

Savoir
faire

De la domestication à la transgénése

Évolution des outils pour l'amélioration des plantes

André Gallais



éditions
Quæ

De la domestication à la transgénèse

Évolution des outils
pour l'amélioration des plantes

André Gallais

Éditions Quæ

Collection *Savoir-faire*

Les déversoirs sur digues fluviales

G. Degoutte

2012, 184 p.

Production de canards

H. Pingel, G. Guy, E. Baéza

2012, 270 p.

Nutrition et alimentation des chevaux

William Martin-Rosset, coord.

2012, 624 p.

Le Paraha peue ou *Platax orbicularis*

Biologie, pêche, aquaculture et marché

Éric Gasset, Georges Remoissenet

2011, 64 p.

L'ombrine ocellée (*Sciaenops ocellatus*)

Biologie, pêche, aquaculture et marché

Jean-Claude Falguière

2011, 144 p.

Méthodes de création de variétés en amélioration des plantes

André Gallais

2011, 286 p.

Histologie illustrée du poisson

Franck Genten, Eddy Terwinghe, André Danguy

2011, 505 p., édition numérique

Éditions Quæ

RD 10, 78026 Versailles Cedex, France

© Éditions Quæ, 2013

ISBN 978-2-7592-1911-7

ISSN 1952-1251

Le Code de la propriété intellectuelle interdit la photocopie à usage collectif sans autorisation des ayants droit. Le non-respect de cette disposition met en danger l'édition, notamment scientifique, et est sanctionné pénalement. Toute reproduction, même partielle, du présent ouvrage est interdite sans autorisation du Centre français d'exploitation du droit de copie (CFC), 20 rue des Grands-Augustins, Paris 6^e.

Sommaire

Avant-propos	9
Remerciements	13
Chapitre 1. De la domestication à la création variétale	15
Domestication des plantes	15
Évolution des populations cultivées	19
Homogénéisation des populations cultivées.....	19
Intérêt de l'homogénéité.....	20
Bases génétiques des progrès réalisés	22
Différents types de variétés	23
Variétés populations	23
Variétés lignées.....	23
Variétés hybrides	23
Variétés synthétiques	24
Variétés clones.....	25
Outils de sélection.....	26
Principe des méthodes de sélection pour les caractères complexes	27
L'amélioration des plantes est du génie génétique	27
Place des outils à la disposition du sélectionneur	29
Évolution des méthodes de sélection	31
Chapitre 2. Outils et méthodes de la sélection phénotypique	33
Effet des systèmes de reproduction sur la valeur moyenne et la variation génétique d'une population	33
Effet de la panmixie sur la valeur moyenne et la variation génétique....	34
Effet de la consanguinité sur la valeur moyenne et la variation génétique	36
Effets de l'hybridation après consanguinité sur la valeur moyenne et la variation génétique	40
Bilan des effets des systèmes de reproduction.....	42

Modification de la fréquence génique dans les populations par la sélection	42
Introduction à la sélection récurrente	42
Amélioration des populations pour leur valeur propre	44
Limites de l'amélioration des populations.....	47
Développement de variétés et récurrence de la sélection.....	47
Autofécondation et sélection généalogique :	
le développement de lignées pures	48
Développement de variétés hybrides entre lignées pures	53
Sélection de variétés synthétiques	61
Sélection de variétés clones.....	63
Transfert de gènes par rétrocroisement.....	65
Principes du rétrocroisement	65
Déroulement d'un programme de rétrocroisement phénotypique.....	68
Évolution de l'isogénicité au cours des rétrocroisements successifs	68
Bilan de la méthode du rétrocroisement	70
Outils non génétiques de la sélection phénotypique	70
Dispositifs expérimentaux et analyse statistique.....	70
Mécanisation de l'expérimentation et phénotypage à grand débit	71
Utilisation du temps en sélection phénotypique	72
Intérêt et limites de la sélection phénotypique	72
Chapitre 3. Manipulation du nombre de chromosomes	
et échanges de gènes entre espèces, par croisement	75
Niveaux de ploïdie chez les plantes	75
Définitions et terminologie	75
Origine des polyploïdes naturels.....	77
Le doublement du nombre de chromosomes	79
Effet mitoclasique de certaines substances	79
Effets du doublement chromosomique.....	79
Utilisation du doublement chromosomique en amélioration des plantes.....	80
Création d'espèces allopolyploïdes.....	82
Resynthèse d'espèces allopolyploïdes existantes.....	83
Synthèse d'espèces allopolyploïdes nouvelles grâce au doublement chromosomique	84
Allopolyploïdisation de génomes autopolyploïdes et fixation de l'hétérosis	86
Manipulation des chromosomes au niveau intraspécifique.....	87
Développement et utilisation des monosomiques	88

