

Les flux de gènes et leur impact sur la structure de la diversité génétique. Le cas des prairies

J. Ronfort¹, E. Jenczewski², M.H. Muller¹

Parce qu'ils jouent un rôle majeur dans l'organisation de la diversité génétique à différentes échelles spatiales, les flux de gènes constituent un facteur évolutif majeur, au même titre que la sélection, la dérive génétique ou la mutation. Quels sont les facteurs qui interviennent ? Peut-on évaluer leur impact sur la diversité génétique ?

RÉSUMÉ

Dans le cas des prairies et pour les espèces fourragères, s'intéresser aux flux de gènes nécessite d'aborder divers niveaux : (i) l'échelle intrapopulation parce que les peuplements ont une durée de vie pluri-annuelle, autorisant une reproduction sexuée et donc une évolution génétique du peuplement lui-même, et (ii) les différentes situations de flux géniques interpopulations (cultivé/sauvage mais aussi sauvage/cultivé, voire cultivé/cultivé). Nous présentons ici différents résultats issus des modèles de génétique des populations, permettant de faire des prédictions sur l'impact des flux de gènes sur la diversité génétique des prairies et des cultures fourragères. Une compilation de résultats issus de l'analyse de populations sauvages ou de zones de contact sauvage/cultivé est ensuite proposée et utilisée pour faire des prédictions sur les structures génétiques et les flux de gènes attendus dans les prairies.

MOTS CLÉS

Evolution, luzerne, *Medicago sativa*, population naturelle, ressources génétiques, variabilité génétique.

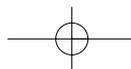
KEY-WORDS

Evolution, genetic resources, genetic variation, lucerne, *Medicago sativa*, natural population.

AUTEURS

1 : UMR DGPC Equipe "Connaissance et gestion de la diversité des plantes cultivées", Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes, INRA, Domaine de Melgueil, F-34130 Mauguio ; ronfort@ensam.inra.fr

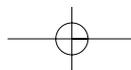
2 : Unité mixte de recherche ENSAR-INRA, Amélioration des Plantes et Biotechnologies végétales, INRA, Station de Génétique et d'Amélioration des Plantes, BP 29, F-35653 Le Rheu cedex.



Introduction

Le terme de “flux de gènes” (ou “flux génique” ; en anglais *gene flow*) est généralement employé pour désigner le passage efficace de gènes d’une population dans une autre (FUTUYAMA, 1998). Il peut également s’appliquer aux échanges de gènes entre individus au sein d’une même population. Les flux géniques ont généralement lieu au sein d’une même espèce, bien que différents exemples de flux de gènes interspécifiques existent (ARNOLD, 1997). Dans tous ces cas, ils jouent un rôle majeur dans l’organisation spatiale de la diversité génétique et représentent à ce titre une force évolutive importante. Chez les plantes, **les flux de gènes** résultent de la pollinisation, de la dispersion des graines et, éventuellement, de la dispersion de propagules ou d’organes végétatifs. Les modalités de dispersion des graines et du pollen dépendent de nombreux paramètres, certains liés à la biologie de l’espèce, d’autres aux caractéristiques environnementales inhérentes aux sites et aux populations concernées. Appréhender les flux de gènes nécessite donc des études au cas par cas pour chaque espèce. L’étude des modalités de flux géniques chez les plantes cultivées est relativement récente et concerne principalement i) la détermination de la distance minimale à respecter entre champs cultivés pour éviter que leurs plantes n’échangent du pollen et ii) l’analyse des possibilités de flux de gènes depuis les champs cultivés vers les formes sauvages apparentées, présentes dans le milieu naturel. Au cours des dernières années, ces études se sont intensifiées pour évaluer les risques liés à la culture de plantes transgéniques (JENCZEWSKI *et al.*, 2003 ; ELLSTRAND, 2003).

