

La biodiversité des espèces cultivées : Analyse dans le cas du blé

Magali NAVILLE

2004/2005

*Travail réalisé dans le cadre des Projets Personnels Encadrés
ENS Cachan – département Biochimie et Génie Biologique
Université Paris XI*



Remerciements

Je tiens à remercier tous les chercheurs et professeurs pour le temps qu'ils m'ont accordé et pour les informations qu'ils m'ont fournies, ainsi que pour les différents documents qu'ils m'ont communiqués et qui m'ont permis d'approfondir et illustrer cette recherche :

François BALFOURIER, chercheur au Centre de Ressources Biologiques des Céréales à Paille, à l'INRA de Clermont-Ferrand.

Philippe BRABANT, chercheur à l'INRA.

Michel DRON, enseignant-chercheur à l'université Paris-XI.

André GALLAIS, professeur à l'INA-PG et chercheur à l'INRA.

Isabelle GOLDRINGER, chercheur à l'INRA.

Claude de VALLAVIEILLE-POPE, professeur à l'INA-PG.

Table des matières

I. LA DIVERSITÉ DU BLÉ : UNE ÉVOLUTION LIÉE À SON HISTOIRE.....	6
A. QUELQUES RAPPELS DE BOTANIQUE.....	6
B. DE LA DOMESTICATION À LA SÉLECTION : LES JALONS DE L'HISTOIRE DU BLÉ CULTIVÉ.....	6
1. Origines.....	6
2. Vers la révolution industrielle.....	7
3. Sélection et mécanisation.....	8
C. RENDEMENT CONTRE PAUVRETÉ GÉNÉTIQUE : FACE AUX DEMANDES FUTURES, UNE REMISE EN CAUSE DES PRATIQUES DE SÉLECTION MODERNES.....	9
1. Quels risques liés à l'uniformité des variétés ?.....	9
2. Vers une nouvelle conception de l'agriculture.....	10
II. COMMENT MESURER LA DIVERSITÉ DES ESPÈCES ?.....	10
A. TENTER UNE DÉFINITION « PRATIQUE » DE LA DIVERSITÉ, SELON LES TECHNIQUES DISPONIBLES.....	10
B. PLUSIEURS MÉTHODES MISES EN ŒUVRE.....	10
1. Sur des critères agro-morphologiques.....	10
2. Sur des critères biochimiques : protéines de réserve, isozymes, micronutriments.....	11
3. Sur des critères moléculaires : AFLPs, RFLPs, microsatellites, SNPs.....	11
4. Sur des caractéristiques technologiques : spectre d'absorption dans le proche infrarouge.....	12
C. MESURES ET CONSTAT DOMINANT, EN FRANCE ET AILLEURS.....	12
III. DES SOLUTIONS POUR TENTER DE CONTRER CETTE ÉROSION ?	14
A. GESTION DE LA DIVERSITÉ : CONSERVATION EX SITU.....	14
B. CONSERVATION IN SITU : VERS UNE GESTION DYNAMIQUE.....	15
C. DES TECHNIQUES DE REDIVERSIFICATION.....	15
1. Des moyens « artificiels ».....	16
2. Un compromis sélection/conservation in situ : la sélection récurrente.....	16
a) Origine.....	16
b) Principe, avantages et inconvénients.....	17
c) La sélection participative, stratégie intégrée de mise en œuvre de la sélection récurrente.....	18

Introduction

La biodiversité des espèces sauvages, souvent évaluée en terme de diversité interspécifique, constitue aujourd'hui un enjeu relativement bien perçu par la société. Cet enjeu, cependant, concerne aussi les espèces domestiquées ; mais pour ces dernières la prise de conscience est encore très faible. La biodiversité au sein d'une même espèce, notamment, est encore peu analysée, alors qu'il est admis qu'elle a subi une forte érosion au cours de ces quarante dernières années ; il est difficile de s'imaginer que les méthodes de sélection intensive, appliquées durant plusieurs décennies, n'aient pas exercé une pression négative sur la diversité. Le blé en est un exemple : la plupart des variétés de blés actuellement cultivées sur la sole française sont issues d'un nombre relativement limité de lignées pures. Pour les céréales à petites graines en général, l'impression d'uniformisation des cultivars est renforcée par l'adoption quasi-universelle de variétés au caractère de semi-nanisme : l'uniformité de taille donne l'illusion d'une uniformité génétique.

Si les processus de domestication d'espèces sauvages, et le passage à la culture de lignées pures, constituent des étranglements de la biodiversité domestique, l'effet des processus de sélection modernes apparaît moins intuitivement, mais constitue néanmoins une nouvelle pression négative sur la diversité. Or, l'érosion de la diversité domestique n'est pas un problème bénin ; elle a non seulement des conséquences aux niveaux fondamental et écologique, tout comme celle de la diversité sauvage, mais pourrait aussi, à moyen et long terme, constituer un danger relatif à la survie de ces espèces nourricières.

Ce rapport, réalisé dans le cadre de la Boutique Des Sciences de l'ENS de Cachan et en réponse à une demande de l'ITAB (Institut Technique de l'Agriculture Biologique), est loin d'être exhaustif et ne se réclame pas comme tel ; il tente seulement de reconstituer une brève synthèse du problème et de son contexte, et aborde les questions essentielles soulevées. Le blé est l'une des premières céréales ayant fait l'objet d'une domestication par l'homme ; les espèces cultivées aujourd'hui ont été « forgées » par sa main, et la diversité existante résulte directement de l'histoire de la domestication et de l'agriculture. Avant de proposer des solutions pour contrer son érosion actuelle, il est nécessaire de pouvoir la caractériser : la seconde partie aborde plusieurs techniques mises en œuvre dans cette optique et les constats qu'elles ont permis d'établir. Le rapport présente finalement des alternatives qui ont été, ou qui pourraient, être appliquées, afin d'empêcher l'aggravation du phénomène.

I. La diversité du blé : une évolution liée à son histoire

A. Quelques rappels de botanique...

Le blé est une monocotylédone appartenant au genre *Triticum* de la famille des Poacées ou Graminées ; il s'agit d'une plante herbacée annuelle, à feuilles alternes, formée d'un chaume creux portant un épi constitué de deux rangées d'épillets sessiles et aplatis. Céréale dont le grain, un fruit sec et indéhiscent, est nommé caryopse, le blé est une plante autogame et cléistogame : elle se reproduit par autofécondation et sans ouverture de la fleur.