Développement et utilisation des nullisomiques	88
Développement et utilisation des lignées de substitution intervariétale	89
Transfert de gènes par croisement entre espèces plus ou moins éloignées...	90
Rétrocroisement avec une espèce différente	90
Utilisation d'espèces ponts pour le croisement de deux espèces.....	91
Développement et utilisation de lignées d'addition interspécifiques.....	92
Développement de lignées de substitution interspécifiques	93
Problème de la recombinaison dans les croisements interspécifiques ...	94
Extraction d'un génome d'une espèce allopolyploïde.....	94
Utilisation de l'hybridation interspécifique en amélioration des plantes	95
Haplodiploïdisation	99
Haploïdes spontanés produits par parthénogenèse haploïde	99
Méthodes d'induction de l'haploïdie	101
Étape du doublement chromosomique dans l'haplodiploïdisation	104
Bilan et intérêt de l'haplodiploïdisation	105
Chapitre 4. Manipulation des cytoplasmes.....	107
Obtention de stérilités mâles cytoplasmiques par croisements interspécifiques.....	107
Transfert de cytoplasmes ou de noyaux.....	108
Échanges d'organites cytoplasmiques par fusion de protoplastes	109
Autres utilisations de la fusion de protoplastes en amélioration des plantes.....	110
Transfert de gènes dans le génome des organites cytoplasmiques.....	111
Chapitre 5. Cartographie génétique et sélection assistée par marqueurs.....	113
Marqueurs moléculaires et cartographie génétique.....	113
Marqueurs moléculaires	113
Cartographie génétique	115
Détection de QTL et génétique d'association	115
Détection de QTL	115
Génétique d'association.....	117
Apports des marqueurs pour la sélection	117
Rétrocroisement assisté par marqueurs	117
Rétrocroisement assisté par marqueurs pour le transfert de gènes.....	117
Rétrocroisement assisté par marqueurs pour le transfert de segments chromosomiques	120

Sélection récurrente assistée par marqueurs pour des caractères quantitatifs	121
Principe de la prédiction des valeurs génétiques par les marqueurs moléculaires	122
Sélection récurrente combinée « phénotype + marqueurs »	123
Sélection récurrente sur marqueurs seuls avec détection de QTL	123
Augmentation de l'efficacité de la sélection assistée par marqueurs	125
Évolution de la sélection grâce aux marqueurs moléculaires	128
Chapitre 6. Création d'une nouvelle variabilité génétique	129
Mutagenèse	129
Définition	129
Mutagenèse génique spontanée	130
Mutagenèse génique induite, ou artificielle.....	130
Transgénèse	137
Définition	137
Nature des gènes introduits	138
Méthodes de transformation	139
Détection des plantes transformées.....	142
Site d'insertion et expression du gène	142
La transgénèse en amélioration des plantes	143
Conclusion sur la transgénèse.....	146
Conclusion générale	147
Annexe. Quelques notions de génétique et d'amélioration des plantes pour mieux comprendre	149
Notions de génétique	149
Les constituants cellulaires et leur rôle	149
Gènes et allèles	150
Génotype, homozygotie et hétérozygotie	150
Notion de dominance et de récessivité.....	151
Le passage du gène au caractère	151
Notions de génétique des populations	151
Population	151
Fréquence d'un génotype.....	151
Fréquence d'un allèle.....	152
Structure d'une population panmictique	152
Notions de génétique quantitative	153
Valeur phénotypique et valeur génotypique.....	153

