

# ÉVOLUTION DE LA DIVERSITÉ GÉNÉTIQUE DES VARIÉTÉS DE PLANTES CULTIVÉES

par André Gallais<sup>1</sup>

## 1. Introduction

L'amélioration des plantes se distingue de l'amélioration des animaux domestiques par la création de populations à base génétique souvent étroite, reproductibles, appelées variétés, qui correspondent à ce que l'agriculteur cultive dans son champ. En revanche, pour les animaux domestiques comme les bovins et les ovins, ce sont les populations en cours d'amélioration, à base génétique assez large, qui sont utilisées par les éleveurs. Pour la production porcine et avicole, on fait appel au croisement de populations améliorées. Le stade population d'amélioration existe plus ou moins concrètement en amélioration des plantes, mais le sélectionneur en extrait des populations à base étroite correspondant aux variétés. L'amélioration des populations de plantes présente toutefois un intérêt pour les pays n'ayant pas une agriculture intensifiée.

La diversité génétique des espèces végétales cultivées peut alors être vue à trois niveaux : dans le champ de l'agriculteur, au niveau des listes de variétés proposées aux agriculteurs et au niveau des ressources génétiques à la disposition du sélectionneur. L'histoire de la sélection, chez la plupart des espèces végétales améliorées, a conduit à une perte de diversité du peuplement végétal dans le champ de l'agriculteur en passant des variétés populations hétérogènes génétiquement aux variétés modernes souvent réduites à un génotype. Cependant, cette évolution peut être compensée par une diversité des variétés entre champs et une diversité des variétés dans le temps.

La question principale qui se pose est alors de savoir si la diversité des variétés à la disposition de l'agriculteur a diminué ou risque de diminuer. Quant aux ressources génétiques à la disposition du sélectionneur elles comprennent son propre matériel amélioré mais aussi les variétés élites des autres sélectionneurs (dont l'utilisation comme ressource génétique est permise par la loi européenne sur les semences) auxquelles il faut ajouter des ressources génétiques plus « distantes » (banques de gènes comprenant les vieilles variétés et les populations d'autrefois). Au total, ces ressources génétiques à la disposition du sélectionneur sont encore vastes pour la plupart des espèces cultivées, si toutefois des programmes de maintien ou de gestion de ces ressources ont été mis en place. Tanksley et McCouch (1997) et Tanksley (2011) considèrent que moins de 15 % de ces ressources ont été utilisées.

Dans le cadre de cette présentation nous nous limitons donc aux deux premiers niveaux d'évolution de la diversité génétique : la diversité dans le champ de l'agriculteur et la diversité parmi les variétés à la disposition de l'agriculteur.

## 2. L'évolution de la diversité génétique des variétés dans le champ de l'agriculteur

### 2.1. De la domestication aux variétés à base génétique étroite

L'amélioration des plantes au sens large a commencé avec leur domestication lorsque, il y a 10 000 ans environ, l'homme est passé de l'état nomade à l'état sédentaire et qu'il a commencé à cultiver les plantes, c'est-à-dire à alterner semis et récolte. Il a d'abord retenu les espèces qui étaient les mieux adaptées à ses besoins (il en est résulté de fortes modifications morphologiques et physiologiques des plantes ; pour les céréales sélection de plantes à grains nus, à floraison groupée, rachis non désarticulé). L'action combinée de la sélection naturelle dans le champ de l'agriculteur et des choix de l'homme, plus ou moins conscients, a conduit à pour les espèces retenues à des populations mieux adaptées à leurs conditions de culture et d'utilisation. Cela s'est traduit par une perte de diversité par rapport aux espèces sauvages.

La perte moyenne de diversité génétique due à la domestication est estimée à environ 30 %, mais elle peut être bien supérieure pour certaines espèces. Chez le blé, la comparaison de populations de *Triticum*

---

<sup>1</sup> Membre de l'Académie d'Agriculture de France, Professeur émérite d'AgroParisTech.  
Copyright – Académie d'Agriculture de France – 2013. Séance du 23 janvier 2013.

*tauschii*, donneur du génome D, aux populations de pays montre une perte très importante de diversité génétique (perte de 2,5 allèles par locus): 69 % de perte entre les formes tétraploïdes et les formes hexaploïdes (Reif *et al.*, 2005). De même entre des blés tétraploïdes sauvages (*Triticum dicoccoides*) et les blés tétraploïdes domestiqués, une perte de 84 % est observée (Maccaferri *et al.*, 2003). Chez la maïs, la perte de diversité génétique due à la domestication, environ 30 %, est nettement plus faible que celle observée chez le blé (Buckler, 2001).

