



HAL
open science

Intérêt de la diversité architecturale des plantes cultivées pour limiter la progression épidémique de maladies foliaires à dispersion pluviale : cas de la septoriose au sein d'associations variétales de blé

Tiphaine Vidal

► To cite this version:

Tiphaine Vidal. Intérêt de la diversité architecturale des plantes cultivées pour limiter la progression épidémique de maladies foliaires à dispersion pluviale : cas de la septoriose au sein d'associations variétales de blé. Sciences agricoles. Université Paris Saclay (COMUE), 2017. Français. NNT : 2017SACLA012 . tel-01917890

HAL Id: tel-01917890

<https://theses.hal.science/tel-01917890>

Submitted on 9 Nov 2018

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

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

NNT : 2017SACLA012

THÈSE DE DOCTORAT
DE L'UNIVERSITÉ PARIS-SACLAY
PRÉPARÉE À AGROPARISTECH

École doctorale n°581
Agriculture, alimentation, biologie, environnement, santé (ABIES)
Spécialité de doctorat: Sciences agronomiques

par

Tiphaine Vidal

Intérêt de la diversité architecturale des plantes cultivées pour limiter la progression épidémique de maladies foliaires à dispersion pluviale : cas de la septoriose au sein d'associations variétales de blé

Thèse présentée et soutenue le 28 mars 2017

Composition du Jury :

Mme. Françoise Lescouret , Directrice de recherche, INRA Avignon, UR PSH	Présidente du jury
M. James Brown , Professeur, John Innes Centre, Norwich, UK	Rapporteur
M. Tristan Gilet , Assistant professor, Université de Liège, Belgique	Rapporteur
M. Christophe Godin , Directeur de recherche, INRIA, Montpellier	Examineur
M. Ivan Sache , Professeur, AgroParisTech, Paris, UMR Bioger	Membre invité
M. Laurent Huber , Directeur de recherche, INRA Grignon, UMR ECOSYS	Directeur de thèse
Mme. Claude de Vallavieille-Pope , Directrice de recherche, INRA Grignon, UMR Bioger	Co-directrice de thèse
M. Sébastien Saint-Jean , Maître de conférences, AgroParisTech, Paris, UMR ECOSYS	Co-encadrant

Remerciements

Je souhaiterais tout d'abord remercier Sébastien Saint-Jean qui m'a accompagnée et soutenue tout au long de cette thèse. Merci pour sa patience, son enthousiasme, son optimisme et sa bonne humeur. Merci également pour tout ce qu'il m'a appris dans des domaines variés tels que la maîtrise d'outils informatiques, l'analyse d'image, la modélisation, la physique du transfert de particules, etc. Merci de m'avoir fait découvrir l'enseignement, de m'avoir donné l'opportunité d'encadrer des stagiaires et de présenter mon travail sous des formes et dans des contextes divers.

Un grand merci à Claude de Vallavieille-Pope qui m'a permis de découvrir la phytopathologie et l'épidémiologie, les concepts et les techniques expérimentales associés. Merci pour son implication dans ma thèse, sa bienveillance et son soutien. Merci également à Laurent Huber, mon directeur de thèse, qui a suivi mon travail durant ces trois ans, et qui a toujours apporté un point de vue intéressant sur mes travaux.

Je souhaiterais remercier les membres de mon jury de thèse, James Brown et Tristan Gilet qui ont acceptés d'être rapporteurs de mon manuscrit de thèse, Françoise Lescourret qui a présidé le jury ainsi que Christophe Godin et Ivan Sache. Merci également aux membres de mon comité de pilotage, Agnès Calonnec, Abraham Escobar, Hervé Monod, Ivan Sache, Marc Saudreau, pour m'avoir aidé à prendre du recul sur mes résultats, pour leurs conseils et l'intérêt qu'ils ont accordé à mes travaux.

Un grand merci aux étudiants avec qui j'ai eu la chance de travailler: Anne-Lise Boixel, Pauline Lusley, François Lecourt et Léa Boutard. Leur enthousiasme et leur sérieux ont été essentiels dans la conduite de mes expérimentations de thèse et ont permis d'explorer des questions intéressantes tout en passant de très bons moments ensemble. Je suis très reconnaissante envers les personnes qui m'ont aidé lors des expérimentations: Brigitte Durand, Alain Fortineau, Christelle Franchet, Laurent Gérard, Jean-Christophe Gueudet, Pauline Lusley, Samuel Joseph et Marc Leconte. Grâce à leurs compétences et leurs qualités humaines, des tâches souvent fastidieuses, dans des conditions parfois difficiles, ont été menées à bien, toujours dans la joie et la bonne humeur. Je souhaiterais également remercier les membres de l'Unité Expérimentale, Christophe Montagnier, Éric Pichot et André Larue, pour avoir veillé à la mise en place et à la conduite des expérimentations aux champs.

Je souhaite remercier Christophe Gigot pour son aide sur la partie modélisation, ses protocoles et documents de références toujours très clairs et très utiles, ainsi que pour ses remarques toujours bienveillantes et constructives. Un grand merci à Mariem Abichou, Bruno Andrieu, Romain Barillot et Camille Chambon pour leur aide dans la reconstruction de couvertures 3D. Je suis également reconnaissante à Bruno Andrieu, Corinne Robert et Andrée Tuzet pour avoir relu certains de mes articles scientifiques. Merci aux participants et organisateurs des "Kfés sciences" lors desquels j'ai pu présenter certains de mes travaux, pour leurs remarques et leurs conseils. Merci aux enseignants-chercheurs qui m'ont donné la possibilité d'enseigner pendant ma thèse et qui m'ont consacré du temps pour la préparation des cours, notamment Marie-Odile Bancal, Jean-François Castell, Claire Chenu, Benoît Gabrielle, Alexandra Jullien, Amélie Matthieu, Audrey Niboyet et Erwan Personne.

Merci à l'ensemble des scientifiques, techniciens et équipes d'appui à la recherche de l'UMR Ecosys pour leur contribution à mon travail, mais aussi pour les discussions chaleureuses et animées, les services rendus et les petites attentions du quotidien qui contribuent à une ambiance de travail très agréable et stimulante dont j'ai eu la chance de pouvoir bénéficier pendant ma thèse. Je souhaiterais également remercier les membres de l'UMR Bioger, en particulier Frédéric Suffert et Thierry Marcel pour leurs conseils, ainsi que l'équipe épidémiologie. Je suis par ailleurs reconnaissante aux scientifiques avec lesquels j'ai eu l'occasion d'interagir et d'échanger sur mon travail dans le cadre de réseaux ou autour de projets tels que CLIF, EpiArch, SFP.

Je souhaite remercier vivement l'école doctorale ABIES, tout d'abord pour m'avoir attribué une bourse qui a permis de financer ma thèse, mais aussi pour les formations et les événements qu'ils proposent aux doctorants ainsi que pour leur réactivité et leur soutien sur les aspects administratifs liés à ma thèse. Un grand merci en particulier à Alexandre Pery, Irina Vassileva, Corinne Fiers qui m'ont apporté une aide précieuse à plusieurs reprises au cours de ma thèse. Je suis également reconnaissante aux membres du projet ANR Wheatamix, animé par Jérôme Enjalbert, qui a été l'occasion d'échanges très enrichissants qui m'ont beaucoup apporté. Je souhaiterais par ailleurs remercier ABIES et la Société Française de Phytopathologie pour leur soutien financier pour participer à un congrès international.

Pour finir, je tiens à remercier ma famille, en particulier mes parents, dont l'amour et le soutien sans faille a été essentiel à la réalisation de cette thèse. Enfin, je remercie mes enfants, pour la joie qu'ils m'apportent chaque jour et pour le sens qu'ils donnent à ma vie.