Les plantes présentes au sein des prairies et des cultures fourragères ont des caractéristiques particulières par rapport aux espèces de grandes cultures. Une de ces caractéristiques est qu’une prairie ou une culture fourragère est généralement exploitée sur plusieurs années, ce qui autorise différents événements de reproduction sexuée (production de pollen, ressemis) ou végétative au sein des peuplements. On peut donc s’interroger sur l’importance de cette dynamique sur l’évolution au cours du temps des caractéristiques génétiques et phénotypiques des peuplements. Par ailleurs, contrairement au maïs, au colza, ou au tournesol dont les formes sauvages ne sont pas présentes naturellement en Europe, les zones de diversification primaire ou secondaire de la plupart des plantes fourragères sont méditerranéennes ou plus largement européennes. Cette caractéristique, associée à la pérennité des prairies et zones de cultures fourragères, contribue à l’existence de **nombreuses zones de sympatrie entre formes sauvages et cultivées** (présence de formes spontanées d’espèces cultivées dans les prairies naturelles, les parcours...) parfois persistantes pendant plusieurs années. La plupart des espèces fourragères appartiennent par ailleurs à des complexes d’espèces au sein desquels les barrières de fertilité sont rarement étanches (complexes *Festulolium* ou *Medicago sativa-falcata*), renforçant encore la fréquence des échanges possibles entre compartiments sauvage et cultivé. Enfin, pour de nombreuses plantes fourragères (par exemple *Dactylis glomerata*, *Festuca arundinacea*, *Medicago sativa*), plusieurs niveaux de ploïdie coexistent au sein de la même espèce. Ce phénomène nécessite

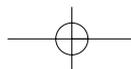


de s'interroger sur le rôle que peut jouer la ploïdie dans les échanges de gènes entre individus. Ainsi, au-delà des possibilités de flux au sein même des populations exploitées, **les plantes fourragères pourraient être l'objet d'importants échanges géniques : entre populations cultivées, depuis les formes cultivées vers les formes sauvages, mais aussi des formes sauvages vers les formes cultivées.** Peu de données issues de populations cultivées sont cependant disponibles aujourd'hui pour évaluer l'importance de ces échanges dans ces différentes situations. De nombreux modèles de génétique des populations ont été réalisés. Ils permettent de comprendre les conséquences des flux de gènes sur l'organisation de la diversité à différentes échelles spatiales. Ces modèles seront repris succinctement dans une première partie. La deuxième partie présentera les principaux facteurs qui déterminent l'intensité des flux géniques, et les appliquera au cas des peuplements fourragers. Le cas particulier des flux de gènes entre populations sera ensuite considéré à travers le bilan de travaux réalisés sur la luzerne pérenne (*Medicago sativa*) et en reprenant différentes données issues de la littérature.

1. Généralités sur les flux de gènes

Parce qu'ils jouent un rôle majeur dans l'organisation de la diversité génétique à différentes échelles spatiales (individu, population, sous-espèce), les flux de gènes représentent **un facteur évolutif majeur**, au même titre que la sélection, la dérive génétique ou la mutation. Des modèles mathématiques permettent de prédire l'impact des flux de gènes sur l'organisation spatiale de la diversité et leur interaction avec d'autres forces évolutives. L'effet principal des flux de gènes est **l'homogénéisation des fréquences alléliques entre les populations** : plus le flux de gènes entre deux populations est important, plus les populations sont attendues similaires (mêmes allèles présents, mêmes fréquences alléliques). On dit qu'elles sont peu différenciées. Cet effet est capable de compenser, voire surpasser, l'effet de la dérive génétique (variation aléatoire des fréquences alléliques entre générations due à la taille finie des populations). En effet, dans un ensemble de populations isolées les unes des autres, la dérive, seule, tend à fixer différents allèles dans différentes populations. Des flux de gènes récurrents, de l'ordre de un individu échangé par génération ou plus, vont suffire à éviter la fixation de différents allèles neutres à un locus donné entre ces populations. Une conséquence importante de cette interaction dérive/migration est que l'organisation spatiale de la diversité estimée à l'aide de marqueurs génétiques supposés neutres permet de mesurer indirectement l'importance des flux de gènes entre ces populations. Par exemple, l'indice de fixation F_{ST} défini par W_{RIGHT} (1969), quantifie les différences de fréquences alléliques entre populations et renseigne sur l'importance du produit $N.m$ (où N est la taille de la population et m le taux de migrants).

L'interaction avec la sélection naturelle est plus complexe. Des pressions de sélection favorisant différents allèles dans différentes localités pourront conduire à une différenciation adaptative locale si les différences de performances sont suffisamment fortes par rapport



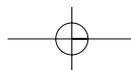
aux échanges de migrants. Ceci signifie que, pour des pressions de sélection moyennes, **les flux géniques peuvent s'opposer à la mise en place d'adaptations locales**. Cependant, contrairement à la migration qui affecte l'ensemble du génome, la sélection agit uniquement sur les gènes soumis à la sélection et leur voisinage direct (locus liés physiquement). La sélection constitue alors une barrière aux flux géniques pour certaines régions du génome (SLATKIN, 1987). Dans les interactions considérées ci-dessus, les flux de gènes apparaissent principalement comme une contrainte, limitant la différenciation entre populations et la mise en place d'adaptations locales. Dans son modèle d'adaptation (*Shifting balance theory*), WRIGHT (1930) a cependant mis en avant l'idée que la migration pouvait également être à l'origine d'une évolution génétique. Les mouvements d'individus entre populations constituent en effet le moyen le plus simple permettant à de nouvelles adaptations de se répandre dans d'autres populations, voire à l'ensemble de l'espèce.

