

Décembre 2014
volume n° 4 / numéro n° 2
www.agronomie.asso.fr

Agronomie

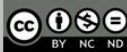
environnement & sociétés

La revue de l'association française d'agronomie



Variétés et systèmes de culture

Quelle co-évolution ? Quelles implications pour l'agronomie et la génétique ?



Agronomie, Environnement & Sociétés est une revue à comité de lecture et en accès libre éditée par l'Association Française d'Agronomie (AFA) sous le numéro ISSN 1775-4240. Plus d'informations www.agronomie.asso.fr/aes. L'AFA est une association à but non lucratif qui publie des travaux en accès libre.

Les articles sont publiés sous la licence Creative Commons 2.0. La citation ou la reproduction de tout article doit mentionner son titre, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue AE&S et de son URL, ainsi que la date de publication.

Associer des variétés pour maîtriser les maladies et stabiliser la production

Mixing cultivars to control diseases and stabilize crop production

Tiphaine VIDAL^{ab} - Christophe GIGOT^{abc}
Makram BELHAJ FRAJ^d - Marc LECONTE^b
Laurent HUBER^a - Sébastien SAINT-JEAN^a
Claude DE VALLAVIEILLE-POPE^{b*}

^aUMR ECOSYS, INRA, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, 78850 Thiverval-Grignon, France

^bUMR BIOGER, INRA, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, 78850 Thiverval-Grignon, France

^cAdresse actuelle : Quantitative Biology and Epidemiology Lab Plant Pathology Department - University of California - Davis CA 95616 - États-Unis

^dInternational Center for Biosaline Agriculture (ICBA) - Academic City - Al Ruwayah - PO Box 14660 - Dubai - United Arab Emirates

*Auteur correspondant : claude.pope@versailles.inra.fr

Résumé

L'association variétale – c'est-à-dire l'association de différentes variétés d'une même espèce simultanément au sein d'une parcelle agricole – offre la possibilité de diversifier les traits de résistance aux maladies fongiques et les caractéristiques agronomiques des plantes. Bien conçues, les associations variétales permettent ainsi de mieux maîtriser les maladies et de stabiliser la quantité (rendement) et la qualité (par ex. taux de protéines) de la production. Les résultats expérimentaux montrent que l'efficacité réelle des associations dépend fortement de certains facteurs clés tels que les conditions climatiques, la pression de maladies et les modes de dispersion des agents pathogènes. L'utilisation conjointe des expérimentations au champ et de la modélisation permet d'appréhender leur fonctionnement, et notamment les détails des mécanismes impliqués. L'optimisation de la conception des associations (nombre de variétés, choix des variétés selon leurs gènes de résistances majeurs et quantitatifs et d'autres traits, proportions et agencement de ces variétés) doit tenir compte des attentes et de l'environnement de production.

Mots-clés

Association variétale, maîtrise des maladies, stabilité des rendements, conception des associations.

Abstract

Using cultivar mixture makes it possible to bring more diversity at the field scale regarding disease resistance and agronomic traits. When correctly designed and managed, cultivar mixtures can improve disease control and stabilize production for both quantity (yield) and quality (e.g. protein content). Concerning disease control, experimental results show that the efficiency of cultivar mixtures depends on different factors such as climatic

conditions, pathogen pressure and pathogen dispersal gradient. Combining experimental and modeling approaches make it possible to better understand cultivar mixture functioning and mechanisms that are involved and therefore improve mixture design and optimization. A special attention is also given to criteria that must

be considered – such as the number, the characteristics, the proportions and the spatial organization of the cultivars – in order to design mixtures that will meet users' expectations.

Key-words

Cultivar mixture, disease control, yield stability, mixture design.

Introduction

La gestion de la diversité génétique dans les systèmes cultivés permet de tamponner les effets des aléas environnementaux sur les cultures dus aux stress biotiques et abiotiques et aux hétérogénéités du sol de la parcelle (Wolfe *et al.*, 2000). Cette approche est particulièrement pertinente dans le contexte actuel d'évolutions climatiques (Pautasso *et al.*, 2012). Elle permet de combiner des caractéristiques intéressantes et complémentaires de plusieurs génotypes. L'introduction d'un certain niveau de diversité génétique dans les systèmes cultivés peut, sous certaines conditions, favoriser la stabilité de la quantité et de la qualité de la production et réduire la propagation des maladies (par ex. Huang *et al.*, 2012). Cela pourrait donc aider à réduire la dépendance aux intrants, en particulier les fertilisants et les produits phytosanitaires. À plus long terme, nous pouvons escompter que le recours à ce type de pratiques se traduise par un ralentissement de l'érosion de l'efficacité des moyens de lutte conventionnels tels que la sélection variétale et l'emploi de produits phytosanitaires (Finckh et Wolfe, 2006), qui a tendance à s'accroître ces dernières années (de Vallavieille-Pope *et al.*, 2012 ; Leroux et Walker, 2011).

Dans un système agricole, la diversification peut se concevoir à différentes échelles de temps et d'espace, de la succession des cultures sur une même parcelle à la culture simultanée de différentes variétés ou espèces à l'échelle du paysage (Papaix *et al.*, 2011) ou de la parcelle (Pelzer *et al.*, 2012). Nous nous limitons ici au cas des associations variétales dans la parcelle (de Vallavieille-Pope *et al.*, 2006) qui présente généralement l'avantage de ne demander que peu de modifications du système agricole en place. Les associations variétales sont par ailleurs considérées comme relativement faciles à mettre en œuvre et à faire évoluer (Kerhornou, 2013).

Cependant, malgré le réel potentiel des associations de variétés, leur emploi est restreint par la modification de certaines pratiques nécessaires en particulier dans la préparation du semis, de diverses contraintes de valorisation par la meunerie et de réglementation pour l'inscription variétale et pour la vente de la récolte (Belhaj Fraj, 2003). Les processus d'évaluation des associations variétales à l'inscription nécessitent, d'une part, la distinction botanique de chacun des composants, et d'autre part, l'évaluation du rendement et de la qualité de l'association.

Par ailleurs, des différences importantes de comportement des associations variétales, notamment de rendement, ont été constatées selon les espèces (par ex. Kiaer *et al.*, 2009), les années (par ex. Li *et al.*, 2012), ou les environnements considérés (par ex. Dai *et al.*, 2012 ; Okonya et Maass, 2014). Toutefois, une synthèse portant sur les résultats d'une vingtaine de travaux menés sur des associations variétales de blé et d'orge, montre que les rendements sont en

moyenne supérieures de 2,7% dans les associations par rapport à la moyenne des variétés cultivées seules, avec une différence de -30 % à +100 % selon les expérimentations (Kiær *et al.*, 2009). La récapitulation de 12 études portant sur des associations variétales pour diverses cultures et maladies montre que les réductions de l'intensité des maladies obtenues expérimentalement sont également variables (Tableau 1).

