

Les associations de variétés : accroître la biodiversité pour mieux maîtriser les maladies

Claude de Vallavieille-Pope¹, Makram Belhaj Fraj¹, Bruno Mille¹ et Jean-Marc Meynard²

¹ INRA UMR d'épidémiologie végétale et écologie des populations, BP 01, 78850 Thiverval-Grignon ; pope@grignon.inra.fr

² INRA UMR d'agronomie, BP 01, 78850 Thiverval-Grignon, meynard@grignon.inra.fr

La culture monovariétale correspond le plus souvent à l'utilisation d'un seul gène de résistance sur une grande superficie, ce qui entraîne une forte pression de sélection sur la population parasite et, par voie de conséquence, le contournement de la résistance (Wolfe *et al.*, 1997 ; Bayles *et al.*, 2000 ; McDonald et Linde, 2002). Le contournement des résistances est souvent rapide. Dès la première année de culture de la variété de blé Récital portant la résistance *Yr6* contre la rouille jaune et de la variété d'orge Vodka qui possède *Mla13* vis-à-vis de l'oïdium, la virulence correspondante a été sélectionnée dans la population parasite (de Vallavieille-Pope *et al.*, 1990). Généralement au bout de deux à cinq ans de culture d'une variété possédant un gène de résistance spécifique, la fréquence de la virulence correspondante est élevée et la résistance devient inefficace. Ainsi, le gène de résistance *Yr17* de la rouille jaune du blé, très utilisé dans les programmes de sélection, a été contourné en Europe de l'Ouest par la virulence 17, et les variétés initialement résistantes sont devenues sensibles à la maladie (Bayles *et al.*, 2000). Une solution est de diversifier les résistances variétales pour, d'une part, au cours de la saison culturale, ralentir la progression des épidémies et réduire les coûts imputables aux fongicides, d'autre part, au cours des années, retarder le contournement des résistances par la population parasite et ainsi augmenter la durée d'efficacité des résistances (Wolfe, 1985 ; 2000 ; Mundt, 2002). L'association, au sein d'une parcelle, de plusieurs variétés différant par leurs gènes de résistance permet d'accroître la biodiversité et de mieux maîtriser les maladies. Cette pratique culturale est ancienne et efficace, mais l'application dans l'agriculture industrialisée est encore restreinte.

Comment gérer des gènes de résistance aux parasites ?

Le cumul de plusieurs gènes de résistance dans une même variété aboutit le plus souvent à sélectionner dans la population parasite toutes les virulences correspondantes avec des pathotypes complexes cumulant les virulences. Il existe alors deux possibilités pour cultiver plusieurs variétés ayant des gènes de résistance différents : soit sur des parcelles adjacentes en mosaïque, soit sur une même parcelle. C'est l'association dans une parcelle qui est la plus efficace pour freiner les épidémies. On crée une résistance collective en associant des résistances complémentaires. Ces résistances, qui individuellement seraient inefficaces, ensemble procurent une protection satisfaisante.

Quels sont les mécanismes d'action des associations variétales ?

Les champignons parasites causent des lésions sur les feuilles et libèrent des spores qui propagent la maladie au cours de plusieurs cycles par saison. Les spores déposées sur une variété résistante sont perdues, elles ne disséminent pas la maladie. Plus la densité de plantes sensibles à une race du parasite est faible, plus la propagation de l'épidémie est réduite. De plus, la présence de plantes résistantes forme une barrière entre les plantes sensibles et réduit la progression de la maladie (Wolfe, 1985). Enfin, par prémunition, lorsqu'une spore qui n'est pas virulente est déposée sur une plante résistante, elle active des mécanismes de défense et protège contre une infection ultérieure par une race virulente qui est alors moins efficace (Calonnec *et al.*, 1996 ; Finckh *et al.*, 2000).

L'efficacité de l'association variétale dépend principalement de la proportion de plantes sensibles. Les associations de 3 à 5 variétés sont plus efficaces que les associations binaires pour freiner les épidémies et stabiliser le rendement (Newton *et al.*, 1997). Un quart à un tiers de plantes sensibles sont efficacement protégées par des plantes résistantes. Ce sont ces proportions que nous avons choisies pour nos expérimentations sur la rouille jaune du blé. Trois mois après l'inoculation au centre des parcelles de 100 m², toutes les plantes de la culture monovariétale sensible sont malades et la sévérité atteint 90 % de surface foliaire, alors que la variété sensible est deux fois moins malade dans

l'association avec 2/3 de plantes résistantes. Dans les parcelles où une variété multiplie des spores non virulentes pour l'autre variété, la résistance est renforcée par la prémunition (de Vallavieille-Pope et Goyeau, non publié).