Pendant une longue période, plusieurs milliers d'années, jusqu'à l'avènement de la sélection dirigée, la sélection a été purement massale, phénotypique (intra et interpopulation) pour les espèces retenues par la domestication. Il en est résulté une meilleure adaptation des populations à leur milieu et conditions de culture<sup>1</sup>, mais aussi une diminution du nombre de populations cultivées, du fait des échanges de semences entre agriculteurs d'un village ou de villages voisins. Ainsi, on trouve au début du IX<sup>e</sup> siècle des capitulaires de Charlemagne encourageant les agriculteurs à acheter sur le marché des semences de qualité. La fin de cette période est l'apparition de la sélection dirigée vers 1850 avec les travaux de L de Vilmorin.

Chez le blé, L de Vilmorin a en effet montré que pour apprécier la valeur génétique d'une plante, il faut étudier sa descendance. L'application de ce principe aux plantes autogames, formées en fait d'un mélange de plantes homozygotes, a conduit à extraire très rapidement des populations les meilleures lignées, de sorte que dès le début du XX<sup>e</sup> siècle, ce sont des variétés lignées pures de blé qui étaient cultivées. Elle s'est traduite par une perte de diversité du peuplement végétal dans le champ de l'agriculteur. Cependant chez le blé, des années 1900 à 1940, les agriculteurs ne renouvelaient pas souvent leurs semences et les « lignées » utilisées étaient devenues hétérogènes du fait d'un taux d'allogamie résiduelle (3 à 9 % selon les zones). Ce n'est qu'avec la mise en place d'une filière semences (de l'inscription des variétés à leur commercialisation) que le renouvellement des semences est devenu plus fréquent conduisant donc à une plus grande homogénéité génétique du peuplement végétal. Ce passage des populations aux lignées est observé pour toutes les espèces autogames sélectionnées.

La disparition de la culture des populations de maïs a été plus tardive, car il a fallu attendre les réflexions de Shull en 1908 pour que le principe de la sélection des variétés hybrides soit bien établi, principe qui revient en fait à extraire d'une population allogame le meilleur génotype possible. Cependant il n'a pas été facile de développer des hybrides simples résultant du croisement de deux lignées ; il a fallu attendre 1930 pour voir le développement des variétés hybrides de maïs aux USA et 1955 en France. La faible vigueur des lignées a imposé de passer par le stade hybrides doubles ou hybrides trois voies<sup>2</sup>. Ainsi aux USA ces types d'hybrides ont commencé à se développer vers 1930, mais ils étaient remplacés dès 1960 par les hybrides simples. En France, les populations étaient encore cultivées après 1945-1950. Les premiers hybrides doubles ou trois voies (franco-américains) sont apparus à partir de 1955 et ils ont été remplacés par des hybrides simples (ou équivalent) à partir des années 1980. Aujourd'hui ce ne sont que des hybrides simples (ou quasi-hybrides simples<sup>3</sup>) qui sont cultivés, c'est-à-dire qu'il n'y a qu'un génotype dans le champ de l'agriculteur, comme pour un champ de blé.

**Tableau 1.** Répartition (%) des différents types d'hybrides de maïs en France en 1970 et en 2004.

	HD	HTV	HS
1970	73	21	4
2004	3	17	80

<sup>1</sup> On parle alors de populations de pays

<sup>2</sup> Un hybride simple est le résultat du croisement de deux lignées pures, un hybride trois voies est le résultat du croisement d'un hybride simple et d'une lignée, et un hybride double est le résultat du croisement de deux hybrides simples.

<sup>3</sup> Il peut s'agir en effet de pseudo-hybrides trois voies dont le parent l'hybride simple pris comme femelle est réalisé à partir de deux lignées apparentées, dans le but d'augmenter sensiblement la vigueur du parent femelle pour une production plus économique de semences.

La diversité génétique dans le champ du maïsiculteur a donc diminué avec le passage des populations génétiquement hétérogènes aux variétés hybrides simples, ce passage ayant été plus progressif pour le maïs que pour le blé puisque l'on peut écrire

diversité génétique d'une population > diversité d'un hybride double > diversité d'un hybride trois voies > diversité d'un hybride simple.

D'où plusieurs étapes dans la réduction de la variabilité au niveau du peuplement végétal : le passage du matériel sauvage aux populations, puis le passage des populations aux hybrides doubles et enfin le passage des hybrides doubles aux hybrides simples.

A noter que cette évolution décrite pour le maïs s'est produite ou se produit pour toutes les plantes allogames dès que le contrôle de l'hybridation à grande est devenu possible (par exemple pour le tournesol et la betterave où il y a même eu une étape hybride entre « populations »). Si le contrôle de l'hybridation n'est pas possible, ce sont des populations « artificielles » ou variétés synthétiques qui sont développées à partir d'un nombre limité de constituants (5 à 10) mais qui sont aussi beaucoup moins variables que les populations naturelles (ex les plantes fourragères).

Quelles que soient les espèces il y a donc eu perte de diversité génétique de ce qui est cultivé dans le champ de l'agriculteur. Une variété lignée pure ou hybride simple est réduite à un génotype. L'amélioration des plantes est donc devenue l'art et la science de la création de variétés de plantes répondant de mieux en mieux aux besoins de l'Homme, ces variétés étant en fait des populations à base étroite, voire réduites à un génotype.

