



HAL
open science

La diversité naturelle des graminées fourragères : une ressource génétique à mieux connaître, préserver et valoriser depuis l'échelle locale jusqu'à l'échelle continentale

Jean-Paul Sampoux, Philippe Barre, Isabelle Litrico, Stéphane Fourtier, E. Willner, S. Nehrlich

► To cite this version:

Jean-Paul Sampoux, Philippe Barre, Isabelle Litrico, Stéphane Fourtier, E. Willner, et al.. La diversité naturelle des graminées fourragères : une ressource génétique à mieux connaître, préserver et valoriser depuis l'échelle locale jusqu'à l'échelle continentale. *Innovations Agronomiques*, 2013, 29, pp.45-60. 10.17180/tx14-f317 . hal-01206985

HAL Id: hal-01206985

<https://hal.science/hal-01206985>

Submitted on 29 Sep 2015

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

La diversité naturelle des graminées fourragères: une ressource génétique à mieux connaître, préserver et valoriser depuis l'échelle locale jusqu'à l'échelle continentale

Sampoux J-P.¹, Barre P.¹, Litrico I.¹, Fournier S.¹, Willner E.², Nehrlich S.²

¹ Unité de Recherche Pluridisciplinaire Prairies et Plantes Fourragères (UR P3F), Centre INRA Poitou-Charentes, 86600 Lusignan

² IPK Genebank, Research Group Satellite Collections North, Malchow, Allemagne

Correspondance : Jean-paul.sampoux@lusignan.inra.fr

Résumé

Les graminées fourragères font l'objet de programmes de sélection depuis plusieurs décennies afin d'offrir des semences de haute valeur agronomique pour la création de prairies temporaires. La diversité de ces espèces présente dans les prairies naturelles a fourni le matériel génétique qui a permis d'initier les premiers programmes d'amélioration puis d'enrichir régulièrement les pools de sélection. Pour cela, des campagnes de collecte de diversité naturelle ont été entreprises sur de vastes territoires. Nous montrons que la diversité naturelle des graminées fourragères reste encore une ressource génétique importante, notamment dans l'objectif de répondre à de nouveaux enjeux agro-environnementaux. La distribution spatiale de cette diversité est esquissée à trois échelles géographiques (locale, régionale et continentale) et les modalités de sa collecte sont discutées. L'importance du maintien *in situ* de cette diversité naturelle est soulignée. Il est montré que les collections des centres de ressources génétiques peuvent fournir un support pour développer des modèles permettant d'évaluer les risques potentiels qui pèsent sur le maintien *in situ* de la diversité naturelle. Ces différents points sont développés en s'appuyant sur deux études de la diversité du ray-grass anglais, l'une à l'échelle locale, l'autre combinant les échelles régionale et continentale.

Mots-clés : Distribution spatiale, prairie temporaire, prairie naturelle, ray-grass anglais, valeur adaptative, valeur agronomique.

Abstract: The natural diversity of forage grasses - For a better understanding, use and preservation of this genetic resource from local to continental scale.

Forage grasses have been bred for several decades to create high performance cultivars to seed temporary meadows. The natural diversity existing for these species in natural meadows has provided the genetic material to start the first breeding programs and afterwards to reintroduce original diversity in breeding pools. Collection campaigns have hence been carried out to sample the natural diversity of forage grasses over wide territories. We emphasize that the natural diversity of forage grasses is still an important genetic resource, especially to meet agro-environmental goals with breeding. The spatial distribution of this natural diversity is outlined at three spatial scales (local, regional and continental). Methods to sample this diversity are discussed at these three spatial scales. It is emphasized that preservation of diversity in natural conditions is of key importance. It is pointed out that gene bank collections may provide material to set up models for predicting situations in which the natural diversity of forage grasses is endangered. These different issues are exemplified by two studies investigating the distribution of perennial ryegrass diversity, one at local scale and the other one combining regional and continental scales.

Keywords: Spatial distribution, temporary meadow, natural meadow, perennial ryegrass, adaptive value, agronomic value.

Introduction

Les graminées fourragères font l'objet de programmes de sélection et de création variétale depuis plusieurs décennies afin d'offrir des semences de haute valeur agronomique pour la création de prairies temporaires. Une large palette de variétés améliorées est aujourd'hui disponible. Elle comprend diverses espèces adaptées à des conditions environnementales variées et à différents usages allant du pâturage à la production de fourrage fané ou ensilé. Les différentes variétés de chaque espèce offrent une gamme de saisonnalité de production adaptée à diverses conditions climatiques (Casler et Van Santen, 2010). Le progrès génétique apporté par la création variétale a été évalué pour certaines espèces et ces études ont attesté une amélioration significative et régulière de la production fourragère et de sa qualité depuis les variétés les plus anciennes jusqu'aux plus récentes (Chaves *et al.*, 2009 ; Sampoux *et al.*, 2011 ; Wilkins et Humphreys, 2003).

Il existe pour la plupart des graminées fourragères un vaste réservoir de diversité naturelle présent dans divers types de peuplements herbagers semi-naturels depuis des prairies permanentes fortement exploitées jusqu'à des parcours de pâturage exploités de façon plus occasionnelle (Boller et Greene, 2010). Ces surfaces herbagères semi-naturelles occupent une superficie bien plus importante que les prairies temporaires semées avec des variétés améliorées (3,5 Mha pour les prairies temporaires et 13,5 Mha pour les prairies naturelles en France). Au sein de ces peuplements spontanés, les graminées fourragères sont soumises à une grande diversité de conditions environnementales qui favorise le maintien d'une importante diversité adaptative. Des collectes ponctuelles de populations naturelles de graminées ont fourni le matériel génétique qui a permis d'initier les premiers programmes de sélection dans ces espèces au cours de la première moitié du vingtième siècle et dans les années 1960. Des campagnes de collecte de diversité naturelle plus systématiques ont ensuite été organisées à partir des années 1970 (Mansat, 1995). Celles-ci ont été complétées par des travaux d'évaluation de la diversité phénotypique et moléculaire du matériel collecté. La conservation de ce matériel génétique a été progressivement organisée (Prospéri et Sampoux, 2005). Elle est aujourd'hui assurée en France par un centre de ressources génétiques des espèces fourragères hébergé par l'Unité de Recherche Pluridisciplinaire Prairies et Plantes Fourragères du Centre Poitou-Charentes de l'INRA qui reçoit l'appui d'un réseau national auquel contribuent les obtenteurs actifs sur ces espèces et le GEVES.

Dans cet article, nous montrons que la diversité naturelle des graminées fourragères reste encore une ressource génétique importante pour les travaux d'amélioration, notamment dans l'objectif de répondre à de nouveaux enjeux agro-environnementaux. Nous esquissons la distribution spatiale de cette diversité à trois échelles géographiques (locale, régionale et continentale), et nous discutons les modalités de sa collecte à ces trois échelles. Nous soulignons l'importance du maintien en conditions naturelles de cette diversité et de son intégrité génétique. Nous suggérons quelques pistes pour évaluer les risques qui pèsent sur ce maintien, et nous montrons en quoi les collections de diversité naturelle des centres de ressources génétiques peuvent contribuer à développer les outils permettant d'évaluer ces risques. Pour développer ces différents points, nous nous appuyons essentiellement sur deux études de la diversité d'une espèce de graminée fourragère, le ray-grass anglais, l'une à l'échelle locale, l'autre combinant les échelles régionale et continentale.

