Carbonic anhydrase
Solyc09g011030.2	146,3182422	1,289988317	0,36929716	3,493090275	4,77E-04	8,43E-03	Hsp70 nucleotide exchange factor fes1
Solyc07g005310.1	1426,049283	1,256354385	0,345134672	3,640185949	2,72E-04	5,32E-03	Unknown Protein
Solyc03g117890.2	150,6060186	1,229410754	0,341555405	3,599447513	3,19E-04	6,07E-03	Unknown protein DS12 from 2D-PAGE of leaf, chloroplastic

4Cvs32C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc12g021170.1	344,3825471	1,196268796	0,302606657	3,953213743	7,71E-05	1,83E-03	Electron-transfer flavoprotein ubiquinone oxidoreductase
Solyc12g010740.1	2037,601641	1,137094269	0,267395966	4,252473531	2,11E-05	5,88E-04	Receptor like kinase, RLK
Solyc07g006280.2	615,8015559	1,125701342	0,275434632	4,087000011	4,37E-05	1,12E-03	Senescence-associated protein
Solyc02g082690.2	829,9581206	1,12511939	0,318959235	3,527470809	4,20E-04	7,62E-03	Syntaxin binding protein 5 (Tomosyn)
Solyc06g073180.2	468,5941162	-1,052548134	0,270274486	-3,894367354	9,85E-05	2,27E-03	Zinc finger protein CONSTANS-LIKE 1
Solyc06g0171350.2	400,7321283	-1,053567042	0,277333446	-3,798918075	1,45E-04	3,13E-03	Os02g0742100 protein (Fragment)
Solyc03g025890.1	385,0168964	-1,113025388	0,323299443	-3,442707413	5,76E-04	9,85E-03	DNA mismatch repair protein mutS
Solyc04g074610.1	606,3749192	-1,15396863	0,292290874	-3,948014573	7,88E-05	1,85E-03	Unknown Protein
Solyc10g017890.1	236,3828243	-1,19432663	0,331601116	-3,60169665	3,16E-04	6,04E-03	Photosystem I P700 chlorophyll a apoprotein
Solyc01g007640.2	296,4276598	-1,19527175	0,340598191	-3,50933088	4,49E-04	8,04E-03	Ycf2
Solyc12g016220.1	148,314298	-1,28672993	0,348522657	-3,691954903	2,23E-04	4,51E-03	Cc-nbs-Irr, resistance protein
Solyc01g011350.2	180,6155918	-1,295139747	0,32587525	-3,974342165	7,06E-05	1,68E-03	cDNA clone J013057D02 full insert sequence
Solyc02g071150.2	218,5289759	-1,312975987	0,329863903	-3,980356675	6,88E-05	1,65E-03	DNA-binding protein
Solyc01g090230.2	231,0684267	-1,340851669	0,304681763	-4,400826801	1,08E-05	3,30E-04	GRAM domain containing protein
Solyc09g075210.2	2059,806222	-1,356221448	0,299555802	-4,527441757	5,97E-06	1,95E-04	Late embryogenesis abundant protein 5
Solyc03g124040.2	96,83615655	-1,373598068	0,376915336	-3,644314613	2,68E-04	5,25E-03	Mitochondrial transcription termination factor (Fragment)
Solyc06g009940.1	109,2647322	-1,391039809	0,364493973	-3,816358878	1,35E-04	2,96E-03	Photosystem I P700 chlorophyll a apoprotein A1
Solyc01g007350.2	176,6776304	-1,417103689	0,396596515	-3,573162235	3,53E-04	6,60E-03	Photosystem I reaction center subunit VIII
Solyc09g098100.2	99,69849022	-1,418764216	0,404920719	-3,503807406	4,59E-04	8,16E-03	Cc-nbs-Irr, resistance protein
Solyc01g007300.1	127,4052027	-1,421002109	0,377300664	-3,766232966	1,66E-04	3,50E-03	NAD(P)H-quinone oxidoreductase subunit K chloroplastic
Solyc04g072900.1	127,4630096	-1,429922744	0,401236215	-3,563792825	3,66E-04	6,78E-03	Ethylene responsive transcription factor 2b
Solyc01g007320.2	257,3536622	-1,449718625	0,3929619	-3,689209121	2,25E-04	4,54E-03	ATP synthase subunit beta chloroplastic
Solyc06g074260.2	269,1774823	-1,470469393	0,354343603	-4,149840382	3,33E-05	8,83E-04	Genomic DNA chromosome 5 P1 clone MWD9
Solyc01g086970.2	152,7978021	-1,473744557	0,410902554	-3,586603541	3,35E-04	6,31E-03	Zinc finger A20 and AN1 domain-containing stress-associated protein 6
Solyc08g074810.1	328,1703672	-1,475577649	0,414850076	-3,556893766	3,75E-04	6,93E-03	Unknown Protein
Solyc12g006930.1	148,2482916	-1,495001091	0,353437561	-4,229887419	2,34E-05	6,46E-04	Acyl-ACP thioesterase
Solyc04g005540.2	74,00438536	-1,497868609	0,419717932	-3,568750567	3,59E-04	6,68E-03	Cc-nbs-Irr, resistance protein
Solyc07g062140.2	120,1744944	-1,498315856	0,371260177	-4,035756999	5,44E-05	1,34E-03	Alpha alpha-trehalose-phosphate synthase
Solyc01g007720.2	246,8468595	-1,515307554	0,407949681	-3,714447204	2,04E-04	4,19E-03	ORF42f
Solyc12g042470.1	149,9109022	-1,520551823	0,421031621	-3,611490795	3,04E-04	5,84E-03	Reductase 2
Solyc12g044730.1	70,62552248	-1,522874258	0,418417482	-3,639604756	2,73E-04	5,32E-03	30S ribosomal protein S8
Solyc03g114140.2	79,22120121	-1,524749339	0,420803429	-3,623424224	2,91E-04	5,61E-03	Rna-dependent RNA polymerase
Solyc02g091430.2	64,06617904	-1,525222363	0,436908478	-3,490942474	4,81E-04	8,49E-03	Armadillo/beta-catenin repeat family protein
Solyc11g013780.1	103,404596	-1,539148984	0,409419078	-3,759348471	1,70E-04	3,59E-03	Photosystem Q(B) protein
Solyc01g007530.2	606,8779077	-1,554032387	0,334972002	-4,639290379	3,50E-06	1,22E-04	Cytochrome b6
Solyc10g080120.1	167,6632214	-1,58157594	0,430037718	-3,677760987	2,35E-04	4,73E-03	NADH dehydrogenase subunit 5
Solyc04g071120.2	129,8208857	-1,586315166	0,399317992	-3,972561209	7,11E-05	1,69E-03	Serine/threonine/tyrosine kinase
Solyc01g007390.1	226,3490856	-1,590553373	0,451047222	-3,526361089	4,21E-04	7,64E-03	Unknown Protein
Solyc01g007600.2	170,8950295	-1,591073103	0,352107221	-4,518717618	6,22E-06	2,02E-04	50S ribosomal protein L16 chloroplastic
Solyc01g007340.2	206,0845098	-1,594964759	0,380051488	-4,196707052	2,71E-05	7,38E-04	Acetyl-coenzyme A carboxylase carboxyl transferase subunit beta
Solyc02g069370.2	60,08239694	-1,603636873	0,438414652	-3,657808571	2,54E-04	5,02E-03	Ras-related protein Rab-5C
Solyc01g007360.2	137,3939583	-1,60894761	0,350197429	-4,594401548	4,34E-06	1,48E-04	Photosystem I assembly protein ycf4
Solyc01g094200.2	86,45741138	-1,61774508	0,44922455	-3,601194729	3,17E-04	6,04E-03	NAD-dependent malic enzyme 2
Solyc10g080610.1	54,63023247	-1,622357264	0,451241584	-3,595318606	3,24E-04	6,15E-03	Kelch-like protein 14
Solyc07g066070.2	110,8338076	-1,622775345	0,37565057	-4,319906511	1,56E-05	4,56E-04	Nucleic acid binding protein
Solyc12g096020.1	91,69323115	-1,624988464	0,444956573	-3,652015868	2,60E-04	5,12E-03	Protein phosphatase 2C
Solyc02g082770.2	173,480227	-1,625326194	0,355643235	-4,570102945	4,87E-06	1,62E-04	Phosphatidylinositol phosphatase SAC1
Solyc05g020010.1	57,61450039	-1,63063763	0,437596556	-3,726349321	1,94E-04	4,02E-03	Photosystem I P700 chlorophyll a apoprotein A2

4Cvs32C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc02g079640.2	64,81554541	-1,634990912	0,457062003	-3,577175307	3,47E-04	6,52E-03	Serine/threonine-protein kinase receptor
Solyc04g007710.2	75,65776135	-1,635605719	0,403727809	-4,051258508	5,09E-05	1,27E-03	Mitogen-activated protein kinase
Solyc07g054270.2	67,74946151	-1,657355087	0,465230291	-3,562440189	3,67E-04	6,80E-03	Os08g0100600 protein (Fragment)
Solyc01g007330.2	7028,955914	-1,661078762	0,318676531	-5,212428898	1,86E-07	8,71E-06	Ribulose biphosphate carboxylase large chain
Solyc02g069020.2	45,42830692	-1,671385828	0,477026917	-3,503755805	4,59E-04	8,16E-03	Phloem protein 2
Solyc06g073920.2	96,03161783	-1,671993245	0,430066664	-3,887753653	1,01E-04	2,32E-03	YABBY-like transcription factor CRABS CLAW-like protein
Solyc01g007380.1	162,4831545	-1,672355596	0,368434201	-4,539088905	5,65E-06	1,86E-04	Apocytochrome f
Solyc03g007240.2	57,71751372	-1,683513076	0,456191037	-3,690368597	2,24E-04	4,53E-03	Spermidine synthase 1
Solyc08g061160.1	35395,27919	-1,686019108	0,359448232	-4,690575601	2,72E-06	9,80E-05	ORF107c
Solyc01g044250.1	101,4917527	-1,69032693	0,439697317	-3,844296664	1,21E-04	2,70E-03	Photosystem II CP43 chlorophyll apoprotein
Solyc08g078340.2	87,49857148	-1,700547203	0,454414478	-3,742282182	1,82E-04	3,81E-03	Myb family transcription factor
Solyc06g071230.2	154,5100083	-1,701204164	0,413625024	-4,112914028	3,91E-05	1,01E-03	MYB transcription factor
Solyc02g068030.1	185,6786032	-1,708935454	0,337747213	-5,059806228	4,20E-07	1,83E-05	Unknown Protein
Solyc02g021290.1	329,518477	-1,709847884	0,42434974	-4,029336472	5,59E-05	1,38E-03	Photosystem Q(B) protein
Solyc02g068530.2	82,36655113	-1,715798415	0,40211482	-4,266936533	1,98E-05	5,56E-04	UDP-N-acetylglucosamine pyrophosphorylase
Solyc07g065700.2	74,84722887	-1,737433296	0,415327825	-4,183281713	2,87E-05	7,77E-04	SEC14-like protein 1
Solyc10g07970.1	44,87139843	-1,744482197	0,474375401	-3,677429718	2,36E-04	4,73E-03	Transcription factor
Solyc04g008290.2	130,3465713	-1,746293451	0,381224267	-4,580751026	4,63E-06	1,55E-04	Microtubule-associated protein MAP65-1a
Solyc04g078550.2	56,6710376	-1,747157133	0,429618088	-4,066768098	4,77E-05	1,20E-03	WRKY transcription factor 2
Solyc04g082200.2	299,9510293	-1,750332395	0,43809371	-3,995337884	6,46E-05	1,56E-03	Dehydrin
Solyc01g007370.2	135,3658689	-1,75299994	0,401165912	-4,369762953	1,24E-05	3,71E-04	Chloroplast envelope membrane protein A
Solyc02g071140.2	61,91910523	-1,757763635	0,468619164	-3,750942706	1,76E-04	3,69E-03	Outward rectifying potassium channel
Solyc01g007660.2	658,1558765	-1,769119641	0,378245479	-4,677173262	2,91E-06	1,03E-04	NAD(P)H-quinone oxidoreductase subunit 2 chloroplastic
Solyc04g076980.2	61,35214443	-1,773522853	0,424012507	-4,182713541	2,88E-05	7,77E-04	LRR receptor-like serine/threonine-protein kinase, RLP
Solyc01g105410.2	97,87168008	-1,775109179	0,391477183	-4,534387327	5,78E-06	1,89E-04	Os06g0220000 protein (Fragment)
Solyc04g007530.2	130,2056321	-1,786479256	0,410301774	-4,354061741	1,34E-05	3,96E-04	Multidrug resistance protein mdtK
Solyc02g080630.2	560,3745897	-1,79515972	0,292862464	-6,129702306	8,80E-10	7,42E-08	Lactoylglutathione lyase
Solyc06g076120.2	75,68870402	-1,796126387	0,514639811	-3,49006499	4,83E-04	8,50E-03	Fasciclin-like arabinogalactan protein 9
Solyc04g054480.2	153,6400739	-1,806436546	0,386217164	-4,677255999	2,91E-06	1,03E-04	C2 domain-containing protein-like
Solyc01g098750.2	129,6531314	-1,807751048	0,490043478	-3,688960532	2,25E-04	4,54E-03	RING finger protein B
Solyc04g079090.2	93,14586143	-1,808483858	0,40640878	-4,449913353	8,59E-06	2,70E-04	Lipin family protein
Solyc01g007500.2	881,4910596	-1,815208431	0,365656023	-4,964251419	6,90E-07	2,82E-05	Photosystem II CP47 chlorophyll apoprotein
Solyc12g027550.1	131,0797625	-1,823840188	0,458213796	-3,980325786	6,88E-05	1,65E-03	Photosystem II CP43 chlorophyll apoprotein
Solyc01g007730.2	61656,39999	-1,825318293	0,525286146	-3,474902787	5,11E-04	8,90E-03	ORF91
Solyc02g090350.2	76,20665966	-1,835524512	0,510594835	-3,594874813	3,25E-04	6,15E-03	Cytochrome P450
Solyc02g084760.2	55,19725869	-1,841177747	0,530561888	-3,470241245	5,20E-04	9,02E-03	Ubiquitin-conjugating enzyme E2 W
Solyc01g048590.1	1210,549102	-1,846556417	0,326221142	-5,660443719	1,51E-08	8,89E-07	Photosystem Q(B) protein
Solyc05g051240.1	55,28379783	-1,852869454	0,529161252	-3,501521411	4,63E-04	8,19E-03	Aspartic proteinase nepenthesin I
Solyc11g044610.1	69,28616749	-1,853479924	0,468821894	-3,953484148	7,70E-05	1,83E-03	Cell wall-associated hydrolase
Solyc02g090160.2	101,461092	-1,856993125	0,412586621	-4,500856376	6,77E-06	2,18E-04	Guanine nucleotide-binding protein alpha-1 subunit, alpha subunit
Solyc09g074050.2	60,28251109	-1,872303127	0,542979531	-3,448202043	5,64E-04	9,68E-03	Oxidoreductase
Solyc02g079230.2	49,54384442	-1,892752663	0,511248771	-3,702214601	2,14E-04	4,37E-03	Vesicle-associated membrane family protein
Solyc09g055950.1	118,1331699	-1,894227851	0,469030454	-4,038603109	5,38E-05	1,33E-03	Photosystem II D2 protein
Solyc02g084160.1	364,9804486	-1,905467492	0,530264329	-3,593429518	3,26E-04	6,17E-03	Unknown Protein
Solyc01g007430.2	59,94730437	-1,912842929	0,490977465	-3,895989254	9,78E-05	2,26E-03	Cytochrome b6-f complex subunit 5
Solyc08g016720.1	110,8800064	-1,919233774	0,505468684	-3,796939029	1,46E-04	3,15E-03	9-cis-epoxycarotenoid dioxygenase 5
Solyc09g010800.2	422,7372384	-1,92167565	0,378375807	-5,078748731	3,80E-07	1,67E-05	Type 2 metallothionein
Solyc07g005280.2	356,0199464	-1,924808624	0,382815331	-5,028034325	4,96E-07	2,10E-05	Unknown Protein

