



HAL
open science

Plus-value de la diversité génétique intra-parcelle pour la stabilité de la production et autres services écosystémiques

Isabelle Litrico, Isabelle Goldringer, Jerome Enjalbert

► To cite this version:

Isabelle Litrico, Isabelle Goldringer, Jerome Enjalbert. Plus-value de la diversité génétique intra-parcelle pour la stabilité de la production et autres services écosystémiques. *Innovations Agronomiques*, 2015, 43, pp.7-18. hal-01277635

HAL Id: hal-01277635

<https://hal.science/hal-01277635v1>

Submitted on 22 Feb 2016

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

Plus-value de la diversité génétique intra-parcelle pour la stabilité de la production et autres services écosystémiques

Litrico I.¹, Goldringer I.², Enjalbert J.²

¹ INRA, URP3F, RD 150, Le chêne, BP 86006, F-86600 Lusignan

² INRA, Université Paris-Sud - CNRS - AgroParisTech, GQE, Ferme du Moulon, F-91190 Gif-sur-Yvette

Correspondance : Isabelle.litrico@lusignan.inra.fr

Résumé

L'agriculture actuelle est majoritairement basée sur l'exploitation d'un faible niveau de diversité spécifique (nombre d'espèces) et génétique. Mais de plus en plus d'études démontrent la plus-value de la diversité au sein des écosystèmes sur la stabilité de la production et les services environnementaux. Nous présentons dans ce document plusieurs exemples de l'importance de la diversité génétique intra-parcelle au sein des espèces cultivées, en particulier le blé et les prairies semées, pour le contrôle des bioagresseurs, le maintien de la biodiversité sauvage associée aux cultures, mais aussi pour la stabilité de la production et le maintien de l'équilibre des espèces semées en mélanges plurispécifiques. Cet impact significatif de la diversité génétique sur les services attendus des peuplements semés laisse entrevoir des pistes intéressantes d'amélioration des espèces pour leur utilisation en mélanges. Il s'agit maintenant d'approfondir les connaissances des mécanismes à la base de ces effets afin de raisonner les assemblages et développer de nouvelles méthodologies.

Mots-clés : Diversité intraspécifique, blé, prairies semées, contrôle des maladies, biodiversité associée.

Abstract: Benefit of within-field genetic diversity for the stability of production and other ecosystem services

The current agriculture is mainly based on the exploitation of low species and genetic diversity. But an increasing number of studies display the benefit of diversity on the stability of production and current environmental issues. In this paper, we show several examples of the importance of within-field genetic diversity in crops, particularly wheat and temporary grasslands, for pest and disease control, for maintenance of wild biodiversity but also for the stability of the production and species coexistence in multi-species mixtures. The significant impact of the genetic diversity of the expected services blazes the trail for improving species for their use in mixtures. There is a need now to further document the mechanisms underlying these effects in order to better design blends and develop new breeding strategies.

Keywords: Intraspecific diversity, wheat, temporary grasslands, diseases control, wild biodiversity.

Introduction

L'agriculture actuelle est majoritairement basée sur l'exploitation d'un faible nombre d'espèces cultivées, qui elles-mêmes présentent généralement une variabilité génétique réduite et sont installées en cultures monospécifiques. On constate aussi une uniformisation des modes d'occupation des sols et des pratiques. Or, de nombreuses études (Allard, 1961 ; Rasmusson et al., 1967 ; Tilman et al., 1996 ; Hockett et al., 1983 ; Hector et al., 1999 ; Finckh et al., 2000 ; Grime, 2006 ; Nyfeler et al., 2009)

démontrent la plus-value de la diversité sur la stabilité de la production, notamment face aux aléas climatiques (Tilahun, 1995 ; Lesica et Allendorf, 1999 ; Tilman et al., 2001), ainsi que sur les enjeux environnementaux (Frey et Maldonado, 1967 ; Hajjar et al., 2008 ; Vlachostergios et al., 2011) et en particulier via un impact positif sur le maintien et la régulation de la biodiversité sauvage associée aux cultures.

Plusieurs mécanismes, non exclusifs, sous-jacents à la plus-value de la diversité spécifique sont proposés.

- Le mécanisme de **complémentarité** d'utilisation des ressources entre espèces fonctionnellement différentes. Fondée sur le principe de limite de ressemblance ('limiting similarity'), l'hypothèse largement avancée est que des espèces possédant des niches différentes, donc des façons différentes d'utiliser les ressources, auront plus de chance de coexister dans une communauté (MacArthur et Levins, 1967 ; Abrams, 1983). De plus, des interactions bénéfiques (facilitation, mutualisme,...) à au moins une des espèces présentes sans aucun effet néfaste sur les autres, pourraient permettre d'améliorer les performances du peuplement.
- Le mécanisme **d'échantillonnage** ('sample effect') pourrait permettre de maintenir une certaine régularité des services du peuplement. En effet, face aux conditions variables du milieu, à l'échelle d'une ou plusieurs années, la diversité pourrait tamponner les variations via l'augmentation de la probabilité de présence d'une espèce adaptée à l'environnement à un instant donné. Cette espèce contribue ainsi de façon efficace à la production du service attendu et peut augmenter en fréquence sous des effets de la **sélection** si les conditions de l'environnement se stabilisent.
- Le mécanisme basé sur la **redondance** qui se traduit par la présence de plusieurs espèces assurant la même fonction dans le peuplement, ce qui garantit la stabilité de la fonction face à la perte d'une partie des espèces initiales, sous l'effet d'un stress par exemple.

Ces mécanismes sont bien décrits au niveau des communautés d'espèces en écologie. Mais ils peuvent être appréhendés à des niveaux d'organisation inférieurs et donc valoir au niveau génotypique intraspécifique, c'est-à-dire entre génotypes d'une même espèce. L'introduction de diversité intraspécifique pourrait ainsi améliorer la production de services de la culture et leur stabilité. Aujourd'hui, il est important de valoriser cette plus-value de la diversité face aux défis de l'adaptation de l'agriculture, au changement climatique et à la réduction des intrants (Tilman et al., 2001 ; Gaba et al., 2014). De plus, cette plus-value de la diversité génétique intraspécifique s'exprime aussi bien pour des cultures monospécifiques que pour des peuplements plus complexes. Dans la suite de ce document, nous exposons des exemples de cette plus-value, sur différents types de services produits par une culture monospécifique, le blé, et sur le service de production de biomasse de peuplements semés plus complexes et multifonctionnels que sont les prairies temporaires plurispécifiques.