La performance d'une association est fortement conditionnée par une conception adaptée, avec un choix de

variétés complémentaires, dans des proportions adéquates et tenant compte des contraintes environnementales. Les mécanismes mis en jeu dans les associations variétales ainsi que les règles de conception favorisant une bonne performance des associations sont aujourd'hui relativement bien connus. Ils sont présentés ci-dessous ainsi qu'un état des lieux des connaissances sur les associations variétales de diverses espèces s'appuyant sur des résultats expérimentaux récents et de nouvelles approches de modélisation.

Hôte	Maladie (Pathogène)	Type de dispersion	Variable étudiée	Réduction de la maladie*	Référence
Blé tendre	Septoriose (<i>Zyloseptoria tritici</i>)	Éolienne / pluviale	Sévérité	22 % (3-35 %)	Gigot <i>et al.</i> (2013a)
Blé tendre	Septoriose (<i>Zyloseptoria tritici</i>)	Éolienne / pluviale	Sévérité	-23 % (-156 % à +40 %)	Cowger et Mundt, (2002)
Blé d'hiver	Septoriose (<i>Zyloseptoria tritici</i>)	Éolienne / pluviale	Sévérité	29 % (26-33 %)	Mille <i>et al.</i> (2006)
Pommier	Tavelure (<i>Venturia inaequalis</i>)	Pluviale	Sévérité	42% (33-60 %)	Parisi <i>et al.</i> (2013)
Blé tendre	Rouille brune (<i>Puccinia triticina</i>)	Éolienne	Sévérité	20% (8-31 %)	Dai <i>et al.</i> (2012)
Orge	Oïdium (<i>Blumeria graminis</i>)	Éolienne	Sévérité	41% (18-77 %)	Newton et Guy (2011)
Blé	Rouille jaune (<i>Puccinia striiformis</i>)	Éolienne	Incidence et sévérité	9 % (-45 à +56 %)	Huang <i>et al.</i> (2011)
Riz	Pyriculariose (<i>Magnaporthe grisea</i>)	Éolienne	Sévérité	62 % (30-91 %)	Zhu <i>et al.</i> (2005)
Blé	Helminthosporiose du blé (<i>Pyrenophora tritici-repentis</i>)	Éolienne	Sévérité	21 % (7-56 %)	Cox <i>et al.</i> (2004)
Orge	Oïdium (<i>Blumeria graminis</i>)	Éolienne	Sévérité	40 % (5-74 %)	Newton <i>et al.</i> (2002)
Blé tendre	Strie céphalosporienne (<i>Cephalosporium gramineum</i>)	Tellurique	Incidence	-19 % (-220 à +68 %)	Mundt (2002a)

Tableau 1 : Exemples de réduction de maladies obtenues par l'usage d'associations de variétés. * : une valeur positive correspond à une réduction de l'intensité de maladie (effet positif de l'association). Une valeur négative signifie qu'une intensité plus importante de la maladie a été observée dans l'association par rapport à la moyenne des variétés cultivées seules (effet négatif).

Mécanismes mis en jeu

Il existe deux bénéfices majeurs des associations variétales : la stabilisation de la production et la maîtrise des maladies. S'ils sont présentés ci-après séparément, ces deux aspects sont liés- puisque la maîtrise des maladies – bénéfique très souvent recherché dans les associations variétales – contribue fortement à la stabilité de la production (y compris qualitative).

Stabilisation de la production

Il ressort de nombreuses études que les associations variétales stabilisent quasiment systématiquement les performances des cultures par rapport à leurs composants en culture monovariétale (Lee *et al.*, 2006 ; Mille *et al.*, 2006 ; Kiær *et al.*, 2009 ; Mengistu *et al.*, 2010 ; Vlachostergios *et al.*,

2011 ; Okonya et Maass, 2014 ; Zhou *et al.*, 2014). Les associations variétales se caractérisent par une capacité d'adaptation face à un environnement variable en fonction des années, des lieux et des pressions de maladies qui serait d'autant plus marquée que les variétés associées ont des caractéristiques agronomiques proches, mais des réponses aux stress environnementaux contrastées (Yachi et Loreau, 1999). Par exemple, il a été montré que des associations de variétés de blé d'hiver pouvaient permettre de mieux gérer les stress hydriques (Fang *et al.*, 2014). Belhaj Fraj (2003) a également mis en évidence que l'impact d'un stress hydrique sur le rendement de grandes parcelles de blé est plus faible dans une association variétale que pour la moyenne des variétés cultivées en peuplement monovariétal.

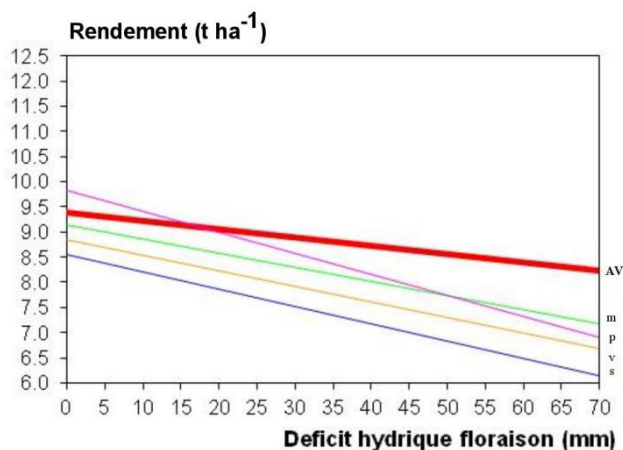


Figure 1 - Relations entre le rendement ($t \cdot ha^{-1}$) et le déficit hydrique pendant la floraison (mm) dans un réseau de 18 parcelles agricoles au nord de la France. Les pentes des courbes sont calculées à l'aide d'un modèle de régression factorielle utilisant le déficit hydrique comme covariable environnementale caractéristique de chaque parcelle agricole (AV, association variétale; m, cv. Malacca; s, cv. Somme; p, cv. Apache et v, cv. Virtuose) (adapté de Belhaj Fraj, 2013)

