

Évolution de la variabilité génétique chez le blé

Gérard Doussinault, Marie-Thérèse Pavoine, Bénédicte Jaudeau et Joseph Jahier

INRA – station d'Amélioration des plantes
BP 35327, 35650 Le Rheu
jahier@rennes.inra.fr

Les blés hexaploïdes avec les génomes A, B et D ($2n = 42$ chromosomes) et tout particulièrement le blé tendre, *Triticum aestivum* ssp. *aestivum*, résultent de l'hybridation entre des blés tétraploïdes cultivés, en particulier *T. turgidum* (L.) Thell. ssp. *dicoccum* (Shrank) Thell et la graminée sauvage *Aegilops squarrosa* (syn. *T. tauschii*) ($2n = 14$, DD). La grande variabilité de *T. aestivum* laisse à penser qu'un nombre indéfini de croisements indépendants entre divers génotypes de blés tétraploïdes et plusieurs formes d'*A. squarrosa*. *T. aestivum* seraient apparus entre 7 000 et 8 000 avant JC dans les zones de culture des blés tétraploïdes communes avec l'aire de distribution d'*A. squarrosa* qui comprendrait le Croissant fertile de la Turquie, à l'ouest, jusqu'aux confins de la Chine, à l'est (Bonjean, 2001).

À partir de ce centre d'origine, la culture du blé s'est diffusée vers le Nord-Ouest par les plaines côtières du bassin méditerranéen et au travers des Balkans puis en suivant la vallée du Danube pour arriver à la vallée du Rhin entre 5 000 et 6 000 avant JC. Les restes archéologiques montrent que le blé atteint l'Ouest de l'Europe environ 5 000 ans avant JC. Dans le même temps, il diffuse vers l'Asie et l'Afrique. Son introduction en Amérique, et plus encore en Australie, n'est que très récente.

L'évolution du blé s'est donc produite dans de nombreux écosystèmes, de manière relativement indépendante jusqu'au XIX^e siècle. À ce moment, l'amélioration génétique du blé par choix dans les populations cultivées et par hybridation s'est développée, aboutissant à un brassage important des différentes origines du blé.

L'opinion qui a généralement cours dans le public est que les pratiques modernes d'amélioration des plantes et de diffusion des variétés conduisent inévitablement à une réduction de la diversité génétique. Si cette opinion était exacte, la réduction de la base génétique des ressources chez le blé, à cause de l'usage fréquent des mêmes génotypes parentaux dans les travaux d'amélioration, constituerait un grave problème. En effet, comme le rapportent Donini *et al.* (2000), nous serions confrontés aux risques de manque de variabilité des gènes de résistance aux parasites et déprédateurs et de réserves de possibilité d'évolution pour d'éventuels changements de pratiques agricoles ou de besoins des utilisateurs.

1. Introduction dans le blé d'information génétique nouvelle par hybridation interspécifique

L'introduction dans le blé d'une nouvelle variabilité a, jusqu'à présent, essentiellement été réalisée au travers de l'exploitation de la variabilité présente chez les espèces apparentées appartenant à la tribu des Triticées. Depuis un demi-siècle, ont été développés des outils et des méthodologies pour réaliser des hybrides interspécifiques ou intergénériques entre le blé et des Triticées et sélectionner, dans leurs descendance, des introgressions intéressantes pour le sélectionneur.

Le blé dérive d'hybridation interspécifique.

Le genre *Triticum* est divisé par Mackey (1966) en cinq espèces :

- T. monococcum* (L.) MK 2n = 14, génomes AA
- T. turgidum* (L.) Thell 2n = 28, génomes AABB
- T. timopheevi* (Zuhk) MK 2n = 28, génomes AAGG
- T. aestivum* (L.) Thell 2n = 42, génomes AABBDD
- T. zhukovski* (Men et Er.) 2n = 42, génomes AAAAGG

Le blé tendre, *T. aestivum*, est un allohexaploïde (2n = 42) avec trois génomes A, B et D provenant d'espèces diploïdes différentes. L'identification de ces espèces a été rendue possible par l'étude d'hybrides entre les différents blés puis entre ces blés et des espèces voisines appartenant au genre *Aegilops*. Kerby et Kuspira (1987) ont fait la synthèse des travaux réalisés :

- le donneur du génome A est le blé diploïde *T. monococcum* ou *T. urartu* ;
- le génome B aurait été apporté par un *Aegilops* de la section *Sitopsis* ;
- le génome D a pour origine *A. squarrosa*.

Il a été démontré que les chromosomes des génomes A, B et D présentent une similitude génétique bien qu'ils aient une origine différente. Sears (1954) a classé les 42 chromosomes du blé tendre en sept groupes, composés chacun de trois paires de chromosomes sur la base de leurs affinités. Les paires d'un même groupe sont dites homéologues.

En dépit d'une certaine affinité, les chromosomes homéologues des génomes A, B et D ne s'apparient normalement pas à la méiose, l'appariement se fait seulement entre chromosomes homologues. Toutes les espèces de blés, même polyploïdes, ne présentent que des bivalents à la méiose et l'hérédité est de type disomique¹. Le comportement de diploïde des blés polyploïdes est contrôlé génétiquement par un ensemble de gènes, dont le plus important est le gène *Ph1* situé sur le bras long du chromosome 5B (Feldman, 1994), qui empêche les appariements entre chromosomes homéologues.

La tribu des Triticées

Les espèces susceptibles d'être croisées avec les blés et donc de servir de donneurs potentiels de gènes d'intérêt agronomique sont à rechercher au sein de la tribu des Triticées (*Triticeae* Dumort) de la famille des Poacées (*Poaceae*) (anciennement *Gramineae*). Cette tribu est très importante d'un point de vue économique puisqu'elle inclut :

- des céréales à paille : blé (*Triticum*), orge (*Hordeum*), seigle (*Secale*), Triticale (*Triticosecale*) ;
- de nombreuses espèces appartenant aux genres *Aegilops*, *Agropyron*, *Elymus*, *Leymus*, *Thinopyrum*, *Roegneria*... Plusieurs sont utilisées comme fourrages notamment dans les zones tempérées de Chine, d'ex-URSS, du Canada et des États-Unis. À ce jour, plus de 300 espèces annuelles ou pérennes ont été recensées.