1. Impact de la diversité génétique intra-parcelle chez le blé

De nombreux travaux ont montré l'impact pour le contrôle des maladies de la culture en mélange de plusieurs variétés ou génotypes au sein d'une parcelle pour les céréales à paille (Voir revues Wolfe, 1985 ; Finckh et al., 2000 ; Finckh, 2008). Non seulement l'augmentation de la diversité génétique cultivée intra-parcelle peut stabiliser la production en quantité et en qualité face aux stress biotiques et abiotiques, mais le déploiement d'une diversité de gènes impliqués dans les mécanismes de résistances peut permettre d'améliorer la durabilité de ces gènes (Finckh, 2008). De plus, au-delà de l'effet de la diversité génétique sur la production et la résistance aux maladies, la présence d'une diversité génétique cultivée accrue au sein d'une parcelle pourrait également favoriser l'accueil de biodiversité sauvage associée grâce à une plus grande variabilité des phénotypes présents. Nous présentons deux exemples de recherche sur l'impact de la culture de peuplements de blé

génétiquement diversifiés (associations variétales) sur les services écosystémiques suivants : (i) la régulation des populations de pathogènes et (ii) la biodiversité des communautés d'organismes sauvages associés.

1.1 Régulation des maladies

1.1.1 Mécanismes à la base de la régulation des maladies

L'impact de la diversité intra-spécifique sur le développement des maladies bénéficie de nombreuses études, grâce à l'intérêt des phytopathologistes pour les associations variétales, et leur utilisation pour contrôler des épidémies de certains agents pathogènes (champignons et bactéries phytopathogènes). Dans une association variétale, une résistance accrue se manifeste lorsque le mélange comporte une fréquence suffisante de variétés résistantes, du fait de trois mécanismes principaux, illustrés sur la Figure 1a,b,c (Finckh et al., 2000) :

- L'effet de dilution : les plantes sensibles sont en plus faible densité dans la parcelle, ce qui limite l'efficacité de propagation de la maladie ;
- L'effet de barrière : les plantes résistantes font écran et piègent les spores lors de leur dispersion, protégeant ainsi les plantes sensibles ;
- L'effet de prémunition : contrairement à une parcelle mono-variétale, qui ne va laisser se développer que les souches aptes à attaquer la variété, un mélange variétal héberge une plus grande diversité de souches, certaines ne se développant que sur quelques constituants du mélange. Lorsqu'une souche attaque une plante, et que cette variété possède les gènes de résistance qui lui correspondent (souche non virulente), alors la plante déclenche différentes réactions de défense, qui la protégeront des attaques ultérieures par des souches virulentes, pour lesquelles elle ne possède pas de gènes de résistance spécifique.

A ces trois mécanismes viennent s'ajouter deux effets supplémentaires (Figure 1 d,e) :

- L'effet de sélection disruptive : dans une association variétale, un parasite polycyclique (qui effectue plusieurs cycles biologiques sur une année) va passer d'une variété à une autre, et être confronté à des résistances variées, ce qui limitera la sélection d'une souche de forte agressivité ;
- L'effet de compensation : une variété fortement attaquée par un parasite ne pourra pas se développer correctement (appareil végétatif et racinaire), et l'espace libéré pourra être colonisé par les plantes voisines résistantes, ce qui maintiendra le rendement du peuplement.

Il est important de savoir que si les associations variétales peuvent avoir une forte efficacité dans le contrôle d'agents pathogènes dont l'explosion épidémique nécessite de nombreux cycles de multiplication dans la saison (rouilles oïdiums...), d'autres maladies (le mildiou de la laitue, ...) ne sont que faiblement affectées par cette diversité génétique.

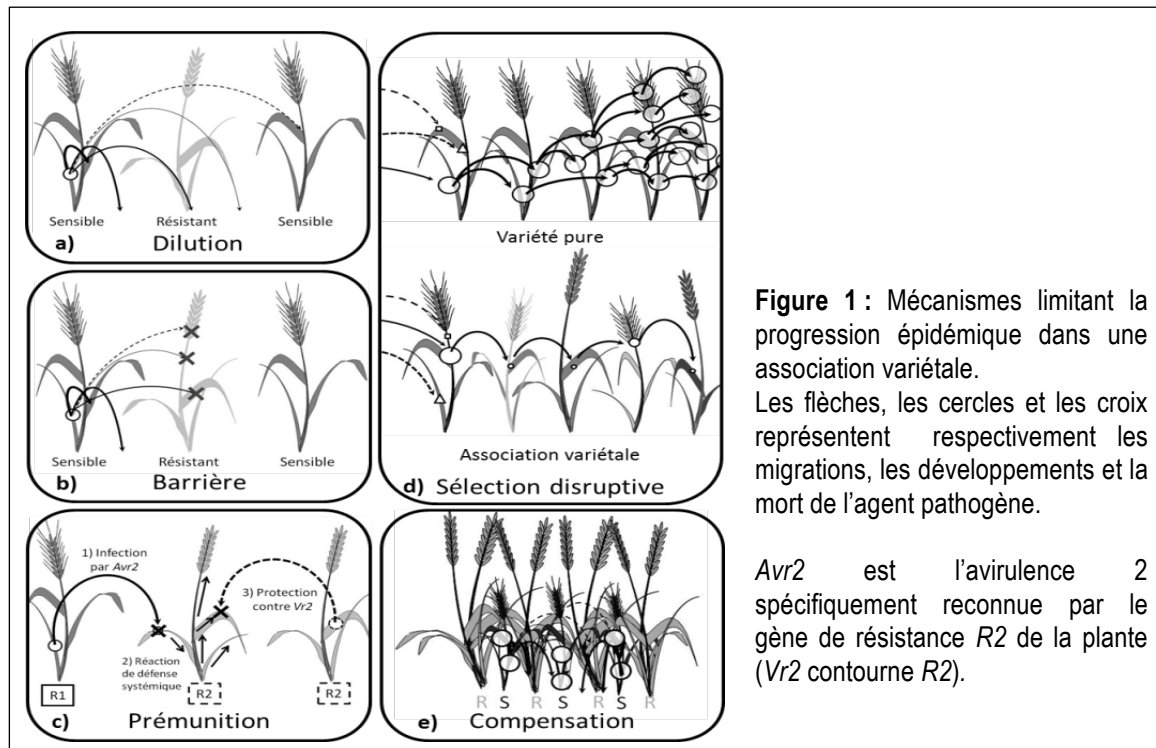


Figure 1 : Mécanismes limitant la progression épidémique dans une association variétale.

