



HAL
open science

Rôle de la sélection dans la dynamique de la diversité des Blés cultivés : de la domestication à la sélection moderne au 20ème siècle

Isabelle Goldringer, Isabelle Bonnin, Jacques David

► To cite this version:

Isabelle Goldringer, Isabelle Bonnin, Jacques David. Rôle de la sélection dans la dynamique de la diversité des Blés cultivés : de la domestication à la sélection moderne au 20ème siècle. *Innovations Agronomiques*, 2013, 29, pp.1-15. hal-01512097

HAL Id: hal-01512097

<https://hal.science/hal-01512097>

Submitted on 21 Apr 2017

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.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0
International License

Rôle de la sélection dans la dynamique de la diversité des Blés cultivés : de la domestication à la sélection moderne au 20^{ème} siècle

Goldringer I. ¹, Bonnin I.¹, David J.²

¹ UMR de Génétique Végétale, INRA Univ. Paris Sud CNRS, Ferme du Moulon, F-91190 Gif sur Yvette

² UMR AGAP - Montpellier SupAgro - INRA – CIRAD, Montpellier SupAgro, Centre International d'Etudes Supérieures en Sciences Agronomiques, 2 place Pierre Viala, F-34060 Montpellier cedex 2

Correspondance : Isabelle.Goldringer@moulon.inra.fr

Résumé

Au cours de leur domestication et jusqu'à nos jours, les Blés ont connu des effets démographiques (échantillonnages avec effectifs limités) et des pressions de sélection qui ont façonné leur diversité génétique. Ainsi, le Blé dur a connu une triple réduction de sa diversité génétique : à la domestication, lors du passage des grains vêtus aux grains nus, lors de la sélection moderne depuis les années 50s. Le Blé tendre, lui, voit l'un de ses trois génomes (le génome D) beaucoup moins diversifié que les deux autres. Mais sans doute grâce à la complexité et la plasticité de son génome hexaploïde, il a vu son aire de culture s'étendre partout dans le monde, s'adaptant au froid ou au chaud, aux jours longs ou courts, aux stress et aux pathogènes, cette expansion se traduisant par une forte structuration agro-éco-géographique de sa diversité génétique. Mais, c'est à une échelle spatiale plus restreinte (la France par exemple, voire certaines régions) et à une échelle de temps récente (le 20^{ème} siècle) que l'on observe une réduction de la diversité génétique importante, notamment lors du remplacement des variétés de pays par les variétés modernes. L'étude de la structure de la diversité génétique des Blés, de son organisation spatio-temporelle à différentes échelles, ainsi que l'analyse des liens entre diversité observée et pratiques agricoles au sens large, sont importantes pour mieux valoriser leur diversité, mais aussi pour la préserver et permettre son renouvellement.

Mots-clés : Diversité génétique, domestication, sélection, dérive génétique, variétés de pays, diversité cultivée, indicateur de diversité, gestion dynamique, création variétale, apparentement.

Abstract: The impact of selection in the dynamics of cultivated wheat diversity: from domestication to modern breeding in the 20th century

During their domestication and until our days, wheat knew demographic effects (samplings with limited size) and selective pressures which shaped their genetic diversity. So, the Durum wheat knew a triple reduction of its genetic diversity: in the domestication, during the passage of skulled grains to naked grains, during the modern breeding since the 50s. Bread wheat, sees one of its three genomes (the D genome) much less diversified than the two others. But doubtless thanks to the complexity and the plasticity of its hexaploid genome, it saw its area of culture extending all around the world, adapting to the cold or to the warmth, in the long or short days, to stresses and to pathogens, this expansion leading to a strong agro-éco-geographic structure of genetic diversity. But, looking at a more limited spatial scale (such as France, or French regions) and in a recent timescale (the 20th century) allowed us to observe an important reduction of genetic diversity, in particular during the replacement of the landraces by the modern varieties. The study of the structure of the genetic diversity of wheat, its spatiotemporal organization at various scales, as well as analysing links between observed diversity and agricultural practices in the broad sense, are important for valuing better wheat diversity, but also for preserving it and allowing its renewal.

Keywords: Genetic diversity, domestication, selection, genetic drift, landraces, cultivated diversity, diversity index, dynamic management, plant breeding, relatedness.

Introduction

Depuis le néolithique et les premières domestications, l'homme a transformé un certain nombre d'espèces végétales en même temps que les milieux dans lesquels il les cultive. Les modifications progressives, volontaires ou non, de ces espèces les ont rendues plus adaptées aux besoins des humains et ont permis le développement et l'expansion de sociétés humaines s'appuyant sur l'agriculture et/ou l'élevage. La pratique de l'agriculture est d'ailleurs souvent mise en avant pour expliquer la domination progressive de certaines sociétés humaines sur d'autres (Diamond, 2000). La domestication, puis l'adaptation et la sélection pour de nouveaux milieux, usages et pratiques agricoles diversifiées ont continûment utilisé et façonné la diversité génétique des espèces cultivées. Aujourd'hui comme hier, la diversité disponible au sein d'une espèce cultivée constitue une ressource essentielle pour son amélioration à de nouvelles contraintes, biotiques comme l'émergence de nouvelles maladies ou abiotiques comme l'apparition de nouvelles conditions environnementales, inédites le plus souvent. Mieux connaître l'organisation de la diversité génétique et comprendre sa dynamique en réponse aux pressions évolutives subies au cours de son histoire sont des enjeux majeurs pour pouvoir la préserver, la mobiliser et la mettre à la disposition de tous les utilisateurs.

Dans cet article, nous présentons un aperçu de l'état des connaissances sur l'histoire de la sélection des blés depuis la domestication jusqu'à l'amélioration variétale récente, puis nous montrons l'impact sur la diversité génétique de l'espèce, de certains événements majeurs de cette histoire (e.g., domestication) sur une échelle de temps longue (centaines ou milliers d'années), et enfin nous analysons plus finement l'effet, sur la diversité, des pratiques et de l'organisation de la sélection et du monde agricole à une échelle beaucoup plus courte pendant le 20^{ème} siècle.

1. Diversification et évolution des blés depuis la domestication

1.1. De la domestication à la sélection moderne

Beaucoup d'auteurs, dont Darwin pour citer le plus célèbre, se sont préoccupés de découvrir les ancêtres sauvages des plantes ou des animaux domestiques. Les modifications observées lui ont beaucoup servi à étayer sa théorie du rôle de la sélection naturelle (ou artificielle) dans l'évolution. Identifier ces ancêtres est en effet nécessaire pour partir d'un point de référence et établir un tableau dynamique de l'évolution de la diversité génétique au cours des millénaires, d'en juger la constance ou d'en identifier des phases particulières.

Pour le blé, l'identification du point de départ de la domestication n'a été éclaircie que relativement récemment. La première reconnaissance d'une forme sauvage remonte à 1873 par Friedrich August Körnicke, un agro-botaniste allemand, dans un herbier du Museum de Vienne qui l'identifie dans des spécimens d'orge sauvage collecté au Mont Hermon en Israël. Ce n'est qu'en 1906 qu'Aaron Aaronsohn en trouve des échantillons vivants dans un vignoble en Galilée (Özkhan *et al.*, 2011). C'est le départ de prospections et d'études approfondies qui connaissent un fort regain ces dernières années. Cette espèce, appelée *Triticum turgidum dicoccoides*, montre une telle variation morphologique et d'adaptation à diverses conditions qu'Aaronsohn prédit déjà son utilisation pour la création de nouvelles variétés. L'**amidonnier sauvage**, nom vernaculaire de *dicoccoides* a en fait une aire de répartition couvrant l'ensemble du croissant fertile, depuis Israël jusqu'en Iran. Il montre des caractéristiques d'adaptation à la vie sauvage : ses graines se dispersent spontanément car l'épi se désarticule, elles sont petites, enchâssées dans des enveloppes très dures, dormantes et la croissance des épis d'une plante n'est pas synchrone. Ces caractères s'opposent à ceux que l'on connaît sur les formes cultivées actuelles. Les archéologues peuvent alors identifier les sites dans lesquels, au Néolithique, une transition entre formes cultivées et sauvages s'effectue et en proposer une datation. Leurs conclusions sont claires : du blé a été d'abord cultivé sous une forme sauvage, les grains ont rapidement augmenté en taille (en quelques siècles) puis les formes à épi non cassant se sont installées progressivement, en un ou deux millénaires (Tanno et Wilcox, 2006). Cette information importante souligne que la

domestication n'a pas toujours procédé d'un processus conscient de sélection, ce qui aurait assuré une transition sans doute plus rapide. Des sites en Israël (les plus anciens) et en Turquie montrent une agriculture pré-domestique intense, contemporaine de changements importants dans les représentations symboliques chez nos ancêtres. C'est la révolution des symboles, premières traces d'une prise de conscience humaine sur sa capacité à faire évoluer son environnement (Cauvin, 1994). La première forme cultivée issue de cet **amidonnier sauvage** prend le nom de *Triticum turgidum dicoccum* ou **amidonnier**. Elle est considérée comme une sous-espèce mais devrait être vue comme appartenant à la même espèce que *dicoccoides* dont elle n'est en fait qu'une forme légèrement modifiée d'un point de vue évolutif, les croisements avec *dicoccoides* étant parfaitement fertiles.