Exploitation de la variabilité interspécifique

L'existence, chez les espèces sauvages apparentées au blé, d'un important réservoir de gènes utiles est évidente si l'on prend en compte l'adaptation de ces diverses espèces à des environnements très

¹ Hérédité disomique : *Génétique*. Transmission normale des caractères, liée à la ségrégation normale des bivalents à la méiose. Elle est observée chez les espèces diploïdes simples telles que l'orge, et chez les diploïdes de fonction tels que le blé tendre. *Dictionnaire d'agriculture*, 1999. CILF, 1011 p.

différents. On les trouve dans une large gamme de régions climatiques allant des montagnes plutôt froides et humides aux vallées chaudes et sèches, de régions où les précipitations sont supérieures à 1 m par an à des régions arides où elles ne sont que de 10 cm. Les espèces sauvages peuvent aussi croître sur différents types de sol et même sur des sols salins.

Les Triticées sauvages constituent donc des ressources importantes de variabilité génétique. Elles sont porteuses de nombreux gènes à fort potentiel économique qui interviennent dans des caractères tels que la résistance aux maladies, la tolérance au froid, la tolérance à la salinité, la résistance à la sécheresse et la qualité des protéines de réserve.

Pour améliorer les blés cultivés à l'aide de ces ressources génétiques sauvages, il faut développer des méthodes permettant de passer au crible et d'examiner ce matériel, d'hybrider et de faciliter le transfert sélectif d'éléments chromosomiques des géniteurs choisis vers le blé.

Tous les croisements interspécifiques possibles à l'intérieur du genre *Triticum* ont été réalisés. Par contre, toutes les combinaisons hybrides entre les espèces du genre *Triticum* et celles des 18 autres genres de la tribu n'ont pas été obtenues : soit qu'elles n'aient pas été tentées, soit que les hybridations aient échoué. À ce jour, au moins 100 hybrides intergénériques concernant 10 genres voisins ont été décrits.

Les croisements réalisés ont d'abord servi à étudier les relations phylogénétiques entre les genres et à évaluer les possibilités d'exploitation des espèces croisées dans l'amélioration du blé tendre. Les premiers croisements ont surtout concerné les *Aegilops*, car ils sont impliqués dans l'évolution des blés polyploïdes. Leurs génomes présentent une grande affinité avec ceux des blés et donc peuvent être efficacement exploités dans des opérations de transfert de gènes.

Depuis une vingtaine d'années, les hybridations ont concerné davantage les espèces pérennes, en particulier celles des genres *Agropyron*, *Leymus*, *Elymus* qui, en raison de leur diversité, représentent un potentiel pour l'amélioration du blé tendre supérieur à celui des espèces annuelles dont les *Aegilops*.

Le choix des géniteurs

Le réservoir de variabilité exploitable dans l'amélioration du blé tendre peut être divisé en trois pools génétiques :

- PG 1 : pool génétique primaire qui comprend tout le matériel appartenant à l'espèce *T. aestivum* ;
- PG 2 : pool génétique secondaire dont font partie tous les autres blés (2x, 4x, 6x), les progéniteurs du blé tendre et les *Aegilops* qui possèdent au moins un génome homologue de ceux du blé tendre ;
- PG 3 : pool génétique tertiaire formé par les Triticées ne possédant pas de génome homologue de ceux du blé tendre. L'orge et seigle en font partie.

L'exploitation de PG 1 ne pose pas de contraintes particulières : on reste au niveau intraspécifique. Les difficultés d'utilisation de PG 2 sont plus importantes : croisements plus difficiles, hybrides plus ou moins stériles... mais, néanmoins, le transfert de gènes par recombinaison qui se fait d'homologue à homologue est facile.

Avec le pool tertiaire, les difficultés sont nettement plus grandes tant au niveau de la production des hybrides qu'au niveau du transfert de gènes.

Il est évident que la recherche de géniteurs se fait d'abord dans PG 1 puis dans PG 2 et, enfin, dans PG 3. Au sein de PG 3, le criblage concernera en priorité les genres qui peuvent être croisés avec le blé et dont les génomes peuvent être recombinaisonnés avec les génomes A, B ou D du blé.

La réalisation d'hybrides interspécifiques.

Un hybride F1 entre le blé et une espèce apparentée est le premier pré-requis pour transférer un gène étranger dans le blé. Les obstacles à l'hybridation sont nombreux (Cauderon, 1981) et des méthodes

permettant de les contourner ont été imaginées. La plus connue est la culture *in vitro* d'embryons immatures.

Le succès d'une hybridation dépend de l'aptitude au croisement du génotype de blé utilisé. La variabilité pour ce caractère est grande. Ainsi, on a identifié quatre gènes chez le blé impliqués dans la réussite du croisement blé x seigle.

Les hybrides interspécifiques sont en général stériles. L'obtention d'une descendance peut être envisagée par la production d'amphiploïdes² à l'aide du doublement à la colchicine³ ou par le rétrocroisement par le blé. Dans certains cas, le rétrocroisement est aussi difficile que le croisement initial.

Il faut souligner que les caractères d'intérêt présents chez les espèces apparentées ne sont pas systématiquement exprimés dans un fonds génétique blé tendre. Avant d'engager les rétrocroisements, l'évaluation de l'expression qui peut exiger de nombreuses mesures est nécessaire. Elle se fait plus facilement chez un amphiploïde que chez l'hybride pour la simple raison que l'amphiploïde peut être multiplié à volonté.

Intégration de l'information génétique étrangère dans les chromosomes de blé

Deux situations doivent être envisagées :

- a) l'information génétique étrangère est homologue de celle du blé ;
- b) l'information génétique étrangère est portée par des génomes homéologues de ceux du blé.

a) Transfert à partir d'espèces ayant des génomes homologues de ceux du blé

Les espèces possédant avec le blé tendre des génomes en commun sont : (pool PG2)

- ses progéniteurs (blé diploïde, *A. speltoides*, *A. squarrosa*) ;
- les blés tétraploïdes ($2n = 28$, AABB) ou ($2n = 28$, AAGG) ;
- le blé hexaploïde *T. zhukovskyi* ($2n = 42$, AAAAGG) ;
- plusieurs espèces d'*Aegilops* polyploïdes possédant dans leur formule chromosomique le génome D.

Étant donné que, dans la plupart des cas, l'appariement est complet entre les génomes homologues dans les hybrides F1 entre le blé tendre et les espèces ci-dessus, des gènes peuvent être transférés à la suite de « crossing-over »⁴.

Les hybrides entre le blé et ses progéniteurs diploïdes sont très stériles mais quelques semences peuvent être obtenues en pollinisant par le blé tendre l'hybride F1 ou l'amphiploïde correspondant. La fertilité est partielle et s'accroît au cours des générations d'autofécondation ou de rétrocroisement. Actuellement, de nombreux laboratoires cherchent à exploiter la très grande biodiversité présente chez *A. squarrosa* donneur du génome D. Cette diversité a pendant longtemps été ignorée car, pour un sélectionneur, le travail apparaissait trop difficile mais pas assez compliqué pour les cytogénéticiens ! Le schéma de transfert est généralement le suivant : *A. squarrosa* est croisé avec un blé tétraploïde pour produire un hybride qui, après doublement à la colchicine, donne un blé synthétique ayant la même garniture chromosomique que le blé tendre. Les nombreuses introgressions produites à ce jour concernent des résistances à des bioagresseurs comme la Mouche de Hesse, *Mayetiola destructor* (Dipt. Cécidomyiidae) et le nématode *Pratylenchus thornei*.

