

LES ASSOCIATIONS DE VARIETES DE BLE : PERFORMANCES ET MAITRISE DES MALADIES.

Marie-Hélène Jeuffroy¹
Jean-Marc Meynard²
Claude de Vallavieille-Pope³
Makram Belhaj Fraj⁴
Patrick Saulas¹

¹ INRA – UMR Agronomie – Bâtiment EGER, 78 850 Thiverval-Grignon

² INRA – département SAD – Bâtiment EGER, 78 850 Thiverval-Grignon

³ INRA – UMR BIOGER, 78 850 Thiverval-Grignon

⁴ Institut National Agronomique de Tunisie (INAT), Département d'Agronomie et Biotechnologie, Laboratoire d'Agronomie, Avenue Charles Nicole, 1082 Tunis, Tunisie

RESUME

En France, le nombre de variétés cultivées dans les parcelles agricoles est très faible par rapport au choix disponible au catalogue officiel. Cette homogénéité induit une forte pression de sélection sur les populations parasites, et favorise le développement des épidémies et le contournement des résistances. Une solution pour réduire ces risques est de diversifier les variétés dans l'espace et dans le temps, et notamment à l'intérieur d'une même parcelle, en cultivant des associations variétales. Celles-ci permettent de réduire significativement les épidémies de maladies à l'intérieur de la parcelle, par différents mécanismes. Elles permettent également, comme nous l'avons montré sur un réseau de parcelles agricoles, d'obtenir des niveaux de rendement, de qualité des grains, de note de panification et de stabilité de ces caractères aussi élevés que les niveaux des meilleures variétés pures et significativement plus élevés que les moins bonnes variétés pures. L'association est donc un moyen de réduire les risques de mauvaises performances, une année donnée, car la présence de plusieurs variétés dans le même milieu permet de compenser un défaut de l'une. Des travaux ont permis de proposer des méthodes pour choisir les variétés à associer et des études sont actuellement en cours pour proposer des règles de décisions pour choisir les variétés à associer, en fonction de leurs caractéristiques.

Mots-clés : blé, maladies, associations variétales, performances,

1- INTRODUCTION

En France, à l'échelle d'une région donnée, le nombre de variétés représentant l'essentiel de la sole occupée par une culture est faible (10 variétés représentaient 50% de la sole de blé en 2007, source GNIS). Cette pratique correspond à l'utilisation d'un très petit nombre de gènes majeurs de résistance, ce qui induit une forte pression de sélection sur la population parasite et, par conséquent, un contournement, parfois très rapide, des résistances variétales (Wolfe *et al.*, 1997 ; Bayles *et al.*, 2000 ; McDonald et Linde, 2002). C'est ce qui a, par exemple, été observé en France, pour le phoma du colza, dont le contournement de la résistance rlm1 a été observé en 2-3 ans (Rouxel *et al.*, 2003). Chez le blé, le contournement de la résistance Yr6 contre la rouille jaune est apparu dès la première année de culture de la variété Récital (de Vallavieille-Pope *et al.*, 1990). De même, le gène de résistance Yr17 de la rouille jaune du blé, très utilisé dans les programmes de sélection, a été contourné en Europe de l'Ouest par la virulence 17, et les variétés initialement résistantes sont devenues sensibles à la maladie

(Bayles *et al.*, 2000), et plus récemment le contournement de Yr32 a causé des épidémies de 2007 à 2009. Ce ne sont pas les résistances qui sont inefficaces mais la gestion de ces résistances qui est inadéquate. La recherche de stratégies de gestion des variétés résistantes nécessite de mener de façon parallèle des études de l'évolution des races des parasites, d'une part, et, d'autre part, des études sur la caractérisation et la durabilité des gènes de résistance.

Le ralentissement de la progression spatio-temporelle des épidémies, qui détermine en partie le contournement en agissant sur la taille de la population de pathogène soumise à pression de sélection, peut être atteint en diversifiant les résistances variétales utilisées, dans l'espace et dans le temps (Wolfe, 1985 ; 2000 ; Mundt, 2002). Cet objectif permet en outre de réduire les coûts de fongicides, et de gagner en rentabilité économique. L'association, au sein d'une parcelle, de plusieurs variétés différant par leurs gènes de résistance permet d'accroître la biodiversité et de ralentir la progression des maladies. Cette pratique culturale est ancienne et efficace, mais l'application dans l'agriculture française reste restreinte.

Dans la littérature scientifique, de nombreux travaux montrent un accroissement de l'efficacité de l'utilisation des ressources disponibles de cultures en associations, y compris des associations d'espèces (Jensen, 1996). Cette meilleure efficacité se traduit souvent par un gain au niveau du rendement atteint, ainsi que par une diminution de la pression parasitaire sur chacune des espèces (Rusch, 2006), réduisant ainsi le recours possible aux produits phytosanitaires.