Les flèches, les cercles et les croix représentent respectivement les migrations, les développements et la mort de l'agent pathogène.

Avr2 est l'avirulence 2 spécifiquement reconnue par le gène de résistance R2 de la plante (Vr2 contourne R2).

1.1.2 Mise en évidence de l'intérêt des associations variétales chez les céréales

Quelques exemples célèbres illustrent l'intérêt agronomique de la diversité intra-spécifique, comme l'utilisation d'associations variétales d'orge en ex-RDA dans les années 80 pour contrôler une épidémie sévère d'oïdium (Mundt, 2002), ou le semis en rangs alternés de variétés sensible et résistante de riz en Chine (Zhu et al., 2000). Dans ces deux exemples, l'efficacité de la résistance du mélange a permis de réduire les traitements fongicides. En France, une expérimentation réalisée par l'équipe de C. de Vallavieille-Pope, en collaboration avec une dizaine d'agriculteurs et un meunier, a comparé le comportement de quatre variétés et de leur association en mélange équilibré, et permis de confirmer l'intérêt des associations variétales pour le contrôle des maladies telles la septoriose, les rouilles et oïdium. Cette étude a également révélé les effets positifs de cette diversité intra-parcellaire sur la qualité du grain, ou la stabilité du rendement (De Vallavieille-Pope et al., 2004), soulignant les effets de compensation et d'exploration complémentaire des ressources sur la parcelle, d'autant plus importants que les situations de stress sont marquées. L'assemblage variétal permet donc de renforcer les résistances à un agent pathogène donné, mais également de construire un peuplement ayant une tolérance élevée à un plus grand nombre de maladies. Il est effectivement difficile de sélectionner sur de nombreux critères simultanément, et il est donc rare de trouver des variétés multi-résistantes. L'assemblage de variétés ayant des spectres de résistance complémentaires permet donc de compenser les défauts de certaines composantes, et ainsi autoriser des baisses significatives de traitements phytosanitaires. Nous avons de plus entrevu d'autres effets bénéfiques, sur le rendement ou la qualité des productions, qui mériteraient des études plus approfondies, pour aboutir à une compréhension des mécanismes équivalente à celle acquise sur le contrôle des maladies.

1.2 Biodiversité sauvage associée à la culture

1.2.1 Notion d'espèce structurante et lien avec la biodiversité associée

Dans certains écosystèmes naturels, il a été montré que le génotype des individus de l'espèce prédominante dans l'écosystème (dite espèce « structurante ») pouvait influencer la composition de la communauté d'organismes associée (Whitham et al., 2006). En effet, une telle espèce représente une large part de la biomasse de l'écosystème et va créer des conditions stables d'habitat et de nourriture

pour les communautés dépendantes. Chez le peuplier par exemple, Bailey et al. (2005 ; 2006), Leroy et al. (2006) et Schweitzer et al. (2006) ont trouvé un lien entre un locus contrôlant la variation d'un caractère quantitatif biochimique, la composition des communautés associées à l'arbre et certains services écosystémiques. Plus précisément, les auteurs montrent qu'il existe une variabilité génétique pour le niveau de tanins dans les feuilles, caractère qui influe sur la structure des communautés associées d'arthropodes terrestres, de macro-invertébrés aquatiques et de champignons endophytes, et indirectement sur des processus écosystémiques tels que la minéralisation de l'azote et la décomposition des matières organiques (Bailey et al., 2005 ; Driebe et Whitham 2000 ; Schweitzer et al., 2004 ; Whitham et al., 2006). Ainsi, une forte diversité génétique et phénotypique chez une espèce structurante peut conduire à une diversité de conditions environnementales locales, induisant plus de diversité spécifique des communautés associées et affectant les processus écosystémiques qui en dépendent (Whitham et al., 2006 ; Wimp et al., 2004). Par exemple, la diversité de la communauté d'arthropodes est très corrélée à la diversité génétique de la population d'arbres qui l'accueille ($r^2 = 0.591$, $P = 0.006$) (Wimp et al., 2004). Bien documentée dans les écosystèmes naturels, l'influence de la diversité génétique sur la biodiversité des communautés a plus rarement été étudiée dans les agroécosystèmes cultivés où l'on peut considérer que l'espèce cultivée est structurante pour l'écosystème (Chateil et al., 2013). Une étude de ce type a été conduite, en partenariat entre le Museum National d'Histoire Naturelle et l'INRA (Chateil et al., 2013), et est présentée ci-dessous.

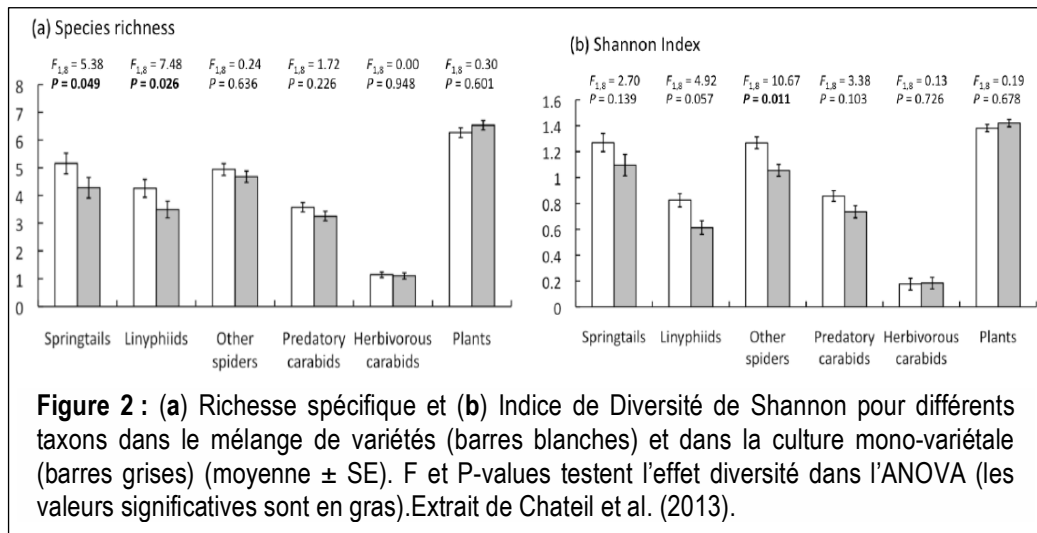
1.2.2 Effet de la diversité génétique intra-parcelle du blé sur les communautés associées