D'un point de vue botanique, la situation est compliquée par le fait qu'il existe plusieurs espèces de blés domestiques. En effet, grâce aux travaux des cytogénéticiens, au début du 20^{ème} siècle, une première classification a pu être établie sur la base du nombre de chromosomes. Il existe des blés (cultivés ou sauvages) à 14 chromosomes à l'instar de l'orge ou le seigle, des blés à 28 chromosomes et des blés à 42 chromosomes. Les premiers sont des blés diploïdes, il en existe une forme cultivée appelée **engrain** (*T. monococcum*) ou petit épeautre. Il a été domestiqué dans la même région que l'**amidonnier** (Salamini *et al.*, 2002). Celui-ci est tétraploïde (28 chromosomes) car il additionne deux génomes (A et B), son génome A étant proche mais pas identique à celui de *T. monococcum*, son génome B étant proche de celui d'une espèce sauvage actuelle, *Aegilops speltoides*. Beaucoup d'autres formes tétraploïdes, très proches sont définies comme des sous-espèces de *T. turgidum* : le plus connu est le **blé dur, forme moderne de l'espèce**, qui sert à la fabrication des pâtes et de la semoule (*T. turgidum durum*) et d'autres moins connues (*T. t. carthlicum*, *T. t. polonicum*, *T. t. turgidum* ou **blé poulard**) (Figure 1).



Figure 1 : Quelques formes taxonomiques de blés tétraploïdes de l'espèce *Triticum turgidum* L. A : forme sauvage, *dicoccoides* ; B : forme domestique à grain vêtu, *dicoccum* ; C : *carthlicum* ; D : *polonicum* ; E : la forme moderne la plus cultivée, *durum*. (Cradits J. David)

Ces autres formes se différencient essentiellement de l'**amidonnier** en ce qu'elles libèrent facilement leurs grains au battage. Elles apparaissent donc comme une forme évoluée de l'**amidonnier**, apparues il y a environ 7 à 8000 ans dans la région du Croissant fertile (Özkan *et al.*, 2011). Enfin, pour les blés à 42 chromosomes, hexaploïdes, il n'existe pas de forme sauvage connue, il s'agit majoritairement du **blé tendre**, *T. aestivum*. Il compte 3 génomes : les génomes A et B sont identiques à ceux des blés tétraploïdes mais le dernier, le génome D, provient d'*Aegilops tauschii* (2X). Ce blé est en fait très récent. Il est issu de quelques événements d'hybridation spontanée, sur les bords de la Mer caspienne en Iran entre la forme domestique tétraploïde (*dicoccum*) et la forme sauvage (*tauschii*) (Wang *et al.*, 2013). Ce génome D confère au blé tendre une résistance accrue au froid et à des environnements extrêmes non supportés par la forme tétraploïde. Le blé tendre a donc par la suite connu un succès évolutif bien supérieur au blé dur et s'est étendu rapidement au niveau mondial sur de larges surfaces.

Après la domestication, les formes cultivées de différentes espèces, associées à un cheptel d'animaux et un éventail de pratiques agricoles efficaces ont accompagné les peuples humains dans leur diffusion dans l'espace européen, au sud par la Méditerranée et au Nord par les Balkans et la vallée du Danube, vers l'Asie et le Caucase et vers l'Afrique le long du Nil jusqu'en Ethiopie. Durant des millénaires, les paysans vont cultiver les blés en les façonnant à leurs usages, leurs pratiques. Ils créent ainsi des **variétés de pays ou variétés locales** qu'ils échangent de proche en proche ou à l'occasion de grandes migrations. Par exemple les premiers **blés durs** américains ont été apportés par les premiers migrants issus d'Europe de l'Est.

Cette situation perdure dans différents endroits du monde mais elle a été remplacée par la création de variétés modernes issues de schéma de sélection innovant proposé à la fin du 19^{ème} siècle par Vilmorin. En triant puis hybridant les meilleurs individus tirés des **variétés de pays**, les sélectionneurs créent des variétés plus performantes, homogènes génétiquement, que les agriculteurs adoptent rapidement lorsqu'elles sont disponibles et adaptées à leur pratiques et à leur terroir, abandonnant leurs anciennes variétés qui au mieux seront sauvées en prenant le statut de ressources génétiques dans les collections ou au pire disparaîtront. Les **variétés paysannes** subsistent dans de nombreux endroits du monde, dans les agricultures vivrières. **Il en résulte aujourd'hui une structuration de la diversité génétique.** Sur le **blé tendre**, des groupes géographiques qui se retrouvent plus ou moins d'une étude à l'autre peuvent être identifiés grâce aux marqueurs génétiques : Europe de l'Ouest, Europe du Sud-Est, Méditerranée, Afrique et Amérique du Sud, un groupe asiatique et un petit groupe Népalais (Rousset *et al.*, 2011). (Figure 2).

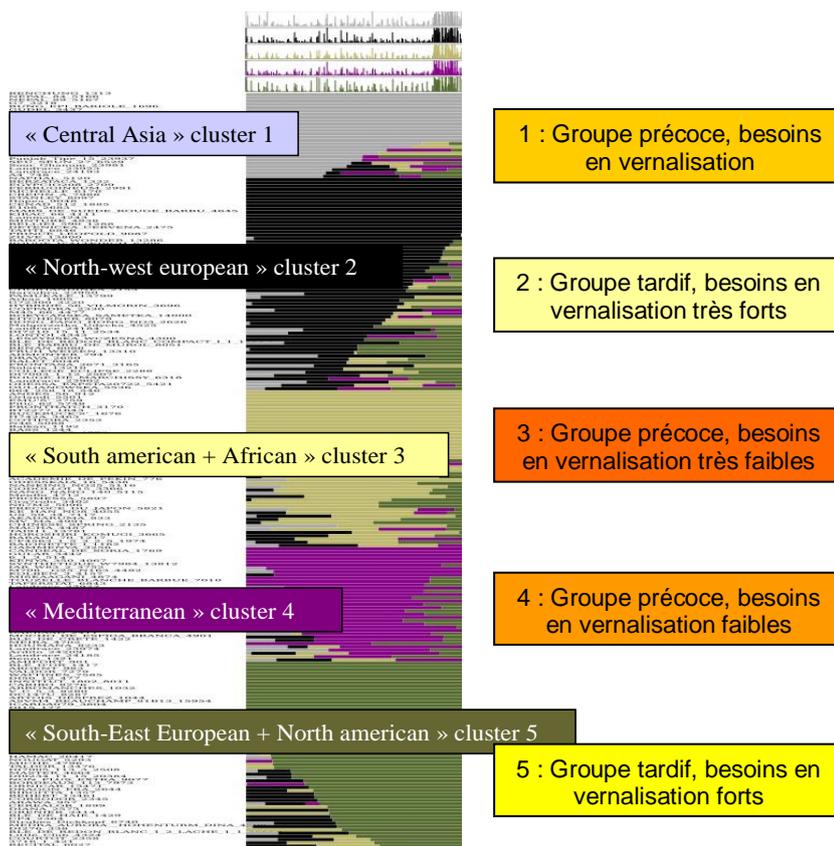


Figure 2 : Structure génétique d'une core collection de 235 accessions de Blé tendre (5 clusters) à partir du génotypage à 82 marqueurs microsatellite polymorphes et caractéristiques phénologiques moyennes des groupes) (adapté de Suppl Figure 1, Rousset *et al.*, 2011).