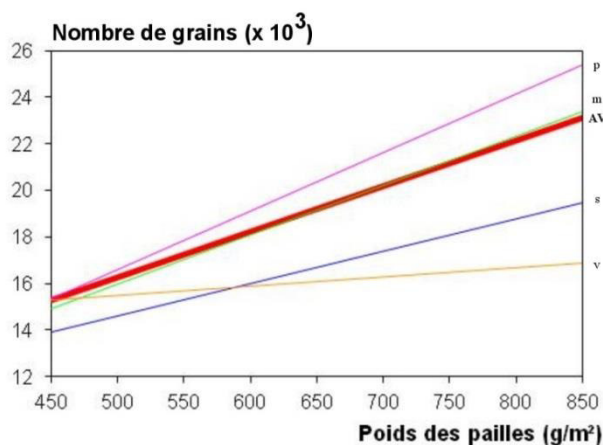


Figure 2 - Relation entre le nombre de grains par mètre carré ($\times 10^3$) et le poids des pailles (g/m^2) dans un réseau de 18 parcelles agricoles au nord de la France. Les pentes des courbes sont calculées à l'aide d'un modèle de régression factorielle utilisant le poids des pailles du cultivar Malacca révélateur des conditions du milieu comme covariable environnementale caractéristique de chaque parcelle agricole. Cette relation renseigne sur l'existence de stress pollinique et de fécondation corollaire avec la disponibilité des assimilats pour la remobilisation des parties végétatives vers les épis (AV, association variétale; m, cv. Malacca; s, cv. Somme; p, cv. Apache et v, cv. Virtuose) (adapté de Belhaj Fraj, 2013)

Deux mécanismes majeurs peuvent permettre d'expliquer la stabilité constatée dans des associations : la complémentarité et la compensation entre variétés. La complémentarité pourrait permettre une meilleure utilisation des ressources, par exemple du fait de zones d'exploration racinaire légèrement différentes ou d'architectures aériennes différentes comme cela est largement démontré dans le cas en associations interspécifiques (Li *et al.*, 2005). La compensation contribue à ce que des performances dégradées d'une variété suite à un stress soient compensées par le meilleur développement d'une autre variété moins sensible à ce stress. Au sein de l'association, la réponse différente des variétés aux stress peut être liée à un positionnement du cycle cultural

différent vis-à-vis de la période de stress. L'importance relative de ces mécanismes a été étudiée chez *Arabidopsis thaliana* ; la stabilité offerte par les associations de variétés reposerait davantage sur des interactions compensatrices que sur la complémentarité entre les composants (Creissen *et al.*, 2013). Les effets de compensation sont d'autant plus visibles que les niveaux de stress abiotiques dus à une température élevée et une carence nutritionnelle sont prononcés.

Ces effets de compensation sont fortement marqués dans le cas des céréales notamment grâce à leur aptitude au tallage. Par exemple pour le blé, le nombre d'épis du peuplement reste comparable pour des densités de semis différentes (Baccar, 2011). La contribution de chaque variété dans une association à la production totale de grains varie donc non seulement en fonction de la densité de semis de chaque variété mais aussi du développement de chacune d'entre elles. Quatre variétés de blé associées en proportions égales au semis (c'est-à-dire 25 % de chacune) peuvent présenter des variations de proportions de grains à la récolte s'échelonnant entre 15 et 37 % selon les variétés et les associations (Belhaj Fraj *et al.*, 2003b). Par ailleurs, Finckh et Mundt (1992) ont observé des différences entre les proportions de variétés de blé associées de 0 à 35 % entre le semis et la récolte. Dans le cas d'une espèce végétale ligneuse, le peuplier, la capacité des plants à coloniser les espaces vacants laissés par des plants morts est un critère important pour la réussite des associations de variétés (McCracken *et al.*, 2011).

Maîtrise des maladies

Un des principaux atouts des associations variétales est de permettre d'associer rapidement et facilement des facteurs de résistance complémentaires au sein d'une même parcelle en protégeant des variétés d'intérêt, sensibles à une maladie, par des plantes plus résistantes. On peut associer différents facteurs de résistance à une même maladie pour mieux gérer une maladie donnée, mais aussi des résistances à plusieurs maladies pour gérer simultanément plusieurs maladies au sein du peuplement. Par exemple, des lignées de blé sensibles à une souche locale de rouille jaune ont récemment montré une résistance partielle à une nouvelle souche de *Puccinia striiformis* présente en Europe depuis 2011, et réciproquement, la résistance de lignées partiellement résistantes vis-à-vis des anciennes souches a été contournée par la souche invasive (Sørensen *et al.*, 2014). L'utilisation conjointe de divers facteurs de résistance, grâce aux associations variétales est d'autant plus pertinente pour contrer rapidement l'émergence d'une nouvelle souche du pathogène.

La réduction de l'intensité de maladie dans les associations variétales repose sur plusieurs mécanismes importants. Les principaux sont les effets de dilution des plantes sensibles (Fig. 3), de barrière à la dispersion des spores (Fig. 3), et de l'induction de résistance par des souches non virulentes qui protège contre les souches virulentes (Calonnec *et al.*, 1996).

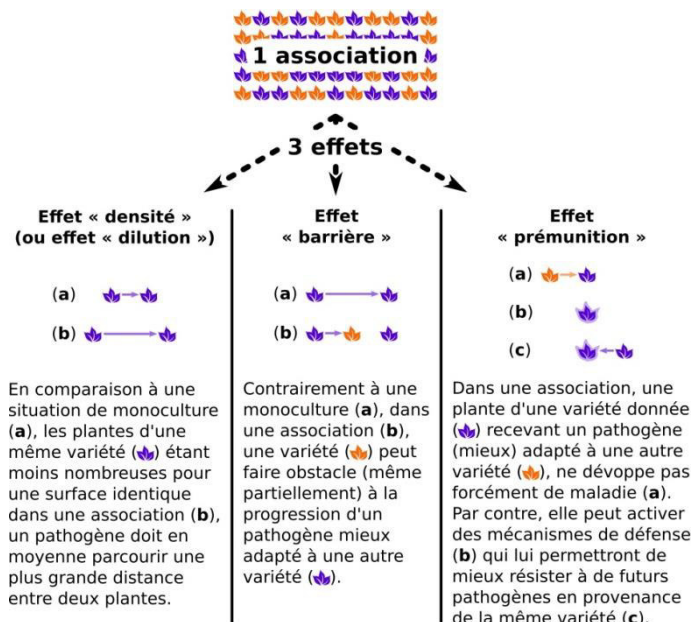


Figure 3 - Mécanismes impliqués dans la réduction des maladies en associations variétales

D'autres mécanismes, tels que la diversité accrue de la population pathogène, les interactions entre races de pathogènes (Lannou, 2001), ou encore la modification du micro-climat par une meilleure circulation de l'air dans une association de variétés de riz (Zhu *et al.*, 2005) peuvent également contribuer à la réduction du niveau de maladie dans les associations variétales (Finckh et Wolfe, 2006).