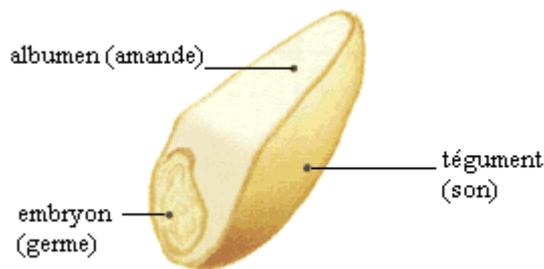


Figure 1. Anatomie du grain de blé

Les deux espèces les plus cultivées sont le blé tendre (*Triticum aestivum*) et le blé dur (*Triticum durum*), mais il existe de nombreuses autres espèces de *Triticum* qui se différencient par leur degré de ploïdie et par leur nombre de chromosomes. Le blé tendre possède trois génomes AA, BB et DD, constitués chacun de sept paires de chromosomes homologues, soit au total 42 chromosomes ; le blé dur quant à lui ne contient que les deux génomes AA et BB, et 28 chromosomes. L'analyse qui suit concerne les variétés de blé tendre.

B. De la domestication à la sélection : les jalons de l'histoire du blé cultivé

1. Origines

La domestication du blé, étroitement liée à la naissance de l'agriculture, survient au Proche-Orient, dans la région du Croissant fertile (cf. Figure 2), il y a environ 10 000 ans, et donne naissance à des plantes à rachis non cassant, et aux grains nus.

Le blé a été domestiqué par hybridation entre trois espèces d'une graminée sauvage, l'épeautre ou engrain sauvage (cf. Figure 3). Il a gagné l'Europe occidentale par deux grands axes : la Méditerranée, et la vallée du Danube. Dès 3000 av. J.-C., la culture du froment devient dominante en France, et le restera jusqu'au XV^{ème} siècle. Pendant plusieurs millénaires, le blé n'est cultivé, comme les autres céréales, qu'en faibles quantités et avec de très bas rendements ; l'outillage demeure partout rudimentaire : le passage de la pierre taillée ou polie au fer améliore la qualité du travail, mais sans en modifier profondément les conditions.

l'utilisation de la charrue à soc de fer, attelée à des bœufs puis à des chevaux, améliore fortement les rendements. Cependant cette nouvelle forme de l'agriculture coûte très cher, et n'est accessible qu'à une minorité de paysans : le laboureur, propriétaire d'un train de labour, émerge comme type social, plus aisé et plus indépendant. Le regroupement des terres en grandes propriétés permet de produire des surplus ; en témoignent les granges cisterciennes du XII^{ème} siècle.

A partir du XVIII^{ème} siècle, la production de blé s'inscrit dans l'agriculture spéculative : le blé devient une source d'enrichissements pour des propriétaires terriens, qui ne sont plus que rarement des producteurs directs. Jusqu'à la fin du XIX^{ème} siècle, la croissance démographique en Europe et les choix des pays du Nord, gros importateurs de blé, conduisent à une révolution agricole parallèle à celle que connaît l'industrie. Engrais et assolements permettent une augmentation des rendements. Le regroupement des terres, l'organisation d'entreprises de production investissant de manière importante, créent un nouveau type de producteurs. Les États-Unis, le Canada, la Russie, aux espaces illimités, s'imposent comme de grands producteurs face à une Europe continentale besogneuse et toujours attachée à la petite propriété paysanne. Impensable au milieu du XVIII^{ème} siècle, la libre circulation des grains à l'intérieur des États et à l'échelle internationale fait apparaître progressivement un véritable marché du blé. Aujourd'hui, le blé est la céréale la plus cultivée et la plus consommée dans le monde.

3.Sélection et mécanisation

La sélection massale, de nature empirique, constitue la plus ancienne des méthodes de sélection, et prévaut jusqu'à la fin du XIX^{ème} siècle. Il s'agit de la première technique mise en œuvre plus ou moins consciemment : elle consiste à récupérer les grains sur les pieds présentant le meilleur aspect. Mais dès le XVIII^{ème} siècle et dans ce contexte de révolution industrielle, les sociétés occidentales ont développé des pratiques plus systématiques de sélection. La notion de lignées pures apparaît avant les lois de Mendel, et donc de manière tout à fait empirique ; le sélectionneur de Vilmorin énonce l'axiome selon lequel, pour évaluer la valeur d'un individu, il faut étudier sa descendance. De Vilmorin développe l'un des premiers programmes de sélection, dans la seconde moitié du XIX^{ème} siècle. Les sélectionneurs commencent ainsi à orienter les croisements pour obtenir des individus aux caractères plus avantageux ; cela s'est traduit par une réduction très importante de la diversité allélique, souvent décrite par une figure en goulot de bouteille ou en entonnoir.

Avec la révolution verte naissent ainsi les lignées élites modernes, aux caractères largement répandus aujourd'hui : les variétés créées (de blé, de riz) sont naines, résistantes à différents parasites (la verse par exemple), et tolérantes à la fertilisation azotée. Ces variétés allouent une plus grande partie de leurs ressources au grain au détriment du feuillage. Les premiers hybrides, dans le cas du maïs, sont créés dans la 2^{nde} moitié du XIX^{ème} siècle. Shull invente, au début du XX^{ème}, la première méthode de création d'hybrides, reposant sur le choix des meilleurs parents et l'application des lois de Mendel.

Cette diminution de la variabilité, et donc l'uniformisation progressive des variétés, permet, par une plus grande adaptation des techniques de production, un accroissement de leur efficacité. A cela s'ajoute le processus de mécanisation intensive qui se développe à la fin du XIX^{ème} siècle et durant les premières décennies du XX^{ème}. En Amérique du Nord elle permet pour la première fois de diminuer significativement la main-d'œuvre tout en augmentant les superficies cultivées. Certaines caractéristiques génétiques des blés sont modifiées, leur conférant une adaptation à des climats plus rudes : en URSS, la vernalisation des blés permet des récoltes au-delà du cercle polaire ; aux États-Unis et au Canada sont sélectionnées des variétés très exigeantes en eau, en engrais ou en pesticides, mais qui atteignent des rendements

jamais vus auparavant dans ces régions. Cette phase d'industrialisation a radicalement transformé les structures et le volume de la production et de la commercialisation du blé.

En France le processus s'est fait beaucoup plus lentement ; depuis 1945 elle a procédé à une modernisation de son agriculture qui a bouleversé le monde rural et conduit à une concentration très forte de la production entre les mains de quelques gros entrepreneurs : la Beauce reflète la physionomie d'une agriculture française aujourd'hui de plus en plus répandue.