Le matériel sélectionné, lui, montre une structure temporelle : des variétés paysannes jusqu'en 1919, des variétés anciennes de 1920 à 1960 et les variétés modernes (de 1960 à 2006) (Hovarth *et al.*,

2009). Pour les *T. turgidum*, deux groupes de *dicoccum* apparaissent différenciés, dont un est proche des blés à grains nus qui forment un groupe relativement indifférencié à part *T. carthlicum* qui apparaît spécifique. Un dernier groupe apparaît, spécifiquement **blé dur**, constitué de variétés créées après les années 1950 (Figure 1).

1.2. Effet de la domestication et de la sélection sur la diversité génétique globale

Ce cadre étant posé, nous pouvons faire un bilan de l'évolution de la diversité au cours de l'histoire complexe de ces blés. En étudiant avec des outils moléculaires plus ou moins sophistiqués (bandes aflp (Luo *et al.*, 2007), marqueurs microsatellites (Thuillet *et al.*, 2005) séquences de gènes (Haudry *et al.*, 2007) ou SNPs (Cavanagh *et al.*, 2013)) un échantillon représentatif des différentes étapes ; les résultats permettent de dresser un tableau assez précis. Tout d'abord, la domestication initiale marque de son empreinte la diversité, mesurée sur des gènes tirés au hasard, par une diminution nette. Ce phénomène, connu sous le nom de dérive génétique, vient du fait que l'ensemble de l'espèce sauvage n'a pas participé à la création du pool domestique, seules quelques populations sont majoritairement impliquées. Il s'agit d'un **effet démographique d'échantillonnage**, qui se répète durant un certain nombre de générations accentuant ainsi l'isolement reproductif et la différenciation entre la forme sauvage et la forme cultivée. **Chez les blés tétraploïdes, la transition *diccoides* – *dicoccum* est responsable d'une perte de diversité de l'ordre 50% à 60%** (Haudry *et al.*, 2007) (Figure 3). Elle reste mesurée et correspond bien à l'idée d'un processus assez long avec une dérive relativement modérée.

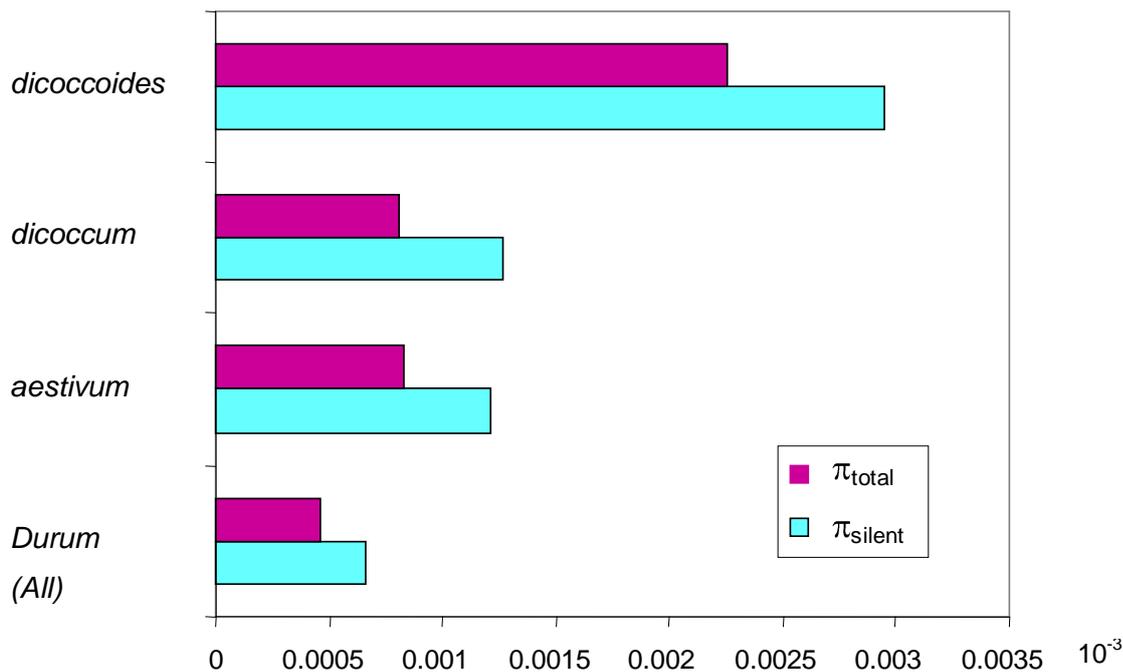


Figure 3 : Evolution de la diversité nucléotidique au cours de l'histoire des blés durs et tendres (génomomes A et B). La diversité nucléotidique est estimée à partir du séquençage de 20 gènes sur une collection représentative des différentes formes de blés cultivés ou sauvages. π_{silent} : diversité nucléotidique synonyme (silente) (calculée sur les polymorphismes qui ne changent pas la protéine) et π_{totale} : totale (synonyme et non synonyme).

diccoides : *Triticum turgidum diccoides*, forme sauvage tétraploïde, ***dicoccum*** : *T. t. dicoccum*, forme primitive tétraploïde, encore cultivée de manière relictuelle, ***aestivum*** : *T. aestivum*, blé tendre, forme cultivée actuelle pour la production de farine, ***durum*** : *T. t. durum*, blés tétraploïdes à grains nus, forme actuellement cultivée pour la production de pâtes, de couscous,... (Adapté de Haudry *et al.*, 2007)

La transition entre les blés ancestraux à grains vêtus (*dicoccum*) aux grains nus est responsable de manière nette d'une seconde perte de diversité assez marquée. **Le blé dur est le blé tétraploïde le plus impacté par cette nouvelle perte (de nouveau 30 à 50%). Pour le blé tendre, la situation est moins dramatique mais très contrastée suivant ses génomes.** La diversité de ses génomes A et B est à peu près équivalente à celle des génomes A et B de son ancêtre domestique tétraploïde *dicoccum* (Figure 1). Par contre, la diversité de son génome D apparaît assez faible. Sur le gène de la *Gss* (granule-bound starch synthase), la diversité génétique du génome D du **blé tendre** est 30 fois plus faible que celle de *tauschii* (Caldwell *et al.*, 2004). Cette situation paradoxale s'explique par une fondation de l'espèce via un faible nombre d'hybridations interspécifiques avec *Ae. tauschii*. Des flux de gènes réguliers avec les formes 4X ont rétabli le polymorphisme des génomes A et B tout le temps que dura leur co-culture dans les mêmes parcelles. Récemment, Wang *et al.* (2013) ont suggéré que des flux avec *tauschii* ont été même été possibles dans les situations de co-culture avec le blé dur (cas des blés européens) et impossibles lorsque le blé tendre était seul en présence de *tauschii* (blé asiatique et chinois). En effet, si le croisement *dicoccum* x *tauschii* donne des graines viables naturellement, le croisement *aestivum* x *tauschii* demande le recours au sauvetage d'embryon. Cette hypothèse illustre l'importance des flux géniques entre espèces (2X vers 4X puis vers 6X). Par ailleurs, des flux avec les compartiments sauvages des ancêtres *dicoccoides* ont aussi été rapportés (Luo *et al.*, 2007).

Après la période d'expansion démographique et géographique, le niveau de diversité reste stable et perdure jusqu'à la disparition des **variétés paysannes**. **La transition vers les variétés modernes chez le blé dur se traduit par une nouvelle réduction de la diversité et elle est encore à l'œuvre dans les décennies récentes** (Figure 4, données non publiées M.H. Muller, INRA).