Par ailleurs, les caractéristiques du pathosystème modulent l'efficacité des associations variétales vis-à-vis des maladies (Garrett et Mundt, 1999). Quelques facteurs clés sont présentés ici : le nombre de générations du pathogène au cours du cycle cultural, la pression d'inoculum et le rapport d'échelles entre la taille de la plante hôte et la distance de dispersion du pathogène.

L'utilisation d'associations variétales est pertinente dans le cas de maladies polycycliques, pour lesquelles on observe plusieurs générations du pathogène au cours d'un cycle cultural. En effet, à chaque génération, une partie du nouvel inoculum est interceptée par des plantes résistantes et cause beaucoup moins de maladie que s'elle avait été interceptée par des plantes sensibles. Par rapport à la moyenne des cultures monovariétales, la réduction de l'impact de la maladie au sein de l'association a donc tendance à s'accroître au fur et à mesure des itérations des cycles épidémiques, au cours de la saison.

Le rôle de la pression d'inoculum est également souvent évoqué pour expliquer, au moins en partie, la variabilité des effets protecteurs des associations (Finckh *et al.*, 2000). Par exemple, Raboin *et al.* (2012) et Gigot *et al.* (2013a, 2013b) ne constatent aucune réduction de maladie lors d'années à forte pression phytoparasitaire en l'absence de traitement fongicide. En revanche, lorsque la pression est plus faible, on constate une réduction relative de la sévérité de maladie (Fig. 4), ainsi qu'un meilleur rendement de la variété sensible en association par rapport à la monoculture de cette même variété.

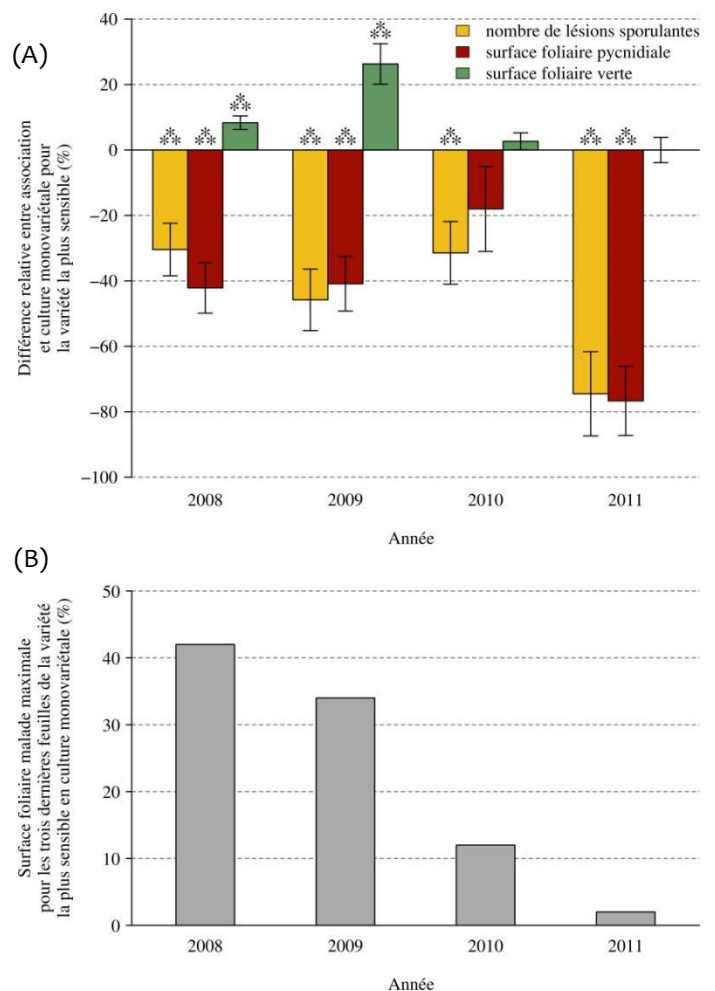


Figure 4 - (A) Différences relatives des aires sous les courbes de progression pour le nombre de lésions sporulantes, la surface foliaire pycnidiale et la surface foliaire verte de la variété de blé sensible à la septoriose entre l'association variétale (1 plante sensible pour 3 résistantes) et la culture monovariétale, pour 4 années classées par ordre décroissant de pression de maladie au printemps. L'intensité de maladie de la variété sensible en culture monovariétale permet d'appréhender la pression de septoriose des différents printemps. Valeurs moyennes (\pm erreurs standards) des 3 dernières feuilles, avec 4 répétitions par modalité. Le seuil de significativité de chaque valeur est évalué par un test de Student (***) : seuil à 1 % (adapté de Gigot *et al.*, 2013). (B) Surface foliaire malade maximale pour les trois dernières feuilles de la variété la plus sensible en culture monovariétale.

La relation entre les distances caractéristiques des différents modes de dispersion et les surfaces occupées par les plantes sensibles est également un critère essentiel (Fig. 5). L'effet protecteur de l'association est important lorsque l'échelle de dispersion permet aux plantes résistantes de jouer leur rôle de « barrière ». Une dispersion à courte distance, par éclaboussement par exemple (Huber *et al.*, 2006), sur un hôte de grande taille génère des niveaux élevés d'auto-infection ce qui a pour effet de réduire l'efficacité des associations variétales. C'est par exemple le cas de la maladie des taches noires des agrumes (Perryman *et al.*, 2014). La dispersion éolienne à grande distance augmente la probabilité de rencontrer une « barrière » sur la trajectoire. Par ailleurs elle génère majoritairement un processus de progression de la maladie par foyer, plus facilement freiné par la présence de plantes voisines résistantes (Sapoukhina *et al.*, 2010). Ainsi, de nombreuses références montrent l'efficacité des associations variétales de céréales vis-à-vis de maladies à dispersion éolienne telles

que les rouilles du blé ou l'oïdium de l'orge (par ex. Wolfe, 1985 ; Mundt, 2002b).