L'amidonniér sauvage, *T. dicoccoides* croisé avec le blé tendre donne des hybrides partiellement fertiles et la sélection dans la descendance en autofécondation ou en rétrocroisement peut être conduite comme dans le cas d'hybrides intraspécifiques. Cette espèce a été utilisée, entre autre, pour améliorer la résistance à la rouille jaune (Grama *et al.*, 1983).

² Amphiploïdie : n.f., *Génétique*. État d'un organisme résultant du doublement chromosomique, après traitement à la colchicine ou par tout autre processus ou technique de polypléidisation, d'un hybride interspécifique et quel que soit le degré de ploïdie des parents.

³ Colchicine : n.f., *Biologie végétale*. Alcaloïde extrait notamment des graines du colchique d'automne (*Colchicum autumnale*) qui permet la division conforme de la totalité des chromosomes d'une cellule végétale, tout en empêchant la division cellulaire.

⁴ « Crossing-over », en français *enjambement* : n.m., *Génétique*. Échange réciproque de segments correspondants entre les chromatides de chromosomes homologues lors de la prophase I de la méiose. Il aboutit à une recombinaison génétique.

Le transfert de gènes à partir d'espèces polyploïdes d'espèces d'*Aegilops* portant le génome D est réalisé suivant des schémas proches de ceux cités ci-dessus. L'exemple le plus connu concerne le transfert sur le 7D du gène *Pch1* de résistance au piétin verse venant d'*A. ventricosa* (cf. 3).

b) Transfert à partir de génomes homéologues

Dans les opérations de transfert, on vise à recombinaison des segments chromosomiques les plus courts possible pour éviter d'introduire avec le gène d'intérêt des gènes délétères ou ayant un effet négatif sur la valeur agronomique. De plus, il est indispensable que les lignées d'introgession soient génétiquement équilibrées, ce qui revient à dire que le segment chromosomique introgressé doit prendre la place d'un segment homéologue qui par définition porte une information génétique similaire. Les transferts se font par :

- *translocation*. Nous définissons par transfert par translocation tout transfert de segment chromosomique ne faisant pas appel à la recombinaison. D'une façon générale, c'est un processus au hasard qui aboutit le plus souvent à des génotypes déséquilibrés sur le plan génétique. La sélection, en particulier sur la transmission des introgressions par le pollen, permet de retenir les génotypes équilibrés. Les translocations peuvent être spontanées ou induites à l'aide notamment de radiations ionisantes ;

- *recombinaison homéologue*. Le blé peut être considéré comme un allopolyploïde segmentaire. Cependant, il a un comportement de diploïde strict à la méiose : l'appariement méiotique entre les chromosomes des différents génomes n'a pas lieu ou très exceptionnellement. Même dans un haploïde de blé où chaque chromosome est à l'état hémizygote, moins d'un bivalent est observé en moyenne par cellule mère du pollen.

Le système génétique impliqué dans ce comportement de diploïde a fait l'objet de nombreuses études. Parmi les gènes inhibiteurs d'appariement homéologue, le gène *Ph1* sur le bras long du chromosome 5B a, de loin, le plus grand effet (Feldman, 1994).

L'induction d'appariement entre les chromosomes de blé et des chromosomes étrangers dans ou dans la descendance d'un hybride interspécifique peut avoir lieu si on agit sur le gène *Ph1*. La solution la plus courante consiste à utiliser dans les croisements interspécifiques une lignée de blé *Ph1*-déficiente. En 1977, Sears a créé par mutagenèse la première lignée de ce type qui est néanmoins à $2n = 42$ chromosomes.

Par rapport aux translocations qui ont lieu au hasard, le principal intérêt d'avoir recours à la recombinaison homéologue est que les échanges chromosomiques ont lieu entre homéologues et donc que les produits d'introgession obtenus sont pour la plupart génétiquement équilibrés.

Actuellement, il apparaît que la plupart des laboratoires impliqués dans des manipulations de transfert utilisent la recombinaison homéologue, en particulier par l'exploitation de la mutation *Ph1*. Cependant, cette stratégie a ses limites :

- certains chromosomes étrangers comme ceux du seigle s'apparient très peu avec ceux du blé, même en l'absence de *Ph1* ;

- certains chromosomes étrangers sont modifiés structurellement ; en raison de réarrangements chromosomiques dans leur espèce d'origine, ils contiennent de l'information spécifique à deux ou trois groupes d'homéologie. Leur recombinaison avec ceux du blé peut aboutir à des échanges non équilibrés et donc sans intérêt ;

- la recombinaison génétique a lieu plus fréquemment au niveau des régions télomériques⁵.

⁵ Télomère : n.m., *Génétique*. Structure chromomérique localisée aux extrémités des chromosomes et supposée indispensable au fonctionnement du chromosome en tant qu'unité génétique lors des divisions cellulaires.

Quelques transferts à partir de génomes homéologues ont eu un impact considérable en sélection. Ce sont notamment :

- la translocation 1BL-1RS, issue d'une fusion centrique entre le 1B du blé et le 1R du seigle, porte des gènes de résistance et confère un potentiel élevé et une stabilité du rendement. Mais la présence de 1RS conduit à une qualité des farines généralement médiocre (Rajaram *et al.*, 1983) ;
- de nombreux gènes de résistance aux rouilles. Ainsi le gène *Sr26* (résistance à la rouille noire) introduit en 1961 à partir d'*Agropyron elongatum* est toujours très exploité, en particulier en Australie. Il en est de même des gènes *Yr17* (rouille jaune) et *Lr37* (rouille brune) venant du génome Mv d'*Aegilops ventricosa* (cf. 3) ;
- le gène *Bdv2* de résistance à la jaunisse nanisante de l'orge introduit à partir de *Thinopyrum intermedium* (Banks *et al.*, 1995).

2. Résistance à l'oïdium

Il existe aujourd'hui une vingtaine de gènes de résistance spécifique à l'oïdium, *Erysiphe graminis* f. sp. *Tritici*, qui s'expriment dès le stade jeune plante de 2 feuilles. Ces gènes de résistance sont révélés par la confrontation des blés avec des souches issues d'une seule conidie haploïde du champignon. De ce fait, elles sont génétiquement définies et stables. Elles sont choisies de manière à révéler de façon non équivoque les gènes de résistance spécifique et leurs associations (tab. I).