Table des matières

Introduction générale	8
I Synthèse bibliographique	9
1 Associations variétales et utilisation de la biodiversité cultivée pour maîtriser les maladies des plantes	10
1.1 Intérêts de la biodiversité cultivée	10
1.2 Associer des variétés pour lutter contre les maladies : principes et mécanismes	12
Mécanismes permettant de réduire la propagation des maladies	13
Critères d'assemblage	14
1.3 Résultats expérimentaux	15
1.4 Modéliser pour mieux comprendre	18
2 Architecture des couverts végétaux et maladies des plantes	22
2.1 Architecture des plantes et des couverts	23
Modèles architecturés	23
Traits architecturaux ayant un impact sur la propagation des maladies	25
2.2 Dispersion des agents pathogènes	26
Mécanismes de dispersion pluviale de spores	28
Méthodes d'étude de la dispersion	31
2.3 Microclimat	33
Lumière	33
Température	34
Humidité et durée d'humectation	34
3 Cas d'étude : le pathosystème blé - septoriose	36
3.1 Le blé	36
3.2 La septoriose du blé	40
Lien entre architecture et septoriose	40
Moyens de lutte	42
4 Problématique et organisation de la thèse	43
II Cultivar architecture modulates spore dispersal by rain splash: a new perspective to reduce disease progression in cultivar mixtures	49
1 Introduction	52
2 Materials and Methods	54

2.1	Plants and canopy structure	54
2.2	Fungal pathogen inoculum and wheat cultivar susceptibility	56
2.3	Production of spore fluxes	56
2.4	Measurement of spore dispersal within canopies	57
2.5	Measurement of plant disease	58
2.6	Data treatment and statistical analysis	58
3	Results	60
3.1	Plant characteristics	60
3.2	Disease distribution	62
3.3	Relating dispersal patterns to plant characteristics	64
4	Discussion	66
4.1	Cultivar characteristics	66
4.2	Disease propagation	67
4.3	Spore interception properties of canopies and implications for cultivar mixtures	68
5	Conclusion	69

III Reduction of fungal disease spread in cultivar mixtures: impact of canopy architecture on rain-splash dispersal and on crop microclimate **71**

1	Introduction	74
2	Material and methods	76
2.1	Experimental design	76
2.2	Plant and canopy architecture	77
2.3	Microclimate	77
2.4	Spore fluxes	78
2.5	Disease assessment	79
2.6	Statistical analysis	79
3	Results	80
3.1	Plant and canopy architecture	80
3.2	Microclimate and spore fluxes	83
3.3	Effect of mixture on disease progression	86
4	Discussion	88
4.1	Plant and canopy architecture	88
4.2	Microclimate and spore fluxes	88
4.3	Effect of mixture on disease dispersal and progression	89
4.4	Comments on the experimental conditions	90
5	Conclusion	91

IV Impact of plant and canopy architecture on spore dispersal by rain-splash in wheat cultivar mixtures: a modeling study **93**

1	Introduction	96
2	Modeling approach	98
2.1	Splash dispersal within the canopy	98
2.2	Canopy structure and inoculum location at flowering stage	99
2.3	Numerical experiments	101

3	Results	102
3.1	Simulated characteristics of two contrasted cultivar mixtures	102
3.2	Impact of virtual plant height of cultivars composing mixtures on inoculum dispersal by rain-splash	105
	Homogeneous mixture type	105
	Heterogeneous mixture type	108
3.3	Effects of canopy structure on dispersal	110
4	Discussion	114
4.1	Umbrella effect	114
4.2	Height effect	115
4.3	Barrier effect	115
4.4	Effects of the canopy architecture of cultivar mixtures on inoculum dispersal by rain-splash	116
V	Discussion générale	119
1	Réponses apportées aux problématiques de la thèse	120
2	Caractéristiques variétales susceptibles de moduler la progression d'une maladie dispersée par éclaboussement dans des associations variétales	121
2.1	Niveau de résistance des variétés	121
2.2	Architecture et caractéristiques physiques des variétés	122
2.3	Spatialisation des sources de spores et des tissus de niveaux de résistance contrastés dans des couverts végétaux hétérogènes	123
3	Mécanismes biophysiques susceptibles de moduler la progression d'une maladie dispersée par éclaboussement	124
3.1	Dispersion de spores par éclaboussement	124
3.2	Microclimat	125
	Conclusion et perspectives	127
	Bibliographie	148
	Annexes	I
A	Liste des publications	I
A.1	Article de revues à comité de lecture	I
A.2	Communications orales	II
A.3	Posters	III
A.4	Stages co-encadrés	IV
B	Article de synthèse: Associer des variétés pour maîtriser les maladies et stabiliser la production	IV

Liste des figures

I.1	Différents niveaux de diversité des cultures dans les agro-écosystèmes.	11
I.2	Effet protecteur de l'association variétale en fonction du mode de dispersion de l'agent pathogène et de la taille de l'hôte	14
I.3	Impact de l'architecture du couvert végétal sur la propagation des maladies fongiques aériennes	22
I.4	Associations variétales de blé à architecture hétérogène	24
I.5	Mécanismes d'interaction entre l'eau de pluie liquide et les plantes	28
I.6	Mécanismes de dispersion par éclaboussement de spores d'agents pathogènes	29
I.7	Mécanismes de production de gouttelettes d'éclaboussement (Gilet & Bourouiba, 2015)	30
I.8	Impact de la température et la durée d'humectation sur la sévérité de septoriose (Magboul <i>et al.</i> , 1992)	33
I.9	Impact de la température sur la période de latence de la septoriose du blé (Bernard <i>et al.</i> , 2013)	34
I.10	Structure d'une talle de blé au stade floraison	37
I.11	Cycle de développement du blé	37
I.12	Diversité architecturale des variétés chez le blé	39
I.13	Cycle biologique de la septoriose du blé	41
I.14	Symptômes de septoriose du blé	41
II.1	Assessing vertical distribution of leaf area using 3D canopies	55
II.2	Production of standardized splash droplets and interception by plant canopy	57
II.3	Vertical distribution of Leaf Area Index (leaf area per area of ground)	61
II.4	Spore flux as a function of canopy height (spores / cm ² of spore trap slide) .	62
II.5	Multivariate analysis at leaf rank scale	64
III.1	Canopy architecture of cultivar mixtures and pure stands at flowering	81
III.2	Architecture of wheat cultivars grown in pure stands	82
III.3	Leaf wetness duration in cultivar mixtures and pure stands and main climatic characteristics	84
III.4	Sporulating lesion area and spore flux in pure stands and cultivar mixture during two rain events	85
III.5	Mean number of new sporulating lesions per susceptible plant in pure stands and cultivar mixture, observed during weekly disease assessments	86
III.6	Disease progression on the three top leaves of susceptible plants	87

IV.1	Simulation plane designed to test the importance of plant height in cultivar mixtures	101
IV.2	Vertical distribution of leaf area (m^2/m^2 of ground) as a function of height within virtual 3D canopies, in pure stand and cultivar mixtures	103
IV.3	Simulated raindrop and inoculum interception by resistant and susceptible virtual plants in a wheat cultivar mixture (homogeneous type) as a function of relative canopy height	105
IV.4	Simulated raindrop and inoculum interception by resistant and susceptible virtual plants in a wheat cultivar mixture (homogeneous type) as a function of virtual plant height of each cultivar composing the mixture	107
IV.5	Simulated raindrop and inoculum interception by resistant and susceptible virtual plants in a wheat cultivar mixture (heterogeneous type) as a function of virtual plant height of each cultivar composing the mixture	109
IV.6	Simulated distribution of raindrop interception within cultivar mixture canopies as a function of vertical position of leaf levels within the canopy	111
IV.7	Simulated vertical distribution of inoculum interception within cultivar mixture canopies as a function of the distance to the main inoculum source . . .	112
IV.8	Inoculum interception as a function of resistant Leaf Area Index located at the same height as susceptible diseased leaves	113
V.1	Effets des associations variétales sur un cycle de dispersion par éclaboussement liés au niveau la résistance et à l'architecture des variétés	127
V.2	Effets de la résistance et de l'architecture de l'hôte sur la propagation des maladies dispersées par éclaboussement dans des associations variétales . . .	128

Liste des tableaux

I.1	Exemples de réductions de sévérité de maladies obtenues par l'usage d'associations de variétés	17
I.2	Exemples d'études récentes de modélisation des associations variétales	19
I.3	Exemples d'études récentes de modélisation des associations variétales (suite)	20
I.4	Exemples de pathosystèmes concernés par la dispersion pluviale	27
II.1	Assessment of the susceptibility of two wheat cultivars through leaf severity (% sporulating area) with non limiting inoculum of <i>Zymoseptoria tritici</i> conidia and optimal infection conditions	60
II.2	Disease indicators at different distances from the inoculum source in pure stand and mixture	63
II.3	Analysis of variance of disease total lesion area (cm ²) at row scale resulting from single splash-dispersal events in canopies differing in their architecture and cultivar susceptibility	65
III.1	Parameters of a simple generic infection model for foliar fungal plant pathogens proposed by Magarey <i>et al.</i> (2005) applied to the case of <i>Zymoseptoria tritici</i>	78
IV.1	Disease severity in pure stand and mixture of two cultivars measured in a field experiment, at flowering stage	100
IV.2	Architectural characteristics of virtual 3D canopies in pure stand and cultivar mixtures	102
IV.3	Dispersal patterns simulated in virtual 3D canopies in pure stand and cultivar mixtures	104

Introduction générale

Le monde agricole se trouve actuellement face au déficit d'atteindre une production agricole suffisante dans un contexte de croissance démographique soutenue. Dans le même temps, le caractère imprévisible des conditions environnementales auxquelles est soumise la production agricole a tendance à s'accroître, dans un contexte de changement climatique et d'augmentation de la fréquence des événements climatiques extrêmes (Wheeler & von Braun, 2013). La protection de l'environnement ainsi que la qualité des aliments sont également devenues des préoccupations prégnantes au sein de la société civile. Cela conduit à un intérêt croissant pour la question de durabilité des systèmes agricoles et le concept d'agroécologie (Wezel *et al.*, 2009).

