

HOMOGENEITE vs HETEROGENEITE ET PERFORMANCES DES STRUCTURES VARIETALES EN AMELIORATION DES PLANTES

André GALLAIS

UMR Génétique Végétale, INRA-UPS-CNRS-AgroParisTech
Ferme du Moulon, 91190 Gif-sur-Yvette

RESUME

Aujourd'hui, de nombreuses variétés modernes, lignées ou hybrides, sont réduites à un génotype. Cette homogénéisation des variétés a permis une sélection très efficace, et une standardisation des conditions de culture, mais il peut en résulter des risques d'instabilité de performance selon le milieu. Pour concilier stabilité et performance, plusieurs voies sont possibles. Il est d'abord possible de cumuler le maximum de gènes d'adaptation dans une variété homogène. Les hybrides simples entre lignées homozygotes, grâce à l'homéostasie liée à l'hétérosis, sont aussi une solution. Une autre voie peut consister à développer des populations hétérogènes, mais suffisamment homogènes pour certains caractères. Chez les plantes allogames, les populations peuvent être envisagées, mais le progrès génétique sera plus lent et plus difficile à financer qu'avec des variétés hybrides. Des variétés hétérogènes à base plus étroite peuvent être développées (hybride double, variétés synthétiques) mais, comme les populations, elles ne permettent pas les meilleures performances. Chez les plantes autogames les « bulks avancés » issus de croisements complexes peuvent présenter un intérêt pour une agriculture à faibles niveaux de production. Les associations de génotypes performants à base étroite peuvent permettre de concilier stabilité et productivité. Cependant, la sélection des génotypes à associer apparaît complexe. Une certaine réduction des intrants ne semble pas remettre en cause l'intérêt de variétés homogènes ; toutefois, chez les céréales à paille, la réduction des fongicides donne un intérêt aux associations de variétés.

(**Mots clés** : structure variétale, homogénéité génétique, associations intra-spécifiques, stabilité de performances)

1 - INTRODUCTION

Une évolution vers une homogénéisation des variétés

La réduction de la variabilité génétique dans le champ de l'agriculteur est un processus qui a commencé avec la domestication des plantes et qui s'est poursuivi avec le développement de la sélection.

La domestication a entraîné une perte de diversité génétique par le choix d'un nombre limité d'espèces. Puis, à l'intérieur d'une espèce, le nombre de populations cultivées a diminué au cours du temps, conséquence d'abord des échanges de semences qui pouvaient se faire au niveau d'un village (favorisant celles qui donnaient le meilleur résultat) et par le commerce même des semences, apparu très tôt. Ainsi, sous Charlemagne (vers l'an 800) trouve-t-on des « capitulaires » recommandant le renouvellement des semences aux agriculteurs et l'achat de semences sur le marché (BOULAINÉ, 1992).

Au 19^{ème} siècle, avec les travaux de Louis Lévêque de VILMORIN (1856) est apparue la sélection intrapopulation et la sélection vraiment consciente en vue d'améliorer les performances de la population cultivée. Il a le premier proposé d'étudier la descendance d'une plante pour apprécier sa valeur. L'application de ce principe aux populations de plantes autogames a entraîné immédiatement un rétrécissement de la base génétique des variétés cultivées puisqu'elles sont alors devenues restreintes à un génotype homozygote : une lignée pure. Pour régénérer de la variabilité génétique utilisable par le sélectionneur, il fallait donc recroiser : il en est résulté le schéma de principe de la sélection généalogique dont le but est d'isoler la meilleure lignée possible à partir d'un croisement entre deux lignées. Ainsi, depuis le début du XX^e siècle les variétés de céréales autogames (blé, orge, avoine...) sont des lignées pures, comme le seront ensuite beaucoup de variétés d'autres espèces autogames : ce qui est alors cultivé dans le champ de l'agriculteur est l'équivalent d'un seul génotype.

Chez les plantes à fécondation croisée, les schémas de sélection ont évolué dans deux directions, selon que l'on a ou non la possibilité de contrôler l'hybridation à grande échelle. Dans le premier cas, les travaux de SHULL (1908), chez le maïs, ont ouvert la voie à une sélection très similaire à celle réalisée chez les plantes autogames en vue de la création de lignées. L'idée de Shull était d'isoler et de reproduire le meilleur génotype d'une population ou d'un croisement entre deux populations (GALLAIS, 2009b). Pour cela il a proposé la méthode « autofécondation suivie d'hybridation ». C'est la réflexion sur la mise en oeuvre de ce principe qui a conduit à la sélection généalogique pour la valeur en combinaison. Ainsi, la sélection généalogique pour la création d'hybrides revient à sélectionner les parents pour leur aptitude à la combinaison selon les mêmes principes que pour la sélection sur la valeur propre. Le résultat est l'obtention d'un hybride simple, donc une variété monogénotypique. Cependant, avant de pouvoir produire à grande échelle des hybrides simples, il a fallu passer par le développement d'hybrides doubles, puis d'hybrides trois-voies qui ont rapidement, en les supplantant, entraîné la disparition des populations traditionnelles cultivées par les agriculteurs. Même s'il y a d'autres arguments pour expliquer le développement des hybrides, la recherche d'un progrès maximum, le plus rapidement possible, est bien l'un des principaux arguments en faveur de ce type de variétés.

Lorsque le contrôle de l'hybridation à grande échelle n'est pas possible, comme chez de nombreuses plantes fourragères allogames, ce sont les variétés synthétiques qui ont remplacé les populations. Ce type de variété est développé à partir d'un nombre limité de plantes ou familles ; il en résulte en général une plus grande homogénéité que pour une variété population et il est possible d'atteindre des performances supérieures.

Ainsi, chez la plupart des espèces à multiplication sexuée, on observe la même évolution vers des variétés toujours plus homogènes avec des caractéristiques de mieux en mieux définies : lignées pures chez les plantes autogames, et hybrides chez les plantes allogames lorsqu'il est possible de contrôler l'hybridation à grande échelle. Par exemple chez la betterave, plante allogame, les premières variétés "populations" ont tout d'abord été remplacées par des hybrides de populations hétérogènes, qui aujourd'hui évoluent vers des variétés hybrides de lignées pures, analogues aux variétés de maïs. Les hybrides se développent même chez certaines espèces autogames, car l'hybridation est le moyen le plus rapide pour réunir dans un génotype les gènes dominants favorables dispersés dans deux parents (GALLAIS, 2009a, b). Chez les plantes à multiplication végétative (par exemple la pomme de terre), la sélection a très vite conduit à des variétés monoclonales.