Une expérimentation a été mise en place pour étudier la relation entre diversité génétique et phénotypique d'une culture de blé et la biodiversité des espèces sauvages associées de cette culture à l'échelle de la parcelle. Le dispositif expérimental mis en place sur une ferme en agriculture biologique (AB) en France (Chaussy, 95) était composé de 10 parcelles (60 m x 60 m) semées alternativement d'une variété lignée pure et d'un mélange hétérogène de variétés et populations. La biodiversité des collemboles, araignées linyphiides, autres araignées, carabes prédateurs, carabes herbivores et plantes adventices a été estimée (richesse spécifique et indice de diversité de Shannon). Les deux niveaux de diversité génétique mis en place pour le blé se sont bien traduits par des différences très significatives de diversité phénotypique notamment au niveau de l'architecture des plantes et de la phénologie. Mais aucune réponse à cette diversité semée n'a été détectée pour les plantes sauvages, soit qu'elles ne soient pas sensibles à la diversité de l'espèce cultivée, soit que leur réponse ne soit pas détectable aux échelles temporelles et spatiales de l'expérience. En revanche, plusieurs taxons d'arthropodes (collemboles, araignées, carabes prédateurs) sensibles à l'architecture de la végétation ont montré une réponse positive à la diversité génétique (et/ou phénotypique) du blé, avec des communautés plus diverses dans le mélange que dans la variété pure -réponse observée au niveau de la richesse spécifique ou d'indices de diversité en relation avec l'abondance des espèces (Figure 2).

Le lien positif observé entre diversité génétique cultivée intra-parcelle et biodiversité de certains taxons d'arthropodes peut s'expliquer par un effet de la diversité génétique de l'espèce structurante, ici le blé, sur la diversité des ressources alimentaires disponibles pour les herbivores, tels que les collemboles qui trouveraient une plus grande variété de composés biochimiques disponibles dans la litière des mélanges de blé. Pour les araignées, on peut plutôt invoquer l'hypothèse de l'hétérogénéité structurale qui dit qu'une plus grande diversité de l'espèce structurante génère une architecture végétative plus complexe et ainsi une plus grande diversité d'habitats.

D'autres effets de la diversité génétique cultivée pourraient intervenir. Par exemple, dans une étude sur des mélanges d'orge, Ninkovic et al. (2011) ont montré que les coccinelles adultes, *Coccinella septempunctata*, un insecte prédateur polyphage, préféraient une combinaison spécifique de deux génotypes aux cultures pures de chacun d'eux avant que les aphides (nourriture préférée des coccinelles) n'arrivent sur la culture et après qu'ils en soient partis. De plus, au laboratoire, Ninkovic et al. (2011) ont montré que les coccinelles étaient plus attirées par le mélange d'odeurs de ces deux génotypes. Ces résultats soutiennent l'hypothèse que les composés volatiles des plantes attirent ou

repoussent les coccinelles adultes, contribuant à la sélection d'habitats favorables et montrent que la diversité génotypique cultivée est un déterminant des interactions au sein de communautés multi-trophiques.



De la même façon, dans le cas des communautés microbiennes associées aux systèmes racinaires des espèces cultivées, il a été montré que le génotype de *Medicago truncatula* affectait les communautés microbiennes du sol rhizosphérique (Zancarini et al., 2012 ; 2013), qui elles-mêmes vont en retour influencer la croissance de la plante à travers une amélioration de la disponibilité en azote du sol ou une stimulation du développement racinaire. Il serait intéressant d'étudier l'impact de mélanges de génotypes d'une espèce cultivée sur ces communautés microbiennes du sol rhizosphérique et l'effet induit sur la croissance du peuplement cultivé.

En conclusion de ces exemples exposés, il est donc urgent de généraliser l'étude de la relation diversité génétique cultivée - biodiversité sauvage associée, à plusieurs gammes de diversité génétique de l'espèce cultivée. De même, l'impact d'une biodiversité accrue sur d'autres services écosystémiques reste à évaluer. Il est notamment attendu un certain nombre de feed-back de la biodiversité sauvage sur les performances de la culture via la prédation (auxiliaires), la pollinisation ou la stimulation des propriétés édaphiques.