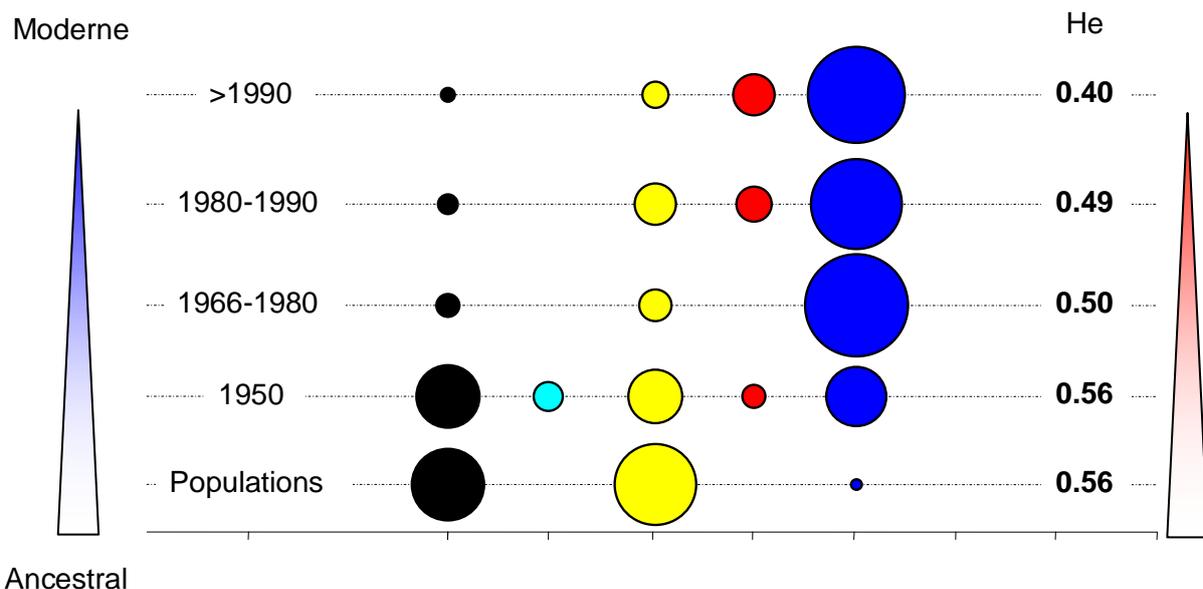


Figure 4 : Structuration et niveau de diversité génétique des variétés française de blé dur en fonction de leur année d'inscription. La taille des bulles est relative à la proportion de lignées de chaque époque dans chacun des groupes obtenus par classification multivariée (méthode DAPC, Jombart *et al.* 2010). La valeur de l'hétérozygotie de Nei est donnée sur la droite (He). Cette étude porte sur 252 variétés de blé dur, populations ou inscrites au catalogue français. L'étude porte sur 14 locus microsatellites. Avec l'aimable autorisation de Marie-Hélène Muller, INRA-UMR AGAP à Montpellier, travail non encore publié.

Chez le **blé tendre**, sur un panel de 480 blés tendres provenant de 15 pays européens et inscrites entre les années 1840 et 2000, Roussel *et al.* (2005) montrent que jusqu'en 1960 la diversité (mesurée avec des marqueurs « neutres ») est restée stable puis s'est mise à décliner. Leurs différences reflètent principalement leurs origines géographiques, avec des **blés tendres** originaires de l'Europe de l'Ouest,

relativement homogènes et moins variables que les blés des Balkans et d'Europe de l'Est ou des blés méditerranéens. Là encore, les blés asiatiques apparaissent très différents des blés européens. **Pris sur l'ensemble de la diversité présente dans les variétés mondiales de blé tendre (sans tenir compte de leur régionalisation), la perte globale mesurée avec des marqueurs SNP apparaît assez faible avec une diminution d'effectif reproducteur efficace (N_e) relativement modeste (6%)** (Cavanagh *et al.*, 2013). Les auteurs notent toutefois que l'échantillon de 134 variétés de pays capture près de 99% de la diversité des 2860 cultivars étudiés.

1.3. Impact de la sélection localement dans le génome : balayages sélectifs

Hormis les effets démographiques dus aux goulots d'étranglement, la domestication se caractérise aussi par une sélection de gènes particuliers qui ont permis la transition des phénotypes sauvages aux phénotypes domestiques. L'effet de cette sélection a réduit le polymorphisme de ces gènes de manière plus drastique encore que la perte générale subie par le génome « neutre ». De plus, les locus situés à proximité des gènes sélectionnés sont entraînés et l'accentuation de la perte de diversité chromosomique locale, appelée balayage sélectif est une signature de cette sélection. Lorsque cette transition est rapide en raison d'une forte sélection, probablement consciente, la zone chromosomique impliquée est large, la recombinaison n'ayant pas le temps de redistribuer localement les polymorphismes des locus adjacents. C'est probablement le facteur qui explique la **réduction importante de diversité entre l'amidonnier et le blé dur aux alentours du gène *tg2* lié à la dureté des glumes** (Thuillet *et al.*, 2005). Elle peut s'interpréter comme une signature de la transition des grains vêtus de *dicoccum* aux grains nus de *durum* et autres formes proches. En explorant le génome avec une forte densité de marqueurs, ces signatures peuvent être recherchées sans avoir d'*a priori* sur la fonction des gènes et de manière exhaustive sur le génome. La diffusion de l'espèce domestique dans un espace éco-géographique a conduit à la mise en place d'adaptation locale dont la signature peut également être recherchée (Hovarth *et al.*, 2009). Notamment, des modifications importantes des besoins en vernalisation et de la sensibilité à la photopériode ont pris place ainsi qu'une adaptation à la limitation de pluviométrie, aux faibles températures, aux sols salins ou toxiques. Enfin, le développement des **variétés modernes** (à partir de la Révolution verte) a nécessité d'importantes modifications de l'architecture des plantes, notamment une forte réduction de leur taille. Cavanagh *et al.* (2013) ont utilisé 9000 polymorphismes SNP pour décrire la diversité de 2 994 accessions de **blé tendre** incluant des **variétés de pays** et des **cultivars modernes** représentatifs de la diversité mondiale. **Des goulots d'étranglements accompagnent la création des groupes géographiques et temporels mentionnés auparavant et des balayages sélectifs ont été trouvés pour des gènes responsables de la variation de la date de floraison notamment.** La plupart du temps, il semble que les allèles favorables aient existé en faible fréquence dans les populations avant que la sélection ne démarre sans avoir eu recours à de nouveaux mutants. Le patron révélé peut aussi s'expliquer s'il y a eu des variations temporelles dans le sens et l'intensité de la sélection.

Enfin, il est important de comprendre que si une part de la diversité génétique est héritée de l'ancêtre sauvage, puis éventuellement perdue au cours des différentes étapes, elle a été aussi renouvelée **dans le système dynamique des variétés de pays grâce à la mutation qui a accumulé des variants dans une multitude de petites populations réparties sur un très grand espace «éco-géographique» que la sélection a pu ensuite exploiter.** En comptant un million de plantes à l'hectare, la taille efficace de mutation pour l'espèce est de plusieurs centaines de milliards d'individus chaque année. Evidemment, la plupart de ces mutations disparaissent immédiatement par dérive après leur apparition selon les lois de la génétique des populations. Toutefois, si certaines d'entre elles sont bénéfiques, elles peuvent avoir une chance d'être recrutées par la sélection. **Un bel exemple de variation post-domestication est fourni par la détection de nouveaux allèles de résistance au mildiou (*Blumeria graminis* f.sp. *tritici*) au locus *Pm3*** (Yahiaoui *et al.*, 2006). Ces allèles ne sont trouvés que dans les formes domestiques et ont permis une adaptation continue et dynamique des **variétés paysannes** au cours des millénaires. Dans un système de sélection moderne, basé sur la

diffusion de variétés performantes mais homogènes sur un large territoire, l'effectif de mutations est beaucoup plus réduit : les plantes cultivées par les agriculteurs n'ont pas d'avenir évolutif, seules les plantes cultivées dans les pépinières des sélectionneurs contribuent génétiquement à la génération d'après, elles sont les seules à pouvoir transmettre de nouvelles mutations. Ce dernier point est très mal connu et peu étudié. C'est un nouveau front de recherche.