Intérêts et limites de l'homogénéité

L'homogénéisation des variétés est l'une des conditions nécessaires à l'intensification, la mécanisation et la standardisation de la culture. Elle permet à l'agriculteur de réaliser ses interventions au champ à des stades assez précis et optimaux pour l'ensemble des plantes du peuplement. De même, les utilisateurs des produits de la récolte, qu'ils soient industriels ou consommateurs, demandent un produit standardisé. Pour l'industriel, l'homogénéité permet l'application de procédés de transformation continus et optimisés avec un produit final de meilleure qualité, voire moins coûteux. Pour le consommateur, elle permet d'avoir des produits de qualité définie et adaptée à une certaine demande ou « segment » de marché. Pour les légumes ou les fruits, l'homogénéité de présentation fait même partie des critères d'appréciation de la qualité d'une variété.

Enfin, l'homogénéisation des variétés permet d'atteindre des performances supérieures. En effet, un peuplement hétérogène, formé d'un mélange de génotypes, a, en général, une performance moyenne inférieure à la valeur de ses meilleurs constituants (GALLAIS, 2009b, Figure 1). Il faudrait de très forts effets de compétition à l'intérieur du mélange pour qu'il n'en soit pas ainsi ; il faudrait même des synergies entre constituants du mélange, ce qui n'est que très rarement observé, surtout de façon stable. Inversement, la performance d'un mélange est supérieure aux performances des plus mauvais constituants. Mais, si l'on recherche les performances maximales dans un milieu donné, il faut des variétés réduites à un génotype, adapté à ce milieu. Du point de vue du sélectionneur, la plus grande variance génétique entre unités homogènes (monogénétiques) permet aussi une réponse plus élevée à la sélection, donc un progrès génétique plus rapide qu'avec des unités hétérogènes.

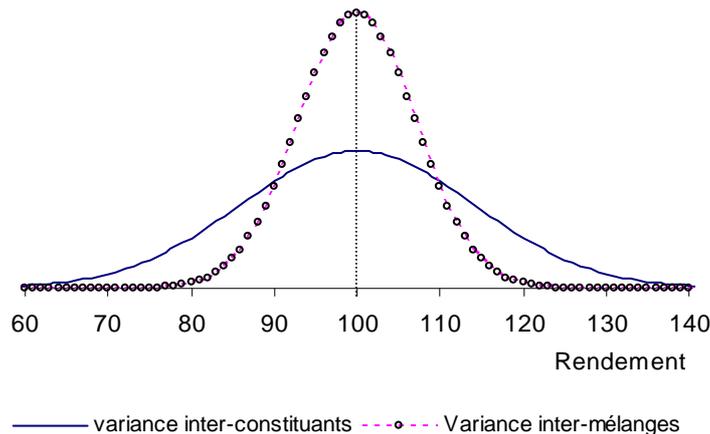


Figure 1 *Illustration de la distribution de la valeur de tous les mélanges à 4 constituants (variance inter-mélanges) par rapport à la distribution de la valeur des constituants en culture pure (variance inter-constituants). Cette représentation suppose que les interactions entre constituants d'un mélange ne sont pas très fortes.*

Cependant, l'homogénéité d'un peuplement végétal présente certains risques. D'abord d'un point de vue pathologique : un peuplement végétal homogène exerce une pression de sélection très forte sur les parasites. Il peut en résulter un contournement de certains gènes de résistances. De même un peuplement homogène peut être plus sensible aux différents stress (accidents climatiques par exemple) qu'un peuplement génétiquement hétérogène, car si ces événements surviennent à un stade de grande sensibilité toutes les plantes seront gravement être affectées. Il risque donc d'être moins stable qu'un peuplement génétiquement hétérogène comprenant des génotypes adaptés à différentes conditions. L'hétérogénéité génétique d'un peuplement peut donc être une solution pour gagner en stabilité, mais qui fait perdre en productivité.

En fait, pour essayer de concilier stabilité, homogénéité et productivité des peuplements végétaux deux grandes voies sont envisageables :

- le développement de variétés homogènes cumulant des gènes d'adaptation,
- le recours à des peuplements hétérogènes développés soit à partir de populations génétiquement hétérogènes mais suffisamment homogènes pour certains caractères, soit à partir de l'association d'un nombre limité de variétés homogènes.

2 - LE DEVELOPPEMENT DE VARIETES HOMOGENES STABLES

2.1 - L'accumulation de gènes d'adaptation dans une même variété homogène

La sélection, de façon plus ou moins dirigée, adapte les plantes à leurs conditions d'utilisation (milieu, techniques culturales...) en accumulant de plus en plus de gènes d'adaptation à différentes conditions environnementales. Ainsi, les variétés modernes, même à base étroite, sont plus

stables de comportement que les anciennes variétés, tout en étant plus productives et plus homogènes. Par rapport aux anciennes variétés populations, les variétés modernes de blé sont plus résistantes aux diverses maladies et à la verse ; les variétés hybrides modernes de maïs sont plus tolérantes aux basses températures du printemps, à la sécheresse et à la verse que les variétés populations ; leur supériorité par rapport aux hybrides anciens est même plus nette en conditions défavorables qu'en conditions favorables (DERIEUX *et al.*, 1987 ; TOLLENAAR *et al.*, 2004) ce qui montre bien que la sélection a accumulé dans le génome de ces hybrides des gènes d'adaptation à des conditions variées (basses températures, sécheresse...). On peut même dire, d'une façon plus générale, que les progrès en productivité sont essentiellement dus à l'accumulation d'un nombre de plus en plus grand de gènes d'adaptation à différentes conditions.

Un autre exemple de l'intérêt du cumul de gènes d'adaptation différents dans un même génotype est donné par les résistances horizontales. Les résistances monogéniques aux maladies, résistances dites "verticales", sont souvent contournées. Les associations de génotypes ont été proposées pour mieux gérer ces résistances et limiter le développement des maladies (voir ci-dessous ; de VALAVIEILLE, 1991, 2006 ; JEUFFROY dans ce bulletin), mais l'utilisation de résistances plus complexes génétiquement, polygéniques (résistances dites "horizontales", souvent partielles) est une autre solution. Celle-ci revient à accumuler dans un même génotype des gènes contrôlant différents mécanismes de résistance, équivalent de différents gènes d'adaptation.

Il faut noter que la sélection pour la stabilité de comportement sera d'autant plus efficace que les facteurs d'adaptation au milieu ou aux conditions de culture auront été identifiés. A ce niveau, la sélection assistée par marqueurs permettra une plus grande efficacité par une identification des génotypes recombinants les plus favorables.

2.2 - Le développement de variétés hybrides homogènes

Les hybrides sont généralement plus stables que les lignées

Le développement de variétés hybrides permet d'utiliser le phénomène d'hétérosis qui est souvent à l'origine d'une stabilité plus grande que celle observée chez les parents : c'est le phénomène d'homéostasie (GALLAIS, 2009b).