## 2.2. Pourquoi cette évolution vers une homogénéisation des variétés ?

L'homogénéisation génétique des variétés est la conséquence d'une sélection surtout sur le rendement, mais aussi de la sélection sur de nombreux autres critères d'adaptation au milieu au sens large (incluant les techniques culturales) et de qualités des produits récoltés. Dans un milieu donné, les meilleures performances ne peuvent en effet être atteintes qu'avec des peuplements génétiquement homogènes, ou par l'association d'un nombre limité de génotypes. L'homogénéisation des variétés était aussi indispensable pour la standardisation des techniques culturales et la mécanisation des cultures afin d'intervenir à des stades optimaux pour toutes les plantes du peuplement végétal. L'inconvénient de l'homogénéisation est de faire perdre en stabilité des performances par rapport à un peuplement hétérogène ; mais un tel peuplement fait perdre en performance du point de vue du rendement. Cependant, il apparaît possible de sélectionner des génotypes homozygotes pour leur stabilité, grâce à l'association dans un même génotype du maximum de gènes d'adaptation à différents milieux (Gallais, 2011).

Le risque pour un peuplement génétiquement homogène peut être la sélection de souches de parasites qui vont contourner une résistance aux maladies. La culture d'une même variété homogène, parce que très performante, sur une large surface dans une même région par différents agriculteurs et cela pendant un certain temps augmente le risque de contournement. Cela peut être résolu de différentes façons, soit par la culture de différentes variétés dans une même zone, soit par l'association de variétés, mais aussi par le turn-over des variétés. Ainsi, l'inconvénient de la perte de diversité au niveau du champ peut être compensé par une diversité entre champs (d'où l'intérêt de la diversité des variétés performantes proposées à l'agriculteur). De plus, une variété de plantes de grande culture, aujourd'hui, ne vit guère plus de 5-7 ans. Cette durée de vie des variétés s'est d'ailleurs raccourcie avec l'intensification de la sélection chez différentes espèces puisqu'elle était de 10-15 ans vers les années 1970. On peut donc espérer que le changement de variétés intervienne avant le contournement (ce qui n'est pas toujours le cas) ; cependant, pour qu'il soit efficace il faut qu'il se traduise par de nouveaux fonds génétiques (d'où l'importance de considérer l'appareillement des variétés, et plus généralement leurs distances génétiques).

La disparition de la diversité génétique dans le champ de l'agriculteur n'est donc pas nécessairement synonyme de perte de diversité au niveau d'un territoire ou d'un espace de temps donné. Pour avoir une vision complète de la diversité du point de vue de l'agriculteur, il faut en avoir une véritable vision spatio-temporelle.

## 3. Évolution de la diversité génétique des variétés à la disposition de l'agriculteur

Après l'effet de la domestication, pour étudier l'évolution de la diversité génétique des « variétés » à la disposition de l'agriculteur, il faudrait pouvoir considérer l'évolution de la diversité génétique à deux périodes : lors du passage des populations aux variétés à base étroite, et depuis la mise en oeuvre de la

sélection de variétés à base étroite. Il est rare d'avoir des études qui pour une même espèce ont considéré ces deux aspects. La plupart des études réalisées portent sur l'évolution de la diversité des variétés cultivées sur une période assez récente, sans comparer à la diversité des populations. Les études portent le plus souvent sur les variétés inscrites au catalogue ou commercialisées, donc sur ce qui est à la disposition de l'agriculteur. De plus, un certain nombre d'études ne font pas intervenir suffisamment de matériel aux différentes époques considérées, et les indices de distances considérés ne sont pas toujours très pertinents pour une étude de la diversité génétique à un niveau global.

Nous allons considérer trois types d'indices : d'abord le nombre de variétés et leur apparentement puis nous détaillerons surtout les études avec les marqueurs moléculaires (microsatellites essentiellement), les plus pertinentes pour caractériser l'évolution globale de la diversité génétique, avec deux indices, l'indice de diversité de Nei et le nombre d'allèles<sup>4</sup>. Nous limiterons notre présentation aux résultats obtenus pour quelques plantes de grande culture, le blé tendre, le blé dur, l'orge et le maïs et nous ne ferons qu'évoquer les résultats pour d'autres espèces : le pois, le tournesol, la pomme de terre.