Tableau I. Identification des gènes de résistance spécifique à l'oïdium

	Isengrain Pm2	Legion Pm2	Renan Pm4 b	Ordeal Pm5	Cezanne Pm6	Clement Pm8	Soissons Ar	Maris Huntsman Pm2 + Pm-	Malacca Pm2 + Pm4b + Pm5 + Pm6	Apollo Pm2 + Pm4b + Pm8
96.6	○	○	+	+	+	⊙	+	○	○	⊙
93.25	+	+	+	⊙	⊙	+	+	⊙	⊙	+
93.27	○	○	+	+	+	+	⊙	○	○	○
93.29	+	+	+	+	⊙	+	+	⊙	⊙	+
94.2	+	+	⊙	⊙	+	⊙	+	+	⊙	⊙
97.23	+	+	+	+	+	⊙	+	+	+	⊙
98.21	+	+	⊙	+	+	+	+	+	○	○

○ Pm2 ⊙ Pm4b ⊙ Pm5 ⊙ Pm6 ⊙ Pm8

figue à l'oïdium est réalisée au moyen d'analyses *in vitro* sur segments de feuilles détachées. Les segments sont inoculés avec des souches d'oïdium dont les gènes de virulence ont été déterminés par leur confrontation avec la série des hôtes différentiels. La précision et la sécurité de la détermination (pas d'ambiguïté dans la comparaison des diagrammes avec les hôtes différentiels, dépendent du nombre et de la complémentarité des souches utilisées pour identifier les gènes de résistance (Doussinault *et al.*, 1999).

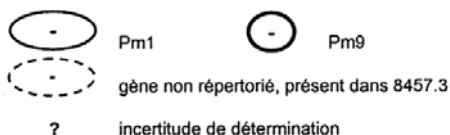
Pour identifier les gènes de résistance spécifique présents dans les variétés françaises au cours du XX^e siècle, nous avons analysé les variétés les plus cultivées entre 1900 et 1992 (Simon, 1999), les variétés inscrites en 1969, 1978, 1989 et depuis 1993, ainsi qu'une population de pays recueillie dans la vallée

de la Clarée à Val-des-Prés (département des Hautes-Alpes) en 1984.

Jusqu'en 1969, aucune des 32 variétés françaises analysées ne possède de gène de résistance spécifique à l'oïdium. Cela veut-il dire qu'il n'y avait pas de gènes de résistance à l'oïdium dans les populations françaises ? L'échantillon de lignées issues de la population de Val-des-Prés présente des résistances spécifiques (tab. II).

**Tableau II. Comportement de la population « Val-des-Prés »
Vis-à-vis de 10 clones d'oïdium**

Clone	Ressources Génétiques					
	8457.3	8457.48	8457.55	5457.56	Chopin Pm1+Pm9	Axminster Pm1
F	+	-	+	+	+	+
K	+			+		
O				+		
BZ	+	+	+	+	+	+
DB				+	+	+
93.6	+			+		+
93.25	+	-	+	+	+	+
93.29	+		+	+		+
95.44				+	+	+
95.45	+		+	+	-	-
97.11				+		
97.19	+		+	+		
98.19	+	-	-	+	+	+
94.2	+	+	+	+	+	+



En comparant les diagrammes de leurs réponses à ceux des hôtes différentiels, on constate que la lignée 8457.3 présente un diagramme original inconnu, que la lignée 8457.48 présente la somme de ce même diagramme et de celui de Chopin (*Pm1 + Pm9*) et que la lignée 8557.56 ne semble pas fixée. Ces observations montrent que les populations qui ont évolué naturellement depuis l'origine de la culture du blé ne sont pas dépourvues de gènes de résistance spécifique à l'oïdium. D'ailleurs, *Pm1* et *Pm9* ont été décrits par Briggle (1966) dans la variété Normandie inscrite en France en 1943. Elle est issue du croisement entre Vilmorin 27 et Hybride 40. Vilmorin 27, qui fait partie des 32 anciennes variétés analysées, ne possède pas *Pm1* et *Pm9*. Il est donc probable que ces gènes viennent d'Hybride 40 qui est issu de la descendance de Gros Bleu (issu de Noë) et de Chiddam d'automne à épi blanc d'origine anglaise (Jonard, 1951). De plus il semble que cette population renferme un gène de résistance spécifique original non utilisé par la sélection actuelle. Il s'agit donc bien là d'une perte de variabilité et de la disparition d'un gène dans les variétés actuelles par rapport aux anciennes populations.

Par contre des gènes de résistance spécifique ont été successivement introduits dans les variétés, comme *Pm3g* dans Onyx inscrite en 1969. Onyx a pour généalogie : (90 x Étoile de Choisy) N2.7 x Cappelle³. *Pm3g* vient de la lignée 90 puisque Étoile de Choisy et Cappelle n'ont ni l'un ni l'autre de gène de résistance spécifique à l'oïdium. Le gène a été localisé par Sourdille *et al.* (1999) sur le bras court du chromosome 1A au locus *Pm3*. Il est présent dans les variétés Courtot (1974), Aristide (1984), Soissons (1987) et Oratorio (1995) ainsi que dans 6% des variétés inscrites depuis 1992.

Puis ce sont *Pm5* dans la variété Comtal (1973), *Pm2* et *Pm6* dans la variété Maris Huntsman (1973), *Pm8* dans la variété Clément (1974) et *Pm4b* dans la variété Roazon (1976). Ces nouveaux gènes de résistance sont tous issus de croisements interspécifiques. *Pm5* vient de *T. dicoccum*, il a été décrit par

Law et Wolfe (1966). Il est présent dans 8% des variétés inscrites depuis 1992. *Pm2* et *Pm6* proviennent respectivement de *T. tauschii* et de *T. timopheevi* (Briggle, 1966 ; Nyquist, 1963). La première variété inscrite en France dans laquelle ils ont été introduits est Maris Huntsman en 1973. Ils se sont largement répandus dans les variétés françaises : Thésée (1983) puis Ritmo (1991). Aujourd'hui, les gènes de résistance spécifique *Pm2* et *Pm6* sont présents dans 34% et 33% des variétés inscrites en France depuis 1995. La diffusion de *Pm8* a été limitée à cause de la liaison entre ce gène de résistance et un gène de sécaline situé sur le chromosome 1R du seigle et homéologue du gène de gluténine *Glu 1B*. Ce gène de sécaline a un effet très défavorable sur l'expression de la valeur en panification. *Pm4b* a été diffusé dans des variétés comme Pernel (1983), Renan (1989), Orvantis (1999). Il est présent dans 20% des variétés inscrites en France depuis 1995.