D'une façon assez générale les hybrides manifestent plus nettement leur supériorité en milieu limitant ou défavorable à la croissance ou au rendement (faibles niveaux d'intrants, faible densité, températures extrêmes, humidité excessive...). De nombreux exemples peuvent en être donnés. Ainsi chez le maïs, les hybrides tolèrent mieux que les lignées ou les populations les conditions d'humidité excessive (ZAIDI *et al.*, 2007) ou l'acidité des sols tropicaux (WELCKER *et al.*, 2005). Chez le blé la supériorité des hybrides est plus nette à faible niveau de fumure azotée qu'à fort niveau (LE GOUIS et PLUCHARD, 1996). Elle est aussi plus nette à faible densité qu'à forte densité (AURIAU *et al.*, 1992) du fait que les hybrides présentent une meilleure aptitude à compenser des variations accidentelles de densité (Tableau 1). Au niveau même de la réaction aux variations du micro-milieu, dans les expériences au champ, les hybrides apparaissent plus stables que les lignées (avec des coefficients de variation plus faibles).

Tableau 1 Expression de la vigueur hybride chez le blé selon la densité (Auriau *et al.*, 1992).

	Forte densité	Faible densité
Rendement des parents	79,2 q/ha	68,4 q/ha
Rendement hybride	93,2 q/ha	94,4 q/ha
Hétérosis [§] rendement	17,5 %	38,2 %
Hétérosis [§] tallage	-3,1 %	6,2 %

[§] hétérosis parent moyen

Cette plus grande stabilité des hybrides par rapport aux lignées s'observe aussi bien chez les plantes allogames à forte dépression de consanguinité que chez les plantes autogames à faible dépression de consanguinité. Ainsi, bien que de façon moins nette que chez le maïs, elle a été observée chez différentes espèces où l'hétérosis est assez faible : le colza (LEFORT-BUSON, 1986), le soja (KUNTA, 1985), le blé (voir précédemment), les espèces légumières autogames comme la tomate,

l'aubergine ou le poivron. Pour ces dernières espèces, cette caractéristique des hybrides est importante pour le producteur car elle apporte une certaine sécurité ou régularité de production, avec une meilleure nouaison en conditions difficiles ou fraîches (BANNEROT, 1986).

Interprétation de l'homéostasie des hybrides

L'homéostasie des hybrides peut être interprétée comme une conséquence directe de leur augmentation de vigueur, qui, lorsqu'elle est suffisamment importante, se traduit par une certaine tolérance à différentes adversités : maladies, froid, sécheresse (du fait de l'aptitude des hybrides à mieux prospecter l'eau en profondeur dans le sol grâce à un système racinaire plus développé), *etc.* Dans tous ces cas, on constate généralement une aptitude des hybrides à mieux « supporter » un stress, liée à une meilleure reprise de croissance après ce stress. L'homéostasie des hybrides pourrait être due au fait que, par rapport aux lignées homozygotes, ils cumulent un plus grand nombre de gènes d'adaptation à différentes conditions de milieu. Il s'agit en fait de la même explication que précédemment : l'accumulation chez l'hybride d'un plus grand nombre de gènes dominants d'adaptation à des conditions variées est à l'origine du gain de vigueur (gènes qui souvent ne sont pas identifiés).

Les hybrides simples permettent de concilier homogénéité-stabilité et productivité

A partir de lignées, il est possible de développer des hybrides de trois types : hybrides simples, hybrides trois voies et hybrides doubles. Du point de vue de l'hétérogénéité à l'intérieur d'une variété hybride, un hybride double est génétiquement plus hétérogène qu'un hybride trois voies, lui-même génétiquement plus hétérogène qu'un hybride simple. En conséquence, la variation génétique entre hybrides simples est plus grande que la variation génétique entre hybrides trois voies, elle-même plus grande que la variation entre hybrides doubles. Il en résulte qu'au niveau du meilleur hybride qu'il est possible d'obtenir à partir d'un même matériel, le meilleur hybride simple sera supérieur au meilleur hybride trois voies, lui-même supérieur au meilleur hybride double.

L'hybride simple permet donc de concilier stabilité, par son homéostasie due à l'hétérosis, homogénéité et productivité ; de plus, le progrès sera plus important par la sélection d'hybrides simples que par la sélection d'hybrides trois voies ou d'hybrides doubles.

3 - LE DEVELOPPEMENT DE PEUPELEMENTS GENETIQUEMENT HETEROGENES

3.1 - Les populations et les variétés génétiquement hétérogènes sont-elles une solution ?

3.1.1 - Chez les plantes allogames :

a) Cas des populations améliorées

L'amélioration des populations par sélection récurrente est une solution chez les plantes allogames pour associer progressivement productivité, stabilité et une certaine homogénéité. Cependant, cette solution pose deux types de problèmes :

- *i*) le progrès génétique est plus lent que par la voie hybride et l'hétérogénéité risque de demeurer importante puisque l'on ne veut pas réduire trop rapidement la variabilité génétique (GALLAIS, 2009b). Dans ces conditions, il sera en effet difficile d'accumuler au niveau de chacun des individus de la population un grand nombre de gènes favorables : gènes d'adaptation au milieu, gènes de résistance aux maladies mais aussi d'autres types de gènes, comme les gènes de qualité. Par ailleurs, cette hétérogénéité jointe au caractère évolutif de ce type de variété pose un problème pour l'inscription des variétés au catalogue et pour leur protection.

- *ii*) le financement du progrès génétique est plus difficile que par la voie hybride. En effet, avec ce type de variété, la tendance à l'auto-approvisionnement en semences sera assez élevée, même si les risques pour l'agriculteur sont plus forts qu'avec une lignée pure (en particulier, au niveau de la qualité génétique dégradée du fait des fécondations « illégitimes » et de l'évolution de la population par sélection naturelle). Le développement de telles variétés ne peut s'envisager que dans le cadre d'une forte mobilisation de la recherche publique dans la sélection... alors qu'aujourd'hui, en France et dans beaucoup de pays européens, les Etats visent nettement à s'en désengager.

b) Le développement de variétés génétiquement hétérogènes, reproductibles

Parmi les variétés génétiquement hétérogènes, mais reproductibles, il y a les variétés hybrides trois voies et doubles et les variétés synthétiques.