4Cvs32C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc03g013600.1	130,7551914	-1,926331389	0,511403805	-3,766752161	1,65E-04	3,50E-03	NAD(P)H-quinone oxidoreductase subunit 6 chloroplatic
Solyc02g092520.1	80,71923829	-1,938863023	0,417284875	-4,646377429	3,38E-06	1,18E-04	Unknown Protein
Solyc05g016120.1	3843,682843	-1,943586018	0,296908239	-6,546083148	5,91E-11	5,72E-09	Photosystem Q(B) protein
Solyc01g007410.2	210,7903341	-1,945937511	0,354130738	-5,494969234	3,91E-08	2,11E-06	Cytochrome b559 subunit alpha
Solyc02g080280.1	229,3509063	-1,96020556	0,408018216	-4,804210905	1,55E-06	5,89E-05	NAD(P)H-quinone oxidoreductase subunit 1
Solyc03g096840.2	33,84411015	-1,963972348	0,532900959	-3,685435939	2,28E-04	4,60E-03	Seed specific protein Bn15D1B
Solyc10g055520.1	1640,383443	-1,983128907	0,561438845	-3,532226035	4,12E-04	7,53E-03	GTP-binding RHO-like protein
Solyc01g007630.2	301,2150485	-1,985561687	0,404257005	-4,911632117	9,03E-07	3,60E-05	50S ribosomal protein L2 chloroplatic
Solyc06g074120.2	253,2405903	-1,988368333	0,345048512	-5,762576173	8,28E-09	5,32E-07	BEL1-like homeodomain protein 1
Solyc00g277510.1	950,0480062	-2,002757534	0,335044026	-5,977595126	2,26E-09	1,75E-07	Photosystem Q(B) protein
Solyc10g047420.1	73,77599577	-2,009281538	0,459489854	-4,372852896	1,23E-05	3,67E-04	NAD(P)H-quinone oxidoreductase chain 4, chloroplatic
Solyc07g008320.2	381,7705686	-2,017957565	0,292260357	-6,90465715	5,03E-12	5,76E-10	Calcium-transporting ATPase 1
Solyc08g079020.2	49,27176887	-2,018076242	0,472860488	-4,267804758	1,97E-05	5,55E-04	Adenine phosphoribosyltransferase-like protein
Solyc12g039030.1	2360,181704	-2,01840852	0,281288888	-7,17557146	7,20E-13	9,33E-11	Photosystem Q(B) protein
Solyc01g007540.2	197,3118307	-2,020713108	0,439273425	-4,600126009	4,22E-06	1,44E-04	Cytochrome b6-f complex subunit 4
Solyc10g008890.2	40,59766384	-2,023647398	0,565563306	-3,57810943	3,46E-04	6,51E-03	Optic atrophy 3 protein homolog
Solyc03g095610.2	64,08278484	-2,025348813	0,498455327	-4,063250408	4,84E-05	1,22E-03	Unknown Protein
Solyc12g008410.1	176,9502281	-2,026012961	0,354712971	-5,711696852	1,12E-08	6,81E-07	RNA-dependent RNA polymerase family protein
Solyc04g015690.2	226,9145203	-2,026486262	0,311080648	-6,514343701	7,30E-11	7,03E-09	Insulin degrading enzyme
Solyc03g005090.2	173,4997083	-2,030792809	0,343341721	-5,914786015	3,32E-09	2,47E-07	4-coumarate-coa ligase
Solyc11g065320.1	30,05327965	-2,035877402	0,591041447	-3,444559453	5,72E-04	9,80E-03	Zinc finger CCH domain-containing protein 23
Solyc02g078210.2	132,4067412	-2,050782268	0,40448757	-5,070074875	3,98E-07	1,74E-05	Ubiquitin-conjugating enzyme 22
Solyc10g075030.1	241,7319174	-2,062505375	0,375084907	-5,498769303	3,82E-08	2,08E-06	AP2 domain-containing transcription factor
Solyc11g051200.1	3304,056885	-2,06264851	0,587429387	-3,511313111	4,46E-04	8,01E-03	Cytochrome P450 like_TBP
Solyc01g097910.2	100,6417169	-2,068754485	0,546141699	-3,787944576	1,52E-04	3,24E-03	Rubredoxin family protein4 protein
Solyc01g107690.2	37,05851508	-2,080750182	0,510142585	-4,078761982	4,53E-05	1,16E-03	Unknown Protein
Solyc01g006430.2	80,56237095	-2,085448465	0,600512017	-3,472783903	5,15E-04	8,95E-03	Omega-6 fatty acid desaturase
Solyc02g069180.2	33,976988	-2,095005012	0,57117585	-3,667880939	2,45E-04	4,88E-03	Protein binding protein
Solyc06g009270.2	44,73507135	-2,10211391	0,523007367	-4,019281644	5,84E-05	1,43E-03	Diacylglycerol kinase 7
Solyc06g082010.2	81,02116812	-2,102995371	0,566464665	-3,712491705	2,05E-04	4,21E-03	Zinc finger CCH domain-containing protein 66
Solyc11g021170.1	4772,158763	-2,109458713	0,48917535	-4,312275164	1,62E-05	4,70E-04	ORF82c
Solyc07g007600.2	68,17283679	-2,111381872	0,444224796	-4,752958162	2,00E-06	7,34E-05	Pyrophosphate-energized proton pump
Solyc02g086900.2	48,53876393	-2,12522302	0,592367773	-3,58767495	3,34E-04	6,30E-03	Metal-dependent phosphohydrolase HD domain-containing protein
Solyc01g090950.2	66,32242575	-2,127357847	0,523633711	-4,062683138	4,85E-05	1,22E-03	GRAS family transcription factor
Solyc01g007280.2	99,2783896	-2,134860099	0,478240737	-4,463986301	8,04E-06	2,55E-04	30S ribosomal protein S4 chloroplatic
Solyc01g007490.2	753,8704031	-2,147570234	0,312625677	-6,869462089	6,44E-12	7,12E-10	ATP-dependent Clp protease proteolytic subunit
Solyc02g093970.2	47,07707385	-2,15487749	0,609871089	-3,533332745	4,10E-04	7,51E-03	Receptor like kinase, RLK
Solyc08g081070.2	65,84345672	-2,168136965	0,557697692	-3,887656334	1,01E-04	2,32E-03	Mitochondrial carrier family
Solyc10g078390.1	110,1667093	-2,182334078	0,421774615	-5,17417123	2,29E-07	1,05E-05	Calcium-dependent protein kinase-like
Solyc10g076690.1	43,19168779	-2,195152773	0,622003606	-3,529164064	4,17E-04	7,60E-03	PHD finger family protein
Solyc10g081720.1	36,0745847	-2,200070586	0,551325436	-3,990511671	6,59E-05	1,59E-03	Fasciclin-like arabinogalactan protein 14
Solyc03g114020.2	45,78562693	-2,236705036	0,487273588	-4,590244769	4,43E-06	1,50E-04	Genomic DNA chromosome 5 P1 clone MQB2
Solyc02g083860.2	47,77832906	-2,246307049	0,646429493	-3,474945176	5,11E-04	8,90E-03	Flavanone 3-hydroxylase
Solyc04g082610.2	75,71235978	-2,254067033	0,440839779	-5,113120777	3,17E-07	1,42E-05	Glutamate-gated kainate-type ion channel receptor subunit GluR5
Solyc08g006590.1	58,50607741	-2,279769966	0,601925537	-3,787461782	1,52E-04	3,25E-03	Os10g0479800 protein (Fragment)
Solyc12g006530.1	185,4181179	-2,287662544	0,355014498	-6,44385668	1,16E-10	1,11E-08	Cycloartenol synthase
Solyc08g006600.2	842,3723126	-2,305872413	0,326455318	-7,063362991	1,63E-12	2,00E-10	Dynamin-2
Solyc01g097740.2	133,9924229	-2,307890496	0,633374962	-3,643798118	2,69E-04	5,26E-03	Tetratricopeptide repeat protein KIAA0103

4Cvs32C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc06g068800.2	35,25389869	-2,309885086	0,598509558	-3,859395483	1,14E-04	2,57E-03	CRAL/TRIO domain containing protein expressed
Solyc09g015340.1	21,81087685	-2,319148498	0,586796496	-3,952219404	7,74E-05	1,83E-03	Photosystem I P700 chlorophyll a apoprotein A1
Solyc09g066210.2	69,98906075	-2,321707752	0,588021532	-3,94833799	7,87E-05	1,85E-03	Kelch repeat-containing F-box family protein
Solyc02g070260.2	195,1874682	-2,328164229	0,404390671	-5,757215472	8,55E-09	5,44E-07	Protein phosphatase 1 regulatory subunit 7
Solyc05g054490.2	57,20289073	-2,329106773	0,546181404	-4,264346528	2,00E-05	5,60E-04	Trans-2-enoyl-CoA reductase
Solyc07g016180.2	102,7418394	-2,329151563	0,401093329	-5,807006482	6,36E-09	4,31E-07	Auxin response factor 19
Solyc12g044300.1	45,80249685	-2,342151522	0,535567418	-4,373215101	1,22E-05	3,67E-04	Acyl-CoA synthetase (AMP-forming)/AMP-acid ligase II
Solyc02g087060.2	38,23100651	-2,342495286	0,531085625	-4,410767634	1,03E-05	3,18E-04	Nodulin MTN21 family protein
Solyc03g116040.2	33,64102901	-2,342916196	0,555694362	-4,216195731	2,48E-05	6,79E-04	Exostosin family-like protein
Solyc04g014370.2	132,3266426	-2,360437167	0,354885806	-6,651258305	2,91E-11	2,98E-09	Tyrosine phosphatase-like
Solyc01g007670.2	264,7073706	-2,368365364	0,436001919	-5,432006745	5,57E-08	2,90E-06	30S ribosomal protein S7 chloroplastic
Solyc11g069590.1	23,07444156	-2,375748452	0,649131619	-3,659887118	2,52E-04	4,99E-03	Receptor-like protein kinase At5g59670
Solyc09g009850.2	29,97473303	-2,377433653	0,669587551	-3,550594164	3,84E-04	7,08E-03	Genomic DNA chromosome 5 P1 clone MUB3
Solyc05g021190.1	83,85138056	-2,38337769	0,396476397	-6,011398683	1,84E-09	1,46E-07	Photosystem II D2 protein
Solyc11g066120.1	33,08614422	-2,397134854	0,632644585	-3,789070375	1,51E-04	3,23E-03	Unknown Protein
Solyc10g051380.1	43,09661467	-2,397645956	0,575004586	-4,169785797	3,05E-05	8,17E-04	Glycine-rich RNA-binding protein
Solyc06g076770.2	43,73717684	-2,423066823	0,59914625	-4,044199265	5,25E-05	1,30E-03	Myb family transcription factor (Fragment)
Solyc03g120620.2	36,45317051	-2,426435925	0,540902516	-4,485902458	7,26E-06	2,32E-04	Homeobox-leucine zipper protein ATHB-15
Solyc03g117980.2	106,960364	-2,429748226	0,435790384	-5,575497563	2,47E-08	1,39E-06	Respiratory burst oxidase-like protein
Solyc07g053970.2	95,06138017	-2,449718185	0,478347501	-5,12121038	3,04E-07	1,36E-05	Two-pore calcium channel 2
Solyc10g061830.1	139,317069	-2,451370825	0,501712758	-4,886004566	1,03E-06	4,06E-05	Photosystem II CP43 chlorophyll apoprotein
Solyc05g006340.2	50,63493306	-2,452201725	0,523386467	-4,685260089	2,80E-06	9,98E-05	WD-40 repeat family protein
Solyc05g008090.2	53,03021509	-2,453427079	0,495273447	-4,953681835	7,28E-07	2,97E-05	Os02g0200800 protein (Fragment)
Solyc02g086220.2	65,03671297	-2,457673152	0,444156679	-5,533347274	3,14E-08	1,74E-06	Abhydrolase domain-containing protein FAM108B1
Solyc01g102700.2	12,95428828	-2,458144494	0,679087783	-3,619774286	2,95E-04	5,68E-03	Receptor like kinase, RLK
Solyc00g230080.1	274,0703412	-2,463824773	0,461362802	-5,340319512	9,28E-08	4,57E-06	Photosystem II D2 protein
Solyc05g008900.2	113,1693871	-2,479505042	0,64649864	-3,835282689	1,25E-04	2,78E-03	COSII_At1g13380 (Fragment)
Solyc10g017940.1	52,01695288	-2,480158984	0,581396441	-4,265865438	1,99E-05	5,57E-04	Photosystem II CP43 chlorophyll apoprotein
Solyc03g113620.2	247,947473	-2,493392657	0,494181122	-5,045503653	4,52E-07	1,96E-05	MYB transcription factor
Solyc04g078900.2	46,51434516	-2,497399757	0,484005281	-5,159860554	2,47E-07	1,12E-05	Cytochrome P450
Solyc10g055530.1	855,9348798	-2,506531588	0,408417168	-6,137184688	8,40E-10	7,12E-08	Unknown Protein
Solyc02g084180.1	73,85957184	-2,506885309	0,655892464	-3,82209805	1,32E-04	2,90E-03	Unknown Protein
Solyc09g042670.2	26,976278	-2,513247557	0,69230295	-3,630271338	2,83E-04	5,49E-03	Unknown Protein
Solyc01g011510.2	56,32292955	-2,513850207	0,445468374	-5,643162019	1,67E-08	9,71E-07	Aldehyde dehydrogenase-dependent
Solyc08g082040.2	24,92524504	-2,515435278	0,693338971	-3,62800215	2,86E-04	5,53E-03	Extra-large G-protein-like
Solyc04g057930.2	93,81121131	-2,520433608	0,581877013	-4,331557273	1,48E-05	4,35E-04	Receptor-like kinase
Solyc01g104970.2	42,80935977	-2,521469778	0,679127919	-3,71280536	2,05E-04	4,21E-03	Receptor like kinase, RLK
Solyc05g009010.1	16,26044225	-2,532608782	0,731774146	-3,460915906	5,38E-04	9,31E-03	Serine/threonine protein kinase family protein
Solyc05g005080.2	107,498627	-2,535682286	0,589397338	-4,30216108	1,69E-05	4,89E-04	Endo-1,4-beta-glucanase
Solyc01g109180.2	52,57918827	-2,545263711	0,498324629	-5,10764181	3,26E-07	1,45E-05	Long-chain-fatty-acid-CoA ligase
Solyc01g110110.2	19,02189155	-2,546291903	0,725532542	-3,509548858	4,49E-04	8,04E-03	Genomic DNA chromosome 5 TAC clone K1F13
Solyc01g107890.2	21,01833914	-2,546347985	0,664995786	-3,829118977	1,29E-04	2,84E-03	Filament-like plant protein (Fragment)
Solyc06g074600.1	31,31500897	-2,551730597	0,682374051	-3,739489498	1,84E-04	3,85E-03	DNA-directed RNA polymerase subunit beta
Solyc03g114290.2	22,52492848	-2,55881562	0,622877524	-4,10805579	3,99E-05	1,03E-03	UPF0497 membrane protein At2g36330
Solyc03g119690.1	59,92337813	-2,559402871	0,508402651	-5,034204416	4,80E-07	2,06E-05	Aspartic proteinase nepenthesin-1
Solyc03g025410.2	31,58711082	-2,567652025	0,711258928	-3,610010255	3,06E-04	5,86E-03	Dehydrogenase/reductase SDR family member 13
Solyc03g117600.2	12,12099972	-2,570674887	0,73406236	-3,501984334	4,62E-04	8,18E-03	Hydroxycinnamoyl-CoA shikimate/quinate hydroxycinnamoyltransferase
Solyc12g062600.1	33,72310284	-2,574342694	0,513169466	-5,016554698	5,26E-07	2,21E-05	Photosystem I P700 chlorophyll a apoprotein A2