Pour diversifier les résistances au sein d'une parcelle ou d'un groupe de parcelles, plusieurs possibilités sont ouvertes. La première consiste à cultiver différentes variétés dans l'espace, couvrant ainsi une large gamme de résistances. On peut aussi chercher à utiliser des variétés multirésistantes vis-à-vis de plusieurs pathogènes et/ou races. Cependant, il est difficile de rassembler dans une même plante les gènes de productivité élevée, de haute qualité de la récolte et plusieurs gènes de résistance. Le cumul de plusieurs gènes de résistance dans une même variété aboutit le plus souvent à sélectionner dans la population parasite toutes les virulences correspondantes avec des pathotypes complexes cumulant les virulences. Une troisième voie est possible, qui consiste à cultiver plusieurs variétés ayant des gènes de résistance différents sur une même parcelle. C'est l'association dans une parcelle qui est la plus efficace pour freiner les épidémies. On crée une résistance collective en associant des résistances complémentaires. Ces résistances, qui individuellement seraient inefficaces, ensemble procurent une protection satisfaisante.

De telles associations couvrent des surfaces non négligeables dans certains pays (USA, Danemark, Chine), mais sont encore rares en France. Cet article vise à faire le point sur les connaissances disponibles sur les performances des associations variétales dans le cas du blé et leurs effets vis-à-vis des maladies.

2- MECANISMES DE CONTROLE DES MALADIES

Face aux maladies, il existe plusieurs types de résistance chez les plantes : l'échappement, les résistances quantitatives et les résistances spécifiques. La résistance spécifique correspond à une interaction gène pour gène entre le bioagresseur et son hôte (la plante) : elle induit une reconnaissance spécifique entre la plante et le pathogène, en empêchant l'infection de la plante par son bioagresseur (Flor, 1971). Cette résistance est mono-génique et son expression est soit nulle (variété classée sensible), soit totale (variété résistante) : l'infection de la plante est empêchée dès lors que la plante possède le gène de résistance correspondant au gène d'avirulence¹ du bioagresseur. La relation entre la plante et son hôte est alors dite « incompatible » : la croissance du pathogène et la colonisation de la plante sera précocement arrêtée et il n'y aura pas de dommage.

¹ Un gène d'avirulence d'un agent pathogène est un gène qui code pour une protéine qui est spécifiquement « reconnue » par le génotype de la plante hôte possédant le gène de résistance correspondant, quels que soient son rôle ou sa fonction dans la pathogénicité de l'agent (Rouxel & Balesdent, 2010)

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

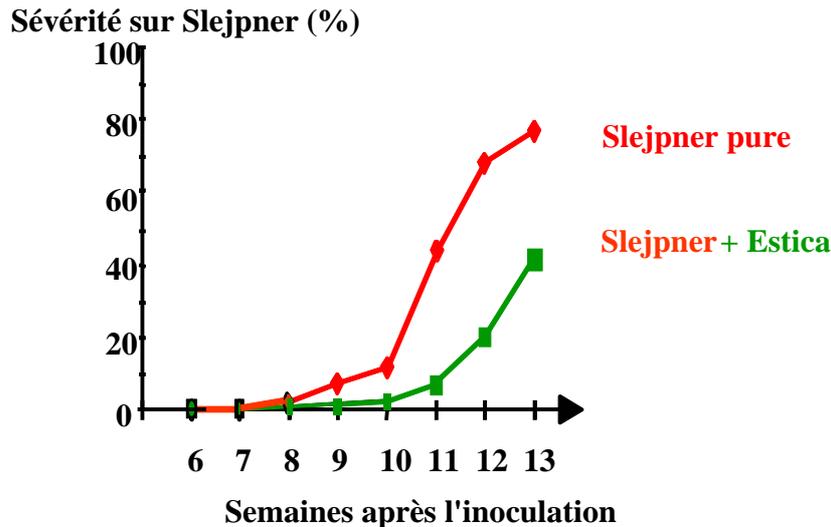


Figure 1 : dynamique de l'épidémie de rouille jaune, en petites parcelles, pour une variété de blé sensible en culture monovariétale (Slejpner) et la même variété cultivée en association avec une variété résistante (Slejpner + Estica). D'après de Vallavieille-Pope et Goyeau, 1995)

L'efficacité de l'association variétale vis-à-vis des dynamiques d'épidémie dépend principalement de la proportion de plantes sensibles dans l'association. Les associations de trois à cinq variétés sont plus efficaces que les associations binaires pour freiner les épidémies et stabiliser le rendement (Newton *et al.*, 1997 ; Mille *et al.*, 2006). Un quart à un tiers de plantes sensibles sont efficacement protégées par des plantes résistantes (figure 2). Ce sont ces proportions que nous avons choisies pour nos expérimentations sur blé. De Vallavieille-Pope et Goyeau (1995) ont ainsi montré que trois mois après l'inoculation de rouille jaune au centre de parcelles de 100 m², toutes les plantes de la culture monovariétale sensible sont malades et la sévérité atteint 90 % de surface foliaire, alors que la variété sensible est deux fois moins malade dans l'association avec 2/3 de plantes résistantes (figure 1). Dans les parcelles où une variété multiplie des spores non virulentes pour l'autre variété, la résistance est renforcée par la prémunition (de Vallavieille-Pope et Goyeau, non publié).

