

ETUDE DE LA DIVERSITE DES VARIETES INSCRITES AU CATALOGUE FRANÇAIS DES ESPECES AGRICOLES CULTIVEES DE 1950 A NOS JOURS : EXEMPLES DU POIS ET DU MAÏS

Valérie CADOT¹, Valérie LE CLERC²

1 : Groupe d'Etudes et de contrôle des Variétés et des Semences : GEVES

Domaine de la Boisselière, 49250 Brion

2 : Agrocampus Ouest-Centre d'Angers

RESUME

A la demande du Ministère de l'Agriculture, le Groupe d'Etude et de contrôle des Variétés et des Semences a mené une étude, de 2004 à 2006, pour développer des indicateurs et des indices de diversité pour les variétés inscrites au Catalogue français. A partir des caractères de Distinction-Homogénéité-Stabilité, la diversité temporelle de 1990 lignées de maïs, de 384 variétés de pois potager et de 193 variétés de pois protéagineux fut évaluée au cours de trois à cinq périodes, de 1952 à 2004. La diversité génétique a également été évaluée par l'analyse de 17 isozymes en maïs et de 8 isozymes et 4 protéines de réserve en pois. Aussi bien pour le maïs que pour les pois potagers et protéagineux, les indices de diversité phénotypiques et génétiques tels que le *He* (Diversité de Nei non biaisée), le nombre de classes et la richesse allélique, n'ont pas montré de diminution significative au cours des décennies. Alors que la diversité phénotypique du maïs (0,67) est plus élevée que celles des pois potagers (0,35) et protéagineux (0,29), l'inverse est observé pour les marqueurs enzymatiques, avec une diversité génétique de 0,43 en pois potager, de 0,35 en pois protéagineux et de 0,22 en maïs. La différenciation phénotypique du pois potager entre décennies, $G_{st}=8,5\%$, se montre plus élevée que celle des pois protéagineux (5,7%) et du maïs (1%), traduisant une plus forte segmentation des pois potagers. Le déplacement des ellipses de tolérance par période confirme les changements qualitatifs de la diversité disponible au Catalogue au cours du temps, sans réduction significative de celle-ci.

(**Mots clefs :** pois potager, protéagineux, maïs, diversité temporelle, caractères phénotypiques, enzymes, Catalogue français, Diversité de Nei)

1 - INTRODUCTION

A la demande du Ministère de l'Agriculture, le Groupe d'Etude et de contrôle des Variétés et des Semences (GEVES), a mené une étude, de 2004 à 2006, pour développer des indicateurs et des indices de diversité des variétés inscrites au Catalogue français afin de :

- fournir des données pour réaliser des rapports nationaux dans le cadre international de la Convention sur la Diversité Biologique (CDB) ou de la commission des ressources génétiques pour l'alimentation et l'agriculture (FAO) ;
- pouvoir répondre aux critiques faites au système d'inscription de réduire la variabilité génétique.

Au niveau international, de nombreuses études ont permis d'évaluer les changements temporels de la diversité génétique, notamment sur blé (MACCAFERRI *et al.*, 2003 ; SRINIVASAN *et al.*, 2003 ; MANIFESTO *et al.*, 2001 ; DONINI *et al.*, 2000), mais aussi sur l'orge (KOEBSNER *et al.*, 2003) ou le maïs (LU ET BERNARDO, 2001). Une diminution de la diversité cultivée a pu être généralement constatée entre l'époque où les variétés de pays étaient utilisées et la mise en place des catalogues (1950-1966). Néanmoins, la diversité des variétés modernes à la fin du XX^{ième} siècle est à nouveau en hausse. En France, hormis les études menées sur le blé (ROUSSEL *et al.*, 2004 ; METAKOVSKY et BRANLARD, 1998), sur le maïs (LE CLERC *et al.*, 2005) et sur le pois (BARANGER *et al.*, 2004), peu de données étaient disponibles au début de notre étude pour évaluer l'évolution de la diversité génétique des variétés inscrites au Catalogue français depuis sa création. De façon générale, ces études montrent que l'amélioration génétique a principalement conduit à des changements qualitatifs plutôt que quantitatifs des variétés inscrites au Catalogue.

2 - PRESENTATION DE QUELQUES INDICATEURS DE DIVERSITE EN POIS ET MAIS

Le maïs, *Zea mays* L. ($2n=2x=20$), a été choisi dans cette étude, étant donné son importance en sélection variétale depuis plus de 50 ans (surface de 3,1 Mha, dont 1,7Mha et 16 Mt en maïs grain en 2009) tandis que le pois, *Pisum sativum* L. ($2n=2x=14$), a été retenu pour sa polyvalence, en présentant l'intérêt de pouvoir comparer la diversité au sein des espèces de grandes cultures (pois protéagineux) et des espèces potagères (pois potager). De plus, la France est le 1^{er} producteur européen de pois protéagineux, avec environ 500 000 t sur 110 000 ha en 2009.

2.1 - Maïs :

➤ Evolution du nombre de variétés au Catalogue français

Plus de 7800 variétés, toutes espèces confondues, sont inscrites au Catalogue français en 2004, avec près de 4200 variétés pour les grandes cultures, plus de 2200 variétés pour les espèces potagères et plus de 1400 variétés pour les espèces fruitières et la vigne. Le nombre de variétés a été multiplié par 13 en 40 ans si on considère les 135 espèces répertoriées au Catalogue en 2004 et par 6 si on comptabilise les 41 espèces disponibles à la fois en 1960 et 2004 (Figure 1). Le dynamisme des plantes de grandes cultures est principalement lié au développement de la sélection du maïs dans les années 1980 mais aussi du blé tendre, du tournesol et du colza.

Le maïs, plante d'origine américaine, a été cultivé à partir du 16^{ème} siècle dans différentes régions d'Europe. Les premiers hybrides de maïs ont été commercialisés aux Etats-Unis en 1933. C'est au 19^{ème} siècle que les premiers maïs de type denté sont importés d'Amérique en Europe. En France, la recherche publique date des années 1930 et c'est en 1937 que le Catalogue officiel français du maïs est ouvert. Les variétés américaines hybrides sont testées en France à partir de 1948 et sont inscrites à partir de 1951 au Catalogue mais elles n'étaient pas adaptées aux régions du Nord de la Loire. Les premières inscriptions d'hybrides précoces remontent à 1957 avec les cornés-dentés, tolérants au froid, suite à l'introggression des lignées américaines dentées tardives dans les lignées cornées européennes précoces (F2 et/ou F7), tolérantes au printemps frais et résistantes à la verse ; avec notamment la variété INRA 200. Les lignées F2 et F7 ont eu une carrière exceptionnelle, notamment F2 utilisée pendant plus de trente ans dans les hybrides précoces ou demi-précoces (DORE et VAROQUAUX, 2006). A noter en 1986, l'ouverture d'une épreuve spécifique au Catalogue français pour les maïs fourragers par rapport au maïs grain.

Depuis 1980, le maïs est devenu l'espèce prédominante du Catalogue français, tant pour le nombre de dossiers déposés au CTPS (en 2008-09, il représentait à lui seul environ 25% des dossiers, toutes espèces confondues), que pour le nombre annuel d'inscriptions (multiplié par trois en 20 ans, en passant de 59 inscriptions en 1986 à 154 en 2007 (Figure 2)) et le nombre de variétés figurant sur la liste : maximum atteint en 2004 avec 1323 variétés inscrites au Catalogue officiel français, soit plus de 30 % des variétés de grande culture présentes au Catalogue cette année-là. Néanmoins, de 2004 à

aujourd'hui, le nombre de variétés de cette liste a diminué de 16% (passant à 1110 variétés en 2009, soit quand même 26% des variétés de maïs du catalogue UE qui en compte alors 4260) ; cette baisse est concomitante de l'ouverture du Catalogue aux pays de l'Est, du refus des OGM ainsi que de la mise à jour des frais de maintien au Catalogue français.

Cette augmentation, en quarante ans, de la diversité disponible au catalogue français et européen s'explique par l'évolution des usages pour le maïs grain, le maïs fourrage, le choix de la précocité en fonction de la zone de culture. Dès 1983, les établissements semenciers membres de PRO-MAÏS et l'INRA ont développé un programme de conservation des ressources génétiques (1236 populations de maïs dont 276 populations françaises) sous l'égide du Bureau des Ressources Génétiques pour préserver, enrichir et caractériser la variabilité de l'espèce. Ces ressources génétiques sont mises à disposition des sélectionneurs qui mènent en France une recherche très dynamique et qui utilisent le fort potentiel de cette plante pour ses multiples usages pour l'alimentation animale (fourrage ou grain) et l'alimentation humaine (maïs doux, pop corn, semoulerie...) ou industrielle (amidonnerie).