1. Les compartiments naturel et amélioré de la diversité d'une graminée fourragère à l'échelle locale

1.1. Le site d'étude et la diversité échantillonnée

Cette étude est basée sur l'échantillonnage de la diversité naturelle et semée du ray-grass anglais et de ses apparentés du complexe d'espèces du genre *Lolium* (Humphreys *et al.*, 2010) dans un site de Charente limousine. Cette petite région se situe dans la partie Nord-Est du département de la Charente. Ses conditions pédo-climatiques, sols argileux, précipitations relativement importantes (environ 950 mm annuels) et températures douces, sont favorables à une production herbagère abondante et régulière et

conviennent bien à la culture du ray-grass anglais ainsi qu'à sa présence spontanée dans les prairies naturelles. Jusqu'au milieu des années 1980, un système de polyculture-élevage, mis en œuvre sur de petites exploitations familiales, a prévalu dans cette région bocagère. Celle-ci s'est depuis spécialisée dans un élevage bovin semi-extensif, basé sur une forte utilisation du pâturage. La majeure partie des surfaces en cultures annuelles, vignes et vergers a été reconvertie en prairies semées avec des mélanges de variétés de différentes espèces issues de la création variétale moderne. La plupart de ces prairies semées n'ont jamais été retournées et certaines atteignent aujourd'hui quinze à vingt années d'exploitation.

Notre site d'étude se situait sur la commune de Genouillac (16) et comprenait des parcelles exploitées par deux éleveurs. Ce site, d'environ un demi-kilomètre carré, se composait d'une mosaïque de parcelles avec environ 55% de sa surface en prairies naturelles, 35% en prairies semées et 10% en cultures annuelles. Au printemps, une partie des prairies les plus planes et les moins humides (essentiellement des prairies semées, mais aussi quelques prairies naturelles) font l'objet d'une récolte de fourrage (foin ou enrubannage) pendant que les autres prairies sont pâturées. En règle générale, l'ensemble des prairies est soumis à un système de pâturage tournant pendant l'été et l'automne. Les dix prairies semées du site d'étude avaient été ensemencées avec des mélanges variétaux incluant une variété de ray-grass anglais ou de ray-grass hybride (ray-grass anglais X ray-grass d'Italie) en mélange avec une ou plusieurs variétés de légumineuses fourragères et éventuellement une variété d'une autre graminée fourragère. Trois parcelles avaient été ensemencées avec une variété de ray-grass anglais diploïde, six parcelles avec une variété de ray-grass anglais tétraploïde et une parcelle avec une variété de ray-grass hybride tétraploïde. Le ray-grass anglais (*Lolium perenne*) diploïde ($2n = 14$) et le ray-grass d'Italie (*Lolium multiflorum*) diploïde ($2n = 14$) s'intercroisent sans aucune difficulté, et constituent en réalité deux types différents d'un même complexe spécifique. Les sélectionneurs ont créé des variétés de ray-grass anglais ou de ray-grass hybride tétraploïdes par doublement artificiel du stock chromosomique afin d'obtenir rapidement certaines modifications phénotypiques. Les niveaux diploïde et tétraploïde ne peuvent s'intercroiser, mais la présence de ces deux niveaux de ploïdie dans le site d'étude avait l'avantage de pouvoir révéler de façon irréfutable certains cas de flux de gènes par voie de graines. Dans les prairies naturelles du site d'étude, le ray-grass anglais naturel, diploïde, était la graminée la plus abondante.

1.2. Méthode expérimentale et analyse des données

Un échantillonnage de 4500 plantes a été réalisé dans le site d'étude en septembre 2008. Cet échantillonnage a été réalisé en prélevant la plante du genre *Lolium* (ray-grass anglais, ray-grass d'Italie ou ray-grass hybride) la plus proche de chaque nœud d'une grille au pas de 10 mètres sur 80% de la surface des prairies du site, et au pas de 20 mètres sur les 20% restant composés de quelques prairies naturelles périphériques. Chaque position de prélèvement a été géo-référencée avec une précision de ± 5 cm. Les plantes échantillonnées ont été clonées, puis repiquées en parcelle expérimentale avec deux répétitions en avril 2009 sur le domaine expérimental de l'INRA à Lusignan. Pour les variétés de ray-grass anglais et de ray-grass hybride qui avaient été semées dans les prairies du site d'étude, un lot de semences commercial, en principe équivalent au lot de semences utilisé par l'agriculteur, a été acquis. Cent plantes issues de chacun de ces lots de semences ont été implantées en parcelle expérimentale dans le même dispositif que celui des plantes échantillonnées dans le paysage d'étude. Sur l'ensemble des plantes du dispositif expérimental, différents caractères phénotypiques ont été notés en 2009 et 2010 (abondance du tallage, longueur et largeur des feuilles, dormance hivernale et estivale, précocité d'épiaison et remontaison, nombre et taille des épis, tolérance aux maladies, abondance de la biomasse aérienne à chaque saison). Le niveau de ploïdie de chaque plante a été déterminé en cytométrie de flux en 2010. Cette caractérisation phénotypique et

caryotypique a permis d'identifier un type génétique supplémentaire *a priori* non attendu, le ray-grass d'Italie diploïde, pour un effectif total d'une soixantaine de plantes.

A l'aide d'une méthode de classification non supervisée basée sur les données phénotypiques recueillies, nous avons recherché une structuration de la diversité phénotypique des plantes prélevées dans le site d'étude et de celles issues de lots de graines de variétés. Cette classification non supervisée a permis de distinguer cinq classes composées très majoritairement de plantes de ray-grass anglais diploïde provenant des prairies naturelles. Ces cinq classes ont été supposées représenter une structuration de la diversité naturelle du ray-grass anglais dans le site d'étude. D'autres plantes prélevées dans le site d'étude, et provenant majoritairement de prairies semées, se sont agrégées avec les plantes issues de lots de graines de variétés de ray-grass anglais en deux classes correspondant aux caryotypes diploïde et tétraploïde. Une quarantaine de plantes tétraploïdes prélevées sur le site d'étude se sont agrégées en une classe avec les plantes issues d'un lot de graines de variété de ray-grass hybride tétraploïde. Enfin, la soixantaine de plantes de ray-grass d'Italie diploïde a formé une dernière classe. Nous avons consolidé cette classification par une méthode de réassignation phénotypique ou classification supervisée. Un jeu de données d'apprentissage de neuf classes a été constitué. Il comprenait cinq classes correspondant aux cinq classes de diversité naturelle identifiées par la classification non supervisée, mais restreintes aux plantes provenant de prairies naturelles, trois classes constituées des plantes issues de lots de graines des trois types de variétés (ray-grass anglais diploïde, ray-grass anglais tétraploïde, ray-grass hybride tétraploïde) et une classe composée des plantes identifiées comme ray-grass d'Italie diploïde. La méthode de classification supervisée a permis de déterminer la probabilité d'appartenance de chaque plante prélevée dans le site d'étude à chacune de ces neuf classes sur la base de ses caractéristiques phénotypiques.

1.3. Différenciation entre diversité naturelle et diversité améliorée

La Figure 1 illustre les résultats d'une analyse canonique discriminante réalisée après avoir réassigné chaque plante du site d'étude à sa classe de plus forte probabilité d'appartenance. Le premier axe canonique sépare nettement les cinq classes de diversité naturelle des trois types variétaux et du ray-grass d'Italie. Ce premier axe canonique est associé à la date d'épiaison, ce qui révèle le fait que les variétés semées dans le site d'étude étaient nettement plus tardives que la diversité naturelle locale. Le premier axe canonique est également associé à des caractères liés à l'importance de la biomasse aérienne végétative, comme la longueur des limbes. Une forte différenciation entre diversité naturelle et variétés améliorées pour l'importance de la biomasse aérienne végétative est cohérente avec l'amélioration significative du rendement fourrager obtenue par les travaux de sélection associés à la création variétale chez le ray-grass anglais (Sampoux *et al.*, 2011).