Au cours du XX^e siècle, les avancées technologiques ont permis une forte augmentation de la production agricole, notamment grâce à une utilisation importante d'intrants et une sélection variétale visant principalement à augmenter les rendements (Rasmussen, 1998; Ormoli *et al.*, 2015). Les changements de mode de production ont conduit à une uniformisation progressive des systèmes agricoles et à une réduction de la diversité génétique chez les plantes cultivées (Bonnin *et al.*, 2014), ce qui les rend potentiellement plus vulnérables dans un contexte incertain. Des systèmes agricoles plus diversifiés peuvent être conçus, afin d'accroître la résilience (Lamichhane *et al.*, 2015) et de mieux valoriser les interactions naturelles au sein des écosystèmes cultivés (Gaba *et al.*, 2015).

Les maladies des cultures sont une source potentiellement importante de perte de rendement (Chakraborty & Newton, 2011; Strange & Scott, 2005). Les deux principales méthodes de lutte à l'heure actuelle sont l'utilisation de produits phytosanitaires et la sélection génétique de variétés résistantes. En regard de leurs mérites, ces méthodes présentent un certain nombre de limites significatives. Ainsi, on constate une adaptation des pathogènes aux pesticides qui donne lieu à une perte d'efficacité des substances actives (Leroux & Walker, 2011). Par ailleurs, les résistances variétales peuvent être contournées (de Vallavieille-Pope *et al.*, 2012), ont une durée de vie limitée à quelques années et un coût d'obtention élevé. Dans ce contexte, des méthodes de lutte alternatives ou complémentaires peuvent être utiles (Médiène *et al.*, 2011).

L'utilisation de la biodiversité cultivée permet de rendre un certain nombre de services, notamment de réduire la propagation des maladies (Boudreau, 2013; Ratnadass *et al.*, 2011; Trenbath, 1993). Les associations variétales consistent en la culture simultanée de variétés différant par leur résistance à une maladie au sein d'une même parcelle (Finckh & Wolfe, 2006). Cette technique permet de freiner les épidémies, notamment dans un contexte de réduction d'utilisation de pesticides. Jusqu'à présent, des travaux ont été menés essentielle-

ment sur le rôle des résistances variétales dans ce type de système, et portaient donc sur la valorisation d'une diversité de gènes de résistance (Gigot *et al.*, 2014; Sapoukhina *et al.*, 2013; Garrett & Mundt, 1999; Cox *et al.*, 2004; Dai *et al.*, 2012). Or il existe d'autres formes de diversité intra-spécifique (Albert *et al.*, 2011) qui pourraient avoir un impact sur les maladies et qui pourraient ainsi être valorisées dans le cadre d'associations variétales.

La structure ou architecture des couverts végétaux permet de moduler la propagation des maladies (Calonnec *et al.*, 2013; Ando *et al.*, 2007). Par exemple, dans des associations blé-pois, une densité de couvert réduite par rapport au pois en culture pure a permis une meilleure aération du couvert et une réduction de la durée d'humectation des feuilles qui a donné lieu à une moindre sévérité d'anthracnose du pois (Schoeny *et al.*, 2009). Ainsi, certaines caractéristiques morphologiques des plantes ou traits architecturaux ont un impact sur les maladies. Par exemple, un lien a été établi entre la hauteur des plantes et la sévérité de septoriose du blé (Arraiano *et al.*, 2009). En effet, des plantes plus hautes se caractérisent par des distances accrues entre les feuilles les plus basses de la plante, qui constituent la plupart du temps la source principale d'inoculum et les feuilles supérieures qui jouent un rôle important dans le rendement (Thomas *et al.*, 1989). Le transfert de spores ayant lieu par éclaboussement, processus qui a lieu sur de courtes distances (Huber *et al.*, 2006), cette distance accrue se traduit par une limitation de la quantité de spores pouvant atteindre les feuilles supérieures.

L'objectif de cette thèse était de comprendre le rôle que l'architecture pouvait jouer dans des associations de variétés différant par leur résistance à une maladie dispersée par éclaboussement des gouttes de pluie incidentes sur les feuilles porteuses de lésions. La maladie retenue est la septoriose du blé, causée par *Zymoseptoria tritici* (Orton *et al.*, 2011). Dans une synthèse bibliographique qui constitue le premier chapitre de ce manuscrit, nous résumons les connaissances disponibles sur les associations variétales et l'architecture des plantes, dans un contexte de lutte contre les maladies fongiques foliaires, en particulier, contre la septoriose du blé. Au terme de ce chapitre nous posons les problématiques abordées dans cette thèse et présentons succinctement la démarche adoptée pour y répondre. La suite du manuscrit se présente sous la forme de trois articles, chacun destiné à une revue scientifique adaptée, qui font l'objet d'une analyse synthétique dans le cadre d'un chapitre de discussion générale qui conclut le manuscrit.

Chapitre I

Synthèse bibliographique

Sommaire

1	Associations variétales et utilisation de la biodiversité cultivée pour maîtriser les maladies des plantes	10
1.1	Intérêts de la biodiversité cultivée	10
1.2	Associer des variétés pour lutter contre les maladies : principes et mécanismes	12
1.3	Résultats expérimentaux	15
1.4	Modéliser pour mieux comprendre	18
2	Architecture des couverts végétaux et maladies des plantes . .	22
2.1	Architecture des plantes et des couverts	23
2.2	Dispersion des agents pathogènes	26
2.3	Microclimat	33
3	Cas d'étude : le pathosystème blé - septoriose	36
3.1	Le blé	36
3.2	La septoriose du blé	40
4	Problématique et organisation de la thèse	43

Dans cette synthèse bibliographique, nous présenterons dans un premier temps l'intérêt des associations variétales en particulier pour la gestion des maladies fongiques. Nous verrons ensuite comment l'architecture des couverts végétaux joue sur la progression des maladies en modifiant les transferts physiques de quantité de mouvement et d'énergie, et donc en ce qui concerne la problématique de la thèse, la dispersion des spores à courte distance par la pluie d'une part et le microclimat distribué d'autre part. Dans une troisième partie, nous mettrons en perspective les précédents éléments dans le cadre spécifique de la septoriose du blé (causée par *Zymoseptoria tritici*), cas d'étude de cette thèse. Enfin nous présenterons les objectifs de la thèse ainsi que la structure du manuscrit.

1 Associations variétales et utilisation de la biodiversité cultivée pour maîtriser les maladies des plantes

Les systèmes agricoles modernes se caractérisent généralement par une forte homogénéité ainsi qu'une dépendance aux intrants. Une meilleure valorisation pourrait permettre d'obtenir des systèmes de culture plus robustes, ce qui est particulièrement intéressant dans un contexte d'incertitude climatique (Lamichhane *et al.*, 2015). En effet, la présence de diversité dans les écosystèmes est généralement associée à une certaine stabilité, permise par le comportement différent des éléments qui le composent (McCann, 2000). Dans les systèmes cultivés l'introduction d'un certain niveau de biodiversité peut permettre de tamponner des stress biotiques et abiotiques et ainsi de favoriser la stabilité de la production (Döring *et al.*, 2015; Okonya & Maass, 2014; Casadebaig *et al.*, 2014), tant en qualité qu'en quantité.