Critères agronomiques des variétés à associer

La première contrainte est la destination technologique de la récolte. De plus, la culture plurivariétale doit rester homogène et il importe qu'une variété ne domine pas les autres. Dans une association de deux variétés de blé précoces au début de la montaison, la proportion de tiges de chacune des variétés en fin de saison reste équilibré. En revanche, une variété précoce domine quand elle est associée à une variété tardive (Saulas, 1993). De plus, la hauteur des tiges doit être homogène pour éviter qu'une plante haute fasse de l'ombrage à une plante plus courte et altère le remplissage des grains.

Comment sélectionner les populations hôtes diversifiées ?

Le but n'est pas de cultiver des variétés populations comme dans la pratique ancestrale mais de choisir des composants de l'association qui aient le même potentiel que les variétés les plus récentes. Dans les systèmes de culture anciens, la diversification génétique n'était pas raisonnée mais était liée à la limitation des risques et à l'assurance d'un rendement. Cette pratique est d'ailleurs encore courante dans les pays en voie de développement et était répandue dans l'agriculture traditionnelle jusqu'à ces dernières décennies par une culture associant différentes variétés de pays ou différentes espèces de céréales. Les exemples sont nombreux : l'association orge-avoine dans l'est des Pays-Bas jusqu'en 1950, l'association blé-seigle-orge en Allemagne et le méteil (blé-seigle) en Suisse. Mais, dans la majorité des cas, l'avantage pour le rendement est faible.

La diversification que nous proposons est programmée de façon à garder le potentiel de rendement des variétés modernes. Pour répondre à ces contraintes d'homogénéité agronomique et de diversité pour les résistances aux parasites, la sélection s'est d'abord orientée vers des multilignées, c'est-à-dire des lignées qui ne diffèrent que pour leurs résistances à une ou deux maladies. Ce mode de sélection a débuté dès les années 1950 aux États-Unis sur l'avoine (Jensen, 1952) mais les délais de sélection ont amené à préférer les associations de variétés qui sont réalisées à faible coût. De plus, les différences des fonds génétiques des variétés permettent de tamponner les stress abiotiques, comme le froid ou la sécheresse. Il est préférable, à la fois d'un point de vue économique et épidémiologique, d'associer des variétés plutôt que de sélectionner des isolignées. Toutefois, des isolignées de blé sont cultivées aux États-Unis (Allan *et al.*, 1993).

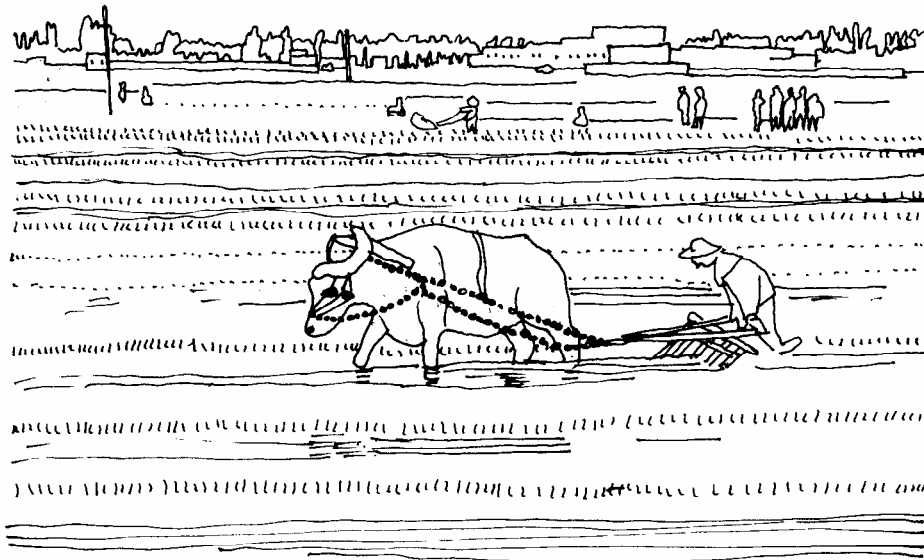
Les aptitudes générales et spécifiques des variétés à la culture en association sont évaluées en testant toutes les associations binaires qui correspondent aux variétés à évaluer. Ensuite les variétés doivent être évaluées dans des associations à trois ou quatre composants, ce qui représente un nombre très élevé de combinaisons. Afin de limiter le nombre de tests nécessaires pour sélectionner des associations de quatre variétés de blé, nous avons choisi sept associations quaternaires qui correspondent aux critères imposés par la meunerie, aient un bon niveau de résistance aux maladies, la même précocité et la même hauteur (Mille *et al.*, 2006). L'association quaternaire la plus performante parmi les sept associations testées vis-à-vis des résistances aux maladies, du rendement et de la qualité de la récolte, est composée de variétés dont les six associations binaires correspondantes ont toutes un effet association positif. L'association quaternaire la moins performante correspond à des associations binaires ayant des effets association négatifs ou nuls.