Ces travaux de sélection sont en effet susceptibles d'avoir déplacé la valeur de certains caractères phénotypiques quantitatifs au-delà des limites de la gamme de variation naturelle. Toutefois, la variabilité naturelle d'un caractère présente dans un site peut aussi ne représenter qu'une partie de la variabilité naturelle existant pour ce caractère. L'introduction de diversité semée améliorée dans un site peut alors augmenter la variabilité d'un tel caractère sans que les travaux de sélection aient accru sa gamme de variation. La position sur le premier axe canonique du groupe de plantes identifiées comme ray-grass d'Italie diploïde suggère que ces plantes sont probablement issues d'un matériel génétique amélioré et qu'elles constituent donc un quatrième type variétal présent sur le site d'étude. Le second axe canonique met en évidence une relation négative bien connue entre pérennité et taux de remontaison chez les graminées fourragères.

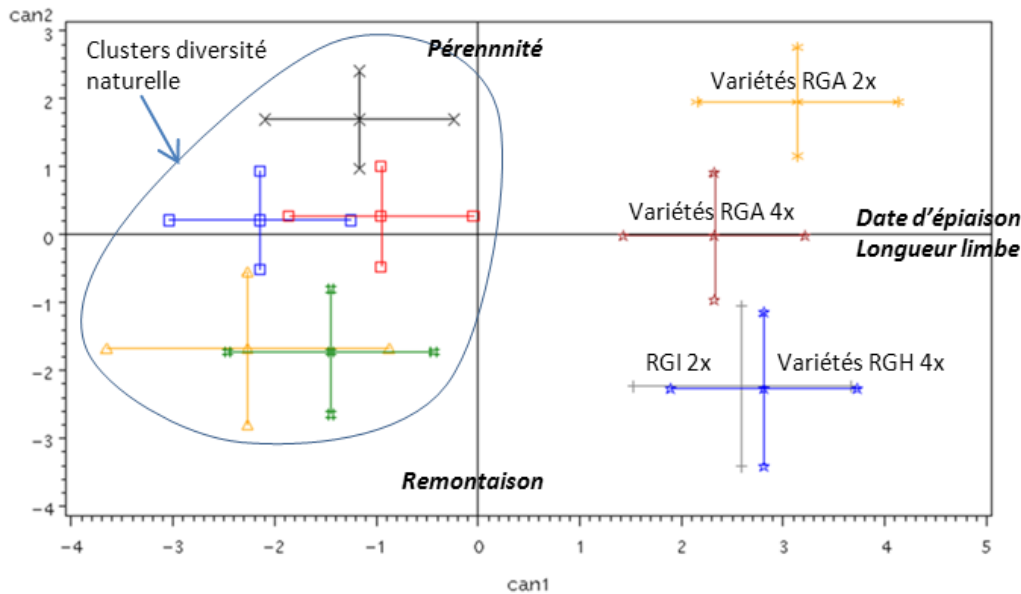


Figure 1 : Analyse canonique discriminante de la diversité phénotypique des plantes du complexe d'espèces ray-grass anglais – ray-grass d'Italie présentes dans les prairies naturelles et les prairies semées d'un site de Charente limousine (Genouillac). RGA 2x : ray-grass anglais diploïde, RGA 4x : ray-grass anglais tétraploïde, RGI 2x : ray-grass d'Italie diploïde, RGH 4x : ray-grass hybride tétraploïde. La diversité au sein de chaque cluster de diversité naturelle ou type variétal est illustrée par le tracé de l'intervalle \pm un écart-type autour de sa position moyenne le long des deux premiers axes canoniques.

En ce qui concerne les classes de matériel génétique amélioré discernées dans cette étude, il oppose deux types variétaux fortement contrastés dont la différenciation est le résultat d'une sélection pour des usages distincts : - d'une part, des variétés de ray-grass anglais diploïde et tétraploïde pérennes et peu remontantes, convenant pour des prairies pâturées semées pour plusieurs années, - et d'autre part, le ray-grass d'Italie et le ray-grass hybride, peu pérennes et très remontants, convenant pour des prairies fauchées semées pour un ou deux ans. Notons que le ray-grass hybride et le ray-grass d'Italie conviennent peu au système d'exploitation adopté par les deux éleveurs du site d'étude. Il est remarquable que l'ensemble des cinq classes de diversité naturelle distinguées sur le site d'étude couvre une gamme de variabilité le long du second axe canonique de l'analyse canonique discriminante aussi importante que celle allant du ray-grass d'Italie aux variétés de ray-grass anglais diploïde et tétraploïde. Presque toute la gamme de variation existant pour ces deux caractères dans le complexe spécifique ray-grass anglais – ray-grass d'Italie apparaît présente dans la diversité naturelle du site d'étude. Somme toute, la distribution de la diversité des différents types de matériel génétique le long des deux premiers axes de l'analyse canonique discriminante montre que la diversité naturelle présente dans le site d'étude constitue une ressource génétique plus ou moins exhaustive de la diversité existant dans le complexe ray-grass anglais – ray-grass d'Italie selon le caractère considéré.

1.4. Spatialisation de la diversité naturelle

Il est attendu que les variations spatiales des pressions de sélection environnementale et la portée limitée des flux de gènes engendrent une certaine structuration spatiale de la diversité phénotypique (Sokal *et al.*, 1989). Il n'a toutefois pas été possible de distinguer une organisation spatiale des cinq classes de diversité naturelle (Figure 2). Toutefois, pour la date d'épiaison et le taux de remontaison, la réalisation de semi-variogrammes¹ expérimentaux a révélé un patron d'auto-corrélation spatiale malgré

¹ *Semi-variogramme* : Semi (ou demi) variance de la différence entre deux observations aléatoires séparées par une distance h (si des observations spatialement proches tendent à se "ressembler", la semi-variance doit décroître lorsque la distance h diminue). Le semi-variogramme expérimental (ou empirique) est établi en calculant les différences moyennes constatées pour toutes les observations séparées par une distance égale à h .

un effet pépite important (ordonnée du semi-variogramme pour une distance nulle révélant une variance résiduelle élevée). Le semi-variogramme de la date d'épiaison (Figure 3), comme celui du taux de remontaison, présente une portée d'environ 200m. Ce résultat indique que les dates d'épiaison ou les taux de remontaison de deux plantes différentes ne sont plus corrélés lorsque la distance qui les sépare dépasse 200m. La carte interpolée des variations spatiales de la date d'épiaison de la diversité naturelle (Figure 4), établie par modélisation de la fonction d'auto-corrélation et krigeage², montre que les plantes les plus tardives se trouvent dans les zones basses et humides du site, ce qui suggère un rôle des variations spatiales des pressions de sélection locales dans la spatialisation observée de la date d'épiaison.



Figure 2 : Localisation des plantes de ray-grass anglais échantillonnées dans un site de Charente limousine (Genouillac) assignées à cinq classes de diversité naturelle sur la base de données phénotypiques notées en station expérimentale.

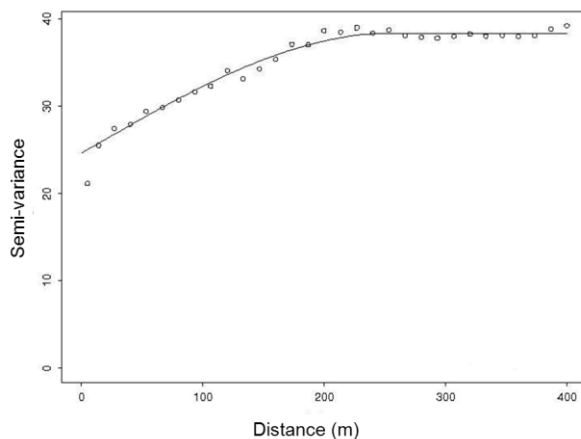


Figure 3 : Semi-variogramme expérimental de la date d'épiaison du ray-grass anglais naturel présent dans les prairies naturelles d'un site de Charente limousine (Genouillac).