Ainsi, on peut considérer que le blé dur moderne pourrait mettre à profit une large variabilité génétique disponible dans l'ensemble de l'espèce. De nombreuses études montrent **l'intérêt de la diversité chez *dicoccoïdes*, *dicoccum* ou les variétés de pays pour y trouver des gènes de résistances à de nombreuses maladies et virus, à certains insectes, différents profils de protéines de réserve ou des aptitudes à affronter des milieux difficiles (salinité, chaleur ou sécheresse)**. La difficulté est d'amener ces ressources dans un matériel d'un niveau agronomique suffisant. Le besoin d'une pré-sélection (**pre-breeding**) devient une préoccupation majeure et devra faire l'objet de travaux spécifiques, tant théoriques qu'empiriques et mobiliser une collaboration internationale. Pour le blé tendre, la situation est moins critique, sauf pour le génome D qui a vraiment un déficit de variation mais elle relève des mêmes recommandations. Le succès des blés synthétiques¹, créés par le CIMMYT² ou l'INRA, consistant à recréer *de novo* de nouveaux blés tendres sur une large base d'accessions de *tauschii* démontre l'intérêt de ré-injecter de la diversité à partir du compartiment sauvage.

2. Evolution de la diversité du Blé tendre dans les territoires Français au 20^{ème} siècle

En plus de rechercher et d'analyser dans les génomes des Blés, les signatures des événements de leur histoire, tels que sélection, migrations, goulots d'étranglement, etc, il est important et complémentaire d'étudier la **diversité génétique réellement cultivée dans les champs** et soumise aux diverses pressions environnementales et aux pratiques agronomiques. En effet, celle-ci constitue non seulement un moyen de s'adapter à des contraintes du milieu localement différentes, mais la diversité cultivée a aussi un rôle dans la production de services écosystémiques, tels que la régulation des pathogènes, la fertilité des sols et la conservation de la biodiversité sauvage associée aux cultures (Hajar *et al.*, 2088 ; Tooker et Franck, 2012 ; Chateil *et al.*, 2013).

2.1. Quels indicateurs pour mesurer la biodiversité cultivée ?

Plusieurs instances internationales ont poussé à la réalisation de diagnostics de la biodiversité cultivée territoriale. Le bilan mondial de l'état des ressources génétiques pour l'agriculture et l'alimentation de l'Organisation des Nations Unies pour l'agriculture et l'alimentation (FAO) le recommande, tout comme l'OCDE ou la Convention sur la diversité Biologique (CDB). Toutes pointent aussi la difficulté de la mesure. Un rapport du secrétariat exécutif de la CDB estime que « *la perte de diversité génétique est certainement liée à la disparition de variétés adaptées localement, mais [qu']il est difficile de quantifier cet effet* ». Un des programmes de la Stratégie européenne pour la biodiversité (SEBI, 2010) prône les mêmes objectifs et produit des indicateurs, mais n'a pas abouti à un indicateur de suivi de la biodiversité cultivée. L'OCDE a produit deux indicateurs de diversité cultivée ayant trait à la commercialisation des variétés. La Stratégie Nationale pour la Biodiversité (SNB, 2007) propose quant à elle le nombre de variétés cultivées commerciales inscrites au Catalogue des Obtentions Végétales

tout en en soulignant les limites: il ne permet pas le suivi des variétés traditionnelles et l'importance relative des variétés utilisées, ne retrace pas la tendance à l'homogénéisation et ne prend en compte

¹ Blés hexaploïdes issus de croisements artificiels entre blés tetraploïdes (*T. turgidum*) et *Aegilops tauschii*, au génome composite de même type que celui des blés tendres (AABBDD).

² International Maize and Wheat Improvement Center

que les variétés commercialisables au sens de la réglementation. **Actuellement, la SNB ne propose toujours pas d'indicateur plus satisfaisant pour suivre la diversité génétique cultivée.**

Dans ce contexte, la FRB a produit une revue des indicateurs permettant le suivi de la diversité des plantes cultivées disponibles dans la littérature scientifique (Goffaux *et al.*, 2011). Sur les sept retenus par l'étude, seul l'**indicateur Ht*** développé en collaboration entre l'INRA, le CNRS et la FRB (Bonneuil *et al.*, 2012), reprend bien les préconisations de la CDB en intégrant à la fois le nombre et la répartition des variétés sur les surfaces agricoles et leurs différences génétiques. La diversité génétique intra-variétale est également prise en compte afin d'intégrer la plus grande diversité des variétés génétiquement hétérogènes telles que les variétés de pays qui étaient cultivées dans la première moitié du 20^{ème} siècle. Dans cette étude, nous avons comparé les tendances au niveau national révélées par (i) l'indicateur intégratif Ht* à celles retracées par (ii) le nombre de variétés cultivées dans les territoires et (iii) la diversité génétique de Nei (quantifie les différences génétiques entre variétés de ces variétés) (Nei, 1987), puis nous avons analysé plus finement les dynamiques régionales détectées par l'indicateur Ht*.

2.2. Méthodologie de construction d'un indicateur pour mesurer la diversité génétique dans les paysages

Pour estimer l'**indicateur composite Ht*** nous avons quantifié la proportion des différentes variétés dans les surfaces cultivées en blé dans les départements français au cours du temps. Les données de répartition (de surfaces) en blé ont été collectées dans les archives départementales, les monographies et les bulletins du ministère de l'Agriculture (coll. C. Bonneuil, CNRS). Les variétés identifiées ont été génotypées à l'aide de 35 locus microsatellites. Les données pour 816 variétés ont été mises à notre disposition par F Balfourier (Roussel *et al.*, 2004, 2005), tandis que les données de 288 autres ont été obtenues dans cette étude. Ces informations permettent d'estimer un indice de diversité proche de l'indice de Nei dans lequel les fréquences des allèles dans l'échantillon des variétés ont été remplacées par leurs fréquences dans le territoire. La diversité intra-variétale des variétés hétérogènes ne pouvant être estimée à partir de ce génotypage (les échantillons conservés n'étant généralement pas représentatifs de cette diversité), nous avons utilisé la littérature scientifique pour évaluer la part moyenne de diversité intra-variétale de trois grands types de variétés de Blé.

En effet, l'histoire de la sélection du blé permet d'identifier **trois catégories de variétés avec un niveau de diversité intra-variétal décroissant : les variétés de pays, les variétés anciennes et les variétés pures modernes** (Bonneuil *et al.*, 2012). Jusqu'au début du 20^{ème} siècle, les agriculteurs sélectionnaient eux-mêmes des **variétés de pays**, qui étaient alors génétiquement hétérogènes. En 1884, apparaît la première variété de Blé (Dattel) créée à partir d'un croisement et de sélection généalogique. Les variétés plus homogènes développées de cette façon par les sélectionneurs professionnels seront dénommées « **variétés anciennes** ». Après la Seconde Guerre mondiale, la mise en place de la réglementation sur le commerce des semences, du catalogue et des critères DHS (Distinction, Homogénéité, Stabilité) a abouti à des variétés quasiment homogènes génétiquement ou « **variétés pures modernes** ».

Ces informations ont été rassemblées dans une base de données dédiée (coll. P. Montalent, INRA UMR-GV Le Moulon) qui permet le calcul automatique de l'indice de Nei et de Ht* pour chaque année et chaque département. **La base inclut 80 départements, 64 dates échelonnées de 1912 (1878 pour un département) à 2006 et 1314 variétés génotypées.** Les principales zones de culture du blé sont couvertes à partir de 1912. Pour chaque point 'département - année', Ht* n'est calculé que si les variétés génotypées couvrent au moins 70% de la surface en blé (voir Goffaux *et al.*, 2011 ; Bonneuil *et al.*, 2012). Concernant les données génétiques, les fréquences alléliques de chaque locus doivent être comprises entre 0.05 et 0.95, et au moins 10 locus sont exigés pour estimer Ht* et l'indice de Nei.