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

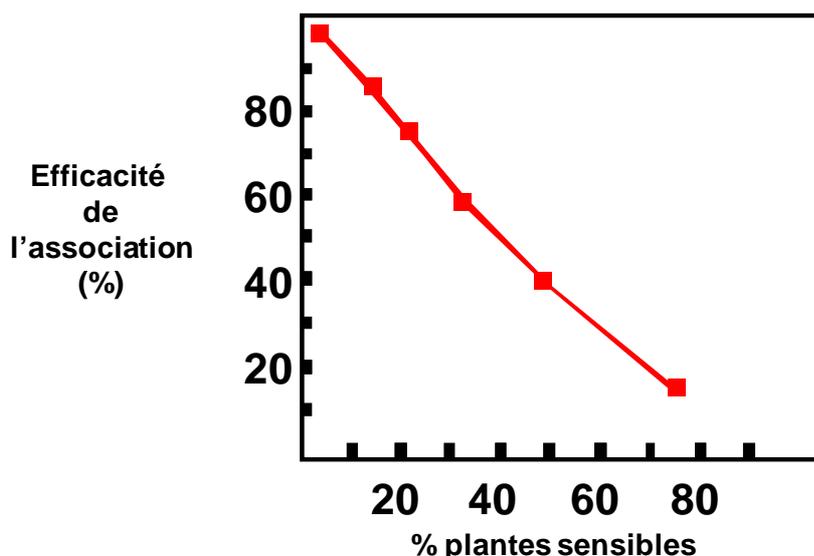


Figure 2 : Influence de la composition de l'association sur son efficacité à ralentir les épidémies. D'après Lannou, 1992.

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

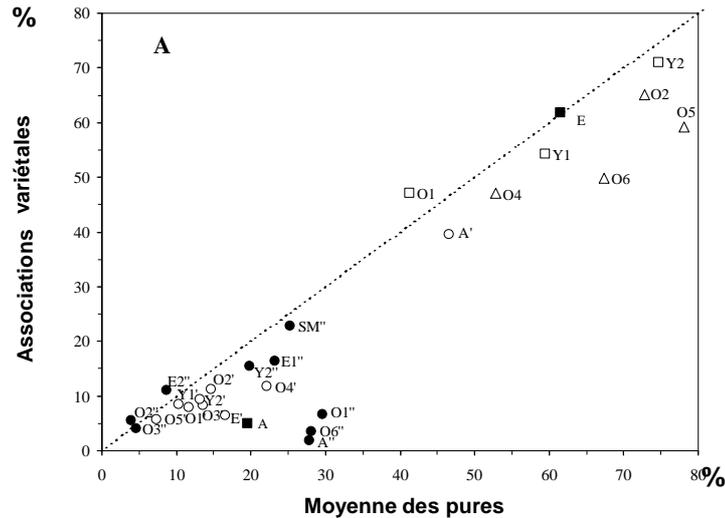
3- PERFORMANCES DES ASSOCIATIONS VARIETALES

Nous avons testé la faisabilité et quantifié les performances de cultures d'associations variétales dans le contexte de l'agriculture française. Un réseau de parcelles agricoles a été mis en place en 2000, 2001 et 2002, dans le Nord de la France, en collaboration avec un meunier, les chambres d'agriculture de l'Aube, de l'Eure et de l'Oise, et 12 agriculteurs (Belhaj Fraj, 2003). Au total, 28 parcelles contenant les associations variétales et les variétés monovariétales correspondantes, représentant environ 250 ha ont été suivies. Ces parcelles ont été cultivées avec du blé panifiable supérieur (pour garantir le débouché vers la meunerie) et selon une conduite de protection intégrée, visant à réduire les intrants de 30 % par rapport aux pratiques intensives (Meynard *et al.*, 2003). En particulier, un seul traitement fongicide a été appliqué dans la majorité des parcelles. Nous avons évalué la sévérité des principales maladies, le rendement et également la qualité de la récolte.