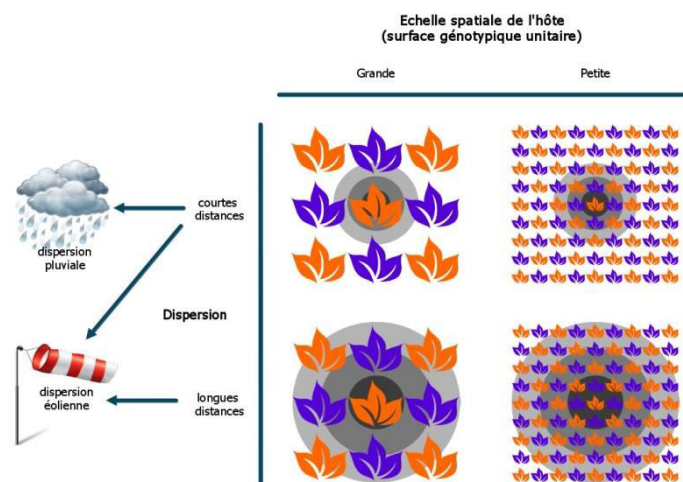


Figure 5 - Effet protecteur de l'association variétale en fonction du mode de dispersion du pathogène et de la taille de l'hôte (adapté de Garrett et Mundt, 1999)

Critères de constitution des associations variétales

L'efficacité des associations varie fortement en fonction de facteurs exposés précédemment. Ainsi, raisonner le choix variétal est déterminant pour la réussite de ce type de culture. Nous analysons les principaux critères devant être pris en compte ainsi que quelques éléments de réglementation.

Nombre de variétés

D'une manière générale, les bénéfices d'une association variétale augmentent avec le nombre de ses composants. En effet, plus le nombre de variétés est important, et plus la probabilité qu'au moins une des variétés s'adapte aux conditions de culture et aux différents stress est également élevée (Newton *et al.*, 2008). L'absence d'un effet protecteur au sein d'associations de variétés de blé, parfois observé, pourrait être liée au nombre limité de composants associés, comme c'est le cas pour les associations de deux composants (Dai *et al.*, 2012). Les associations de blé à trois variétés possèdent une plus grande plasticité face aux aléas environnementaux et un potentiel plus important pour l'amélioration de la qualité des farines que les associations de deux variétés (Zhou *et al.*, 2014). Newton *et al.* (1997, 2008) ont montré que le rendement augmente linéairement avec le nombre de variétés d'orge associées, variant entre 2 et 10 variétés. Par ailleurs, un modèle de génétique des populations montre que la sévérité de maladies dues à des pathogènes spécialisés diminue si l'on augmente le nombre de composants de l'association (Mikaberidze *et al.*, 2014). Dans le cas de cultures de peuplier, l'augmentation du nombre de composants au-delà de 10 variétés n'apporte pas de bénéfice évident (McCracken *et al.*, 2011).

Toutefois, l'augmentation du nombre de composants au-delà de 6 variétés, est souvent difficile à mettre en œuvre (Newton *et al.*, 2008), notamment du fait de difficulté de prévision des mécanismes de compensation et de complémentarité. Certaines variétés peuvent avoir un

impact positif sur le rendement mais négatif sur certaines caractéristiques qualitatives de la récolte. Par ailleurs, des variétés qui ont des performances médiocres en monoculture peuvent donner de meilleurs résultats en association. Il est donc important de prendre en compte les caractéristiques individuelles de chaque variété, mais aussi les interactions entre variétés qui ont lieu au sein de l'association. Ceci peut être difficile à mettre en œuvre puisqu'un grand nombre de combinaisons de variétés est envisageable. Ainsi, une stratégie proposée est d'associer quatre variétés performantes dont la complémentarité a été établie au préalable dans des associations à deux variétés (Mille *et al.*, 2006). Les performances d'associations de quatre variétés sont mieux prédites en partant des performances d'associations de deux variétés que de celles de cultures monovariétales.

Caractéristiques des variétés

Associer des variétés peut permettre d'obtenir des interactions positives de facilitation, ou négatives de compétition (Finckh et Mundt, 1992 ; Finckh et Wolfe, 2006). Des critères d'homogénéité agronomique par exemple pour la hauteur de tige, la précocité à la montaison, et la date de maturité sont habituellement préconisés pour limiter la compétition. Cette stratégie est notamment recommandée au Danemark pour les associations variétales d'orge de printemps et de blé tendre (Munk, 1997).

Associer des variétés très différentes peut cependant assurer une plus grande complémentarité et une meilleure exploitation des ressources. Par exemple, associer des variétés de blé ayant des complémentarités pour le potentiel de rendement et la qualité de grain est intéressant (Zhou *et al.*, 2014). Des effets associations positifs peuvent être obtenus en associant des variétés phénotypiquement contrastées comme dans le cas de variétés d'orge présentant des différences de précocité et de hauteur significatives (Essah et Stoskopf, 2002). Cependant, associer des variétés très différentes met en jeu davantage de mécanismes que si les variétés sont plus proches. Ces mécanismes peuvent être négatifs ou positifs et sont souvent difficiles à prévoir. Cela complexifie donc le choix des variétés.

En ce qui concerne les maladies, différentes études par modélisation suggèrent que plus les variétés associées ont des différences de niveaux de résistance aux maladies contrastées, plus l'effet protecteur relatif de l'association est important (par ex. Gigot *et al.*, 2014). Associer des variétés possédant différents gènes de résistance partielle à la rouille jaune du blé permet de limiter la proportion de plantes très résistantes à associer et diminue la pression de sélection sur le gène de résistance le plus efficace (Sapoukhina *et al.*, 2013).

Des méthodes statistiques permettent de choisir les meilleures combinaisons de variétés en se basant sur les performances d'associations de deux variétés (Knott et Mundt, 1990 ; Lopez et Mundt, 2000 ; Vlachostergios *et al.*, 2011). La meilleure combinaison de variétés d'une association quaternaire a été établie expérimentalement en testant 31 associations à deux composants (Mille *et al.*, 2006). Une méthode plus rapide a été utilisée par Creissen *et al.* (2013) et a permis une bonne prédiction des capacités

de compétition et des performances d'associations d'*Arabidopsis* à partir de traits phénotypiques aériens relativement facilement accessibles et mesurables. Des modèles peuvent également aider au choix des combinaisons de variétés adaptées (ex: Gigot et al., 2014; Mikaberidze et al., 2014) et constituent des outils complémentaires intéressants pour aider à la conception d'associations de variétés.

Proportions des variétés

Il est généralement admis que l'intensité des maladies est fortement influencée par la proportion de plantes sensibles, une réduction de la proportion de tissus sensibles donnant presque automatiquement lieu à une réduction de la maladie (Garrett et Mundt, 1999 ; Cox et al., 2004 ; Dai et al., 2012). Il est donc important de trouver un juste équilibre entre les différents objectifs des associations variétales. Ainsi, au cours de la saison culturale, l'objectif est de réduire la progression de la maladie, ce qui est assuré par l'emploi d'une proportion importante de plantes résistantes alors qu'au cours des années, l'objectif est de retarder l'érosion de gènes de résistance, ce qui implique de limiter l'utilisation de chaque gène de résistance en diversifiant les gènes de résistance des variétés cultivées.