La détection de QTL.....	153
Systemes de reproduction chez les plantes.....	155
Le phénomène d'hétérosis	155
Le mécanisme de la superdominance.....	156
Le mécanisme de la dominance des gènes favorables.....	156
Pseudosuperdominance	157
Hétérosis infixable et hétérosis fixable.....	157
Références bibliographiques.....	159
Glossaire.....	165
Index	173

Avant-propos

L'amélioration génétique des plantes est aussi vieille que l'agriculture. Elle a débuté avec la domestication des plantes, de façon plus ou moins inconsciente, il y a environ 10 000 ans, lorsque l'homme est devenu agriculteur et qu'il a récolté des graines pour les ressemer. Mais elle n'a vraiment commencé à trouver ses bases scientifiques qu'avec les premiers travaux sur les lois de l'hérédité, dans la deuxième moitié du XIX^e siècle. À partir de cette période, son action a très vite conduit à développer des populations assez homogènes et reproductibles, appelées variétés. Il peut s'agir, selon les caractéristiques biologiques de l'espèce et certaines considérations socio-économiques, de variétés populations, de lignées, d'hybrides entre lignées, de variétés synthétiques, ou de clones. L'amélioration génétique des plantes est alors devenue la science et l'art de la création de variétés de mieux en mieux adaptées aux besoins de l'Homme. Il s'agit d'associer dans un même génotype ou groupe de génotypes, constituant la variété, le maximum d'allèles favorables. Par essence, l'amélioration est donc du génie génétique, au sens large du terme. Dans cet ouvrage, nous voulons montrer qu'il y a continuité dans les objectifs des méthodes et des outils utilisés, de la domestication à la transgénèse, mais que ceux-ci apportent une puissance de plus en plus grande.

Pendant toute une période, allant du début de la domestication jusqu'au milieu du XIX^e siècle, la sélection était empirique, portant essentiellement sur des populations. À partir de la formulation par Louis de Vilmorin, en 1856, de la sélection sur descendance, la sélection va devenir plus raisonnée. Cette idée, puis celle de Shull en 1908, introduisant le concept de variété hybride, ont complètement changé la conception de la sélection. La sélection au sein de chaque population s'est développée sur des bases scientifiques, et la voie à la création de variétés génétiquement homogènes était ouverte, voie qui est celle de l'amélioration des plantes aujourd'hui. Les méthodes pour la création de ces variétés ont été imaginées il y a maintenant un siècle, voire un peu plus, mais les outils qu'elles mettent en œuvre se sont diversifiés et ont profondément évolué, parallèlement aux connaissances biologiques.

Ainsi, après la mise en évidence de l'existence des chromosomes, support de l'hérédité, par Morgan en 1935, l'action sur le niveau de ploïdie, par le biais du doublement chromosomique, a été un premier outil pour générer ou utiliser une variabilité nouvelle. Il a été beaucoup utilisé pour faciliter les échanges de gènes entre espèces ; nous verrons que de nombreuses variétés de blé ou de tomate ont ainsi reçu des gènes d'espèces sauvages, transférés par des méthodes relevant d'une

certaine transgénèse avant la lettre. Plus récemment même, en combinaison avec l'hybridation interspécifique, cet outil a été utilisé pour créer des espèces nouvelles, comme le triticales¹. Une autre « manipulation² » du niveau de ploïdie s'est beaucoup développée en amélioration des plantes : c'est l'obtention d'individus homozygotes à partir de cellules reproductrices haploïdes.

Après la deuxième guerre mondiale, les travaux sur la mutagenèse se sont développés, avec la découverte de nouveaux agents mutagènes ayant une action plus ponctuelle que les rayons X, dont l'effet mutagène était déjà connu dès le début du xx^e siècle. Cet outil apporte une variabilité génétique nouvelle, en créant des allèles qui n'existent pas naturellement dans le matériel à la disposition du sélectionneur. Il s'agit d'une intervention au niveau du gène, mais cette intervention se fait purement au hasard : on crée une variabilité et ensuite on trie. De nombreuses variétés cultivées (plusieurs milliers dans le monde) ont bénéficié de l'apport de cet outil. Avec l'évolution des outils, une mutagenèse dirigée apparaît aujourd'hui.