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

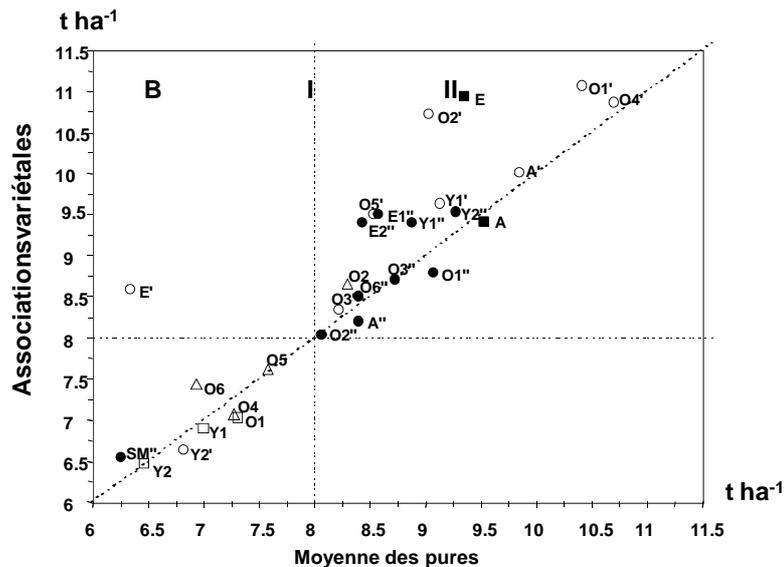
- la sévérité de la maladie prédominante, la septoriose, a été réduite de 6 %, toutes les valeurs étant supérieures ou égales sur les parcelles pures par rapport aux parcelles en mélange et la note de septoriose étant significativement différente sur l'association par rapport à la variété la plus malade (qui est aussi celle qui donne le meilleur rendement) (figure 3 et figure 5) ;

- le rendement a augmenté de $0,32 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$, ce qui correspond au gain acceptable pour une innovation variétale (mais ceci a été obtenu sans qu'une sélection variétale soit nécessaire !) (figure 4 et figure 5) ; le rendement de l'association n'est pas significativement différent du rendement de la meilleure variété pure mais est significativement supérieur au rendement de plusieurs variétés pures ;
- la teneur en protéines est supérieure de $0,54 \%$;
- la quantité d'azote des grains est plus élevée de 13 kg N/ha ;
- la note de panification de l'association variétale n'est pas significativement différente de celle de la moyenne des quatre cultures monovariétales (figure 5) ;
- le rendement relatif de l'association au cours de deux ans est plus stable que celui des quatre cultures monovariétales, sur l'ensemble des sites-années testés (figure 6).



□ CM1, ■ CM2, △ CM3 in 1999-2000, ○ CM4 in 2000-2001 and ● CM4 in 2001-2002

Figure 3 : Comparaison de la sévérité de la septoriose sur les parcelles cultivées en variété pure (en abscisse, note moyenne de maladie des 4 variétés pures) et les parcelles d'associations variétales (association composée de ces 4 variétés). Données issues de 3 années d'étude, 19 environnements, 4 associations variétales différentes (CM1 à CM4). D'après Belhadj Fraj, 2003..



□ CM1, ■ CM2, △ CM3 in 1999-2000, ○ CM4 in 2000-2001 and ● CM4 in 2001-2002

Figure 4 : Comparaison du rendement sur les parcelles cultivées en variété pure et les parcelles d'associations variétales. Mêmes situations que sur la figure 3. D'après Belhadj Fraj, 2003.

Cultures monovariétales et association de 4 variétés (2 années, 19 parcelles, 190 ha, 1 traitement fongicide)