L'impact des flux géniques au sein d'une population est globalement le même qu'entre différentes populations. Il est cependant plus difficile à observer et à mesurer, en particulier dans des populations continues. Pour déterminer comment se font les échanges de gènes à l'intérieur d'une population, la méthode la plus classiquement utilisée consiste à comparer les fréquences génotypiques observées dans la population par rapport à celles attendues en panmixie, c'est-à-dire, si tous les individus se croisent au hasard dans la population. Sous l'hypothèse de panmixie, les fréquences génotypiques attendues à un locus biallélique (deux allèles A et a, en fréquence p et q dans la population) sont $p^2 : 2pq : q^2$ pour les génotypes AA, Aa et aa respectivement. Un écart à cette distribution est attendu si l'espèce est autogame ou si la dispersion du pollen et/ou des graines est limitée à de faibles distances. Dans ce deuxième cas, la population présente une structure spatiale en sous-populations contenant des individus plus apparentés entre eux qu'ils ne le sont avec les individus des autres sous-populations. On parle d'effet Wahlund. La statistique FST peut également être utilisée pour quantifier cette subdivision.

2. Paramètres et facteurs déterminant l'importance des flux de gènes

■ Autogamie ou allogamie

Le système de reproduction d'une espèce est un paramètre important à considérer lorsque l'on s'intéresse aux flux de gènes. Chez une espèce allogame, le pollen et les graines vont participer à la dispersion des gènes au sein de la population. A l'inverse, chez une espèce présentant un fort taux d'autofécondation, on peut penser que la dispersion efficace résulte principalement de la dispersion des graines. A cette différence dans les voies de dispersion des gamètes s'ajoute le fait que le ratio pollen/ovule (par fleur) est en moyenne plus faible chez les espèces autogames que chez les espèces allogames. Ce taux varie entre 5 chez les espèces cléistogames et 6 000 chez les espèces pour lesquelles l'allogamie est obligatoire. Ces différences ont



Les flux de gènes et leur impact sur la diversité génétique

des conséquences importantes sur l'organisation génétique de la diversité au sein de ces espèces. Un résultat très général est que **les populations d'espèces autogames sont plus fortement subdivisées** (BONNIN *et al.*, 2001) **et plus différenciées** les unes des autres **que les populations d'espèces allogames** (tableau 1). Néanmoins, la plupart des espèces sont au moins partiellement allogames, et même les espèces considérées comme très autogames présentent des taux d'allogamie résiduelle. C'est le cas pour le blé, allogame dans 0,5 à 5% des cas. Ce résidu d'allogamie peut jouer un rôle important sur l'organisation de la diversité. A l'inverse, chez les espèces allogames, le taux d'allogamie varie suivant l'espèce et les conditions de pollinisation, en particulier le climat et la disponibilité en pollinisateurs.

TABEAU 1 : Relation entre la structure génétique des populations et différents facteurs écologiques ou génétiques. La diversité intrapopulation est quantifiée par l'indice de diversité H_e ; la différenciation est mesurée entre populations (d'après HAMRICK et GODT, 1990 ; LOVELESS et HAMRICK, 1984 ; écart type entre parenthèses).

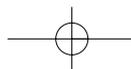
TABLE 1 : Relationship between the genetic structure of populations and various ecological or genetic factors. The diversity within a population is quantified by the diversity index H_e ; the differentiation is measured among populations (after HAMRICK and GODT, 1990 ; LOVELESS and HAMRICK, 1984 ; standard deviations between brackets).