Nous présenterons tout d'abord les intérêts que présente la biodiversité cultivée d'une manière générale puis en particulier en termes de gestion des maladies. Nous nous intéresserons ensuite plus particulièrement à l'utilisation des associations variétales dans le but de réduire la propagation des maladies, aux principes de leur conception et aux mécanismes sous-jacents. Pour finir, nous synthétiserons les résultats expérimentaux et de simulations présents dans la littérature sur ce sujet.

1.1 Intérêts de la biodiversité cultivée

La diversité peut être présente dans les systèmes cultivés (Altieri, 1999) à **différentes échelles temporelles et spatiales** (Fig I.1). D'un point de vue temporel, la présence d'une diversité de plantes peut être simultanée ou plus ou moins étalée dans le temps. D'un point de vue spatial, la diversité peut se situer à l'échelle de la plante (gènes), de la parcelle ou encore du paysage. Cet aspect peut être caractérisé grâce à la notion de surface génotypique unitaire qui correspond à la surface occupée par un ou plusieurs plantes adjacentes d'un même génotype (Garrett & Mundt, 1999). Ici nous développerons le sujet des associations culturales, que nous définirons comme la culture de plusieurs variétés (associations variétales) ou espèces (associations inter-spécifiques) à l'échelle d'une parcelle (Malézieux *et al.*, 2009). Dans le cas d'une association culturale, le semis est effectué avec un mélange de graines semées en même temps sur les mêmes lignes.

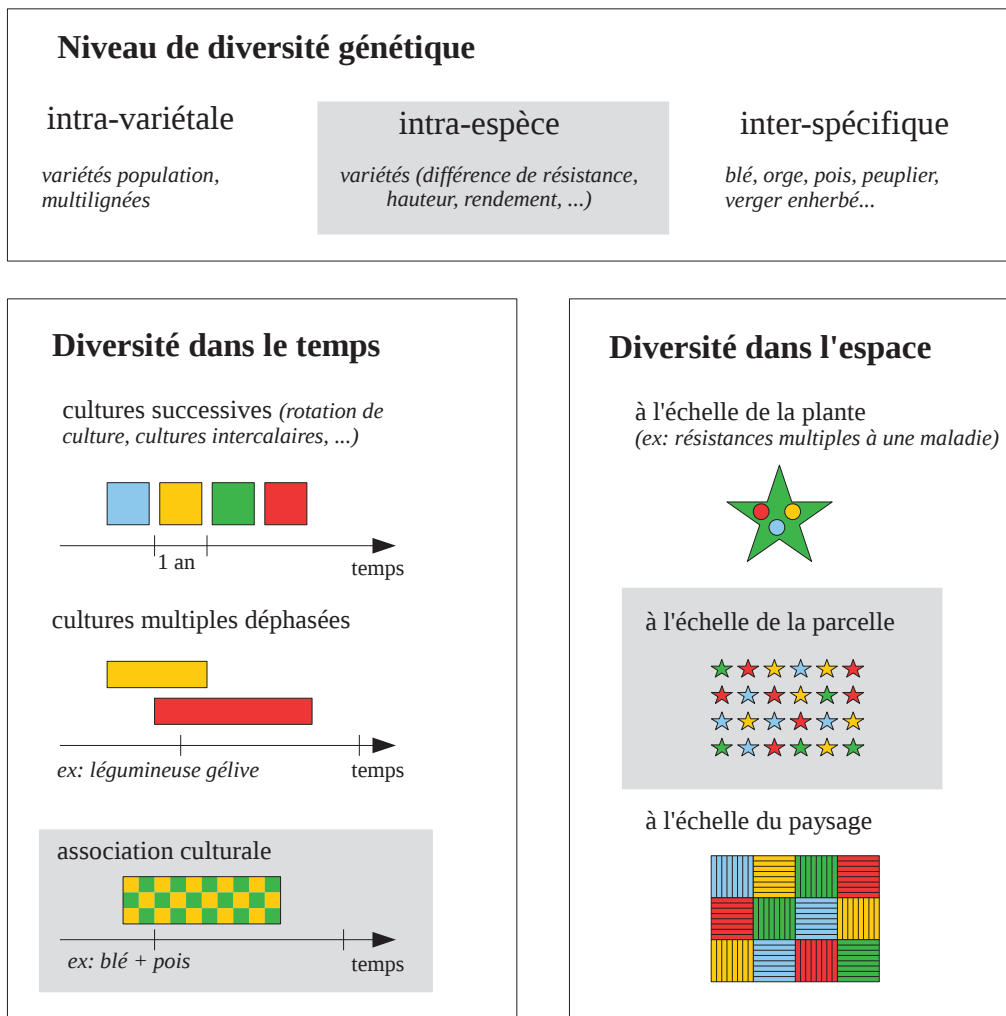


Figure I.1: Différents niveaux de diversité dans les agro-écosystèmes. *Les couleurs indiquent des génotypes différents. Une étoile représente une plante. Les carrés rayés représentent des parcelles. Les ronds représentent des caractéristiques génétiques (par exemple un type de résistance à une maladie). Les rectangles grisés indiquent les types de diversité concernant les associations variétales.*

Des interactions ont lieu entre les différentes plantes composant l'association. La constitution d'associations a pour objectif la maximisation des interactions positives telles que la complémentarité, la facilitation et la compensation. Le principe de la **complémentarité** de niche (Yachi & Loreau, 2007) repose sur une différence physiologique entre les plantes associées, permettant par exemple des prospections aérienne ou racinaire différentes de l'environnement. Par exemple, les systèmes agroforestiers permettent une optimisation de l'utilisation de l'espace, notamment via la mise en jeu de différentes strates et une meilleure valorisation de la lumière et de l'eau (Mobbs *et al.*, 1998). Au niveau des systèmes raci-

naires, l'association de plantes à systèmes racinaires différents permet de mieux valoriser les ressources du sol, tels que les nutriments et l'eau (Postma & Lynch, 2012). La **facilitation** correspond à une situation où une plante est favorisée en association par rapport à une culture monovariétale. C'est le cas par exemple des associations de céréales et de légumineuses, où la céréale bénéficie de la fixation d'azote aérien par la légumineuse (Corre-Hellou *et al.*, 2006). Enfin, la **compensation** est liée à la plasticité des plantes et permet de limiter des pertes en association (Creissen *et al.*, 2013). Dans le cas d'associations de céréales, si une variété est affectée fortement par un stress, une autre, moins sensible à ce stress pourra occuper l'espace et bénéficier des ressources non utilisées ce qui permettra un certain maintien de la production. On cherchera par ailleurs à minimiser les conséquences néfastes liées aux interactions négatives telles que la compétition entre plantes.

Au delà de leur fonction principale de production, une gestion adaptée des agro-écosystèmes permet de fournir des services multiples liés au fonctionnement de l'écosystème tels qu'un maintien ou une amélioration de la fertilité des sols ou le contrôle de ravageurs (Lescourret *et al.*, 2015). En particulier, l'utilisation de la biodiversité cultivée dans les systèmes agricoles, par exemple sous la forme d'associations culturales, peut donner lieu à des services tels qu'une réduction de la consommation d'eau, d'engrais et de pesticides (Gaba *et al.*, 2015). La diversification peut également permettre de lutter contre les maladies (Boudreau, 2013; Ratnadass *et al.*, 2011; Trenbath, 1993). Ici nous traiterons de l'intérêt des associations variétales dans la maîtrise des maladies (Newton, 2009), en particulier fongiques. Un article de synthèse (Vidal *et al.*, 2014), présenté en annexe, donne également des éléments complémentaires concernant notamment les aspects de production.

1.2 Associer des variétés pour lutter contre les maladies : principes et mécanismes

La gestion des maladies fongiques repose actuellement principalement sur l'utilisation de fongicides et de variétés résistantes. Or l'usage de ces moyens de lutte exerce une pression de sélection importante sur les agents pathogènes qui peut conduire à l'acquisition rapide de résistances aux fongicides (Leroux & Walker, 2011), ainsi que de contournements de résistances variétales (de Vallavieille-Pope *et al.*, 2012). Il peut donc être intéressant de développer des moyens de lutte alternatifs ou complémentaires permettant de préserver l'efficacité des moyens de lutte actuels dans la durée et de réduire la dépendance aux intrants, notamment aux fongicides.