À partir de 1950, les travaux de biologie moléculaire qui se sont beaucoup développés avec les études sur l'ADN ont conduit à deux types d'outils, apparus dans les années quatre-vingt : le marquage moléculaire du génome et la transgénèse. Le marquage moléculaire dense du génome a ouvert la voie à une véritable construction de génotypes ; il permet de faire de mieux en mieux ce que le sélectionneur a toujours voulu faire, à savoir réunir dans un même génotype, la variété, le maximum d'allèles favorables. Quant à la transgénèse, elle permet un transfert très rapide d'un gène d'une espèce dans le génome d'une autre espèce, malgré une distance génétique souvent très grande entre les espèces, ce qui apporte une variabilité génétique nouvelle et l'espoir, avec la transgénèse dirigée, de l'élaboration de génotypes gène à gène.

Dans cet ouvrage, nous présentons d'abord les outils de la sélection phénotypique, correspondant à la première forme de l'amélioration dirigée des plantes. Ces outils sont présentés volontairement de façon assez simple, pour montrer comment ils agissent et pourquoi ils peuvent être considérés comme des outils de génie génétique au sens large. Nous partons de l'amélioration des populations pour leur valeur propre, puis nous montrons ce que la création variétale apporte. Ensuite nous présentons les applications de la manipulation au niveau des chromosomes : doublement chromosomique, échanges de gènes entre espèces et haplodiploïdisation. C'est l'occasion de rappeler de « vieux » outils, issus de la cytogénétique³, sans doute un peu oubliés, qui ont été utilisés pour l'introgession de gènes d'espèces éloignées dans le génome des espèces cultivées et qui ont beaucoup apporté à

1. C'est en 1982 que la première variété de triticales, Clercal, a été inscrite au catalogue officiel des variétés. Les premiers travaux sur les triticales ont commencé vers 1960.

2. Dans cet ouvrage nous utilisons volontairement ce terme, qui ne doit pas être vu uniquement avec son sens péjoratif, mais qui signifie ici « intervention de la main de l'Homme », comme dans le sens du mot anglais *manipulation*.

3. Étude *in situ*, dans la cellule, des variations des chromosomes (nombre, structure, anomalies, caryotype) au niveau intra et interspécifique.

l'amélioration de certaines espèces. Puis nous introduisons la sélection assistée par marqueurs, qui laisse de moins en moins de part au hasard dans la réassociation des gènes non allèles. Nous terminons par deux outils qui apportent une variabilité génétique nouvelle, la mutagenèse et la transgénèse. La mutagenèse apporte des caractères nouveaux en modifiant les gènes⁴ déjà présents dans un génotype. La transgénèse, outil symbole du génie génétique au sens strict, apporte à la fois des caractères nouveaux de façon ciblée et la possibilité de leur transfert rapide. Les progrès ne sont sans doute pas finis, par exemple avec le développement de la mutagenèse et de la transgénèse dirigées.

Cet ouvrage veut s'adresser à toute personne ayant une certaine culture en biologie, surtout en génétique, et qui veut mieux comprendre comment l'amélioration des plantes agit sur les informations génétiques qu'elles portent. Pour cela, tous les aspects trop théoriques ont été éliminés, une annexe rappelle les bases génétiques essentielles pour mieux comprendre certains développements et un glossaire assez étoffé est donné. Les principales méthodes de sélection sont présentées par des schémas assez simples. Mais cet ouvrage s'adresse aussi aux techniciens et ingénieurs de la sélection ainsi qu'aux étudiants, enseignants et chercheurs en amélioration des plantes.