Facteur écologique ou génétique	Nombre d'études	Diversité intrapopulation	Différenciation (F_{ST})
Système de reproduction			
- Autogamie	78	0,149 (0,016)	0,510 (0,035)
- Allogamie	258	0,250 (0,011)	0,165 (0,010)
- Mixte	48	0,174 (0,044)	0,243 (0,059)
Mode de reproduction			
- Sexué	352	0,229 (0,007)	0,225 (0,013)
- Sexué / Végétatif	54	0,236 (0,018)	0,213 (0,027)
Mécanisme de pollinisation			
- Entomophilie	124	0,243 (0,010)	0,197 (0,017)
- Anémophilie	134	0,259 (0,011)	0,099 (0,012)
Dispersion des graines			
- Gravité	161	0,207 (0,011)	0,277 (0,021)
- Vent	121	0,241 (0,011)	0,143 (0,020)
- Explosion de l'inflorescence	23	0,217 (0,023)	0,243 (0,048)
- Animaux	18	0,243 (0,063)	0,398 (0,129)
Pérennité			
- Annualité (herbacées)	146	0,200 (0,012)	0,357 (0,024)
- Pérennité (herbacées)	119	0,222 (0,013)	0,233 (0,019)

■ Flux de gènes par le pollen

L'importance des flux de gènes par pollinisation dépend bien évidemment de la distance spatiale qui sépare les individus donneurs et récepteurs de pollen. Chez la plupart des espèces végétales étudiées, il apparaît que **la majorité du pollen est dispersée à proximité immédiate de la plante source** (de l'ordre de 1 à 15 mètres selon les espèces) et que les événements à plus longue distance (entre 50 et 1 000 mètres, ou plus) sont rares par rapport aux premiers. La courbe de dispersion correspondante est dite leptokurtique. **Les événements de dispersion à longue distance**, s'ils sont en général rares, sont cependant difficilement prédictibles et souvent beaucoup plus difficiles à mesurer. Dans la plupart des cas étudiés, les distances de dispersion maximales observées correspondent aux distances maximales qui ont pu être considérées. Enfin, ces événements à longue distance peuvent avoir des conséquences biologiques importantes, notamment s'ils permettent des flux de gènes entre populations. Ils **ne doivent donc pas être négligés**.

Un autre paramètre important de la pollinisation est **le mode de transport du pollen**. Deux vecteurs de pollen principaux existent chez les plantes : le vent, on parle alors de dispersion anémophile, et les



insectes, caractérisant la dispersion entomophile. Ces vecteurs sont associés à des types de pollen différents. En effet, les grains de pollen des plantes anémophiles sont légers, secs et de petite dimension (d'un diamètre compris entre 15 et 50 μ). Ils sont transportés par petits groupes ou individuellement. En revanche, les grains de pollen des plantes entomophiles sont souvent de grande taille (d'un diamètre compris entre 3 et 200 μ , lourds et ont tendance à s'agglomérer. Leur enveloppe externe, l'exine, renferme des composants biochimiques qui facilitent leur adhérence au corps des insectes. **La pollinisation par le vent concerne** environ 10% des espèces des plantes à graines dont d'importantes espèces agricoles comme **les graminées allogames** (maïs, seigle, graminées prairiales). La fécondation est aléatoire et dépend de la direction du vent. De ce fait, l'anémophilie s'accompagne d'un important gaspillage de pollen. Les espèces anémophiles se sont adaptées en produisant du pollen en excès. Plusieurs centaines de milliers à plusieurs millions de grains de pollen sont produits par chaque plante chez les graminées de grande taille comme le seigle, le maïs ou la fétuque. Les grains de pollen de certaines plantes anémophiles peuvent parcourir plusieurs centaines de kilomètres. Le pollen remonte en effet très haut dans l'atmosphère et retombe à très longue distance.

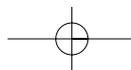
La pollinisation entomophile est essentiellement due aux insectes de l'ordre des hyménoptères, et en particulier les aculéates (ou porte-aiguillon) incluant les abeilles, les guêpes et les bourdons. A elles seules, les abeilles assurent la pollinisation de plus de 50% des espèces entomophiles. Les flux de gènes chez les plantes entomophiles dépendent de nombreux facteurs dont la densité locale de plantes disponibles (qui influe sur le comportement de butinage de l'insecte), et les caractéristiques florales de la population (attractivité des fleurs disponibles). Ces critères varient beaucoup suivant les insectes et suivant les groupes végétaux.

Anémophilie et entomophilie conduisent toutes les deux à des courbes de dispersion de type leptokurtique. Une analyse comparative de la structure génétique des populations d'espèces anémophiles *versus* entomophiles montre cependant que **la dispersion par le vent conduit en moyenne à des populations moins différenciées que la dispersion par les insectes** (tableau 1). Ce résultat peut être expliqué par le comportement de butinage des insectes favorisant sous certaines conditions (notamment en cas de faible densité) la pollinisation de proche en proche entre plantes adjacentes.