Tous ces gènes de résistance spécifique sont largement contournés par une grande partie des populations d'oïdium rencontrées en France et n'ont donc pas aujourd'hui d'effet sur le comportement des blés vis-à-vis de l'oïdium. En l'absence de sélection sur ces gènes, il y a eu maintien dans les descendances des croisements et des variétés. Seulement 27% des inscriptions françaises depuis 1995 ne comportent aucun gène de résistance spécifique.

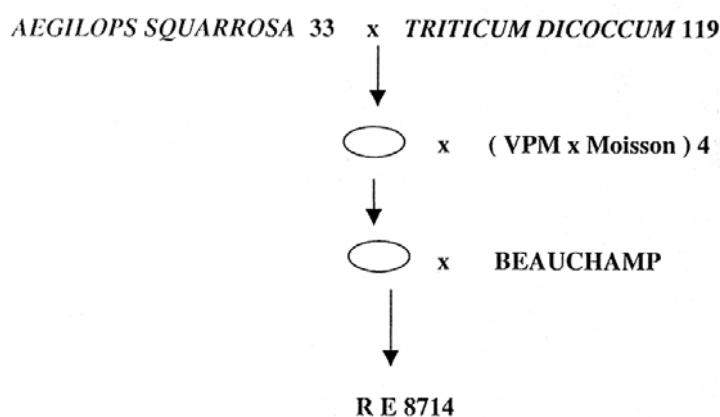
Plus récemment, l'allèle de résistance *Pm3a* a été utilisé et est rencontré chez des variétés : Bonpain (1993), Soprano (1997), Testo (1998), Shamrock (1998). Il n'est présent que dans 2% des variétés inscrites en France depuis 1995. Cet allèle provient du blé tendre, il a été décrit par Briggle en 1966. Il est aujourd'hui efficace à l'encontre de la majorité des populations d'oïdium rencontrées en France.

Un autre allèle du locus *Pm3*, *Pm3d*, a été introduit avec les gènes de résistance *Pm2* et *Mld* dans la variété Axona en 1983. Axona est un blé de printemps d'origine néerlandaise, complètement résistant à l'oïdium car, en effet, *Pm3* n'est pratiquement jamais contourné en France. Il provient de *T. aestivum* (Heun et Fischbeck, 1987).

Tableau III. Origine du gène de résistance spécifique à l'oïdium MLRE

ORIGINE :	<i>T. DICOCUM</i> 119
LOCALISATION :	SANS DOUTE 6 AL
PREMIERE DESCRIPTION :	1995 (ROBE)

GENEALOGIE DE RE 8714 :



Les gènes *Pm2* et *Mld* sont présents chez Maris Dove, parent d'Axona, et sont assez rarement contournés. *Mld* provient de *T. durum* (Bennett, 1984). Le fait qu'Axona soit un blé de printemps a largement diminué sa diffusion et son utilisation comme géniteur.

On continue à introduire des gènes de résistance spécifique vis-à-vis de l'oïdium provenant d'espèces apparentées au blé comme *Pm12* venant d'*Aegilops speltoides* (Jia et al., 1996) et *MLRE* venant de *T. dicoccum* (Robe et Doussinault, 1995) (tab. III).

La recherche systématique de gènes de résistance dans les anciennes populations françaises n'a pas été réalisée. Cependant, de par le monde, il semble qu'on trouve trois loci de résistance spécifique à l'oïdium chez le

blé tendre : *Pm1*, *Pm3* avec ses nombreuses formes alléliques et *Pm9*.

Au début de la sélection de nouvelles variétés dans des populations après hybridation, ces sources de résistance ont été peu utilisées et ont effectivement failli être perdues. Certaines l'ont sans doute été. Ce n'est plus le cas depuis une trentaine d'années car les sélectionneurs ont été, davantage que par le passé, intéressés par les résistances aux maladies et ils ont fait appel aux différentes sources possibles dont celles existant chez les espèces apparentées au blé.

3. L'utilisation d'*Aegilops ventricosa* pour la résistance au piétin verse et aux rouilles

Le manque de variabilité du blé tendre vis-à-vis de la résistance au piétin verse, *Tapesia yallundae*, a conduit une équipe de chercheurs de l'INRA (Simonet, 1957) à transférer la résistance au piétin verse mise en évidence chez *A. ventricosa* par Sprague (1936).

Différents croisements entre des blés tétraploïdes et *A. ventricosa* ont été réalisés. *A. ventricosa* (2n = 28 chromosomes, génomes D^vD^vM^vM^v) peut en effet donner des hybrides fertiles par croisements avec les blés tétraploïdes (2n = 28, AABB) et doublement du nombre de chromosomes de l'hybride F1 (ABD^vM^v). On obtient des amphiploïdes à 2n = 56 chromosomes, génomes AABB^vD^vM^vM^v. Ainsi l'amphiploïde *A. ventricosa* x *T. persicum* a été obtenu par M^{me} Ometz en 1953 puis croisé avec la variété de blé tendre Marne à trois reprises par Écochard. Il a suivi la descendance pendant six générations. Après le premier rétrocroisement par le blé tendre, les chromosomes du génome M^v n'ont plus de partenaire homologue, ils peuvent se recombiner à de faibles fréquences avec les chromosomes du blé et se trouvent progressivement éliminés au cours des méioses successives et on peut sélectionner dans la descendance des plantes fixées à 42 chromosomes. Ainsi des informations génétiques venant d'*A. ventricosa* ont-elles pu être introduites chez le blé.

Maïa (1967) et Doussinault *et al.* (1974) ont sélectionné un géniteur VPM remarquable pour son niveau de résistance au piétin verse mais présentant aussi des résistances à l'oïdium, aux rouilles et des résistances partielles à la septoriose provoquée par *Septoria nodorum* et au nématode à kyste des racines *Heterodera avenae*. Mais, dans un premier temps, c'est d'abord pour sa résistance au piétin verse que le géniteur VPM a été utilisé. Jahier *et al.* (1978) l'ont localisé sur le bras long du chromosome 7D. Il a été dénommé *Pch1* par Doussinault *et al.* (1983). Un marqueur biochimique : la forme enzymatique b de l'endopeptidase *EpD1* a été trouvée par McMillin *et al.* (1986). Worland *et al.* (1988) confirment l'étroite liaison entre *EpD1b* et *Pch1*, ils ne détectent même aucune recombinaison entre ces deux gènes. La première variété cultivée au monde possédant *Pch1* est Roazon (1976). La détection du gène par analyse pathologique et par marquage biochimique a révélé sa présence dans les variétés Pactole (1986), Renan (1989), Regain (1994), Audace, Balthazar et Oratorio (1995), Ralf (1996), Virtuose (1998), Cardos (1999) ainsi que PR22R28 et Mitchell (2000). De plus, certains hybrides : Mercury, Hyno-Esta, Hyno-Renta, sont hétérozygotes pour la résistance et Hyno Quinta est homozygote.