4Cvs32C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc01g100640.2	54,56901033	-2,581476725	0,634615112	-4,067783253	4,75E-05	1,20E-03	Catalase
Solyc06g071500.2	85,48273772	-2,58513191	0,44831982	-5,76626728	8,10E-09	5,27E-07	Boron transporter
Solyc09g008240.2	37,01264063	-2,596700079	0,629300998	-4,126324424	3,69E-05	9,58E-04	Uncharacterized ABC transporter ATP-binding protein/permease C9B6.09c
Solyc03g082450.2	15,46438835	-2,597210392	0,716538838	-3,624661014	2,89E-04	5,59E-03	Receptor like kinase, RLK
Solyc04g073950.1	24,82588183	-2,608823489	0,6938832	-3,75974442	1,70E-04	3,58E-03	VQ motif family protein expressed
Solyc09g091560.2	94,32810963	-2,609029949	0,423778177	-6,156593447	7,43E-10	6,34E-08	Ankyrin repeat domain-containing protein 13C-A
Solyc08g079710.2	17,32860739	-2,616930271	0,642213564	-4,074859855	4,60E-05	1,17E-03	Kinesin
Solyc03g034240.2	26,46678097	-2,621280425	0,736017658	-3,561436869	3,69E-04	6,82E-03	Chromosome 18 contig 1 DNA sequence
Solyc11g071800.1	35,75095848	-2,633541488	0,645325396	-4,08095126	4,49E-05	1,15E-03	Strictosidine synthase family protein
Solyc06g008820.2	40,46987024	-2,637618849	0,525786976	-5,01651614	5,26E-07	2,21E-05	Sodium/hydrogen exchanger
Solyc04g072450.2	45,49749053	-2,645002971	0,54306356	-4,870521917	1,11E-06	4,36E-05	Unknown Protein
Solyc11g009050.1	22,99179919	-2,647367446	0,703711772	-3,762005344	1,69E-04	3,56E-03	F-box protein-like
Solyc10g044550.1	18,94259271	-2,655282557	0,661303582	-4,01522482	5,94E-05	1,45E-03	ATP synthase subunit c chloroplastic
Solyc02g081430.2	39,32606169	-2,663255098	0,73367959	-3,62999753	2,83E-04	5,49E-03	Microsomal glutathione S-transferase 3
Solyc09g091660.2	34,91702412	-2,698221263	0,536621483	-5,02816482	4,95E-07	2,10E-05	ABC transporter G family member 40
Solyc01g107660.2	24,8629296	-2,727053189	0,635905296	-4,288458055	1,80E-05	5,14E-04	Stress enhanced protein 1 (Fragment)
Solyc04g079480.2	8,53081909	-2,731236572	0,793719284	-3,441061123	5,79E-04	9,90E-03	Serpin (Serine protease inhibitor)
Solyc10g078160.1	21,87215538	-2,742492754	0,710303159	-3,861017254	1,13E-04	2,55E-03	Hydroxyproline-rich glycoprotein-like
Solyc06g068680.2	10,06785651	-2,746057838	0,777540819	-3,531721771	4,13E-04	7,53E-03	Respiratory burst oxidase-like protein
Solyc08g076890.2	7,219053554	-2,752606822	0,797241567	-3,452663453	5,55E-04	9,55E-03	Unknown Protein
Solyc10g080920.1	8,296310488	-2,756714855	0,799052981	-3,44997756	5,61E-04	9,62E-03	Myb family transcription facto
Solyc12g042480.1	9,788798408	-2,761693669	0,792706423	-3,483879514	4,94E-04	8,66E-03	Cytochrome P450
Solyc05g052910.2	16,97689932	-2,779375243	0,803096993	-3,46082138	5,39E-04	9,31E-03	Actin-binding LIM protein 1
Solyc02g088190.2	10,33863743	-2,780172316	0,77375018	-3,593113626	3,27E-04	6,17E-03	MYB transcription factor
Solyc12g038080.1	121,1026829	-2,780243643	0,460928766	-6,031829313	1,62E-09	1,31E-07	Photosystem II CP43 chlorophyll apoprotein
Solyc09g092430.2	33,90965014	-2,781086621	0,703689792	-3,952148593	7,75E-05	1,83E-03	Selenium binding protein
Solyc10g084970.1	23,74012372	-2,786689947	0,73181872	-3,807896509	1,40E-04	3,04E-03	Unknown Protein
Solyc08g077400.1	12,78579725	-2,801575172	0,80066712	-3,499051108	4,67E-04	8,25E-03	Invertase inhibitor
Solyc11g066920.1	34,43564978	-2,801803175	0,624820104	-4,484175779	7,32E-06	2,33E-04	Pentatricopeptide repeat-containing protein
Solyc01g109230.2	12,91509336	-2,804496085	0,804555041	-3,485772807	4,91E-04	8,61E-03	CHP-rich zinc finger protein-like
Solyc10g076790.1	9,695008844	-2,80545704	0,799207765	-3,510297524	4,48E-04	8,03E-03	Auxin transporter-like protein 1
Solyc02g084090.1	44,95276591	-2,808917086	0,64024609	-4,387245982	1,15E-05	3,49E-04	ATP-dependent Clp protease ATP-binding subunit clpX
Solyc02g086930.2	184,8010584	-2,812831965	0,40933644	-6,871687168	6,34E-12	7,06E-10	Homeobox-leucine zipper-like protein
Solyc12g087950.1	24,58432576	-2,816933516	0,77450028	-3,637098126	2,76E-04	5,37E-03	AT-hook motif nuclear localized protein 17
Solyc11g066150.1	7,953983841	-2,821121655	0,804412782	-3,50705722	4,53E-04	8,09E-03	Bifunctional polymyxin resistance protein ArnA-binding domain
Solyc02g036350.2	75,12684219	-2,821651669	0,456530549	-6,180641533	6,38E-10	5,55E-08	1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase
Solyc03g093330.2	10,37259627	-2,822137375	0,804465502	-3,50808999	4,51E-04	8,07E-03	Receptor like kinase, RLK
Solyc08g079630.2	32,09219215	-2,825355911	0,681711345	-4,144504758	3,41E-05	9,00E-04	AT-hook motif nuclear localized protein 1
Solyc10g075110.1	6,319570799	-2,826988912	0,798233163	-3,541557833	3,98E-04	7,28E-03	Non-specific lipid-transfer protein
Solyc02g083570.2	6,906491114	-2,830223064	0,804347548	-3,518656916	4,34E-04	7,81E-03	Ubiquitin-conjugating enzyme E2 10
Solyc09g010780.2	11,0415256	-2,833606831	0,744001042	-3,808605998	1,40E-04	3,04E-03	Protein phosphatase 2C containing protein
Solyc08g081550.2	25,0750297	-2,834097523	0,778308123	-3,641356733	2,71E-04	5,30E-03	1-aminocyclopropane-1-carboxylate synthase
Solyc01g111980.2	56,96061154	-2,834792197	0,597420545	-4,745053078	2,08E-06	7,62E-05	Laccase 1a
Solyc11g045110.1	57,91953092	-2,835538116	0,641877901	-4,417566193	9,98E-06	3,09E-04	Sucrose-phosphate synthase 1
Solyc04g074220.2	19,97928258	-2,838142643	0,793688729	-3,575888806	3,49E-04	6,54E-03	Hydrolase
Solyc03g121600.2	25,33935047	-2,840868674	0,795466577	-3,571323744	3,55E-04	6,64E-03	Choline dehydrogenase
Solyc04g040210.2	22,7526401	-2,843532576	0,663851345	-4,283387535	1,84E-05	5,23E-04	Unknown Protein
Solyc10g050920.1	170,3028205	-2,848963561	0,445834044	-6,39018846	1,66E-10	1,52E-08	Unknown Protein