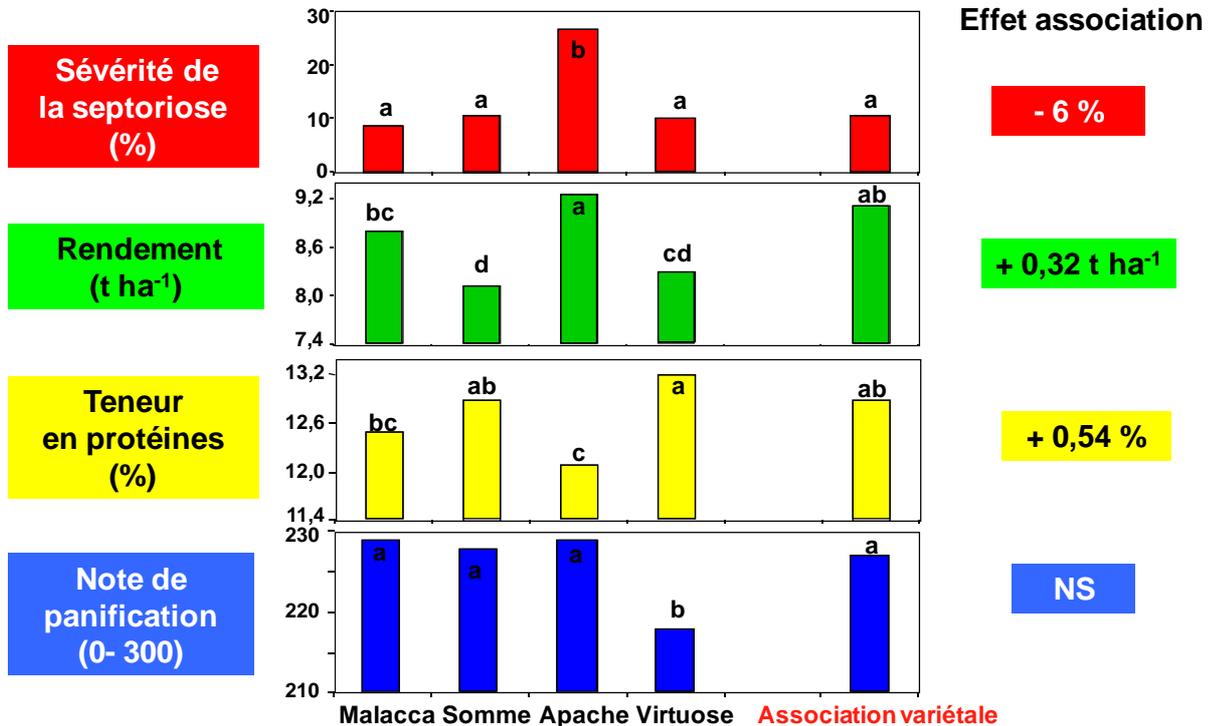


Figure 5 : Comparaison de différentes performances sur les parcelles cultivées en variété pure et celles d'associations variétales. D'après Belhadj Fraj, 2003.

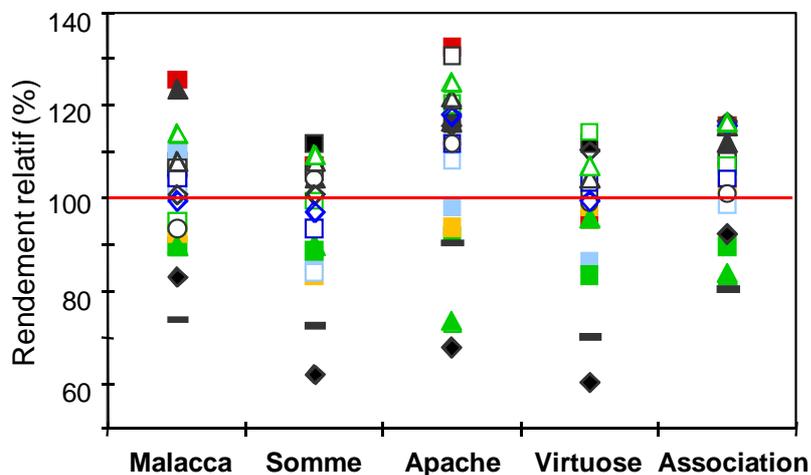


Figure 6 : Variabilité interparcelle des rendements, pour chaque variété pure et pour l'association variétale composée des quatre variétés. 100= moyenne des rendements des cultures monovariétales sur tous les sites pendant 2 ans. Pour chaque génotype, 1 symbole = 1 site x année. D'après Belhadj Fraj, 2003.

Une analyse essai par essai a montré que l'association est avantagée dans les situations défavorables. Nous avons précisé la stabilité du rendement en caractérisant les environnements par les facteurs ayant limité les composantes du rendement d'une variété de référence, par la méthode du diagnostic agronomique (Sebillotte *et al.* 1978 ; Doré *et al.* 1997). Ces facteurs sont les maladies fongiques, les déficits en azote et en eau et la compaction du sol. L'interaction génotype x environnement, étudiée à l'aide de régressions factorielles, montre que, quel que soit le potentiel du

lieu, au cours de 2 années dans tous les environnements, les associations variétales sont parmi les plus stables et les plus productives, par comparaison aux 4 cultures monovariétales. Ainsi, quand le rendement est limité par un stress hydrique avant la floraison, la perte de rendement liée au stress est moins forte dans les associations variétales que dans les cultures monovariétales et le rendement de l'association est supérieur à la meilleure culture monovariétale (figure 7). Comme indiqué dans la bibliographie, il semble ici que les populations hétérogènes peuvent mieux exploiter les ressources de l'environnement et maintenir leurs performances dans des conditions suboptimales.

La note de panification de l'association variétale au cours de deux saisons culturales est aussi stable que celle de la variété pure qui présente la meilleure stabilité mais la moins bonne qualité, tout en étant en moyenne équivalente à celle des variétés de meilleure qualité (figure 5). L'accroissement de teneur en protéines observé semble lié à la fois à une amélioration de l'absorption d'azote par la culture et à une meilleure efficacité de remobilisation de l'azote des feuilles lors de leur sénescence. Des investigations plus approfondies seraient nécessaires pour interpréter ces résultats et déterminer les conditions de leur occurrence.