Les associations variétales (Finckh & Wolfe, 2006) consistent en la culture simultanée de différentes variétés au sein d'une même parcelle. Cette pratique culturale peut permettre une réduction de la propagation des maladies et une protection d'une variété sensible cultivée avec une variété résistante. Un aspect central dans la conception d'associations variétales est le choix de variétés possédant des gènes de résistance différents ou des niveaux de résistance quantitative contrastés à une (ou plusieurs) maladie(s). Les associations variétales rendent possible la culture de variétés sensibles à une maladie mais présentant d'autres intérêts, notamment en termes de quantité ou de qualité de production. Par ailleurs, un usage moindre des variétés résistantes permet de réduire la pression de sélection exercée sur les pathogènes

et d'augmenter la durabilité des résistances.

Les performances d'une association peuvent être évaluées par différents critères. La plupart du temps, les performances (par exemple sévérité de maladie ou rendement) de l'association sont comparées à la moyenne des performances des variétés composant l'association, cultivées seules. Ainsi, un effet association ou effet mélange est souvent défini comme la différence relative entre un indicateur mesuré en monoculture et en association. Nous présentons ici les mécanismes de réduction de maladie et des critères d'assemblage utiles pour la conception des associations variétales.

Mécanismes permettant de réduire la propagation des maladies

Plusieurs mécanismes sont impliqués dans la réduction de la sévérité des maladies fongiques dans les associations variétales. Certains mécanismes sont liés à l'agent pathogène. Par exemple, l'induction de résistance par des souches non virulentes protège partiellement contre une infection ultérieure via un effet prémunition (Calonnec *et al.*, 1996). La diversité accrue de la population pathogène, les interactions entre races de pathogènes (Lannou, 2001) peuvent également contribuer à la réduction des maladies en associations variétales par une sélection de souches ayant une agressivité moyenne vis-à-vis de l'association par rapport à des souches plus agressives présentes en culture monovariétale. Nous détaillerons ici les effets liés à des aspects physiques, notamment la dispersion de spores, vectrices des maladies fongiques foliaires des plantes, qui nous intéressent particulièrement. On peut considérer que ces mécanismes dépendent de l'échelle spatiale relative de la dispersion et de l'hôte (Fig I.2).

Dans une association variétale, la densité de tissus sensibles (et donc potentiellement malades) est réduite par rapport à une culture monovariétale sensible. Cette diminution de densité de tissus sensibles donne lieu à une augmentation de distance entre tissus sensibles, ce qui réduit le transfert de spores entre plantes sensibles et donc la propagation de la maladie. Cet effet appelé **effet densité** peut également exister en culture monovariétale. Il est également appelé **effet dilution**, terme qui implique une réduction de la proportion de tissus sensibles par rapport à l'ensemble des tissus du couvert.

En association variétale, la réduction de densité de plantes sensibles est compensée par une augmentation de densité de plantes résistantes. Ces plantes résistantes, interceptent des spores qui traversent le couvert. Cependant, cette interception de spores ne donne pas ou peu lieu à l'apparition de symptômes. Les plantes résistantes agissent donc comme des pièges à spores, ce qui permet de diminuer la quantité de spores qui peut être interceptée par les plantes sensibles. Cet **effet barrière** vient renforcer l'effet densité en réduisant le transfert de spores entre plantes sensibles.

Certains travaux ont mis en évidence une contribution de l'architecture des couverts à la réduction de maladie en associations variétales. Par exemple Zhu *et al.* (2005) ont observé une réduction de sévérité de pyriculariose (causée par *Magnaporthe grisea*) qui a été mise en relation avec une structure de couvert permettant une meilleure aération, une réduction de l'humidité et un microclimat moins favorable au développement de la maladie en général et au mécanisme d'infection en particulier. Les effets de l'architecture sur les maladies sont détaillés dans la partie 2.

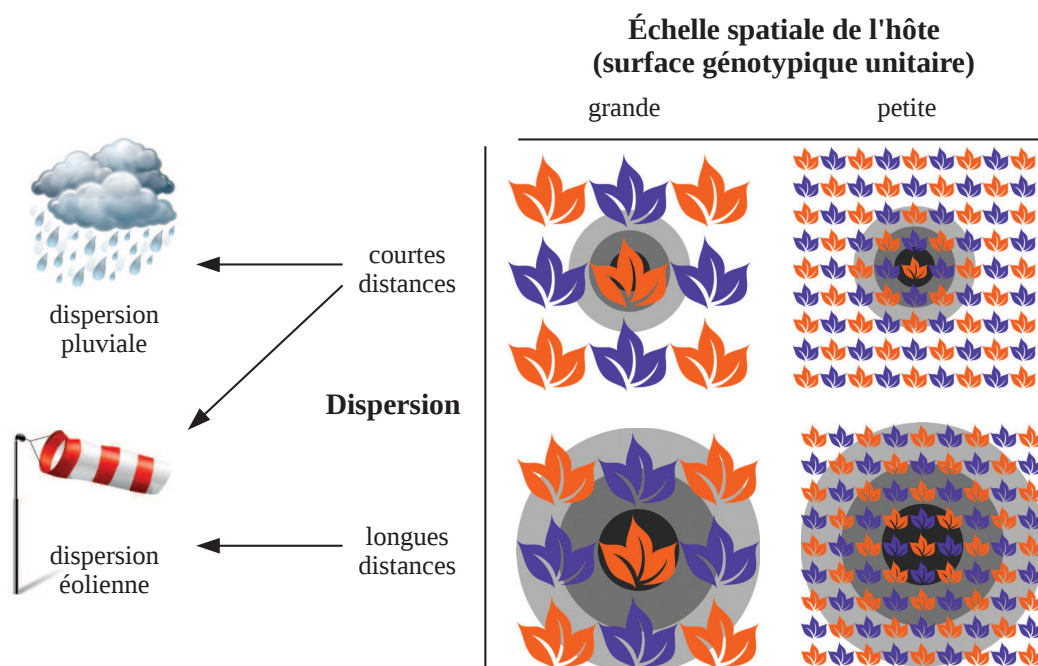


Figure I.2: Effet protecteur de l'association variétale en fonction du mode de dispersion du pathogène et de la taille de l'hôte. Dans chaque population de plantes, les différents génotypes hôtes sont indiqués par des couleurs différentes. Les cercles concentriques représentent la dispersion de l'agent pathogène, le centre correspond à la source d'inoculum. Quand la taille des plantes est grande par rapport au gradient de dispersion, l'inoculum peut être concentré sur la plante source d'inoculum. A l'inverse, lorsque la taille des plantes est petite par rapport au gradient de dispersion, une plus grande part de l'inoculum peut être interceptée par un génotype différent du génotype de la plante source d'inoculum. D'après Gigot (2013); Vidal et al. (2014), adapté de Garrett & Mundt (1999)

Critères d'assemblage

Différents critères sont pris en compte lors de la conception d'une association variétale tels que le nombre de variétés, la proportion de chaque variété, l'agencement spatial. Les caractéristiques des variétés, principalement les niveaux de résistance à une maladie, sont également considérées.

D'une manière générale, les bénéfices d'une association variétale augmentent avec le **nombre de variétés**. En effet, plus le nombre de variétés est important, plus la probabilité qu'au moins une des variétés s'adapte aux conditions de culture et aux différents stress est également élevée (Newton *et al.*, 2008).

La **proportion de plantes sensibles** est également un critère de conception important, une réduction de la proportion de tissus sensibles donnant presque automatiquement lieu à une réduction de la maladie (Garrett & Mundt, 1999; Cox *et al.*, 2004; Dai *et al.*, 2012).

Les proportions optimales des variétés dépendent des types de résistance (spécifique ou non-spécifique) et des niveaux de résistance (Jeger *et al.*, 1981; Xu & Ridout, 2000; Gigot *et al.*, 2014). Un effet association relatif, correspondant à la différence d'intensité de maladie entre une association de deux variétés et ses composantes cultivées seules, a été notamment évalué par simulation. L'effet "association" maximal a été obtenu pour les associations comportant plus de 50 % de la variété la plus résistante (Gigot *et al.*, 2014). Des simulations montrent également que l'association de deux variétés tend à sélectionner des pathogènes moins agressifs qu'en culture monovariétale quelle que soit la proportion des variétés (Marshall *et al.*, 2009).

L'organisation spatiale des variétés d'une association, et en particulier la surface génotypique unitaire (Fig I.2), est considérée comme un facteur important de performance. L'effet "association", notamment pour la réduction des maladies, est d'autant plus élevé que la surface génotypique unitaire occupée par variété est petite (Mundt & Browning, 1985). En simulant différents agencements variétaux, les réductions de sévérité de maladies dispersées par éclaboussement peuvent varier du simple au double (Gigot *et al.*, 2014). En règle générale, l'agencement le plus efficace est obtenu avec les plus petites surfaces génotypiques unitaires (Newton & Guy, 2009). En revanche, Raboin *et al.* (2012) n'ont pas relevé de différences significatives d'intensité de la pyriculariose entre variétés de riz associées aléatoirement ou en rangs.