4Cvs32C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc03g111170.2	48,27791963	-2,855826401	0,527405547	-5,414858487	6,13E-08	3,15E-06	4-coumarate-coa ligase
Solyc09g011990.1	17,08924631	-2,865266956	0,804203825	-3,562861638	3,67E-04	6,80E-03	Receptor like protein kinase
Solyc09g065430.2	11,21203934	-2,868578934	0,804396827	-3,566124131	3,62E-04	6,73E-03	Non-specific lipid-transfer protein
Solyc12g006590.1	8,661182742	-2,876882882	0,79673643	-3,610833864	3,05E-04	5,85E-03	Zinc finger RAN-binding domain containing 2
Solyc01g094010.2	21,94607139	-2,881504444	0,73028352	-3,945733903	7,96E-05	1,86E-03	CXE carboxylesterase
Solyc02g076660.2	17,67244117	-2,886535723	0,698308015	-4,133613909	3,57E-05	9,40E-04	Receptor like kinase, RLK
Solyc08g079460.2	12,03023484	-2,887799551	0,770555943	-3,747683185	1,78E-04	3,73E-03	Receptor like kinase, RLK
Solyc04g015460.2	6,547197535	-2,892766632	0,796635406	-3,631230311	2,82E-04	5,48E-03	S-receptor kinase
Solyc09g089680.2	7,527711745	-2,893063926	0,804088032	-3,597944268	3,21E-04	6,09E-03	1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase-like protein
Solyc11g007690.1	50,81213737	-2,895784837	0,540342969	-5,359160759	8,36E-08	4,15E-06	Pyruvate kinase
Solyc01g095180.2	34,16684838	-2,916241772	0,65623807	-4,443877775	8,84E-06	2,76E-04	RING finger protein 38
Solyc07g021630.2	12,99892627	-2,918585445	0,793408786	-3,678539358	2,35E-04	4,72E-03	Branched-chain-amino-acid aminotransferase
Solyc08g083060.2	71,54529779	-2,921862562	0,482957177	-6,04994128	1,45E-09	1,19E-07	Oligopeptide transporter (Fragment)
Solyc05g053870.2	23,88779226	-2,930823107	0,677548281	-4,325629904	1,52E-05	4,45E-04	Copine I-like protein
Solyc07g054740.2	5,993587282	-2,931941811	0,803442454	-3,649224406	2,63E-04	5,16E-03	Membrane associated protein-like protein
Solyc11g010760.1	11,4562951	-2,941946213	0,803996225	-3,659154262	2,53E-04	5,00E-03	UDP-glucosyltransferase
Solyc01g100900.2	14,20522779	-2,947171809	0,804167415	-3,664873453	2,47E-04	4,91E-03	MTN21 nodulin protein-like
Solyc04g071890.2	11,72661736	-2,954472141	0,759896422	-3,887993226	1,01E-04	2,32E-03	Peroxidase 4
Solyc08g075430.2	106,5485088	-2,959494361	0,559088578	-5,29342662	1,20E-07	5,86E-06	ABC transporter G family member 14
Solyc09g007770.2	13,00629563	-2,959960278	0,689107582	-4,295352942	1,74E-05	5,02E-04	Aquaporin 2
Solyc09g010860.2	11,04885584	-2,976167681	0,767180809	-3,879356268	1,05E-04	2,39E-03	Expansin
Solyc11g018690.1	61,12568638	-2,978890061	0,499668523	-5,961732479	2,50E-09	1,91E-07	ABC transporter G family member 25
Solyc05g055700.2	11,33201526	-2,98145768	0,772857858	-3,857705073	1,14E-04	2,58E-03	Alcohol dehydrogenase zinc-binding domain protein
Solyc01g087770.2	8,985678777	-2,984950886	0,803468709	-3,715080441	2,03E-04	4,18E-03	Subtilisin-like protease
Solyc08g008410.2	79,48990169	-2,993648513	0,448085197	-6,680980605	2,37E-11	2,49E-09	Nodule inception protein (Fragment)
Solyc04g071620.2	272,4360999	-2,99763254	0,455269118	-6,584308973	4,57E-11	4,52E-09	ASR4 (Fragment)
Solyc06g071580.2	112,7209977	-3,00227808	0,479872366	-6,25640961	3,94E-10	3,53E-08	MORC family CW-type zinc finger 3
Solyc01g098410.2	10,1105507	-3,007499839	0,783507357	-3,838508741	1,24E-04	2,75E-03	Receptor-like kinase
Solyc08g080480.2	16,82341635	-3,010790518	0,793670103	-3,793503757	1,49E-04	3,19E-03	Unknown Protein
Solyc01g100630.1	26,41984174	-3,018127541	0,654883352	-4,608649055	4,05E-06	1,39E-04	Catalase
Solyc01g109800.2	55,55484513	-3,018145436	0,711976209	-4,239109958	2,24E-05	6,22E-04	Genomic DNA chromosome 5 TAC clone K1F13
Solyc08g078090.1	10,52914118	-3,023591443	0,788926048	-3,832541021	1,27E-04	2,80E-03	Lipase (Fragment)
Solyc08g067160.2	11,9109309	-3,027450156	0,795650039	-3,805002208	1,42E-04	3,07E-03	Acyl-protein thioesterase 2
Solyc11g069460.1	33,92740771	-3,032215039	0,674259491	-4,497103978	6,89E-06	2,21E-04	DsRNA-binding protein 2
Solyc10g049970.1	29,44298548	-3,036256233	0,647098979	-4,692104809	2,70E-06	9,78E-05	Kynurenine formamidase
Solyc01g106330.2	113,3092499	-3,038609822	0,416836207	-7,289697424	3,11E-13	4,18E-11	Glutamyl-tRNA(Gln) amidotransferase subunit A
Solyc09g064580.2	53,13778132	-3,039730339	0,729254173	-4,168272809	3,07E-05	8,20E-04	Photosystem II reaction center protein M
Solyc07g007550.2	36,28747492	-3,040259347	0,590761485	-5,146339808	2,66E-07	1,20E-05	Heparanase
Solyc11g071430.1	37,08640153	-3,051999618	0,558231806	-5,467262137	4,57E-08	2,43E-06	Cc-nbs-Irr, resistance protein
Solyc01g007460.2	553,8049773	-3,064749547	0,519209952	-5,902717257	3,58E-09	2,63E-07	30S ribosomal protein S18 chloroplastic
Solyc12g087980.1	10,01730255	-3,068551159	0,798413578	-3,843310341	1,21E-04	2,71E-03	Hydroxycinnamoyl CoA quinate transferase 2
Solyc08g044270.2	8,392091185	-3,069003847	0,802375313	-3,824898145	1,31E-04	2,88E-03	Glutamate synthase
Solyc04g072740.2	10,2133708	-3,069434943	0,802559769	-3,824556203	1,31E-04	2,88E-03	High affinity sulfate transporter 1
Solyc00g278110.2	11,24656023	-3,069964825	0,798217885	-3,846023603	1,20E-04	2,69E-03	CER1
Solyc07g006300.2	9,495751794	-3,073232525	0,766955612	-4,007053962	6,15E-05	1,50E-03	CER1 protein (Fragment)
Solyc12g007230.1	55,68419123	-3,07524729	0,569783863	-5,397217242	6,77E-08	3,44E-06	Auxin responsive protein
Solyc09g098510.2	296,6342607	-3,076615056	0,622121964	-4,945356757	7,60E-07	3,09E-05	Unknown Protein
Solyc11g068360.1	19,87040654	-3,08231465	0,70445144	-4,375482077	1,21E-05	3,66E-04	Cc-nbs-Irr, resistance protein

4Cvs32C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc05g009500.2	26,54876861	-3,089584022	0,589215977	-5,243550994	1,58E-07	7,48E-06	Peptide transporter
Solyc07g066040.1	13,63307926	-3,091484124	0,744671618	-4,151473011	3,30E-05	8,78E-04	Unknown Protein
Solyc10g083230.1	28,76201717	-3,094839715	0,758609337	-4,079622493	4,51E-05	1,15E-03	F-box family protein
Solyc01g095930.2	802,7749753	-3,09804354	0,375561428	-8,249099365	1,60E-16	3,16E-14	O-acyltransferase WSD1
Solyc08g065430.2	14,15485946	-3,100308068	0,747177951	-4,149357008	3,33E-05	8,83E-04	N-myc downstream regulated protein 3 (Fragment)
Solyc09g075810.2	12,10400564	-3,129502818	0,793585642	-3,943497277	8,03E-05	1,87E-03	Blue copper protein
Solyc12g044290.1	65,59800359	-3,156457329	0,460931014	-6,848003786	7,49E-12	8,21E-10	Acetyl-coenzyme A synthetase
Solyc08g076790.2	7,707260041	-3,158197743	0,792178837	-3,986723194	6,70E-05	1,61E-03	Cinnamoyl-CoA reductase-like protein-binding domain
Solyc12g096900.1	34,07696006	-3,158900095	0,717552653	-4,402325154	1,07E-05	3,29E-04	Tir, resistance protein fragment
Solyc08g080650.1	147,2937235	-3,162506046	0,415571021	-7,610025451	2,74E-14	4,29E-12	Osmotin-like protein (Fragment)
Solyc07g049660.2	14,14685478	-3,163844718	0,755835019	-4,18589327	2,84E-05	7,71E-04	Acetyl coenzyme A cis-3-hexen-1-ol acetyl transferase
Solyc09g072850.1	11,35717804	-3,166790361	0,761893705	-4,156472668	3,23E-05	8,61E-04	Unknown Protein
Solyc04g080790.2	20,20131535	-3,171655806	0,71379819	-4,443350867	8,86E-06	2,76E-04	BEL1-like homeodomain protein 3
Solyc02g084630.2	106,3105778	-3,171851919	0,534020839	-5,939565811	2,86E-09	2,15E-07	MADS-box transcription factor
Solyc06g060110.2	116,8408958	-3,176014667	0,648055188	-4,900839815	9,54E-07	3,80E-05	Amino acid permease
Solyc01g111880.2	20,37076305	-3,178730765	0,726756964	-4,373856631	1,22E-05	3,67E-04	Nodulin family protein
Solyc02g080880.2	56,6567871	-3,1801816	0,70079052	-4,537991751	5,68E-06	1,86E-04	Aspartic proteinase
Solyc08g005580.2	10,67983977	-3,185482432	0,796952395	-3,99707994	6,41E-05	1,55E-03	ABC transporter G family member 14
Solyc09g014720.1	71,9506307	-3,200246729	0,551154172	-5,80644562	6,38E-09	4,31E-07	Receptor-like protein kinase
Solyc03g097940.2	33,75287585	-3,20364442	0,66322241	-4,830422451	1,36E-06	5,20E-05	Potassium channel
Solyc07g018070.2	8,680029163	-3,205051821	0,800601202	-4,003306281	6,25E-05	1,51E-03	Heat shock protein-related
Solyc01g108190.2	20,35332194	-3,207080666	0,710919099	-4,51117528	6,45E-06	2,08E-04	Calmodulin-like protein
Solyc07g062260.2	24,88716631	-3,220695396	0,695747081	-4,629118088	3,67E-06	1,27E-04	BES1/BZR1 homolog protein 4
Solyc06g060010.2	32,54657735	-3,235680813	0,690231662	-4,687818585	2,76E-06	9,91E-05	Alpha-humulene/(-)-(E)-beta-caryophyllene synthase
Solyc04g007950.2	10,38095543	-3,254081533	0,756629521	-4,30075941	1,70E-05	4,91E-04	Cysteine-rich repeat secretory protein 12
Solyc02g079500.2	69,51046133	-3,254752806	0,518629546	-6,275679489	3,48E-10	3,14E-08	Peroxidase
Solyc02g091350.2	24,2781657	-3,266327823	0,64929804	-5,030552413	4,89E-07	2,09E-05	Glucosyltransferase-2
Solyc03g080180.2	19,95424994	-3,269681794	0,764926033	-4,274507145	1,92E-05	5,43E-04	O-methyltransferase
Solyc09g007280.2	62,36349868	-3,286356413	0,594495359	-5,527976566	3,24E-08	1,78E-06	Pto-like, Serine/threonine kinase protein, resistance protein
Solyc02g068620.1	9,666128031	-3,293778979	0,798832127	-4,123243002	3,74E-05	9,70E-04	Unknown Protein
Solyc03g097380.2	14,44260901	-3,298482562	0,76501723	-4,311644802	1,62E-05	4,70E-04	Heavy metal-associated domain containing protein expressed
Solyc08g066490.2	8,582994708	-3,298510582	0,798830001	-4,129177145	3,64E-05	9,52E-04	Receptor like kinase, RLK
Solyc10g055660.1	30,68503218	-3,301781677	0,624476716	-5,287277483	1,24E-07	6,04E-06	Unknown Protein
Solyc05g012380.2	17,1526933	-3,314349303	0,768358487	-4,313545513	1,61E-05	4,68E-04	Glucan endo-1 3-beta-glucosidase 1
Solyc06g061080.2	19,84529953	-3,317412886	0,775572739	-4,277371701	1,89E-05	5,37E-04	NAC-domain transcription factor protein
Solyc03g083440.2	188,9539554	-3,324418935	0,380966367	-8,72627934	2,63E-18	6,70E-16	Glutamate synthase
Solyc02g084130.2	169,2607349	-3,335943816	0,467715102	-7,132426988	9,86E-13	1,22E-10	Unknown Protein
Solyc01g005730.2	25,73608071	-3,338077787	0,638801134	-5,22535161	1,74E-07	8,19E-06	LRR receptor-like serine/threonine-protein kinase, RLP
Solyc09g011600.2	42,9471095	-3,353742718	0,614743177	-5,45551841	4,88E-08	2,58E-06	Glutathione S-transferase-like protein
Solyc03g097030.2	23,12283422	-3,355956896	0,700223117	-4,792696517	1,65E-06	6,17E-05	4-coumarate CoA ligase
Solyc12g088670.1	44,7396839	-3,358850006	0,637522005	-5,26860246	1,37E-07	6,66E-06	Cathepsin B-like cysteine proteinase
Solyc01g105300.2	22,91882737	-3,367953387	0,729209744	-4,618634643	3,86E-06	1,33E-04	Metacaspase
Solyc02g084590.2	10,62070005	-3,385404298	0,749658819	-4,515926726	6,30E-06	2,04E-04	GATA transcription factor 9
Solyc04g005910.2	33,61389925	-3,385668097	0,775063994	-4,368243298	1,25E-05	3,73E-04	Receptor like kinase, RLK
Solyc07g009380.2	41,60644696	-3,390655056	0,700395234	-4,841059576	1,29E-06	4,96E-05	Xyloglucan endotransglucosylase/hydrolase 2
Solyc02g086530.2	74,75278289	-3,391501269	0,724387643	-4,681887252	2,84E-06	1,01E-04	Alpha-galactosidase
Solyc09g009830.2	7,719132378	-3,398804572	0,796132718	-4,269143188	1,96E-05	5,53E-04	Carbonic anhydrase (Carbonate dehydratase)
Solyc10g054840.1	8,104936037	-3,410854096	0,796076643	-4,284580041	1,83E-05	5,22E-04	Aquaporin