Le développement de variétés hybrides hétérogènes

Si tous les hybrides expriment une homéostasie due à l'état hétérozygote, un hybride double est en général plus stable qu'un hybride trois voies, lui-même plus stable qu'un hybride simple du fait que les deux premiers cumulent deux sources de stabilité : l'hétérozygotie et l'hétérogénéité. De nombreux résultats expérimentaux vérifient bien la prédiction d'une plus grande stabilité des hybrides doubles par rapport aux hybrides simples (Tableau 2) mais avec l'inconvénient d'une moindre productivité. Cependant, compte tenu du fait que leurs semences sont moins coûteuses, c'est un type de variétés qui peut être intéressant pour les pays qui cumulent une agriculture encore peu développée et des conditions assez défavorables.

Tableau 2 *Analyse des interactions génotype x milieu selon le type d'hybrides (45 hybrides simples vs 45 hybrides doubles développés avec les mêmes parents, étudiés dans 21 milieux, d'après EBERHART et RUSSELL, 1969).*

Source de variation	Carré moyen des écarts	
	Hybrides simples	Hybrides doubles
Hybride	489	170
Hybride x milieu	55	37

Le développement de variétés synthétiques

Les variétés synthétiques sont une autre solution, plus simple que celle des hybrides ; ce sont en fait des populations améliorées. La différence est qu'elles sont issues d'un nombre limité de fondateurs multipliés en isolements et que c'est toujours la même génération qui est commercialisée : elles sont donc attendues, en théorie, plus homogènes que la population de départ. Elles peuvent d'ailleurs être facilement développées en « sortie » d'un schéma d'amélioration de populations par une intensité de sélection plus forte (la perte de variabilité génétique n'est pas grave à ce niveau puisqu'elle est conservée au niveau de la population améliorée). Elles sont donc un moyen d'associer stabilité (par l'hétérogénéité et un certain degré d'hétérozygotie) et productivité. Cependant, la productivité ne sera en général que peu améliorée par rapport à la population de départ (maximum 10%).

Un des problèmes des variétés synthétiques réside dans le risque d'une évolution non contrôlée de certains caractères au cours des générations de multiplication. Cette évolution peut affecter leurs performances agronomiques, notamment le rendement. Elle peut être due à la compétition entre plantes au cours des générations de multiplication interagissant plus ou moins avec les conditions agro-climatiques propres à chaque année. Ainsi, s'il y a une liaison négative entre l'agressivité (capacité à se développer aux dépens de ses partenaires) et la productivité, la vigueur pourra diminuer plus qu'attendue au cours des générations de multiplication. Au contraire, s'il y a une liaison positive, la vigueur pourra augmenter au cours des générations de multiplication (après la deuxième génération) et tendre à annuler la dépression de consanguinité (CADIC, 1971). D'une façon plus générale, si la compétition est très forte la différence attendue entre la meilleure variété synthétique et le meilleur hybride peut être fortement réduite.

3.1.2 - Chez les plantes autogames : variétés F2¹ et populations en bulk.

Chez les espèces autogames, qui peuvent manifester de l'hétérosis, il n'est pas toujours possible de faire appel à la production d'hybrides pour combiner homogénéité-stabilité et productivité. L'utilisation des variétés F2 peut alors être une solution pour valoriser partiellement cet hétérosis

¹ Par variété F2 il faut comprendre une variété produite par l'obteneur, à partir d'une F1 qui n'est pas commercialisée. Elle a été sélectionnée pour sa performance en F2, alors que la F2 produite par un agriculteur à partir d'une variété F1 ne l'a pas été.

lorsqu'il n'est pas possible de contrôler l'hybridation à grande échelle (GALLAIS, 2009b). Chez l'orge, FINLAY (1964) et EINFELDT *et al.* (2005) ont montré que les F2 étaient à la fois plus productives et plus stables que les lignées parentes : elles utilisent 50 % de l'hétérosis et de plus elles représentent un peuplement génétiquement hétérogène ; elles cumulent donc deux sources de stabilité : l'hétérozygotie et l'hétérogénéité. Les travaux d'EINFELDT *et al.* (2005) en conditions de sécheresse ont montré un effet de l'hétérozygotie nettement plus fort que l'effet de l'hétérogénéité. Les F2, avec un hétérosis moyen de l'ordre de 8 %, étaient beaucoup plus stables que les lignées mais étaient moins stables que les mélanges de huit lignées issues de ces F2.

Globalement les variétés F2 représentent donc un moyen chez les autogames de combiner stabilité et productivité. Cependant, du fait des ségrégations qui apparaissent, l'hétérogénéité génétique peut être un problème pour certaines productions et il reste la difficulté de la production à grande échelle de ces variétés F2.

Il est possible de multiplier en bulk les F2 pendant plusieurs générations, mais cela supprime, au moins en théorie, la contribution de l'hétérosis et peut donc diminuer leurs performances. Chez le haricot (lima bean *Phaseolus lunatus*), ALLARD (1961) a obtenu le résultat suivant pour les moyennes des rendements en grains :

bulks avancés > mélanges de lignées ~ lignées pures,

avec pour la stabilité :

bulks avancés ≥ mélanges de lignées > lignées pures.

MIRAVALLE *et al.* (in ALLARD, 1961), chez l'orge, a obtenu le même type de résultats. L'avantage des bulks serait dû à la sélection naturelle de génotypes complémentaires, voire coadaptés. En effet, lorsqu'une population hétérogène est multipliée pendant plusieurs générations il peut se produire, sous l'influence de la sélection naturelle (compétition) des évolutions positives ou négatives pour le rendement. Chez l'orge, à partir d'un composite à base large, multiplié pendant plusieurs dizaines de générations, ALLARD *et al.* (1961, 1964) a observé une augmentation progressive du rendement. Cependant, comme dans le cas de l'évolution de la vigueur des variétés synthétiques, un bulk issu d'une F2 ou d'un composite n'évoluera pas nécessairement de façon positive, des évolutions défavorables sont possibles : cela dépendra de la liaison génétique entre l'agressivité et la productivité.

3.2 - Le développement d'associations de génotypes

L'association raisonnée d'un nombre limité de génotypes (clones, lignées, hybrides simples) est une autre voie étudiée en vue de concilier performance et stabilité due à l'hétérogénéité.

3.2.1 - L'intérêt et les limites de l'hétérogénéité

Du point de vue de la stabilité des performances, l'intérêt du mélange de génotypes adaptés à des milieux différents est évident. Avec deux génotypes l'un A adapté à l'environnement E1 et l'autre B adapté à l'environnement E2, avec additivité des effets de chaque génotype, le mélange aura une production plus stable avec un rendement moyen équivalent à celui des deux génotypes en culture pure, sous réserve d'une même surface pour chaque génotype et d'un même poids des deux environnements (Tableau 3).