➤ **Comparaison entre diversité cultivée et diversité disponible au Catalogue français**

En maïs, l'augmentation du nombre de variétés au Catalogue français (supérieur à 1000 variétés) et celui du nombre de variétés commercialisées (supérieur à 1500 variétés) traduisent une plus grande offre aux utilisateurs, avec une multiplication par 6 pour la diversité commercialisée (253 variétés vendues en 1986 et 1521 en 2007) et par 3 pour le Catalogue français en 20 ans. La part de marché du Catalogue français, selon le GNIS, représente 70% de la diversité commercialisée ; les 30% restant provenant du catalogue européen. D'autre part, l'accroissement par 12 du nombre de variétés sur de plus petites surfaces (<500 doses) indique une évolution vers une atomisation du marché (Figure 2).

➤ **Renouvellement des variétés au Catalogue français**

Le calcul du taux de répartition des variétés selon trois classes d'âge (< 5 ans, entre 5 et 15 ans, et > 15 ans) a montré un Catalogue relativement jeune pour les espèces de grandes cultures, avec un renouvellement variétal très rapide (environ 50% de variétés ont moins de 5 ans) et moins de 10% consacré à des variétés de plus de 15 ans. Ce turn-over élevé en grandes cultures est certainement lié à la présence de la VAT, qui augmente l'incidence du progrès génétique (LUCIANI, 2004). En maïs, à noter la baisse de 30% en 20 ans de la classe inférieure à 5 ans, ce qui indiquerait un ralentissement du turn-over (Figure 3) et une classe de plus de 15 ans autour de 5%.

➤ **Part des variétés leaders, au niveau des ventes, de la production de semences et des surfaces multipliées**

La variété INRA 258, inscrite en 1958, variété hybride double précoce contenant F2, a permis l'extension de l'aire de culture du maïs en France, grâce à sa précocité et sa tolérance aux basses températures. Entre 1960 et 1970, cette variété de type corné-denté a occupé plus des trois quarts de la surface cultivée au nord de la Loire. La part de vente en France des 5 premières variétés de maïs de ces 30 dernières années, indique une diminution de la suprématie des variétés leaders, en passant de 40 % en 1986 à moins de 10% en 2007 et pour les 20 premières variétés de 65% en 1986 à 20% en 2007, d'après le service économique et statistique du GNIS (Figure 4). Dans les années 1980, DEA, hybride simple, demi-précoce entre une lignée demi-précoce de type dentée et la lignée F2, a connu un succès commercial exceptionnel lié à sa meilleure productivité, avec 24 % du marché en 1986. Depuis les années 1990, aucune variété n'a réussi à se hisser à un tel niveau (Anjou 285, Banguy, DK 312). En 2007, la première variété ne représente plus que 4 % du marché et la deuxième 1%. De même, la part de surface multipliée des 5 premières variétés a diminué de 26% en 20 ans, en passant de 34% en 1983 à 8% en 2003 (Figure 6b) ainsi que la part de production des 5 premières variétés qui a baissé de 20% en passant de 33 % à 10 % en 2003.

Cette diminution est la conséquence d'une tendance à une extrême atomisation du marché, résultant de la combinaison d'une segmentation agro-climatique et d'une segmentation qualitative. Le marché maïs se scinde en un marché grain et un marché fourrage. Le marché grain comporte 6 groupes de précocité et le marché fourrage 3 groupes de précocité.

La segmentation qualitative du marché grain est faible et a peu évolué. On peut citer le maïs waxy pour l'utilisation en amidonnerie, le maïs blanc et le maïs à haute teneur en huile. Tous ces indicateurs tendent à exprimer une offre variétale accrue en France.

2.2 - Pois :

Le pois présente l'intérêt d'être à la fois une espèce potagère, avec un Catalogue ouvert en 1952, mais aussi une espèce protéagineuse avec une rubrique ouverte en 1976 et, de façon mineure, une espèce fourragère. Les centres de diversité primaire du pois se situent vraisemblablement en Abyssinie, Afghanistan et dans les régions avoisinantes ; la région méditerranéenne constituant un centre secondaire. Les pois sauvages présentent souvent des tiges hautes, grêles, très ramifiées, des fleurs colorées pourpres ou roses, des petites gousses produisant peu de grains à tégument coloré. Le pois étant cléistogame est considéré comme autogame. Aussi, sans intervention du sélectionneur, le brassage génétique reste faible. Pour tous les caractères morphologiques et physiologiques, il existe néanmoins une large variabilité génétique qui se traduit par une grande diversité des types sauvages et des variétés anciennes (COUSIN, 1971).

➤ Evolution du nombre de variétés au Catalogue français

En pois potager, la culture remonte aux époques préhistoriques, à l'âge de pierre. Au Moyen Age, les pois étaient consommés à l'état sec. Les Hollandais commencèrent vers 1610 à consommer les pois encore verts. Cette pratique entre en France en 1660, lorsque Louis XIV reçoit de Gênes des pois à écosser qui furent cultivés par LA QUINTINIE. Les premières variétés dénommées apparaissent au milieu du XVIII^{ème} siècle avec le pois Michaux de Paris. En 1850, le Dr MAC LEAN créa des pois ridés nains et précoces à l'origine du groupe Merveille. De leur côté, en France, les établissements de sélection créèrent de nouvelles variétés, avec pour but d'obtenir des variétés précoces de qualité et de rendement suffisant ou des variétés répondant aux exigences des conserveurs. De 1952 à 2004, le Catalogue pois potager a été multiplié environ par 4, en passant de 44 variétés à 107 (Figure 1), tandis que le Catalogue européen compte en 2004 plus de 600 variétés. La sélection en France s'est accrue jusque dans les années 1980 avant de revenir au niveau des années 1960, avec une centaine de variétés au catalogue (en 2009 : 98 variétés). Les objectifs de sélection diffèrent en fonction des types variétaux, selon que le pois est utilisé comme pois à écosser, pois de casserie ou pois mangetout.

En pois protéagineux, la sélection est récente puisque les premières variétés sont apparues dans les années 1976, après l'embargo sur le soja en 1973, avec les variétés Amino et Finale, issues de pois de casserie. La sélection du rendement en grains et en protéines s'est réalisée à partir des meilleures variétés de casserie et de conserverie. Ces pois sont principalement destinés à l'alimentation animale mais aussi humaine dans certains pays. Les principaux objectifs de sélection sont : rendement élevé en grain sec ; teneur élevée en protéines ; qualité et absence de facteurs antinutritionnels ; stabilité du rendement (résistance aux maladies, à la verse et au froid). Le pois d'hiver, résistant au froid, est minoritaire par rapport au pois de printemps. La mutation afilea, dans la variété Solara en 1986, a permis l'essor du pois protéagineux, facilitant la résistance à la verse, aux maladies et permettant des gains de rendement de l'ordre de 20%. Le catalogue français a été multiplié par 2,4 en 20 ans, passant de 47 variétés en 1990 à 112 en 2009 (Figure 1) ; 675 variétés sont au catalogue européen. La France est première pour la production européenne de pois protéagineux, avec 110 000 ha en 2009 (Source UNIP d'après FranceAgrimer). Dix variétés sont en demande d'inscription en 2010.

Parmi les caractères utilisés en DHS, la sélection des pois protéagineux s'est orientée vers un idéotype variétal pour les caractères suivants : grain lisse, absence de pigment anthocyanique pour éviter les facteurs antinutritionnels, cotylédons jaunes, afile, gousse tronquée, résistant à l'*Ascochyta pisi* (race C), résistant au *Fusarium oxysporum f. sp. pisi* (race 1).

Comme le climat des centres d'origine du pois devient de plus en plus aride et que ces zones deviennent difficiles d'accès, le pool génétique de cette espèce risque d'être sérieusement réduit. De plus, le faible nombre de banques de gènes internationales et la précarité financière des réseaux de ressources génétiques en France, récemment créés lors de cette dernière décennie (transfert de 6000 variétés de l'INRA de Versailles vers l'INRA de Dijon pour le Pois) ne garantissent pas forcément la conservation à long terme des variétés anciennes, radiées du Catalogue. C'est pourquoi, il est intéressant de pouvoir faire un point actuellement sur l'évolution de la diversité au Catalogue en regard de la sélection suivie : la sélection diversifiante des pois potagers par rapport aux protéagineux a-t-elle permis de maintenir plus de diversité ?

➤ **Renouvellement des variétés au Catalogue français**

Les espèces potagères, et notamment le pois potager, présentent un turn-over moins rapide que celui des grandes cultures, avec une répartition équilibrée entre les trois classes d'âge (Figure 3).