2.3. Tendances observées au cours du 20^{ème} siècle au niveau national

La Figure 5 permet de comparer l'évolution de Ht^* à celle de deux indicateurs moins intégratifs mais néanmoins fréquemment utilisés : le nombre de variétés et l'indice de Nei. **Alors que le nombre de variétés cultivées sur le territoire et dans les départements augmente sur la période 1912-2006, les différences génétiques entre les variétés sont globalement stables et Ht^* tend à diminuer.**

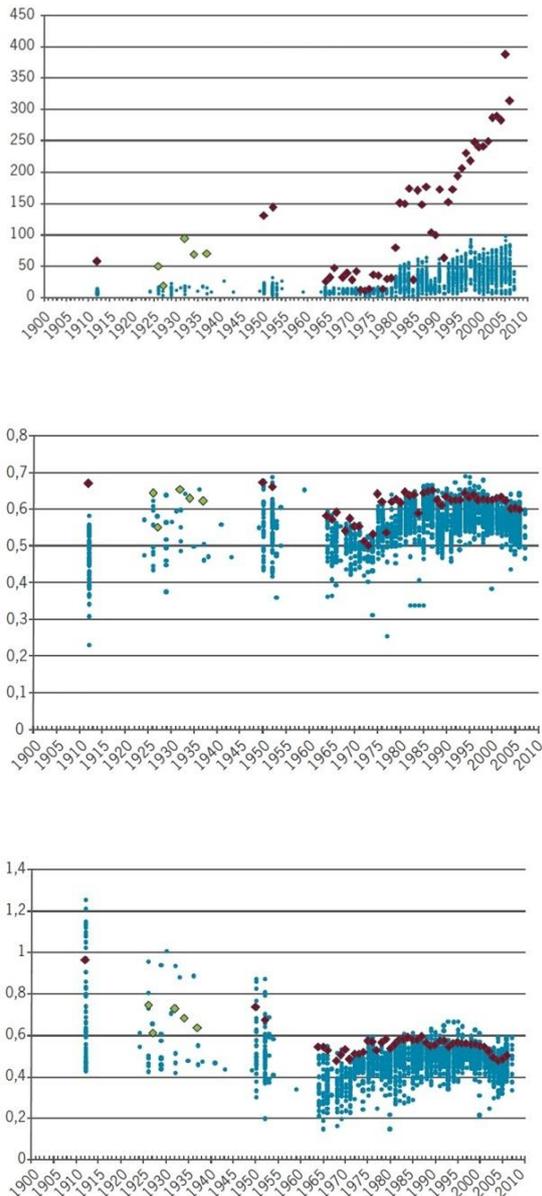


Figure 5 : Evolution au cours du 20^{ème} siècle du nombre de variétés de Blé cultivées répertoriées dans 80 départements Français et au niveau national (a), de l'indice de diversité de Nei (b) et de l'indicateur composite Ht^* (c) pour ces variétés. L'indicateur Ht^* prend en compte le nombre de variétés et leur répartition dans un territoire, leurs ressemblance génétique et la diversité intra-variétale (adapté de Goffauxet *al.*, 2011).

De façon plus détaillée, les tendances révélées par Ht^* correspondent à trois grandes périodes :

(i) **De 1912 aux années 70s, la diversité diminue drastiquement** traduisant le remplacement des variétés de pays et anciennes par les lignées modernes homogènes génétiquement, une plus grande similarité génétique entre variétés telle que l'illustre l'indice de Nei, et la dominance dans le paysage de

quelques variétés majoritaires. Sur cette période, les diversités départementales restent toutefois assez différentes répondant à des spécificités régionales.

(ii) **Après les années 70s, Ht* augmente légèrement, de même que le nombre de variétés et l'indice de Nei** ; de nombreuses variétés sont développées à partir de ressources génétiques plus variées renouvelant ainsi sensiblement le pool génétique utilisé en sélection.

(iii) **Dès la fin des années 80s, Ht* stagne puis amorce une décroissance dans les années 2000.** Les départements présentent des valeurs de Ht* de plus en plus proches de la valeur nationale. On assiste donc à une homogénéisation génétique des départements qui peut s'expliquer par des tendances complexes. En effet, comme on le voit sur l'évolution des fréquences cumulées des 5 premières variétés cultivées au niveau national entre 1976 et 2006 (Figure 6), les variétés les plus cultivées sont moins prépondérantes que par le passé (encore 40 à 50% pour les fréquences cumulées des 5 premières variétés tout de même). Cependant, alors que le nombre de variétés cultivées augmente et les fréquences cumulées des 5 premières variétés diminuent sensiblement, les indices de Nei calculés sur les 5 ou 10 premières variétés, eux, diminuent (Tableau 1) : **les variétés les plus fréquentes deviennent plus apparentées génétiquement.**

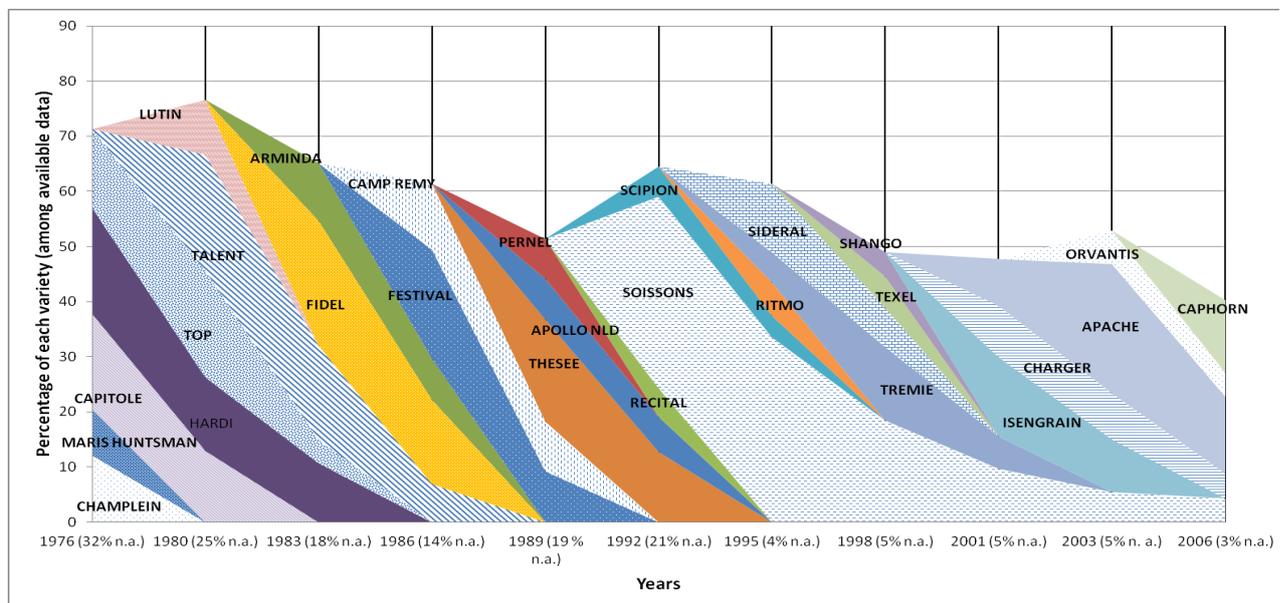


Figure 6 : Pourcentage des surfaces occupées par les cinq variétés les plus cultivées à l'échelle nationale pour la période de 1976 à 2006.

Tableau 1. Indice de diversité de Nei estimé, pour 11 dates durant la période 1976-2006, soit sur les cinq variétés les plus fréquentes (a) soit sur les 10 variétés les plus fréquentes (b) dans les territoires Français.

Années	1976	1980	1983	1986	1989	1992	1995	1998	2001	2003	2006
(a)	0.483	0.470	0.470	0.488	0.422	0.491	0.505	0.473	0.449	0.414	0.418
(b)	0.516	0.514	0.546	0.567	0.522	0.536	0.533	0.481	0.518	0.486	0.434

Ces résultats doivent être nuancés du fait que les données anciennes sont plus rares que les données récentes, ce qui implique que les valeurs des indicateurs sont sous-estimées dans le début du 20ème siècle : la chute de Ht* serait donc potentiellement plus marquée si les données étaient aussi abondantes.