Tableau 3 *Effet de l'association de deux génotypes avec des adaptations différentes au milieu.*

	Milieu E1	Milieu E2	Moyenne
Genotype A	80	40	60
Genotype B	40	80	60
Association (A + B)*	60	60	60

* avec l'hypothèse d'absence de forts effets d'interaction entre constituants de l'association.

Si les effets de compétition à l'intérieur du peuplement sont tels que dans un milieu donné, la performance du mélange soit légèrement supérieure à la moyenne des constituants, alors la production du mélange sera même supérieure à la production moyenne des constituants cultivés séparément.

Les résultats de nombreuses expériences montrent, qu'en moyenne, les associations de variétés homogènes sont légèrement supérieures à la moyenne de leurs constituants (avantage variant de 0 à moins de 8 %, et statistiquement significatif dans environ 10 % des cas d'après CLAY et ALLARD (1969) et SMITHSON et LENNE (1996), mais rarement supérieures au meilleur des constituants et il y a quelques cas d'infériorité. En revanche, il y a souvent gain en stabilité (FUNK et ANDERSON, 1963, chez le maïs ; CLAY et ALLARD, chez l'orge, 1969 ; PROBST, 1957, chez le soja ; ALLARD, 1964, chez « Lima bean » ; SIMMONDS, 1962, chez le colza et le blé) même si là aussi il existe des résultats montrant un effet défavorable du mélange (RAMGRABER, 1989, chez l'orge, in EINFELDT, 2005). Au niveau des essais, le gain en stabilité se traduit par un coefficient de variation (cv) plus faible. Ainsi, chez le blé SIMMONDS (1962) observe un cv de 7,2 % pour les mélanges et de 11,6 % pour les lignées pures. Chez le maïs, JONES (1958) observait un cv de 12,3 % pour les hybrides doubles (équivalent d'un mélange d'hybrides simples) et un cv 21,4 % pour les hybrides simples.

3.2.2 - Le cas particulier des maladies (voir texte de MH JEUFFROY, dans ce bulletin)

Chez les céréales, c'est pour limiter le risque « pathologique » de l'homogénéité génétique et limiter l'emploi de pesticides que des variétés *multilignées* (multilines) résistantes à différentes races de parasites ont d'abord été envisagés (cas des rouilles chez les céréales, JENSEN, 1952 ; BROWNING et FREY, 1969). Les variétés multilignées sont obtenues par le mélange de plusieurs lignées isogéniques (3 à 4), ne différant que pour l'allèle de résistance à une race physiologique d'un parasite. Il faut donc avoir préalablement créé ces lignées isogéniques en introduisant par rétrocroisement les différents allèles de résistance dans le génome de la lignée, ce qui conduit à une lignée isogénique par allèle. Ces ensembles de lignées isogéniques sont lourds et coûteux à produire et n'ont donc pratiquement pas été utilisés. Le mélange ou plutôt l'association de plusieurs (3 ou 4) variétés résistantes à des races différentes est une alternative (de VALAVIEILLE-POPE *et al.*, 1991, 2006). Dans de telles associations, les maladies se développent effectivement plus lentement et il en résulte une plus grande stabilité du rendement. Cependant le problème est de trouver trois ou quatre variétés adaptées à l'association, c'est-à-dire permettant toujours d'avoir la performance maximale sans avoir un produit trop hétérogène. La compétition entre les constituants du mélange doit être faible, ce qui implique chez les céréales des constituants de même rythme de développement, même hauteur, même tallage... Il faut de plus que leurs qualités alimentaires ou technologiques soient similaires. Cela signifie donc des variétés très voisines phénotypiquement tout en étant génétiquement différentes. En fait il faudrait sélectionner les lignées à associer pour leur aptitude à l'association (voir ci-dessous).

3.2.3 - Les difficultés inhérentes aux associations de génotypes

Que ce soit pour limiter les maladies (gérer les résistances) et/ou améliorer la stabilité du rendement, sans même chercher à augmenter ce dernier, les associations de génotypes posent plusieurs difficultés.

La première difficulté est que, comme pour les associations de génotypes de céréales visant à limiter le développement des maladies, le choix des constituants à associer n'est pas simple, du fait des problèmes de compétition. Dans les deux situations, il faut en fait sélectionner des parents qui aient une bonne aptitude générale à l'association, c'est-à-dire qui, en moyenne, se comportent bien en association (sont productifs) sans défavoriser leurs partenaires (sans être agressifs). L'appréciation de ces deux composantes de l'aptitude à l'association est difficile. Une solution (envisageable pour les plantes fourragères ?) serait d'utiliser un partenaire commun (l'équivalent d'un testeur) en lignes alternées avec les génotypes à évaluer. En comparant les performances obtenues dans ce dispositif à celles obtenues en monoculture, l'effet "producteur" de chaque génotype candidat serait évalué par son gain de production dans l'association et son effet "partenaire" par la perte de production de ce dernier. Il faut donc mesurer à la fois les génotypes à tester et le partenaire, ce qui devient lourd. De tels schémas n'ont, à notre connaissance, jamais été mis en oeuvre. En l'absence d'une telle sélection, le choix des constituants d'une association pourra se faire avec des critères définis *a priori* : même rythme de développement, productivité mais sans agressivité (ex tallage limité chez les céréales, ramifications limitées chez des plantes comme le colza, le soja), etc.

Une autre difficulté est que les interactions entre plantes sont elles-mêmes fortement dépendantes d'interactions complexes entre plantes du peuplement et le milieu. Des interactions négatives peuvent apparaître dans certaines circonstances, de même que les effets favorables peuvent disparaître. Ainsi chez le riz, ROY (1960) a observé une sorte de coopération entre deux génotypes qui n'apparaissait qu'en conditions non-irriguées. D'où l'importance du choix des constituants d'une association afin que les effets bénéfiques de l'association ne dépendent pas trop du milieu.

Enfin, il n'est pas aisé de déterminer le nombre et la proportion de chaque constituant du mélange car la stabilité n'augmente pas nécessairement avec leur nombre et il faut veiller à leur complémentarité : s'ils sont trop proches il n'y aura pas d'effet mélange.

3.2.4 - La meilleure solution : l'association d'hybrides ?

L'homéostasie d'un peuplement végétal a deux origines : son hétérogénéité et son hétérozygotie. Qu'est ce qui est le plus efficace pour associer stabilité et rendement ?

Chez le maïs, les hybrides simples sont évidemment plus productifs et plus stables que les lignées (ce qui sera le cas chez de nombreuses plantes allogames ou l'hétérosis est important). Nous avons vu que les hybrides génétiquement hétérogènes (hybrides doubles) sont plus stables que les hybrides simples, mais qu'ils sont moins productifs. Il en résulte que l'association raisonnée de deux hybrides simples performants non apparentés peut être une meilleure solution que l'hybride double : il permet une stabilité comparable associée à une meilleure performance (SCHNELL et BECKER, 1986). Des résultats analogues ont été obtenus chez le seigle (WAHLE et GEIGER, 1978, *in* HAUSSMANN *et al.*, 2000) et le tournesol (STAMM, 1986, *in* STELLING *et al.*, 1994).

