

DIVERSITE INTRA-SPECIFIQUE ET PERFORMANCE DES CULTURES FOURRAGERES PERENNES

Bernadette JULIER

INRA, UR 4, Unité de Recherche Pluridisciplinaire Prairie et Plantes Fourragères
BP 6, 86600 Lusignan

RESUME

Les variétés fourragères, des synthétiques à base large, hébergent une large variabilité génétique. De plus, elles sont souvent semées en mélange de variétés et/ou d'espèces. Des éléments issus d'une analyse du fonctionnement de prairies multispécifiques laissent penser que la variabilité intra-spécifique, au lieu d'être subie, doit être comprise et valorisée. Il convient donc d'établir la liste des caractères impliqués dans l'exploitation des ressources du milieu par les plantes et de déterminer les phénotypes favorables en fonction des conditions du milieu. De plus, le rôle de la diversité sur la performance à long terme des cultures fourragères doit être établi. Des raisons techniques (allogamie, polypléidie) mais aussi économiques (moyens mis pour la sélection, coût des semences) justifient que l'on continue à privilégier les variétés synthétiques chez les plantes fourragères. L'avenir visera peut-être à mettre au point des variétés typées pour certaines caractéristiques phénotypiques, destinées à devenir les constituants d'assemblages de variétés ou d'espèces permettant d'optimiser la production fourragère et la pérennité des prairies.

(Mots clefs : variété synthétique, fourrage, complémentarité, communauté, compétition)

1 - INTRODUCTION

Les espèces fourragères pérennes permettent de produire des fourrages qui constituent la ration alimentaire de base des ruminants. Les prairies sont généralement implantées pour une durée de 2 à 10 ans et exploitées par des coupes successives au cours de chaque année. De nombreuses espèces sont utilisées ; elles sont choisies pour leurs caractéristiques générales de productivité, de valeur alimentaire, de pérennité et d'adaptation aux contraintes pédoclimatiques (GNIS, <http://www.prairies-gnis.org/pages/caracteristiques.htm>). Deux groupes d'espèces sont distingués, les graminées (de la famille des Poacées) et les légumineuses (ou Fabacées). Les espèces sont cultivées pures ou plus généralement en mélanges en vue d'associer leurs qualités. En particulier, la présence de légumineuses dans les mélanges (on parle alors d'associations graminées – légumineuses) permet d'enrichir la culture en azote fixé par les légumineuses et d'obtenir une production de biomasse à forte teneur en protéines sans apport d'engrais azotés de synthèse. Les mélanges de variétés sont aussi pratiqués, dans l'optique de combiner les avantages de chacune d'entre elles.

Chez les espèces fourragères, les agriculteurs recherchent tout d'abord un rendement maximum, mais aussi une répartition de ce rendement au cours de l'année qui soit aussi proche que possible des besoins des animaux. Le rendement correspond à la production de biomasse végétative, production primaire qui est fonction de l'interception du rayonnement et de l'efficacité de conversion de l'énergie solaire en biomasse. Ce rendement doit être maintenu plusieurs années, y compris sous les contraintes rencontrées par les prairies : froid, chaleur, sécheresse, piétinement au pâturage, coupes,

maladies... Contrairement aux cultures annuelles pour lesquelles on cherche parfois à éviter les contraintes abiotiques, les cultures fourragères pérennes doivent donc les tolérer. La résultante de ces tolérances constitue la pérennité qui pour une variété de plantes fourragères implique, outre le maintien de ses constituants physiques (plantes, variétés, espèces), le maintien de ses performances agronomiques.

Une plus grande pérennité des cultures fourragères, une meilleure valorisation de l'eau et de l'azote (surtout s'il est fixé par une légumineuse) sont aussi des éléments majeurs pour augmenter la valeur environnementale des prairies.

La sélection fourragère, en œuvre depuis les années 1960, a permis de passer de variétés populations à des variétés synthétiques qui conservent une large diversité. Elle n'a cependant pas démontré ni infirmé que la valeur agronomique est liée à la variance génétique semée. A l'INRA de Lusignan, nous cherchons à documenter cette question en mobilisant des compétences en écologie, génétique des populations, écophysiologie et bien sûr en génétique et amélioration des plantes. Après avoir exposé quelques considérations théoriques autour du rôle de la diversité dans le maintien des communautés végétales, nous détaillerons les connaissances que nous avons sur la diversité chez les espèces fourragères et son rôle dans la valeur agronomique. Les conséquences sur l'amélioration des plantes fourragères en seront tirées.

2 - LE BENEFICE ATTENDU DE LA DIVERSITE

Il a été constaté dans maintes études que la productivité d'une communauté pluri-spécifique est d'autant plus assurée qu'une diversité spécifique importante est présente (GUO *et al.*, 2006; HECTOR *et al.*, 1999). Les hypothèses expliquant cette situation sont de plusieurs ordres :

- Les différentes espèces sont complémentaires dans leur fonctionnement, ce qui permet de maximiser l'acquisition des ressources et donc la production,
- Les différentes espèces ont des capacités adaptatives différentes qui leur permettent de surmonter les aléas pédoclimatiques, que ce soit à l'échelle temporelle ou spatiale. Ces caractéristiques induisent une meilleure pérennité de la communauté.

A l'intérieur d'une communauté pluri-spécifique, la présence et l'abondance d'une espèce dépendent de facteurs abiotiques et biotiques mais aussi des interactions entre espèces. Deux espèces ayant les mêmes exigences en ressources ne pourront pas coexister longtemps dans une communauté.

Les interactions entre espèces prennent trois formes : la complémentarité, la compétition et la facilitation. Les espèces montrent une complémentarité si elles sont capables de mieux exploiter les ressources du milieu grâce à leurs fonctionnalités différentes (elles ont des valeurs différentes pour des traits fonctionnels). Dans une interaction de compétition, les espèces cherchent à capter les mêmes ressources qui sont en quantité limitée dans le milieu. L'espèce qui parviendra à capter une plus grande quantité d'une ressource sera avantagée. Dans un processus de facilitation, la présence d'une espèce procure un avantage à une autre espèce. La compétition pour des ressources conduit à une sélection d'individus, sachant que d'autres processus vont aussi induire une sélection, comme les maladies.