■ Flux de gènes par les graines

Alors que la dispersion du pollen se fait uniquement dans l'espace, la dispersion des graines autorise une dimension supplémentaire : le temps. Les graines peuvent en effet survivre dans le sol où elles constituent un réservoir de gènes susceptibles de s'exprimer après plusieurs années. Ainsi, des graines de colza peuvent survivre jusqu'à 10 ans dans le sol et donner ultérieurement des repousses.

L'étude des flux de gènes par les graines est plus difficile compte tenu de la complexité des facteurs qui influent sur leur dispersion spatio-temporelle, tels que le génotype ou le transport par les machines



Les flux de gènes et leur impact sur la diversité génétique

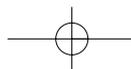
agricoles. Des études disponibles, il ressort néanmoins que les courbes de dispersion spatiales des graines sont à peu près similaires à celle du pollen, la dispersion à courte distance étant prépondérante et les événements à longue distance (parfois même à très longue distance) plus variables. Bien qu'elle soit prépondérante chez les espèces autogames, **la part des flux de gènes due à la dispersion des graines est généralement faible par rapport à la dispersion du pollen.** Par exemple, chez *Chamaecrista fasciculata*, une légumineuse à pollinisation entomophile, la dispersion par les graines représente moins de 10% des flux de gènes au sein des populations (FENSTER, 1991b). Chez cette même espèce, des études ont montré que l'encombrement spatial lié au couvert végétal des prairies limite la distance de dissémination des graines (FENSTER, 1991a) : en milieu fermé, plus de 85% des graines sont dispersées au pied de la plante mère contre 50% seulement en milieu ouvert. Comme dans le cas du pollen, le transport des graines peut être dû à différents agents : certaines graines, plutôt lourdes subissent simplement la gravité ; pour d'autres espèces, des mécanismes particuliers ont été mis en place : graines ou fruits ailés permettant une dispersion par le vent, inflorescences explosives permettant une dispersion à plus grande distance, présence d'épines sur les fruits permettant un transport par les animaux. Parmi ces différents mécanismes, la présence d'ailes ou de plumeaux et les inflorescences explosives conduisent aux populations les moins structurées (tableau 1). En milieu naturel, on peut donc penser que ces mécanismes autorisent des flux de gènes à plus grandes distances et plus aléatoires.

La dispersion dans le temps est plus difficile à appréhender.

On distingue trois grands types de semences : les semences macrobiotiques, de longévité supérieure à 15 ans, les semences mésobiotiques, de longévité comprise entre 3 et 15 ans, et les semences microbiotiques de longévité inférieure à 3 ans. Les légumineuses, dont les semences sont macrobiotiques, peuvent persister jusqu'à 40 ans dans le sol et on a retrouvé des graines de *Lupinus arcticus* âgées de 10 000 ans. Pour de nombreuses espèces cultivées, cette dimension temporelle pose le problème des repousses qui peuvent apparaître après plusieurs années dans les zones de culture. Dans le cas des prairies pérennes, elle permet la mise en place d'une banque de graines et le chevauchement de différentes générations au sein d'une population. Peu d'études mesurant l'effet de la dispersion temporelle des graines sur la structure génétique des populations sont disponibles. Des travaux théoriques récents suggèrent cependant que la coexistence de différentes 'cohortes' ou générations de plantes ne devrait pas créer d'importants écarts à la panmixie au sein des populations (VITALIS *et al.*, 2004).

■ Rôle du recrutement

Si les graines et le pollen permettent une dispersion des gènes dans l'espace et éventuellement dans le temps, **le flux de gènes efficace va encore dépendre de l'efficacité de la pollinisation et de l'établissement des individus issus de ces flux.** Différentes études ont mesuré l'effet de la distance séparant les parents sur la production de graines, la germination des graines et la survie des plantules. Dans certains cas, il a pu être observé que des descendants issus de croisements entre différents voisinages présentaient une vigueur



plus importante que les descendants issus de croisement intra-voisinage (FENSTER, 1991b). Ce résultat peut être interprété comme la conséquence des croisements consanguins qui ont lieu au sein d'un voisinage. Dans d'autres situations, les descendants de croisements à grande distance se sont révélés les moins vigoureux, suggérant des pressions de sélection variables dans l'espace et réduisant ainsi les possibilités de flux de gènes.