4Cvs32C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc12g044820.1	11,75999378	-3,424637744	0,788497728	-4,34324364	1,40E-05	4,14E-04	Multidrug resistance protein ABC transporter family
Solyc06g061280.2	10,02616631	-3,425352887	0,77316148	-4,430320153	9,41E-06	2,91E-04	Cinnamoyl-CoA reductase-like protein-binding domain
Solyc01g087150.2	12,50002243	-3,433354374	0,792787071	-4,330739614	1,49E-05	4,36E-04	Mate efflux family protein
Solyc02g087010.2	17,52988968	-3,435791014	0,764163583	-4,49614597	6,92E-06	2,22E-04	NHL repeat-containing protein
Solyc07g008590.1	123,9151217	-3,437196369	0,655276357	-5,245414905	1,56E-07	7,43E-06	LRR receptor-like serine/threonine-protein kinase, RLP
Solyc11g013110.1	111,0972421	-3,441169083	0,445661582	-7,72148469	1,15E-14	1,93E-12	Anthocyanidin synthase
Solyc03g119060.2	206,0254773	-3,442216468	0,391413012	-8,794333258	1,44E-18	3,73E-16	Alpha-dioxygenase 2
Solyc09g098490.2	15,23411351	-3,466767517	0,754976748	-4,591886473	4,39E-06	1,49E-04	Epsin 2
Solyc06g071620.2	24,68025146	-3,467247266	0,626474749	-5,534536344	3,12E-08	1,74E-06	Related to ATP dependent RNA helicase
Solyc05g007580.1	14,66090704	-3,467962913	0,778678315	-4,453652869	8,44E-06	2,66E-04	Zinc finger-homeodomain protein 1
Solyc11g011180.1	40,0670199	-3,477702905	0,602611855	-5,771049601	7,88E-09	5,16E-07	LRR receptor-like serine/threonine-protein kinase, RLP
Solyc06g050250.1	9,813600723	-3,481283002	0,795468094	-4,376395522	1,21E-05	3,65E-04	Xanthine/uracil permease family protein
Solyc05g014240.2	65,16140308	-3,495482583	0,601885679	-5,807552337	6,34E-09	4,31E-07	Pto-like, Serine/threonine kinase protein, resistance protein
Solyc04g007960.2	10,63795768	-3,497156141	0,783807271	-4,46175517	8,13E-06	2,57E-04	Calcium binding protein Caleosin
Solyc01g079300.2	52,34403805	-3,50623509	0,790385443	-4,436107878	9,16E-06	2,84E-04	Stachyose synthase
Solyc10g083440.1	35,67380723	-3,509752029	0,596985302	-5,879126365	4,12E-09	2,97E-07	UDP flavonoid 3-O-glucosyltransferase (Fragment)
Solyc12g098230.1	42,27160591	-3,512030772	0,789741366	-4,447064471	8,71E-06	2,73E-04	Unknown Protein
Solyc10g054900.1	84,12965618	-3,512640176	0,705445739	-4,97932014	6,38E-07	2,64E-05	Proline-rich protein
Solyc11g071410.1	32,25410353	-3,52813932	0,757596694	-4,657015198	3,21E-06	1,13E-04	Disease resistance protein R3a-like protein
Solyc10g080570.1	9,307937241	-3,547015806	0,784086156	-4,523757724	6,08E-06	1,98E-04	E3 ubiquitin-protein ligase sina
Solyc01g080770.2	9,578749259	-3,589022823	0,792360068	-4,529535206	5,91E-06	1,93E-04	Receptor like kinase, RLK
Solyc04g058150.2	22,07008367	-3,590272995	0,688430531	-5,215156551	1,84E-07	8,61E-06	Type 2 metallothionein
Solyc06g076030.2	9,197207933	-3,602630276	0,791282391	-4,552900859	5,29E-06	1,75E-04	Dof zinc finger protein
Solyc07g005400.2	66,79452065	-3,609919488	0,624515126	-5,780355575	7,45E-09	4,94E-07	Transcription factor
Solyc01g066880.2	8,754572537	-3,610617503	0,790867895	-4,565386364	4,99E-06	1,65E-04	Copper chaperone
Solyc01g099880.2	9,745499247	-3,62576557	0,791374745	-4,581603843	4,61E-06	1,55E-04	RAG1-activating protein 1 homolog
Solyc07g026680.2	31,15602522	-3,626830588	0,783456077	-4,629271116	3,67E-06	1,27E-04	Myb transcription factor
Solyc04g074080.2	9,165312561	-3,629931794	0,790875242	-4,589765366	4,44E-06	1,50E-04	WW domain containing protein expressed
Solyc04g025040.1	17,46853913	-3,632437248	0,760728581	-4,774945151	1,80E-06	6,64E-05	Unknown Protein
Solyc09g042680.1	14,62104704	-3,632765637	0,793727491	-4,576842406	4,72E-06	1,58E-04	Unknown Protein
Solyc00g080750.2	13,99774364	-3,633973736	0,791879613	-4,589048228	4,45E-06	1,50E-04	Unknown Protein
Solyc09g007030.2	42,50457428	-3,647755189	0,627168727	-5,816226208	6,02E-09	4,12E-07	Kinesin
Solyc07g009500.1	17,93502487	-3,667815287	0,764175427	-4,799703261	1,59E-06	5,99E-05	Chitinase
Solyc07g007620.2	12,36831554	-3,671197663	0,766726254	-4,788146545	1,68E-06	6,28E-05	Processive diacylglycerol glucosyltransferase
Solyc09g011710.2	81,39424199	-3,680080885	0,561887837	-6,549493765	5,77E-11	5,67E-09	class I heat shock protein 3
Solyc05g043330.2	9,406340203	-3,695795974	0,788805788	-4,685305342	2,80E-06	9,98E-05	GDSL esterase/lipase At2g04570
Solyc11g006250.1	11,63887695	-3,699384899	0,790401031	-4,680389769	2,86E-06	1,02E-04	GDSL esterase/lipase At5g33370
Solyc05g008820.2	14,29009817	-3,703474556	0,751603446	-4,927431583	8,33E-07	3,34E-05	Lipid phosphate phosphatase 3
Solyc02g032100.2	15,25294589	-3,709036509	0,77437778	-4,789699038	1,67E-06	6,25E-05	Low affinity zinc transporter
Solyc07g006770.2	40,25664566	-3,711031661	0,6588483	-5,632604141	1,78E-08	1,03E-06	Receptor like kinase, RLK
Solyc02g090500.2	45,17792279	-3,735334396	0,696827076	-5,360489749	8,30E-08	4,13E-06	HAD-superfamily hydrolase subfamily IA variant 3 containing protein expressed
Solyc06g016770.2	25,76892389	-3,747089097	0,74672491	-5,018031466	5,22E-07	2,21E-05	Zinc finger family protein
Solyc03g031760.2	11,67721422	-3,759203627	0,78858869	-4,767001702	1,87E-06	6,88E-05	Homeobox-leucine zipper protein ATHB-14
Solyc06g068520.2	23,21628784	-3,765149942	0,762310954	-4,939126116	7,85E-07	3,17E-05	Hydroxyproline-rich systemin
Solyc03g019890.2	11,25172495	-3,76539147	0,788000343	-4,77841349	1,77E-06	6,56E-05	Beta-galactosidase
Solyc02g092370.1	14,64403247	-3,769733949	0,778570466	-4,841866104	1,29E-06	4,95E-05	GRAS family transcription factor
Solyc05g014380.2	33,8851455	-3,770792419	0,644240098	-5,853085565	4,83E-09	3,37E-07	Multidrug resistance protein ABC transporter family
Solyc01g102640.2	15,64063738	-3,774990175	0,760241969	-4,965511414	6,85E-07	2,81E-05	Nucleoporin

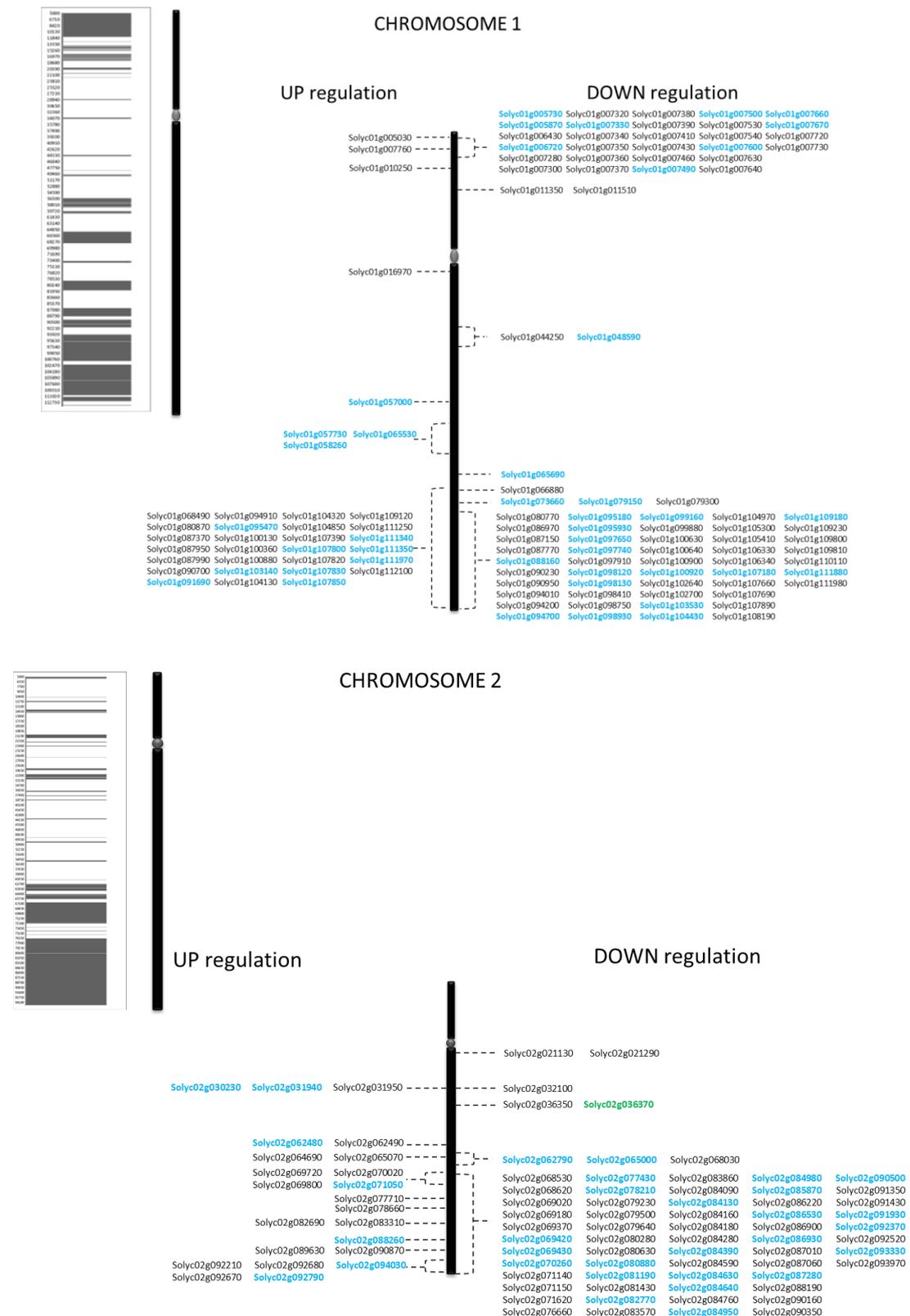
4Cvs32C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc02g091930.2	41,03794795	-3,778667806	0,659182829	-5,732351691	9,90E-09	6,14E-07	Homeobox-leucine zipper protein 22
Solyc06g082910.2	22,00430778	-3,780658351	0,640158128	-5,905819496	3,51E-09	2,59E-07	Formin 3
Solyc05g005330.2	51,05996997	-3,785401424	0,502981355	-7,525927924	5,23E-14	7,77E-12	Cc-nbs-lrr, resistance protein with an R1 specific domain
Solyc09g097770.2	34,47025527	-3,797770496	0,708410455	-5,360974658	8,28E-08	4,13E-06	Cell wall protein
Solyc06g069850.2	34,14593253	-3,800130092	0,687352243	-5,528650168	3,23E-08	1,78E-06	MYB family transcription factor
Solyc04g026110.2	9,944710115	-3,809840121	0,78563332	-4,849387146	1,24E-06	4,81E-05	Cc-nbs, resistance protein fragment
Solyc05g006000.2	13,45963945	-3,824976265	0,787854631	-4,854926421	1,20E-06	4,69E-05	Solute carrier family 15 member 4
Solyc03g005450.2	55,85639382	-3,829454252	0,488674447	-7,836411902	4,64E-15	8,06E-13	Cellulose synthase
Solyc00g006820.2	45,271191	-3,844294407	0,574167875	-6,69541884	2,15E-11	2,29E-09	Peptide transporter-like protein
Solyc09g082580.2	15,08476533	-3,865896382	0,757048578	-5,106536746	3,28E-07	1,46E-05	Os12g0604200 protein (Fragment)
Solyc09g090980.2	108,2379501	-3,867093423	0,420334327	-9,200041913	3,58E-20	1,21E-17	Major allergen Mal d 1
Solyc08g075790.2	19,10798847	-3,867958305	0,720155598	-5,371003597	7,83E-08	3,94E-06	Vacuolar sorting protein
Solyc04g006990.2	13,80465471	-3,899133871	0,774074175	-5,03715793	4,72E-07	2,04E-05	Transcription factor bHLH30
Solyc08g061640.1	13,30141413	-3,901895301	0,784673883	-4,972633074	6,60E-07	2,72E-05	Unknown Protein
Solyc08g080190.2	38,42513621	-3,907174291	0,657168353	-5,945469339	2,76E-09	2,09E-07	Choline dehydrogenase
Solyc01g104430.1	23,39287339	-3,910524385	0,634875334	-6,159515378	7,30E-10	6,26E-08	Unknown Protein
Solyc07g066050.2	12,35497486	-3,91807098	0,759253238	-5,160427096	2,46E-07	1,12E-05	Unknown Protein
Solyc12g008960.1	16,89048361	-3,940781285	0,726575726	-5,423772282	5,84E-08	3,02E-06	Calmodulin-binding protein
Solyc10g075090.1	188,0118527	-3,9429063	0,446436735	-8,831948616	1,03E-18	2,87E-16	Non-specific lipid-transfer protein
Solyc02g087280.2	30,44597942	-3,964418136	0,73341878	-5,405394908	6,47E-08	3,31E-06	Peptide transporter
Solyc08g008040.2	36,58473122	-3,978390999	0,577218478	-6,892258735	5,49E-12	6,16E-10	2S albumin seed storage protein (Fragment)
Solyc07g018190.2	105,6572029	-3,989641058	0,419456168	-9,511461185	1,88E-21	7,44E-19	Receptor like kinase, RLK
Solyc11g069930.1	152,9584445	-3,990952319	0,492171291	-8,108868582	5,11E-16	9,84E-14	Disease resistance protein R3a-like protein
Solyc01g098130.2	77,87328167	-3,991550425	0,531227672	-7,51382249	5,74E-14	8,44E-12	Unknown Protein
Solyc05g010400.2	11,28927939	-4,002706815	0,779050678	-5,137928668	2,78E-07	1,25E-05	Receptor like kinase, RLK
Solyc05g032690.2	19,65903956	-4,028322836	0,757631754	-5,316993139	1,05E-07	5,18E-06	3-hydroxyisobutyryl-CoA hydrolase
Solyc12g008400.1	26,68997517	-4,044190051	0,703858765	-5,745740839	9,15E-09	5,77E-07	Receptor like kinase, RLK
Solyc01g098930.2	22,08375597	-4,046926861	0,715458227	-5,656412502	1,55E-08	9,06E-07	Cyclin
Solyc07g008600.1	94,57898063	-4,049647262	0,69082145	-5,862075156	4,57E-09	3,24E-07	LRR receptor-like serine/threonine-protein kinase, RLP
Solyc12g009680.1	25,60519881	-4,051237225	0,693382913	-5,842712805	5,14E-09	3,57E-07	Adiponectin receptor protein 2
Solyc12g009420.1	14,45939061	-4,051376561	0,780373042	-5,191589591	2,09E-07	9,71E-06	Polygalacturonase
Solyc01g006720.2	55,76846437	-4,059620115	0,630437985	-6,439364717	1,20E-10	1,13E-08	ABC transporter G family member 22
Solyc10g085500.1	19,7904576	-4,062401281	0,783421238	-5,185462284	2,15E-07	9,97E-06	Cytochrome P450
Solyc09g092710.2	18,60447411	-4,096824144	0,752031527	-5,447676057	5,10E-08	2,67E-06	Glycine rich protein
Solyc06g084140.2	23,72478789	-4,101538484	0,710064166	-5,776292732	7,64E-09	5,04E-07	High affinity sulfate transporter 1
Solyc06g061200.1	32,03845421	-4,106790357	0,785871408	-5,225779074	1,73E-07	8,19E-06	Glycine-rich protein TomR2
Solyc04g077990.2	16,49271649	-4,10872842	0,780036696	-5,267352732	1,38E-07	6,68E-06	LOB domain protein 38
Solyc11g006640.1	19,66404179	-4,119778564	0,727237068	-5,66497329	1,47E-08	8,77E-07	Cc-nbs-lrr, resistance protein
Solyc08g014190.2	24,27394738	-4,124793456	0,746103863	-5,528444039	3,23E-08	1,78E-06	Cytochrome P450
Solyc12g036500.1	21,15686245	-4,13185288	0,731874388	-5,645576549	1,65E-08	9,61E-07	cDNA clone J023065D24 full insert sequence
Solyc01g073660.2	89,24311183	-4,132175853	0,44999941	-9,182625051	4,21E-20	1,39E-17	Uncharacterized MFS-type transporter C19orf28
Solyc02g084980.2	18,02868039	-4,151180806	0,757064994	-5,483255515	4,18E-08	2,24E-06	Galactinol synthase
Solyc04g049080.2	22,04089951	-4,16352627	0,730628377	-5,698555378	1,21E-08	7,33E-07	Senescence-associated protein-like
Solyc07g041230.2	33,85311333	-4,170712078	0,72274306	-5,770670535	7,90E-09	5,16E-07	Protein Brevis radix-like 4
Solyc02g071620.2	15,45972162	-4,171900782	0,777320674	-5,367026661	8,00E-08	4,02E-06	GDSL esterase/lipase At1g29670
Solyc05g018510.2	166,5531008	-4,181856732	0,396945163	-10,53509935	5,95E-26	4,71E-23	ABC transporter G family member 32
Solyc05g026180.1	15,96076247	-4,184653035	0,746268572	-5,607435704	2,05E-08	1,17E-06	NAC domain protein
Solyc02g069430.2	35,61003944	-4,19865171	0,604349994	-6,947384388	3,72E-12	4,35E-10	Phospholipid-transporting ATPase