Tableau 4 Effets de l'hétérogénéité et de l'hétérozygotie sur le rendement et la stabilité de rendement du maïs et du sorgho (d'après REICH et ATKINS, 1970, chez le sorgho, et SCHNELL et BECKER, 1986, chez le maïs)

Caractère	Espèce	Lignées en monoculture	Effet de l'hétérozygotie ⁽¹⁾	Effet de l'hétérogénéité ⁽²⁾	Effet combiné ⁽³⁾
Rendement (q/ha)	Maïs	24,0	+52,7**	+0,3ns	+52,9**
	Sorgho	48,2	+12,1**	+0,8ns	+13,2**
Stabilité (CV) ⁽⁴⁾	Maïs	22,8	-16,6	-11,4	-17,2
	Sorgho	18,7	-3,2	-3,9	-6,4

⁽¹⁾ différence entre hybrides simples et lignées en cultures pures ; ⁽²⁾ différence entre lignées cultivées en mélange et lignées en cultures pures ; ⁽³⁾ différence entre hybrides doubles et lignées en culture pures ; ⁽⁴⁾ CV : coefficient de variation résiduel en % (donc une faible valeur signifie une plus grande stabilité ; une diminution de cette valeur signifie un gain en stabilité).

Alors que chez le maïs l'effet le plus fort sur la stabilité est celui de l'hétérozygotie, chez le sorgho (plante autogame ou l'hétérosis est plus faible que chez le maïs) les effets de l'hétérozygotie et de l'hétérogénéité sont assez additifs (REICH et ATKINS, 1970) (Tableau 4). Chez la féverole, STELLING *et al.* (1994) arrivent aux mêmes conclusions. Chez le colza, plante semi-allogame, dans les expériences de LEON (1991), le mélange de lignées a eu un rendement significativement supérieur à celui des cultures « pures » ; les variétés hybrides étaient supérieures de 15 % aux variétés lignées et le mélange des F₁ était lui-même supérieur de 6 % aux hybrides en culture pure. Le gain en stabilité dû au mélange était plus net pour les lignées que pour les hybrides (phénomène assez général chez toutes les espèces), ce qui montre bien l'homéostasie des hybrides. Là encore, pour avoir la plus grande stabilité, il y a intérêt à cumuler hétérozygotie et hétérogénéité.

D'une façon assez générale, les associations d'un nombre limité d'hybrides simples (deux, bien choisis !) apparaît donc être une solution pour combiner stabilité, homogénéité et productivité.

4 - L'OPPOSITION ENTRE STABILITE ET PRODUCTIVITE ?

L'opposition entre stabilité et productivité est évidente si la stabilité est due à l'hétérogénéité (sauf s'il y a coopération entre génotypes d'un peuplement hétérogène, ce qui est très rare). Un exemple de cette opposition est donné par les caractéristiques de productivité et de stabilité des différents types d'hybrides (hybride simple, hybride trois voies ou hybride double) pour un même fond génétique. Mais, nous l'avons vu, il est tout à fait possible de sélectionner des variétés monogénétiques stables de comportement (où d'une stabilité tout à fait acceptable) en accumulant dans un même génotype les gènes d'adaptation à des conditions variées. Cependant, même pour des peuplements homogènes, certains résultats semblent montrer une tendance à l'opposition entre la stabilité de la production et la productivité (GALLAIS, 1992). Plusieurs hypothèses peuvent être formulées :

- les adaptations à divers milieux sont contrôlées par des gènes non allèles différents et il n'y a peut être pas encore eu assez d'effort de sélection avec des recombinaisons efficaces ; le linkage lui-même peut être un frein à la construction des génotypes stables ;

- les gènes impliqués dans l'adaptation pourraient avoir des effets pléiotropiques, un même gène gouvernant des adaptations à des milieux différents, avec un effet positif dans un milieu et un effet négatif dans un autre milieu. Nous n'avons pas trouvé d'exemples de ce type ;

- à un locus, il pourrait exister des allèles d'adaptation à différents milieux ; il est donc impossible d'avoir l'adaptation maximale pour un génotype homozygote (sauf par duplication du locus) ; dans une telle situation l'hybride simple permettra de cumuler deux allèles d'adaptation. Un exemple de ce type exemple a été mis en évidence chez le melon, où au même locus, un allèle contrôle la résistance aux pucerons et à un virus et un autre allèle contrôle la résistance à l'oïdium (DOGIMONT, 2009);

- l'adaptation à certains milieux aurait un coût « énergétique » ou impliquerait des modifications morphologiques et physiologiques conduisant à une productivité plus faible. Cela pourrait être le cas de la résistance aux rouilles chez les graminées fourragères : en effet, la sélection pour cette résistance entraîne plutôt des cellules petites, des feuilles plus courtes, alors que la sélection pour le rendement entraîne des cellules plus grandes et des feuilles plus longues (Travaux de P MANSAT, INRA Lusignan).

En ce qui concerne les peuplements génétiquement homogènes, la liaison négative entre rendement et stabilité n'est toutefois pas un cas général. Un examen des résultats expérimentaux chez le maïs et le sorgho montre que les deux situations (liaison négative ou absence de liaison entre stabilité et productivité) sont possibles (GAMA et HALLAUER, 1980 chez le maïs ; HEINRICH *et al.*, 1985 chez le sorgho). Les études de DERIEUX *et al.* (1987) et TOLLENAAR *et al.* (2004) tendent même à montrer une liaison positive avec une amélioration plus importante en milieux pauvres, corrélative de la sélection pour la productivité. Il n'en reste pas moins que les génotypes productifs et stables sont rares, tout simplement parce qu'ils sont plus difficiles et plus longs à élaborer (à ce niveau la sélection assistée par marqueurs peut apporter beaucoup).

5 - LA REDUCTION DES INTRANTS REMET-ELLE EN CAUSE L'INTERET DES PEUPELEMENTS HOMOGENES ?

A part le cas de la réduction des fongicides qui peut donner un avantage aux associations de génotypes chez les céréales à paille, il n'y a que très peu d'expériences permettant de répondre à la question de savoir si, du point de vue des rendements moyens obtenus, des populations ou des mélanges auraient plus d'intérêt à faibles niveaux d'intrants, en distinguant bien les aspects stabilité de la production et production. On peut cependant rappeler quelques faits et expériences.