² Interpolation spatiale d'une variable à partir d'une série d'observations ponctuelles et de la modélisation du semi-variogramme expérimental.

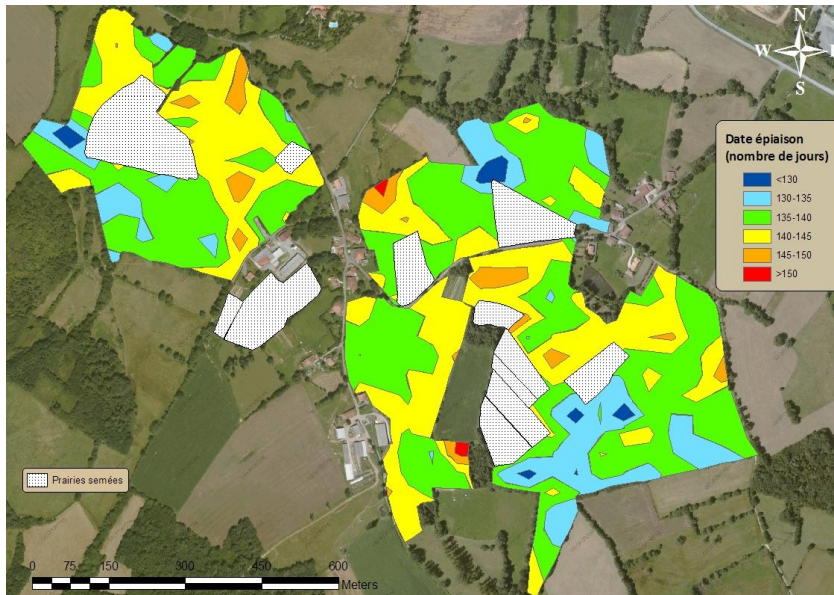


Figure 4 : Carte interpolée obtenue par krigeage après modélisation du semi-variogramme expérimental de la date d'épiaison (nombre de jours depuis le 1^{er} janvier) du ray-grass anglais naturel présent dans les prairies naturelles d'un site de Charente limousine (Genouillac).

1.5. Flux géniques entre diversité naturelle et diversité améliorée

La distribution spatiale des différentes classes de plantes montre qu'un certain nombre de plantes assignées à la classe des variétés de ray-grass anglais diploïde, à celle du ray-grass d'Italie et à celle du ray-grass hybride amélioré, se trouvent localisées au sein des prairies naturelles (Figure 5).



Figure 5 : Localisation des plantes du complexe d'espèces ray-grass anglais – ray-grass d'Italie échantillonnées dans un site de Charente limousine (Genouillac) assignées à quatre types variétaux sur la base de données phénotypiques notées en station expérimentale (variétés de ray-grass anglais diploïdes : RGA 2x, variétés de ray-grass anglais tétraploïdes : RGA 4x, variétés de ray-grass hybride tétraploïdes : RGH 4x, ray-grass d'Italie diploïde : RGI 2x).

La fréquence de ces "intrus" reste relativement faible, mais ces plantes se trouvent dispersées sur une grande partie de la surface en prairies naturelles. La présence d'une partie de ces "intrus" s'explique par des réparations de zones de prairies naturelles par l'exploitant, réensemencées avec des semences

de variétés suite à des travaux de drainage, d'arrachage de haies ou de bosquets. La présence des autres "intrus" doit être expliquée par des transports de graines involontaires par les exploitants ou bien par des déplacements de graines sans intervention humaine (e.g. la dispersion de graines ingérées puis libérées après transit digestif par des animaux mobiles). La présence de plantes de ray-grass d'Italie dans des prairies du site d'étude est particulièrement remarquable car aucun des deux exploitants n'a semé ce type de matériel génétique dans ces prairies. Toutefois, du ray-grass d'Italie a bien été semé dans certaines parcelles en périphérie de notre site d'étude. Il semble donc que des déplacements de graines entre parcelles puissent se produire pour ce type de matériel génétique peu pérenne mais fort producteur de graines. Notons que l'on trouve également, en faible fréquence, des plantes de phénotype naturel dans les prairies semées (Figure 2) dont la présence doit être expliquée par d'autres causes qu'un semis volontaire par les exploitants. Dans les prairies semées avec des variétés de ray-grass anglais diploïde ou tétraploïde depuis plus de dix ans (sept parcelles), le phénotype variétal reste en fait très abondant et a peu évolué en moyenne et en variance par rapport aux variétés initiales. Ceci témoigne donc d'une bonne valeur adaptative de ces phénotypes variétaux dans le site d'étude malgré une différenciation marquée avec les phénotypes naturels. En revanche, le ray-grass hybride a totalement disparu d'une parcelle où il avait été semé en 1995 dans laquelle il n'a été trouvé que des plantes de ray-grass anglais naturel (Figures 2 et 5). Ce type génétique, peu pérenne et bon producteur de graines comme le ray-grass d'Italie, n'a pas réussi à maintenir un peuplement dense pérenne, mais existe, disséminé sur le site d'étude, par la présence quelques individus dans les prairies naturelles et les parcelles semées en ray-grass anglais diploïde et tétraploïde.

2. Distribution de la diversité naturelle des graminées fourragères aux échelles régionale et continentale

2.1. Des pratiques éprouvées de collecte de la diversité naturelle aux grandes échelles spatiales

Une variabilité phénotypique importante est attendue dans la diversité naturelle des graminées fourragères à l'échelle de grands territoires comme le continent européen (Beierkuhnlein *et al.*, 2011 ; Kreyling *et al.*, 2012 ; Poirier *et al.*, 2012). A cette échelle, des variations environnementales, notamment climatiques, de grande amplitude sont susceptibles d'induire des réponses adaptatives contrastées conduisant à une variabilité phénotypique importante entre populations distantes. L'histoire phylogéographique et l'isolement par la distance peuvent également induire des variations phénotypiques entre populations qui n'ont pas nécessairement de valeur adaptative, mais qui peuvent éventuellement avoir un intérêt agronomique. Les sélectionneurs d'espèces fourragères ont depuis longtemps manifesté un intérêt pour la collecte de diversité à l'échelle de grands territoires. Des collectes de diversité ont ainsi été réalisées de façon systématique sur l'ensemble du territoire français pour le ray-grass anglais (Charmet *et al.*, 1990) et pour les fétuques à feuilles fines (Sampoux et Huyghe, 2009). Ces collectes à grande échelle consistent à échantillonner les populations naturelles présentes sur de nombreux sites (de plusieurs centaines à plusieurs milliers) aux conditions environnementales variées. Sur chaque site, une cinquantaine à quelques centaines de plantes sont échantillonnées sur une surface d'environ un hectare en prélevant quelques talles ou bien la production de graines de chaque plante.

La collecte de diversité sur de grandes échelles géographiques, cherchant à exploiter des conditions macro-environnementales particulières, a fourni dans le passé des ressources génétiques qui ont permis des innovations importantes. Dans les années 1970-80, des collectes de populations naturelles de dactyle ont ainsi été entreprises par des chercheurs de l'INRA dans les régions du littoral atlantique de l'Europe (Bretagne, Pays Basque, Galice, Portugal) afin de se procurer des populations à faible

dormance hivernale et à épiaison tardive. Ces prospections ont fourni des ressources génétiques qui ont permis un progrès important de la création variétale dans cette espèce en offrant des variétés d'une souplesse d'exploitation inédite sur le marché européen (Mousset, 2000). La diversité naturelle collectée sur de grands gradients environnementaux est encore aujourd'hui susceptible de fournir des ressources génétiques originales pour répondre à de nouveaux enjeux d'amélioration. A l'occasion d'une étude du progrès génétique chez le ray-grass anglais conduite par l'INRA et les obtenteurs de l'ACVF (Association des Créateurs de Variétés Fourragères), des variétés de ray-grass anglais anciennes et récentes ainsi que des populations naturelles ont été testées dans un même réseau d'essais (Sampoux *et al.*, 2011). Ces essais ont montré que des populations naturelles de ray-grass anglais d'Europe continentale collectées en Ukraine et Hongrie présentaient un indice de nutrition azotée (Lemaire *et al.*, 1989) significativement plus élevé que des populations naturelles d'Europe océanique provenant de Bretagne et d'Irlande (Figure 6). Les variétés récentes de ray-grass anglais montrant un indice de nutrition azotée relativement faible dans ces essais, ces populations d'Europe continentale pourraient constituer une ressource génétique d'intérêt pour la création de variétés de ray-grass anglais à capacité de prélèvement de l'azote minéral du sol améliorée. Une nouvelle étude est en cours en collaboration entre l'INRA et l'ACVF pour évaluer plus précisément la variabilité de la capacité à prélever l'azote du sol dans une large gamme de diversité chez le ray-grass anglais et fournir des références pour étudier ultérieurement les mécanismes physiologiques et génétiques en jeu.