4Cvs32C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc08g014370.1	37,64278494	-4,208348926	0,714481825	-5,890071348	3,86E-09	2,81E-07	CHP-rich zinc finger protein-like
Solyc11g066590.1	13,18588521	-4,215659191	0,773192508	-5,452276307	4,97E-08	2,61E-06	Lysosomal Pro-X carboxypeptidase
Solyc05g008070.2	24,3010322	-4,218700797	0,705058997	-5,983472047	2,18E-09	1,70E-07	Cc-nbs-lrr, resistance protein
Solyc02g084280.2	19,12149178	-4,220459334	0,732573345	-5,761142362	8,35E-09	5,34E-07	Unknown Protein
Solyc10g009190.1	34,98496619	-4,223407432	0,760865338	-5,550794896	2,84E-08	1,59E-06	Cold shock protein-1
Solyc08g082910.1	16,21750566	-4,223696039	0,735429948	-5,743165682	9,29E-09	5,83E-07	Dof zinc finger protein 2
Solyc08g082370.1	19,38079435	-4,227806571	0,767604974	-5,507789441	3,63E-08	1,98E-06	Unknown Protein
Solyc03g112220.1	18,76806861	-4,228648865	0,705891152	-5,99051122	2,09E-09	1,64E-07	Unknown Protein
Solyc11g065820.1	70,25569384	-4,228838444	0,491087066	-8,611178624	7,23E-18	1,72E-15	Mate efflux family protein
Solyc02g077430.2	30,67431976	-4,245107825	0,640603607	-6,626731063	3,43E-11	3,47E-09	Lipase-like
Solyc08g007640.1	105,9854007	-4,249161474	0,693491237	-6,127202839	8,94E-10	7,50E-08	Lrr, resistance protein fragment
Solyc11g065350.1	93,63336038	-4,273699767	0,449885643	-9,499524672	2,11E-21	8,12E-19	ABC transporter G family member 15
Solyc02g084390.2	42,88699633	-4,285185633	0,568855801	-7,532991012	4,96E-14	7,44E-12	Kinesin like protein
Solyc11g040330.1	20,07224179	-4,290507848	0,754455905	-5,68689014	1,29E-08	7,81E-07	Endo-1 4-beta-xylanase
Solyc01g079150.2	30,2422405	-4,291097444	0,710530305	-6,039288423	1,55E-09	1,26E-07	AE family transporter anion exchange
Solyc03g117800.2	48,76741082	-4,303599458	0,610610813	-7,048023665	1,81E-12	2,21E-10	CER1 protein (Fragment)
Solyc02g062790.2	48,16797993	-4,354635343	0,57545272	-7,567320804	3,81E-14	5,84E-12	Receptor-like kinase
Solyc10g075070.1	101,3498749	-4,362150564	0,424328907	-10,28011643	8,66E-25	5,37E-22	Non-specific lipid-transfer protein
Solyc03g025320.2	144,8876173	-4,363680514	0,487719196	-8,947116606	3,65E-19	1,04E-16	Hydroxycinnamoyl transferase
Solyc12g056710.1	17,25014007	-4,364177835	0,77007356	-5,667222015	1,45E-08	8,69E-07	Xanthoxin dehydrogenase
Solyc11g062100.1	15,45409078	-4,381192716	0,752254806	-5,824080728	5,74E-09	3,95E-07	Copper-transporting ATPase
Solyc11g069580.1	20,48543294	-4,383574619	0,762314592	-5,750348565	8,91E-09	5,64E-07	Cyclic nucleotide gated channel
Solyc10g078600.1	13,62264421	-4,384924496	0,76473549	-5,733910033	9,81E-09	6,11E-07	Myrosinase-binding protein (Fragment)
Solyc08g076720.2	649,9882136	-4,385656411	0,436237137	-10,05337702	8,88E-24	4,86E-21	Uncharacterized ABC transporter ATP-binding protein TM_0288
Solyc05g055400.2	48,31644131	-4,386249108	0,624942811	-7,018640799	2,24E-12	2,68E-10	Cytochrome P450
Solyc03g112210.1	17,97609916	-4,390109931	0,737975388	-5,948856833	2,70E-09	2,06E-07	Unknown Protein
Solyc03g077920.1	34,83453075	-4,40597383	0,672989598	-6,546867649	5,88E-11	5,72E-09	Phosphoribosylanthranilate transferase (Fragment)
Solyc02g065000.1	56,13953343	-4,41406058	0,777593669	-5,676564455	1,37E-08	8,26E-07	Calmodulin-like protein
Solyc04g050990.2	14,14330249	-4,43431108	0,764187276	-5,802649714	6,53E-09	4,39E-07	F-box protein PP2-B1
Solyc06g065670.2	56,39494589	-4,447807656	0,566681278	-7,848869954	4,20E-15	7,38E-13	ATP-binding cassette transporter
Solyc08g044260.2	58,75183802	-4,485858931	0,533125577	-8,414263219	3,95E-17	8,28E-15	CER1
Solyc01g109810.2	31,61675836	-4,486007208	0,667665489	-6,71894426	1,83E-11	1,96E-09	Genomic DNA chromosome 5 TAC clone K1F13
Solyc11g069620.1	119,3193442	-4,533057888	0,590259665	-7,679769014	1,59E-14	2,55E-12	Cc-nbs-lrr, resistance protein
Solyc07g017600.2	29,79945844	-4,552186607	0,635799392	-7,159784465	8,08E-13	1,03E-10	Pectinesterase
Solyc05g013630.1	46,14418014	-4,575714534	0,55352254	-8,266536959	1,38E-16	2,77E-14	Unknown protein (Fragment)
Solyc01g098120.2	168,7581453	-4,581530913	0,460085472	-9,957999534	2,33E-23	1,18E-20	Unknown Protein
Solyc12g096940.1	23,84350546	-4,597547693	0,766172882	-6,000666166	1,97E-09	1,56E-07	CCT motif family protein
Solyc01g088160.2	23,17267782	-4,598668158	0,764861022	-6,012423208	1,83E-09	1,46E-07	Cytokinin oxidase/dehydrogenase
Solyc09g082550.2	22,27557178	-4,604710552	0,76206282	-6,042429089	1,52E-09	1,24E-07	High affinity sulfate transporter 2
Solyc03g116740.2	49,02078813	-4,618169243	0,599298691	-7,705955827	1,30E-14	2,13E-12	Genomic DNA chromosome 3 P1 clone MSJ11
Solyc12g100180.1	20,20629119	-4,634687207	0,760579198	-6,093628671	1,10E-09	9,14E-08	ATP-binding cassette transporter
Solyc06g062600.2	79,67716377	-4,707109404	0,676243241	-6,960674972	3,39E-12	4,02E-10	Choline dehydrogenase
Solyc07g056320.2	26,94490935	-4,725042013	0,735203313	-6,426850815	1,30E-10	1,22E-08	ER glycerol-phosphate acyltransferase
Solyc03g112200.1	75,66940142	-4,754329111	0,556110535	-8,549252014	1,24E-17	2,80E-15	Unknown Protein
Solyc10g006040.1	22,46101545	-4,764616446	0,72104996	-6,607886712	3,90E-11	3,91E-09	Serine acetyltransferase
Solyc03g005580.2	40,10468646	-4,7768763	0,688175464	-6,941363868	3,88E-12	4,50E-10	Legumin 11S-globulin
Solyc02g069420.2	97,90593707	-4,782417513	0,464877874	-10,28747071	8,03E-25	5,20E-22	
Solyc01g005870.1	46,30105064	-4,800666497	0,748693338	-6,412059853	1,44E-10	1,34E-08	LRR receptor-like serine/threonine-protein kinase, RLP