2.4. Focus sur un département phare de production de blé : l'Eure-et-Loir

Cette évolution de Ht^* peut être illustrée au niveau d'un département céréalier, l'Eure-et-Loir (Figure 7). Dans ce département, 46 années ont été étudiées (on a pu remonter jusqu'en 1878). On voit que Ht^* chute entre 1878 et 1950 en raison de la perte de la diversité intra variétale (remplacement des variétés de pays). En 1964, suite à la réorganisation de la sélection après la deuxième guerre mondiale (CTPS dans les années 50), une variété moderne est prépondérante dans le département (Capelle Desprez à 80%). Entre 1966 et 1978, la part de la variété majoritaire diminue sensiblement et certains géniteurs plus éloignés sont introduits dans les schémas de sélection permettant une légère augmentation de Ht^* . Dans les années 80, la valeur maximale de Ht^* reste 14% en dessous de celle de 1912 (50% en dessous de celle de 1878). Dans la dernière décennie, Ht^* tend à diminuer alors que les 5 variétés les plus fréquentes ne couvrent plus que 60% du territoire. Le nombre de variétés est important mais les variétés présentes sont génétiquement apparentées.

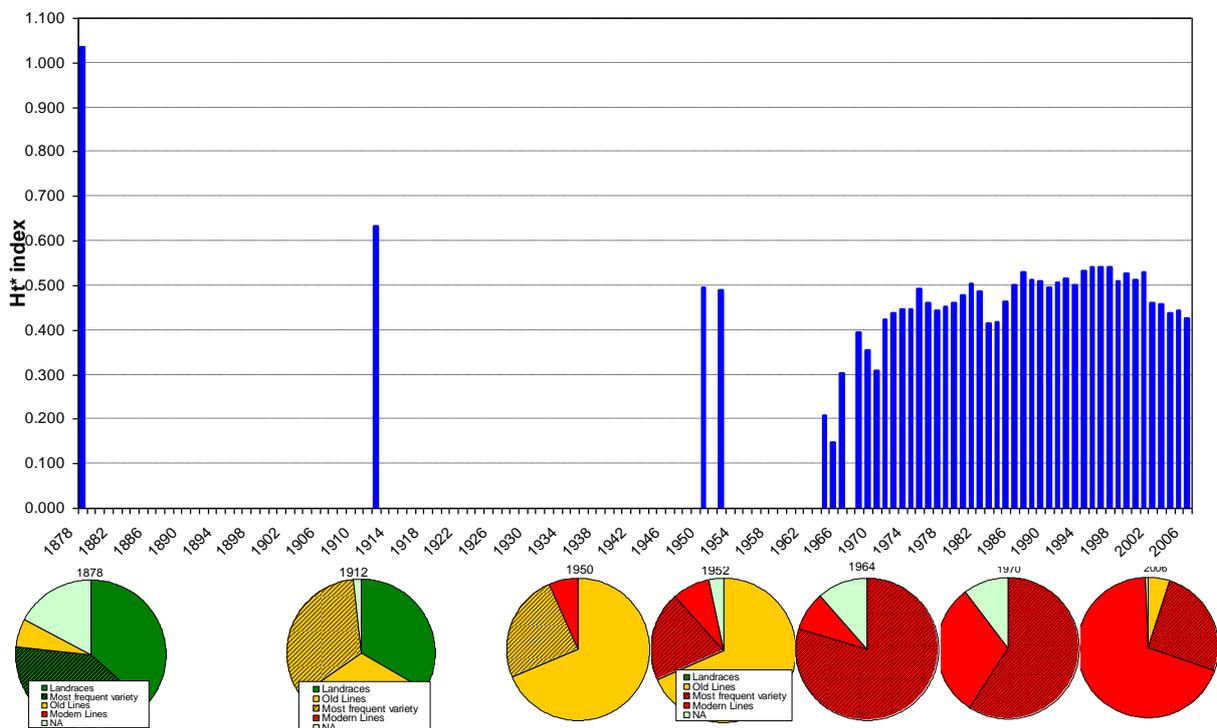


Figure 7 : Evolution de l'indicateur de la diversité cultivée du Blé (Ht^*) sur la période de 1878 à 2006 dans le département Eure-et-Loir ; part dans les surfaces cultivées en blé des trois types de variété (variétés de pays = vert, variétés anciennes = jaune et lignées pures modernes = rouge) et part de la variété cultivée la plus fréquente (hachurée). (d'après Bonneuil *et al.*, 2012).

2.5. Tendances régionales

L'évolution de Ht^* diffère également selon les régions (Figure 8). Nous avons utilisé une méthode d'agrégation des départements qui se ressemblent le plus pour les valeurs de Ht^* sur la période étudiée (Discriminant Analysis of Principal Components de Jombart *et al.* 2010 et K-means clustering of principal components de Liu *et al.*, 2006 ; Lee *et al.*, 2009). Globalement, en considérant les 7 groupes régionaux obtenus par l'analyse, les valeurs de Ht^* sont corrélées positivement aux fréquences de variétés de pays en 1912 ($R^2=0,63$). La figure 8 montre que **la modernisation agricole (remplacement des variétés de pays et anciennes par les variétés modernes) n'a pas été à la même vitesse dans tous les départements**. Ainsi les grands bassins céréaliers qui sont en marron foncé : nord, parisien, centre, ouest, et sud-ouest, ont connu une modernisation plus précoce que l'est,

le sud et l'extrême ouest. Les départements du sud-est de la France ont connu une vitesse de modernisation plus faible que les autres, car le nombre de variétés de pays cultivées au début du siècle y était plus élevé que la moyenne. Ce n'est que dans les années 60 que les variétés anciennes et de pays sont complètement remplacées par les variétés modernes.

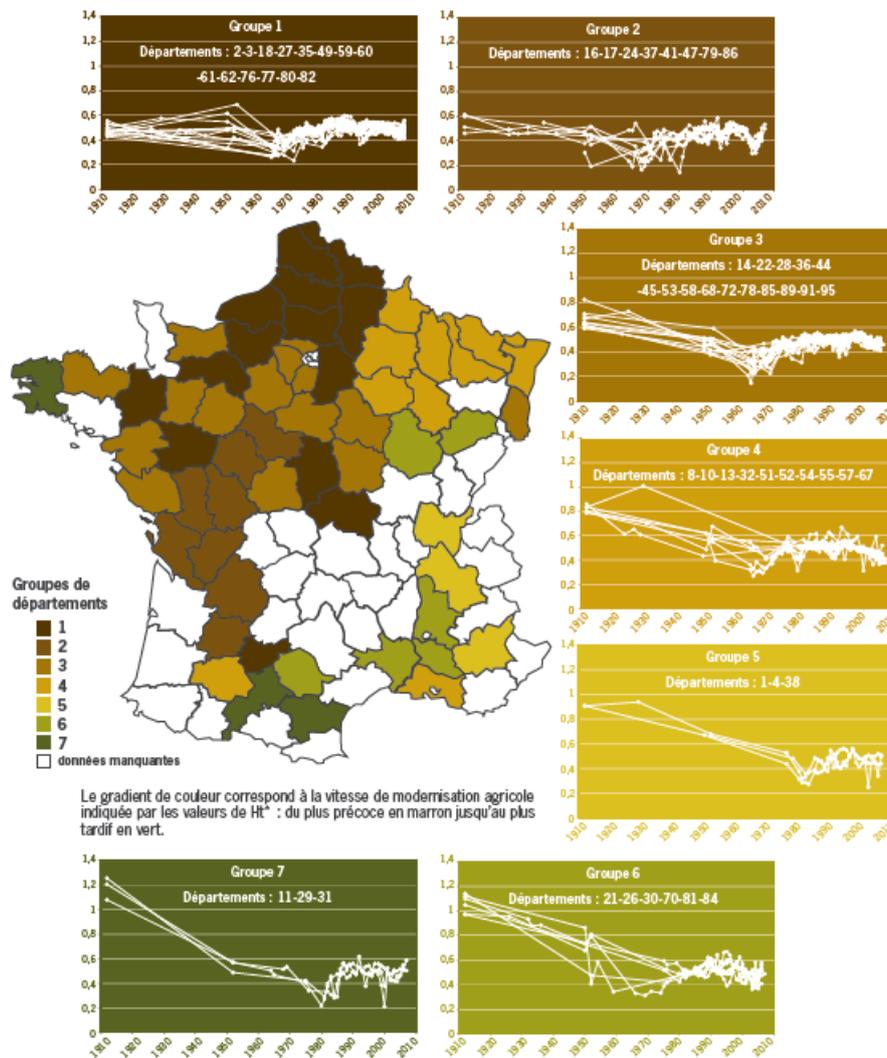


Figure 8 : Grâce à une approche multivariée (DAPC) sur les valeurs prises par l'indice H_t^* , les départements présentant des tendances similaires sont regroupés. Sept groupes de départements se distinguent qui présentent des dynamiques de la diversité cultivée du Blé similaires. (tiré de Goffaux *et al.*, 2011).