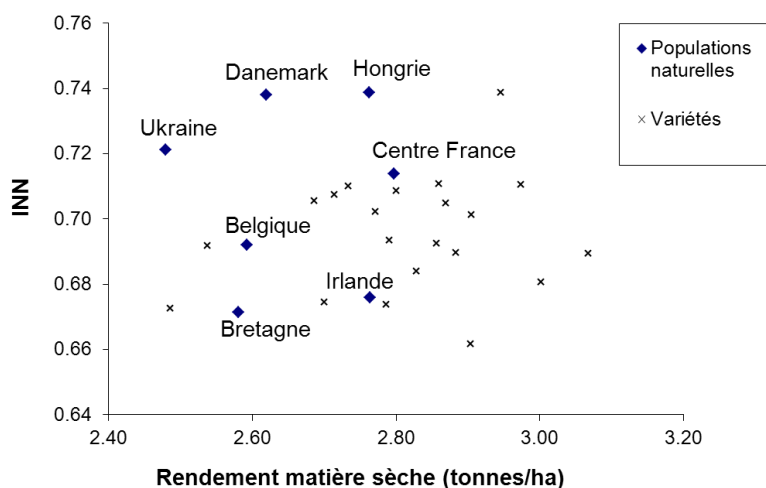


Figure 6 : Indice de nutrition azotée (INN) et rendement fourrager de populations naturelles et de variétés de ray-grass anglais diploïdes représentatives des variétés ayant été cultivées en France depuis quarante ans (moyennes de quatre coupes dans deux lieux)

2.2. Illustration de la distribution de la diversité naturelle d'une graminée fourragère aux grandes échelles spatiales

La distribution de la diversité phénotypique d'une graminée fourragère à grande échelle géographique peut être illustrée par les résultats d'une analyse de données réalisée en 2012 en collaboration entre le centre de ressources génétiques des espèces fourragères de l'INRA à Lusignan et le centre de ressources génétiques allemand homologue de l'IPK à Malchow. Cette analyse a porté sur des données phénotypiques recueillies sur une collection de 352 populations collectées par le centre de ressources génétiques allemand dans plusieurs régions d'Europe situées en Bulgarie, Croatie, Irlande et Espagne (Figure 7). Ces collectes avaient exploré des régions d'Europe au climat contrasté depuis un climat océanique humide jusqu'à un climat semi-continentale. Dans chaque région visitée, des populations de ray-grass anglais avaient été échantillonnées le long d'un gradient d'altitude s'étagant de quelques mètres à 700 ou 1000m selon les régions. Une large gamme de variation phénotypique avait été observée pour ces populations dans un dispositif en station expérimentale.



Figure 7 : Localisation des sites d'origine de 352 populations naturelles de ray-grass anglais collectées par le centre de ressources génétiques allemand de l'IPK

Deux analyses des corrélations canoniques (Tableau 1) ont été réalisées entre les caractères phénotypiques observés (moyennes ajustées des populations) et les coordonnées spatiales des populations (latitude, longitude, altitude).

Tableau 1 : Analyse des corrélations canoniques entre les caractères phénotypiques notés en station expérimentale et les coordonnées spatiales de 352 populations naturelles de ray-grass anglais collectées par le centre de ressources génétiques allemand de l'IPK dans différentes régions d'Europe : (1) analyse sans transformation des données, (2) analyse après centrage des caractères phénotypiques, de la longitude et de la latitude par région visitée.

	Analyse des axes canoniques					
	(1)			(2)		
Corrélation canonique	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Axe 1	Axe 2	Axe 3
	0.94	0.88	0.49	0.50	0.25	0.19
Corrélations des caractères phénotypiques avec leurs variables canoniques						
	(1)			(2)		
	V1	V2	V3	V1	V2	V3
Alternativité année 1	-0.57	-0.38	0.19	-0.21	0.63	-0.02
Vigueur printemps année 1	-0.38	-0.25	0.31	0.51	-0.15	0.28
Tol. froid début hiver an. 1	0.37	-0.73	-0.05	0.01	-0.08	0.68
Tol. froid fin hiver année 2	0.90	0.32	0.13	0.62	-0.04	0.59
Vigueur printemps année 2	0.27	0.12	0.55	0.58	0.18	0.37
Date épiaison année 2	0.79	-0.37	0.11	0.05	0.49	0.25
Biomasse année 2	0.38	-0.37	0.75	0.74	0.39	0.01
Rés. rouilles année 2	-0.62	0.58	-0.23	0.01	-0.30	-0.18
Rés. autres maladies an 2	0.54	-0.33	0.14	0.23	0.34	0.13
Tol. froid début hiver an 2	-0.10	0.40	0.22	0.13	0.29	0.17
Corrélations des paramètres spatiaux avec leurs variables canoniques						
	(1)			(2)		
	W1	W2	W3	W1	W2	W3
Altitude	-0.29	-0.33	0.90	0.86	0.50	-0.05
Latitude	0.86	0.49	-0.11	0.17	-0.95	-0.25
Longitude*	-0.81	0.58	0.04	0.03	-0.57	0.82

* Longitudes croissantes d'Ouest en Est

La première analyse canonique des corrélations a été réalisée à l'échelle de l'Europe sans transformation des données. La seconde analyse a été réalisée à l'échelle des régions visitées en centrant par région les distributions des caractères phénotypiques ainsi que la latitude et la longitude. A l'échelle de l'Europe, l'analyse des corrélations canoniques montre que la diversité phénotypique des populations collectées est fortement structurée par la latitude et la longitude.

La première direction canonique indique que les latitudes septentrionales et les longitudes occidentales sont associées à une faible alternativité, une date d'épiaison tardive, une bonne tolérance au froid en fin d'hiver, une faible résistance aux rouilles mais une bonne résistance aux autres maladies. La seconde direction canonique associe les latitudes septentrionales et les longitudes orientales avec une bonne résistance aux rouilles mais aussi avec une tolérance au froid médiocre en début d'hiver. L'analyse des corrélations canoniques réalisée à l'échelle des régions visitées ne montre une corrélation canonique remarquable que pour la première direction canonique associée à l'altitude des sites de collecte.

L'altitude des sites de collecte est associée positivement avec la biomasse aérienne des plantes, la vigueur au printemps et la tolérance au froid en fin d'hiver. Notons toutefois que les gradients d'altitude explorés ne s'élevaient que jusqu'à des altitudes relativement modérées. Un semi-variogramme expérimental des dates d'épiaison moyennes des populations centrées par région (Figure 8) révèle un patron d'autocorrélation avec une portée d'environ 400 km.