L'évaluation des performances d'associations de deux variétés permet d'éliminer les combinaisons défavorables et de choisir les combinaisons compatibles. Nous proposons de tester d'abord des associations binaires pour proposer ensuite l'assemblage d'associations de quatre variétés qui seront évaluées sous les conditions représentatives des zones de production. Cette démarche a été suivie par quelques chambres d'agriculture.

Les associations variétales dans la pratique

Trois exemples d'application à grande échelle de cultures en association ont permis la suppression de tout traitement fongicide en cours de végétation : la culture d'orge de printemps dans l'ex-RDA, du riz en Chine et des caféiers en Colombie.

En Allemagne de l'Est, le gouvernement a imposé la culture de variétés associées d'orge de printemps à l'échelle nationale. En sept ans, la superficie a atteint 360 000 ha ; l'incidence de l'oïdium a baissé de 50 % à moins de 10 %. Ceci a permis une réduction massive de l'utilisation de fongicides. Les rendements sont demeurés élevés et les récoltes ont été utilisées par la brasserie ; la plus grande partie a été exportée vers l'Europe de l'Ouest (Wolfe, 1992). La diversité pour la résistance n'était pourtant pas optimale avec seulement huit associations différentes, dans des champs collectifs de 100 à 180 ha. Les associations sont demeurées efficaces jusqu'à la réunification de l'Allemagne : depuis lors la culture monovariétale est rétablie, moyennant l'utilisation des fongicides et la dépendance quasi exclusive vis-à-vis d'un seul gène de résistance, *mlo*.



Des associations de riz pour réduire la pyriculariose sont cultivées en Chine dans la province de Yunnan, où le climat est favorable au développement de la maladie. Des milliers d'agriculteurs ont coopéré pour cultiver des associations de variétés de riz gluant, de haute valeur gustative mais très sensibles à la maladie, avec des variétés hybrides plus résistantes (Zhu *et al.*, 2000). Les traitements fongicides, qui étaient en culture monovariétale de 3 à 7, ont été réduits dans les associations variétales à un seul la première année d'expérimentation et complètement supprimés dès la seconde année. La sévérité de maladie, qui était de 20 % en culture monovariétale de riz gluant, n'est que de 1 % dans les associations. Le rendement des associations a augmenté de 10 % par rapport aux cultures monovariétales : 1 ha en association produit autant que 1,18 ha en culture monovariétale. Les superficies des associations ont augmenté de 800 ha en 1998 à 40 000 ha en 2000. La superficie est actuellement beaucoup plus élevée. La récolte manuelle de cultures en ligne a permis de séparer les variétés de différentes qualités et de les valoriser pour leur propre marché.

C'est pour les céréales que l'utilisation des associations variétales est la plus répandue. Mais d'autres cultures sont également efficacement protégées par associations variétales ou multilignées. 300 000 ha de multilignées de caféiers sont cultivés en Colombie, pour lutter contre la rouille orangée de façon efficace depuis vingt ans (Moreno-Ruiz et Castillo-Zapata, 1990).

Cette pratique est également employée dans des situations plus proches de notre mode de production.

Au Danemark, qui est un pays respectueux de l'environnement, 9 à 12 % de l'orge de printemps sont cultivés en association variétale depuis 25 ans. Les agriculteurs peuvent acheter les semences pures et réaliser eux-mêmes les associations selon les règles en vigueur en 2000 (Hanne Østergård, communication personnelle) : 3 à 4 variétés inscrites au catalogue danois ou européen sont semées en équiproportion. Les critères du choix variétal sont une sévérité de maladie attendue dans les associations variétales qui soit inférieure à une valeur maximale correspondant à la moyenne des cinq variétés les plus cultivées l'année précédente. La différence des longueurs de tige doit être inférieure à 15 cm. La différence de maturité doit être inférieure à 5 jours. Toutes les variétés doivent avoir un potentiel de rendement équivalent aux meilleures variétés actuelles.