➤ **Part des variétés leaders, au niveau des ventes, de la production de semences et des surfaces multipliées**

Comme en maïs, le pois protéagineux enregistre une baisse d'environ 30% des parts de vente des 5 premières variétés, en passant de 93% en 1983, avec la variété Finale à 65% en 2003 (Figure 5) ; ce qui indique une plus grande offre variétale même si ce taux s'avère élevé comparativement au maïs. De 1983 à 1986, la variété Finale fut leader, suivie ensuite par Solara, 1^{ère} variété porteuse de la mutation afile, inscrite en 1986, placée dans les 5 premières variétés pendant 10 ans de 1986 à 1997, conduisant en 1987 à une augmentation de la part des 5 premières variétés de 30%. En 1993, Solara totalise à elle seule 43% des ventes. Après 1999, une baisse des variétés leaders d'environ 20% est enregistrée.

Comme en maïs, en pois protéagineux, une baisse d'environ 30% des surfaces multipliées pour les 5 premières variétés est observée en 20 ans (Figure 6a) ; cet indicateur confirmant aussi la perte de prédominance des variétés leaders. Néanmoins, les 5 premières variétés leader représentent encore plus de 50 % des surfaces multipliées. A noter qu'après une division par 3 des surfaces en multiplication de 1987 à 2003, ces surfaces sont à nouveau en hausse en 2009, avec 5 545 ha contre 3 777 ha en 2008, suite à une politique de subventions des protéagineux.

➤ **Conclusion sur les indicateurs**

La complémentarité de ces indicateurs traduit une offre variétale accrue de la diversité proposée au Catalogue et de la diversité commercialisée : accroissement du nombre de variétés inscrites au Catalogue français joint à la diminution de la part de vente, de la surface multipliée et de la production des 5 premières variétés, de 20 à 30 % en 20 ans, même si cette part est encore élevée dans certaines espèces, comme le pois (CADOT et al., 2007). Mais il est nécessaire de coupler à l'étude des indicateurs, une étude sur les indices de diversité pour juger de la diversité temporelle par l'analyse des caractères phénotypiques et enzymatiques.

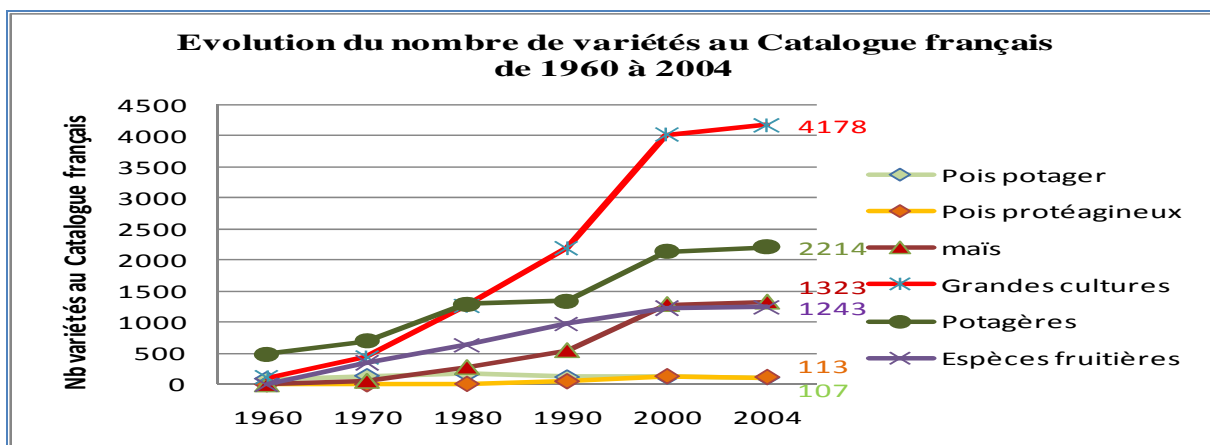


Figure 1 Evolution du nombre de variétés au Catalogue Français, de 1960 à 2004

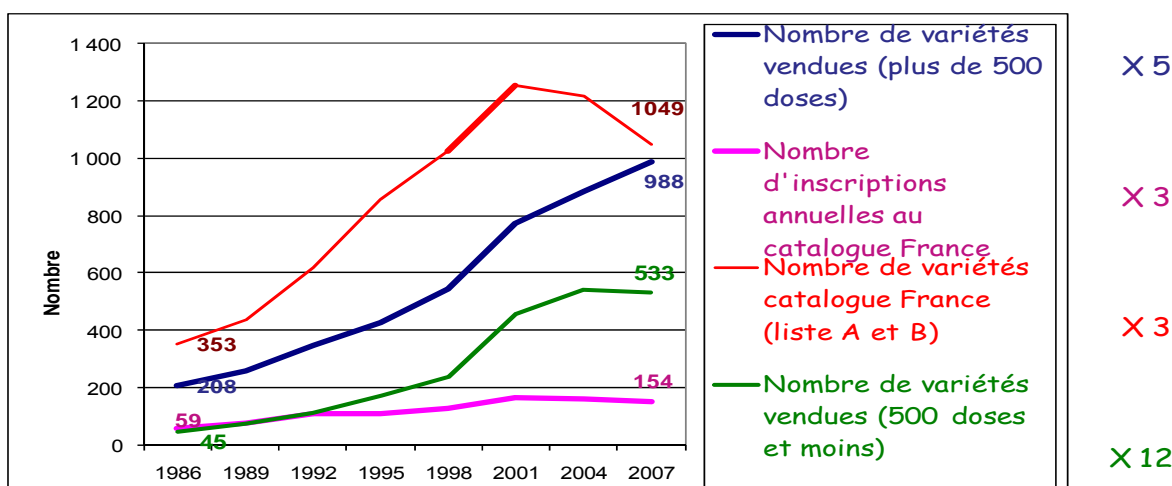


Figure 2 Maïs : Comparaison de la diversité commercialisée et de la diversité cultivée

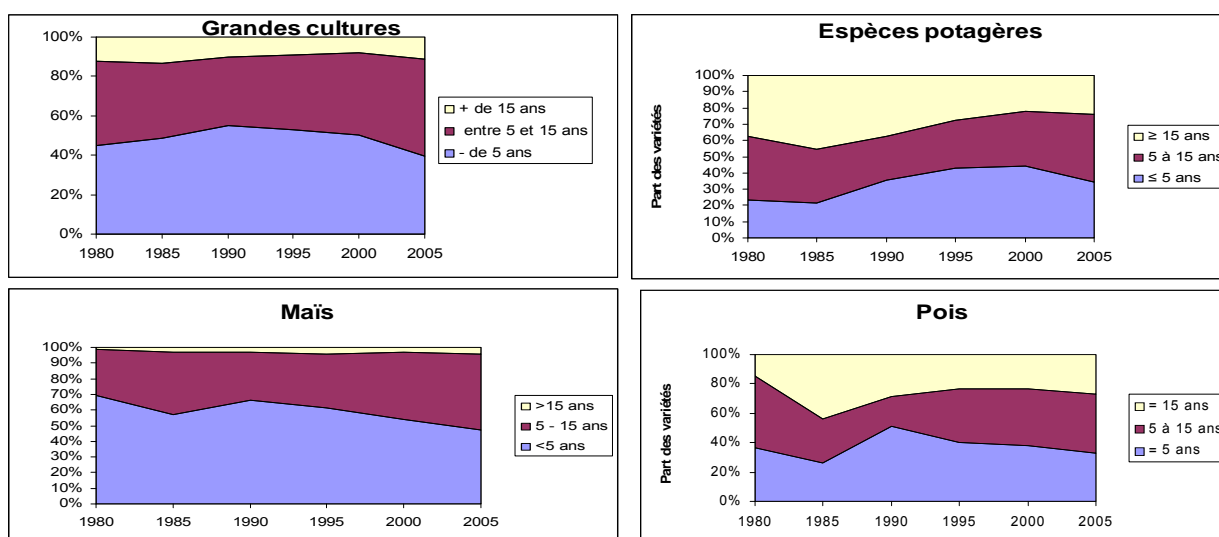


Figure 3 Evolution du turn-over au catalogue français de 1960 à 2005 pour les grandes cultures, le maïs, les espèces potagères, le pois potager.