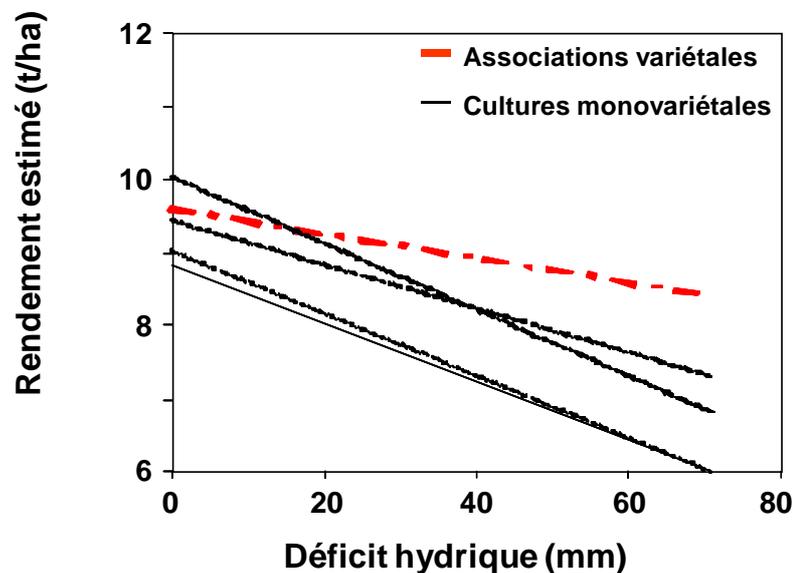


Figure 7 : Comparaison de la stabilité du rendement en fonction du déficit hydrique, pour des associations variétales et les cultures monovariétales correspondantes. D'après Belhadj Fraj, 2003.

4- CONDITIONS DE REUSSITE D'UNE ASSOCIATION

Plusieurs critères doivent être pris en compte pour choisir les variétés à associer de sorte que l'association présente un intérêt par rapport aux cultures monovariétales. La première contrainte est la destination technologique de la récolte : pour garantir le débouché de la récolte, il est nécessaire de choisir des variétés qui ont des qualités proches et/ou complémentaires. Ainsi, pour un débouché meunier, il semble *a priori* nécessaire de n'associer que des variétés BPS. Cependant, on peut se demander si l'association de certaines variétés BAU, présentant de bonnes valeurs de W, pourraient être associées à des variétés BPS, ce qui permettrait d'accroître la productivité tout en maintenant un bon niveau de qualité. Des travaux sont nécessaires pour valider une telle hypothèse. De plus, la production de l'association sera d'autant plus forte et équilibrée qu'elle sera homogène tout au long de son cycle. Il importe qu'une variété ne domine pas les autres. Des essais ont montré que, si dans une association binaire une des variétés est plus précoce que l'autre au début de la montaison, alors la proportion de talles des deux variétés sera très déséquilibrée, en faveur de la variété précoce, induisant un déséquilibre dans les proportions de grains récoltés (Saulas 1993, cité par Saulas et Meynard, 1998). De plus, une différence de hauteur des tiges entre les deux variétés induit un ombrage par la variété la plus haute pouvant induire un moins bon remplissage des grains chez la variété ombrée.

Un critère majeur de réussite de l'association, dans sa capacité à réduire les maladies, est le choix des caractéristiques de résistance à associer. Pour être efficace, l'association doit comporter une proportion élevée de variétés résistantes. Mais comme on cherche, en même temps, à éviter plusieurs maladies, l'enjeu est de choisir plusieurs variétés qui vont garantir, dans l'ensemble, une bonne résistance de l'association pour plusieurs maladies. Le choix devient alors assez complexe, le nombre idéal de variétés à associer étant quatre, car cela permet d'avoir un nombre suffisant de composantes pour combiner les résistances aux différentes maladies visées. Mille *et al.* (2006) ont proposé une méthode pour choisir les variétés à associer dans une association à quatre composantes, à partir du test des associations des variétés deux à deux. Afin de limiter le nombre de tests nécessaires pour sélectionner des associations de quatre variétés de blé, ces auteurs ont choisi sept associations quaternaires composées de variétés correspondant aux critères imposés par la meunerie, et ayant un bon niveau de résistance aux maladies, la même précocité et la même hauteur. Parmi les 7 associations testées, l'association quaternaire la plus performante vis-à-vis des résistances aux maladies, du rendement et de la qualité de la récolte, est composée de variétés dont les six associations binaires correspondantes ont toutes un effet association positif. L'association quaternaire la moins performante correspond à des associations binaires ayant des effets association négatifs ou nuls. L'évaluation des performances des associations de deux variétés permet d'éliminer les combinaisons défavorables et de choisir les combinaisons compatibles. Ces auteurs proposent ainsi de tester d'abord des associations binaires pour proposer ensuite l'assemblage d'associations de quatre variétés qui seront évaluées sous les conditions représentatives des zones de production. Cette démarche a été suivie par quelques chambres d'agriculture. Dans le but de réduire encore les essais des associations binaires pour composer un mélange quaternaire, des essais sont en cours pour définir les caractéristiques des variétés à associer pour composer un mélange stable et performant.