C.Rendement contre pauvreté génétique : face aux demandes futures, une remise en cause des pratiques de sélection modernes

1.Quels risques liés à l'uniformité des variétés ?

Les menaces sont multiples. Par rapport au climat par exemple : les variétés cultivées sont adaptées -- plus ou moins selon la localisation géographique, cependant – au climat actuel, mais il semble peu probable qu'elles induisent les mêmes rendements s'il venait à changer de manière relativement importante. Si ce risque semble éloigné, un accident climatique n'est toutefois jamais exclu... Le risque lié aux parasites apparaît plus intuitivement : à trop grande échelle, l'utilisation d'une variété homogène peut créer une pression de sélection sur les parasites, qui, évoluant, peuvent alors attaquer la variété. La vulnérabilité face aux maladies est cause d'un usage massif de pesticides, évidemment répréhensible pour des causes environnementales. De manière générale, la pauvreté génétique d'un agrosystème diminue son aptitude à maintenir son équilibre, et induit l'utilisation accrue de produits de synthèse ; on peut ainsi parler d'une externalisation du potentiel régulateur du vivant, finalement très consommatrice d'énergie.

Des propositions ont été soulevées pour faire face à ce problème ; l'association de géotypes par exemple, qui tente de concilier rendements et résistances. Pour cela on choisit 3 à 4 variétés proches phénotypiquement (même type de grain, même précocité, même hauteur...), mais résistantes à des races différentes et assez fréquentes. C. de Vallavieille-Pope s'est intéressée à cette forme de gestion de la diversité [19] : la complémentarité entre les composants d'une association variétale vis-à-vis des maladies et des contraintes abiotiques induit une meilleure stabilité du rendement qu'en cultures pures, et la qualité du produit des récoltes est équivalente ou supérieure à celle d'une culture pure. L'inconvénient majeur de cette méthode est qu'elle reconstitue une hétérogénéité, si on laisse les intercroisements se faire : les semences doivent être renouvelées tous les ans.

Une autre conséquence négative de la trop grande uniformité des variétés : le phénomène de dépression de consanguinité, que l'on observe parfois dans des lignées hautement consanguines ; de ce fait il ne concerne pas le blé, autogame, mais vaut dans le cas du maïs par exemple. Les individus consanguins seraient plus sensibles à l'environnement, car disposent d'une plus faible « variabilité biochimique » que les individus non consanguins, variabilité qui leur permet de mieux répondre aux variations du milieu. On parle alors d'un pouvoir homéostatique, qui serait plus réduit chez les individus consanguins. La « dépression » provient du fait que lors de croisements consanguins certains allèles délétères récessifs, qui existaient à l'état hétérozygote dans la population, se retrouvent à l'état homozygote. Un certain nombre de géotypes défavorables apparaissent et des lignées peu viables sont perdues.

La sélection intensive est généralement considérée comme une pratique réduisant la diversité génétique. Cette réduction peut induire des modifications de fréquence des gènes et, par conséquent, des modulations de l'adaptabilité future des semences. Il est donc primordial de conserver la biodiversité et les variations génétiques, car nous sommes incapables de prédire aujourd'hui quelles caractéristiques les semences utilisées dans un siècle devront présenter.

2. Vers une nouvelle conception de l'agriculture

L'agriculture, sous les demandes toujours plus exigeantes des consommateurs, évolue vers une diversification des produits, et donc des types de production. Cela n'était pas le cas dans l'après-guerre, où elle devait être, nécessairement, intensive : les critères d'évaluation étaient alors de nature économique. Ce qui s'est traduit, notamment, par l'utilisation massive de pesticides, et par une mécanisation importante : techniquement la transformation a été parfaite. Mais on ne peut passer sous silence le fort coût environnemental lié au phénomène : entre pollution par les nitrates ou réduction de la biodiversité, il aura eu un impact étendu. Aujourd'hui au contraire on en arrive à une conception de l'agriculture incluant moins d'intrants (dans un cas « extrême », il s'agit de l'agriculture biologique) ; dans une optique de développement durable également, l'économie agricole doit non seulement répondre à des exigences de rentabilité, mais doit aussi être équitable et non néfaste pour l'environnement. La rediversification des variétés est donc justifiable non seulement d'un point de vue écologique, mais également sociétal.

Afin de mettre en place des plans efficaces de rétablissement de la diversité domestique, il apparaît d'abord essentiel de pouvoir mettre l'accent sur son érosion et de caractériser celle-ci. Il peut être intéressant de faire le point sur les techniques qui ont été, ou sont encore, mises en œuvre pour mesurer le phénomène d'appauvrissement.

II. Comment mesurer la diversité des espèces ?

A. Tenter une définition « pratique » de la diversité, selon les techniques disponibles...

Il faut en premier lieu noter que la notion de variété ne peut être utilisée comme unité de diversité, car sa nature même a évolué au cours du siècle passé... Au début du XX^{ème}, les variétés étaient constituées d'un mélange hétérogène de plusieurs lignées (ce qui correspondrait plus, aujourd'hui, à la définition que l'on donne d'une population), alors que la variété correspond désormais à un génotype particulier : c'est une lignée pure, complètement homogène. Mais alors comment définir cette diversité ? Pour des animaux, on analyserait le nombre d'espèces ; mais dans le domaine du végétal cela constitue une très mauvaise échelle de diversité, la notion n'ayant pas la même signification... Cette problématique a fait l'objet de nombreux travaux, notamment à l'INRA de Clermont-Ferrand. L'approche probablement la plus intuitive repose sur la morphologie des plantes ; elle est d'accès direct mais présente son lot d'inconvénients. Les techniques développées pour l'étude des gènes fournissent de nombreuses autres possibilités de quantification de la diversité.

B. Plusieurs méthodes mises en œuvre...

1. Sur des critères agro-morphologiques

Afin de les caractériser, chaque accession est semée en champs. Des informations peuvent également être données directement par les « données passeport » qui accompagnent chaque lot de graines : origine géographique, généalogie, sélectionneur, date d'inscription au catalogue... A l'INRA, 5 critères ont été retenus pour caractériser les variétés : résistance au froid, hauteur à maturité, date d'épiaison, poids de 1000 graines et résistance aux maladies. Ces critères ont l'avantage d'être facilement quantifiables, mais ça n'est pas le cas de tous les critères morphologiques : un trait morphologique résultant de l'expression de plusieurs gènes, la

diversité apparaît plus grande au niveau morphologique que moléculaire. L'usage de critères morphologiques présente en outre des problèmes inhérents : ces critères sont finalement relativement limités en nombre, et les caractères correspondants sont influencés de manière importante par l'environnement. Ce qui n'est pas le cas des marqueurs moléculaires, à peu près illimités en nombre et indépendants de l'environnement...