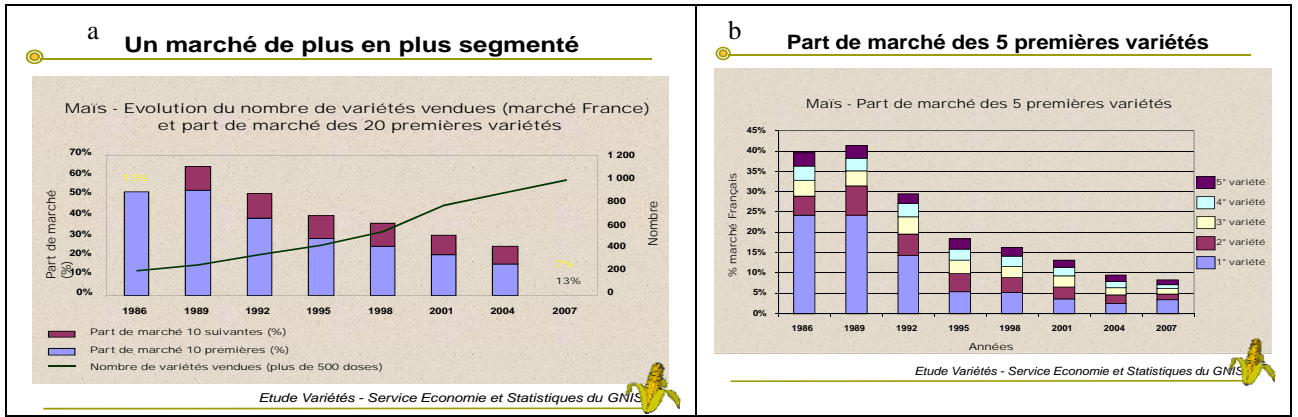


Figure 4 Maïs : Part de marché en France de 1986 à 2007 des : a) 10 et 20 premières variétés ; b) des 5 premières variétés

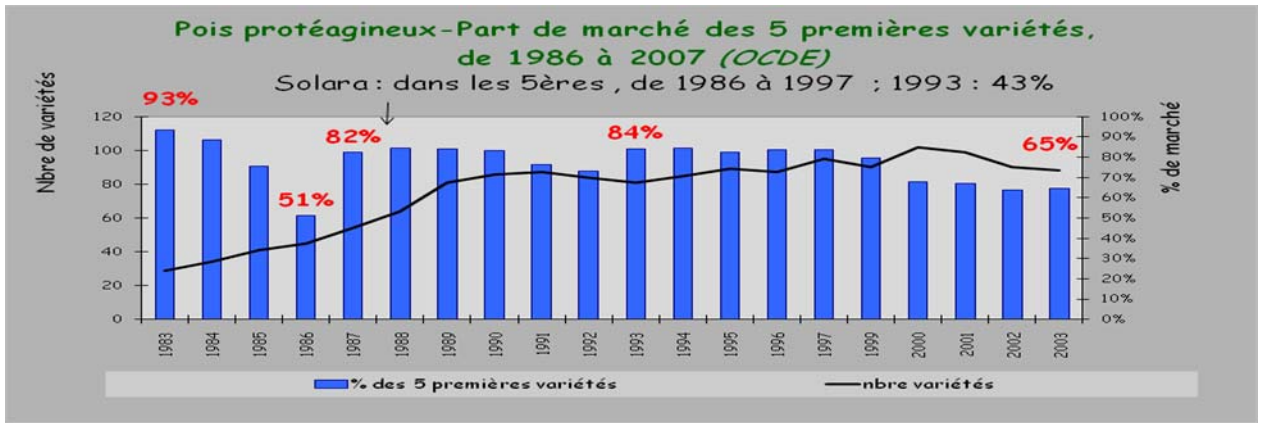


Figure 5 Pois : Part de marché des 5 premières variétés en France de 1983 à 2003

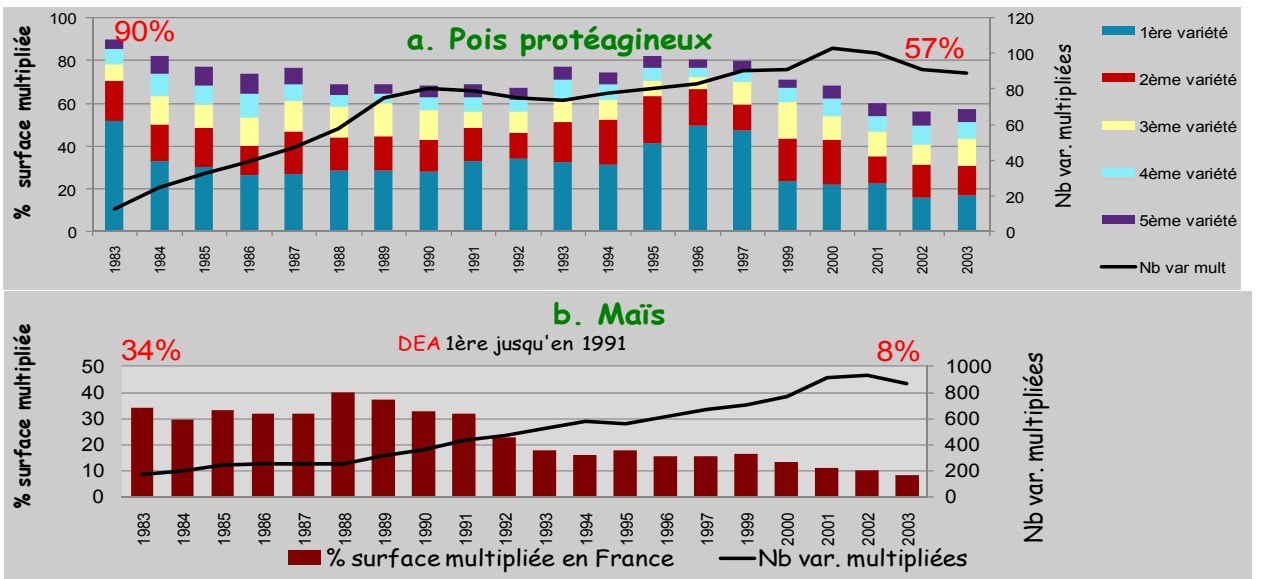


Figure 6 Part de surfaces multipliées des 5 premières variétés en France de 1983 à 2003 pour le : a) Pois protéagineux ; b) Maïs

3 - DEMARCHE ADOPTEE SUR POIS ET MAÏS POUR LE CALCUL D'INDICES DE DIVERSITE

3.1 - Matériel végétal et caractères analysés

1990 lignées de maïs et 578 variétés de pois ont été étudiées au cours de 3 à 5 périodes ou décennies, définies à partir des dates d'inscription et de radiation des variétés afin d'évaluer la diversité existante au Catalogue sur une période donnée et non la diversité créée sur cette période. Pour le maïs, ne disposant pas de descriptions complètes pour les hybrides, ce sont les données des lignées entrant dans la constitution d'hybrides inscrits qui ont été retenues. Celles-ci sont représentatives des hybrides puisque plus de 90% des lignées ont participé à la création de moins de 5 hybrides et seulement 0,1% de lignées sont à l'origine de plus de 35 hybrides (dont les célèbres lignées F2 et F7 de l'INRA).

Au niveau phénotypique, 34 caractères DHS ont été analysés pour le maïs et 61 caractères pour le pois (folioles, fleurs, gousses, grains, résistances aux maladies,...), basés respectivement sur les protocoles de l'Office Communautaire des Variétés Végétales OCVV-TP/2/2 et OCVV-TP/7/1 ainsi que sur les caractères nationaux (GEVES, 1995). Au niveau enzymatique, 17 loci ont été analysés pour le maïs contre 8 loci et 4 bandes protéiques pour le pois (Tableau 1).

Tableau 1 Matériel végétal, périodes d'étude et nombre de caractères phénotypiques et enzymatiques étudiés pour le maïs, le pois potager et le pois protéagineux.

Espèces	Périodes		Nombre de caractères		Nombre de lignées	
	Nombre de périodes (ou décennies)	Période mini-maxi	phénotypiques	enzymatiques	pour les données phénotypiques	pour les données enzymatiques
Maïs	3	1957-2004	34	17 loci	1990	1921
Pois potager	5	1952-2003	61	8 loci + 4 bandes protéiques	384	163
Pois protéagineux	3	1976-2003			193	142

3.2 Méthode d'estimation de la diversité

Plusieurs indices ont été retenus pour estimer les diversités phénotypique et génétique :

- Diversité génétique de Nei

A partir des données phénotypiques et enzymatiques, la diversité quantitative existante au Catalogue par décennie a été estimée par la diversité génétique de Nei non biaisée (1978) :

$$H_{ec} = \frac{2n_c}{2n_c - 1} \left(1 - \sum_{a=c}^{a=A_c} (P_{ac})^2 \right)$$

Hec : diversité de Nei par caractère ou par locus

Pa c = fréquence de la note ou fréquence allélique 'a' pour le caractère phénotypique ou locus 'c' par décennie.

nc = nombre d'individus pour le caractère ou locus c par décennie

Cet indice de diversité, très couramment utilisé pour l'analyse de caractères enzymatiques a également été utilisé par Hennink et Zeven (1991), pour l'analyse de caractères phénotypiques chez le blé. Cet indice a été complété par une analyse de variance ou de X^2 pour chaque caractère afin de suivre l'évolution qualitative.