Différentes études par modélisation suggèrent que plus les variétés associées ont des différences contrastées de **niveaux de résistance** aux maladies, plus l'effet association relatif de l'association est important (Gigot *et al.*, 2014). Des résultats de simulation suggèrent qu'associer des variétés possédant différents gènes de résistance partielle à la rouille jaune du blé permet de limiter la proportion de plantes très résistantes à associer et diminue la pression de sélection sur le gène de résistance le plus efficace (Sapoukhina *et al.*, 2013).

Il est généralement recommandé de minimiser les **différences de hauteur et de précocité** entre variétés d'une association afin de limiter la compétition entre variétés et de faciliter la récolte. Si les variétés associées ont une architecture proche, on peut supposer qu'il y aura peu de compétition entre variétés. À l'inverse, des différences d'architecture marquées peuvent entraîner une forte compétition entre variétés donnant lieu à une modification des proportions des variétés par rapport au semis (Belhaj Fraj *et al.*, 2003). Cependant, des effets "association" positifs peuvent être obtenus en associant des variétés phénotypiquement contrastées comme dans le cas de variétés d'orge présentant des différences de précocité et de hauteur significatives (Essah & Stoskopf, 2002). Par ailleurs, des associations de variétés de céréales différant fortement par leur taille ont permis d'obtenir des réductions de maladie (Li *et al.*, 2012; Zhu *et al.*, 2005; Jackson & Wennig, 1997).

1.3 Résultats expérimentaux

Les associations variétales ont été testées pour différents pathosystèmes (Tab I.1). Si les réductions de sévérité de maladie sont variables, les résultats positifs sont majoritaires, démontrant que cette pratique culturale peut permettre, lorsqu'elle est bien utilisée, une réelle maîtrise des maladies. Une synthèse portant sur plus de 30 études avec des espèces

diverses comme l'orge, le blé, le riz ou encore le haricot, a montré une réduction quasi systématique de la sévérité des maladies en association variétale (Smithson & Lenné, 1996). La variabilité des résultats souligne cependant l'importance d'une conception judicieuse des associations.

L'efficacité des associations dépend des caractéristiques du pathosystème. Ainsi, d'après Garrett & Mundt (1999) les maladies dispersées sur de longues distances, avec une taille d'hôte réduite par rapport au gradient de dispersion, ayant de petites lésions, un temps de génération du pathogène court, ainsi qu'une forte spécialisation vis à vis de l'hôte, seraient le plus favorables à l'efficacité des associations variétales. A noter que, selon ces critères, la septoriose du blé (voir partie 3.2) serait difficile à maîtriser par l'emploi d'associations variétales. Des résultats variables ont été obtenus en association variétale pour cette maladie avec des réductions de sévérité souvent modérées (Gigot *et al.*, 2012; Mille *et al.*, 2006; Cowger & Mundt, 2002b; Mundt *et al.*, 1995; Mille & Jouan, 1997).

Des méta-analyses ont été effectuées afin de tenter de dégager des règles générales, par exemple dans le cas de la rouille jaune du blé (Huang *et al.*, 2012). Ces travaux se heurtent le plus souvent à la grande diversité des études pour lesquelles environnement, modalité d'association, itinéraires technique, sont difficiles à comparer.

Table I.1: Exemples de réductions de sévérité de maladies obtenues par l'usage d'associations de variétés. *Types de dispersion: éolien (E), pluvial (P), tellurique (T). Variable: sévérité (S), incidence (I). Réduction de maladie : une valeur positive correspond à une réduction de l'intensité de maladie par rapport à la moyenne des composants purs (effet positif de l'association). Une valeur négative signifie qu'une intensité plus importante de la maladie a été observée dans l'association par rapport à la moyenne des variétés cultivées seules (effet négatif).*

Hôte	Maladie (Pathogène)	Type de dispersion	Variable	Réduction de maladie (%)	Référence
Blé tendre	Septoriose (<i>Zymoseptoria tritici</i>)	E P	S	22 (3-35)	Gigot <i>et al.</i> (2012)
			S	-23 (-156 à +40)	Cowger & Mundt (2002b)
	Rouille brune (<i>Puccinia triticina</i>)	S	29 (26-33)	Mille <i>et al.</i> (2006)	
		S	20 (8-31)	Dai <i>et al.</i> (2012)	
		I S	9 (-45 à +56)	Huang <i>et al.</i> (2011)	
Rouille jaune (<i>Puccinia striiformis</i>) Helminthosporiose du blé (<i>Pyrenophora tritici-repentis</i>) Strie céphalosporienne (<i>Cephalosporium gramineum</i>)	S	21 (7-56)	Cox <i>et al.</i> (2004)		
	I	-19 (-220 à +68)	Mundt (2002)		
	T				
Orge	Oïdium (<i>Blumeria graminis</i>)	E	S	41 (18-77)	Newton & Guy (2011)
			S	40 (5-74)	Newton <i>et al.</i> (2002)
Riz	Pyriculariose (<i>Magnaporthe grisea</i>)	E	S	62 (30-91)	Zhu <i>et al.</i> (2005)
Pommier	Tavelure (<i>Venturia inaequalis</i>)	E	S	42 (33-60)	Parisi <i>et al.</i> (2013)

1.4 Modéliser pour mieux comprendre

Nous avons vu que les résultats expérimentaux concernant l'évaluation de l'effet des associations par rapport à la moyenne des cultures monovariétales se caractérisent par une variabilité notable. L'effet de l'association sur la propagation des maladies peut varier fortement selon le climat, la pression de maladie et la composition de l'association. Une multitude de configurations est envisageable. Certaines stratégies ont été mises en place afin de réduire l'effort expérimental nécessaire pour trouver des combinaisons favorables. Par exemple, Lopez & Mundt (2000) et Knott & Mundt (1990) ont proposé d'utiliser comme indicateur une "aptitude au mélange", calculée à partir de la performance (rendement ou sévérité de maladie) de chaque variété au sein d'une diversité d'associations variétales binaires, afin d'identifier des variétés à utiliser pour la conception d'associations variétales complexes. Mille *et al.* (2006) ont utilisé des performances en associations binaires pour prédire des performances des variétés dans des associations quaternaires. Cependant, il est difficile d'obtenir des résultats expérimentaux généralisables. Une approche par modélisation peut être très utile pour mieux comprendre les mécanismes complexes et multiples mis en jeu dans les associations et mettre en évidence des hypothèses de recherche précises, plus faciles à tester expérimentalement. Par ailleurs, l'utilisation de modèles peut permettre de pré-sélectionner parmi la grande diversité d'associations possibles, les combinaisons ayant des propriétés intéressantes qu'il serait pertinent de tester au champ.

De nombreuses approches de modélisation ont été développées pour étudier les associations variétales et leurs fonctionnements (Tab I.3). L'objectif le plus répandu est de définir des critères d'assemblage, la plupart du temps afin de maîtriser les maladies. Ces modèles sont le plus souvent utilisés pour mieux comprendre des mécanismes plus ou moins ciblés plutôt que pour fournir des recommandations pratiques pour les agriculteurs. Le point central des modèles d'association est la plupart du temps la diversité génétique de l'hôte, qui est le principal aspect pris en compte lors de la conception des associations. Il s'y rajoute parfois une diversité génétique du ou des pathogènes considérés. Ces études ont permis de faire ressortir des idées concernant des règles d'assemblage ou de prédire l'impact de pratiques culturales sur les populations de pathogènes à long terme.

La plupart du temps les couverts en associations variétales sont considérés comme homogènes d'un point de vue structural. L'architecture du couvert est rarement prise en compte. Gigot *et al.* (2014) ont utilisé une approche mécaniste décrivant explicitement et en trois dimensions la structure des couverts, la trajectoire des gouttes et des gouttelettes d'éclaboussement transportant des spores. Cette approche a permis de comprendre l'impact de différences de niveau de résistance et de proportions de plantes sensibles et résistantes sur la réduction de la propagation de maladies en associations variétales. Cependant, les auteurs n'ont pas quantifié le rôle de l'architecture du couvert dans les phénomènes observés. Par ailleurs, ils n'ont pas tenu compte d'éventuelles différences d'architecture entre variétés.