Ces mécanismes décrits à l'échelle interspécifique peuvent être transposés à l'échelle intraspécifique. Au sein d'une espèce, les génotypes portant des caractères favorables à l'acquisition des ressources et à l'adaptation aux contraintes (et donc les allèles favorables pour les gènes gouvernant ces caractères) seront avantagés par rapport aux génotypes portant les caractères défavorables. Néanmoins, les interactions génotype x milieu, avec un milieu variable au cours du temps dans une parcelle, va modifier l'aptitude des génotypes à capter les ressources : un individu dominant à un moment donné peut ne plus l'être quelques semaines après.

3 - LA DIVERSITE CHEZ LES PLANTES FOURRAGERES

L'intérêt de la diversité dans les communautés prairiales peut être évalué aussi bien à l'échelle interspécifique, puisque les prairies sont souvent semées avec un mélange d'espèces, qu'à l'échelle intraspécifique (mélange de variétés, ou culture de variétés pures pluri-génotypiques). Les raisonnements sur l'analyse de la diversité restent les mêmes (LITRICO *et al.*, 2010).

3.1 - Cas des prairies plurispécifiques

Les données expérimentales sont nombreuses pour montrer l'intérêt agronomique de mélanges d'espèces et en expliquer le fonctionnement. C'est le cas des mélanges graminées – légumineuses, dans lesquels il y a une complémentarité face à l'azote (les légumineuses utilisent l'azote qu'elles fixent et les graminées utilisent l'azote minéral du sol) mais aussi une facilitation puisque les légumineuses fourragères, en fixant l'azote atmosphérique, enrichissent le sol en azote et procurent donc une facilitation pour les graminées (ABBERTON et MARSHALL, 2005; ANNICCHIARICO, 2003; CORRE-HELLOU et CROZAT, 2005). Les mélanges d'espèces de graminées se révèlent parfois être « surproductifs » (Figure 1), c'est-à-dire plus productifs que la meilleure des espèces les constituant cultivée pure (F. Gastal & J.L. Durand, non publié). Différentes études montrent l'intérêt d'accroître le nombre d'espèces semées ou l'absence d'effet négatif dû à l'accroissement de la diversité spécifique. Cependant, outre le nombre d'espèces, l'identité des espèces est majeure (DEAK *et al.*, 2007) : dans les conditions de Lusignan, les mélanges les plus productifs contiennent tous du dactyle et/ou de la fétuque (SURAULT *et al.*, 2008) (Figure 2). Outre la productivité primaire, l'avantage peut se situer dans une moindre sensibilité aux maladies : les pathogènes sont d'autant plus nombreux qu'il y a d'espèces, mais les symptômes sont moins fréquents (FISCHER *et al.*, 2008).

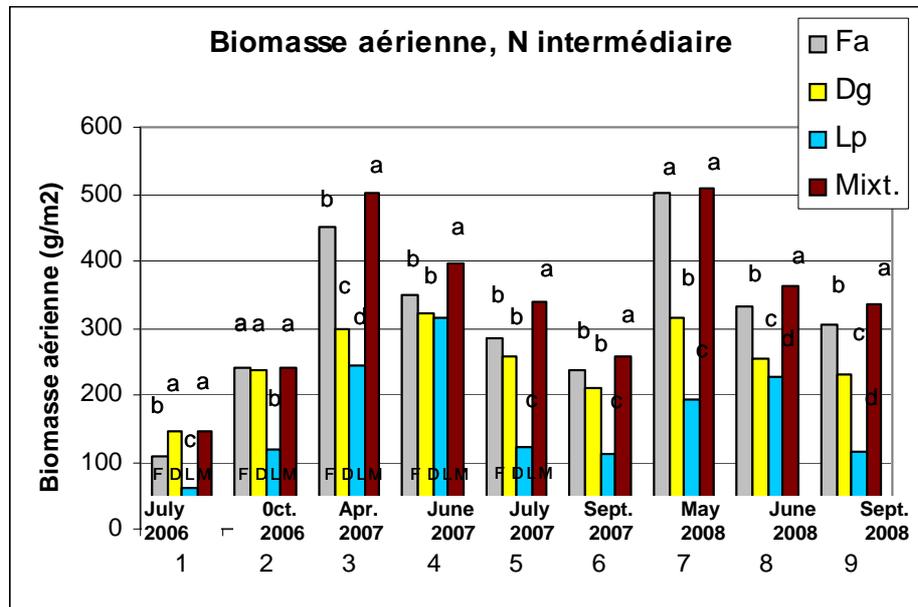


Figure 1 Productivité d'un mélange fétuque élevée (Fa), dactyle (Dg), ray-grass anglais (Lp) comparé à ces espèces cultivées pures. Le mélange a une productivité égale ou supérieure à chaque espèce.

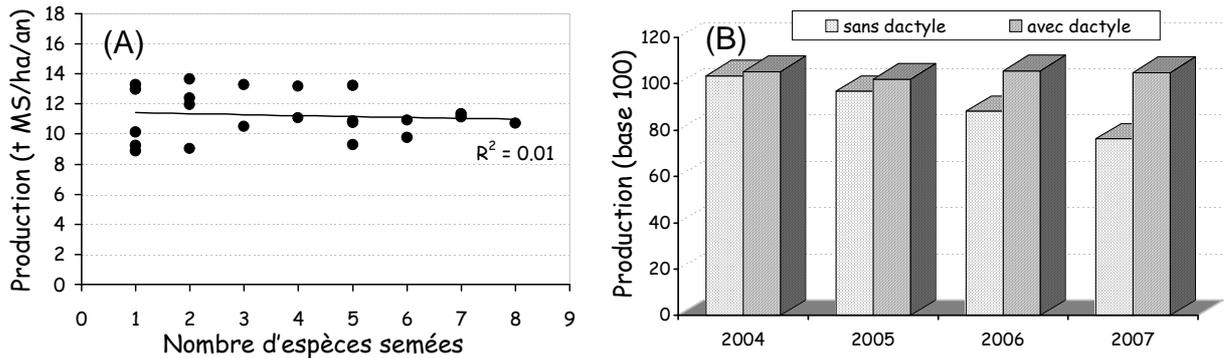


Figure 2 : (A) Production fourragère de mélanges d'espèces en fonction du nombre d'espèces semées. (B) Production de mélanges contenant ou pas du dactyle.