### 3.1. Évolution du nombre de variétés et de leur apparentement

B. Le Buanec a déjà souligné dans son introduction, la limite de ce critère. Le nombre de variétés n'a de sens qu'après le passage des populations aux variétés à base étroite. De 1960 à 2004, le nombre de variétés inscrites au catalogue français, pour les plantes de grande culture, est passé d'environ 500 à 4178 (Cadot et Le Clerc, 2010 ; Silhol, 2010). Pour le maïs on dénombre actuellement, en 2012, 1108 variétés inscrites au catalogue officiel des variétés et pour le blé 303. Pour une espèce donnée il y a eu diversification des types de développement, diversification des usages et qualités des variétés, et sans la création variétale, des gènes très intéressants auraient sans doute été perdus par dérive ou sélection naturelle dans les populations. Certes la sélection élimine des gènes défavorables (comme des gènes de sensibilité aux maladies) mais cela ne doit pas être considéré comme une perte de diversité génétique. Il serait sans doute préférable de parler de diversité utile à la disposition de l'agriculteur et cette diversité là a bien augmenté. La diversité des établissements de sélection y contribue. Malheureusement elle peut être réalisée par un certain apparentement des variétés (surtout lorsque le nombre d'établissements de sélection est faible), ce qui n'est pas sans risque (risque pathologique en particulier chez le blé par exemple) (voir figure apparentement).

Cependant, si le nombre de variétés à la disposition de l'agriculteur est trop réduit (à une ou deux variétés utilisables dans une région donnée), cela traduit bien un manque de diversité. Ainsi pour le maïs, durant les années 1960-1965, au nord de la Loire, 75 % des surfaces étaient cultivées avec la variété INRA 258, seule variété performante à la disposition des agriculteurs (l'INRA était le seul établissement de sélection). Quelques années plus tard, de 1970 à 1980 c'était la variété LG11 qui dominait le marché dans cette zone. A partir de 1980 une variété DEA a pris le relai dans cette zone et a réalisé jusqu'à 24 % du marché des semences de maïs. Mais, depuis 1990, le nombre de variétés a fortement augmenté et les meilleures variétés occupent aujourd'hui seulement 2-5 % du marché de semences. Si les hybrides précoces ont été très apparentés entre 1985 et 1995 (du fait de l'utilisation de la lignée F2, 85% des hybrides en 1985 faisaient intervenir cette lignée) aujourd'hui on observe une plus grande diversité parmi ces hybrides. Cela a été le résultat d'un investissement dans les ressources génétiques pour diversifier suffisamment la création de variétés et d'une certaine diversification des établissements de sélection. Cet exemple montre que ce qui est important à considérer ce n'est pas tellement la diversité des variétés en elle-même, mais la diversité des variétés performantes cultivables dans une zone donnée.

En fait le nombre de variétés est un facteur à considérer dès qu'il y a un goulot d'étranglement comme celui de la précocité chez le maïs (autre exemples : recherche paille courte chez le blé, colza 0-érucique). Ensuite, il y a toujours eu augmentation du nombre avec des variétés plus ou moins apparentées puis diversification génétique des variétés selon la diversité de la population de sélectionneurs. Il faudrait pouvoir tenir compte de leur apparentement, ce qui n'est pas connu avec assez de précision (cas de la lignée F2 chez le maïs). Une étude chez le blé réalisée en Hongrie montre un coefficient de parenté faible du début des années 1950 jusque vers 1970, mais qui augmente nettement à cette période avec la recherche des blés à

---

<sup>4</sup> Au niveau d'un ensemble de lignées, l'indice de Nei représente la probabilité moyenne sur l'ensemble des locus marqueurs considérés, de tirer des allèles différents chez deux lignées prises au hasard. Il donne une information assez différente du nombre moyen d'allèles par locus. En particulier, il est peu sensible aux allèles présents à faible fréquence. Copyright – Académie d'Agriculture de France – 2013. Séance du 23 janvier 2013.

paille courte, puis rediminue à partir de 1980 suite aux efforts de sélection qui ont diversifié les variétés à paille courte (Le Buanec, 2010).

### 3.2. Évolution de la diversité moléculaire.

#### a) Espèces autogames : blé tendre et autres céréales à paille.

Il s'agit d'espèces pour lesquelles la sélection développe aujourd'hui des variétés lignées pures. Le blé tendre est sans doute l'espèce qui a été la plus et la mieux étudiée dans différents pays, surtout en Europe.

En passant des populations de pays aux variétés lignées, une diminution de diversité est en général observée. Roussel *et al.* (2004) montrent, en France, avec l'étude de 559 populations ou variétés françaises utilisées entre 1850 et 2000, une perte de 25 % de richesse allélique en passant des populations de pays aux variétés lignées (Figure 1). Les populations contiennent de nombreux allèles spécifiques (à faible fréquence). Une part importante de cette perte serait due à l'élimination de gènes défavorables. Van de Wouw (2010) par une méta-analyse regroupant une trentaine d'études, essentiellement européennes, pour des périodes allant de 1900 et 2000, montre que la diversité génétique passe par un minimum dans les années 1960-1970. Pour Reif *et al.* (2005), ce minimum est plutôt vers 1985. Goffaux *et al.* (2011), avec 1104 « variétés » étudiées, observent aussi ce minimum dans la période 1960-1975, avec une perte progressive<sup>5</sup> en passant des populations aux variétés lignées pures, ce qui serait dû à un passage en transition des populations au lignées, avec une structure intermédiaire, des « lignées » anciennes, génétiquement hétérogènes, suite au non renouvellement des semences par l'agriculteur (Tableau 2). Le renouvellement des semences est devenu plus fréquent à partir des années 1965. Le minimum de diversité observé correspond au début de l'intensification de l'agriculture, et serait dû à la fois à l'adoption des variétés homogènes et à la faible diversité entre variétés proposées à cette époque, suite à l'introduction des gènes de nanisme (révolution verte) et au nombre limité de géniteurs résistants aux maladies ; il y avait alors peu de variétés performantes, par exemple Cappelle, au nord, et Etoile de Choisy dans le sud, ou des variétés qui en dériveraient.