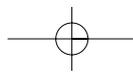
■ Bilan et attendus pour les prairies

Les espèces fourragères, présentes au sein des prairies ou cultures fourragères, **sont pour la plupart des espèces allogames** capables pour certaines de se reproduire de façon végétative (production de stolons ou tallage). Comme la plupart des graminées, **les graminées fourragères** (dactyle, brome, fétuque, agrostis) **présentent une pollinisation anémophile**, permettant une dispersion du pollen à grande distance, tandis que **les légumineuses fourragères sont plutôt entomophiles** (luzerne, trèfle, lotier). Bien que peu de données soient disponibles sur les caractéristiques spécifiques des flux géniques chez ces espèces, leurs caractéristiques biologiques suggèrent d'importantes capacités d'échanges de gènes à l'échelle des populations et/ou des prairies. L'analyse de l'organisation de la diversité génétique pour des marqueurs neutres chez *Medicago sativa* a permis de vérifier que les populations naturelles de cette espèce, de même que les populations cultivées, ne s'écartent pas des attendus en panmixie. Ceci suggère qu'au sein de ces populations, les échanges de gènes entre individus ne sont pas limités spatialement et se font effectivement au hasard. *Medicago sativa* est une espèce entomophile et les autres espèces fourragères, notamment les graminées, sont pour la plupart anémophiles. **On s'attend donc à ce que les populations d'espèces fourragères soient peu structurées spatialement et contiennent une importante diversité.** Deux caractéristiques pourraient cependant créer un écart à la panmixie à l'échelle intrapopulation : la reproduction végétative (qui crée des groupes d'individus apparentés localement, mais voir tableau 1) et une dispersion limitée des graines. L'importance de ce dernier point dépend du rôle de la dispersion des graines dans les flux géniques. On peut penser qu'en couvert dense, son rôle risque d'être limité.

3. Flux de gènes entre populations : quels attendus pour les plantes fourragères ?

■ Facteurs régissant les flux géniques entre populations

Les facteurs déterminant l'importance des flux de gènes entre deux populations sont les mêmes que ceux évoqués précédemment. Des facteurs supplémentaires vont cependant avoir une importance à cette échelle, notamment : l'existence de barrières géographiques et la taille relative de la population source par rapport à la population réceptrice. La plupart des études visant à mesurer l'importance des flux de gènes entre populations sauvages et cultivées d'une même

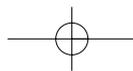


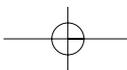
Les flux de gènes et leur impact sur la diversité génétique

espèce ont montré que les tailles généralement très importantes des surfaces cultivées par rapport aux populations naturelles avoisinantes étaient à l'origine de flux de gènes asymétriques, le flux "cultivé vers sauvage" étant prépondérant (ELLSTRAND, 2003). De nombreuses expériences ont maintenant été réalisées pour mesurer l'intensité des flux de gènes entre les formes cultivées et leurs formes sauvages apparentées. Ces études sont classiquement fondées sur l'analyse des échanges entre une population cultivée entourée d'une ou plusieurs formes sauvages. Dans ces dispositifs, les plantes centrales portent en général un allèle diagnostic absent du compartiment sauvage. Cet allèle est utilisé pour repérer, dans les descendances des formes sauvages, la proportion de flux géniques en provenance du compartiment cultivé. Les données issues de telles expériences montrent d'importantes variations dans l'intensité des flux de gènes et les distances de dispersion. Globalement, sur 19 études de ce type réalisées (concernant 12 espèces cultivées différentes), 16 ont conclu à des possibilités de flux géniques d'intensité variable mais représentant généralement plus de 1% des descendances étudiées et dépassant, dans 9 cas, les 30% (ELLSTRAND, 2003). Ceci suggère que la différenciation génétique mise en place au cours de la domestication puis de la sélection moderne n'a pas été suffisante pour que se mettent en place des barrières génétiques aux flux de gènes entre les formes sauvages et les formes cultivées. Des études indirectes, basées sur l'analyse des différenciations sauvage/cultivé à l'aide de marqueurs neutres, ont montré que **la coexistence de formes sauvages et cultivées conduit de façon générale à des flux de gènes entre les deux compartiments** (JENCZEWSKI *et al.*, 1998, 1999 ; BOUDRY *et al.*, 1993). La luzerne cultivée (*Medicago sativa*) a fait l'objet d'une telle étude et permet de mieux comprendre l'importance des flux de gènes entre les formes sauvages et cultivées chez les espèces fourragères.