3.2 - Cas des prairies monospécifiques

Ces données acquises à l'échelle interspécifique peuvent être développées au niveau intraspécifique. Qu'elles soient mono ou pluri-spécifiques, les prairies hébergent une grande diversité à l'échelle de l'espèce.

3.2.1 – La diversité des variétés sous l'effet de la sélection

La diversité génétique d'une variété fourragère est toujours importante, voire très importante. Les espèces fourragères sont allogames, souvent polyploïdes (auto ou allotétraploïdes, hexaploïdes...); leur biologie florale (les fleurs sont hermaphrodites) et l'absence de maîtrise des systèmes de stérilité mâle conduisent à sélectionner des variétés synthétiques, génétiquement hétérogènes.

Des études ont récemment été menées, analysant les mêmes populations avec des caractères agronomiques et des marqueurs moléculaires. Ainsi, sur un ensemble de 10 populations de pays ou variétés de luzerne, on observe une grande diversité intra-variétale (Figure 3). Cependant, les grands types variétaux sont distingués grâce aux caractères phénotypiques. En revanche, les marqueurs moléculaires, qui montrent aussi l'importante diversité intra-population, y compris pour les variétés récentes, ne permettent pas de distinguer les variétés ni les groupes de variétés. Ceci montre que l'amélioration génétique sur des caractères phénotypiques n'a engendré ni perte de diversité ni structuration du fonds génétique « neutre » (HERRMANN *et al.*, 2008).

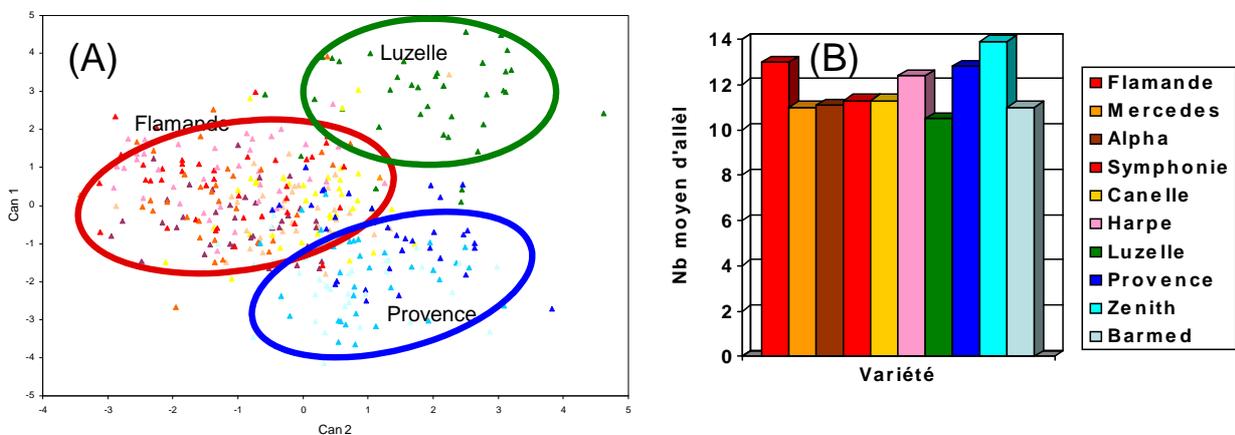


Figure 3 Etude de la diversité génétique sur 10 variétés ou populations de pays de luzerne avec des caractères phénotypiques et des marqueurs moléculaires. A. Représentation de la diversité intra et inter-variétale (40 individus par population) sur une analyse canonique discriminante conduite avec des caractères phénotypiques. B. Nombre moyen d'allèles par population, mesurés sur 16 marqueurs microsatellites.

Chez le ray-grass anglais, une étude avec 60 variétés ou écotypes couvrant le matériel génétique utilisé depuis les années 1960 a montré un net progrès génétique, avec d'une part la différenciation des types gazons et des types fourrages et d'autre part la progression agronomique dans chacun de ces types (J.P. Sampoux, non publié). Les marqueurs moléculaires montrent une réduction progressive de la diversité neutre, même si elle reste élevée (Figure 4). De plus, partant d'une situation où les variétés avaient à la fois un usage fourrage et gazon, la sélection de ces deux types variétaux conduit progressivement à leur différenciation (GHESQUIÈRE *et al.*, 2010).

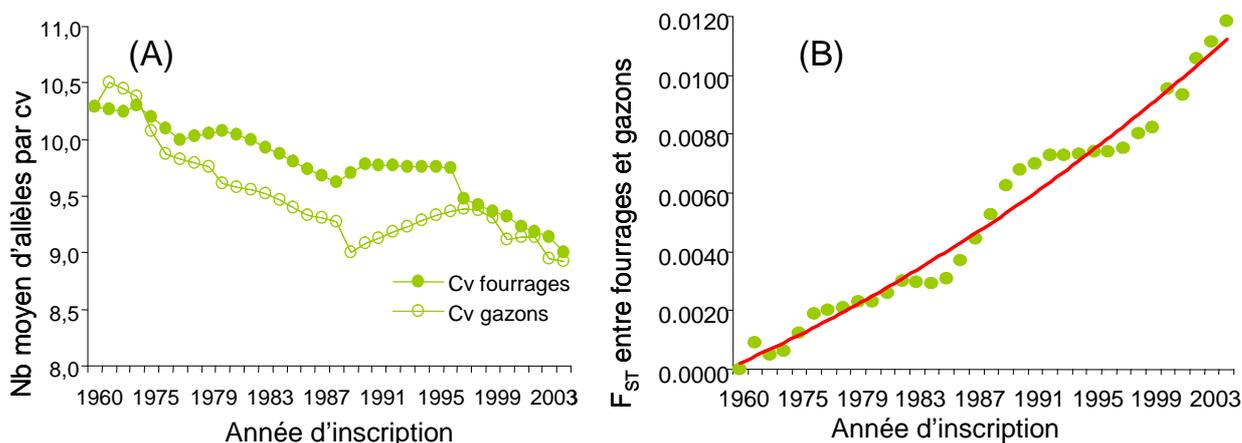


Figure 4 Etude de la diversité génétique sur 60 variétés ou écotypes de ray-grass anglais. A. Evolution du nombre moyen d'allèles par cultivar sur les fourrages et les gazons. B. Evolution du F_{ST} entre fourrages et gazons.