4. En fait ce sont les allèles à un locus qui sont modifiés.

Remerciements

J'adresse ma gratitude aux lecteurs de tout ou parties du manuscrit et à tous ceux avec qui j'ai échangé. Joseph Jahier et André Charrier ont relu la partie concernant les croisements interspécifiques et l'échange de gènes entre espèces. Pierre Devaux a revu la partie sur l'haplodiploïdisation et Georges Pelletier s'est penché sur le chapitre concernant la mutagenèse et la transgénèse. Yves Lespinasse et Alain Cadic ont eu la gentillesse de répondre à mes nombreuses questions sur la mutagenèse chez les plantes à multiplication végétative. Michel Bernard et Michel Rousset ont bien voulu accepter la lourde tâche de relecture de l'ensemble du manuscrit et me faire part des imperfections du texte, tant sur le fond que sur la forme ; j'ai essayé de tenir compte le plus possible de leurs observations.

Tous mes remerciements aussi à ceux qui ont bien voulu me fournir quelques photos pour illustrer cet ouvrage : Alain Cadic, Pierre Devaux, Yves Lespinasse, Georges Pelletier.

1

De la domestication à la création variétale

L'amélioration génétique des plantes peut être définie comme la modification de certains caractères des plantes pour qu'elles répondent de mieux en mieux aux besoins de l'Homme. Elle a commencé avec leur domestication et s'est poursuivie essentiellement à partir de la fin du XIX^e siècle par l'amélioration dirigée des plantes, intégrant de plus en plus dans ses méthodes et ses outils les progrès des connaissances. Aujourd'hui, l'amélioration génétique des plantes est devenue la science et l'art de la création de variétés ayant des caractères bien définis. Elle pourrait être considérée comme un prolongement de la domestication et être incluse dans la domestication au sens large. Nous préférons toutefois bien distinguer dans ce qui suit, la domestication au sens strict, forme d'adaptation plus ou moins inconsciente par l'Homme des plantes à ses besoins, et l'amélioration dirigée des plantes, qui met en œuvre des méthodes et des outils particuliers, s'appuyant sur la génétique. Dans le cadre de cet ouvrage le but n'est pas de montrer les conditions de la domestication, mais plutôt de montrer comment la domestication a agi. Aussi, bien qu'il s'agisse d'un long processus, sa base est très simple d'un point de vue génétique, ce qui explique, dans ce qui suit, le faible développement de cette première étape de la sélection des plantes au sens large.

Domestication des plantes

La domestication des plantes a débuté au néolithique, il y a environ 10 000 ans, lorsque l'Homme est passé de l'état nomade, vivant de la cueillette et de la chasse, à l'état sédentaire, vivant d'une certaine agriculture, grâce au semis des graines récoltées et aux soins apportés aux plantes pendant leur développement et jusqu'à leur récolte.

Tant que l'Homme vivait de la cueillette, les populations végétales sauvages n'étaient pas affectées par son intervention. Les graines qui échappaient à la récolte contribuaient à la génération suivante. Au sein de ces populations sauvages, la sélection naturelle a favorisé tous les caractères qui augmentent les chances d'une plante de laisser des descendants à la génération suivante. Ont été sélectionnées en particulier les plantes présentant un égrenage spontané, des mécanismes favorisant la dispersion des graines, des graines protégées, voire dormantes, avec une hétérogénéité

de maturation sur la plante (souvent associée au tallage, chez les graminées, à la ramification des tiges, chez les dicotylédones, ou à une croissance indéterminée). Avec le passage à l'agriculture, ce sont les graines récoltées par l'Homme qui sont ressemées pour la culture suivante. La sélection naturelle intervient toujours, mais dans des conditions écologiques différentes de celles de l'état sauvage. De plus, au moment de la récolte, voire au moment du semis, sont favorisées les plantes ayant des caractères facilitant la récolte et maximisant cette récolte en une seule fois (homogénéité de maturation), sans égrenage spontané, avec des grains nus pour les céréales. Il y a eu aussi une autre forme de sélection à l'intérieur des populations, les agriculteurs ne ressemant que les grains qu'ils ont appréciés pour différents caractères. C'est ainsi que la domestication a eu une action sur la composition chimique des grains (goût des graines ou des pâtes faites avec ces graines, fermentescibilité des pâtes de céréales...). C'est la succession des cycles de semis et de récolte pendant des milliers de générations qui a retenu des mutations conduisant aux types de plantes actuellement cultivées (Figure 1.1). Nous verrons que ce processus correspond en fait à une forme de sélection récurrente sur le phénotype (sélection massale, voir p. 45).