Conclusion

Au cours de leur domestication et jusqu'à nos jours, les Blés ont connu des effets démographiques (goulots d'étranglement, effets de fondation, dérive génétique) et des pressions de sélection qui ont façonné leur diversité génétique. Mais à chaque Blé son histoire ! Le Blé dur a connu une triple réduction de sa diversité génétique (i) à la domestication, (ii) lors du passage des grains vêtus aux grains nus, (iii) lors de la sélection moderne. Le Blé tendre, sans doute grâce à la complexité et la plasticité de son génome a vu son aire de culture s'étendre partout dans le monde, s'adaptant au froid ou au chaud, aux jours longs ou aux courts, aux stress et aux pathogènes, cette expansion se traduisant par une forte structuration agro-éco-géographique de sa diversité génétique. Mais, c'est à une échelle spatiale plus restreinte (la France par exemple, voire certaines régions) et à une échelle de temps récente (le 20^{ème} siècle) que l'on observe une réduction de la diversité génétique importante. Il

est important pour mieux valoriser la diversité génétique des Blés, mais aussi la préserver et permettre son renouvellement, de poursuivre l'étude de sa structure et de son organisation spatio-temporelle à différentes échelles, ainsi que de mettre en relation la diversité observée avec les pratiques agricoles au sens large.

Références bibliographiques

Bonneuil C., Goffaux R., Bonnin I., Montalent P., Hamon C., Balfourier F., Goldringer I., 2012. A New Integrative Indicator to Assess Crop Genetic Diversity. *Ecological Indicators* 23: 280–289.

Caldwell K.S., Dvorak J., Lagudah S.J., Akhunov E, Luo M.C., Wolters P., Powell W., 2004. Sequence Polymorphism in Polyploid Wheat and Their D-Genome Diploid Ancestor. *Genetics* June 1, 2004 vol. 167 no. 2 941-947.

Cauvin J., 1994. Naissance des divinités, naissance de l'agriculture: la révolution des symboles au Néolithique. CNRS éd.

Cavanagh C.R., Chao S., Wang S., Huang B.E., Stephen S., Kiani S., Forrest K., Saintenac C., Brown-Guedira G.L., Akhunova A., See D., Bai G., Pumphrey M., Tomar L., Wong D., Kong S., Reynolds M., Lopez da Silva M., Bockelman H., Talbert L., Anderson J.A , Dreisigacker S., Baenziger S., Carter A., Korzun V., Morrell P.L., Dubcovsky J., Morell M.K., Sorrells M.E, Hayden M.J., Akhunov E., 2013. Genome-wide comparative diversity uncovers multiple targets of selection for improvement in hexaploid wheat landraces and cultivars. *PNAS*, www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1217133110

Chateil C., Goldringer I., Tarallo L., Kerbirou C., Le Viol I., Ponge J.F. , Salmon S., Gachet S., Porcher E., 2013. Crop Genetic Diversity Benefits Farmland Biodiversity in Cultivated Fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 171: 25–32.

Diamond J., 2000. De l'inégalité parmi les sociétés - Essai sur l'homme et l'environnement dans l'histoire, Gallimard

Goffaux R., Goldringer I., Bonneuil C., Montalent P., Bonnin I., 2011. Vers l'élaboration de tableaux de bord de suivi de la diversité génétique des plantes cultivées - Synthèse et application des indicateurs existants dans le cas du blé tendre cultivé sur le territoire français depuis un siècle. (FRB, Paris, 2011) <http://www.fondationbiodiversite.fr/les-programmes-frb/synthese-sur-les-indicateurs-de-biodiversite-cultivee>

Hajjar R., Jarvis D.I., Gemmill-Herren B., 2008. The Utility of Crop Genetic Diversity in Maintaining Ecosystem Services. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 123 (4): 261–270.

Haudry A., Cenci A., Ravel C., Bataillon T., Brunel D., Poncet C., Hochu I., Poirier S., Santoni S., Glémin S., David J., 2007. Grinding up Wheat: A Massive Loss of Nucleotide Diversity since Domestication *Molecular Biology and Evolution* 2007 24(7):1506-1517.

Horvath A., Didier A., Koenig J., Exbrayat F., 2009. Analysis of diversity and linkage disequilibrium along chromosome 3B of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet* (2009) 119:1523–1537

Jombart T., Devillard S., Balloux F., 2010. Discriminant analysis of principal components: a new method for the analysis of genetically structured populations. *BMC Genet* 11:94.

Lee C., Abdool A., Huang C.H., 2009. PCA-based population structure inference with generic clustering algorithms. *BMC Bioinfo* 10(S1):S73.

Liu N., Zhao H., 2006. A non-parametric approach to population structure inference using multilocus genotypes. *Hum Genomics* 2(6):353-364.

Luo M.C., Yang Z.L., You F.M., Kawahara T., Waines J.G., Dvorak J., 2007. The structure of wild and domesticated emmer wheat populations, gene flow between them, and the site of emmer domestication. *Theor Appl Genet* 114:947–959

Nei M., 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York.

Özkan H., Willcox G., Graner A., Salamini F., Kilian B., 2011. Geographic distribution and domestication of wild emmer wheat (*Triticum dicoccoides*). *Genet Resour Crop Evol* (2011) 58:11–53.

- Roussel V., Koenig J., Beckert M., Balfourier F., 2004. Molecular Diversity in French Bread Wheat Accessions Related to Temporal Trends and Breeding Programmes. *TAG Theoretical and Applied Genetics* 108 (5): 920-930.
- Roussel V., Leisova L., Exbrayat F., Stehno Z., Balfourier F., 2005. SSR Allelic Diversity Changes in 480 European Bread Wheat Varieties Released from 1840 to 2000. *Theoretical and Applied Genetics* 111 (1): 162-170.
- Rousset M., Bonnin I., Remoué C., Falque M., Rhoné B., Veyrieras J.B., Madur D., Murigneux A., Balfourier F., Santoni S., Goldringer I., 2011. Deciphering the Genetics of Flowering Time by an Association Study on Candidate Genes in Bread Wheat (*Triticum Aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics* 123: 907-926.
- Salamini F., Özkan H., Brandolini A., Schäfer-Pregl R., Martin W., 2002. Genetics and geography of wild cereal domestication in the Near East. *Nat Rev Genet* 3:429-441
- Tanno K., Willcox G., 2006a. How fast was wild wheat domesticated ? *Science* 311:1886
- Thuillet A.C., Bataillon T., Poirier S., Santoni S., David J.L., 2005. Estimation of Long-Term Effective Population Sizes Through the History of Durum Wheat Using Microsatellite Data *Genetics* 169: 1589-1599.
- Tooker John F., Steven D. Frank., 2012. Genotypically Diverse Cultivar Mixtures for Insect Pest Management and Increased Crop Yields. Edited by Ingolf Steffan-Dewenter. *Journal of Applied Ecology* 49 (5): 974-985.
- Wang J., Luo M.C., Chen Z., You F.M., Weil Y., Zheng Y. Dvorak J., 2013. *Aegilops tauschii* single nucleotide polymorphisms shed light on the origins of wheat D-genome genetic diversity and pinpoint the geographic origin of hexaploid wheat, *New Phytologist* (2013) 198: 925-937.
- Yahiaoui N., Brunnert S., Keller B., 2006. Rapid generation of new powdery mildew resistance genes after wheat domestication. *The Plant Journal*, Volume 47, Issue 1, pages 85-98.