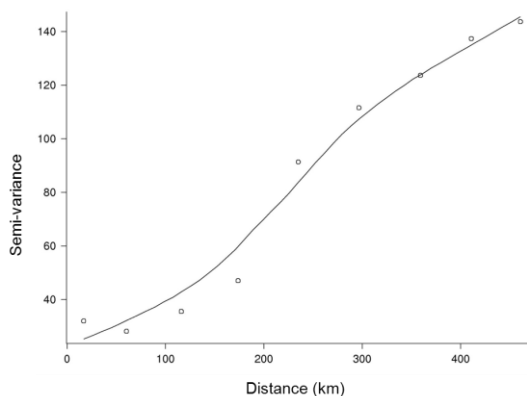


Figure 8 : Semi-variogramme expérimental des dates d'épiaison moyennes centrées par région des 352 populations naturelles de ray-grass anglais collectées par le centre de ressources génétique allemand de l'IPK.

Il met donc en évidence une structuration spatiale forte de la diversité naturelle du ray-grass anglais pour ce caractère dès l'échelle régionale. Dans le cas de populations naturelles de ray-grass anglais collectées sur le territoire français Monestiez *et al.* (1994) avaient recherché une structuration spatiale de la diversité phénotypique de ces populations à l'aide de modèles géo-statistiques multi-variables. Par cette approche, ils avaient estimé la portée des flux de gènes entre populations à environ 120 km alors que la portée des patrons d'autocorrélation dus aux pressions de sélection environnementale pouvait atteindre plus de 300 km pour certains caractères phénotypiques. Les corrélations entre caractères phénotypiques et coordonnées spatiales des populations qui ont été observées dans les deux analyses des corrélations canoniques sont cohérentes avec des patrons d'adaptation le long de gradients climatiques majeurs. Ceux-ci devront être précisés par un échantillonnage plus systématique de la diversité à l'échelle de l'Europe et par la prise en compte effective de paramètres environnementaux pertinents à cette échelle. Cette collection de populations naturelles de ray-grass anglais, qui a échantillonné des conditions environnementales très diversifiées, pourra d'ores et déjà être une source de diversité pour les programmes d'amélioration visant à accroître la résilience des variétés de ray-grass anglais face aux aléas climatiques.

3. Bien utiliser et préserver la diversité naturelle des graminées fourragères

3.1. Collecter la diversité naturelle aux grandes échelles spatiales pour assurer l'efficacité de la sélection

Le type de ray-grass anglais adapté à l'installation de prairies destinées à être exploitées plusieurs années et soumises régulièrement au pâturage, comme cela est le cas dans le site de Charente limousine que nous avons étudié, est bien défini. Il doit commencer sa pousse tôt au printemps et présenter une date d'épiaison tardive afin d'offrir une grande souplesse d'exploitation. Il doit présenter une faible alternativité et un faible taux de remontaison, préjudiciables à la pérennité de la prairie et à la valeur alimentaire du fourrage (Sampoux *et al.*, 2011). Enfin, l'investissement dans la production de biomasse végétative (taille et nombre des organes végétatifs) doit être le plus élevé possible. La diversité naturelle du ray-grass anglais présente dans le site Charente limousine étudié n'est pas optimale du point de vue de ces critères de valeur agronomique. L'investissement dans la production de biomasse végétative est insuffisant et l'épiaison est trop précoce. La variabilité du taux de remontaison et de la pérennité est trop importante. L'analyse des corrélations canoniques des populations naturelles de ray-grass anglais réalisée à l'échelle de l'Europe indique que les populations naturelles les mieux adaptées à cet usage doivent être trouvées dans les régions du Nord-Ouest de l'Europe. En revanche, les populations les plus résistantes aux rouilles sont plutôt présentes en Europe orientale. Pour développer leurs programmes de sélection, les sélectionneurs de graminées fourragères ont donc collecté des populations naturelles de différentes origines géographiques présentant des caractéristiques agronomiques complémentaires puis les ont inter-croisées pour créer des pools génétiques destinés à la sélection. La sélection d'allèles favorables et leur recombinaison au sein de ces pools génétiques a permis la création de variétés telles que celles présentes dans le site de Charente limousine étudié. L'étude de la diversité présente dans ce site montre que les variétés de ray-grass anglais ainsi créées, bien que phénotypiquement différentes de la diversité naturelle locale, présentent une bonne valeur adaptative dans ce site, en termes de pérennité et de maintien d'un peuplement dense.

Les collections rassemblant des populations naturelles de graminées fourragères collectées sur de vastes territoires constituent donc une ressource génétique essentielle pour les travaux d'amélioration. Le regroupement et le maintien de ces collections sous forme de lots de graines conservés au froid dans un nombre limité de centres de ressources génétiques est nécessaire pour procurer aux sélectionneurs un accès facile et rapide à une vaste gamme de diversité (Prospéri et Sampoux, 2005). D'autre part, la diversité naturelle présente à une échelle régionale ou nationale n'offre pas toujours toute la gamme de variation naturelle des caractères phénotypiques d'intérêt. La coopération et les échanges de matériel génétique entre les centres de ressources génétiques de pays différents sont donc indispensables (Boller et Greene, 2010).

3.2. Optimiser la collecte de diversité naturelle aux grandes échelles spatiales

L'évaluation phénotypique des collections de diversité naturelle de graminées fourragères existant dans les centres de ressources génétiques est mise en œuvre en station expérimentale de façon quasi-systématique de façon à identifier des ressources d'intérêt pour les travaux de sélection. Ceci est le cas pour le centre de ressources génétique allemand de l'IPK (Nehrlich *et al.*, 2012 ; Willner *et al.*, 2010) comme pour les collections françaises (Charmet *et al.*, 1990 ; Mousset, 2000 ; Sampoux et Huyghe, 2009). Ces collections constituent également un matériel très pertinent pour l'étude de la distribution environnementale de la diversité naturelle des espèces collectées. Pendant les campagnes de collecte de diversité naturelle, certaines données environnementales sont souvent consignées concernant par exemple l'utilisation des terres, la topographie, l'orientation et la nature du sol. De plus, les coordonnées spatiales des sites de prélèvement sont notées. Ces coordonnées peuvent être utilisées pour interroger des bases de données environnementales géo-référencées à résolution fine couvrant de vastes

territoires (Sampoux et Badeau, 2009). Des données climatiques, de rayonnement global ou de couverture du sol peuvent ainsi être obtenues. Si les campagnes de collecte d'une espèce ont couvert de façon assez exhaustive son aire de présence, il est alors possible de mettre en relation les données d'occurrence de l'espèce avec les données environnementales des sites de collecte afin d'établir un modèle de distribution environnementale de l'espèce, ou modèle de niche écologique (Sampoux et Badeau, 2009 ; Sampoux et Huyghe, 2009). Il est également possible d'utiliser les données d'évaluation phénotypique et les données environnementales aux sites de collecte pour modéliser la distribution environnementale de la diversité phénotypique au sein d'une espèce (Sampoux et Badeau, 2009). Ces deux types de modèles et leur combinaison peuvent être très utiles pour prédire la localisation spatiale de populations présentant un phénotype particulier, ceci afin de répondre à un besoin de diversité particulier ou de rendre les collections plus exhaustives. De plus, la possibilité de disposer maintenant de marqueurs génomiques en très grand nombre (DarT, SNP, Rad sequencing) et couvrant l'ensemble du génome des espèces offre de nouvelles perspectives. Ces techniques de génotypage à haut débit appliquées à des collections géo-référencées devraient conduire à une étude plus précise de la structuration spatiale de la diversité naturelle des espèces. Elles devraient également permettre d'identifier des marqueurs de la variabilité génomique soumise à sélection dont la distribution allélique s'écarte des attendus du modèle neutre (Gebremedhin *et al.*, 2009 ; Luikart *et al.*, 2003 ; Nielsen, 2005 ; Nosil *et al.*, 2009 ; Storz, 2005). La combinaison de données environnementales aux sites de collecte de la diversité et de données de génotypage à haut débit pourrait être utilisée pour rechercher des associations entre diversité génomique et variabilité environnementale (Joost *et al.*, 2007 ; Holderegger *et al.*, 2008 ; Manel *et al.*, 2010 ; Poncet *et al.*, 2010). Ces associations statistiques pourraient être utilisées comme information supplémentaire pour mieux piloter les campagnes de collecte de diversité et la gestion des collections *ex situ*, pour préciser le choix des sources génétiques à introduire dans les programmes de sélection et pour assurer un lien plus direct entre ressources génétiques et programmes de sélection *via* les marqueurs putatifs d'adaptation naturelle identifiés.