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

5- CONCLUSION

La réglementation française actuelle permet une demande d'homologation d'une association variétale mais interdit de commercialiser en mélange des lignées inscrites comme pures. Il existe d'ailleurs un protocole d'inscription pour une association variétale, les caractéristiques de distinction homogénéité stabilité (DHS) étant établies sur les composants purs et l'épreuve agronomique et technologique sur l'association variétale. Une technique de marquage moléculaire permet de répondre aux objectifs de traçabilité en cas de litige lors de la commercialisation. Des marqueurs microsatellites permettent de reconnaître les variétés présentes dans un échantillon de grains récoltés dans une association variétale. Par exemple, les proportions des quatre variétés d'associations variétales de blé, qui étaient égales au semis, soit 25%, sont comprises entre 15 et 37 % à la récolte (Belhaj Fraj *et al.*, 2003). L'intérêt du mélange apparaît ainsi : si les conditions climatiques sont défavorables à l'une des variétés de l'association (ce qui est généralement peu prévisible), celle-ci, cultivée en pure, aurait un rendement très faible, tandis que, dans l'association, son faible rendement est généralement compensé par un plus fort rendement de l'une au moins des trois autres composantes.

Dans le cas des céréales, nous avons montré un bénéfice à la fois pour la productivité, la qualité et la stabilité de la récolte, tout en appliquant un itinéraire technique à coût réduit. Ce résultat est particulièrement intéressant sachant que, dans les cultures monovariétales, il existe souvent une

relation inverse entre qualité et productivité. Jusqu'alors l'intérêt principal des associations variétales est la résistance aux maladies ; cette analyse doit être reconsidérée au vu des avantages pour la qualité et la stabilité des performances. Les associations variétales procurent une qualité aussi satisfaisante que les composants monovariétaux et dans certains cas dépassent la moyenne des cultures monovariétales.

L'utilisation actuelle d'un faible nombre de variétés dans les bassins de production ne permet pas une diversification optimale des gènes de résistance. La création de géniteurs et de variétés conçues pour un schéma de diversification est nécessaire pour organiser une diversité dans le temps et dans l'espace. La sélection de lignées propres à la culture en association pourrait bénéficier de la gestion dynamique des ressources génétiques. Un programme a été développé par l'Amélioration des plantes sur le blé tendre (Goldringer *et al.*, 2001).

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

Nous avons montré que les associations variétales constituent un élément important d'une conduite en protection intégrée chez le blé. L'efficacité des associations variétales n'est pas équivalente pour toutes les cultures, mais nous observons, dans la majorité des cas, un effet partiel et significatif qui contribue, avec d'autres moyens de lutte, à réduire les épidémies de façon acceptable pour l'environnement et la productivité. Ces résultats se retrouvent dès lors qu'on associe des espèces différentes. Des travaux récents, réalisés en France, ont montré un gain de production et de stabilité lors d'association céréales-légumineuses, avec une réduction importante des impacts environnementaux associés. On peut imaginer que la demande croissante pour une agriculture plus propre, économiquement performante, et exigeante vis-à-vis de la stabilité de la production devrait favoriser le développement de telles associations, qu'elles soient variétales ou interspécifiques.

Journée de l'A.S.F. du 4 février 2010
« Diversité génétique, structures variétales et amélioration des plantes »

Bibliographie

ALLAN R., PETERSON C.J. JR, LINE R.F., RUBENTHALER G.L., MORRIS C.F. – 1993 - Registration of "Rely" wheat multiline. *Crop Science*, 33, 213-214.

BAYLES R.A., FLATH K., HOVMOLLER M.S., DE VALLAVIEILLE-POPE C. – 2000 - Breakdown of the Yr 17 resistance to yellow rust of wheat in northern Europe – a case study by the yellow rust sub-group of COST 817. *Agronomie*, 20, 805-811.

BELHAJ FRAJ M. – 2003 - Évaluation de la stabilité et la faisabilité des associations variétales de blé tendre d'hiver à destination meunière en conditions agricoles. Thèse de doctorat, ENSAR, Rennes 120 p.

BELHAJ FRAJ M., GUYOMARC'H-FALENTIN H., MONOD H., DE VALLAVIEILLE-POPE, C. – 2003 - The use of microsatellite markers to determine the relative proportions of grain produced by cultivars and the frequency of hybridisation in bread wheat mixtures. *Plant Breeding*, 122, 385-391.

CALONNEC A., GOYEAU H., DE VALLAVIEILLE-POPE C. – 1996 - Effects of induced resistance on infection efficiency and sporulation of *Puccinia striiformis* on seedlings in varietal mixtures and on field epidemics in pure stands. *European Journal of Plant Pathology* 102, 733-741.