Les proportions optimales des variétés dépendent des types de résistance (spécifique ou non-spécifique) et des niveaux de résistance (Jeger et al., 1981, Xu & Ridout, 2000, Gigot et al., 2014). Un effet association relatif, correspondant à la différence d'intensité de maladie entre une association de deux variétés et ses composantes cultivées seules, a été notamment évalué par simulation. L'effet association maximal est obtenu pour les associations comportant plus de 50 % de la variété la plus résistante (Gigot et al., 2014). Des simulations montrent également que l'association de deux variétés tend à sélectionner des pathogènes moins agressifs qu'en culture monovariétale quelle que soit la proportion des variétés (Marshall et al., 2009).

Les proportions des variétés peuvent également avoir un impact sur la qualité et/ou la quantité de la production. Concrètement, il a été montré que des associations en différentes proportions d'une variété de blé à fort potentiel de rendement avec une autre à un fort potentiel de taux de protéine, ont un rendement et un taux de protéine qui varient linéairement en fonction de la proportion de chaque variété (Dai et al., 2012).

Agencement spatial des variétés

L'organisation spatiale des variétés d'une association, et en particulier la surface génotypique unitaire (qui correspond à la surface occupée par une ou plusieurs plantes adjacentes de la même variété), est considérée comme un facteur important de performance. L'effet association, notamment pour la réduction des maladies, est d'autant plus élevé que la surface unitaire occupée par variété est petite (Mundt et Browning, 1985). En simulant différents agencements variétaux, les réductions de sévérité de maladies dispersées par éclaboussement peuvent varier du simple au double (Gigot et al., 2014). En règle générale, l'agencement le plus efficace est obtenu avec les plus petites surfaces génotypiques unitaires (Newton et Guy, 2009). En revanche,

Raboin et al. (2012) n'ont pas relevé de différences significatives d'intensité de la pyriculariose entre variétés de riz associées aléatoirement ou en rangs.

Réglementation

La réglementation française repose sur la directive européenne 66/402/CEE modifiée en 1979 par l'article 13 qui admet que les semences d'une espèce de céréale soient commercialisées sous forme d'associations déterminées de semences de différentes variétés, si ceci présente un avantage contre la propagation d'organismes nuisibles et que, prises individuellement, les variétés du mélange répondent aux règles de commercialisation. Une décision récente (18 mars 2014) autorise une expérience temporaire pour la commercialisation de populations de blé, orge, avoine et maïs conformément à la directive 66/402/CEE du Conseil.

En pratique, il y a plusieurs possibilités pour constituer les associations. Les semences peuvent être préparées, en aval, par les agriculteurs en associant des variétés certifiées disponibles sur le marché. En amont, une association peut être soumise à l'inscription au catalogue officiel avec les critères de distinction, homogénéité et stabilité évalués par variété composant l'association et une valeur agronomique, technologique et environnementale établie sur l'association.

Conclusion

Les associations variétales bien conçues peuvent permettre de mieux maîtriser les maladies ainsi que de stabiliser la qualité et la quantité de production. Les associations peuvent être utilisées en vue d'une simplification de la gestion de parcelles hétérogènes (par ex. en Normandie pour le blé fourrager, Kerhornou, 2013). Cependant, même si la conduite des associations variétales est relativement proche de celle d'une culture monovariétale, elle peut impliquer l'acquisition d'équipements spécifiques, en particulier pour mélanger convenablement les graines juste avant le semis (Dai et al., 2012). De plus, la valorisation des récoltes des associations peut être limitante dans le cas de blé meunier notamment. En effet, la filière est encore peu adaptée aux associations variétales qui compliquent le contrôle précis des propriétés technologiques et la traçabilité des grains demandés pour certains débouchés.

Les associations variétales dont l'utilisation est encore réduite, présentent l'avantage d'une grande flexibilité puisque l'on peut choisir les composants les plus adaptés et modifier la composition des associations d'une année sur l'autre. Des résultats de modélisations et d'expérimentations montrent qu'il est possible d'optimiser la conception d'associations variétales – ce qui pourrait faciliter l'utilisation de cette pratique culturale et ouvrir la voie à des réductions d'utilisation de produits phytosanitaires (en particulier les fongicides). Dans un contexte prégnant de réduction des intrants, les associations variétales trouvent donc toute leur place, et ceci d'autant plus que leurs bénéfices et intérêts sont d'autant plus importants dans des systèmes de culture à bas niveau d'intrants (Maumené et al., 2013; Belhaj Fraj, 2003). La conception des associations doit être réalisée en fonction de l'environnement de production, de

considérations agronomiques, mais aussi des contraintes et des besoins du système de production dans son ensemble.

Remerciements

Ce travail a été financé par le Ministère de l'Agriculture (CTPS C-03-2010) et la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité-LU ("Les Champs de Biodiversité"). Nous remercions X. Pinochet et M.-H. Jeuffroy pour leurs commentaires.

Bibliographie

Baccar, R., 2011. Plasticité de l'architecture du blé d'hiver modulée par la densité et la date de semis et son effet sur les épidémies de *Septoria tritici*. Thèse de doctorat AgroParisTech, Paris

Belhaj Fraj, M., 2003. Évaluation de la stabilité et de la faisabilité des associations variétales de blé tendre d'hiver à destination meunière en conditions agricoles : application aux conditions de culture du Nord de la France. Thèse de doctorat, École Nationale Supérieure Agronomique de Rennes

Belhaj Fraj, M., Falentin-Guyomarc'h, H., Monod, H., de Vallavieille-Pope, C., 2003. The use of microsatellite markers to determine the relative proportions of grain produced by cultivars and the frequency of hybridization in bread wheat mixtures. *Plant Breed.* 122, 385-391

Calonnec, A., Goyeau, H., de Vallavieille-Pope, C., 1996. Effects of induced resistance on infection efficiency and sporulation of *Puccinia striiformis* on seedlings in varietal mixtures and on field epidemics in pure stands. *Eur. J. Plant Pathol.* 102, 733-741

Cowger, C., Mundt, C.C., 2002. Effects of wheat cultivar mixtures on epidemic progression of *Septoria tritici* blotch and pathogenicity of *Mycosphaerella graminicola*. *Phytopathology* 92, 617-623

Cox, C.M., Garrett, K.A., Bowden, R.L., Fritz, A.K., Dendy, S.P., Heer, W.F., 2004. Cultivar mixtures for the simultaneous management of multiple diseases: Tan spot and leaf rust of wheat. *Phytopathology* 94, 961-969

Creissen, H.E., Jorgensen, T.H., Brown, J.K.M., 2013. Stabilization of yield in plant genotype mixtures through compensation rather than complementation. *Ann. Bot.* 112, 1439-1447

Dai, J., Wiersma, J.J., Holen, D.L., 2012. Performance of hard red spring wheat cultivar mixtures. *Agron. J.* 104, 17.