Aux États-Unis, des associations de variétés de blé sont cultivées dans l'Oregon, la multilignée de blé Rely dans l'État de Washington. Une association variétale est choisie pour la résistance au froid dans le Kansas. L'association de deux variétés de blé est la quatrième des cultures de blé d'hiver dans l'État de Washington (Gallandt *et al.*, 2001). Il n'y pas de contraintes commerciales pour sélectionner des associations variétales ni vendre les récoltes. Le marché est basé sur la qualité de la récolte.



En Pologne, 22 % des céréales sont des associations variétales ; ce choix est dicté par des raisons économiques. Seules les semences sont traitées par des fongicides, il n'y a pas de traitement en cours de végétation. Ces traitements sont d'ailleurs rares dans les cultures monovariétales. La plupart des associations comportent trois variétés. On peut inscrire des variétés uniquement dans le but de la culture en association. Les 3 variétés à associer sont cultivées en lignes et récoltées en mélange, puis multipliées en mélange une année supplémentaire avant d'être distribuées aux agriculteurs. Par ailleurs des associations interspécifiques à destination fourragère (orge-avoine de printemps ; orge-blé-avoine et céréales-légumineuses : blé-orge-pois) représentent 1,3 M ha.

En Écosse, à l'initiative d'agriculteurs, des variétés d'orge à six rangs sont associées à des variétés d'orge à deux rangs pour l'alimentation du bétail.

Enfin, en Suisse, un programme d'extensification, Extensio, mis en place en 1992 a favorisé la culture d'associations de trois variétés pour l'orge et le blé, mais cette pratique n'est plus en vigueur. Les associations de variétés étaient préconisées par les stations de recherches qui avaient convaincu les

agriculteurs. L'opposition est venue des meuniers qui doutaient de la stabilité qualitative des associations. Toutefois, le blé était vendu à cette époque par classes de qualité et non par variété. Les meuniers achetaient donc déjà des mélanges bien qu'ils souhaitent depuis toujours pouvoir acheter des variétés pures. L'opposition aux associations variétales au champ était donc probablement en grande partie une opposition aux mélanges des récoltes et au système des classes plus qu'aux cultures d'associations de variétés. Actuellement, le système des classes de qualité est toujours en vigueur.



Dessin de Rouso, paru dans *Le Courrier de l'environnement de l'INRA*, n° 45, p. 51.

Certains moulins organisent avec des centres collecteurs le recueil de lots de variétés pures. Par ailleurs, l'abandon progressif de la culture des associations variétales est dû à la liste variétale relativement courte qui n'a pas toujours permis de combiner au sein d'une même classe de qualité des variétés complémentaires (Dario Fossati, communication personnelle).

En France, quelques agriculteurs cultivent des associations de variétés de blé. Par exemple, certains ont un contrat avec une meunerie. D'autres, comme un GAEC du Maine-et-Loire, cultivent avec succès depuis une dizaine d'années trois ou quatre variétés de blé panifiable supérieur en association (Gloria, 2005 ; J.F. Haulon et V. Beauval, communication personnelle). Les variétés sont multipliées en ligne et mélangées après la récolte. Toutefois, cette pratique demeure encore marginale sur notre territoire.

La réglementation française actuelle permet une demande d'homologation d'une association variétale mais interdit de commercialiser en mélange des lignées inscrites comme pures. Il existe d'ailleurs un protocole d'inscription pour une association variétale, les caractéristiques de distinction homogénéité stabilité (DHS) sont établies sur les composants purs et l'épreuve agronomique et technologique sur l'association variétale. Une technique de marquage moléculaire permet de répondre aux objectifs de traçabilité en cas de litige lors de la commercialisation. Des marqueurs microsatellites permettent de reconnaître les variétés présentes dans un échantillon de grains récoltés dans une association variétale. Par exemple, les proportions des quatre variétés d'associations variétales de blé, qui étaient égales au semis, sont comprises entre 15 et 37 % à la récolte (Belhaj Fraj *et al.*, 2003).