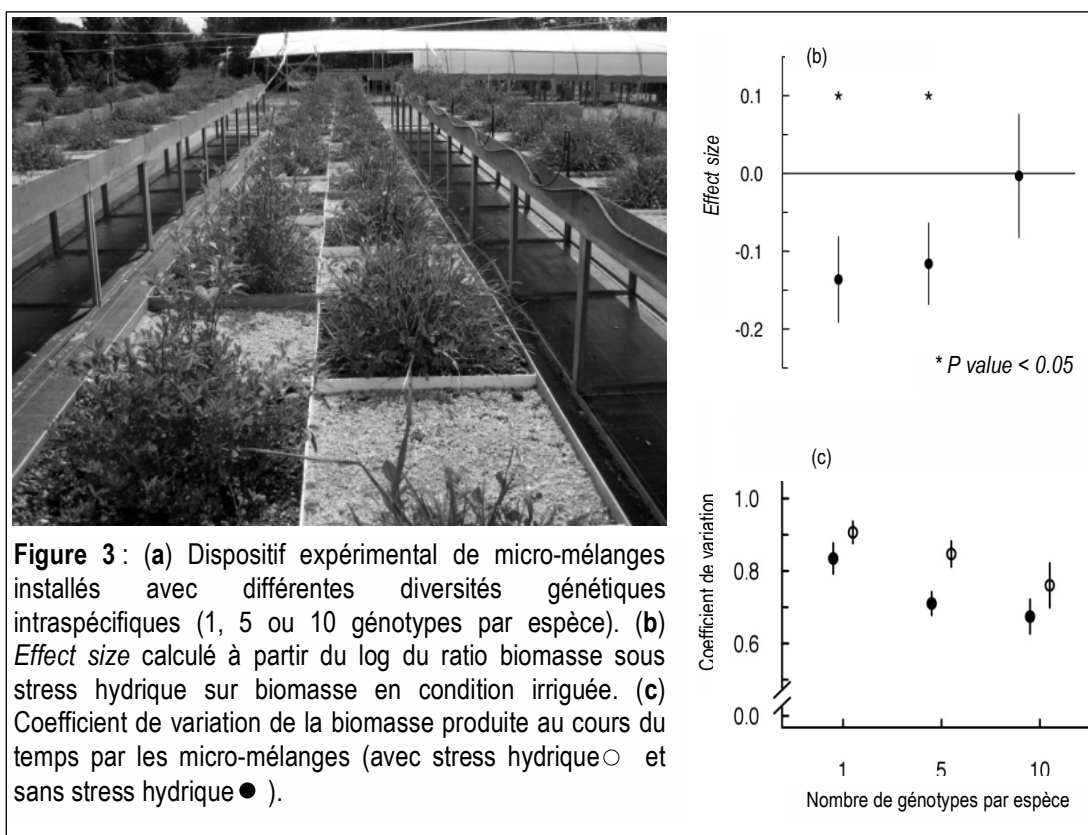
2. Impact de la diversité génétique sur la stabilité de la production et la structure des peuplements prairiaux pluri-spécifiques

Du fait des interactions de voisinage au sein des peuplements plurispécifiques, le comportement d'une espèce installée en pur n'est pas forcément corrélé à son comportement lorsqu'elle est installée en mélange avec d'autres espèces. De plus, la composition génétique d'une espèce influence sa performance et sa pérennité au sein d'un peuplement plurispécifique. Les quelques études qui déterminent la composition génétique des espèces destinées à être utilisées en mélange plurispécifique, ont majoritairement été conduites sur des espèces prairiales (Allard et Adams, 1969 ; Garnier et al., 1997) et généralement en mélanges binaires composés d'une légumineuse et d'une graminée (Guy, 1982 ; Mousset, 1982). Mais de récents résultats, obtenus à l'INRA de Lusignan et en cours de publication (Prieto et al., 2015), ont permis de mettre en évidence l'intérêt de la diversité génétique intraspécifique sur (i) la stabilité de la production et (ii) le maintien de l'équilibre des espèces au sein de peuplement plus complexes, les prairies semées comportant cinq espèces ou plus.

2.1 Stabilité spatio-temporelle de la production et équilibre des espèces

2.1.1 Effet de la diversité génotypique d'espèces prairiales sur la stabilité de production du mélange face au stress hydrique (Projet ANR- Bioadapt PRAISE 2013-2017)

A partir d'un dispositif expérimental (Figure 3a) installé à Lusignan et comportant des micro-mélanges de 50 individus disposés en bacs avec substrats homogènes, apports d'eau et de minéraux contrôlés, l'effet de la diversité génotypique des espèces sur la production du micro-mélange a été étudié. Chaque micro-mélange est constitué des cinq espèces les plus semées en zone tempérée (luzerne, fétuque, dactyle, trèfle blanc et raygrass). Mais la diversité intraspécifique des espèces au sein des mélanges est variable avec soit un, cinq, ou dix génotypes par espèce composant le micro-mélange. Les génotypes utilisés au sein d'une espèce donnée ont été choisis pour être fortement contrastés sur leur morphologie. Ce dispositif expérimental comprenant jusqu'à 16 réplicats par micro-mélange est reproduit en deux lots installés en même temps, dans les mêmes conditions mais, pendant l'essai, le lot 1 a été soumis à un régime hydrique non limitant alors que le lot 2 a été privé d'apport hydrique durant plusieurs semaines.



Alors que la biomasse totale du mélange cumulée sur une année ne diffère pas entre les micro-mélanges au sein de chaque régime hydrique, la réponse au stress hydrique des micro-mélanges dont les espèces abritent une plus grande diversité génotypique est meilleure. En effet, lorsque l'on compare l'effect size, calculé à partir du log du ratio (biomasse sous stress hydrique / biomasse en condition irriguée), on constate (Figure 3b) un effect size significativement différent de zéro sauf pour les micro-mélanges avec la diversité intraspécifique la plus importante. Cet effect size égal à zéro correspond à une différence non significative entre la production de biomasse cumulée sous contrainte hydrique et celle sous régime non limitant en eau. La diversité génétique des espèces composant le mélange a donc permis une meilleure réponse de la production de biomasse sous stress hydrique. Lorsque l'on s'intéresse aux variations de la production de biomasse cumulée au cours de l'année, estimées par le

coefficient de variation temporelle, il apparait clairement une plus grande stabilité de la production de biomasse pour les mélanges contenant une plus grande diversité intraspécifique (Figure 3c).

Cette expérimentation a donc permis de mettre clairement en évidence, la plus-value de la diversité génotypique sur la réponse au stress hydrique et la stabilité de la production de peuplements prairiaux plurispécifiques.

Dans l'ensemble des expérimentations décrites ci-dessus, la diversité génétique a été approchée par un nombre de génotypes, ce qui est cohérent avec les pratiques actuelles dans la mesure où chez un grand nombre d'espèces cultivées une variété est composée par un seul génotype (lignée pure, hybride F1). Mais cette situation n'est pas exclusive, il existe des variétés qui abritent une diversité génétique significative. C'est le cas de variétés de certaines espèces cultivées, comme les espèces prairiales. Ces variétés, dites variétés synthétiques sont des populations artificielles, donc un pool de génotypes différents, qui résultent de la multiplication sexuée pendant un nombre déterminé de générations et provenant de la descendance en fécondation libre d'un nombre limité de constituants (de quatre à plusieurs centaines de génotypes) sélectionnés pour leur valeur propre. La gamme de diversité trouvée dans les associations variétales est donc relativement large selon les espèces considérées. Se pose alors la question de l'intérêt d'associer des variétés qui sont elles-mêmes déjà diversifiées. L'expérimentation décrite ci-dessous nous donne des éléments de réponse à cette interrogation.