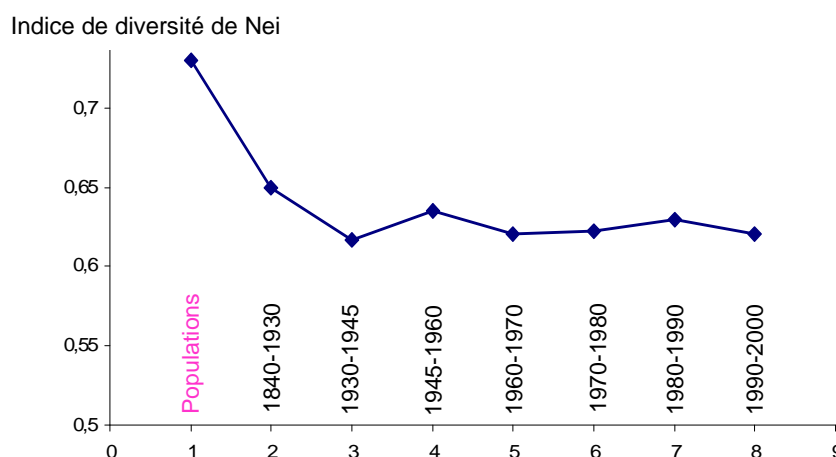
**Tableau 2.** Répartition (%) des types de variétés de blé tendre cultivées en France au cours du temps (Goffaux *et al.*, 2011)

Année	Populations de pays	Lignées « anciennes »	Lignées modernes
1912	57,2	42,8	
1950	7,9	90,1	1,9
1952	6,1	80,7	13,2
1964		5,2	94,8
1972			100

Après cette période, il y a eu plus d'investissements dans la sélection et diversification des croisements, ce qui a entraîné une augmentation, puis une stabilisation de la diversité génétique des variétés. De nouveaux allèles apparaissent régulièrement, signature de nouvelles introductions. Selon Goffaux *et al.* (2011) dans les années récentes (2000), il y aurait tendance à une diminution de variabilité due à des variétés « nationales » à grande aire de culture (mais qui durent moins longtemps).

D'autres études ne mettent pas en évidence de diminution de diversité dans les variétés commercialisées (peut être parce qu'elles intègrent plus le temps en travaillant par période). Ainsi Donini *et al.* (2000, 2005) en Grande-Bretagne n'observent pas de diminution de la diversité entre 1934 et 1995: la diversité intra-période reste assez comparable. Manifesto *et al.* (2001) arrivent aux mêmes conclusions en Argentine entre 1932 et 1995. Selon Goffaux *et al.* (2011) sur 20 études « pertinentes » 10 concluent à une stabilité et 10 concluent à une tendance à la diminution, mais aucune situation ne montre une diminution très significative sur les 50-60 dernières années, c'est-à-dire depuis le début de la sélection intensive.

<sup>5</sup> Ce qui apparaît plus nettement par l'indice de Nei corrigé pour tenir compte de la diversité intra-population.



**Figure 1.** Evolution de la diversité génétique des variétés de blé tendre, en France, de 1800 à 2000. (d'après Roussel *et al.*, 2004).

#### *Autres céréales à paille.*

Chez le blé dur Maccaferri *et al.* (2003) avec du matériel de 1915 à 1995, d'Italie, d'Espagne, de France, de Tunisie et des USA, ne montrent pas de diminution de la diversité génétique, avec même une augmentation dans les deux dernières décennies. Dans le matériel moderne, la présence de nombreux allèles rares atteste des introgressions ayant fait intervenir du matériel d'origine assez variée. De même Fu *et al.*, (2005), avec du matériel entre 1845 et 2004, au Canada, concluent à une tendance à la diminution de la diversité génétique, avec un passage d'un indice de diversité de 0,65 en 1910-1929 à 0,498 en 1990-2004 (dû à l'histoire de la sélection à partir de quelques génotypes de qualité ou de résistance). Cependant, 87 % des loci ne montrent pas de changement significatif de fréquence.