Expérimentations sur des associations variétales de blé en France

Nous avons testé la faisabilité de la culture des associations variétales dans le contexte de l'agriculture française. Nous avons mis en place un réseau de parcelles agricoles de blé panifiable supérieur et proposé un système de culture de protection intégrée, visant à réduire les intrants de 30 % par rapport aux pratiques intensives (Meynard *et al.*, 2003), en particulier, un seul traitement fongicide est appliqué dans la majorité des parcelles. Grâce à une filière composée d'une meunerie, de chambres d'agriculture et d'une dizaine d'agriculteurs, nous avons suivi au cours de trois années au total 28 essais d'associations variétales et des 4 cultures monovariétales correspondantes, soit 250 ha. Nous avons évalué la sévérité des principales maladies, le rendement et également la qualité de la récolte, ce qui est original.

L'association variétale, testée durant 2 ans dans 19 environnements, est plus efficace que la moyenne des quatre cultures monovariétales correspondantes (Belhaj Fraj, 2003) :

- la sévérité de la maladie prédominante, la septoriose, est réduite de 6 % ;
- le rendement a augmenté de 0,32 t/ha, ce qui correspond au gain acceptable pour une innovation variétale sans qu'une sélection variétale soit nécessaire ;
- la teneur en protéines est supérieure de 0,54 % ;
- la quantité d'azote des grains est plus élevée de 13 kg N/ha ;
- la note de panification de l'association variétale est équivalente de celle de la moyenne des quatre cultures monovariétales.

Les performances de l'association variétale sont équivalentes à celles de la meilleure variété en culture monovariétale.

L'un des principaux intérêts visés par les associations variétales est la stabilité du rendement. Le rendement relatif de l'association au cours de deux ans est plus stable que celui des quatre cultures monovariétales. L'écart à la moyenne est plus faible. L'association est avantagée dans les situations défavorables. Nous avons précisé la stabilité du rendement en caractérisant les environnements par les facteurs limitant les composantes du rendement d'une variété de référence. Ces facteurs sont les maladies fongiques, les déficits en azote et en eau et la compaction du sol. Les sites sont classés selon la réduction de rendement de la variété de référence par rapport à son optimal dans les conditions du réseau. L'interaction génotype \times environnement, étudiée à l'aide de régression factorielle, montre que quel que soit le potentiel du lieu, au cours de 2 années dans tous les environnements, les associations variétales sont parmi les plus stables et les plus productives, par comparaison aux 4 cultures monovariétales.

Quand le rendement est limité par un stress hydrique avant la floraison, le rendement des associations variétales est plus stable que celui des cultures monovariétales et le rendement de l'association est supérieur à la meilleure culture monovariétale. Les populations hétérogènes peuvent mieux exploiter les ressources de l'environnement et être particulièrement avantageuses dans des conditions suboptimales.

La note de panification de l'association variétale au cours de deux saisons culturales est aussi stable que celle de la variété de moindre qualité, tout en étant en moyenne équivalente aux variétés de meilleure qualité.

Limite d'efficacité des associations variétales

Toutes les associations ne sont pas efficaces pour freiner les épidémies : l'effet des associations variétales sur la sévérité des maladies par rapport à la moyenne des cultures monovariétales va de l'augmentation de maladie à la protection totale, selon les cultures et les variétés (Finckh *et al.*, 2000 ; Mundt, 2002). Les facteurs favorables à l'efficacité des associations variétales sont la taille élevée des parcelles, les résistances totales plutôt que les résistances partielles, des plantes de petite taille, c'est-à-dire une unité génotypique faible, une dispersion du parasite sur de grandes distances et un nombre élevé de cycles infectieux du parasite.

Études d'associations variétales en France sur d'autres cultures que les céréales

Concernant les plantes pérennes, l'équipe de Luciana Parisi à l'INRA d'Angers a montré qu'une association d'une variété de pommier moyennement sensible à la tavelure avec une variété totalement résistante, combinée à une lutte chimique raisonnée assurant une protection partielle, réduit les épidémies. L'incidence de la maladie sur les feuilles de la variété sensible est quatre fois plus faible dans l'association que dans la culture monovariétale. Ces avantages ont été observés sur les feuilles au cours de deux années. De plus, en 2002, il y avait trois fois moins de fruits tavelés sur la variété sensible, en association dans le rang, que dans la culture monovariétale. La protection de la variété sensible, plantée en rangs alternés avec la variété résistante, est plus faible qu'en association variétale avec une répartition régulière des arbres dans le rang (1 sensible, 1 résistant, etc.) où la distance entre les plantes sensibles est moindre (Parisi *et al.*, 2004).