2.1.2 Effet de la diversité variétale d'espèces prairiales sur la stabilité de production du mélange et l'équilibre des espèces dans le mélange (Projet ANR- Bioadapt PRAISE 2013-2017)

Un dispositif expérimental prévu pour une durée de six ans, a été mis en place fin 2011 chez le semencier Jouffray-Drillaud à Saint Sauvant. Quinze mélanges, chacun composé de sept espèces prairiales (Ray-grass anglais, Dactyle, Féтуque, Luzerne, Lotier, Trèfle blanc et Trèfle violet) ont été implantés en microparcelles en pleine terre (5x3m), avec trois niveaux de diversité variétale synthétique (1, 3 et 6 variétés / espèce), une densité de semis équivalente à ce qui se fait en pratique et aucun intrant. Afin d'éviter un effet propre des variétés utilisées, trois mélanges contenant une seule variété par espèce ont été installés : le mélange 1 qui contient des variétés élites pour chacune des espèces, le mélange 4 qui contient des variétés dites performantes pour chacune des espèces et le mélange 5 qui contient des variétés dites « sud » (c'est-à-dire sélectionnées pour des zones plus sèches et plus chaudes que la zone d'étude) pour chacune des espèces. Concernant les mélanges plus divers, les mélanges 2 et 3, les variétés de chacune des espèces ont été choisies pour être contrastées sur leur phénologie, leur architecture et leur pool génétique originel. Le dispositif est répliqué trois fois. La biomasse produite par chaque microparcelle a été estimée trois fois par an et un tri des espèces a été systématiquement conduit sur un sous échantillon de chaque microparcelle.

L'analyse des données n'a pas mis en évidence de différence de biomasse cumulée entre les différents mélanges (Figure 4a), excepté pour le mélange 5 qui produit une quantité de biomasse cumulée inférieure aux autres mélanges, différence qui s'explique par l'adaptation des variétés, qui composent le mélange, à des conditions climatiques plus chaudes et sèches que les conditions environnementales du site d'étude. Dans le cadre de cet essai, la diversité variétale n'a donc pas influencé la production de biomasse cumulée mais nous avons mis en évidence sa plus-value sur la stabilité spatio-temporelle de cette production. En effet, la variation temporelle de la production, mesurée par le coefficient de variation dans le temps, est plus faible dans le mélange 3 (Coef=0.03) que dans les autres mélanges (coef=0.18 pour le mélange 1). Cet effet de la diversité variétale sur la stabilité de la production est aussi visible à l'échelle spatiale. Le coefficient de variation entre parcelles ensemencées avec le même mélange est plus faible pour le mélange le plus diversifié (Figure 4b).

Dans cette expérimentation, ainsi que dans celle décrite précédemment, la diversité génétique des espèces qui composent le mélange prairial a permis de stabiliser la production dans le temps mais aussi dans l'espace. Alors que la diversité génétique des variétés synthétiques n'est absolument pas négligeable, nous avons tout de même mis en évidence un effet positif de l'augmentation du nombre de

variétés des espèces sur la production du mélange plurispécifique prairial. Cet effet peut s'expliquer par le fait que la création des variétés synthétiques se fait via une sélection de moyenne et une diminution de variance des traits. Cette diminution de variance pourrait donc être en deçà de la diversité génétique nécessaire à la stabilité de la production et cela d'autant plus que les variétés choisies dans l'essai sont des variétés contrastées. Leur association permettait ainsi une augmentation significative de la variance des traits d'intérêt.

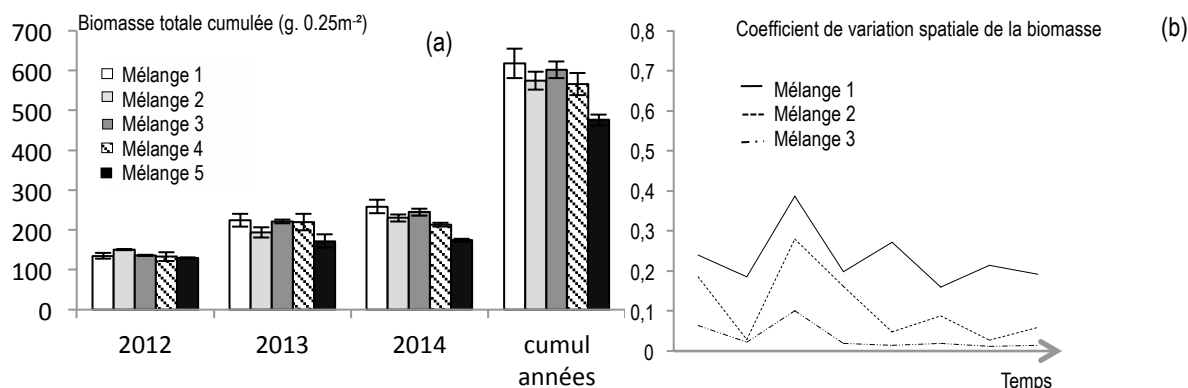


Figure 4 : (a) Biomasse cumulée par an et sur trois ans dans des microparcelles plurispécifiques ensemencées avec des niveaux de diversité variétale par espèce variable (1 var/esp pour les mélanges 1, 4 et 5 ; 3 var/esp pour le mélange 2 et 6 var/esp pour le mélange 3). (b) coefficient de variation entre microparcelles de différents mélanges.

Cet effet de la diversité génétique sur la stabilité de la production est extrêmement intéressant en particulier dans un contexte d'aléas climatiques et de faibles intrants. Mais un des problèmes récurrents de l'exploitation des peuplements plurispécifiques est la perte, parfois rapide, de certaines espèces composant initialement le mélange. Or les résultats de l'essai en microparcelles montrent un effet bénéfique de la diversité variétale des espèces qui composent le mélange sur leur coexistence. A partir des mesures d'abondance de chaque espèce au sein de chaque mélange, nous avons calculé l'indice d'équitabilité de Pielou (Pielou, 1966) qui permet de mesurer la répartition des individus au sein des espèces, sur la base de la diversité spécifique maximale (sept espèces dans notre cas). La valeur de cet indice varie de 0 (dominance d'une des espèces) à 1 (équirépartition des individus dans les espèces). La valeur de cet indice (Figure 5) est plus importante dans le mélange 3 qui possède la plus grande diversité variétale que dans les autres mélanges. La diversité variétale a, dans cet essai, un effet positif sur l'équilibre des espèces dans le mélange, ce qui est particulièrement intéressant en termes de qualité attendue de la prairie.