Chez l'orge Koebner *et al.* (2003) en Grande Bretagne, avec 134 variétés entre 1925 et 1995 ont obtenu des résultats analogues à ceux du blé tendre (quasi-stabilité de la diversité). Russell *et al.* (2000) en Grande Bretagne ont observé une perte de diversité en passant des populations aux variétés avec un indice de diversité qui passe de 0,597 à 0,484 ; mais ensuite, au niveau des variétés, une variation allélique importante est observée par période avec une quasi-stabilité de la diversité génétique. Le fort pourcentage d'allèles rares, 34 % parmi les lignées, témoignent des introgressions qui ont été réalisées. Une étude européenne (Gediflux) montre une stabilité de la diversité des variétés d'orge avec plus de diversité pour les variétés les plus commercialisées (Reeves *et al.* 2004).

#### **b) Espèces allogames avec développement de variétés hybrides simples**

L'exemple qui a été le plus étudié est celui du maïs.

En Allemagne, Reif *et al.* (2005) montrent que les populations ont de nombreux allèles spécifiques (non présents dans les lignées) 28 %, mais présents à faible fréquence. Dubreuil et Charcosset (1999) et Camus *et al.* (2006) ont aussi montré la perte d'allèles en passant des populations aux hybrides, avec des allèles spécifiques aux populations, mais un indice de Nei assez comparable. Dans l'étude de Reif *et al.* (2005), le nombre d'allèles par locus chez les hybrides passe de 5,9 (1951-1976) à 4,7 (1996-2001) (perte de 1,2 allèles par locus) ; cependant, il est assez stable pour les lignées dentées, alors qu'il diminue pour les lignées cornées (de 5,1 à 3,4) ce qui s'explique par l'histoire de la sélection : diversité forte du matériel denté, faible diversité du matériel corné et utilisation importante de seulement quelques géniteurs. L'indice de diversité génétique de Nei diminue régulièrement : cette diminution régulière traduit surtout le passage des hybrides doubles aux hybrides simples.

En France, des études ont été réalisées par Le Clerc *et al.* (2005) à partir de 133 variétés cultivées et 51 locus microsatellites, correspondant à quatre périodes (de 1950 jusqu'en 2001) et Le Clerc *et al.* (2006) sur 1990 lignées et avec 17 systèmes enzymatiques. Pour les études de diversité avec les microsatellites, là encore, il y a diminution du nombre d'allèles par locus (passage de 4,5 à 3,6). Cependant la diminution de

diversité (10 % environ) se fait essentiellement de 1950 à 1970, les périodes suivantes présentant des diversités comparables, ce qui confirme l'effet du passage des hybrides 3 ou 4 voies aux hybrides simples. L'indice de diversité génétique de Nei passe de 0,61 à 0,56, soit une assez faible différence mais qui est significative et qui traduit bien une tendance à la réduction de la diversité génétique. Le plus grand nombre d'allèles rares dans les variétés récentes témoignent des introductions de nouveaux matériels, mais l'indice de différenciation entre périodes est très faible voire non significatif.

Aux États-Unis, Feng *et al.* (2006) avec le matériel des établissements Pioneer (88 lignées parents d'hybrides développés de 1934 à 2004), montre aussi une diminution du nombre d'allèles (qui passe de 4,3 à 2,8 entre 1934 et 1950-55), mais une stabilité apparente depuis 1955. On retrouve donc encore l'effet du passage des hybrides trois ou quatre voies aux hybrides simples, plus précoce aux USA qu'en Europe. L'indice de diversité de Nei montre une tendance à la diminution de 0,59 en 1930 à 0,48 en 2000. Mais, il y a nombreux allèles nouveaux (29,7 %) dans les lignées récentes et pas seulement à faible fréquence, ce qui témoigne d'introductions importantes de nouveaux matériels. Cependant, 47 % des allèles restent communs aux différentes périodes. Lu *et al.* (2001) ont confirmé une diminution du nombre d'allèles chez les lignées modernes (passage de 4,9 à 3,2)

**Tableau 3.** Évolution de la diversité génétique dans le matériel maïs (parents d'hybrides) sélectionné par l'entreprise Pioneer de 1930 à 2000.

Décennie	Nombre moyen d'allèles	Diversité de Nei
1930	4,3	0,59
1940	3,7	0,57
1950	3,2	0,53
1960	4,0	0,57
1970	3,5	0,55
1980	2,9	0,50
1990	3,3	0,51
2000	2,8	0,48

Donc globalement, il y a bien une diminution de la diversité génétique en passant des populations aux hybrides, mais depuis la création d'hybrides simples, il n'y a pas diminution de la variabilité génétique des variétés à la disposition de l'agriculteur. A noter que la gestion de la variabilité génétique en groupes hétérotiques permet sans doute de mieux maintenir un niveau de diversité génétique au niveau des hybrides. Il y a cependant des risques. Ainsi, en 1999 78 % des lignées disponibles aux USA (dans les « foundation seeds ») dérivait de huit lignées. En France en 1985 85 % des hybrides étaient développés avec la lignée F2 : plusieurs hybrides commercialisés étaient en fait des demi-frères.