2. Sur des critères biochimiques : protéines de réserve, isozymes, micronutriments...

Les isozymes sont des marqueurs intéressants pour étudier la différenciation des espèces, car ils génèrent un nombre suffisant de marqueurs, mais ils sont beaucoup moins adaptés pour l'étude de la diversité génétique intraspécifique. Ils ont été largement utilisés dans des études de génétique des populations en raison de leur codominance et de leur aptitude à révéler des variations génétiques au sein des populations naturelles et entre elles. Cependant, le nombre de marqueurs isozymes polymorphiques est limité, et ne reflète que des variations dans les parties codantes du génome, par nature beaucoup plus conservées et donc moins polymorphiques. Les teneurs en protéines de réserve et nutriments varient d'une espèce à l'autre et peuvent donc indiquer une certaine diversité. Ces critères dérivent de pratiques sélectives.

3. Sur des critères moléculaires : AFLPs, RFLPs, microsatellites, SNPs...

Diverses techniques basées sur des empreintes ADN ont été utilisées, ces dernières années, pour mettre en évidence l'existence de différents allèles pour un locus donné. Parmi eux on peut citer :

- l'AFLP (pour Amplificated Fragment Length Polymorphism) : il s'agit d'une méthode de mise en évidence de polymorphisme reposant sur l'amplification sélective, par PCR, de fragments de restriction d'ADN génomique. Leur distribution sur le génome est inconnue : on ne peut pas être certain que ces marqueurs soient tous indépendants.

- le RFLP (pour Restriction Fragment Length Polymorphism) : il a été largement utilisé en cartographie végétale. Les marqueurs correspondants sont cependant assez limités et, surtout, difficiles à analyser de façon rapide et automatisable.

- les RAPDs (pour Random Amplified Polymorphic DNA) : ils constituent une panoplie large de marqueurs, qui peuvent être utilisés pour évaluer les variations génétiques à la fois entre espèces et au sein d'une même espèce. Cette technique consiste à amplifier aléatoirement des fragments d'ADN dont la séquence a été formulée au hasard. Pour deux variétés, mêmes voisines, des différences de taille existant entre des fragments d'ADN amplifiés sont visualisées par une électrophorèse sur gel d'agarose. Leur analyse est plus rapide que celle des microsatellites.

- les mini- et microsatellites : les minisatellites sont constitués d'un nombre très variable de répétitions de séquences de 10 à 30 bases ; ils sont très spécifiques de chaque individu, et très polymorphes, mais sont assez mal répartis sur le génome, et restent difficilement interprétables : les bandes révélées correspondent à l'observation simultanée d'un nombre variable et élevé de loci. Les microsatellites, « nés » en 1989, sont des séquences constituées de répétition en tandem de mono-, di- ou trinuécléotides répétés de 10 à 20 fois en moyenne. Ces séquences sont très nombreuses et bien réparties sur le génome ; elles présentent un polymorphisme important dû à la variabilité du nombre de répétitions selon les allèles. Chaque locus est défini de façon unique par considération de ses séquences flanquantes ; la migration des fragments amplifiés se fait sur gel d'acrylamide de haute résolution, qui permet de distinguer des allèles dont la taille ne diffère que de 2 bases seulement. Cela a été mené

récemment à Clermont-Ferrand à partir de 39 loci microsatellites, sur un sous-échantillon de 480 blés de diverses origines européennes [16]. Les microsatellites ont l'intérêt de ne pas constituer un avantage sélectif (sauf bien sûr, pour ceux qui sont liés physiquement à un gène d'intérêt) : ils constituent des témoins neutres d'une éventuelle érosion de la diversité. Ils semblent particulièrement utiles pour comparer des accessions proches.

- on peut encore citer les SNPs (pour Single Nucleotide Polymorphisms), autres marqueurs moléculaires très utilisés aujourd'hui.

L'informativité de ces marqueurs peut être quantifiée par leur aptitude à distinguer sans équivoque deux groupes de descendants, selon l'allèle marqueur qu'ils ont reçu du parent. Le PIC (Polymorphism Information Content) est un paramètre, variant de 0 à 1, qui représente la proportion d'individus informatifs dans une population idéale.

4. Sur des caractéristiques technologiques : spectre d'absorption dans le proche infrarouge

Ces caractéristiques sont liées, initialement, à une évaluation de la qualité alimentaire. Le NIRS (pour Near Infrared Reflectance Spectroscopy) est une technique récemment mise à l'étude par F. Balfourier et son équipe pour un nouveau type d'analyse de la diversité [14]. La mesure de l'absorption, par le grain de blé ou par la farine, dans le proche infrarouge, donne un spectre utilisé habituellement par les sélectionneurs afin de prédire, à partir de ces mesures physiques, un certain nombre de caractéristiques ; elle permet par exemple de prédire le taux de protéines de la graine, et donc sa valeur boulangère ou nutritionnelle. Dans le domaine de la biodiversité cette technique tire parti de la variabilité d'absorption existant entre les différentes graines. Ses résultats révèlent une variation, en moyenne, de la composition en hélices α et en feuillettes β des protéines, ainsi qu'une évolution de la teneur en magnésium et potassium, du niveau de saturation des acides gras, de la composition des protéines de réserve, et une diminution de la teneur en sucres élémentaires. Le NIRS semble donc pouvoir apporter des informations pour décrire les changements globaux dans la composition chimique des grains de blé. Il permet des comparaisons entre les concentrations relatives en différentes molécules, et révèle des différences dans le temps, liés à la sélection. Il n'a cependant pas encore été mis directement en œuvre dans une optique d'évaluation de la diversité.

Plusieurs méthodes sont donc disponibles, qui présentent chacune leur somme de points forts et de faiblesses ; à défaut de trouver le marqueur idéal, une combinaison de différents types de marqueurs reste probablement le moyen le plus sûr d'évaluer avec justesse la diversité.

C. Mesures et constat dominant, en France et ailleurs

De nombreuses études et programmes de recherche ont été (et sont encore) menés, qui cherchent à quantifier et à analyser la perte de diversité subie par les espèces domestiquées. La bibliographie recensée dans cette synthèse est loin d'être complète pour la problématique abordée ; les articles regroupés permettent cependant de se faire une idée des travaux réalisés et des principales conclusions qui en ont été tirées. La plupart concernent les variétés de blé cultivées sur le territoire français ; d'autres sont des études réalisées dans d'autres pays et pour d'autres espèces, mais pour lesquelles l'histoire de la sélection est semblable à celle du blé.