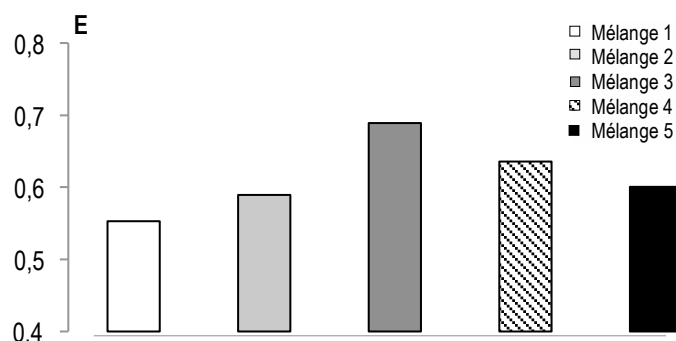


Figure 5 : Indice d'équitabilité (E) de Pielou (1966) de juin 2014 pour les différents mélanges prairiaux ensemencées avec des niveaux de diversité variétale variable (1 var/esp pour les mélanges 1, 4 et 5 ; 3 var/esp pour le mélange 2 et 6 var/esp pour le mélange 3)

Face à l'intérêt grandissant de la diversité spécifique dans les parcelles cultivées (faible invasibilité, production en intrants limitants, effet positif sur les services environnementaux...), la mise en évidence,

par ces études, de l'effet de la diversité génétique intra-spécifique pour la production et la qualité du mélange laisse entrevoir des pistes intéressantes d'amélioration des espèces pour leur utilisation en mélanges. Mais les hypothèses fonctionnelles de l'effet de cette diversité génétique sur la valeur des peuplements doivent être identifiées et testées afin de définir les traits et les gammes de diversité nécessaires pour améliorer les services attendus.

En conclusion, l'introduction de la diversité dans les agroécosystèmes apparaît être une voie prometteuse pour la gestion des services écosystémiques et les résultats des recherches actuelles sur le levier génétique confortent ce sentiment. Face aux défis de l'agriculture de demain (aléas climatiques, réduction des intrants,...), la diversité génétique se présente donc comme un levier d'action efficace. Actuellement, les recherches sur l'introduction de la diversité à l'échelle parcellaire visent à mobiliser les connaissances pour raisonner les assemblages variétaux et spécifiques les plus performants ainsi que leur conduite pour optimiser les services attendus. Mais il s'agit maintenant d'acquérir les connaissances, en particulier en analysant les mécanismes à la base des effets de la diversité génétique pour raisonner ces assemblages et développer de nouvelles méthodologies de sélection pour l'obtention de variétés dédiées à une utilisation en mélange, voire l'obtention directe de mélanges interspécifiques améliorés.

Références bibliographiques

- Abrams P., 1983. The theory of limiting similarity. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 14, 359-376.
- Allard R.W., 1961. Relationship between genetic diversity and consistency of performance in different environments. *Crop Science* 1, 127-133.
- Allard R.W., Adams J., 1969. Population studies in predominantly self-pollinating species XIII. Intergenotypic competition & population structure in barley & wheat. *American Naturalist*. 103, 934, 621-645.
- Bailey J.K., Wooley S.C., Lindroth R.L., Whitham T.G., 2006. Importance of species interactions to community heritability: a genetic basis to trophic-level interactions. *Ecol. Lett.* 9, 78-85.
- Bailey J.K., Deckert R., Schweitzer J.A., Rehill B.J., Lindroth R.L., Gehring C., Whitham T.G., 2005. Host plant genetics affect hidden ecological players: links among *Populus*, condensed tannins and fungal endophyte infection. *Can. J. Bot.* 83, 356-361.
- Chateil C., Goldringer I., Tarallo L., Kerbiroua C., Le Viola I., Pongeb J.F., Salmon S., Gachet S., Porcher E., 2013. Crop genetic diversity benefits farmland biodiversity in cultivated fields. *Agriculture Ecosystems Environment* 171, 25-32.
- De Vallavieille-Pope C., Mille B., Belhadj 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.
- Driebe E., Whitham T.G., 2000. Cottonwood hybridization affects tannin and nitrogen content of leaf litter and alters decomposition. *Oecologia* 123, 99-107.
- Finckh M., Gacek E., Goyeau H., Lannou C., Merz U., Mundt 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.
- Finckh M.R., 2008. Integration of breeding and technology into diversification strategies for disease control in modern agriculture. In: Collinge D.B., Munk L., Cooke B.M. (Eds). *Sustainable disease management in a European context*. Springer Netherlands, 399-409.
- Frey K.J., Maldonado U., 1967. Relative productivity of homogeneous and heterogeneous oat cultivars in optimum and suboptimum environments. *Crop Science* 7, 532-535.