- **Richesse allélique, nombre d'allèles et nombre de classes**

Comme la diversité génétique de Nei apparaît très peu sensible aux allèles rares ou aux faibles fréquences de notes, les indicateurs suivants ont été calculés : le nombre d'allèles et la richesse allélique (qui pondère le nombre d'allèles par le nombre de lignées étudiées par période) pour les données enzymatiques et le nombre de classes pour les données phénotypiques.

- **Paramètres de différenciation**

Plusieurs paramètres de différenciation, représentant la différenciation entre décennies par rapport à la diversité totale, ont été calculés, en se basant sur les variétés nouvellement créées par décennie. Pour les données phénotypiques, le coefficient de différenciation génétique, $G_{st\ Nei}$ a été utilisé. Pour les données enzymatiques, deux autres paramètres de différenciation ont été estimés sous FSTAT : $G_{st'}$: indépendant du nombre de décennies et $F_{st\ Weir \ \& \ Cockerham}$: pondérant les fréquences alléliques par le nombre d'individus par décennie.

- **Ellipses de tolérance sur Analyses en Composantes Principales (ACP)**

A partir d'ACP réalisées sur 25 et 23 caractères qualitatifs ordinaux pour le maïs et le pois, des ellipses de tolérance ont été définies par décennie, à l'aide du logiciel UNIWIN Plus 5.11, afin de suivre l'évolution temporelle de la diversité phénotypique, à la fois qualitativement par le déplacement des ellipses et quantitativement par la taille des ellipses.

- **Distances génétiques**

Pour le maïs, la distance de Rogers a été calculée entre lignées de maïs par décennie, à partir des données enzymatiques, à l'aide du logiciel LCDMV.

4 - ANALYSE DE LA DIVERSITE TEMPORELLE DES LIGNEES DE MAÏS ET DE POIS

4.1 - Stabilité des indices de diversité au cours des décennies ou périodes

Aussi bien pour le maïs que les pois potagers et protéagineux, les indices de diversité (diversité de Nei, nombre de classes et richesse allélique) n'ont pas montré de diminution significative au cours des décennies ou périodes sur l'ensemble des données phénotypiques et enzymatiques étudiées (tableau 2). Alors que la diversité phénotypique du maïs (de l'ordre de 0,67) est plus élevée que celles des pois potagers (de l'ordre de 0,35) et protéagineux (de l'ordre de 0,29), l'inverse est observé pour les marqueurs enzymatiques, avec une diversité génétique de 0,43 en pois potager, de 0,35 en pois protéagineux et de 0,22 en maïs (tableau 2).

En maïs, les indices de diversité phénotypique pour les différents caractères sont compris entre 0,023 pour la « forme de l'épi » et 0,838 pour la « longueur de l'axe central au dessus de la ramification inférieure ». Globalement, ces indices sont élevés et varient peu d'une décennie à l'autre. Même si l'indice moyen H_e , diminue légèrement, cette différence n'est pas significative.

L'indice de diversité génétique (0,22) est plus faible que celui estimé à partir des caractères morphologiques (0,67) : principalement dû au faible niveau de polymorphisme révélé par les isozymes. Néanmoins, Dubreuil et Charcosset (1998) étudiant la diversité de dix populations de maïs

avec ces mêmes enzymes, rapportent le même niveau de diversité (0,23) contre 0,60 avec des marqueurs RFLP.

En maïs, 44 allèles ont été mis en évidence sur 17 loci. Quatre allèles sont apparus au cours des deux dernières décennies. Seul un allèle a disparu au cours de la dernière décennie. Le nombre d'allèles rares est en augmentation, en passant de 5 allèles en décennie 1, contre 7 en décennie 3. C'est probablement ce dernier résultat qui doit alerter les sélectionneurs afin qu'ils continuent à introgresser du matériel génétique original, disponible notamment dans les banques de gènes.

Pour les pois protéagineux, les indices de diversité phénotypiques varient de 0 à 0,842 pour le caractère « poids de 1000 grains ». Treize caractères sur 57 sont monomorphes, ce qui a tendance à 'tirer' la valeur de l'indice de diversité vers le bas. De la diversité a été créée, en passant de la décennie 1 aux décennies 2 et 3 puisque 26 caractères étaient monomorphes au cours de la décennie 1, contre 16 puis 14 au cours des décennies 2 et décennies 3, respectivement. Cette différence s'explique en partie par la création d'un grand nombre de variétés au cours des deux dernières décennies. Le nombre de classes entre la décennie 1 et la décennie 2 a également augmenté. Au niveau enzymatique, 35 allèles ont été mis en évidence sur 12 loci, avec un nouvel allèle apparu et aucun allèle perdu.

Pour les pois potagers, les indices de diversité phénotypiques sont compris entre 0 et 0,853 pour le caractère « longueur de la tige ». Huit caractères sont monomorphes. Les indices de diversité sont plus élevés que ceux obtenus sur les pois protéagineux. La diversité phénotypique est équivalente entre les différentes décennies : elle diminue légèrement pendant les décennies 3 et 4 puis augmente pendant la décennie 5. Le nombre de classes moyen a augmenté de façon significative entre la décennie 1 et la décennie 5. Il est à noter que quatre caractères sont devenus monomorphes à partir de la décennie 3. Quarante allèles ont été mis en évidence pour le pois potager sur 12 loci. Aucun allèle n'a été perdu et six nouveaux allèles sont apparus. Cinq allèles rares ont également été détectés, mettant en garde contre le risque de disparition de ces allèles.

Tableau 2 Evolution des indices moyens de diversité phénotypiques et enzymatiques pour le maïs, le pois potager et le pois protéagineux : He_{Nei}, nombre de classes, nombre d'allèles et richesse allélique

Espèces	Indicateurs	Diversité	1957-1983			1984-1993	1994-2004
Maïs	He Nei	phénotypique	0,690			0,660	0,660
		enzymatique	0,24			0,22	0,21
	Nombre de classes	phénotypique	6,80			7,40	7,50
		enzymatique	2,35			2,53	2,53
	Richesse allélique	enzymatique	2,35			2,39	2,26
Pois potager			1952-1962	1963-1972	1973-1982	1983-1992	1993-2003
	He Nei	phénotypique	0,36	0,37	0,34	0,35	0,37
		enzymatique	0,43	0,43	0,44	0,43	0,43
	Nombre de classes	phénotypique	3,18	3,51	3,32	3,56	3,67
		enzymatique	2,83	2,83	3,08	3,25	3,33
	Richesse allélique	enzymatique	2,83	2,78	2,93	2,98	3,06
	Pois protéagineux	He Nei	phénotypique	0,27			0,30
enzymatique			0,36*			0,34	0,34
Nombre de classes moyen		phénotypique	1,96			2,93	3,02
		enzymatique	2,83*			2,92	2,92
Richesse allélique		enzymatique	2,83*			2,91	2,91

* : données regroupées pour les périodes 1 et 2 du fait de leur faible nombre sur la période 1 (1973-82)

4.2 - Faible différenciation entre décennies

En maïs, la différenciation phénotypique et enzymatique reste faible entre décennies, de l'ordre de 1% (Tableaux 3 et 4) mais s'avère significative, ce qui indique une évolution qualitative de la diversité conservée dans chaque décennie.

Tableau 3 Maïs : paramètres de différenciation génétique à partir de l'analyse de 17 loci enzymatiques

Décennies	Paramètres de différenciation génétique				
	Totale	Intra-décennies	Inter-décennies	G _{ST'}	F _{st} (W&C)
	H _{T'}	H _{S'}	D _{ST'}		
1-2	0,230	0,227	0,003	0,013	0,013*
1-3	0,229	0,222	0,007	0,030	0,032*
2-3	0,212	0,210	0,002	0,007	0,008*
Toutes décades	0,224	0,220	0,004	0,017	0,013*

* différence significative entre décennies au seuil de 5%, testée sous FSTAT

En pois potager, la différenciation phénotypique de 8,5% est supérieure à celle du maïs (1%) et du pois protéagineux (5,7%) (Tableau 4) et atteint même 10,7% entre la décennie 1 et la décennie 5. La différenciation enzymatique des pois s'avère plus faible que la différenciation phénotypique,

indiquant une faible évolution des fréquences alléliques. Elle est quasi nulle ($F_{st}^{\text{Weir\&Cockerham}} = 0,4\%$ et $G_{st}^{\text{Nei}} = 0$) pour les pois protéagineux, tandis que pour les pois potagers, cette différenciation, même faible, est significative, en passant de 1,3% pour les décennies 1-2 à 5,2% pour les décennies 4-5. La plus forte différenciation des pois potagers s'explique par des usages plus diversifiés (pois frais, pois mangetouts, pois de conserve ou pois de casserie) que pour le maïs et le pois protéagineux, où la sélection est surtout liée aux composantes du rendement.