■ Flux de gènes entre formes sauvages et cultivées : le cas de *Medicago sativa*

Medicago sativa appartient à un complexe d'espèces diploïdes et autotétraploïdes interfertiles, toutes pérennes et allogames. Bien que le pourtour méditerranéen ait fait l'objet d'importantes campagnes de prospection (PROSPERI *et al.*, 1989), la péninsule ibérique apparaît comme la seule région, outre le Croissant fertile, où coexistent aujourd'hui d'importants compartiments sauvages, sub-spontanés et spontanés de l'espèce (*Medicago sativa ssp.*). Le morphotype sauvage espagnol se caractérise par un port prostré et la présence de rhizomes qui le distinguent nettement de la forme cultivée (JENCZEWSKI *et al.*, 1998). **Malgré cette forte différenciation morphologique, la différenciation entre les deux compartiments, estimée à l'aide de marqueurs neutres, est très faible** (différenciation de quelques pour cent : JENCZEWSKI *et al.*, 1998, 1999 ; MULLER *et al.*, 2001), en particulier dans les grandes zones de production fourragère et dans les zones de production de semences. Les deux compartiments étant interfertiles et leur floraison au moins pour partie synchrones, cette faible différenciation génétique entre les deux compartiments a pu être interprétée comme la conséquence d'importants flux de gènes récents entre les formes sauvages et cultivées en





J. Ronfort et al.

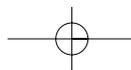
Espagne. Un résultat intéressant de cette étude est que **les flux de gènes depuis le compartiment cultivé vers le compartiment sauvage sont en partie liés à la présence d'échappés de culture dans le milieu naturel** (MULLER *et al.*, 2001 : dispersion de graines naturellement ou par les machines agricoles ; semis direct de plantes de type cultivé pour l'enherbement des bords de route). De ces flux de gènes, il résulte que la diversité nucléaire et cytoplasmique des populations naturelles est largement modifiée dans les zones de contact sauvage/cultivé. Comme attendu du fait de l'effet homogénéisant des flux géniques, la diversité génétique du compartiment sauvage est réduite par rapport aux populations naturelles plus isolées du compartiment cultivé (JENCZEWSKI *et al.*, 1998). Parce que ces formes sauvages espagnoles constituent un réservoir de diversité phénotypique relativement riche, il serait important de pouvoir limiter l'importance de ces flux de gènes en provenance du compartiment cultivé. La fréquence des zones de contact entre les deux formes réduit cependant les possibilités d'intervention. D'autres formes sauvages capables de s'hybrider avec *M. sativa* existent en Europe, notamment *Medicago falcata*. Des formes hybrides *falcata/sativa* sont régulièrement observées et constituent un autre exemple de l'importance des flux de gènes vers les populations naturelles dans les zones de production de luzerne.

Généralisation

Les résultats présentés ici montrent que certaines caractéristiques des plantes fourragères (pratiques culturales, utilisation dans des milieux "semi-naturels", appartenance à des complexes d'espèces interfertiles, allogamie préférentielle, pérennité) créent une situation de flux de gènes "privilégiés" à l'échelle interpopulation. Parmi les autres résultats notables concernant les flux de gènes interpopulations chez les espèces fourragères, WATRUD *et al.* (2004) ont récemment montré l'existence de flux géniques jusqu'à une distance de 21 km chez *Agrostis stolonifera* L. (espèce allogame, anémophile, utilisée principalement pour l'enherbement des aires de golf). Ces flux de gènes mettaient en œuvre des croisements intraspécifiques mais aussi interspécifiques et même intergénériques. Excepté en situations de pression de sélection particulièrement fortes contre les "gènes cultivés", on s'attend donc à trouver d'importants niveaux de diversité et une faible structure génétique spatiale entre les populations d'espèces fourragères, qu'elles soient cultivées ou naturelles, ainsi qu'une faible différenciation sauvage/cultivé, en particulier dans les zones de sympatrie entre les deux formes.

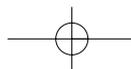
Intervention présentée aux Journées de l'A.F.P.F.,
"Génétique et prairies",
les 15 et 16 mars 2005.