Afin de caractériser la diversité génétique du blé, plusieurs approches ont été réalisées : par l'utilisation de traits morphologiques, d'isozymes [6], de protéines de réserves, et par l'analyse de marqueurs moléculaires tels le RAPD [1], l'AFLP [4], le RFLP ou les microsatellites [8,3].

L'article de V. Roussel et co. [15] présente des résultats pour l'analyse de microsatellites. Le groupe utilise 41 marqueurs, correspondant à un total de 609 allèles, et compare un échantillon de 559 accessions de blés français cultivés entre 1800 et 2000. La diversité ainsi mesurée semble atteindre des niveaux différents selon le génome considéré : celle du génome B serait plus grande que celles des génomes A et D (une hypothèse pour expliquer cela serait la létalité induite par des mutations de A et D). La comparaison des espèces paysannes et des variétés inscrites au catalogue, séparées en 7 groupes temporels, révèle une séparation nette entre les deux catégories, ainsi qu'une transition entre les variétés enregistrées avant et après 1970. Le passage des espèces paysannes aux variétés obtenues par sélection correspondrait à une chute de 25% de la richesse allélique. La comparaison entre eux des groupes temporels indique que la diversité a évolué par « translation », mais n'a pas véritablement diminué : elle aurait plutôt subi une évolution qualitative que quantitative, sauf à la fin des années 60 où l'on observe un étranglement. Ce seuil observé vers 1970 est probablement lié à la révolution verte qui a suivi la Seconde Guerre Mondiale : les pays européens ont dû à cette époque augmenter la production de nourriture, et par ce fait créer des variétés beaucoup plus productives. L'étranglement proviendrait de l'utilisation large de quelques géniteurs aux caractéristiques utiles, telles la taille réduite. A la fin du XX^{ème} siècle la diversité aurait plutôt tendance à augmenter, en comparaison de ce niveau des années 60 ; l'utilisation de progénies étrangères ou le développement d'échanges entre sélectionneurs pourrait être lié à ce phénomène.

Le groupe s'intéresse également aux allèles rares, et montre que plus les variétés sont récentes, plus leur composition en ces allèles est différente de celle des espèces paysannes ; et plus ces allèles varient peu entre variétés récentes. L'étude d'un sous-échantillon de 193 variétés, représentatives du matériel obtenu par les six principaux programmes de sélection mis en œuvre au XX^{ème} siècle, indique un faible niveau de diversité entre les différents programmes.

Cet article indique finalement que, si les microsatellites sont des marqueurs neutres a priori, ils permettent tout de même l'observation d'une érosion génétique ; certains ont été sélectionnés, indirectement, du fait de leur proximité avec un gène sélectionné. La réduction de la diversité génétique pour ces marqueurs n'est pas due à un effet négatif, au niveau phénotypique, de leur part, mais plutôt à une liaison à des gènes délétères. Ils constituent donc une solution efficace pour évaluer des collections larges de ressources génétiques. Les auteurs concluent à un potentiel génétique important des accessions françaises : elles apparaissent comme encore considérablement polymorphiques et renferment plusieurs allèles rares, que l'on pourrait utiliser pour élargir la diversité ou pour créer de nouveaux cultivars.

Les études similaires menées par l'équipe de F. Balfourier à Clermont-Ferrand [16], ou par celle de Y.B. Fu sur les accessions canadiennes d'avoine [5], aboutissent à des conclusions semblables ; les premières montrent également que la diversité des accessions européennes n'est pas distribuée aléatoirement, mais qu'elle peut s'expliquer par les flux géographiques et temporels liés aux pratiques de sélection et à la gestion de l'agriculture dans les différents pays. Qui plus est, la perte de diversité n'est pas uniforme pour tous les gènes : certains loci sont plus sensibles aux pratiques sélectives que la moyenne du génome.

De nombreuses études abordent la diversité sur le plan morphologique : cette étude est la plus spontanée et la plus facilement mise en œuvre a priori. Citons par exemple les travaux de R.M.D. Koebner et P. Donini [4], qui évaluent la diversité morphologique et moléculaire d'accessions anglaises d'orge, entre 1925 et 1995, et de blé. Les caractères phénotypiques mesurés ou observés sont par exemple la forme des feuilles, le nombre de grains portés par un épi et sa densité, la longueur du premier segment de rachis, la forme des grains, la saison à laquelle la variété vient à maturité,... Des mesures de diversité moléculaire sont menées, en parallèle, à la base d'AFLP et de microsatellites. L'histoire de la sélection de l'orge est

semblable à celle du blé, et c'est pourquoi les conclusions de cette analyse peuvent être utiles ici. Pour l'orge comme pour le blé ils montrent que globalement, la sélection systématique ne mène pas forcément à une réduction de la diversité génétique des plantes cultivées : l'évolution aurait été plus qualitative que quantitative. Leur bilan n'est donc pas profondément pessimiste. Cependant on peut, aux vues du nombre d'accessions comparées, critiquer leur démarche : pour l'analyse du blé, elles s'élèvent au nombre de 55 seulement, 10 fois moins que dans l'analyse précédente ! Les résultats obtenus pourraient être biaisés, et en tous cas pas très représentatifs. Une autre analyse, menée sur 75 accessions nordiques par M.J. Christiansen et co. [3], va même jusqu'à conclure que la sélection augmente la diversité génétique : les pratiques sélectives ne sont peut-être de même nature de l'autre côté de la Baltique ! L'étude menée au Canada par Fu et co. [5], qui repose sur l'analyse de 96 cultivars d'avoine, conclue comme celle de Roussel et Balfourier à une chute significative de la diversité allélique. L'évaluation de cette diversité ne peut donc se faire qu'à partir d'outils moléculaires suffisamment nombreux, et présentant un polymorphisme important à chaque locus. Une conclusion cependant reste valable : pourrait être fortement préjudiciable à la diversité une concentration des sélectionneurs en un nombre restreint de programmes indépendants.

L'une des évolutions les plus frappantes, sur le plan morphologique, est la diminution de 60 cm, en moyenne, de la hauteur des blés, en un siècle et demi... Cela est à lier au fait que le caractère de nanisme ait été progressivement sélectionné. La similarité d'évolution révélée par les études sur l'avoine ou l'orge suggère un schéma potentiellement généralisable du flux génétique induit en réponse à un processus de sélection.