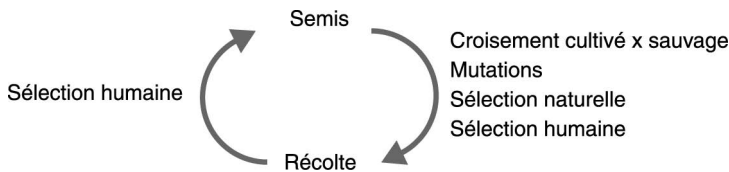


Figure 1.1. Illustration de la domestication comme mode de sélection.

À chaque génération, chez les espèces à fécondation croisée, il y a intercroisement naturel entre les formes cultivées retenues mais celles-ci peuvent aussi être pollinisées par les formes sauvages ; la sélection naturelle qui s'exerce au niveau du champ cultivé et les choix faits par l'Homme peuvent alors retenir à certains locus des allèles favorables (dont ceux issus de nouvelles mutations), à condition qu'ils aient un effet assez fort sur le phénotype.

Le résultat de cette forme de sélection a été une modification de la morphologie et de la physiologie des plantes, avec souvent une augmentation de la dominance apicale⁵. Ainsi, chez le maïs, les mutants entraînant une floraison groupée (disparition du tallage et de la ramification de la tige), sans désarticulation du rachis à maturité, avec des grains nus, et donnant le maximum de grains en une seule récolte, ont été favorisés. Le tableau 1.1 récapitule les différences essentielles entre un maïs sauvage et un maïs domestiqué. Un épi de maïs d'aujourd'hui possède entre 300 et 400 grains, alors qu'un épi de son ancêtre, la téosinte, ne présente que 6 à 10 grains (Photo 2). Cependant, en conditions de culture en plantes isolées, le nombre de grains produits par une plante de téosinte, portant de nombreuses

5. Prééminence du bourgeon terminal sur les bourgeons axillaires.

tiges et de nombreux épis par tige, peut être bien supérieur à celui produit par une plante de maïs, qui n'a qu'une tige et souvent un seul épi par tige.

Cette évolution décrite pour le maïs est assez générale. Dans le cas du sorgho et du mil on constate aussi une réduction, voire une disparition, du tallage et une augmentation de la taille de l'inflorescence. Des inflorescences de mil domestiqué (chandelles) peuvent mesurer jusqu'à deux mètres de long, contre dix centimètres, voire moins, chez l'ancêtre sauvage. Pour le blé et les autres céréales à paille, l'homogénéité de maturation a été obtenue par la sélection de plantes ayant un tallage limité à un moment donné et présentant un développement synchrone des talles. La même évolution peut être observée chez les espèces dicotylédones⁶. Ainsi, chez le tournesol, l'effet de la domestication a été remarquable au niveau de la taille de l'inflorescence : des populations domestiquées ont une seule tige et un très gros capitule alors que les populations sauvages ont une tige très ramifiée et de nombreux petits capitules. Chez les légumineuses (haricot, soja...), le fait majeur est la sélection de plantes avec des gousses indéhiscents. Chez toutes les espèces cultivées pour leurs graines, la domestication a entraîné une augmentation de la taille des graines. Celle-ci est en partie le résultat d'une sélection naturelle dans le champ de l'agriculteur pour la vigueur de la plantule. De même, le caractère de dormance des graines a disparu.

Au cours de leur évolution, les plantes domestiquées ont en fait acquis des caractères opposés à ceux des populations sauvages. Elles sont devenues souvent dépendantes de l'Homme pour leur survie : ainsi le maïs et le blé d'aujourd'hui ne sont plus adaptés à l'état sauvage ; abandonnés dans la nature, ils sont condamnés à disparaître.

Tableau 1.1. Différences essentielles entre le maïs sauvage et le maïs cultivé (Photos 1 et 2).