Essah, S.Y., Stoskopf, N.C., 2002. Mixture performance of phenotypically contrasting barley cultivars. *Can. J. Plant Sci.* 82, 1-6

Fang, Y., Xu, B., Liu, L., Gu, Y., Liu, Q., Turner, N.C., Li, F.M., 2014. Does a mixture of old and modern winter wheat cultivars increase yield and water use efficiency in water-limited environments? *Field Crops Res.* 156, 12-21

Finckh, M.R., Gacek, E.S., Goyeau, H., Lannou, C., Merz, U., Mundt, C.C., Munk, L., Nadziak, J., Newton, A.C., de Vallavieille-Pope, C., Wolfe, M.S., 2000. Cereal variety and spe-

cial mixtures in practice, with emphasis on disease resistance. *Agronomie* 20, 813-837

Finckh, M.R., Mundt, C.C., 1992. Plant competition and disease in genetically diverse wheat populations. *Oecologia* 91, 82-92

Finckh, M.R., Wolfe, M.S., 2006. Diversification strategies, in: Cooke, B.M., Jones, D.G., Kaye, B. (Eds.), *The Epidemiology of Plant Diseases*. Springer, 269-307

Garrett, K.A., Mundt, C.C., 1999. Epidemiology in mixed host populations. *Phytopathology* 89, 984-990

Gigot, C., Saint-Jean, S., Huber, L., Maumené, C., Leconte, M., Kerhornou, B., de Vallavieille-Pope, C., 2013a. Protective effects of a wheat cultivar mixture against splash-dispersed *septoria tritici* blotch epidemics. *Plant Pathol.* 62, 1011-1019

Gigot, C., de Vallavieille-Pope, C., Leconte, M., Saint-Jean, S., 2013b. Associations de blés tendres : Mélanger les variétés pour limiter les attaques de septoriose. *Perspectives Agricoles* 70-74

Gigot, C., Vallavieille-Pope, C. de, Huber, L., Saint-Jean, S., 2014. Using virtual 3-D plant architecture to assess fungal pathogen splash dispersal in heterogeneous canopies: a case study with cultivar mixtures and a non-specialized disease causal agent. *Ann Bot* 114, 863-876

Huang, C., Sun, Z., Wang, H., Luo, Y., Ma, Z., 2011. Spatio-temporal effects of cultivar mixtures on wheat stripe rust epidemics. *Eur. J. Plant Pathol.* 131, 483-496

Huang, C., Sun, Z., Wang, H., Luo, Y., Ma, Z., 2012. Effects of wheat cultivar mixtures on stripe rust: A meta-analysis on field trials. *Crop Prot.* 33, 52-58

Huber, L., Madden, L.V., Fitt, B.D.L., 2006. Environmental biophysics applied to the dispersal of fungal spores by rain-splash, in: Cooke, B.M., Jones, D.G., Kaye, B. (Eds.), *The Epidemiology of Plant Diseases*. Springer, 348-370

Jeger, M., Jones, D., Griffiths, E., 1981. Disease progress of non-specialized fungal pathogens in intraspecific mixed stands of cereal cultivars. 2. Field Experiments. *Ann. Appl. Biol.* 98, 199-210

Kerhornou, B., 2013. Simplifier les interventions tout en étalant les chantiers. *Perspectives Agricoles*, 70 (interview)

Kiær, L.P., Skovgaard, I.M., Østergård, H., 2009. Grain yield increase in cereal variety mixtures: A meta-analysis of field trials. *Field Crops Res.* 114, 361-373

Knott, E.A., Mundt, C.C., 1990. Mixing ability analysis of wheat cultivar mixtures under diseased and nondiseased conditions. *Theor. Appl. Genet.* 80, 313-320

Lannou, C., 2001. Intrapathotype diversity for aggressiveness and pathogen evolution in cultivar mixtures. *Phytopathology* 91, 500-510

Lee, K.-M., Shroyer, J.P., Herrman, T.J., Lingenfelter, J., 2006. Blending hard white wheat to improve grain yield and end-use performances. *Crop Sci.* 46, 1124-1129

Leroux, P., Walker, A.-S., 2011. Multiple mechanisms account for resistance to sterol 14 alpha-demethylation inhibitors in