Table I.2: Exemples d'études récentes de modélisation des associations variétales

Objectif	Particularités	Caractéristiques du pathosystème	Type de modèle	Conclusions	Référence
Conception des associations pour lutter contre les maladies	dispersion pas prise en compte explicitement	pathogène à dispersion aérienne (longue distance)	dynamique de populations	conditions pour l'efficacité des associations, ratios et nombre de composants optimaux, efficacité renforcée pour les pathogènes spécialisés	Mikaberidze <i>et al.</i> (2015)
Optimisation de la conception d'associations	prise en compte explicite de la structure du couvert et des mécanismes de dispersion	pathogène foliaire dispersé par la pluie, blé	modèle mécaniste spatialisé (3D)	minimum 50 % de plantes résistantes, efficacité maximale avec des écarts de résistances forts, proportion de résistants optimale plus faible dans le cas de résistance partielle	Grigot <i>et al.</i> (2014)
Utilisation des résistances quantitatives dans la gestion des maladies	souches de pathogène en compétition, dispersion	rouille jaune du blé	modèle réaction - diffusion	3 variétés minimum, 10 à 30 % de très résistants suffisent si résistants partiels présents et absence de sensibles	Sapoukhina <i>et al.</i> (2013)
Étude des dynamiques de virulence dans les associations	coût de la virulence et de la reproduction du pathogène	pathogène spécialiste, modèle générique	stochastique	un génotype du pathogène domine mais n'accumule pas toutes les allèles de virulence, faible risque de super-races, intérêt de modifier la composition des associations d'une année sur l'autre	Xu (2012)
Test d'un mode de gestion des associations	plusieurs saisons	pathogène spécialiste, modèle générique	2D, stochastique	le changement de position des composantes de mélanges en bandes d'une année sur l'autre (principe des rotations de culture) permet de compenser un GUA élevé	Xu (2011)

Table I.3: Exemples d'études récentes de modélisation des associations variétales (suite)

Objectif	Particularités	Caractéristiques du pathosystème	Type de modèle	Conclusions	Référence
Identification d'agencement spatial favorable	-	rouille	2D, réaction-diffusion, stochastique	agencement optimal dépend du type de dispersion: agencements aléatoires pour les dispersion à faible distance, présence de patchs de variétés différentes favorable pour la dispersion à longue distance	Sapoukhina <i>et al.</i> (2010)
Compréhension des facteurs déterminant l'évolution de l'agressivité de l'oïdium dans les associations	adaptation qualitative du pathogène	oïdium de l'orge	-	réduction de l'agressivité en association	Marshall <i>et al.</i> (2009)
Évaluer le risque de développement de races virulentes, critères de conception d'associations	compétition entre pathogènes dans les associations	-	-	l'optimum de rendement correspond à 80 % de plantes résistantes ce qui maximise la compétition entre souches	Ohtsuki & Sasaki (2006)

Autres exemples non détaillés ici: Sapoukhina *et al.* (2009); Skelsey *et al.* (2005); Lannou (2001); Goleniewski (1996); Yong & Zadoks (1992); Mundt & Brophy (1988)

Conclusion : Les leviers actuels pour la conception des associations variétales

Les associations variétales présentent de nombreux intérêts dans un contexte de réduction des intrants et d'incertitude climatique. L'un de ces avantages est la réduction de l'intensité des maladies qui contribue à la stabilité de la qualité et quantité de production. Cependant, les résultats expérimentaux montrent que l'impact des associations sur les maladies peut être très variable. Si la composition de l'association reste le levier principal d'optimisation, il est parfois difficile d'établir des règles précises étant donné le nombre de facteurs pouvant avoir un impact sur les mécanismes de réduction de maladie en association variétale. Des approches de modélisation ont permis de mieux comprendre certains points clés. Cependant, les démarches d'expérimentation comme de modélisation se sont souvent concentrées sur les différences de gènes de résistance et de niveau de résistance entre variétés qui constituent le principal critère de choix des variétés à associer. Dans le cas des maladies à dispersion pluviale, pour lesquels les résultats expérimentaux sont assez variables, il serait pertinent de mieux prendre en compte la structure des couverts qui peut jouer sur la dispersion pluviale de ces maladies qui a lieu à courte distance. Nous verrons dans la partie suivante les impacts de l'architecture des couverts sur les maladies via deux mécanismes biophysiques majeurs : la dispersion de spores sous l'action de la pluie et l'impact du microclimat résultant des transferts de masse et d'énergie au sein de l'écosystème cultivé.

2 Architecture des couverts végétaux et maladies des plantes

L'architecture des couverts joue sur de nombreux processus notamment sur le microclimat (lumière, température, humidité) et le transfert de spores au sein des couverts végétaux (Calonnec *et al.*, 2013; Ando *et al.*, 2007). Ces processus ont un impact sur la propagation des maladies (Fig I.3). Dans le cas des associations variétales, il est possible de combiner une diversité d'architectures de plantes à la diversité de niveaux de résistance à une maladie. Coupler un effet physique à l'effet génétique principal (lié aux différences de niveau de résistance aux maladies) pourrait améliorer les performances des associations variétales, en particulier dans le cas des maladies fongiques aériennes à dispersion pluviale. Dans cette seconde partie, nous expliciterons la notion d'architecture du couvert. Nous verrons ensuite comment l'architecture des couverts agit sur les maladies via deux mécanismes majeurs : la dispersion de spores et le microclimat.

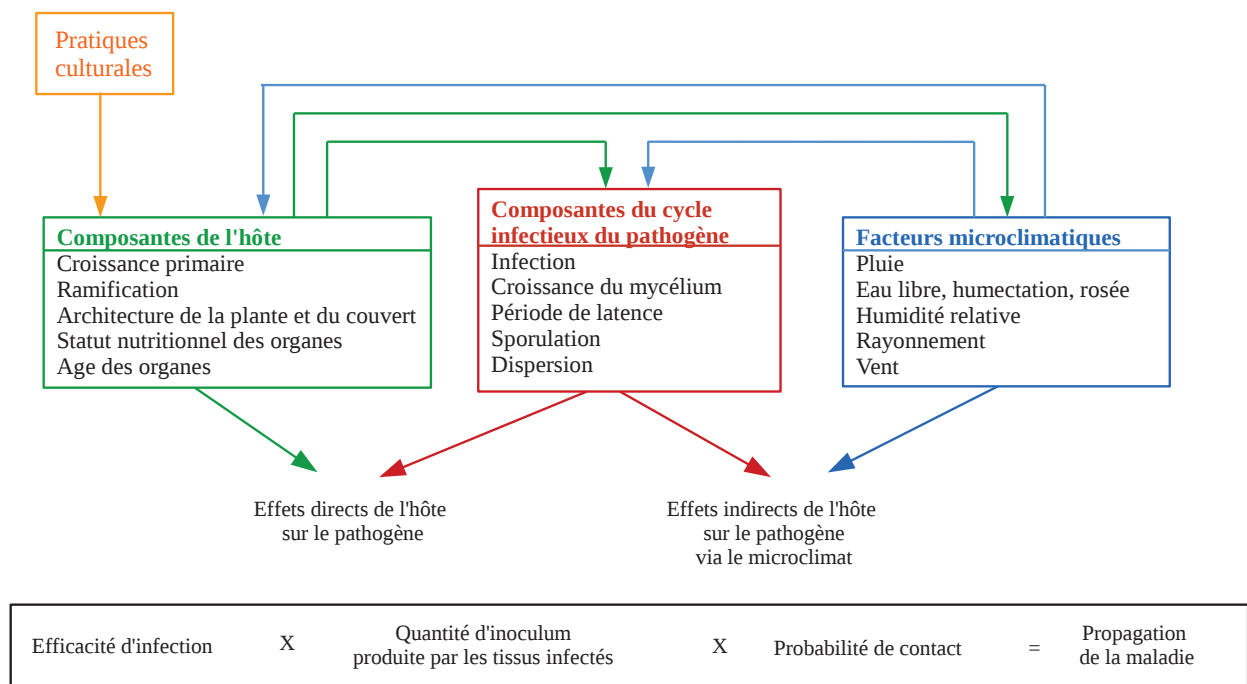


Figure I.3: Impact de l'architecture du couvert végétal sur la propagation des maladies fongiques aériennes. Adapté de Calonnec *et al.* (2013)

2.1 Architecture des plantes et des couverts

L'architecture d'un couvert résulte de la structure des plantes qui la composent. L'architecture des plantes correspond à l'organisation des composants de la plante dans l'espace qui peut changer au cours du temps (Godin *et al.*, 1999).