4Cvs32C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc09g082340.2	135,9635817	-4,848800985	0,448426343	-10,81292626	2,99E-27	2,84E-24	Vicilin-like protein (Fragment)
Solyc06g035580.2	27,16668209	-4,908492575	0,686837077	-7,146516607	8,90E-13	1,12E-10	Choline dehydrogenase
Solyc01g100920.2	43,30886937	-4,947791717	0,671539313	-7,367836283	1,73E-13	2,40E-11	Nodulin-like protein
Solyc01g106340.2	60,914344	-4,966997912	0,518374618	-9,581869439	9,53E-22	3,99E-19	Glutamyl-tRNA(Gln) amidotransferase subunit A
Solyc07g051940.2	93,20695651	-4,967054958	0,745729851	-6,660662635	2,73E-11	2,81E-09	Alpha-humulene/(-)-(E)-beta-caryophyllene synthase
Solyc10g017750.1	41,55852987	-4,968142542	0,714426905	-6,954024976	3,55E-12	4,18E-10	Unknown Protein
Solyc05g054330.2	63,12983671	-5,067197155	0,564365935	-8,978566643	2,74E-19	8,50E-17	Epoxide hydrolase
Solyc07g007800.2	124,8705748	-5,06811365	0,472618021	-10,72348794	7,90E-27	7,03E-24	Adiponectin receptor
Solyc01g103530.2	20,531832	-5,080666805	0,735906209	-6,903959693	5,06E-12	5,76E-10	Receptor like kinase, RLK
Solyc09g025210.2	81,56199901	-5,083349085	0,542299999	-9,373684475	7,00E-21	2,56E-18	Legumin 11S-globulin
Solyc02g084640.2	151,5810077	-5,084715952	0,496099786	-10,24938146	1,19E-24	7,07E-22	Aldehyde dehydrogenase
Solyc01g107180.2	94,65452538	-5,107245028	0,529483687	-9,645707988	5,13E-22	2,21E-19	Phototropic-responsive NPH3 family protein
Solyc10g005330.2	111,1251438	-5,162699104	0,487296863	-10,59456667	3,16E-26	2,65E-23	Homeobox-leucine zipper protein ATHB-14
Solyc08g082120.2	26,6025567	-5,173935909	0,708518972	-7,302466285	2,83E-13	3,83E-11	Methanol inducible protein
Solyc07g053010.1	44,71002484	-5,182538585	0,656918475	-7,889165528	3,04E-15	5,42E-13	Cc-nbs-Irr, resistance protein
Solyc01g065690.2	36,72128992	-5,200350029	0,728966789	-7,133864136	9,76E-13	1,22E-10	Heavy-metal associated domain protein
Solyc09g072560.1	68,69421062	-5,203273212	0,581063161	-8,954746334	3,41E-19	1,01E-16	Legumin 11S-globulin
Solyc04g080010.2	50,4899034	-5,222935884	0,671065111	-7,783053832	7,08E-15	1,22E-12	UDP-glucosyltransferase
Solyc09g090150.2	26,80527529	-5,251580201	0,692039967	-7,588550443	3,24E-14	5,01E-12	Legumin 11S-globulin
Solyc01g097650.2	25,44088923	-5,255792326	0,732649458	-7,173679397	7,30E-13	9,37E-11	Serine incorporator 1
Solyc12g019380.1	24,93815991	-5,263720696	0,732616448	-7,184824627	6,73E-13	8,80E-11	Polyprotein
Solyc11g069570.1	56,66306907	-5,293663778	0,600580886	-8,814239516	1,21E-18	3,18E-16	Cytokinin riboside 5'&apost;-monophosphate phosphoribohydrolase LOG
Solyc01g094700.2	46,75885079	-5,294030955	0,62427897	-8,480232728	2,25E-17	4,93E-15	Glycerol-3-phosphate acyltransferase 4
Solyc11g017010.1	219,6740769	-5,295193256	0,465352975	-11,37887484	5,33E-30	8,44E-27	Sucrose transporter
Solyc05g055330.2	37,95123194	-5,322951112	0,670215365	-7,942150229	1,99E-15	3,68E-13	ATP-binding cassette transporter
Solyc12g006800.1	47,66490565	-5,353715239	0,732431084	-7,309513966	2,68E-13	3,67E-11	Myb family transcription factor-like
Solyc04g081460.2	27,11733858	-5,38249187	0,699374379	-7,696152497	1,40E-14	2,27E-12	Unknown Protein
Solyc01g099160.2	62,18434474	-5,385633423	0,592146726	-9,095099553	9,45E-20	3,06E-17	Lipoxygenase
Solyc10g080840.1	134,3147429	-5,398328342	0,475058546	-11,36350116	6,35E-30	9,05E-27	Cytochrome P450
Solyc05g051750.2	162,1947171	-5,442967069	0,686301599	-7,930867528	2,18E-15	3,92E-13	Prosystemin
Solyc08g062760.1	49,40345092	-5,51009141	0,615661814	-8,949867089	3,56E-19	1,03E-16	Unknown Protein
Solyc02g084950.2	29,71159402	-5,556050939	0,720388095	-7,712580179	1,23E-14	2,04E-12	Carboxyl methyltransferase 4
Solyc09g083050.2	60,41093911	-5,60346107	0,635494933	-8,817475602	1,17E-18	3,15E-16	Fatty acid elongase 3-ketoacyl-CoA synthase
Solyc03g121180.2	47,50331536	-5,608380827	0,60304448	-9,300111367	1,40E-20	5,00E-18	GDSL esterase/lipase At5g22810
Solyc05g015490.2	53,09586558	-5,61021665	0,65895717	-8,513780414	1,68E-17	3,75E-15	Non-specific lipid-transfer protein
Solyc07g017780.2	197,9092646	-5,618471508	0,534639042	-10,50890614	7,86E-26	5,77E-23	H-ATPase
Solyc08g067260.2	90,17206722	-5,652640927	0,548247378	-10,31038388	6,32E-25	4,29E-22	Fatty acid elongase 3-ketoacyl-CoA synthase
Solyc07g065320.2	28,8488143	-5,674846728	0,711974679	-7,970573808	1,58E-15	2,96E-13	Multidrug resistance protein ABC transporter family
Solyc05g032700.2	185,5719464	-5,701798391	0,415468025	-13,72379591	7,31E-43	2,61E-39	Unknown Protein
Solyc07g009130.2	74,00466815	-5,719039632	0,647686438	-8,829951186	1,05E-18	2,87E-16	Potassium-transporting ATPase B chain-translocating
Solyc02g093330.2	57,37815247	-5,772948079	0,671732947	-8,594111849	8,39E-18	1,96E-15	Nup98 (Fragment)
Solyc03g093800.1	38,07710877	-5,778128857	0,66466727	-8,69326522	3,52E-18	8,65E-16	Unknown Protein
Solyc02g081190.2	39,26073913	-5,831725498	0,649830439	-8,974226422	2,85E-19	8,65E-17	1-aminocyclopropane-1-carboxylate oxidase
Solyc08g068150.2	403,0358415	-5,851466647	0,473758816	-12,35115093	4,80E-35	8,55E-32	BURP domain-containing protein
Solyc03g097600.2	50,10176699	-5,867341122	0,718989631	-8,160536496	3,34E-16	6,51E-14	MtN3-like protein
Solyc06g059840.2	37,92268291	-5,869796372	0,684078966	-8,580583038	9,44E-18	2,17E-15	3-methyl-2-oxobutanoate dehydrogenase (2-methylpropanoyl-transferring)
Solyc11g065340.1	40,76402261	-5,892800201	0,677139484	-8,702490909	3,25E-18	8,12E-16	Unknown Protein
Solyc04g081770.2	55,97721381	-5,960949221	0,598535715	-9,959220599	2,30E-23	1,18E-20	GDSL esterase/lipase At5g42170

4Cvs32C							
ID	baseMean	log2FoldChange	lfcSE	stat	pvalue	padj	Dénomination
Solyc08g081690.2	67,89272669	-6,048799217	0,619840406	-9,758639733	1,69E-22	7,79E-20	Respiratory burst oxidase
Solyc04g050490.2	47,2659348	-6,081540187	0,660624814	-9,205739865	3,39E-20	1,18E-17	Carboxyl-terminal proteinase
Solyc07g049440.2	77,29509424	-6,097618245	0,601222488	-10,14203289	3,60E-24	2,05E-21	GDSL esterase/lipase At2g04570
Solyc08g082190.2	289,4671474	-6,119805103	0,539834331	-11,33645036	8,66E-30	1,12E-26	Unknown Protein
Solyc11g032100.1	94,23601894	-6,148906304	0,651883761	-9,432519528	4,00E-21	1,50E-18	MADS box transcription factor
Solyc03g111550.2	47,50677128	-6,159890818	0,644113655	-9,563360081	1,14E-21	4,64E-19	GDSL esterase/lipase At3g48460
Solyc03g096380.2	141,4344921	-6,168534084	0,496485083	-12,42440972	1,93E-35	3,92E-32	Amino acid permease-like protein proline transporter-like protein
Solyc02g021130.1	82,68716418	-6,216437575	0,715367807	-8,6898481	3,63E-18	8,76E-16	Dimethylaniline monooxygenase 5
Solyc11g010960.1	81,65012674	-6,223794067	0,643400494	-9,67328145	3,92E-22	1,74E-19	Alcohol dehydrogenase
Solyc10g075100.1	323,6983067	-6,271325789	0,491242336	-12,76625675	2,53E-37	7,21E-34	Non-specific lipid-transfer protein
Solyc03g097870.2	275,5176282	-6,347004475	0,433193793	-14,65165146	1,31E-48	1,87E-44	MtN3-like protein
Solyc03g097590.2	48,1234558	-6,562109284	0,672279502	-9,760983727	1,66E-22	7,79E-20	MtN3-like protein
Solyc11g008630.1	48,11488274	-6,571724528	0,671943064	-9,780180609	1,37E-22	6,73E-20	Hydroxycinnamoyl CoA shikimate/quinate hydroxycinnamoyltransferase-like protein (Fragment)
Solyc03g117540.2	120,2304098	-6,572849951	0,585066389	-11,23436601	2,76E-29	3,28E-26	Multidrug resistance protein ABC transporter family
Solyc05g056370.2	87,83642875	-6,605400775	0,591403964	-11,16901674	5,78E-29	6,34E-26	Receptor like kinase, RLK
Solyc02g085870.2	275,3239497	-6,761713585	0,463737813	-14,58089764	3,72E-48	2,65E-44	Fatty acid elongase 3-ketoacyl-CoA synthase
Solyc04g081760.2	109,1788652	-7,56268484	0,607892983	-12,44081616	1,57E-35	3,73E-32	GDSL esterase/lipase At3g43570
Solyc09g092270.2	181,4305363	-8,263515765	0,586312168	-14,09405469	4,13E-45	1,96E-41	Hydroxycinnamoyl-CoA shikimate/quinate hydroxycinnamoyl transferase

Annexe 3 (pages 265 à 270) : Positionnement des gènes différentiellement exprimés sur les chromosomes. En haut à gauche des figures est représenté la localisation de tous les gènes contenant au minimum 1 read sur les 12 échantillons. En gris présence de gènes, en blanc absence de gènes. **SolycXXgXXXXX**: gènes présents uniquement dans l'analyse 4Cvs16C ; **SolycXXgXXXXX**: gènes présents dans uniquement l'analyse 4Cvs32C ; **SolycXXgXXXXX**: gènes présents dans l'analyse 4Cvs16C et 4Cvs32C ; **SolycXXgXXXXX**: gènes présents dans l'analyse 4Cvs8C; 4Cvs16C et 4Cvs32C

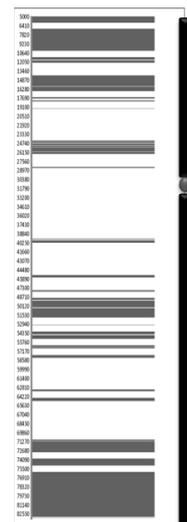
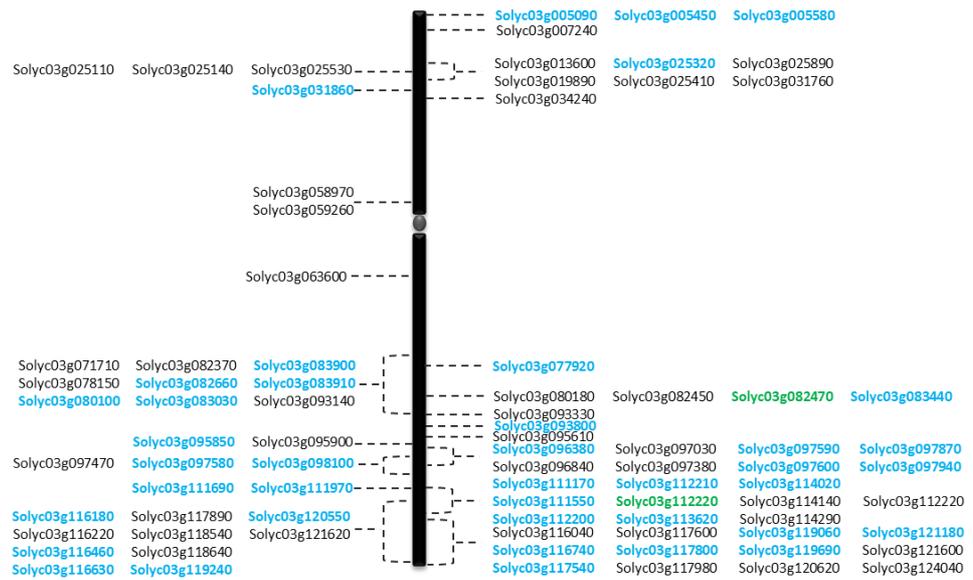




CHROMOSOME 3

UP regulation

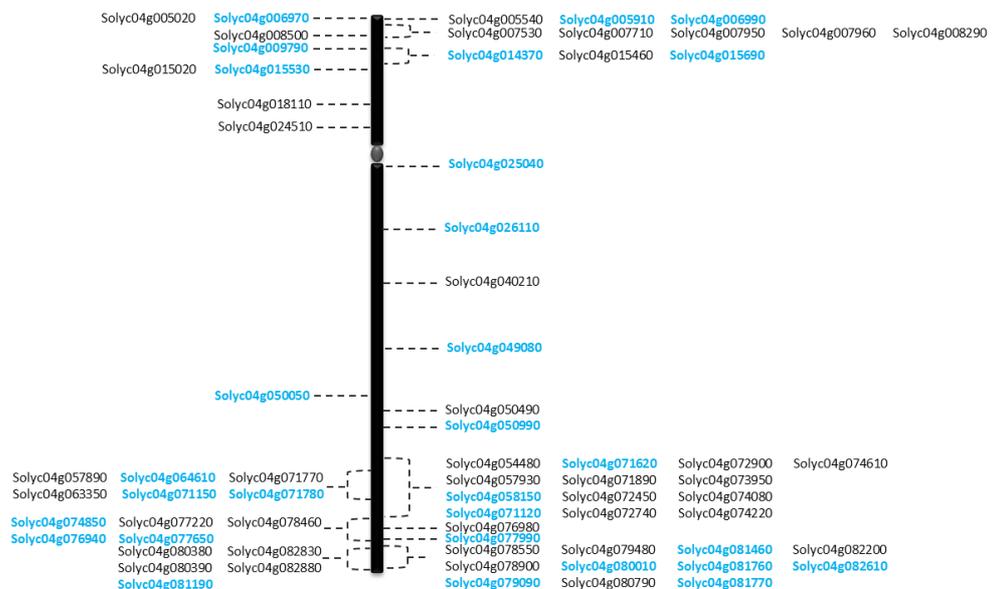
DOWN regulation

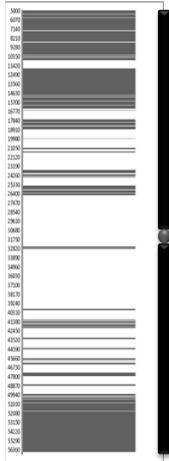


CHROMOSOME 4

UP regulation

DOWN regulation





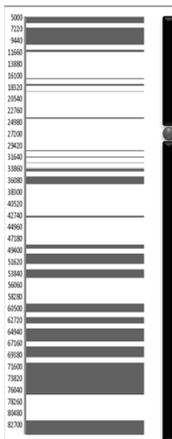
CHROMOSOME 5

UP regulation

Solyc05g005490 Solyc05g007850 Solyc05g010340 Solyc05g012020
 Solyc05g005720 Solyc05g008220 Solyc05g011890 Solyc05g012450
 Solyc05g006170 Solyc05g009520 Solyc05g011960 Solyc05g013510
 Solyc05g007070 Solyc05g009550 Solyc05g011970 Solyc05g014280

DOWN regulation

Solyc05g005080 Solyc05g005530 Solyc05g006000 Solyc05g006340
 Solyc05g007580 Solyc05g008820 Solyc05g010400 Solyc05g014240
 Solyc05g008070 Solyc05g008900 Solyc05g012380 Solyc05g014380
 Solyc05g008090 Solyc05g009010 Solyc05g013630 Solyc05g009500
 Solyc05g015490
 Solyc05g016120
 Solyc05g018510
 Solyc05g020010 Solyc05g021190
 Solyc05g024260
 Solyc05g025680 Solyc05g025690
 Solyc05g026180
 Solyc05g032690 Solyc05g032700
 Solyc05g043330
 Solyc05g051240 Solyc05g053870 Solyc05g055330 Solyc05g056370
 Solyc05g051750 Solyc05g054330 Solyc05g055400
 Solyc05g052910 Solyc05g054490 Solyc05g055700