Par contre, l'association de trois clones de peuplier différant par leurs gènes de résistance spécifique n'a pas assuré une protection satisfaisante contre la rouille (Miot *et al.*, 1999). Les facteurs défavorables étaient le développement du pathotype cumulant les virulences vis-à-vis de deux des clones en association, une expérimentation menée sur des parcelles de petite taille et une unité génotypique (surface occupée par un même génotype hôte) assez élevée. Par ailleurs, des associations de clones de saule ont aussi montré une bonne efficacité pour réduire les épidémies de rouille (McCracken et Dawson, 1997).

Chez la pomme de terre, la sévérité du mildiou est réduite sur une variété sensible cultivée en rangs alternés avec une variété résistante par rapport à la culture monovariétale, quand la pression d'inoculum est faible (Pilet, 2003). L'efficacité des associations augmente avec le nombre de traitements fongicides, c'est-à-dire quand on diminue la pression d'inoculum. Par ailleurs, des études sont en cours sur le mildiou de la laitue pour tenter d'augmenter la durabilité de résistances qui ne sont pas contournées (Maisonneuve *et al.*, 2004).

Durabilité des résistances

Le risque majeur de la pratique des associations variétales serait de sélectionner des races de parasites capables de surmonter la résistance de toutes les variétés de l'association. On réduit ce risque en modifiant le choix des variétés de l'association d'une année à l'autre en fonction de l'évolution des populations parasites. Jusqu'alors, la durabilité de la résistance d'une association variétale était expliquée par le coût associé aux virulences inutiles dans une population parasite. Une étude par modélisation suggère que la diversité pour l'agressivité à l'intérieur d'un pathotype pourrait aussi réduire la vitesse de sélection des pathotypes virulents pour plusieurs variétés de l'association par rapport aux pathotypes virulents sur une seule variété dans l'association variétale (Lannou, 2001). Au cours des cycles infectieux, chacune des variétés de l'association sélectionne les isolats les plus agressifs vis-à-vis du fond génétique de la variété. Ces isolats sont moins agressifs vis-à-vis des autres variétés de l'association. Ces résultats sont confortés expérimentalement (Villaréal et Lannou, 2000). Ainsi, lors d'une épidémie d'oïdium sur blé, on a constaté une sélection au sein de la population pathogène en faveur des isolats les mieux adaptés au génotype particulier d'une variété, lesquels sont donc moins performants sur plusieurs variétés.

Conclusion

Étant donné la difficulté de rassembler dans une même plante les gènes de productivité élevée, de haute qualité de la récolte et de résistance durable, on recherche une complémentarité génotypique dans un peuplement plurivariétal. Nous avons montré que les associations variétales constituent un élément d'un système de culture de protection intégrée chez le blé. L'efficacité des associations variétales n'est pas équivalente avec toutes les cultures, mais nous observons, dans la majorité des cas, un effet partiel et significatif qui contribue, avec d'autres moyens de lutte, à réduire les épidémies de façon acceptable pour l'environnement et la productivité.

Dans le cas des céréales, nous avons montré un bénéfice à la fois pour la productivité et la qualité de la récolte. Ce résultat est particulièrement intéressant sachant que, dans les cultures monovariétales, il

existe souvent une relation inverse entre qualité et productivité. Jusqu'alors l'élément principal des associations variétales est la résistance aux maladies ; cette analyse doit être reconsidérée au vu des avantages pour la qualité. Les associations variétales procurent une qualité aussi satisfaisante que les composants monovariétaux et dans certains cas dépassent la moyenne des cultures monovariétales. Les variétés actuellement disponibles ne permettent pas une diversification optimale. La création de géniteurs et de variétés conçues pour un schéma de diversification est nécessaire pour organiser une diversité dans le temps et dans l'espace. La sélection de lignées propres à la culture en association pourrait bénéficier de la gestion dynamique des ressources génétiques. Un programme a été développé par l'Amélioration des plantes sur le blé tendre (Goldringer *et al.*, 2001).