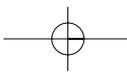




RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARNOLD M.L. (1997) : "Natural hybridization and evolution", *Oxford Series in Ecology and Evolution*, Oxford University Press.
- BONNIN I., RONFORT J., WOZNIAK F., OLIVIERI I. (2001) : "Spatial effects and rare out-crossing events in *Medicago truncatula* (Fabaceae)", *Molecular Ecology*, 10, 1371-1384.
- BOUDRY P., MÖRCHEN M., SAUMITOU LAPRADE P., VERNET P., VAN DIJK H. (1993) : "The origin and evolution of weed beets : consequences for the breeding and release of herbicide-resistance transgenic sugar beets", *Theoretical and Applied Genetics*, 87, 471-478.
- FENSTER C.B. (1991a) : "Gene flow in *chamaecrista fasciculata* (Leguminosae). I. Gene dispersal", *Evolution*, 45 : 398-409.
- FENSTER C.B. (1991b) : "Gene flow in *chamaecrista fasciculata* (Leguminosae). II. Gene establishment", *Evolution*, 45 : 410-422.
- ELLSTRAND N.C. (2003) : *Dangerous liaisons ? When cultivated plants mate with their wild relatives*, The John Hopkins University Press, Baltimore & London.
- FUTUYAMA D. (1998) : *Evolutionary Biology*, Sunderland, Sinauer, 3rd edition.
- HAMRICK J.L., GODT M.J. (1990) : "Allozyme diversity in plant species", *Plant population genetics, breeding and genetic resources*, Brown A.H.D., Clegg M.T., Kahler A.L. & Weir B.S. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.
- JENCZEWSKI E., ANGEVAIN M., CHARRIER A., GÉNIER G., RONFORT J., PROSPERI J.M. (1998) : "Contrasting patterns of genetic diversity in neutral markers and agromorphological traits in wild and cultivated populations of *Medicago sativa* L. from Spain", *Genetic, Selection, Evolution*, 30 : S103-S120.
- JENCZEWSKI E., PROSPERI J.M., RONFORT J. (1999) : "Evidence for gene flow between wild and cultivated *Medicago sativa* (Leguminosae) based on allozyme markers and quantitative traits", *American J.I of Botany*, 86 :677-687.
- JENCZEWSKI E.; RONFORT J.; CHEVRE A.M. (2003) : "Crop-to-wild gene flow, introgression and possible fitness effects of transgenes", *Environmental Biosafety Research*, 2 (1) : 9-24.
- LOVELESS M.D., HAMRICK J.L. (1984) : "Ecological determinants of genetic structure in plant populations", *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15:65-95.
- MULLER M.H., BALSERA C., GÉNIER G., PROSPERI J.M., ROUSSEL S., SANTONI S., SOUDIÈRE O., TAUZIN D., VABRE M., RONFORT J. (2001) : "Mitochondrial DNA diversity and phenotypic variation in wild and cultivated populations of *Medicago sativa* : insights into the dynamics of contact zones between two related forms", *Genetics, Selection, Evolution*, 33 (Suppl.1) : S381-S398.
- PROSPERI J.M., DELGADO E.I., ANGEVAIN M. (1989) : "Prospection du genre *Medicago* en Espagne et au Portugal", *Plant Genetic Ressources Newsletters*, 78, 27-29.
- SLATKIN M. (1987) : "Gene flow and the geographic structure of natural populations", *Science*, 236, 787-792.
- VITALIS R., GLÉMIN S., OLIVIERI I. (2004) : "When Genes Go to Sleep: The Population Genetic Consequences of Seed Dormancy and Monocarpic Perenniality", *American Naturalist*, vol. 163, 295-311.
- WATRUD L.S., LEE E.H., FAIRBROTHER A., BURDICK C., REICHMAN J.R., BOLLMAN M., STORM M., KING G., VAN DE WATER P.K. (2004) : "Evidence for landscape-level, pollen mediated gene flow from genetically modified creeping bentgrass with CP4 EPSPS as a marker", *Proc. National Acad of Sciences*, 101, 14533-14538.
- WRIGHT S. (1969) : *Evolution and the genetics of populations. The theory of gene frequencies*, volume 2, The University of Chicago Press, Chicago, London.





J. Ronfort et al.

SUMMARY

Gene flows and their impact on the structure of genetic diversity. The case of grasslands

Gene flows play a major part in the organization of genetic diversity at different spatial scales, together with selection, genetic drift, or mutations. In the case of grasslands and of forage crops, two different approaches are necessary for the study of the gene flows : i) within populations, since the swards have a duration of several years and hence are subject to sexual reproduction and the ensuing genetic evolution, ii) among different populations, where gene flows occur (from cultivated to wild plants, but also from wild to cultivated plants, and even between cultivated plants). We present here various results from models based on population genetics, giving predictions on the impact of gene flows on the genetic diversity of grasslands and of forage crops. We propose also a compilation of results from the analysis of wild populations and of contact zones between wild plants and crops ; these results make it possible to make predictions on the gene flows and the genetic structures expected in the grasslands.