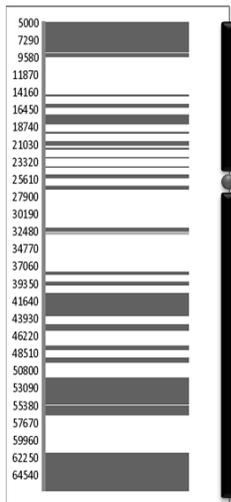
CHROMOSOME 6

UP regulation

Solyc06g051410 Solyc06g051570 Solyc06g053620 Solyc06g059740
 Solyc06g051560 Solyc06g051800 Solyc06g054080
 Solyc06g064840 Solyc06g064940
 Solyc06g068900 Solyc06g073760
 Solyc06g073740 Solyc06g075250
 Solyc06g082190

DOWN regulation

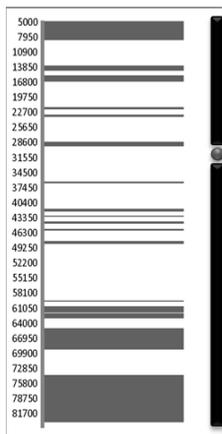
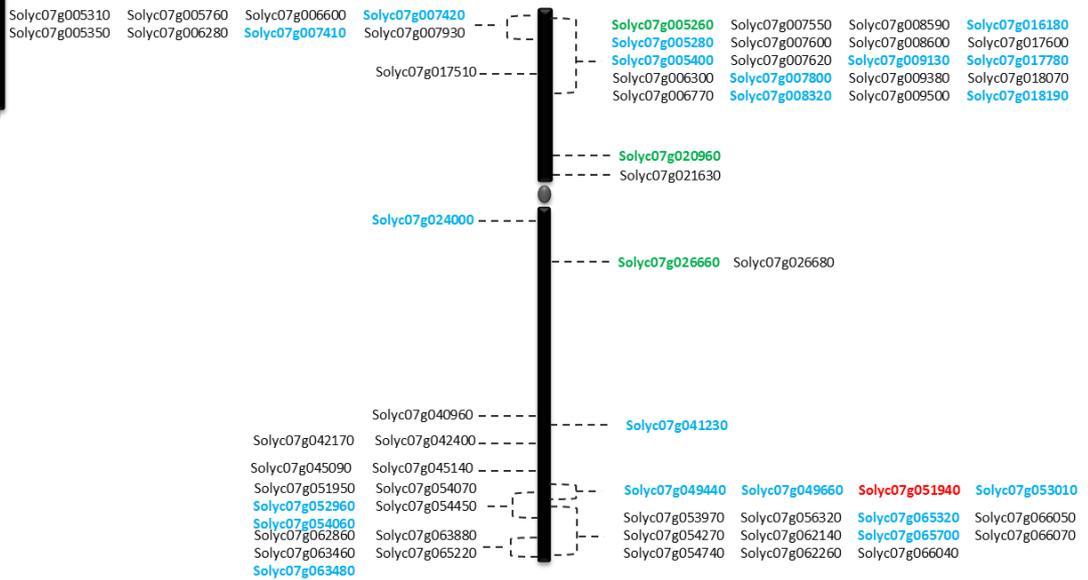
Solyc06g005150
 Solyc06g007930 Solyc06g008820 Solyc06g009270
 Solyc06g010270
 Solyc06g016770
 Solyc06g035440 Solyc06g036240 Solyc06g036640
 Solyc06g035580
 Solyc06g050170
 Solyc06g059840 Solyc06g060010 Solyc06g060110
 Solyc06g061080 Solyc06g061200 Solyc06g061280
 Solyc06g065670 Solyc06g067890
 Solyc06g068520 Solyc06g071350 Solyc06g071380 Solyc06g076030
 Solyc06g068680 Solyc06g071500 Solyc06g073920 Solyc06g076120
 Solyc06g068800 Solyc06g071580 Solyc06g074120 Solyc06g076770
 Solyc06g069850 Solyc06g071620 Solyc06g074260 Solyc06g082010
 Solyc06g071230 Solyc06g072700 Solyc06g074600 Solyc06g082910



CHROMOSOME 7

UP regulation

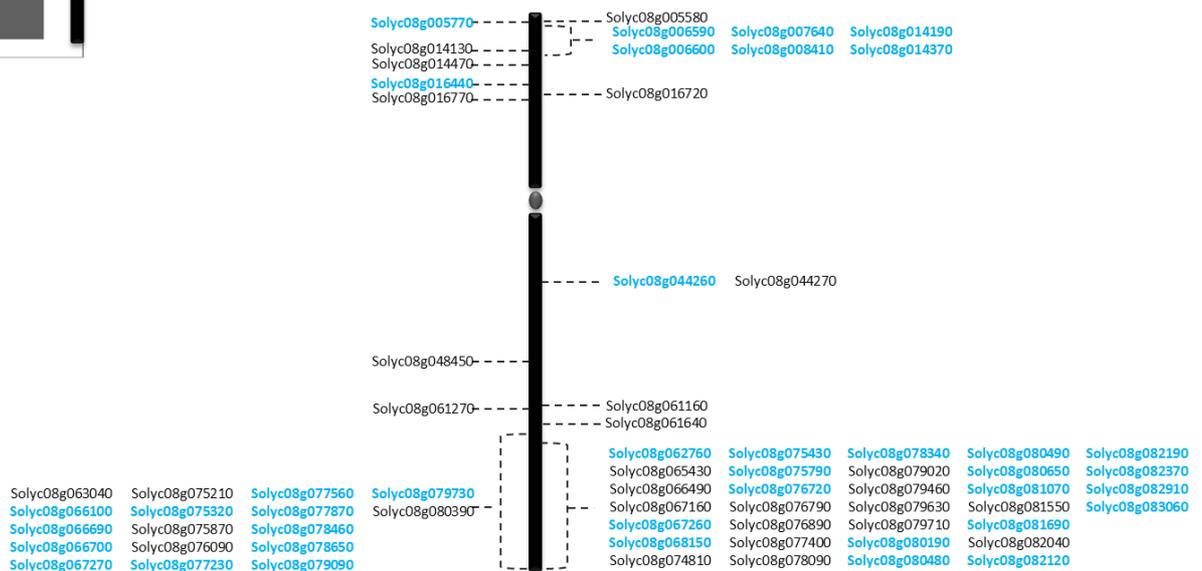
DOWN regulation

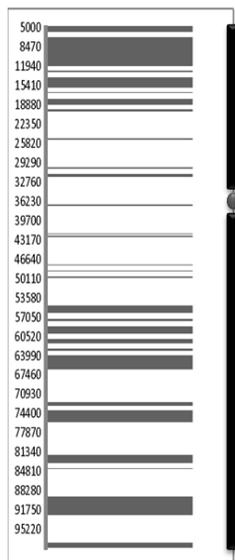


CHROMOSOME 8

UP regulation

DOWN regulation

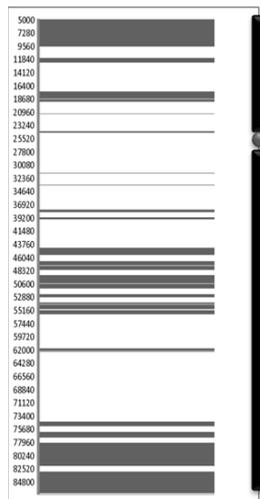
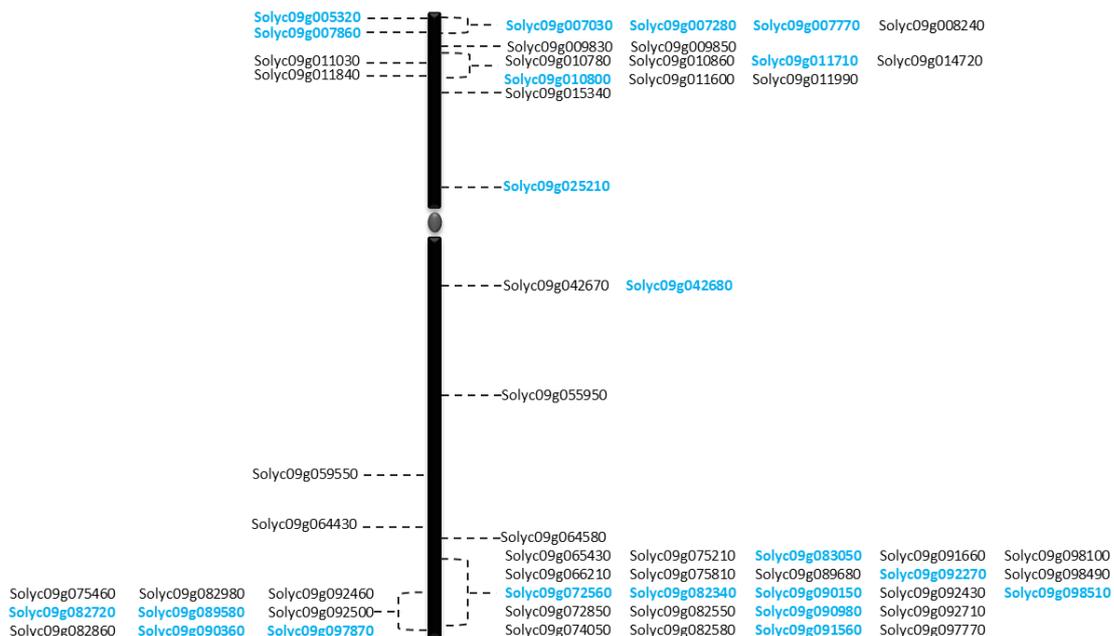




CHROMOSOME 9

UP regulation

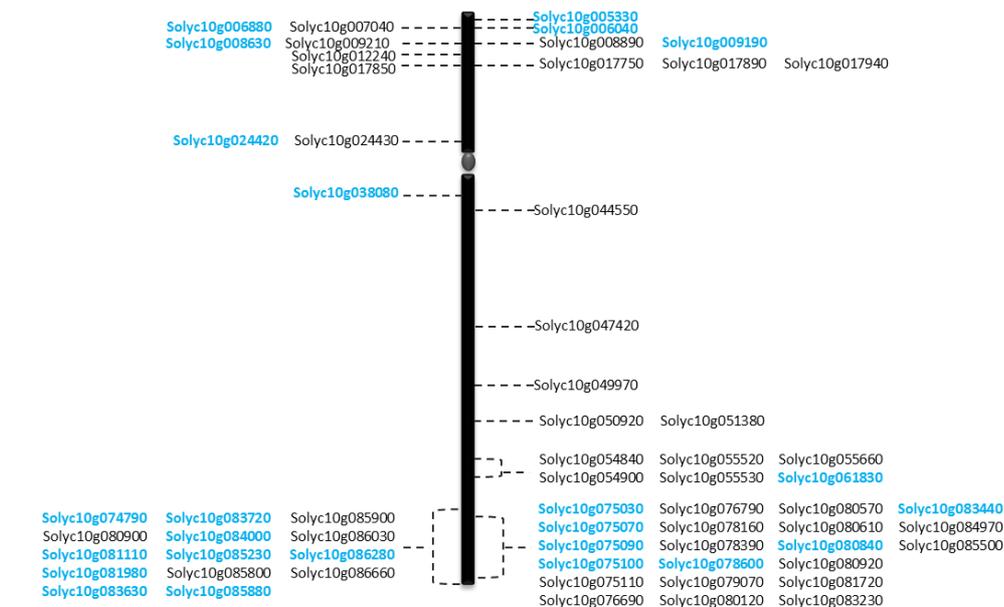
DOWN regulation



CHROMOSOME 10

UP regulation

DOWN regulation



Abstract/ résumé

The transformation of the ovary wall into a fleshy pericarp involves a coordinated pattern of cell divisions and cell expansion. Considerable data have been reported on tomato fruit development and ripening, but the pattern of cell division, cell expansion and endoreduplication at the tomato fruit set and during fruit growth remains grossly appreciated at the whole pericarp level and many questions are not yet resolved: How are cell division and cell expansion coordinated in tomato fruit at a cellular level and according to developmental time? When does endoreduplication begin in fruit tissues and what is its function? The first part of this deals with the coordination of cell division and cell expansion during the end of tomato ovary development and the beginning of fruit growth. Evidence for early differentiation of cell layers in the ovary wall and then in fruit pericarp are presented. Cell division happens mainly in the external epidermis and show partial synchronization, whereas cell expansion happens mostly in mesocarp cell layers. Endoreduplication is initiated as soon as before anthesis. The second part of this work is devoted to RNA-seq based transcriptome profiling of pericarp nuclei which have been sorted according to four ploidy levels (4, 8, 16 and 32C). We demonstrate that the expression of most of the pericarp-expressed genes shows a proportional increase according to ploidy level, on a nuclear basis. However a significant amount of genes has been identified as over-expressed or under-expressed according to ploidy level.

Keys words: Endoreduplication, cell division, cell expansion, *Solanum lycopersicum*, fruit growth, RNA-seq nuclear

La transformation de la paroi de l'ovaire en un péricarpe charnu implique une coordination, entre les divisions cellulaires et l'expansion cellulaire. Des données considérables sur le développement et la maturation du fruit de tomate ont été établies, mais la coordination des divisions cellulaires, de l'expansion cellulaire et de l'endoréduplication durant la mise à fruit ainsi que durant la croissance du fruit de tomate reste grossièrement caractérisée au sein du péricarpe et de nombreuses questions ne sont pas résolues: Comment ces deux processus sont-ils régulés et coordonnés durant le développement du fruit d'un point de vue cellulaire? Quand commence l'endoréduplication dans les tissus du fruit et quel est sa fonction? La première partie de ce mémoire concerne la coordination des divisions cellulaires et de l'expansion cellulaire durant la fin du développement de l'ovaire et le début du développement du fruit. Une différenciation précoce des assises cellulaires composant la paroi de l'ovaire puis le péricarpe a été démontrée. Les divisions cellulaires se font principalement au sein de l'épiderme externe et montrent une synchronisation partielle tandis que l'expansion cellulaire se fait principalement dans le mésocarpe. L'endoréduplication semble être initié avant l'anthèse. La deuxième partie est consacrée à l'analyse du RNA-seq nucléaire en fonction de 4 niveaux de ploïdie (4, 8, 16 et 32C). La majorité des gènes montrent une augmentation proportionnelle de leurs expressions en fonction des niveaux de ploïdie. Cependant certains gènes révèlent une surexpression ou une sous-expression en fonction des niveaux de ploïdies.