Toutes les techniques permettent donc la mise en évidence d'une structuration temporelle, et parfois aussi géographique de la diversité. Au-delà de ça, le constat tend plutôt vers la négative. La sélection semencière moderne ainsi que les pratiques agricoles ont provoqué une baisse de diversité allélique d'environ 25% au sein des semences céréalières. Plus les cultivars comparés sont récents, plus ils apparaissent proches les uns des autres. Il ne faut cependant pas être trop alarmiste ; la diversité génétique existe encore mais ne doit pas être perdue, et un blé cultivable correspond toujours à une époque... Une bonne gestion de la diversité serait apte à empêcher une évolution irréversible. Les études soulignent notamment l'importance de la pluralité des sélectionneurs, car la variabilité entre variétés issues d'un même sélectionneur est très faible en comparaison de celle mesurée entre eux. Ils doivent, dans le processus de création variétale, accroître leurs échanges et user des ressources génétiques pour élargir le panel allélique. La conservation des ressources génétiques des semences est également fondamentale ; il est nécessaire d'échantillonner des accessions, non seulement selon leur origine géographique, mais aussi selon leur date d'enregistrement. Ces collections peuvent être à la base de programmes de rediversification.

III.Des solutions pour tenter de contrer cette érosion ?

A.Gestion de la diversité : conservation ex situ

Un premier moyen de conserver la diversité réside dans la création et l'entretien de banques, de semences ou de gènes : la conservation ex situ est par définition une conservation des éléments constitutifs de la diversité en dehors de leurs milieu naturel. Au centre de ressources génétiques des céréales à paille, à Clermont-Ferrand, l'INRA dispose aujourd'hui d'une banque de graines regroupant 10 000 blés tendres, non redondants, issus de la pratique culturale des deux derniers siècles ; 33% ont une origine française, et 40% proviennent d'autres pays

européens. Cette collection est aujourd'hui encore enrichie par différents échanges et partenariats.

Les banques, par le potentiel important qu'elles constituent, doivent être valorisées. Ce potentiel demeure néanmoins fortement limité, et la conservation en frigo ne résout pas le problème de l'érosion de la diversité en pleins champs... De plus la diversité génétique, conservée ex situ, est figée, et ne répond plus aux pressions de sélection qui s'y exercent. Une interruption, pendant plusieurs années de stockage, des processus de co-évolution entre les plantes et les pathogènes, peut rendre les semences inutilisables. Ces banques doivent en outre être renouvelées régulièrement, l'ADN subissant des dommages physiques. A Clermont-Ferrand on essaie aujourd'hui d'optimiser la gestion des ressources génétiques de la banque, par la constitution d'une « core collection », une sorte de sous-échantillon d'accessions les plus différentes possibles les unes des autres, et qui permettrait une identification plus rapide de la diversité allélique à un locus donné. Une telle collection faciliterait aussi l'utilisation de la banque par les généticiens et les sélectionneurs.

B.Conservation in situ : vers une gestion dynamique...

Il semble en effet nécessaire que le matériel ait la possibilité de continuer à évoluer. En 1992 à Rio de Janeiro, une Convention sur la Diversité Biologique a été signée, qui encourage la conservation de la diversité des plantes cultivées dans leur milieu d'origine, c'est-à-dire dans le milieu où se sont développés leurs caractères distinctifs. La gestion dynamique est aujourd'hui mise en œuvre dans l'optique d'une production biologique ; il s'oppose par sa nature aux banques de graines, fixes, et permet de maintenir les processus mêmes générant la variabilité. La conservation in situ maintient le dialogue entre les plantes et leur milieu. Ici intervient la notion de métapopulation : on cultive une population génétiquement hétérogène, au sein de laquelle les mécanismes naturels d'évolution et de sélection peuvent avoir lieu. L'INRA a démarré en 1984 des essais de gestion dynamique, dans des établissements d'enseignement agricole, ce à partir de 3 populations initiales cultivées selon deux modes, intensif ou extensif. Des évolutions phénotypiques des populations ont effectivement pu être observées après quelques années de ces cultures : dans le sud de la France les variétés sont devenues progressivement plus précoces, alors qu'elles ont eu tendance à perdre en précocité dans le nord ; parallèlement les variétés cultivées dans le nord ont vu leur besoin en vernalisation augmenter. Les cultures étaient en outre résistantes aux maladies majeures telles l'oïdium ou les rouilles brune et jaune. L'allèle de nanisme a été rapidement perdu, les plantes étant en concurrence pour capter la lumière. L'évolution observée est donc caractérisée par une petite perte de diversité, mais les recombinaisons ont été, en contrepartie, relativement nombreuses. Une tendance de la population à augmenter la fréquence des gènes non contournés a pu également être mise en évidence. Les résultats de ces tests valident ainsi la gestion dynamique comme moyen de créer des variétés les plus adaptées possible à un climat particulier.

C.Des techniques de rediversification

Le problème de la rediversification des espèces cultivées doit être traité au niveau du processus de sélection même. Le principe majoritairement utilisé par les sélectionneurs à l'heure actuelle est celui de la sélection généalogique, qui a certes permis un progrès génétique relativement important, mais qui du point de vue de la diversité présente plusieurs inconvénients : il a causé une perte et une sous-utilisation de la variabilité génétique. Le progrès a surtout porté sur les caractères les plus héréditaires, et souvent les plus simples au niveau génétique. De plus il nécessite un intervalle de temps entre deux recombinaisons efficaces important (de 6 à 8 ans pour des lignées fixées...), et les variétés créées sont

fortement apparentées. Y aurait-il une alternative à ce type de sélection, qui puisse induire un élargissement de la diversité cultivée ?

Il ne faut pas perdre de vue, dans cette partie, que la rediversification des variétés n'est envisageable que si elle reste compatible avec les systèmes de transformation en aval dans la production des biens alimentaires. Si l'on considère la meunerie par exemple, on s'imagine bien qu'une telle rediversification ne pourra jamais être appliquée à la totalité des semences... Un grand pan de l'agriculture devra toujours rester dédié à une production « de masse ».

1.Des moyens « artificiels »

Les techniques ainsi désignées sont celles mettant en œuvre les biotechnologies : il s'agit notamment de la réintroduction de gènes par création d'OGM (gènes d'espèces plus anciennes ou gènes issus d'autres écotypes, exotiques par exemple), ou de la création d'hexaploïdes de synthèse, par association de génomes diploïdes ou tétraploïdes. Les potentialités de ces derniers ont été étudiées par I.A. del Blanco et son équipe [2] ; ils tentent d'évaluer, sur le rendement des grains, en quelle mesure ces populations dérivées pourraient être source d'allèles favorables. Selon leurs résultats, par mesure du poids des grains, plus de 80% des lignées synthétiques obtenues atteignent des rendements significativement supérieurs à ceux des parents dont elles dérivent. L'intégration d'allèles par la création d'hexaploïdes de synthèse peut donc modifier des traits quantitatifs du blé. Cet usage pourrait être généralisé à la réintroduction de diversité.