Tableau 4 Récapitulatif des différents indicateurs de diversité estimés sur maïs et pois

Données	Indicateurs	Pois pot.	Pois prot.	Maïs
Caractères phénotypiques	Indice de diversité (He)	0,35	0,29	0,67
	Gst	8,50%	5,70%	1,0%
Enzymes	Indice de diversité (He)	0,43	0,35	0,22
	Richesse allélique Min- Max	2,8-3,1	2,8-2,9	2,2- 2,3
	Gst/ Fst	1,3/1,6%	0,0/0,4%	1,3 / 1,7%

4.3 - Déplacement de la diversité par ACP avec ellipses de tolérance :

En maïs et en pois, le léger décalage des ellipses le long de l'axe horizontal, traduit un déplacement qualitatif de la diversité au cours des décennies. La taille comparable des ellipses de tolérance par décennie confirme que la diversité au niveau quantitatif demeure similaire au cours du temps.

En maïs, l'ACP a été réalisée sur 25 caractères qualitatifs ordinaux, notés sur une échelle de 1 à 9 ; les deux premières composantes expliquant environ 28% de la variation totale. Ce déplacement sur l'axe principal s'explique par des caractères liés au rendement : avec une floraison mâle plus tardive, des épis plus longs, des plantes plus grandes, l'axe secondaire est expliqué par la coloration anthocyanique des glumes, des racines d'ancrage, des anthères et des soies (Figure 7).

Le caractère période de floraison mâle évoluant vers des types tardifs, a été confirmé par l'analyse statistique par caractère, avec apparition d'une classe très tardive. Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour expliquer cette tendance : les lignées dentées, présentant une floraison tardive mais une précocité de maturité du grain (remplissage plus rapide du grain), ont été retenues pour introgresser ce caractère dans les lignées cornées (Barrière, communication personnelle). Une autre hypothèse, basée sur les données météorologiques collectées depuis 1946, est qu'un réchauffement climatique a pu être observé au cours des 30 dernières années. Combiné à des dates de semis plus précoces et à l'évolution de la technicité des producteurs, cet effet s'est traduit notamment par le choix de variétés un peu plus tardives (Lorgeou et Souverain, 2003). De plus, avec la sélection récente de lignées destinées uniquement à l'ensilage, les génotypes à fort rendement sont recherchés et par conséquent, les lignées dentées ; la précocité n'est pas un caractère recherché puisque la récolte de ces maïs ensilage se fait, en France, sur plante entière, à un stade vert, avant maturité.

Le diagramme des fréquences concernant le caractère « date de floraison mâle » confirme cette tendance avec l'augmentation des effectifs des classes 6 (moyenne à tardive) à 8 (tardive à très tardive) en passant de la décennie 1 à la décennie 3 et l'apparition de la classe de notes 9 (très tardive) au cours de la décennie 2 (Figure 8). La diversité contenue dans chaque décennie est très similaire. En d'autres termes, les 1847 lignées de la dernière décennie constituent autant de diversité que celle apportée par les 178 lignées de la décennie 1, sur la base de ces 25 caractères.

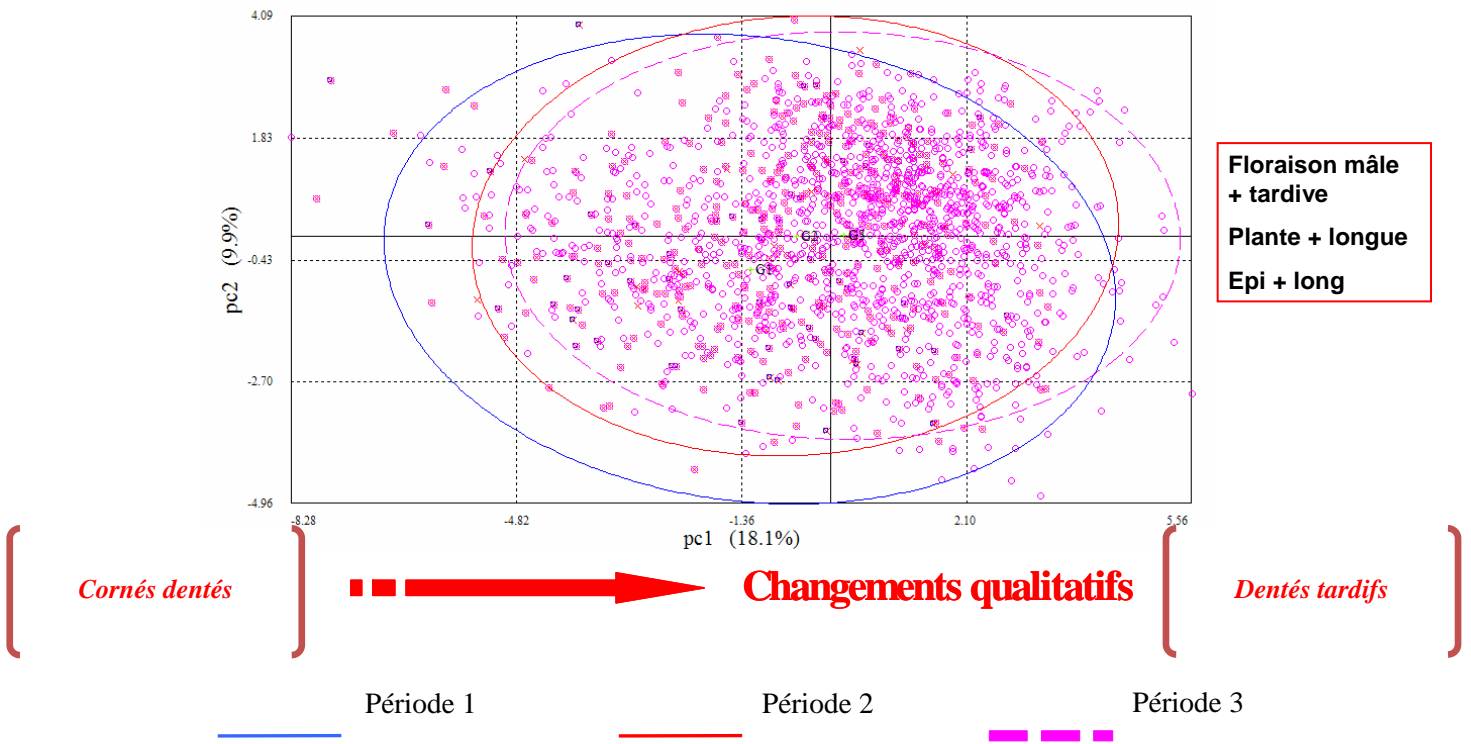
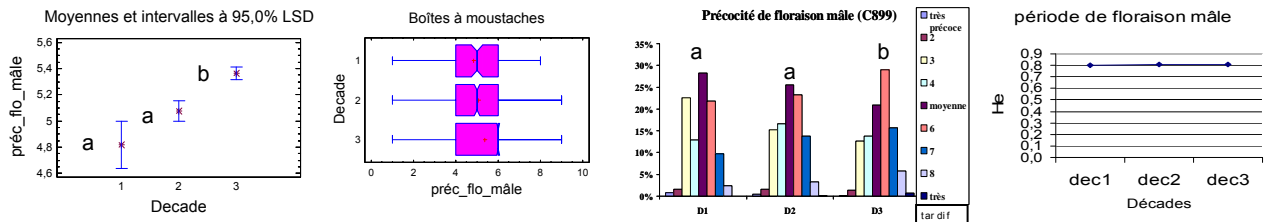


Figure 7 Maïs : évolution des ellipses de tolérance suite à l'analyse ACP sur 25 caractères



8.a: Analyse de variance

8.b : Boîte à moustaches

8.c : Distribution des notes et test X²

8.d : Diversité de Nei (He)

Figure 8 Maïs : analyses statistiques pour le caractère précocité de la floraison mâle

En pois, 57 caractères DHS sur 61 ont été retenus pour l'estimation des indices de diversité, après analyse des corrélations : notamment entre l'époque de floraison et nombre de nœuds, le poids de la gousse et le poids de mille grains, le nombre de fleurs et le nombre de gousses par étage (Figure 9).