Parmi les variétés inscrites depuis 1995, 9% d'entre elles possèdent le gène de résistance *Pch1*.

L'étude des caractéristiques agronomiques du géniteur VPM1 (Doussinault *et al.*, 1974) a révélé son intérêt pour la résistance aux rouilles. L'analyse monosomique de la résistance à la rouille jaune, *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*, de VPM1 (Doussinault et Dosba, 1981) a montré qu'au stade adulte les chromosomes 2A, 5A et 3D sont impliqués dans la résistance. Bariana et McIntosh (1993 et 1994) ont nommé *Yr17* le gène présent sur la partie distale du bras court du chromosome 2A qui agit au stade jeune plante. Il apparaît qu'il a été introduit à partir d'*A. ventricosa* et qu'il est lié aux gènes *Lr37* et *Sr38* qui induisent la résistance respectivement à la rouille brune et à la rouille noire. Ces trois gènes de résistance aux rouilles, réunis en un cluster, ont préalablement été introduits en même temps chez le

blé. Le cluster a été marqué par RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) par Robert *et al.* (1999). Ce marqueur a été ensuite converti en SCAR (Sequence Characterized Amplified Region) ce qui permet de révéler de manière très spécifique la présence du gène. Robert *et al.* (1999) ont ainsi pu confirmer la présence des marqueurs RAPD et SCAR du cluster chez *A. ventricosum* n°10 à l'origine de VPM1.

La recherche de marqueur dans les variétés anciennes et les populations françaises s'est révélée négative. La variété Roazon (inscrite en 1976) est la première à porter ce cluster ; elle est suivie par Pernel (1983) puis Arche et Logor (1989). Parmi les variétés inscrites au cours des cinq dernières années, 41,5% possèdent le marqueur SCAR et donc très probablement le cluster (tab. IV).

Tableau IV. Analyse de la présence de Yr 17, de Pm4b et de Pch1 dans les variétés inscrites au catalogue français depuis 1996

1996		1997		1998		1999		2000	
Alicante	Yr 17	Apache	Yr 17	Alberic	Yr 17	Agami	-	Autan	Yr 17
Amarock	Pm4b + Yr 17	Atoll	-	Auguste	Pm4b + Yr 17	Biscay	Pm4b + Yr 17	Balance	Pm4b -
Armstrong	-	Baltimor	Yr 17	Cracklin	-	Brando	Yr 17	Bobino	-
Arpège	Pm4b + Yr 17	Blizzard	-	Destino	Pm4b + Yr 17	Cardos	Pch1 + Yr 17	Boston	-
Carredor	Pm4b + Yr 17	Cézanne	-	Equinoxe	Yr 17	Chatelet	-	Caphorn	Yr 17
Charger	-	Eléphant	Pm4b -	Kallop	-	Colbert	Pm4b	Capnor	Yr 17
Dinghy	-	Erebus	Pm4b + Yr 17	Kenzo	-	Market	Yr 17	Frelon	Yr 17
Folio	Yr 17	Legion	-	Levis	-	Nectar	-	Grevin	Yr 17
Hyno Kalia	Pm4b + Yr 17	Meunier	-	Lorraine	Yr 17	Orvantis	Pm4b + Yr 17	Muritot	Pm4b -
Hyno Seha	-	Nation	-	Orpic	-	Provencial	-	Nogent	Pm4b + Yr 17
Igor	-	Ordeal	Yr 17	Pesaro	Yr 17	Rumba	Yr 17	Mitchel	Pch1, Pm4b + Yr 17
Isengrain	-	Ornicar	Yr 17	Phébus	-	Stainton	-	Parador	Pm4b -
Kalif	Yr 17	Ouagan	-	Pulsar	Pm4b + Yr 17	Trend	-	Pr 22 r 28	Pch1 + Yr 17
Kinto	-	Pauillac	Yr 17	Shamrock	-	Capvern	Yr 17	Runal	-
Malacca	-	Soprano	-	Sisley	-	Fronty	Pm4b + Yr 17	Swing	Pm4b -
Oradian	-	Taldor	-	Talisman	-	Hyno esta	Yr 17	Vulcaïn	-
Ortop	-	Cabestan	-	Testo	-			Pyrite	-
Ralf	Pch1 + Yr 17	Cockpit	Pch1 + Yr 17	Valoris	-			Hyno-austra	-
Rapor	Pm4b -	Hyno valea	-	Virtuose	Pch1 + Yr 17			Hyno-primera	-
Tibet	-			Lona	-			Hyno-quinta	Yr 17
Twin	-			Tamaro	-			Hyno-renta	Yr 17
Versailles	-								

Ce résultat montre que près de la moitié des nouvelles variétés de blé tendre inscrites au catalogue français ont VPM1 dans leur généalogie. Cette constatation met en lumière, d'une part, le risque de diminution de la variabilité, en particulier vis-à-vis des attaques parasitaires lorsqu'un géniteur est très employé et, d'autre part, le niveau de diffusion d'un nouveau gène lorsque celui-ci s'avère facile à sélectionner (absence de rouilles sur le feuillage) et probablement non pénalisant pour la valeur agronomique.

Dans le même temps, 22% des variétés ont Pm4b, qui ne présente pas d'avantage pour la résistance à l'oïdium puisque presque toutes les populations françaises du pathogène comportent le gène de virulence correspondant. On peut noter que 13% des variétés possèdent à la fois le ligat (linkat) de résistance aux rouilles et Pm4b, ce qui est un petit excédent comparé aux 8% attendus si les deux gènes étaient indépendants.

Seulement 5% des variétés ont intégré Pch1 qui induit un bon niveau de résistance au piétin verse mais qui est difficile à sélectionner sur les phénotypes et le marqueur endopeptidase est encore assez rarement utilisé. Même en l'absence de sélection positive, on pourrait s'attendre à ce que Pch1 soit à peu près à la même fréquence que Pm4b dans les variétés françaises. On peut donc émettre l'hypothèse que Pch1 est lié à des facteurs qui confèrent une valeur sélective négative aux lignées qui le portent (diminution de la valeur agronomique). Pch1 pourrait aussi avoir un effet pléiotropique sur cette valeur agronomique.

En conclusion

Les sélectionneurs ont cherché à introduire dans les variétés des caractères nouveaux, intéressants pour la culture du blé. Mais, ces gènes ou allèles nouveaux se sont ajoutés ou substitués aux anciens. Ainsi globalement, en particulier pour des gènes neutres en sélection, on peut craindre une diminution de la variabilité du blé.