2.Un compromis sélection/conservation in situ : la sélection récurrente

Ce type de sélection pourrait constituer une issue intéressante entre les processus de sélection classiques et une gestion dynamique de la diversité. Elle constitue une stratégie intégrée de la sélection d'une part et de la création variétale d'autre part, ménageant pour le programme de sélection variétale un accès direct au polymorphisme, potentiellement intéressant du point de vue agronomique.

a)Origine

Les bases de ce type de sélection ont été établies aux Etats-Unis, au début des années 40 ; le terme de sélection récurrente est introduit par Hull en 1945. Mis en œuvre dans les universités, il ne rencontre que peu de succès auprès des sélectionneurs privés, même si l'on peut noter sa large utilisation pour la fabrication de variétés hybrides de maïs. Le phénomène apparaît plus tardivement en France, à partir des années 70, et pour perdurer jusqu'en 1995 environ ; le public y semble plus sensible, le problème de la diversité des variétés créées ayant été soulevé quelques temps auparavant, notamment pour le maïs, chez qui l'on peut créer de nombreux hybrides à partir d'un même parent commun (en 1985 dans le nord de la France, tous les hybrides de maïs possédaient un même parent...) ; cela pose des problèmes de résistance, face à un parasite ou face à un accident climatique. La sélection récurrente vise à améliorer globalement les populations (auto- ou allogames) afin d'en extraire des lignées de variétés ou des parents d'hybrides. L'INRA a essayé de la maintenir, mais par manque de moyens les programmes lancés ont dû être arrêtés. Cependant aujourd'hui le problème se pose différemment, car le contexte, comme cela a été évoqué précédemment, semble différent.

b) Principe, avantages et inconvénients

La sélection récurrente maintient la variabilité tout en améliorant des populations hétérogènes [7] : ses axes principaux sont une amélioration des populations, qui prépare le moyen et le long terme, et une création variétale qui recherche l'efficacité à court terme. L'amélioration des populations consiste en une répétition de cycles de sélection suivie de croisements ; le matériel de sortie d'un cycle sert de matériel d'entrée pour le cycle suivant. La création variétale peut survenir à n'importe quel cycle. Un des intérêts d'un tel système est son ouverture : du matériel nouveau peut être introduit à tout moment dans la population, le tout étant de ne pas rabaisser la qualité atteinte par celle-ci ; l'utilisation en parallèle de populations tampons, de qualité moindre, et sur lesquelles est exercée une sélection moins intense, peut remédier à ce problème. Un autre intérêt, fondamental dans l'optique de la préservation de la diversité, est justement de permettre une conservation de la variabilité génétique ; en cela elle constitue une forme particulière de gestion dynamique, avec tous les avantages précédemment évoqués. Une difficulté de cette méthode dans le cas du blé, autogame, est liée aux étapes d'intercroisements. Pour s'en affranchir il faut « allogamiser » ces autogames, par exemple en introduisant un gène de stérilité mâle.

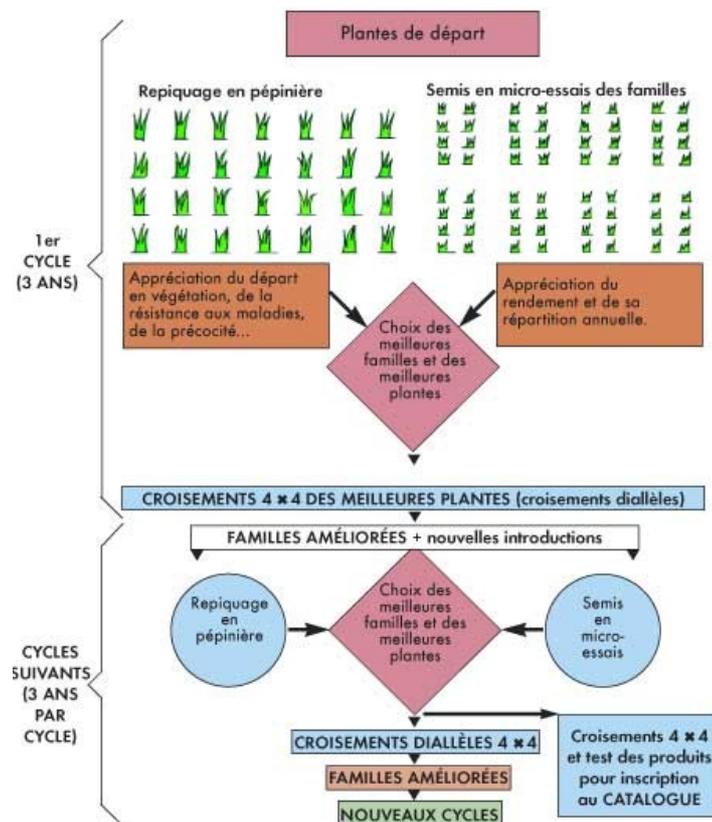


Figure 4. Schéma résumant les différentes étapes de la sélection récurrente

La sélection récurrente induit dans la population une augmentation en fréquence des gènes favorables, et donc une augmentation de la probabilité d'obtenir des pieds rassemblant plus de caractères favorables que les pieds de départ. Elle permet en outre une recombinaison efficace et, bien menée, elle évite une perte trop rapide de variabilité. Cependant une telle amélioration ne peut être obtenue qu'à long terme. En résumé, la sélection récurrente présente deux objectifs : améliorer la valeur propre d'une population, et préparer la création de variétés.

c)La sélection participative, stratégie intégrée de mise en œuvre de la sélection récurrente

Il a été proposé aujourd'hui d'appliquer la sélection récurrente dans le cadre d'une sélection dite participative, pour laquelle les agriculteurs eux-mêmes deviendraient les acteurs de la sélection. Cela les sensibiliserait à la notion de variété, et ce mutualisme fait participer les semenciers à la conservation de la diversité. Un tel processus est déjà en application, pour le développement agricole, dans les PVD, pour lesquels les systèmes agricoles sont souvent restés traditionnels et maintiennent une grande diversité d'espèces et de variétés. C'est également celui présenté plus haut, qui reposait sur les lycées agricoles, donc un réseau plutôt institutionnel, et de sites limités en nombre. La sélection participative est imbriquée dans la gestion des ressources génétiques ; si elle apparaît comme difficilement applicable à grande échelle, elle pourrait s'accorder à une agriculture du type biologique. Son principe repose sur un processus de sélection pratiqué dans des fermes, et sur des échanges de graines entre fermes du réseau. Une plus grande exigence en terme de qualité est compensée par une diminution des exigences en terme de rendement ; dans le cadre d'une agriculture biologique il n'y a pas recours à des engrais, herbicides ou insecticides. Finalement ces principes sont assez semblables à ceux que l'on pouvait trouver il y a deux siècles, mais les objectifs n'étant plus les mêmes...