Chez ces deux espèces, l'effet de la sélection moderne est donc manifeste, mais s'accompagne d'une réduction modérée (ray-grass anglais) ou inexistante (luzerne) de la diversité mesurée avec des marqueurs moléculaires neutres. Par ailleurs, le faible déséquilibre de liaison entre marqueurs neutres et gènes sélectionnés autorise une modification des fréquences alléliques sur des gènes sélectionnés sans changement de fréquences alléliques sur les marqueurs neutres. Il n'y a donc pas eu de rupture dans la structure des variétés cultivées sous l'effet de la sélection.

3.2.2 – L'acquisition des ressources

Les différents génotypes composant une variété ont des exigences pour les mêmes ressources mais n'ont pas les mêmes capacités à les acquérir. Cette situation va créer des interactions de compétition entre génotypes. Les principales ressources disputées sont la lumière, l'eau et l'azote. L'inaptitude à capter l'une de ces ressources, y compris pendant un moment limité dans le temps, pénalise la pérennité de la plante et réduit sa production.

On connaît pour partie les caractéristiques du végétal qui permettent l'acquisition de ces ressources. Pour la lumière, les composantes de la morphogenèse aérienne sont majeures. Pour l'eau et l'azote, la morphogenèse racinaire va jouer un rôle important, tout en étant sous l'influence de la morphogenèse aérienne. Les caractéristiques du végétal responsables de l'acquisition des ressources et pour lesquelles il existe une variabilité génétique sont partiellement connues, comme la longueur des feuilles et le nombre de talles des graminées, la longueur maximale et la répartition spatiale des racines. On connaît mal quelle diversité est souhaitable pour que la population valorise au mieux les ressources disponibles.

3.2.3 – L'évolution démographique et génétique

L'évolution démographique est particulièrement importante dans les cultures fourragères. La densité de semis n'est pas optimisée et les parcelles sont donc implantées avec une dose de semis très élevée (de l'ordre de 1000 graines au m²). Rapidement après le semis, une forte mortalité de plantules puis de plantes est enregistrée et une parcelle « adulte » en bon état compte 150 à 200 plantes par m² (ROTILI, 1979). Cette évolution démographique génère potentiellement une perte de diversité, et donc une modification de la composition génétique de la prairie, particulièrement si les disparitions de génotypes ne sont pas aléatoires.

En outre, même si les parcelles sont généralement récoltées avant la production de graines, des phases de reproduction sexuée sont possibles au cours de la vie de la prairie, soit parce que la parcelle est récoltée tardivement (stock sur pieds), soit parce que des tiges peuvent se coucher, éviter ainsi la barre de coupe et produire des graines. Ces graines, issues de croisements entre génotypes semés sur la parcelle ou de plantes de la parcelle pollinisées par des plantes extérieures à celle-ci, cultivées ou sauvages, vont, si elles germent, produire de nouveaux génotypes et faire ainsi évoluer la composition génétique de la parcelle. En outre, des graines issues de plantes extérieures à la parcelle peuvent s'implanter. Ces migrations non contrôlées se rajoutent aux pratiques parfois utilisées de « sursemis » visant à reconstituer un couvert sur une prairie partiellement dégradée.

L'évolution génétique a été étudiée sur une variété de ray-grass anglais, cultivée dans 11 environnements pendant des durées et avec des modes d'exploitation variés. Les 11 populations observées au final diffèrent du lot de semences initial (Figure 5). On note des pertes d'allèles plus ou moins importantes, ainsi que des allèles nouveaux qui ne peuvent provenir que de migrations de graines ou de pollen (STRAUB, 2006). Cette modification de la diversité au cours de la culture d'une variété est susceptible d'induire des conséquences sur sa valeur agronomique.

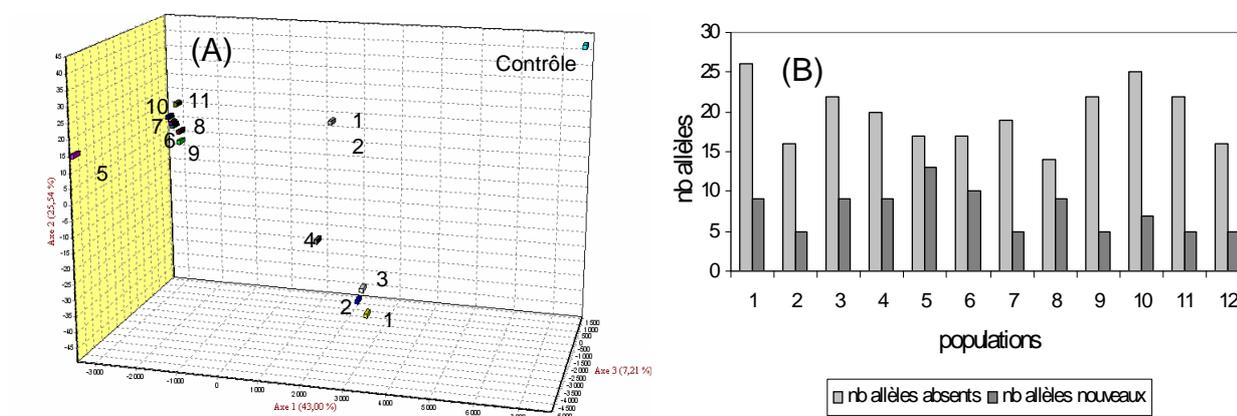


Figure 5 Etude, avec sept marqueurs microsatellites, de la diversité génétique d'une variété de ray-grass anglais cultivée dans 11 environnements (30 individus par population). A. Répartition des 11 populations comparée au lot semé (contrôle). B. Evolution de la diversité allélique, avec perte de certains allèles et acquisition de nouveaux allèles.

Si on exclut la reproduction sexuée et les flux de graines sur une prairie, la diversité génétique d'une prairie va au mieux se maintenir au cours du temps ou diminuer. Le maintien de la diversité génétique devrait permettre le maintien d'une valeur agronomique identique à celle de la population semée (au vieillissement des plantes près). Au contraire, la perte d'individus est susceptible de réduire la valeur agronomique, et/ou de diminuer les capacités d'adaptation de la variété aux aléas du milieu.