Il y a une demande pour l'agriculture durable. Une façon de stabiliser le rendement dans des systèmes à faibles niveaux d'intrants est la diversité génétique. Il est souvent constaté que les résistances variétales ne sont pas efficaces car elles sont rapidement contournées par le parasite, or il apparaît que ce ne sont pas les résistances qui sont inefficaces mais la gestion qui en est faite. La recherche de stratégies de gestion des variétés résistantes nécessite de mener de façon parallèle, d'une part, des études de l'évolution des races des parasites et, d'autre part, des études sur la caractérisation et la durabilité des gènes de résistance.

Nos résultats devraient encourager le développement de cette pratique culturale dans un contexte respectueux de l'environnement, d'ailleurs des meuniers continuent à travailler en partenariat avec des agriculteurs pour la culture d'associations de blé ■

Remerciements

Nous remercions les représentants des chambres d'agriculture de l'Aube, de l'Eure, de l'Oise et de la Seine-Maritime, les 15 agriculteurs, la meunerie ainsi que les stagiaires d'écoles d'ingénieurs, S. Bergaoui et S. Clément pour le travail réalisé sur les associations variétales de blé qui a été financé par l'INRA et le ministère de l'Environnement (programme Pesticides n° 568).

Références bibliographiques

- ALLAN R., PETERSON C.J. JR, LINE R.F., RUBENTHALER G.L., MORRIS C.F., 1993. Registration of "Rely" wheat multiline. *Crop Science*, 33, 213-214.
- ANONYME, 1997. Mélanges variétaux de blés ou d'orges : des résultats prometteurs. *Bulletin d'avertissement agricole*, SRPV Pays-de-Loire, p. 26.
- BAYLES R.A., FLATH K., HOVMOLLER M.S., DE VALLAVIEILLE-POPE C., 2000. Breakdown of the *Yr 17* resistance to yellow rust of wheat in northern Europe – a case study by the yellow rust sub-group of COST 817. *Agronomie*, 20, 805-811.
- BELHAJ FRAJ M., 2003. Évaluation de la stabilité et la faisabilité des associations variétales de blé tendre d'hiver à destination meunière en conditions agricoles. *Thèse de doctorat*, ENSAR, Rennes 120 p.
- BELHAJ FRAJ M., GUYOMARC'H-FALENTIN 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 hybridisation in bread wheat mixtures. *Plant Breeding*, 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. *European Journal of Plant Pathology* 102, 733-741.
- 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 species mixtures in practice, with emphasis on disease resistance. *Agronomie*, 20, 813-837.
- GALLANDT E.R., DOFING S.M., REISENHAEUER P.E., DONALDSON E., 2001. Diallel analysis of cultivar mixtures in winter wheat. *Crop Science*, 41, 792-796.
- GLORIA C., 2005. Depuis dix ans nous pratiquons les mélanges. Les associations variétales sont à la hauteur. *Réussir céréales grandes cultures*, 183, 22-3.
- GOLDRINGER I., ENJALBERT J., DAVID J.L., PAILLARD S., PHAM J.L., BRABANT P., 2001. Dynamic management of genetic resources : a 13 year experiment on wheat. In H.D. Cooper, C. Spillane et T. Hodgkin (eds) : *Broadening the Genetic Bases of Crop Production*. CAB International, 245-259.
- JENSEN N.F., 1952. Intra-varietal diversification in oat breeding. *Agronomy Journal*, 44, 30-34.
- LANNOU C., 2001. Intrapathotype diversity for aggressiveness and pathogen evolution in cultivar mixtures. *Phytopathology*, 91, 500-510.