- field isolates of *Mycosphaerella graminicola*. *Pest Manag. Sci.* 67, 44-59
- Li, L., Sun, J., Zhang, F., Guo, T., Bao, X., Smith, F.A., Smith, S.E., 2005. Root distribution and interactions between intercropped species. *Oecologia* 147, 280-290
- Li, N., Jia, S., Wang, X., Duan, X., Zhou, Y., Wang, Z., Lu, G., 2012. The effect of wheat mixtures on the powdery mildew disease and some yield components. *J. Integr. Agric.* 11, 611-620
- Lopez, C.G., Mundt, C.C., 2000. Using mixing ability analysis from two-way cultivar mixtures to predict the performance of cultivars in complex mixtures. *Field Crops Res.* 68, 121-132
- Maumené, C., Couleaud, G., du Cheyron, P., 2013. Associations de blés tendres, effet réduit mais réel sur les rendements et les fongicides. *Perspectives Agricoles* 76-79
- Marshall, B., Newton, A.C., Zhan, J., 2009. Quantitative evolution of aggressiveness of powdery mildew under two-cultivar barley mixtures. *Plant Pathol.* 58, 378-388
- McCracken, A.R., Walsh, L., Moore, P.J., Lynch, M., Cowan, P., Dawson, M., Watson, S., 2011. Yield of willow (*Salix* spp.) grown in short rotation coppice mixtures in a long-term trial. *Ann. Appl. Biol.* 159, 229-243
- Mengistu, N., Baenziger, P.S., Nelson, L.A., Eskridge, K.M., Klein, R.N., Baltensperger, D.D., Elmore, R.W., 2010. Grain yield performance and stability of cultivar blends vs. component cultivars of hard winter wheat in Nebraska. *Crop Sci.* 50, 617-623
- Mikaberidze, A., McDonald, B., Bonhoeffer, S., 2015. Developing smarter host mixtures to control plant disease. *Plant Pathol.*, 64, 996-1004
- Mille, B., Belhaj Fraj, M., Monod, H., de Vallavieille-Pope, C., 2006. Assessing four-way mixtures of winter wheat cultivars from the performances of their two-way and individual components. *Eur. J. Plant Pathol.* 114, 163-173
- Mundt, C.C., 2002a. Performance of wheat cultivars and cultivar mixtures in the presence of *Cephalosporium* stripe. *Crop Prot.* 21, 93-99
- Mundt, C.C., 2002b. Use of multiline cultivars and cultivar mixtures for disease management. *Annu. Rev. Phytopathol.* 40, 381-410
- Mundt, C.C., Browning, J.A., 1985. Development of crown rust epidemics in genetically diverse oat populations: effect of genotype unit area. *Phytopathology* 75, 607-610
- Munk, L. 1997. Variety mixtures: 19 years of experience in Denmark. In: *Variety Mixtures in theory and practice*, Wolfe, M. S., (ed.), European Union Variety and Species Mixtures working group of COST Action 817. Accessible à: <http://www.scri.ac.uk/research/pp/pestanddisease/rhynchosporiumonbarley/otherwork/cropmixtures/varietymixtures>
- Newton, A.C., Ellis, R.P., Hackett, C.A., Guy, D.C., 1997. The effect of component number on *Rhynchosporium secalis* infection and yield in mixtures of winter barley cultivars. *Plant Pathol.* 46, 930-938
- Newton, A.C., Guy, D.C., 2009. The effects of uneven, patchy cultivar mixtures on disease control and yield in winter barley. *Field Crops Res.* 110, 225-228
- Newton, A.C., Guy, D.C., 2011. Scale and spatial structure effects on the outcome of barley cultivar mixture trials for disease control. *Field Crops Res.* 123, 74-79
- Newton, A.C., Guy, D.C., Nadziak, J., Gacek, E.S., 2002. The effect of inoculum pressure, germplasm selection and environment on spring barley cultivar mixtures efficacy. *Euphytica* 125, 325-335
- Newton, A.C., Hackett, C.A., Swanston, J.S., 2008. Analysing the contribution of component cultivars and cultivar combinations to malting quality, yield and disease in complex mixtures. *J. Sci. Food Agric.* 88, 2142-2152
- Okonya, J.S., Maass, B.L., 2014. Potential of cowpea variety mixtures to increase yield stability in subsistence agriculture: Preliminary results. *Int. J. Agron.* 2014. , 7 p
- Papaix, J., Goyeau, H., du Cheyron, P., Monod, H., Lannou, C., 2011. Influence of cultivated landscape composition on variety resistance: an assessment based on wheat leaf rust epidemics. *New Phytol.* 191, 1095-1107
- Parisi, L., Gros, C., Combe, F., Parveaud, C.-E., Gomez, C., Brun, L., 2013. Impact of a cultivar mixture on scab, powdery mildew and rosy aphid in an organic apple orchard. *Crop Prot.* 43, 207-212
- Pautasso, M., Döring, T., Garbelotto, M., Pellis, L., Jeger, M., 2012. Impacts of climate change on plant diseases—opinions and trends. *Eur. J. Plant Pathol.* 133, 295-313
- Pelzer, E., Bazot, M., Makowski, D., Corre-Hellou, G., Naudin, C., Al Rifaï, M., Baranger, E., Bedoussac, L., Biarnès, V., Boucheny, P., 2012. Pea-wheat intercrops in low-input conditions combine high economic performances and low environmental impacts. *Eur. J. Agron.* 40, 39-53
- Perryman, S. A. M., Clark, S.J., West, J.S., 2014. Splash dispersal of *Phyllosticta citricarpa* conidia from infected citrus fruit. *Sci. Rep.* 4, 8p
- Raboin, L.M., Ramanantsoanirina, A., Dusserre, J., Razasolofofanahary, F., Tharreau, D., Lannou, C., Sester, M., 2012. Two-component cultivar mixtures reduce rice blast epidemics in an upland agrosystem: Cultivar mixtures and blast in upland rice. *Plant Pathol.* 61, 1103-1111
- Sapoukhina, N., Tyutyunov, Y., Sache, I., Arditi, R., 2010. Spatially mixed crops to control the stratified dispersal of airborne fungal diseases. *Ecol. Model.* 221, 2793-2800.
- Sapoukhina, N., Paillard, S., Dedryver, F., de Vallavieille-Pope, C., 2013. Quantitative plant resistance in cultivar mixtures: wheat yellow rust as a modeling case study. *New Phytol.* 200 (3), 888-897
- Sørensen, C., Hovmøller, M., Leconte, M., Dedryver, F., de Vallavieille-Pope, C., 2014. New races of *Puccinia striiformis* found in Europe reveal race-specificity of long-term effective adult plant resistance in wheat. *Phytopathology* 104 (10), 1042-1051

- de Vallavieille-Pope, C., Ali, S., Leconte, M., Enjalbert, J., Delos, M., Rouzet, J., 2012. Virulence dynamics and regional structuring of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in France between 1984 and 2009. *Plant Dis.* 96, 131-140
- de Vallavieille-Pope, C., Belhaj Fraj, M., Mille, B., Meynard, J.-M., 2006. Les associations de variétés: accroître la biodiversité pour mieux maîtriser les maladies. Doss. de l'environnement de l'INRA 30, 101-109
- Vlachostergios, D.N., Lithourgidis, A.S., Dordas, C.A., Baxevanos, D., 2011. Advantages of mixing common vetch cultivars developed from conventional breeding programs when grown under low-input farming system. *Crop Sci.* 51, 1274-1281
- Wolfe, M.S., 1985. The current status and prospects of multi-line cultivars and variety mixtures for disease resistance. *Annu. Rev. Phytopathol.* 23, 251-273
- Wolfe, M.S., 2000. Crop strength through diversity. *Nature* 406, 681-682
- Xu, X.M., Ridout, M.S., 2000. Stochastic simulation of the spread of race-specific and race-nonspecific aerial fungal pathogens in cultivar mixtures. *Plant Pathol.* 49, 207-218
- Yachi, S., Loreau, M., 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 96, 1463-1468
- Zhou, K.Q., Wang, G.D., Li, Y.H., Liu, X.B., Herbert, S.J., Hashemi, M., 2014. Assessing variety mixture of continuous spring wheat (*Triticum aestivum* L.) on grain yield and flour quality in Northeast China. *Int. J. Plant Prod.* 8, 91-105
- Zhu, Y.-Y., Fang, H., Wang, Y.-Y., Fan, J.X., Yang, S.-S., Mew, T.W., Mundt, C.C., 2005. Panicle blast and canopy moisture in rice cultivar mixtures. *Phytopathology* 95, 433-438