Maïs sauvage	Maïs cultivé
Tiges nombreuses, ramifiées	Tige unique non ramifiée
Nombreux petits épis	Un ou deux gros épis
Rachis désarticulé à maturité	Rachis soudé, condensé
Grain protégé par une cupule	Grain nu

Du point de vue génétique, compte tenu de forts effets aléatoires du milieu, la sélection pendant la domestication a surtout affecté la fréquence des gènes ayant un effet assez fort sur le phénotype, comme ceux modifiant la morphologie ou la physiologie des plantes. Il s'agit en fait d'une forme de sélection sur le phénotype (dite massale) dont nous verrons les limites pour des caractères quantitatifs affectés par le milieu (voir p. 44). Les études génétiques des différences entre une plante sauvage et une plante cultivée, dans le cas des céréales, montrent effectivement

6. Ensemble des plantes formant des fleurs et ayant des embryons à deux cotylédons.

que la domestication a agi sur relativement peu de gènes majeurs, c'est à dire des gènes à effets forts. Ainsi, de façon simplifiée, on peut dire que seulement cinq gènes ou groupes de gènes différencient, du point de vue de la morphologie, l'ancêtre du maïs, la téosinte, et le maïs actuel : une mutation du gène *tb1* (*tb* pour *teosinte branched*) transforme la téosinte en une plante à une tige⁷ ; une mutation du gène *tga1* (*tga* pour *teosinte glume architecture*) supprime le caractère « vêtu » du grain ; une mutation *Ab* supprime le caractère désarticulé de l'épi et une autre mutation *Tr* fait passer l'épi de deux rangs à plus de deux rangs. Après ces changements qualitatifs, relatifs à la morphologie et à la physiologie, le processus de domestication a continué et a retenu des gènes à effets quantitatifs, augmentant le nombre de rangs et le nombre de grains par rangs ainsi que la taille des grains. Les fouilles archéologiques montrent bien le passage de l'épi de téosinte qui mesurait de l'ordre de deux à trois centimètres il y a 7 000 ans, à celui du maïs qui mesurait environ sept centimètres 2 000 ans plus tard et près de dix centimètres au début de l'ère chrétienne.

Cette évolution des populations cultivées s'est faite par une pression de la sélection naturelle au cours de leur culture, avec l'alternance entre semis et récolte, et par la sélection par l'Homme avec, pour les plantes où la fécondation croisée est présente, des échanges entre les populations sauvages et les populations cultivées. Ces échanges étaient source de variabilité génétique et au cours du temps ce sont les allèles ou arrangements d'allèles favorables à la domestication qui ont été sélectionnés (Figure 1.1). Chez les céréales à fécondation croisée (maïs, mil), la domestication a même conduit à une organisation génétique particulière, telle que certaines de ces mutations sélectionnées sont situées sur le même chromosome, très proches les unes des autres, afin d'assurer une certaine stabilité de la forme domestiquée, malgré les croisements avec la forme sauvage (Pernès, 1983). En revanche, chez les plantes autogames (qui s'autofécondent naturellement), une telle organisation ne s'est pas toujours mise en place, l'autogamie assurant une certaine stabilité des associations de gènes créées par la domestication. Enfin, il faut noter que, selon les espèces, il peut y avoir eu un ou plusieurs événements de domestication. Cela fait encore l'objet de recherches.

Par rapport au nombre total d'espèces végétales (environ 250 000), les espèces retenues par l'Homme sont en fait en nombre très réduit. Au total environ 350 à 400 espèces (plantes de grande culture, plantes légumières, plantes textiles, plantes fruitières) ont été domestiquées. Mais cela se réduit à environ 80 si on ne considère que les plantes de grande culture et les plantes légumières, et seulement une dizaine d'espèces « nourrissent » le monde : blé, maïs, riz, sorgho, mil, orge, haricot, arachide, soja, patate douce, manioc, pomme de terre, auxquelles on peut ajouter deux plantes industrielles, la betterave à sucre et la canne à sucre (Harlan, 1975). En fait, n'ont été domestiquées que les espèces présentant des prédispositions à la domestication, par leur utilité ou attrait immédiat, et aussi par l'existence de mutations entraînant des caractères intéressants pour l'Homme ou favorables

7. Les fouilles archéologiques montrent que ce mutant était déjà présent dès 4 000 avant JC.