C'est ainsi que Metakovsky et Branlard (1998) ont utilisé la diversité des allèles codant pour les gliadines à 6 *loci*. Ces allèles sont neutres vis-à-vis de la sélection. En utilisant l'index de variation génétique de Nei (H), ils ont montré, au niveau de ces allèles, que la diversité génétique des blés français a été maintenue élevée ($H = 0,7$) au cours des 50 dernières années. En répartissant les variétés au cours des décennies de leur inscription, ils montrent une variation constante à l'intérieur des décennies bien plus élevée qu'entre décennies, ce qui signifie qu'il n'y a pas globalement d'évolution de la diversité. Cependant, ils trouvent 15 allèles gluténines nouveaux dans les variétés récentes alors que six allèles qui étaient rares dans les anciennes variétés ne se retrouvent plus dans les nouvelles. La comparaison des compositions alléliques selon les obtenteurs et les deux grandes zones de culture, Nord et Sud, révèle une très grande variation entre obtenteurs et zone de culture. Cette observation montre que le maintien d'un nombre important d'obteneurs est une assurance du maintien de la diversité.

Une étude de Donini *et al.* (2000) sur la diversité des blés anglais, réalisée à l'aide de marqueurs moléculaires (AFLP et microsatellites), de l'analyse des protéines de réserve (gliadines⁶ et gluténines de haut poids moléculaire) et de caractères morphologiques recommandés par l'UPOV⁷ aboutit à des résultats comparables. Globalement pour les différentes mesures de la diversité, il n'y a pas eu de perte de variabilité. Cependant une perte de diversité a été constatée dans les années 1970 ; elle peut être due au quasi-monopole du programme de sélection du PBI⁸ à Cambridge. Ils constatent qu'il y a eu des changements qualitatifs dus à l'évolution de la nature de la variabilité exploitée par les sélectionneurs. Par exemple, les allèles conduisant à la taille demi-naine ont remplacé les anciens allèles dans les variétés modernes.

Même si au niveau des cultures l'existence de variétés dominantes diminue la variabilité constatée dans les champs, l'éventail des variétés que peut choisir l'agriculteur ne s'est pas restreint.

Les sélectionneurs ont clairement été capables, d'une part, d'augmenter la variabilité du blé en ce qui concerne les gènes d'intérêt agronomique et, d'autre part, de maintenir la variabilité neutre à la sélection. Ceci a été possible grâce à la constitution de réservoirs de ressources génétiques, aux échanges mondiaux et au développement d'outils pour connaître réellement la variabilité. Par ailleurs, le souci constant d'augmenter la variabilité utilisable en particulier à partir des espèces apparentées au blé a permis l'évolution qualitative de cette variabilité utilisée dans les programmes de et au maintien de plusieurs sélectionneurs, nécessaire à la biodiversité ■

⁶ Gliadine : n.f., Physiologie végétale. Protéine de réserve des grains de blé caractérisée par sa solubilité dans l'éthanol à 70 %.

⁷ UPOV : Union internationale pour la protection des obtentions végétales.

⁸ PBI : Plant Biotechnology Institute.

Références bibliographiques

- BARIANA H.S., MCINTOSH R.A., 1993. Cytogenetics studies in wheat. XV. Location of rust resistance genes in VPM1 and their genetic linkage with other disease resistance genes in chromosome 2A. *Genome*, 36, 476-482.
- BANKS P.M., LARKIN P.J., BARIANA H.S., LAGUDAH E.S., APPELS R., WATERHOUSE P.M., BRETTTEL R.I.S., CHEN X., XY H.J., XIN Z.Y., QIAN Y.T., ZHOU X.M., CHENG Z.M., ZHOU G.H., 1995. The use of cell culture for subchromosomal introgressions of barley yellow dwarf virus resistance from *Thinopyrum intermedium* to wheat. *Genome*, 38, 395-405.
- BARIANA H.S., MCINTOSH R.A., 1994. Characterization and origin of rust and powdery mildew resistance genes in VPM1 wheat. *Euphytica*, 76, 53-61.
- BENNET F.G.A., 1984. Resistance to powdery mildew in wheat : a review of its use in agriculture and breeding programmes. *Plant. Pathol.* 33, 279-300.
- BONJEAN A., 2001. Histoire de la culture des céréales et en particulier de celle du blé tendre (*Triticum aestivum* L.). In S. Le Perchec, P. Guy, A. Fraval : *Agriculture et biodiversité des plantes*. Dossier de l'environnement de l'INRA, n°21, 29-37.
- BRIGGLE L.W., 1966. Transfer of resistance to *Erysiphe graminis* f. sp. *tritici* from Khapli Emmer and Yuma Durum to hexaploid Wheat. *Crop Science*, 6, 459-461.
- CAUDERON Y., 1981. Hybridation interspécifique et amélioration des plantes. I – Évolution des voies d'étude des relations entre espèces. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 67, 1001-1012.
- DONINI P., LAW J.R., KOEBNER R.M.D., REEVES J.C., COOKE R.J., 2000. Temporal trends in diversity of U K wheat. *Theor Appl. Genet.*, 100, 912-917.
- DOUSSINAULT G., KOLLER J., TOUVIN H., 1974. Utilisation des géniteurs V.P.M.1 dans l'amélioration de l'état sanitaire du blé tendre. *Ann. Amélior. Plantes.*, 24(3), 215-241.
- DOUSSINAULT G., DOSBA F., 1981. Analyse monosomique de la résistance à la rouille jaune du géniteur de blé tendre VPM1. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 67, 133-138.
- DOUSSINAULT G., SANCHEZ-MONGE R., DELIBES A., GARCIA OLMEDO F., 1983. Transfer of a dominant gene to resistance to eyespot disease from wild grass to hexaploid wheat. *Nature*, 303, 698-700.
- DOUSSINAULT G., BRANLARD G., BŒUF C., BERNARD M., 1999. Approches de la diversité génétique des variétés de blé tendre à l'aide d'outils récents ou nouveaux : électrophorèse des gliadines, marqueurs moléculaires. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 85(8), 27-35.
- FELDMAN M., 1994. Cytogenetic activity and mode of action of the pairing homoeologous (*Ph1*) gene of wheat. *Crop Science*, 33, 894-897.
- GRAMA A., GERECHTER-AMITAI Z.K., BLUM A., 1983. Wild emmer as a donor of genes for resistance to stripe rust and for high protein content. *Proc. 6th Int. Wheat Genet. Symp., Kyoto*, 187-192.
- HEUN M., FISCHBECK G., 1987. Genes for powdery mildew resistance in cultivars of spring wheat. *Plant. Breed.*, 99, 282-288.
- JAHIER J., DOUSSINAULT G., DOSBA F., BOURGEOIS F., 1978. Monosomic analysis of resistance to eyespot in the variety "Roazon". *Proc. 5th Int. Wheat Genet. Symp., New Delhi*, 437-440.
- JIA J., DEVOS K.M., CHAO S., MILLER T.E., READER S.M., GALE M.D., 1996. RFLP- based maps of the homoeologous group-6 chromosomes of wheat and their application in the tagging of *Pm12*, a powdery mildew resistance gene transferred from *Aegilops speltoides* to wheat. *Theor. Appl. Genet.*, 92, 559-565.
- JONARD P., 1951. *Les blés tendres Triticum vulgare Vill cultivés en France*. INRA Éditions, Paris, 491 p.
- KERBY K., KUSPIRA J., 1987. The phylogeny of the polyploid wheats *Triticum aestivum* (bread wheat) and *Triticum turgidum* (macaroni wheat). *Genome*, 29, 722-737.
- LAW C.N., WOLFE M.S., 1966. Location of genetic factors for mildew resistance and ear emergence time on chromosome 7B of wheat. *Can. J. Genet. Cytol.*, 8, 462-470.
- MACKAY J., 1966. Species relationship in *Triticum*. *Proc. 2nd Int. Wheat Genet. Symp., Lund 1965*. *Hereditas*, suppl. 2, 237-276.
- MAÏA N., 1967. Obtention de blés tendres résistants au piétin verse par croisements interspécifiques blés x *Aegilops*. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 53, 149-154.
- MCMILLIN D.E., ALLAN R.E., ROBERTS D.E., 1986. Association of an isozyme locus and strawbreaker foot rot derived from *Aegilops ventricosa* in wheat. *Theor. Appl. Genet.* 72, 743-747.
- METAKOVSKY E.V., BRANLARD G., 1998. Genetic diversity of French common wheat germplasm based on gliadin alleles. *Theor. Appl. Genet.*, 96, 209-218.
- NYQUIST W.E., 1963. Inheritance of powdery mildew resistance in hybrids involving a common wheat strain derived from *Triticum timopheevi*. *Crop Science*, 3, 40-43.
- RAJARAM S., MANN C.E., ORTIZ-FERRARA G., MUJEEB-KAZI A., 1983. Adaptation, stability and high yielding potential of certain 1B/1R Cimmyt wheats. *Proc. 6th Int. Wheat Genet. Symp., Kyoto, Japan*, 613-621.
- ROBE P., DOUSSINAULT G., 1995. Genetic analysis of powdery mildew resistance of awinter –wheat line, RE714, and identification of a new specific resistance gene. *Plant Breeding*, 114, 387-391.