- Garnier E., Navas M.L., Austin M.P., Lilley J.M. Gifford, R.M. 1997. A problem for biodiversity-productivity studies: how to compare the productivity of multispecific plant mixtures to that of monocultures? *Acta Oecologica - International Journal of Ecology* 18, 657-670.
- Grime J.P., 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17, 255–260.
- Guy P., 1982. Compte rendu de la réunion de la section Plantes Fourragères de l'A.S.F à Lodi p8-12.
- Hajjar R., Jarvis D.I., Gemmill-Herren B., 2008. The utility of crop genetic diversity in maintaining ecosystem services. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 123, 261-270.
- Harper J.L., 1978. Plant relations in pastures. In: Wilson J.R. (Ed). *Plant relations in pastures*. CSIRO, East Melbourne, pp 3-14.
- Hector A., Schmid B., Beierkuhnlein C., Caldeira M. C., Diemer M., Dimitrakopoulos P. G., Finn J. A., Freitas H., Giller P. S., Good J., Harris R., Höglberg P., Huss-Danell K., Joshi J., Jumpponen A., Körner C., Leadley P. W., Loreau M., Minns A., Mulder C. P. H., O'Donovan G., Otway S. J., Pereira J. S., Prinz A., Read D. J., Scherer-Lorenzen M., Schulze E.-D., Siamantziouras A.-S. D., Spehn E. M., Terry A. C., Troumbis A. Y., Woodward F. I., Yachi S., Lawton J. H., 1999. Plant Diversity and Productivity Experiments in European Grasslands. *Science* 286, 1123-1127.
- Hinsinger P., Betencourt E., Bernard L., Brauman A., Plassard C., Shen J., Tang X., Zhang F., 2011. P for Two, Sharing a Scarce Resource: Soil Phosphorus Acquisition in the Rhizosphere of Intercropped Species. *Plant Physiol* 156, 1078-1086.
- Hockett E.A., Eslick R.F., Qualset C.O., Dubbs A.L., Stewart V. R. 1983. Effects of natural selection in advanced generations of barley composite cross II. *Crop Science* 23, 752-756.
- Justes E., Bedoussac L., Corre-Hellou G., Fustec J., Hinsinger P., Journet E.P., Louarn G., Naudin C., Pelzer E., 2014. Les processus de complémentarité de niche et de facilitation déterminent le fonctionnement des associations végétales et leur efficacité pour l'acquisition des ressources abiotiques. *Innovations Agronomiques* 40, 1-24.
- LeRoy C.J., Whitham T.G., Keim P., Marks J.C., 2006. Plant genes link forests and streams. *Ecology* 87, 255-261.
- Lesica P., Allendorf F.W., 1999. Ecological Genetics and the Restoration of Plant Communities: Mix or Match? *Restoration Ecology* 7, 1, 42-50.
- MacArthur R.H., Levins R., 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Am. Nat.* 101, 377-385.
- Morand-Prieur M.-E., 2003. Evolution et maintien d'un système de reproduction polymorphe. Approche génétique et écologique de la polygamie chez le frêne commun, *Fraxinus excelsior* L. Thèse de Doctorat, ENGREF, Paris, France, 155 p.
- Mousset C., 1982. Compte rendu de la réunion de la section Plantes Fourragères de l'A.S.F à Lodi. pp 29-43.
- Mundt C.C., 2002. Multiline Cultivars and Cultivar Mixtures for Disease Management. *Annual Review of Phytopathology* 40, 381-410.
- Naudin C., Corre-Hellou G., Pineau S., Crozat Y., Jeuffroy M.-H., 2010. The effect of various dynamics of N availability on winter pea-wheat intercrops: Crop growth, N partitioning and symbiotic N₂ fixation. *Field Crops Research* 119, 2-11.
- Ninkovic V., Al Abassi S., Ahmed E., Glinwood R., Pettersson J., 2011 Effect of within-species plant genotype mixing on habitat preference of a polyphagous insect predator. *Oecologia* 166, 391-400
- Nyfelner D., Huguenin O.E., Suter M., 2009. Strong mixture effects among four species in fertilized agricultural grassland led to persistent & consistent transgressive overyielding. *Journal of Applied Ecology* 46, 683-691.
- Pielou E.C., 1966. The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology* 13, 131-44.

- Prieto I., Violle C., Barre P., Durand J.L., Ghesquiere M., Litrico I., 2015. Complementary effects of species and genetic diversity on productivity and stability of sown grasslands. *Nature Plants* DOI: 10.1038/NPLANTS.2015.33
- Rasmusson D.C., Beard B.H., Johnson F.K., 1967. Effect of natural selection on performance of a barley population. *Crop Science* 7, 543.
- Sauvant D., Dijkstra J., Meryens D., 1995. Optimisation of ruminal digestion: a modelling approach. In: Journet M., Grenet E., Farce M.H., Theriez M., Demarquilly C. (Eds.). *Recent developments in the Nutrition of Herbivores. Proceedings of IVth International Symposium on the Nutrition of herbivores*, INRA Editions, Paris, pp. 143-165.
- Schweitzer J.A., Bailey J.K., Rehill B.J., Martinsen G.D., Hart S.C., Lindroth R.L., Keim P., Whitham T.G., 2004. Genetically based trait in a dominant tree affects ecosystem processes. *Ecol. Lett.* 7, 127-134.
- Tilahun A., 1995. Yield gain and risk minimization in maize (*Zea mays*) through cultivar mixtures in semi-arid zones of the rift valley in Ethiopia. *Exp. Agric.* 31, 161-168.
- Tilman D., Reich P., Knops J. Wedin D.A., Mielke T., Lehman C. 2001. Diversity and Productivity in a Long-Term Grassland Experiment. *Science* 294, 843-845.
- Tilman D., Wedin D., Knops J., 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379, 718-720
- Vlachostergios A., Lithourgidis A., Korkovelos A., Baxevanos D., Lazaridou T., Khah A., Mavromatis A. 2011. Mixing ability of conventionally bred common vetch (*Viciasativa L.*) cultivars for grain yield under low-input cultivation. *AJCS* 5(12), 1588-1594.
- Whitham T., Bailey J., Schweitzer J., Shuster S., Bangert R., Leroy C., Lonsdorf E., Allan G., DiFazio S., Potts B., Fischer D., Gehring C., Lindroth R., Marks J., Hart S., Wimp G., Wooley S., 2006. A framework for community and ecosystem genetics: from genes to ecosystems. *Nat. Rev. Genet.* 7, 510-523.
- Wimp G.M., Young W.P., Woolbright S.A., Martinsen G.D., Keim P., Whitham T.G., 2004. Conserving plant genetic diversity for dependent animal communities. *Ecol. Lett.* 7, 776-780.
- 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.
- Zancarini A., Mougél C., Terrat S., Salon C., Munier-Jolain N., 2013. Combining ecophysiological and microbial ecological approaches to study the relationship between *Medicago truncatula* genotypes and their associated rhizosphere bacterial communities. *Plant and Soil* 365(1-2), 183-199.
- Zancarini A., Mougél C., Voisin A.-S., Prudent M., Salon C., Munier-Jolain N., 2012. Soil Nitrogen Availability and Plant Genotype Modify the Nutrition Strategies of *M. truncatula* and the Associated Rhizosphere Microbial Communities. *PLOS ONE* 7(10): e47096.
- Zhu Y., Chen H., Fan J., Wang Y., Li Y., Chen J., 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.