En France, chez les plantes autogames, et chez le blé en particulier, le passage des populations (équivalent d'un mélange de lignées) aux lignées pures s'est fait dès le début du 20^{ème} siècle à une époque où les intrants étaient à un très bas niveau : dans ces conditions l'agriculteur a pu apprécier l'apport des lignées pures par rapport aux populations de pays. De même pour le maïs, le passage des

populations aux hybrides après la deuxième guerre mondiale s'est fait à une époque où les intrants étaient encore très faibles (fumure azotée très limitée...). Et même dans ces conditions ils sont apparus nettement supérieurs aux populations. Ils ne sont pas plus exigeants en N : ils peuvent seulement produire plus et donc consomment plus d'N pour des productions supérieures (avec une efficacité plus grande du métabolisme azoté), mais ils peuvent aussi mieux absorber l'azote du sol. A noter qu'ils ont été adoptés par les agriculteurs en particulier pour leur homogénéité (CAUDERON, com. pers.). Ces deux observations montrent que, dans nos conditions environnementales, même si la réduction des intrants était telle qu'elle divise par trois les rendements (puisque les rendements ont été au moins multipliés par trois depuis l'abandon des populations), les structures variétales monogénétiques conserveraient un intérêt. Il faudrait un fort changement des conditions environnementales (climat) pour remettre en cause cette conclusion.

L'expérience de HAUSSMANN *et al.* (2000) chez le sorgho au Kenya apporte des informations plus complètes et permet de considérer les aspects stabilité de la production selon le niveau de stress. Différentes structures variétales (lignées pures, mélanges de lignées, hybrides simples, mélange d'hybrides simples, variétés locales = populations) ont été étudiées dans huit environnements plus ou moins stressés, avec un facteur 10 pour le rendement en grain entre l'environnement le plus défavorable (stress hydrique très fort durant pratiquement tout le cycle) et un environnement considéré comme non stressé. Le classement des différentes structures est pratiquement toujours le même :

Mélanges d'hybrides ~ hybrides purs ≥ variétés locales > mélanges de lignées ~ lignées pures.

Cependant, pour des stress très forts, les différences entre hybrides ou mélanges d'hybrides et populations locales deviennent très faibles. Pour des stress qui ne divisent que par 2 le rendement, l'avantage par rapport aux populations locales est plus net. A noter que les lignées correspondent toujours à la plus mauvaise structure variétale. Du point de vue de la stabilité, les hybrides, les mélanges d'hybrides et les populations locales sont au même niveau.

On peut donc conclure que la diminution des intrants ne remet pas en cause l'intérêt des variétés homogènes tant que les conditions environnementales ne sont pas défavorables². La réduction des fongicides est le seul cas clair où la diminution des intrants entraîne un avantage de l'hétérogénéité génétique (à travers l'aspect stabilité de la production). D'un point de vue agronomique, l'intérêt de l'hétérogénéité d'un peuplement n'est pas lié au niveau d'intrants mais plutôt à la variation des conditions environnementales (c'est le cas avec les maladies). Dans les conditions de notre agriculture où les stress importants sont globalement rares, les variétés homogènes gardent un avantage dans une grande gamme de niveaux d'intrants (le tout est d'avoir les variétés adaptées à ces niveaux d'intrants).

En revanche, dans des milieux où le potentiel de production est très faible et où les risques de stress (en particulier hydrique) sont forts, les populations hétérogènes ou les mélanges de génotypes peuvent présenter un intérêt à la fois pour la production moyenne et pour la stabilité (SMITHSON et LENNE, 1996 ; CECCARELLI *et al.*, 2003 chez l'orge et Courtois chez le riz, *in* GHAOUTI *et al.*, 2008). De plus, dans des pays à agriculture peu développée, avec des conditions très défavorables, le critère stabilité du rendement est essentiel, ce qui donne un avantage aux peuplements génétiquement hétérogènes. Une approche économique apporte un autre argument en faveur de ce type de peuplements. Avec un faible niveau d'intrants, et des conditions défavorables, le produit brut est nécessairement faible ; donc, pour maintenir une marge suffisante à l'agriculteur il faut des semences peu coûteuses. Les variétés populations ou les variétés synthétiques chez les plantes allogames, et les variétés « bulk » issues de F2 ou de composites chez les autogames, peuvent alors être une solution. Mais se pose alors le problème déjà évoqué plus haut : qui paiera le progrès génétique ?

² A noter que dans une étude réalisée en Allemagne sur la féverole, il est apparu que les agriculteurs bio préféreraient les cultivars homogènes (GHAOUTI *et al.*, 2008).

6 - CONCLUSION

Dans une grande gamme de niveaux de production, l'hétérogénéité génétique des peuplements n'apparaît pas indispensable à la stabilité et si elle est trop forte, non contrôlée, elle fait perdre en performance. Les hybrides apparaissent comme un moyen d'avoir des variétés performantes, homogènes et assez stables lorsque le milieu varie. L'expérience prouve qu'il est possible de sélectionner des variétés homogènes (lignées ou hybrides) assez stables de comportement, avec un avantage en faveur des hybrides. Les associations de génotypes sont envisageables, en particulier pour mieux gérer les résistances aux maladies, mais la sélection de leurs constituants afin d'assurer leur stabilité sans perdre en niveau de production est difficile. Et il est important de rappeler qu'il ne s'agit pas alors de revenir à des variétés populations mais bien d'associer un nombre limité de variétés à base étroite, de caractéristiques bien définies et complémentaires.

En revanche, pour les pays à agriculture peu développée, confrontés à des conditions défavorables, l'utilisation de peuplements génétiquement hétérogènes (populations, bulks) apparaît comme une solution conciliant impératifs économiques et une certaine sécurité dans la production.