3.3. Optimiser la collecte de diversité naturelle à l'échelle locale

Les résultats de l'étude de la diversité locale du site Charente limousine amènent à s'interroger sur les méthodes de collecte de la diversité à l'échelle locale. La pratique habituelle consistant à échantillonner une cinquantaine à quelques centaines de plantes sur une aire d'environ un hectare semble permettre de capturer l'essentiel de la variabilité présente à l'échelle plus large de l'ensemble du site (de l'ordre du demi-kilomètre carré) pour la plupart des caractères observés, mais ce n'est pas le cas pour la date d'épiaison et le taux de remontaison pour lesquels on observe un patron d'autocorrélation spatiale. Une étude en cours de la diversité moléculaire des plantes prélevées sur ce site permettra de préciser la structuration de la diversité génétique à cette échelle. D'autre part, la présence de plantes issues de la diversité variétale dans les prairies naturelles du site étudié suggère qu'une certaine vigilance est nécessaire dans le choix de sites de collecte de diversité naturelle et dans l'étude du matériel génétique recueilli. Il serait utile de reproduire un échantillonnage du même type dans d'autres sites où la possibilité de flux de gènes par voie pollinique entre diversités naturelle et améliorée serait plus importante du fait d'une plus faible différenciation phénologique (et d'une présence plus importante de variétés diploïdes dans le cas du ray-grass anglais).

3.4. Assurer le maintien de la diversité naturelle *in situ*

Les collections *ex situ* de diversité naturelle des graminées fourragères sont un outil de travail indispensable pour les sélectionneurs et peuvent de plus former un support très utile pour étudier la distribution environnementale de cette diversité. Elles constituent toutefois un moyen imparfait de conservation de la diversité. La durée de conservation des graines au froid dans les centres de ressources génétiques est nécessairement limitée. Il existe des risques de dérive et de sélection au sein des accessions, notamment à l'occasion des travaux de régénérations des lots de graines qui entraînent également un risque de "pollution" génique. La somme des prairies naturelles existantes

(13,5 Mha en France, environ 60 Mha pour l'ensemble de l'Europe) reste elle-même la meilleure assurance du maintien de la diversité naturelle des graminées fourragères. La diversité des pressions de sélection environnementales dans l'espace et dans le temps garantit une spatialisation de la diversité génétique et permet une adaptation locale aux changements environnementaux. Il existe toutefois certains risques sur le maintien de cette diversité *in situ*.

Dans les régions où l'agriculture est fortement intensifiée, les prairies naturelles n'occupent plus que des surfaces résiduelles fragmentées ; l'isolement et une taille efficace éventuellement réduite des populations peuvent alors conduire à des situations de dérive génétique conduisant à une perte aléatoire de diversité (Hooftman *et al.*, 2004 ; Van Rossum *et al.*, 2004). L'exemple du site de Charente limousine a également révélé un risque de pollution génique, lié à certaines pratiques mais aussi au simple fait de la cohabitation entre diversité naturelle et diversité sélectionnée. On peut également craindre que la diversité présente dans certaines régions ne soit pas suffisante pour permettre une adaptation à de possibles changements climatiques à relativement court terme sous l'influence de facteurs anthropiques (Briske *et al.*, 2003). Il ne faudrait donc pas se limiter à une conservation "passive" de la diversité *in situ* des espèces fourragères, mais plutôt se doter des outils d'observation et de prévision qui permettraient d'identifier des risques de perte de diversité et d'entreprendre les actions nécessaires dans ces situations. La modélisation de la distribution environnementale de la diversité permise par l'utilisation des données des collections des centres de ressources génétiques est un atout dans cette perspective. A l'échelle locale, des échantillonnages individu-centré, tel que celui pratiqué en Charente limousine et réalisés dans différents contextes environnementaux, permettraient de disposer de données pour préciser les facteurs les plus déterminants du maintien de la diversité locale. Il serait notamment nécessaire de préciser l'influence de l'organisation du paysage (agencement du parcellaire, discontinuités) et des pratiques (mode d'exploitation des prairies). Trois échelles spatiales devraient être principalement prises en compte qui structurent l'organisation de la diversité neutre : - l'échelle locale correspondant à la distance de dissémination des graines et du pollen, - l'échelle régionale correspondant à la portée des flux de gènes, soit environ 200 km dans le cas du ray-grass anglais selon Monestiez *et al.* (1994), - l'échelle continentale, au-delà de la portée des flux de gènes, structurée par l'histoire phylogéographique et l'isolement par la distance (Balfourier *et al.*, 2000). Les pressions de sélection environnementale qui s'exercent à chacune de ces trois échelles étant d'amplitude, et éventuellement de nature, différentes. Dans les zones où le maintien de la diversité naturelle actuellement présente se trouverait compromis par les perspectives de changement climatique, il conviendrait de s'interroger sur le choix de la diversité à installer en remplacement. Serait-il opportun de remplacer la diversité naturelle perdue par des variétés à base génétique relativement étroites sélectionnées pour la création de prairies temporaires, même adaptées au nouveau contexte climatique ? Devrait-on prévoir de véritables programmes de migration assistée de la diversité naturelle des prairies ? Pourrait-on enfin concevoir un nouveau type d'assemblage de matériel génétique où une large diversité intra et interspécifique offrirait à la fois un moyen de conserver les ressources génétiques, une capacité de résilience à long terme face aux variations environnementales et une valeur d'usage sensiblement améliorée ? Les collections des centres de ressources génétiques seront en tout cas une ressource indispensable dans cette perspective.

Conclusion

L'existence d'un vaste réservoir de diversité naturelle spontanée constitue l'une des particularités des graminées fourragères parmi les espèces végétales faisant l'objet de travaux d'amélioration génétique. Des données expérimentales sur ray-grass anglais nous ont permis d'illustrer la distribution de la diversité phénotypique des graminées fourragères aux grandes échelles spatiales, entretenue par une réponse adaptative différenciée le long de gradients environnementaux majeurs. Nous avons montré comment les sélectionneurs utilisent et recombinaient la diversité naturelle collectée à ces échelles pour créer des variétés à haute performance agronomique. Les résultats de l'étude de la diversité semée et

naturelle dans un site Charente limousine nous ont montré que les phénotypes variétaux ainsi créés présentent une bonne adaptation aux conditions environnementales de ce site sur un pas de temps de dix à quinze ans, malgré un contraste phénotypique marqué avec la diversité naturelle locale. L'évolution des pratiques et des conditions environnementales amènent cependant à s'interroger sur le maintien de l'intégrité de la ressource génétique formée par la diversité naturelle des graminées fourragères, et par conséquent sur l'opportunité et les modalités d'une démarche active d'assistance au maintien de cette diversité. Dans cette perspective, les collections *ex situ* constituent non seulement une ressource pour les programmes de création variétale et de réintroduction de diversité non sélectionnée, mais également un outil irremplaçable pour l'analyse, la modélisation et la prédiction de la distribution environnementale de la diversité naturelle des graminées fourragères.