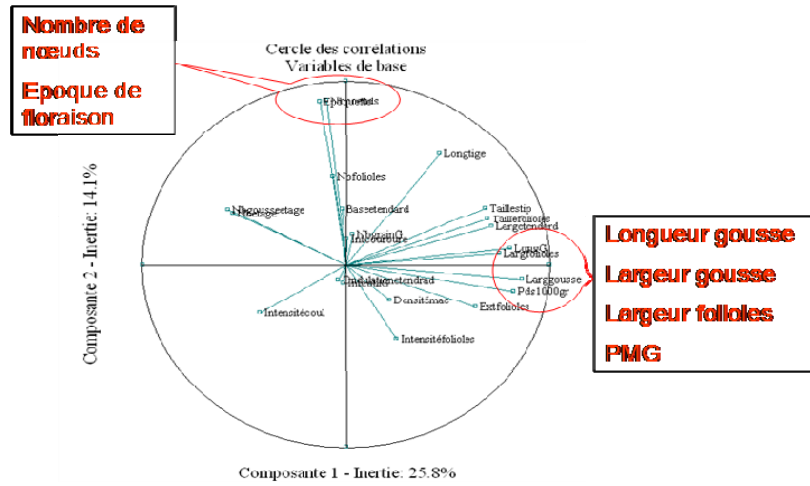


Figure 9 Pois potager : Cercle de corrélation obtenu suite à l'analyse de 61 caractères DHS

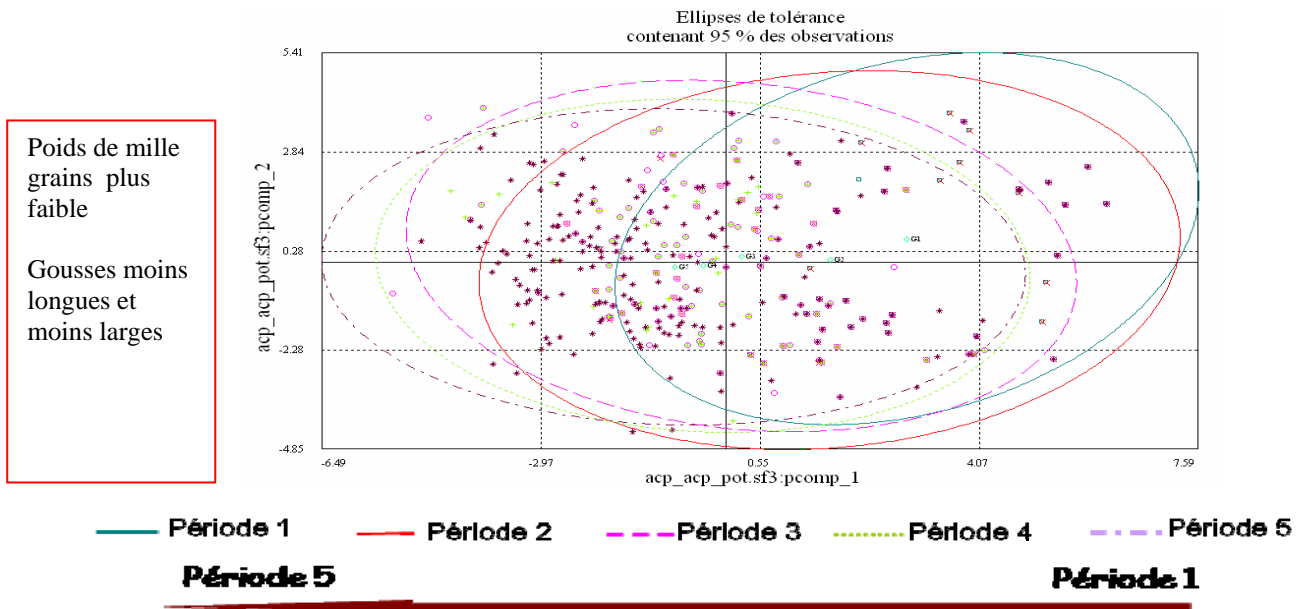
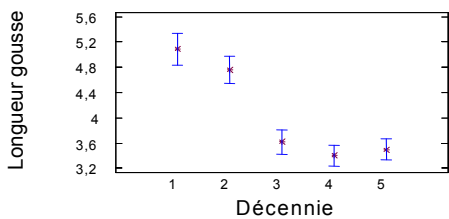


Figure 10 Pois potager : évolution des ellipses de tolérance suite à l'analyse ACP sur 22 caractères

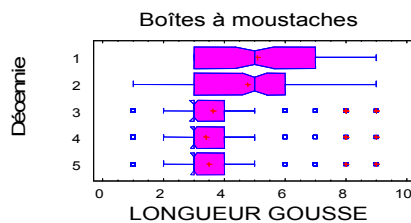
En pois potager, le déplacement des ellipses par décennie le long de l'axe 1 vers la gauche, s'explique par un poids de mille grains plus faible, des variétés extra-fins adaptées à l'appertisation et à la surgélation, avec une gousse moins large et moins longue (Figure 10). L'évolution vers ces niveaux d'expression a été confirmée par des analyses de variance par caractère (Figure 11).

a) Longueur de la gousse :

Moyennes et intervalles à 95,0% LSD

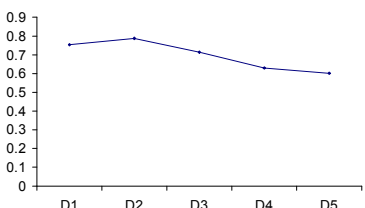


11.1a : Analyse de variance

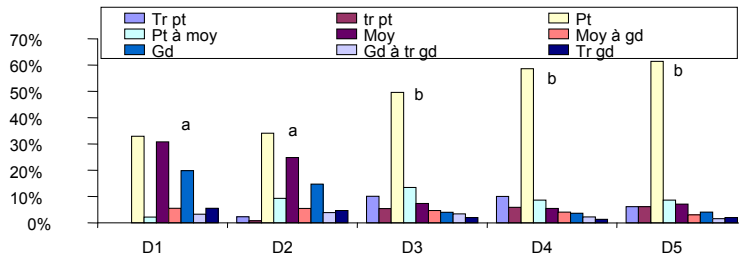


11.1b : Boîte à moustaches

He

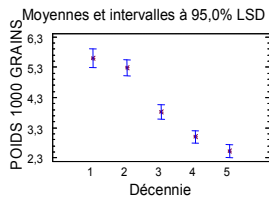


11.1c : Diversité de Nei (He)

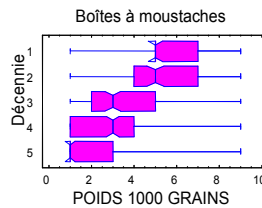


11.1d : Distribution des notes et test X²

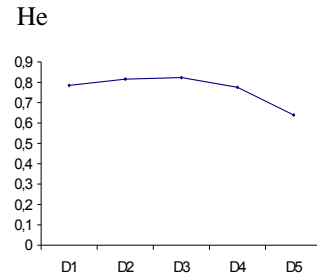
b) Poids de mille grains :



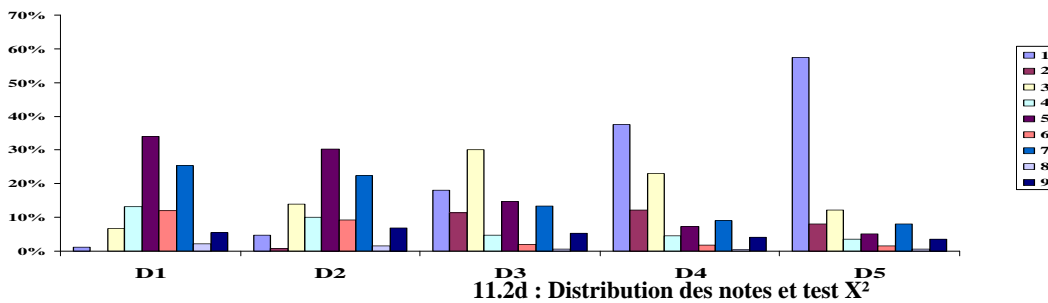
11.2a : Analyse de variance



11.2b : Boîte à moustaches



11.2c : Diversité de Nei (He)



11.2d : Distribution des notes et test X²

Figure11 Pois potager : analyses statistiques par caractère : 1) longueur de la gousses ; 2) poids de mille grains

4.4 - Distances génétiques

En maïs, les distances moyennes de Rogers entre deux lignées ont diminué au cours des décennies (de 0,238 à 0,209) indiquant une plus grande ressemblance entre lignées, avec 9,3% de lignées non distinguées en décennie 1 contre 14,6% en décennie 3 (données non présentées). Ainsi, au cours des cinquante dernières années, la diversité quantitative reste similaire grâce à l'augmentation du nombre de variétés au catalogue mais les distances entre lignées diminuent au cours du temps.

5- DISCUSSION

Le choix du type de marqueur retenu pour analyser la diversité génétique est prépondérant. Dans le cas présent, nous nous sommes basés sur les caractères DHS, qui sont des caractères sélectionnés ou neutres. La prise en compte de caractères VAT pour les grandes cultures aurait pu apporter une information complémentaire.