« Journée ASF du 4 février 2010 »
« Diversité génétique, structures variétales et amélioration des plantes »

BIBLIOGRAPHIE

- ALLARD R.W., 1961. Relationship between genetic diversity and consistency of performance in different environments. *Crop Sci.*, 1, 127-133.
- ALLARD R.W., HANSCHKE P.E., 1964. Some parameters of population variability and their implications in plant breeding. *Adv. in Agron.* 16, 281-325.
- AURIAU P., DOUSSINAULT G., JAHIER J., LECOMTE C., PIERRE J., PLUCHARD P., ROUSSET M., SAUR L., TROTTE M., 1992. Le blé tendre. *In* Gallais A., Bannerot H., 1992. *Amélioration des espèces végétales cultivées*. INRA ed., p 22-38.
- BANNEROT H., 1986. L'importance des variétés hybrides dans l'évolution de la production légumière française. *C.R. Acad. Agric. France* 72, 309-332.
- BOULAIN J., 1992. Histoire de l'agronomie en France. TEC-DOC Lavoisier, Paris, 392p.
- BROWNING J.A., FREY K.J., 1969. Multilines cultivars as a means of disease control. *Ann. Rev. of Phytopathol.*, 7, 355-382
- CADIC A., 1971. Prévision et évolution de la vigueur des variétés synthétiques en fonction du nombre de constituants et de leur origine. Mémoire DAA, ENSA Rennes.
- CECCARELLI S., 1989. Wide adaptation : how wide ? *Euphytica*, 40, 197-205.
- CLAY R.E., ALLARD R.W., 1969. A comparison of the performance of homogeneous and heterogeneous barley populations. *Crop Sci.*, 9, 407-412.
- DERIEUX M. *et al.*, 1987. Estimation du progrès génétique réalisé chez le maïs grain en France, entre 1950 et 1985. *Agronomie*, 7, 1-11.
- DOGIMONT C., 2009. La résistance des plantes aux pucerons : bases moléculaires et impact sur les populations de pucerons. Communication à l'Académie d'Agriculture de France, 16 décembre 2009.
- EBERHART S.A., RUSSEL W.A., 1969. Yield and stability for a 10 line diallel of single-cross and double cross maize hybrids. *Crop Sci.* 9, 357-361.

- EINFELDT C.H.P. *et al.*, 2005. Heterosis and mixing effects in barley under stress. *Plant Breeding* 124, 350-355.
- FINLAY K.W., 1964. Adaptation, its measurement and significance in barley breeding. *Proc. First Inter. Barley Gen. Symp.*, Wageningen, p 351-359.
- FUNK C.R., ANDERSON J.C., 1963. Performance of mixtures of field corn hybrids. *Crop Sci.*, 3, 353-355.
- GALLAIS A., 1992. Bases génétiques et stratégie de sélection pour une adaptation générale. *Le Sélectionneur Français*, 42, 59-78.
- GALLAIS A., 2009a. Justification des variétés hybrides en amélioration des plantes. *Le Sélectionneur Français*, 60, 109-116.
- GALLAIS A., 2009b. Hétérosis et variétés hybrides en amélioration des plantes. Editions Quae
- GAMA-ELTO E.G., HALLAUER A.R., 1980. Stability of hybrids produced from selected and unselected lines of maize. *Crop Sci.*, 20, 623-626.
- GHAOUTI L., VOGT-KAUTE W., LINK W., 2008. Development of locally adapted faba bean cultivars for organic conditions in Germany through a participatory breeding approach. *Euphytica*, 162, 257-268.
- HAUSSMANN B.I.G. *et al.*, 2000. Yield and yield stability of four population types of grain sorghum in a semi-arid area of Kenya. *Crop Sci.*, 40, 319-329.
- HEINRICH *et al.*, 1985. Mechanisms of yield stability in sorghum. *Crop Sci.*, 25, 1109-1113.
- JENSEN N.F., 1952. Intra-varietal diversification in oat breeding. *Agronomy journal* 44, 30-34.
- JONES D.F. 1958. Heterosis and homeostasis in evolution and in applied genetics. *Am. Nat.* 92, 321-328.
- KUNTA T., EDWARDS L.H., MACNEW R.W., DINKINS R., 1985. Heterosis performance and combining ability in soybeans. *Soybean Genetics Newsletter*. 12, 97-99.
- LE GOUIS J., PLUCHARD P., 1996. Genetic variation for nitrogen use efficiency in winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Euphytica* 92, 221-224.
- LEFORT-BUSON M., 1986. Hétérosis chez le colza oléagineux. Analyse génétique et prédiction. Thèse Fac. Sci. Orsay.
- LÉON J., 1991. Heterosis and mixing effects in winter oilseed rape. *Crop Sci.* 31, 281-284.
- PROBST A.H., 1957. Performance of variety blends in soybeans. *Agron. J.* 49, 148-150.
- REICH W.H., ATKINS R.E., 1970. Yield stability of four population types of grain sorghum, *Sorghum bicolor* (L.) Moench, in different environments. *Crop Sci.* 10, 511-517.
- ROY S.K., 1960. Interactions between rice varieties. *J. of Genetics*, 57, 137-152.
- SCHNELL F.W., BECKER H.C., 1986. Yield and yield stability in a balanced system of widely differing population structures in *Zea mays* L. *Plant Breed.* 97, 30-38.
- SHULL G.H., 1908. The composition of a field of maize. *Amer. Breed Assoc. Rep.* IV, 296-301.
- Simmonds N.W., 1962. Variability in crop plants, its use and conservation. *Biol. Res.* 37, 422-465.
- SMITHSON J.B., LENNÉ J.M., 1996. Varietal mixtures: a viable strategy for sustainable productivity in subsistence agriculture. *Ann. Appl. Biol.*, 128, 127-158.
- STELLING D., EBMEYER E., LINK W., 1994. Yield stability in faba bean, *Vicia faba*. 2. Effects of heterozygosity and heterogeneity. *Plant Breeding*, 112, 30-39.
- TOLLENAAR M., AHMADZADEH A., LEE E.A., 2004. Crop physiology and metabolism. Physiological basis of heterosis for grain yield in maize. *Crop Sci.* 44, 2086-2094.
- de VALLAVIEILLE-POPE C., GOYEAU H., LANNOU C., MILLE B., 1991. Pour lutter contre les maladies foliaires, la culture de variétés de céréales en mélange. *Phytoma* 424, 28-36.
- de VALLAVIEILLE-POPE C., BELHAJ FRAJ M., MILLE B., MEYNARD J.M., 2006. Les associations de variétés : accroître la biodiversité pour mieux maîtriser les maladies. *Dossier de l'environnement de l'INRA* 20, 101-109.

de VILMORIN L., 1856. Note sur la création d'une nouvelle race de betterave à sucre. Considérations sur l'hérédité des végétaux. C.R. Acad. Sci. XLIII 18, 871-874.

WELCKER C., THE C., ANDREAU B., DE LEON C., PARENTONI S.N., BERNAL J., FELICITE J., ZONKENG C., SALAZAR F., NARRO L., CHARCOSSET A., HORST W.J., 2005. Heterosis and combining ability for maize adaptation to tropical acid soils: implications for future breeding strategies. Crop Sci. 45, 2405-2413.

ZAIDI P.H., SELVAN P.M., SULTANA R., SRIVASTAVA A., SINGH A.K., SRINIVASAN G., SINGH R.P., SINGH P.P., 2007. Association between line per se and hybrid performance under excessive soil moisture stress in tropical maize (*Zea mays* L.). Field Crops Res. 101, 117-126.