### c) Autres espèces

Chez le pois, espèce autogame, la diversité génétique est assez faible, mais il y a eu peu de changement en 60 ans (Le Clerc *et al.*, 2006).

Chez le tournesol, espèce allogame chez laquelle on est passé des populations aux hybrides entre lignées, Tang *et al.* (2003) montrent une perte de diversité au cours de ce passage.

Chez la pomme de terre, plante à multiplication végétative, pour laquelle ce sont des clones qui sont commercialisés, il n'a été observé aucune perte d'allèles sur 60 ans et au contraire il est apparu des allèles nouveaux (Programme européen Gediflux, Reeves *et al.*, 2004).

## Conclusions

Il y a finalement très peu de contradictions entre les études de la diversité génétique à la disposition de l'agriculteur dès que l'on considère celles portant sur une gamme assez large de matériel pour les différentes périodes considérées et avec un marquage moléculaire sur un assez grand nombre de marqueurs moléculaires. Les conclusions sont pratiquement les mêmes pour toutes les études : il y a diminution de la diversité génétique des variétés en passant des populations aux variétés à base étroite (lignées pures ou hybrides simples), mais ensuite, en moyenne, il y a maintien de la diversité au niveau des variétés à base

étroite. En fait, toutes les situations sont attendues et sont observées, de l'augmentation à la diminution en passant par la stabilité, puisqu'il s'agit d'un système de flux ouvert, avec des introductions extérieures permanentes, attestées par les allèles spécifiques des lignées modernes. Il y a des changements qualitatifs (allèles différents) mais pas quantitatifs de diversité génétique.

En passant des populations aux lignées il y a eu élimination des allèles défavorables, mais aussi sans doute perte d'allèles favorables ; le plus important est qu'il y a eu « fixation » d'allèles favorables qui aurait été perdu sans le développement de nombreuses variétés à base étroite et assez indépendantes entre elles. La sélection peut ainsi être vue comme une forme de gestion de la diversité génétique. Le maintien de la diversité génétique depuis le début de la sélection de variétés à base étroite s'explique par l'investissement important dans la sélection, la diversité des établissements de sélection qui conduisent à réaliser de nombreux croisements de départ, avec des introgressions nouvelles, montrées par les allèles rares, spécifiques. L'homogénéisation des variétés n'est pas un problème, ce qui est important, c'est qu'il y ait une distribution possible de la diversité génétique dans l'espace d'un territoire, ou dans le temps, avec des variétés les moins apparentées possible.

On peut se demander si la situation de quasi stabilité de la diversité génétique des variétés à la disposition de l'agriculteur se maintiendra. A un niveau supérieur, plus large, englobant plusieurs pays, voire au niveau de la planète, la sélection se traduira, à long terme, par une diminution de la diversité totale à la disposition du sélectionneur et donc par un risque de diminution de diversité génétique entre variétés à la disposition de l'agriculteur. Il y a cependant encore une réserve importante de variabilité génétique. La gestion des ressources génétiques est une activité importante de tout établissement de sélection. Chez une espèce comme le maïs, les études de diversité montrent que les populations peuvent en effet être à l'origine de nouveaux allèles. Les programmes actuels n'ont cependant que peu recours à ce type de matériel mais plutôt à des croisements entre matériel élite d'origines différentes tant que cela est possible... mais il y aura une limite, d'où l'importance du maintien et de l'accès aux ressources génétiques. De ce point de vue, il faut souligner l'intérêt du système européen qui permet à un sélectionneur d'utiliser les variétés d'un autre sélectionneur comme ressource génétique. Le risque de perte de diversité dans les variétés à la disposition de l'agriculteur existe aussi avec la concentration des entreprises de sélection. La diversité des établissements de sélection est une sorte garantie de diversité au niveau des variétés.