Références bibliographiques

- Balfourier F., Imbert C., Charmet G., 2000. Evidence for phylogeographic structure in *Lolium* species related to the spread of agriculture in Europe. A cpDNA study. *Theor. Appl. Genet.*, 101, 131-138.
- Beierkuhnlein C., Thiel D., Jentsch A., Willner E., Kreyling J., 2011. Ecotypes of European grass species respond specifically to warming and extreme drought. *Journal of Ecology*, 99, 703-713.
- Boller B., Greene S.L., 2010. Genetic resources. In: Boller, B., Posselt, U., Veronesi, F. (Eds), *Fodder Crops and Amenity Grasses. Handbook of Plant Breeding*, Springer, Dordrecht, pp. 13-37.
- Briske D.D., Fuhlendorf S.D., Smeins F.E., 2003. Vegetation dynamics on rangelands: a critique of the current paradigms. *Journal of Applied Ecology*, 40, 601-614.
- Casler M.D., Van Santen E., 2010. Breeding objectives in forages. In: Boller, B., Posselt, U., Veronesi, F. (Eds), *Fodder Crops and Amenity Grasses. Handbook of Plant Breeding*, Springer, Dordrecht, pp. 115-136.
- Charmet G., Balfourier F., Bion A., 1990. Agronomic evaluation of a collection of French perennial ryegrass populations: multivariate classification using genotype x environment interactions. *Agronomie*, 10:807-823
- Chaves, B., De Vliegheer, A., Van Waes, J., Carlier, L., Marynissen, B., 2009. Change in agronomic performance of *Lolium perenne* and *Lolium multiflorum* varieties in the past 40 years based on data from Belgian VCU trials. *Plant Breed.* 128, 680-690.
- Gebremedhin B., Ficitola G.F., Naderi S., Rezaei H.R., Maudet C., Rioux D., Luikart G., Flagstad O., Thuiller W., Taberlet P., 2009. Frontiers in identifying conservation units: from neutral markers to adaptive genetic variation. *Animal Conservation*, 12, 107-109.
- Holderegger R., Hermann D., Poncet B., Gugerli F., Thuiller W., Taberlet P., Gielly L., Rioux D., Brodbeck S., Aubert S., Manel S., 2008. Land ahead: using genome scans to identify molecular markers of adaptive relevance. *Plant Ecology and Diversity*, 1, 273-283.
- Hooftman D.A.P, Billeter R.C., Schmid B., Diemer M., 2004. Genetic effects of habitat fragmentation on common species of Swiss fen meadows. *Conservation Biology* 18: 1043-1051.
- Humphreys M., Feuerstein U., Vandewalle M., Baert J., 2010. Ryegrasses. In: Boller, B., Posselt, U., Veronesi, F. (Eds), *Fodder Crops and Amenity Grasses. Handbook of Plant Breeding*, Springer, Dordrecht, pp. 211-260.
- Joost S., Bonin A., Bruford M.W., Després L., Conord C., Erhardt G., Taberlet P., 2007. A spatial analysis method (SAM) to detect candidate loci for selection: towards a landscape genomics approach to adaptation. *Molecular Ecology*, 16, 3955-3969.
- Kreyling J., Thiel D., Simmnacher K., Willner E., Jentsch A., Beierkuhnlein C., 2012. Geographic origin and past climatic experience influence the response to late spring frost in four common grass species of Central Europe. *Ecography*, 35, 268-275.
- Lemaire G., Gastal F., Salette J., 1989. Analysis of the effect of N nutrition on dry matter yield of a sward by reference to potential yield and optimum N content. *Proceedings XVIth International Grassland Congress, Nice, France*, 179-180.

- Luikart G., England P.R., Tallmon D., Jordan S., Taberlet P., 2003. The power and promise of population genomics: From genotyping to genome typing. *Nature Reviews Genetics*, 4, 981-994.
- Manel S., Joost S., Epperson B.K., Holderegger R., Storer A., Rosenberg M.S., Scribner K.T., Bonin A., Fortin M.J., 2010. Perspectives on the use of landscape genetics to detect genetic adaptive variation in the field. *Molecular Ecology*, 19, 3760-3772.
- Mansat P., 1995. "Préface" : in *Ressources génétiques des plantes fourragères et à gazon*, (Prospéri JM, Guy P., Balfourier F. eds), BRG-INRA, 9-12.
- Mousset C., 2000. Rassemblement, utilisation et gestion des ressources génétiques de dactyle à l'INRA de Lusignan. *Fourrages*, 162, 121-139.
- Monestiez P. *et al.*, 1994. Geostatistics for spatial genetic structures: study of wild populations of perennial ryegrass. *Theor. Appl. Genet.*, 88, 33-41.
- Nehrlich S. *et al.*, 2013. Characterization and evaluation of genebank accessions as a pre-selection instrument for plant breeding objectives and strategies. In: Barth S and Milbourne D (eds.): *Breeding strategies for sustainable forage and turf grass improvement*. Springer Science+Business Media, Dordrecht, 301-305.
- Nielsen R., 2005. Molecular signatures of natural selection. *Review of Genetics*, 39, 197-218.
- Nosil P., Funk D.J., Ortiz-Barrientos D., 2009. Divergent selection and heterogeneous genomic divergence. *Molecular Ecology*, 18, 375-402.
- Poirier M., Durand J.L., Volaire F., 2012. Persistence and production of perennial grasses under water deficits and extreme temperatures : importance of intraspecific vs. interspecific variability. *Global change biology*, 18, 3632-3646.
- Poncet B.N., Herrmann D., Gugerli F., Taberlet P., Holderegger R., Gielly L., Rioux D., Thuiller W., Aubert S., Manel S., 2010. Tracking genes of ecological relevance using a genome scan in two independent regional population samples of *Arabis alpina*. *Molecular Ecology*, 19, 2896-2907.
- Prospéri J.M., Sampoux J.P., 2005. Le réseau de conservation des ressources génétiques des plantes fourragères et à gazon : quelle diversité au sein des collections d'espèces pérennes. *Fourrages*, 182, 245-262.
- Sampoux J.P., Huyghe C., 2009. Contribution of ploidy-level variation and adaptive trait diversity to the environmental distribution of taxa in the 'fine-leaved fescue' lineage (genus *Festuca* subg. *Festuca*). *Journal of Biogeography* 36: 1978-1993.
- Sampoux J.P., Badeau V., 2009. Modélisation de la niche écologique des fétuques à feuilles fines : quels apports pour la conservation et la valorisation des ressources génétiques ? *Innovations agronomiques* (7) 79-91.
- Sampoux J.P., Baudouin P., Bayle B., Béguier V., Bourdon P., Chosson J.F., Deneufbourg F., Galbrun C., Ghesquière M., Noël D., Pietraszek W., Tharel B., Viguié A., 2011. Breeding perennial grasses for forage usage : an experimental assessment of trait changes in diploid perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) cultivars released in the last four decades. *Field Crops Research* 123: 117-129.
- Sokal R.R., Jacquez G.M., Wooten M.C., 1989. Spatial autocorrelation analysis of migration and selection. *Genetics*, 121, 845-855.
- Storz J.F., 2005. Using genome scans of DNA polymorphism to infer adaptive population divergence. *Molecular Ecology*, 14, 671-688.
- Van Rossum F., De Sousa S.C., Triest L., 2004. Genetic consequences of habitat fragmentation in an agricultural landscape on the common *Primula veris*, and comparison with its rare congener, *P. vulgaris*. *Conservation Genetics* 5: 231-245.
- Wilkins, P.W., Humphreys, M.O., 2003. Progress in breeding perennial forage grasses for temperate agriculture. *Journal of Agricultural Science*, 140, 129-150.
- Willner E., Hünmörder S., Dehmer K.J., 2010. Towards an enhanced utilization of plant genetic resources in grass breeding by characterization and evaluation trials. In: Huyghe C. (ed), *Sustainable use of genetic diversity in forage and turf breeding*. Springer, Dordrecht, pp. 173-180.