3.3 - La diversité et le sélectionneur

Ces éléments de réflexion sur l'intérêt de la diversité pour la productivité des prairies vient en contradiction avec les concepts de l'amélioration des plantes qui annoncent que le progrès génétique est lié à une réduction de la diversité des populations (Gallais 1990). Le passage de variétés populations à des variétés lignées ou hybrides a accompagné le progrès génétique chez beaucoup d'espèces annuelles. Pourquoi en serait-il différemment chez les espèces fourragères ?

Deux possibilités : (1) Les cultures fourragères pérennes doivent faire face à des environnements très variables dans le temps, survivre et produire au travers de tous les aléas rencontrés. Le type de sélection fréquemment appliqué chez les espèces annuelles pour éviter les périodes de sécheresse ou de froid, comme par exemple le décalage d'un stade critique ou l'augmentation de la précocité, n'a guère de sens dans le cas des cultures fourragères. L'acquisition des ressources doit être maximale sous des contraintes abiotiques (températures, disponibilité en eau et en azote) et biotiques (identité des espèces voisines, semées ou adventices) variées. Ce serait la raison pour laquelle il faut une diversité de génotypes pour obtenir une prairie performante, dans laquelle les phénomènes de complémentarité et de facilitation seraient fréquents. (2) Les espèces prairiales n'ont pas fait l'objet de la sélection très intensive qui serait nécessaire pour expurger les allèles létaux et délétères qu'elles abritent. Pour cette raison, la variété synthétique est le seul type variétal, sauf exception, qui permette d'exprimer des caractères favorables tout en cachant les allèles délétères.

L'objectif de l'unité INRA de Lusignan est donc de documenter les processus en cours dans la vie des prairies mono et plurispécifiques, de façon à pouvoir raisonner la composition génétique des variétés. Le rôle fonctionnel de la diversité intra-spécifique est à établir de façon à envisager de maîtriser la diversité semée. Ainsi, les caractéristiques de chaque plante peuvent contribuer, à un moment ou un autre de la vie de la prairie, à élaborer sa valeur agronomique. Cette vie pourrait être un scénario où chaque génotype a un rôle : des plantes à fortes capacités de tallage qui luttent contre les adventices, des plantes de grandes dimensions qui élaborent la biomasse, des plantes à enracinement profond qui assurent une pérennité en situation de sécheresse, des plantes à enracinement superficiel qui bénéficient des fertilisations azotées, des plantes qui allouent beaucoup de biomasse aux racines et assurent la pérennité, etc. Ces caractéristiques ne pouvant être rassemblées dans un seul génotype, il s'agit bien de reconstruire le scénario pour élaborer sciemment des variétés ou des mélanges de variétés maximisant le potentiel de la prairie.

4 - RAISONNER LA COMPOSITION DES PRAIRIES

4.1 - Quels caractères permettent l'acquisition des ressources ?

Comme nous l'avons vu, la productivité primaire et la survie d'un individu va dépendre de sa capacité à acquérir et utiliser les ressources du milieu. Les caractères en jeu ne sont pas forcément bien connus, surtout lorsqu'il s'agit de maintenir la coexistence des composantes de la communauté en conditions sub-optimales pour la croissance. Pour les identifier, des expérimentations d'écophysiologie visent à caractériser pour chaque espèce la survie, la production et l'allocation de biomasse dans des milieux contrastés (disponibilité variable en lumière, azote, eau). Celle-ci est mise en relation avec les caractéristiques de morphogenèse aérienne et racinaire, ainsi qu'avec des paramètres physiologiques traduisant l'efficacité d'utilisation des ressources sur le court et le long terme. Appliqué à une gamme de génotypes d'origines variées, la collaboration entre généticiens et écophysiologistes a pour ambition de permettre d'évaluer la pertinence des critères de sélection actuels dans le nouveau contexte de sélection exposé ci-dessus, de quantifier leur importance respective dans différents milieux et le cas échéant d'en proposer de nouveaux.

4.2 - Evaluer la variabilité génétique pour les caractères clés

Parmi les caractères préalablement identifiés, il faudra évaluer la variabilité génétique disponible au sein d'une espèce. Dans les cas où l'expression des caractères dépend du milieu, cette caractérisation devra être menée dans un dispositif où les processus de complémentarité, compétition et facilitation ont lieu.

Les divers programmes de sélection ou d'évaluation de la diversité génétique ont déjà montré l'existence d'une variabilité pour des caractères susceptibles d'intervenir dans l'acquisition des ressources : la hauteur, la ramification, le tallage. Cependant, cette caractérisation est souvent insuffisante, puisqu'il n'y a guère de données sur les profondeurs d'enracinement ou les capacités d'exploration du sol, sur la surface foliaire ou la masse surfacique des feuilles, autant de caractères souvent pris en compte en écologie.

Par exemple, en situation monospécifique, nous cherchons à quantifier l'évolution génétique d'une population de ray-grass anglais sous deux rythmes de coupe. Les plantes sont phénotypées régulièrement au cours des cycles de coupe et de repousse (longueur des feuilles, tallage, production végétative), et leur mortalité éventuelle est notée. Une plasticité importante est enregistrée pour tous les caractères. La population étudiée étant une population F2, des QTL pour les caractères phénotypés sont recherchés. Des effets de sélection seront recherchés sur les caractères phénotypés, les marqueurs cartographiés et les QTL. Ceci permettra de savoir si les caractères mesurés sont adaptatifs et si l'intensité de sélection est similaire sous les deux rythmes de coupe.

Une autre expérimentation est en préparation pour identifier à la fois les caractères impliqués dans l'aptitude à l'association de la luzerne avec une graminée fourragère et la diversité génétique pour ces caractères. Plusieurs génotypes de luzerne, issus d'une collection, seront implantés en association avec un génotype de fétuque, soit de type gazon (il n'y a prise en compte que de la compétition/facilitation pour l'azote), soit de type fourrage (il y a compétition pour la lumière et pour l'azote) (Figure 6). Pour chaque plante de luzerne et de graminée, on observera les caractères liés à l'architecture aérienne et à la croissance ainsi que la teneur en azote, ce qui permettra d'estimer les capacités de survie et de production des associations et d'évaluer les transferts d'azote de la luzerne à la fétuque.