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- (1) CADOT V., LE CLERC V., 2011. – Étude de la diversité des variétés inscrites au catalogue français des espèces agricoles cultivées de 1950 à nos jours : exemples du pois et du maïs. *Le Sélectionneur Français* **61**, 15-32.
- (2) CAMUS-KULANDAIVELU L., VEYRIERAS J.B., MADUR D., COMBES V., FOURMANN M., BARRAUD S., DUBREUIL P., GOUESNARD B., MANICACCI D., CHARCOSSET A., 2006. – Maize Adaptation to Temperate Climate: Relationship Between Population Structure and Polymorphism in the Dwarf8 Gene. *Genetics* **172**, 2449-2463.
- (3) DONINI P., LAW J.R., KOEBNER R.M.D., REEVES J.C., COOKE R.J., 2000. – Temporal trends in the diversity of UK wheats. *Theor. Appl. Genet.* **100**, 912-917.
- (4) DONINI P. *et al.*, 2005. - The impact of breeding on genetic diversity and erosion in bread wheat. *Plant Genetic Resources* **3**, 391-399.
- (5) DUBREUIL P., CHARCOSSET A., 1999. – Relationships among maize inbred lines and populations from European and North American origins as estimated using RFLP markers. *Theor. Appl. Genet.*, **99**, 473-480.
- (6) FENG L., SEBASTIAN S., SMITH S., COOPER M., 2006. – Temporal trends in SSR alleles frequencies associated with long-term selection for yield of maize. *Maydica* **51**, 293-300.
- (7) FU Y.B., *et al.*, 2006. Impact of breeding on genetic diversity of the Canadian hard red spring wheat germplasm as revealed by EST-derived SSR markers. *Theor. Appl. Genet.* **112**, 1239-1247.
- (8) GALLAIS A., 2011. – Homogénéité vs hétérogénéité et performances des structures variétales en amélioration génétique des plantes. *Le Sélectionneur Français* **61**, 61-74.
- (9) GLEMIN S., BATAILLON T., 2009. – A comparative view of the evolution of grasses under domestication. *New Phytologist* **183**, 273-290.



- 
- (10) GOFFAUX R., GOLDRINGER I., BONNEUIL C., MONTALENT P., BONNIN I., 2011. – Quels indicateurs pour suivre la diversité génétique des plantes cultivées ? Le cas du blé tendre cultivé en France depuis un siècle. Rapport FRB, Série Expertise et Synthèse, 44 p.
  - (11) HUANG X.Q. *et al.*, 2007. – Did modern plant breeding lead to genetic erosion in European winter wheat varieties? *Crop Sci.* **47**, 343-349.
  - (12) KOEBNER R.M., DONINI P., REEVES J.C., COOKE R.J., LAW J.R., 2003. – Temporal flux in the morphological and molecular diversity of UK barley. *Theor. Appl. Genet.*, **106**, 550-558.
  - (13) LE BUANEC B., 2010. – Évolution de la diversité génétique des variétés commercialisées chez différentes espèces de grande culture. *Le sélectionneur Français* **61**, 7-14.
  - (14) LE CLERC V. *et al.*, 2005. – Assessing temporal changes in genetic diversity of maize hybrid varieties using microsatellite markers. *Theor. Appl. Genet.*, **110**, 294-302.
  - (15) LU H., BERNARDO R., 2001. – Molecular marker diversity among current and historical maize inbred. *Theor. Appl. Genet.*, **103**, 613-617.
  - (16) MACCAFERRI M., SANGUINETTI M.C., DONINI P., TUBEROSA R., 2003. – Microsatellite analysis reveals a progressive widening of the genetic basis in the elite durum wheat germplasm. *Theor. Appl. Genet.* **107**, 783-797.
  - (17) MALYSHEVA-Otto L. *et al.*, 2007. – Temporal trends of genetic diversity in European barley cultivars. *Mol. Breed.* **20**, 309-322.
  - (18) REEVES J.C. *et al.*, 2004. – Changes over time in the genetic diversity of four European major crops. A report from the Gediflux Framework 5 project. Proceedings of the 17<sup>th</sup> EUCARPIA general Congress, Vollmann, Grausgruber & Ruckebauer, Boku, Vienna, pp 3-7.
  - (19) REIF J.C., HAMRIT S., HECKENBERGER M., SCHIPPRACK W., MAURER H.P., BOHN M., MELCHINGER A.E., 2005. – Trends in genetic diversity among European maize cultivars and their parental components during the past 50 years. *Theor. Appl. Genet.*, **111**, 838-845.
  - (20) REIF J.C., ZHANG P., DREISIGACKER S., WARBURTON M.L., VAN GINKEL M., HOISINGTON D., BOHN M., MELCHINGER A.E., 2005. – Wheat genetic diversity trends during domestication and breeding. *Theor. Appl. Genet.* **110**, 859-864.
  - (21) ROUSSEL V., KOENIG J., BECKERT M., BALFOURIER F., 2004. – Molecular diversity in French bread wheat accessions related to temporal trends and breeding programmes. *Theor. Appl. Genet.* **108**, 920-930.
  - (22) SILHOL P., 2010. – Indicateurs de biodiversité : flux variétal, segmentation et concentration du marché pour huit espèces de grande culture de 1985 à 2007. GNIS, Economie et Statistiques.
  - (23) TANKSLEY S.D., MCCOUCH S.R., 1997. – Seed banks and molecular maps: unlocking genetic potential from the wild. *Science* **277**, 1063-1066.
  - (24) TANKSLEY S.D., 2011. – Assessment of genetic diversity and native trait discovery. Communication à l'Académie d'Agriculture de France, séance du 19/10/2011.
  - (25) Van de WOUW M., VAN HINTUM T., KIK C., VAN THUREN R., VISSER B., 2010. – Genetic diversity trends in twentieth century crop cultivar: a meta analysis. *Theor. Appl. Genet.* **120**, 1241-1252.