La sélection participative semble donc apparaître comme une alternative favorable dans le but d'allier conservation de la diversité, meilleure adaptation des variétés à leur milieu de culture, et réponse aux demandes actuelles des consommateurs. Le problème pour l'instant se situe au niveau de l'inscription des variétés au catalogue : sans cette étape les agriculteurs n'ont pas le droit d'échanger les graines ou de vendre les produits en étant issus. Mais les variétés susceptibles de faire l'objet de tels échanges ne répondent pas aux critères du catalogue : pour y être inscrite une accession doit être prouvée comme étant à la fois suffisamment distincte des variétés existantes et supérieure sur le plan agronomique...

Une évolution pourrait donc être nécessaire dans le domaine, qui élargirait l'espace de liberté des agriculteurs. Un autre obstacle est plus de nature « psychologique » : depuis les débuts de la sélection quasiment, ce processus s'est trouvé séparé de celui de la production : les producteurs ne sont pas semenciers...

Conclusion

La biodiversité des espèces domestiques, et en particulier celle du blé, est un problème ayant un impact non négligeable aujourd'hui, puisqu'il donne lieu notamment à un programme au niveau européen, le projet GEDIFLUX, et à différentes études par le CIMMYT (centre international pour l'amélioration du maïs et du blé) ; il a en outre fait l'objet d'un rapport détaillé dans le cadre du GEVES (Groupe d'Etude et de contrôle des Variétés Et des Semences). Le niveau de diversité dépend directement de l'usage que l'homme fait des semences : il a donc les moyens d'empêcher un appauvrissement qui pourrait devenir irréversible. Ces moyens passent à la fois par une conservation figée sous forme de banques, mais également par une mise en culture des semences, leur donnant la possibilité d'évoluer, et par là-même de s'adapter aux conditions fluctuantes du milieu. Tout l'enjeu aujourd'hui consiste à formaliser et à concrétiser ces moyens, dans des programmes de sélection appropriés.

Bibliographie

- [1] Cao W., Scoles G., Hucl P., Chibbar R.N., Phylogenetic relationships of five morphological groups of hexaploid wheat based on RAPD analysis, *Genome* 43:724-727 (2000)
- [2] Del Blanco I.A., Rajaram S. Kronstad W.E., Agronomic potential of hexaploid wheat-derived populations, *Crop Science* 41:670-676 (2001)
- [3] Christiansen M.J., Andersen S.B., Ortiz R., Diversity changes in an intensively bred wheat germplasm during the 20th century, *Molecular Breeding* 9:1-11 (2002)
- [4] Donini P., Law J.R., Koebner R.M.D., Reeves J.C., Temporal trends in the diversity of UK wheat, *Theor Appl Genet* 100:912-917 (2000)
- [5] Fu Y.B., Peterson G.W., Scoles G., Rossnagel B., Schoen D.J., Richards K.W., Allelic diversity changes in 96 Canadian oat cultivars released from 1886 to 2001, *Crop Science* 43:1989-1995 (2003)
- [6] Gallais A., Amélioration des populations en vue de la création de variétés
- [7] Gallais A., Introduction à la sélection récurrente
- [8] Guadagnuolo R., Savova Bianchi D., Felber F., Specific genetic markers for wheat, spelt, and four wild relatives : comparison of isozymes, RAPDs, and wheat microsatellites, *Genome* 44:610-621 (2001)
- [9] Huang X.Q., Borner A., Röder M.S., Ganai M.W., Assessing genetic diversity of wheat germplasm using microsatellites markers, *Theor Appl Genet* 105:699-707 (2002)
- [10] Koebner R.M.D., Donini P., Reeves J.C., Cooke R.J., Law J.R., Temporal flux in the morphological and molecular diversity of UK barley, *Theor Appl Genet* 106:550-558 (2003)
- [11] Prasad M., Varshney R.K., Roy J.K., Balyan H.S., The use of microsatellites for detecting DNA polymorphism, genotype identification and genetic diversity in wheat, *Theor Appl Genet* 100:584-592 (2000)
- [12] Reif J.C., Zhang P., Dreisigacker S., Warburton M.L., van Ginkel M., Hoisington D., Bohn M., Melchinger A.E., Wheat genetic diversity trends during domestication and breeding, *Theor Appl Genet* 110:859-864 (2005)
- [13] Röder M.S., Korzun V., Wendehake K., Plaschke J., Tixier M.H., Leroy P., Ganai M.W., A Microsatellite Map of Wheat, *Genetics* Vol. 149 : 2007-2023 (August 1998)
- [14] Roussel V., Branlard G., Vézine J.C., Bertrand D., Balfourier F., NIRS analysis reveals temporal trends in the chemical composition of French bread wheat accessions cultivated between 1800 and 2000, A paraître dans *Journal of Cereal Science*.

- [15] Roussel V., Koenig J., Beckert M., Balfourier F., Molecular diversity in French bread wheat accessions related to temporal trends and breeding programmes, *Theor Appl Genet* 108:920-930 (2004)
- [16] Roussel V., Leisova L., Exbrayat F., Stahno Z., Balfourier F., SSR allelic diversity changes in 480 European bread wheat varieties released from 1840 to 2000, A paraître dans *Theor Appl Genet*.
- [17] Sagnard F., Chair H., Desclaux D., Sêkloka E., Vaksman M., Gallais A., Complémentarité des gestions in situ et ex situ des ressources génétiques dans les programmes de sélection participative, **A paraître ? Paru ?**
- [18] Salamini F., Özkan H., Brandolini A., Schäfer-Pregl R., Martin W., Genetics and geography of wild cereal domestication in the near east, *Nature Reviews* Vol.3:429-441 (June 2002)
- [19] De Vallavieille-Pope C., Management of disease resistance diversity of cultivars of a species in single fields : controlling epidemics, *C. R. Biologies* 327 (2004)