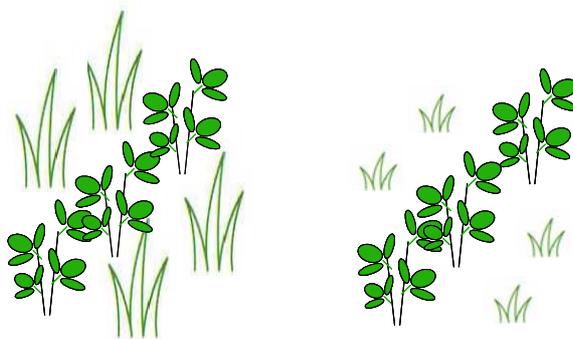


Figure 6 Schéma d'étude de l'aptitude à l'association de la luzerne avec une fétuque élevée, de type fourrage (à gauche : compétition pour la lumière et pour l'azote) ou de type gazon (à droite : compétition pour l'azote). Chaque génotype de luzerne à tester est implanté dans ce double dispositif.

4.3 - Quelle diversité pour les caractères ?

Outre le mélange d'espèces, le mélange de variétés est aussi pratiqué, de façon très empirique, par des agriculteurs qui cherchent intuitivement à bénéficier des avantages de plusieurs variétés, ces avantages n'étant pas rassemblés dans une seule variété. Depuis 2004, la réglementation autorise la vente de mélanges de variétés ou d'espèces pour les cultures fourragères, comme c'est déjà le cas depuis longtemps pour la vente des semences à gazon. Pour autant, les données expérimentales restent réduites sur l'intérêt agronomique de mélanger différentes variétés.

Une expérimentation permettant de comparer la valeur agronomique de parcelles semées avec une, deux ou trois variétés de ray-grass anglais de précocité de floraison similaire ou différente a été menées de 2003 à 2008 (SURAULT *et al.*, 2010). Neuf variétés cultivées pures et dix mélanges comprenant deux à trois variétés ont été analysés. Le rendement en matière sèche a été mesuré. Pour les parcelles composées d'une, deux ou trois variétés de même précocité, aucune différence de rendement n'a été notée : l'augmentation de la diversité à l'intérieur d'un groupe de précocité n'a donc eu aucun effet sur la valeur agronomique. Cependant, l'effet de la précocité est important, les variétés tardives étant moins productives que les variétés précoces ou intermédiaires. Les mélanges de variétés de différentes précocités ont un rendement fourrager intermédiaire à celui des variétés entrant dans sa composition et ne produisent jamais plus que la meilleure variété (Figure 8). L'augmentation de la diversité génétique liée à la précocité n'a donc pas permis d'augmenter la productivité (on n'a pas identifié de mélange « surproductif »). Cependant, elle procure l'avantage de sécuriser la production, en évitant une production médiocre liée à un type variétal réagissant particulièrement mal à une séquence climatique défavorable. Tout se passe comme si les variétés des mélanges se maintenaient en fréquence identique à celle du semis (une donnée qui est encore à vérifier) et se comportaient en mélange comme elles se comportent en culture pure. On obtient donc une sorte de dilution des variétés dans le mélange.

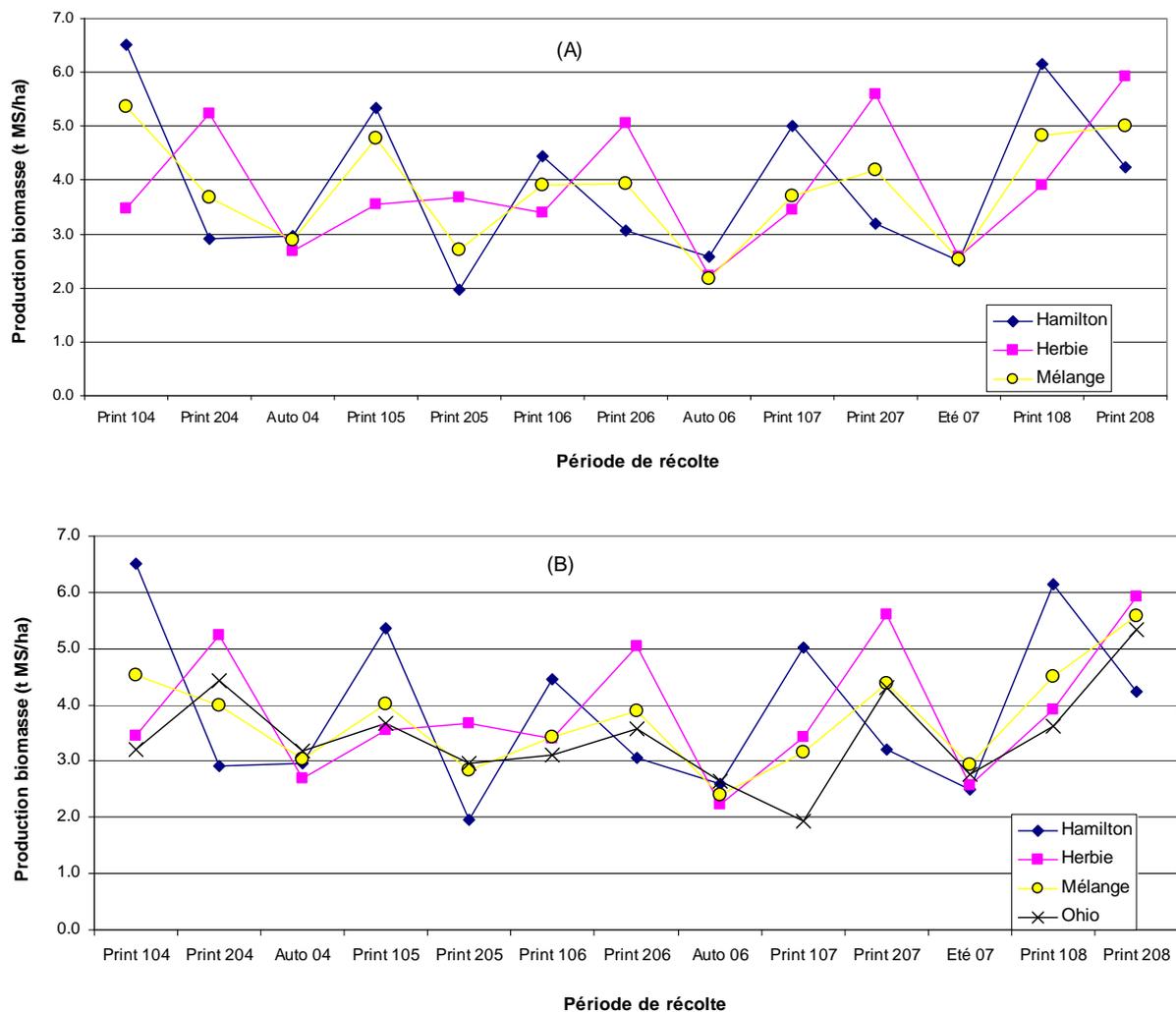


Figure 8 Production de biomasse dans des parcelles cultivées avec une variété pure ou un mélange de variétés.
 A. Mélange de deux variétés (Hamilton, précoce et Herbie, demi-tardive) comparé aux variétés cultivées pures,
 B. Mélange de trois variétés (Hamilton, précoce, Herbie, demi-tardive et Ohio, tardive) comparé aux variétés cultivées pures