- DORE T., SEBILLOTTE M., MEYNARD J.M. – 1997 - A diagnostic Method for Assessing Regional Variations in Crop Yield. *Agric. Syst.* ; 54,169-188.
- FINCKH M.R., GACEK E.S., GOYEAU H., LANNOU C., MERZ U.,MUNDT C.C.,MUNK L., NADZIAK J., NEWTON A.C., DE VALLAVIEILLE-POPE C., WOLFE M.S. – 2000 - Cereal variety and species mixtures in practice, with emphasis on disease resistance. *Agronomie*, 20, 813-837.
- FLOR H.H. – 1971 - Current status of the gene-for-gene concept. *Annual Review of Phytopathology*, 9, 275-296.
- GOLDRINGER I., ENJALBERT J., DAVID J.L., PAILLARD S., PHAM J.L., BRABANT P. – 2001 - Dynamic management of genetic resources : a 13 year experiment on wheat. In H.D. Cooper, C. Spillane et T. Hodgkin (eds) : Broadening the Genetic Bases of Crop Production. CAB International, 245-259.
- JENSEN N.F. – 1952 - Intra-varietal diversification in oat breeding. *Agronomy Journal*, 44, 30-34.
- JENSEN E.S. – 1996 - Grain yield , symbiotic N₂ fixation and interspecific competition for inorganic N in pear-barley intercrops. *Plant and Soil* 182, 25-38.
- LANNOU C. - 2001 - Intrapathotype diversity for aggressiveness and pathogen evolution in cultivar mixtures. *Phytopathology*, 91, 500-510.
- MCDONALD B. A., LINDE C. – 2002 - The population genetics of plant pathogens and breeding strategies for durable resistance. *Euphytica*, 124, 163-180.
- MEYNARD J.M., DORÉ T., LUCAS P. – 2003 - Agronomic approach: cropping systems and plant diseases. *C. R. Biologies*, 326, 37-46.
- MILLE B., FRAJ M., MONOD H., DE VALLAVIEILLE-POPE C. – 2006 - Assessing four-way mixtures of winter wheat cultivars from the performances of their two-way and individual components. *European Journal of Plant Pathology*, 114(2), 163-173.
- MUNDT C.C. – 2002 - Use of multiline cultivars and cultivar mixtures for disease management. *Annual Review of Phytopathology* 40, 381-410.
- NEWTON A.C., ELLIS R.P., HACKETT C.A., GUY D.C. – 1997 - The effect of component number on *Rhynchosporium secalis* infection and yield in mixtures of winter barley cultivars. *Plant Pathology*, 45, 930-938.
- SAULAS P., MEYNARD J.M. – 1998 - Production intégrée et extensification sont-elles compatibles ? Cas des céréales à paille. Les Dossiers de l'Environnement de l'INRA « L'extensification », 16, 9-15.
- SEBILLOTTE M., BOIFFIN J., CANEILL J., MEYNARD J.M. – 1978 - Sécheresse et fertilisation azotée du blé d'hiver . Essai d'analyse de situations au champ par l'étude des composantes du rendement. *Sci.Sol*, 3, 197-214.
- VALLAVIEILLE-POPE C., PICARD-FORMERY H., RADULOVIC S., JOHNSON R. – 1990 - Specific resistance factors to yellow rust in seedlings of some French wheat varieties and races of *Puccinia striiformis* Westend. in France. *Agronomie*, 10, 103-113.
- ROUXEL T., PENAUD A., PINOCHET X., BRUN H., GOUT L., DELOURME R., SCHMIT J., BALESSENT M.H., 2003. A 10-year survey of populations of *Leptosphaeria maculans* in France indicates a rapid adaptation towards the Rlm1 resistance gene of oilseed rape. *European Journal of Plant Pathology*, 109, 871-881.
- RUSCH A. – 2006 - Les effets des cultures associées sur les bioagresseurs. Mémoire de master M1, INAPG, 55 p.
- VILLAREAL L., LANNOU C. – 2000 - Differential selection by host genetic background in a wheat powdery mildew population. *Phytopathology*, 90, 1300-1306
- WOLFE M.S. – 1985 - The current status and prospects of multiline cultivars and variety mixtures for disease resistance. *Annual Review of Phytopathology*, 23, 251-273.
- WOLFE M.S. - 2000 - Crop strength through diversity. *Nature*, 406, 681-682.
- WOLFE M.S., VALLAVIEILLE-POPE C., LANNOU C., GOYEAU H., FINCKH M.R.,MUNK L.,MERZ U. – 1997 - Mélanges variétaux de blés ou d'orges. Théorie, pratique et exemples. *Phytoma, la défense des végétaux*, 497, 28-32.