- ROBERT O., ABÉLARD C., DEDRYVER F., 1999. Identification of molecular markers for the detection of the yellow rust resistance gene *Yr17* in wheat. *Molecular Breeding*, 5, 167-175.
- SEARS E.R., 1954. The aneuploids of common wheat. *Missouri Agri. Exp. Sta. Res. Bull.*, 572, 1-59.
- SEARS E.R., 1977. An induced mutant with homoeologous pairing in common wheat. *Can. J. Genet. Cytol.*, 19, 585-593.
- SIMON M., 1999. Les variétés de blé tendre (*Triticum aestivum* (L.) Thell. ssp. *vulgare* Mackey) cultivées en France au cours du XX^e siècle et leurs origines génétiques. *C.R. Acad. Agric. Fr.*, 85(8), 5-26.
- SIMONET M., 1957. Hybrides interspécifiques et intergénériques. *Ann. Amélior. Plantes*, 4, 395-411.
- SOURDILLE P., ROBE P., TIXIER M.H., DOUSSINAULT G., PAVOINE M.T., BERNARD M., 1999. Identifying molecular markers linked to *Mlar*, a powdery mildew resistance gene in wheat. *Euphytica*, 110, 193-198.
- SPRAGUE R., 1936 Relative susceptibility of certain species of Graminae to *Cercospora herpotrichoides*. *J. Agric. Res.*, 53, 659-670.
- WATERHOUSE P.M., BRETTELL R.I.S., CHEN X., XU H.J., XIN Z.Y., QIAN Y.T., ZHOU X.M., CHENG Z.M., ZHOU G.H., 1995. The use of cell culture for the introgression of BYD virus resistance from *Thinopyrum intermedium* to a wheat chromosome. *Genome*, 38, 395-405.
- WORLAND A.J., LAW C.N., HOLLINS T.W., KOEBNER R.M.D, GIURA A., 1988. Location of a gene for eyespot resistance (*Pseudocercospora herpotrichoides*) on chromosome 7D of bread wheat. *Plant. Breeding*, 101, 43-51.

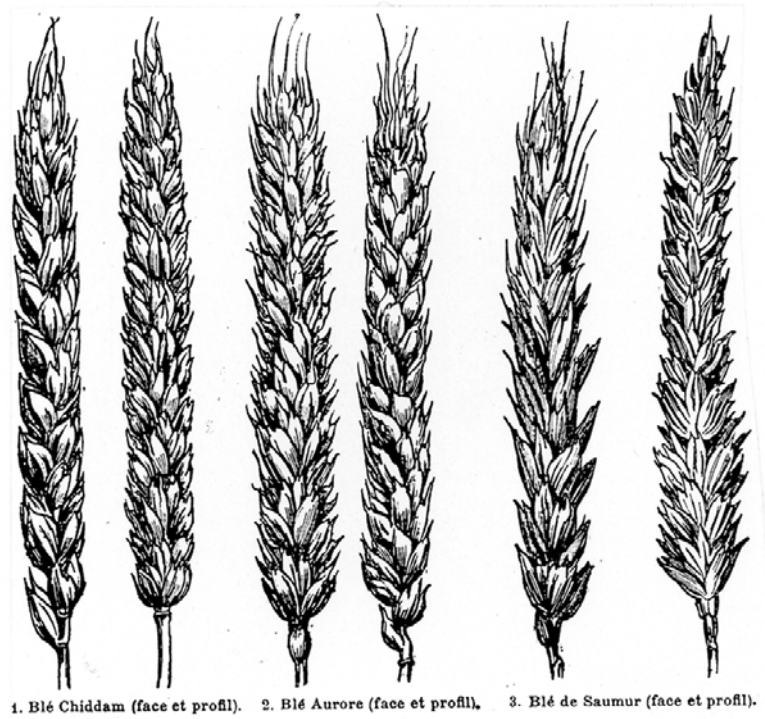


FIG. 599. — Variétés de blés de printemps ou de mars.