Une telle situation d'additivité des effets variétaux, dans le cas où il n'y a pas d'évolution génétique de la diversité, montre à la fois l'intérêt et la limite d'un progrès génétique chez une variété du mélange : le progrès génétique sera présent mais dilué parmi les autres variétés. Il est à noter que cette expérimentation a été menée dans un seul lieu, et surtout en faisant des hypothèses sur un seul caractère, la précocité d'épiaison. Ce caractère était le plus facile à expérimenter, car il est bien décrit chez les variétés inscrites et relativement peu variable au sein d'une variété.

Evaluer le rôle et l'intérêt de la diversité pour le fonctionnement des populations chez les plantes fourragères reste à documenter. L'expérimentation n'est pas forcément facile à conduire : les variétés élites sont assez peu contrastées sur leurs caractéristiques phénotypiques et des populations spécialement créées pour posséder un caractère particulier risquent de ne pas être de niveau élite. Il faut certainement privilégier l'étude des mécanismes, quitte à travailler à l'échelle du génotype, pour identifier les caractères à cibler et connaître la gamme de diversité qu'il est souhaitable d'incorporer dans une variété ou dans un mélange variétal. Dans un second temps, l'étude de populations spécialement créées avec ces caractéristiques permettra de tester les hypothèses en situation agronomique.

5 - SELECTIONNER DES VARIETES ADAPTEES

5.1 - Toujours des variétés synthétiques ?

Les plantes fourragères ont un régime de reproduction (allogamie) et une biologie florale comparables : allogamie, parfois accompagnée de systèmes d'autoincompatibilité, et hermaphrodisme. En conséquence, les allèles létaux ou délétères sont faiblement contre-sélectionnés dans les populations, surtout chez les autopolyploïdes. Chez certaines espèces, des systèmes de stérilité mâle et de restaurateur ont été mis en évidence, mais rarement utilisés jusqu'à présent, principalement parce que leur utilisation conduit à un coût de semences trop élevé. Les variétés créées sont donc, sauf exception (dactyle hybride), des populations synthétiques.

Un sélectionneur de plantes fourragères est généralement concerné par plusieurs espèces. Tant que les efforts de la sélection restent modestes, ne permettant pas d'expurger les allèles létaux comme cela a été le cas pour le maïs, une autre allogame célèbre, les variétés doivent avoir une base génétique suffisamment large pour éviter la dépression de consanguinité lors des générations de multiplication des synthétiques. Cependant, la théorie prédit que des synthétiques à quatre parents sont optimales pour maximiser l'hétérosis sans faire apparaître de dépression de consanguinité. Dans cette optique, la marge de réduction de la variance génétique des variétés est grande.

Ces particularités biologiques induisent donc des limites techniques qui justifient la création de variétés synthétiques. Cependant, pour certains caractères à hérédité oligogénique (résistances à des pathogènes par exemple), les sélectionneurs réduisent la base génétique pour le caractère sélectionné, tout en maintenant la diversité entre les parents des variétés pour les autres caractères. Cette méthode leur permet de progresser fortement sur le caractère ciblé en augmentant sa fréquence dans la variété tout en maintenant la valeur moyenne de la variété. Il est tout à fait envisageable, s'il est établi que la performance d'une variété nécessite une homogénéité pour un caractère, que les sélectionneurs réduisent la diversité de ce caractère tout en conservant la diversité pour les autres caractères. D'ailleurs, même si la réduction de diversité est modérée, elle est néanmoins déjà effective dans les variétés sélectionnées comme on l'a vu pour le ray-grass anglais.

5.2 - Créer des variétés à bases larges ou mélanger des variétés ?

Si l'intérêt de semer des populations génétiquement hétérogène était définitivement établi, se poserait la question du type de création variétale à envisager. Une voie consisterait à créer des variétés à bases génétiques larges, ou au moins, présentant une diversité génétique importante pour certains

caractères. L'autre voie serait au contraire de créer des variétés dont la diversité génétique est restreinte pour les caractères ciblés, et d'élaborer un schéma d'assemblage de ces variétés.

Ces deux modalités posent questions par rapport au système d'inscription des variétés actuellement en vigueur. Ainsi, une variété à base trop large échouera aux épreuves DHS pour manque d'homogénéité. Mais si on imaginait de relâcher l'exigence de l'homogénéité, il est probable que les variétés échoueraient sur le critère de distinction. En effet, plus la diversité intra-variétale est large, plus il est difficile de mettre en évidence des différences entre variétés. Par ailleurs, la création de variétés à base génétique plus étroite peut faire prendre le risque, étant donnés les critères d'évaluation en cours, d'une valeur agronomique inférieure due à la culture pure. Et il est impensable de tester toutes les variétés dans des dispositifs de mélanges de variétés et/ou d'espèces.

Cela dit, il conviendra d'établir de nouveaux critères d'évaluation des variétés, à rajouter à ceux déjà existants, pour permettre l'inscription de variétés « typées » pour certaines caractéristiques favorables à la culture en mélange. L'introduction de ces nouveaux critères devrait s'accompagner d'une révision générale de la cotation attribuée à chaque critère. Ces nouveaux critères ne sont pas établis pour le moment.