L'utilisation de marqueurs morphologiques peut conduire à une analyse biaisée de la diversité génétique puisque la diversité phénotypique observée n'est pas forcément le reflet de la diversité génétique sous jacente. D'où la nécessité d'avoir une approche combinant à la fois marqueurs morphologiques et moléculaires neutres. Les marqueurs enzymatiques utilisés se sont toutefois révélés peu polymorphes.

Ceci dit, l'étude précédente de Le Clerc *et al.*, (2005), portant sur l'analyse de 133 variétés de maïs cultivées en France au cours des 5 dernières décennies, à l'aide de 51 marqueurs SSR, nettement plus polymorphes que les isozymes, a globalement conduit aux mêmes conclusions, mettant en évidence une grande diversité conservée au cours du temps, avec un H_e similaire ($H_e = 0.59$) à celui obtenu dans l'analyse des caractères phénotypiques.

De cette étude, il ressort également que le choix d'indices n'est pas non plus anodin dans l'analyse de la diversité et il est indispensable de combiner des indices de type quantitatif tel que le H_e et les indices qualitatifs tels que les indices de différenciation ou l'ACP avec ellipses de tolérance. Le calcul des indices de différenciation tels que les Q_{st} , indices qui permettent de prendre en compte la variance du caractère alors que le G_{st} donne le même poids à chaque classe, a conduit aux mêmes conclusions.

Pour obtenir une analyse pertinente, il est donc indispensable de combiner aux indicateurs (nombre de variétés, part de marché, de surface, de production des 5 ou 10 premières variétés) qui indiquent seulement une tendance vers une offre variétale accrue, des indices quantitatifs et qualitatifs de diversité, basés sur des données phénotypiques et génétiques.

6- CONCLUSION

Pour le maïs et le pois, aucune différence quantitative significative n'a pu être mise en évidence en ce qui concerne le niveau de diversité disponible au Catalogue, durant les cinq dernières décennies. Parallèlement, des changements qualitatifs, principalement au niveau phénotypique, ont pu être décelés (CADOT *et al.*, 2006). Les marqueurs microsatellites (LE CLERC *et al.*, 2005), utilisés pour estimer la diversité génétique du maïs cultivé en France au cours des cinq dernières décennies, sont apparus plus polymorphes que les enzymes, sans toutefois remettre en cause les conclusions de la présente étude (Le Clerc *et al.*, 2006).

La méta-analyse de Wouw *et al.*, (2010) portant sur la diversité au XX^{ème} siècle, avec l'analyse de 44 publications sur 8 espèces, majoritairement sur blé (24 études) mais aussi 4 en maïs dont Le Clerc *et al.*, (2005 & 2006) et 2 en pois dont Le Clerc *et al.*, (2006) ne contredisent pas nos conclusions. Après une réduction de 6% de la diversité dans les années 1960 par rapport aux années 1950, une augmentation de la diversité des variétés a été observée après 1960 et 1970, correspondant à une sélection intensive.

En conclusion, alors que la diversité génétique a été maintenue au cours du temps, il est probable qu'une base génétique relativement inchangée ait été utilisée par les sélectionneurs. Même si l'apparition de nouveaux allèles est encourageante, l'introduction de matériel génétique exotique, provenant des ressources génétiques, doit être poursuivie et renforcée. La réglementation du CTPS devra veiller à ne pas abaisser le seuil de distinction afin de permettre l'inscription de variétés pouvant répondre à de futures contraintes biotiques et abiotiques et d'empêcher une sélection trop 'cosmétique'. Ce type de sélection aboutirait, comme le souligne Srinivasan *et al.*, (2003), à un panel de variétés non significativement distinctes les unes des autres, en terme de composition génétique.

« Journée ASF du 4 février 2010 »

« Diversité génétique, structures variétales et amélioration des plantes »

REMERCIEMENTS :

Nous tenons à remercier toutes les personnes qui ont contribué de près ou de loin à cette étude, à savoir P.Silhol (GNIS) pour la fourniture des données sur les indicateurs liés aux variétés commercialisées ; au GEVES : D. Guérin (données DHS Maïs), F. Boulineau, JM Retailleau et P. Michaud (données DHS Pois), J. Lallemand (données enzymatiques pois et maïs), P. Coquin (données Maïs), à l'INRA, les Statisticiens : M. El Qannari et D. Bertrand et de nombreuses autres personnes dont Y. Barrière, C. Dillmann, pour leurs conseils et C. Doré pour l'accès aux monographies.

BIBLIOGRAPHIE

- BARANGER A., AUBERT G., ARNAU G., LAINÉ A.L., DENIOT G., POTIER J., WEINACHTER C., LEJEUNE-HÉNAUT I., LALLEMAND J., BURSTIN J. -2004- Genetic diversity within *Pisum sativum* using protein- and PCR-based markers. *Theor Appl Genet* 108:1309-1321.
- CADOT V., LE CLERC V., CANADAS M., GUERIN D., LALLEMAND J., BOULINEAU F. -2007- Mise en place d'indicateurs de la diversité pour les variétés inscrites au Catalogue français. Colloque AFCEV, Les collections végétales vivantes : places et rôles dans la conservation, 28-30 nov. 2007. Nice : 105-121.
- CADOT V., LE CLERC V., CANADAS M., BELOUARD E., FOUCHER C., RICHARD E. -2006. - Estimation de la diversité des variétés inscrites au catalogue français des espèces agricoles cultivées. *Réflexions préalables à la mise en place d'indicateurs de la diversité génétique disponible*. - 30 septembre 2006. 461 p.
- CAMPARIOL L.-1994- Semences de maïs : trente ans d'évolution variétale, Semences et progrès, janvier-février-mars 1994, n°78, p12-18
- COUSIN R. - 1971- Le pois. Etude génétique des caractères, classification, caractéristiques variétales portant sur les variétés inscrites au catalogue officiel français. INRA éditions, Paris - 111 p.
- DORE C.-VAROQUAUX F.- 2006-Histoire et amélioration de cinquante plantes cultivées au 20ème siècle.409-434, 585-604
- DONINI P., LAW J.R., KOEBNER R.M.D., REEVES J.C., COOKE R.J.- 2000 - Temporal trends in the diversity of UK wheat. *Theor Appl Genet* 100: 912-917.
- DUBREUIL P., CHARCOSSET A. -1998 - Genetic diversity within and among maize populations: a comparison between isozyme and nuclear RFLP loci. *Theor Appl Genet* 96: 577-587.
- KOEBNER R.M.D., 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.
- HENNINCK S. et ZEVEN A.C. - 1991 - The interpretation of Nei and Shannon-Weaver within population variation indices. *Euphytica* 51 : 235-240.
- LE CLERC V, BAZANTE F, BARIL C, GUIARD J, ZHANG D. - 2005 - Assessing temporal changes in genetic diversity of maize varieties using microsatellite markers. *Theor Appl Genet*. 110: 294-302
- LE CLERC V., CADOT V., CANADAS M., LALLEMAND J., GUÉRIN D., BOULINEAU F. - 2006 - Indicators to assess temporal genetic diversity in the French Catalogue: no losses for maize and peas. *Theor Appl Genet*. 113:1197-1209.
- LORGEOU J. ET SOUVERAIN F. -2003 - Atlas agroclimatique du maïs. 110 p.
- LUCIANI A. - 2004 - Etude du progrès génétique chez différentes espèces de grande culture. Rapport global, GEVES, 187 p
- LU H., BERNARDO R. - 2001 - Molecular marker diversity among current and historical maize inbreds. *Theor Appl Genet* 103: 613-617.
- MACCAFERRI M., SANGUINETI 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.
- MANIFESTO M.M, SCHLATTER A.R., HOPP H.E., SUAREZ E.Y., DUBCOVSKY J. - 2001 - Quantitative evaluation of genetic diversity in wheat germplasm using molecular markers. *Crop Science* 41: 682-690.
- METAKOVSKY EV, BRANLARD G. - 1998 - Genetic diversity of French common wheat germplasm based on gliadin alleles. *Theor Appl Genet* 96: 209-218.
- PITRAT M., FOURY C. -2003- Histoires de légumes, des origines à l'orée du XXI e siècle. INRA éditions, Nancy. 409 p.
- 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.
- SRINIVASAN C.S., THIRTLE C. AND PALLADINO P. - 2003 - Winter wheat in England and Wales, 1923-1995: what do indices of genetic diversity reveal? *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization* 1:43-57.
- VAN DE WOUW M., VAN HINTUM T., KIK C., VAN TREUREN R., VISSER B. - 2010 - *Theor Appl Genet* on line 07/01/2010, DOI 10.1007/s00122-009-1252-6