- MAISONNEUVE B., MARTIN E., DE VALLAVIEILLE-POPE C., PITRAT M., 2004. Développement de *Bremia lactucae* sur une variété de laitue cultivée en association avec une résistance introgressée de *Lactuca virosa*. Rencontres de Mycologie-Phytopathologie, Aussois, Poster, 13-17 janvier 2004.
- MCCRACKEN A. R., DAWSON W. M., 1997. Growing clonal mixtures of willow to reduce effect of *Melampsora epicea* var. *epicea*. *European Journal of Forest Pathology*, 27, 319-329.
- MCDONALD B. A., LINDE C., 2002. The population genetics of plant pathogens and breeding strategies for durable resistance. *Euphytica*, 124, 163-180.
- MEYNARD J.M., DORÉ T., LUCAS P., 2003. Agronomic approach: cropping systems and plant diseases. *C. R. Biologies*, 326, 37-46.
- MILLE B., 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. *European Journal of Plant Pathology*, 114(2), 163-173.
- MILLE B., DE VALLAVIEILLE-POPE C., 2001. Associations variétales et interventions fongicides contre les septorioses et la rouille brune du blé d'hiver. *Cahiers Agricultures*, 10, 125-129.
- MIOT S., FREY P., PINON J., 1999. Varietal mixture of poplar clones : Effects on infection by *Melampsora larici-populina* and on plant growth. *European Journal of Forest Pathology*, 29, 411-423.
- MORENO-RUIZ G., CASTILLO-ZAPATA J., 1990. The variety Colombia: A variety of coffee with resistance to rust (*Hemileia vastatrix* Berk. & Br.), *Cenicafe Chinchiná-Caldas-Colombia Technical Bulletin*, 9, 1-27.
- MUNDT C.C., 2002. Use of multiline cultivars and cultivar mixtures for disease management. *Annual Review of Phytopathology* 40, 381-410.
- 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 Pathology*, 45, 930-938.
- OMNÈS G., 2003. Économiser les intrants avec les mélanges variétaux. *La France Agricole*, 46-47.
- PARISI L., DIDELOT F., BRUN L., 2004. Raisonner la lutte contre la tavelure du pommier, un enjeu majeur pour une arboriculture durable. *Phytoma, la défense des végétaux*, 567, 49-52.
- PILET F., 2003. *Épidémiologie et biologie adaptative des populations de Phytophthora infestans dans des cultures pures et hétérogènes de variétés de pomme de terre*. Thèse de doctorat, ENSAR, Rennes, 157 p.
- SAULAS P., 1993. Mise au point de la technique de mélange de variétés pour une conduite de blé d'hiver à faible niveau d'intrants. *Mémoire d'Ingénieur Diplômé de l'État ENSAM*, 100 p.
- TIERS N., 2001. Les associations variétales font leur preuve. *Cultivar*, 7.
- VALLAVIEILLE-POPE C., GOYEAU H., LANNOU C., MILLE B., 1991. La culture de variétés de céréales en mélange. *Phytoma, la défense des végétaux*, 424, 28-36.
- VALLAVIEILLE-POPE C., GOYEAU H., LANNOU C., MILLE B., BELHAJ FRAJ M., 2001. *Intérêts épidémiologiques des associations variétales de blé tendre : combinaison des résistances. Rencontres INRA ressources génétiques et agriculture biologique : cas du blé tendre et triticale*, 3 p.
- VALLAVIEILLE-POPE C., MILLE B., BELHAJ FRAJ M., MEYNARD J.-M., 2004. Intérêt des associations de variétés de blé pour diminuer les fongicides ; conséquence sur la filière. *Le Sélectionneur Français*, 54, 45-56.
- VALLAVIEILLE-POPE C., PICARD-FORMERY H., RADULOVIC S., JOHNSON R., 1990. Specific resistance factors to yellow rust in seedlings of some French wheat varieties and races of *Puccinia striiformis* Westend. in France. *Agronomie*, 10, 103-113.
- VILLAREAL L., LANNOU C., 2000. Differential selection by host genetic background in a wheat powdery mildew population. *Phytopathology*, 90, 1300-1306.
- WALIGORA C., 2003. Réintroduire la diversité au sein de la parcelle. *Cultivar*, 559, 7.
- WOLFE M.S., 1985. The current status and prospects of multiline cultivars and variety mixtures for disease resistance. *Annual Review of Phytopathology*, 23, 251-273.
- WOLFE M.S., 1992. Barley diseases: maintaining the value of our varieties. In L. Munk (ed.) : *Barley Genetics VI*. Munksgaard Int. Publishers, Ltd., Copenhagen, p.1055-1067.
- WOLFE M.S., 2000. Crop strength through diversity. *Nature*, 406, 681-682.
- WOLFE M.S., VALLAVIEILLE-POPE C., LANNOU C., GOYEAU H., FINCKH M.R., MUNK L., MERZ U., 1997. Mélanges variétaux de blés ou d'orges. Théorie, pratique et exemples. *Phytoma, la défense des végétaux*, 497, 28-32.
- ZHU Y., CHEN H., FAN J., WANG Y., LI Y., CHEN J., XIANG FAN J., YANG S., HU L., LEUNG H., MEW T. W., TENG P. S., WANG Z., MUNDT C. C., 2000. Genetic diversity and disease control in rice. *Nature*, 406, 718-722.