5.3 - Créer des variétés typées pour ces caractéristiques

La création de variétés ayant une diversité plus étroite pour certains caractères pourrait nécessiter de modifier sensiblement les schémas de sélection. Dans certains cas, des phases de consanguinité pourraient être efficaces, comme démontré pour la création de la variété de ray-grass anglais Aberavon qui est, de façon originale, un polycross de seulement six plantes apparentées et qui montre une diversité réduite, y compris avec des marqueurs neutres (AUZANNEAU *et al.*, 2007). Dans d'autres cas, l'identification de parents de synthétiques plus semblables devra être un objectif. Malgré l'hétérozygotie et la polyploidie des espèces, une évolution se fera ressentir après quelques cycles de sélection. A noter enfin que les espèces fourragères, à l'instar des autres espèces, vont progressivement bénéficier de tous les outils de la biologie moléculaires permettant d'optimiser la connaissance de la diversité génétique et du contrôle génétique des caractères (BARRE et JULIER, 2005; JULIER et BARRE, 2005).

6 - CONCLUSION

Des raisons techniques (allogamie, polyploidie) mais aussi économiques (moyens attribués à la sélection, coût de production de semences) justifient que l'on continue à produire des variétés synthétiques chez les plantes fourragères. Des éléments issus d'une analyse écologique des communautés laissent penser que cette variabilité, au lieu d'être subie, doit être comprise et maîtrisée pour être valorisée. Nous sommes à un tournant de la sélection chez les plantes fourragères, en envisageant des objectifs de sélection visant à créer des variétés destinées à entrer dans un mélange variétal ou un mélange d'espèces.

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

BIBLIOGRAPHIE

- ABBERTON M.T., A.H. MARSHALL - 2005 - Progress in breeding perennial clovers for temperate agriculture. *J. Agric. Sci.* 143, 117-135.
- ANNICCHIARICO P. - 2003 - Breeding white clover for increased ability to compete with associated grasses. *J. Agric. Sci.* 140, 255-266.
- AUZANNEAU J., C. HUYGHE, B. JULIER, P. BARRE - 2007 - Linkage disequilibrium in synthetic varieties of perennial ryegrass. *Theor. Appl. Genet.* 115, 837-847.
- BARRE P., B. JULIER - 2005 - Recherche de QTL chez les espèces fourragères pérennes des régions tempérées. *Fourrages* 183, 405-418.
- CORRE-HELLOU G., Y. CROZAT - 2005 - Assessment of root system dynamics of species grown in mixtures under field conditions using herbicide injection and N-15 natural abundance methods: A case study with pea, barley and mustard. *Plant Soil* 276, 177-192.
- DEAK A., M.H. HALL, M.A. SANDERSON, D.D. ARCHIBALD - 2007 - Production and nutritive value of grazed simple and complex forage mixtures. *Agron. J.* 99, 814-821.
- FISCHER M., T. ROTTSTOCK, E. MARQARD, C. MIDDELHOFF, C. ROSCHER, V.M. TEMPERTON, Y. OELMANN, A. WEIGELT - 2008 - L'expérience de Jena démontre les avantages de la diversité végétale pour les prairies agricoles. pp. 93-101. *In: Journées AFPP, Versailles.*
- GHEQUIÈRE M., P. BARRE, G. BOUTET, I. CAMELEYRE, S. FLAJOULOT, J.B. PIERRE, C. PONCET, M. ROMESTANT, K. VANGSGAARD, J.P. SAMPOUX - 2010 - Impact of four decades of breeding on molecular differentiation between forage and turf cultivars of *Lolium perenne*. pp. *In: Eucarpia Fodder crops and Amenity grasses,*
- GUO Q.F., T. SHAFFER, T. BUHL - 2006 - Community maturity, species saturation and the variant diversity-productivity relationships in grasslands. *Ecology Letters* 9, 1284-1292.
- HECTOR A., B. SCHMID, C. BEIERKUHNEIN, M.C. CALDEIRA, M. DIEMER, P.G. DIMITRAKOPOULOS, J.A. FINN, H. FREITAS, P.S. GILLER, J. GOOD, R. HARRIS, P. HOGBERG, K. HUSS-DANELL, J. JOSHI, A. JUMPPONEN, C. KORNER, P.W. LEADLEY, M. LOREAU, A. MINNS, C.P.H. MULDER, G. O'DONOVAN, S.J. OTWAY, J.S. PEREIRA, A. PRINZ, D.J. READ, M. SCHERER-LORENZEN, E.D. SCHULZE, A.S.D. SIAMANTZIOURAS, E.M. SPEHN, A.C. TERRY, A.Y. TROUMBIS, F.I. WOODWARD, S. YACHI, J.H. LAWTON - 1999 - Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* 286, 1123-1127.
- HERRMANN D., S. FLAJOULOT, P. BARRE, C. HUYGHE, J. RONFORT, B. JULIER - 2008 - Comparison of morphological traits and SSR markers to analyze genetic diversity of alfalfa cultivars. pp. *In: NAAIC, Dallas.*
- JULIER B., P. BARRE - 2005 - Les cartes génétiques chez les espèces fourragères pérennes des régions tempérées. *Fourrages* 183, 389-403.
- LITRICO I., P. BARRE, C. HUYGHE - 2010 - Ecological and population genetic concepts for creating new varieties. pp. *In: Eucarpia Fodder crops and Amenity grasses,*
- ROTILI P. - 1979 - Contribution à la mise au point d'une méthode de sélection de la luzerne prenant en compte les effets d'interférence entre les individus. I. Étude expérimentale de la structure de la luzernière. *Ann. Amélior. Plantes* 29, 353-381.
- STRAUB C. - 2006 - Evolution génétique de prairies monovariétales de ray-grass anglais. 180-
- SURAUULT F., B. JULIER, C. HUYGHE - 2010 - Forage production of grasslands composed by one, two or three varieties of perennial ryegrass. pp. *In: Eucarpia Fodder crops and Amenity grasses,*
- SURAUULT F., R. VERON, C. HUYGHE - 2008 - Forage production of pasture mixtures and of associations with various initial specific diversities. *Fourrages* 161-174.

REMERCIEMENTS

Ce texte reprend l'état des réflexions en cours à l'URP3F de Lusignan et a bénéficié des contributions de tous les chercheurs : Philippe Barre, Jean-Louis Durand, Ela Frak, François Gastal, Marc Ghesquière, Christian Huyghe, Isabelle Litrico, Gaëtan Louarn, Jean-Paul Sampoux, Fabien Surault.