Les caractéristiques des plantes telles que la hauteur de plante, le nombre de ramifications, la surface foliaire, la position des organes sont en partie déterminées génétiquement et peuvent différer selon l'espèce mais aussi selon la variété. Ces caractéristiques varient au cours de la croissance des plantes et peuvent être modifiées par l'intervention humaine et les pratiques culturales. Notamment, la densité de semis, les distances entre rangs mais aussi l'irrigation ou la fertilisation peuvent avoir un impact sur l'architecture des couverts (Dornbusch *et al.*, 2011). L'architecture d'une plante en association peut être différente de celle en culture monovariétale (Liu *et al.*, 2017).

Les couverts végétaux peuvent être plus ou moins homogènes selon le degré de différences entre plantes qui les composent. Si certaines populations de variétés modernes ont une architecture très homogène, les variétés anciennes voire les variétés dites "population" sont caractérisées par une forte variabilité inter-plantes. Par ailleurs, au sein d'une espèce, une grande diversité d'architecture peut exister entre variétés. C'est le cas par exemple chez le blé (voir partie 3.1). Dans une association variétale, il est possible d'avoir au sein d'une même parcelle des variétés différant fortement par leur architecture et donc un couvert fortement hétérogène (Fig I.4) à l'échelle locale.

Modèles architecturés

De nombreux modèles de culture décrivent la structure des couverts végétaux de manière intégrée (ex: LAI, porosité). C'est également souvent le cas des modèles épidémiologiques. Ces approches impliquent de considérer le couvert comme un milieu homogène et continu. Cette hypothèse permet de réduire la complexité des modèles. En revanche, elle peut poser problème dans le cas de couverts hétérogènes ou lorsque l'impact de l'architecture sur un processus est mal connu mais identifié comme important.

Certains modèles dits "architecturés" décrivent explicitement la structure des plantes qui composent les couverts végétaux. Ces modèles permettent d'effectuer des calculs de grandeurs physiques, comme par exemple l'interception de la lumière (Chelle & Andrieu, 2007) ou encore de la pluie (Bussière *et al.*, 2002). Par ailleurs ils permettent de rendre compte de l'agencement des organes dans des couverts complexes, par exemple des associations d'espèces (Barillot *et al.*, 2012). Ce type de modèle a été également utilisé pour étudier les relations entre architecture des couverts et maladies dans le cas de cultures monovariétales (Calonnec *et al.*, 2008; Robert *et al.*, 2008).



Figure I.4: Associations variétales de blé à architecture hétérogène. *L'association comporte des variétés hautes et basses qui forment deux couches distinctes d'épis. Les variétés sont facilement différenciables par leur taille et par leur aristation (présence de barbes). Les rectangles noirs indiquent des épis appartenant à quatre variétés différentes. Essai Wheatamix, INRA Versailles, 2015.*

Traits architecturaux ayant un impact sur la propagation des maladies

Il est assez difficile d'établir un lien direct entre un trait architectural d'une plante et les maladies. En revanche, des corrélations ont pu être mises en évidence entre maladie et deux principales caractéristiques de couvert : la hauteur et la densité.

La **hauteur** des plantes a été identifiée comme un facteur important pour plusieurs maladies. Chez le blé, la proximité des feuilles chez des variétés naines a conduit à des niveaux de septoriose plus élevés que chez des variétés de taille standard (Bahat, 1980). Par comparaison avec des variétés de blé hautes, des variétés basses ont donné lieu à des couverts plus denses, à une durée d'humectation plus longue et une plus forte sévérité de maladie causée par *Parastagonospora nodorum* (Scott *et al.*, 1985). Chez le riz, une sévérité plus faible de pourriture à sclérotés de la gaine (causée par *Rhizoctonia solani*) a été observée pour les plantes hautes par comparaison à des plantes basses (Willoquet *et al.*, 2012).

La **densité** des couverts a un impact sur plusieurs aspects du cycle du pathogène et peut être reliée négativement ou positivement au développement des maladies. Globalement, une forte densité de couvert semble le plus souvent favoriser le développement des maladies foliaires, probablement du fait de son impact sur le microclimat et la proximité des organes. Park (1993) a constaté une sévérité et une incidence plus forte de pourriture blanche (causée par *Sclerotinia sclerotiorum*) dans des couverts de haricots denses. Dans le cas du pathosystème pois - anthracnose (causée par *Mycosphaerella pinodes*), un LAI plus élevé au dessus des stipules malades a favorisé le développement de la maladie (Le May *et al.*, 2009). Chang *et al.* (2007) ont observé une forte sévérité d'ascochytose (causée par *Didymella rabiei*) dans des couverts de pois chiche denses. Cette observation a été mise en relation avec un microclimat humide et une interception de spores par un grand nombre de plantes. Dans le cas d'*Ascochyta fabae* de la féverole, un recours à l'irrigation a favorisé le développement végétal, avec une augmentation de la hauteur du couvert et de la densité de surface de certains étages foliaires, ce qui a eu pour conséquence un accroissement de la dispersion des spores par éclaboussement et de la durée d'humectation qui ont favorisé fortement la maladie (Huber, 1992).

Les impacts de la densité sur la dispersion sont divers (voir partie 2.2) et peuvent avoir des conséquences variables. Ainsi, une plus grande distance entre plantes pourrait limiter le passage de spores dispersées sur de courtes distances d'une plante à l'autre. C'est le principe de l'effet densité en association variétale. Par ailleurs, une forte densité donne lieu à une forte interception de spores par les plantes (et donc potentiellement plus symptômes de maladie). C'est le principe de l'effet barrière dans les associations variétales, où les plantes résistantes jouent un rôle de "piège à spores", protégeant ainsi les plantes sensibles. La densité a également un impact sur les gradients de dispersion qui a été observée dans des expérimentations en conditions contrôlées (Schoeny *et al.*, 2008; Madden & Boudreau, 1997; Yang & Madden, 1993). Dans le cas d'une source d'inoculum localisée (cas de maladies à foyer), une forte densité donne lieu à une réduction des distances de dispersion.

2.2 Dispersion des agents pathogènes

La dispersion est une étape essentielle dans la propagation d'une maladie. Il existe plusieurs modes de dispersion des maladies (McCartney *et al.*, 2006). Les modes de dispersion d'agents pathogènes sont majoritairement éolien ou pluvial. Les associations variétales ont montré leur efficacité pour la maîtrise de plusieurs maladies à dispersion éolienne telles que les rouilles et l'oïdium des céréales (de Vallavieille-Pope, 2004). Les résultats expérimentaux et les connaissances concernant le cas des maladies à dispersion pluviale sont beaucoup plus restreintes, et cela malgré la diversité, le nombre et l'importance des maladies concernées (Tab I.4). Dans le cas des associations variétales, la dispersion est impliquée dans des effets donnant lieu à des réductions de propagation des maladies (voir partie 1.2). Nous avons vu précédemment que l'efficacité des associations variétales dépendait de l'échelle spatiale relative de la dispersion et de l'hôte (Fig I.2). Les spores dispersées par le vent peuvent parcourir des distances relativement longues et sont donc susceptibles de rencontrer un grand nombre de plantes. Dans le cas des associations variétales, cela favorise l'apparition d'effets mélanges liés à la diversité génétique des plantes. En revanche, la dispersion pluviale (Huber *et al.*, 2006) a lieu à courte distance. Par ailleurs, la structure du milieu de dispersion à une échelle locale et donc l'architecture du couvert est un facteur important pour ce mode de dispersion.

Dans cette partie, nous présenterons principalement la dispersion pluviale, en particulier la dispersion de spores par éclaboussement. Nous exposerons tout d'abord les mécanismes de dispersion pluviale ainsi que leurs différentes étapes. Nous verrons ensuite quelles sont les méthodes permettant d'étudier et de mesurer ce phénomène ainsi que les approches de modélisation possibles.

Table I.4: Exemples de pathosystèmes concernés par la dispersion pluviale

Hôte	Pathogène	Maladie	Référence
céréales	<i>Fusarium spp.</i>	fusariose	Jenkinson & Parry (1994); Hörberg Mirjani (2002)
blé	<i>Pseudocercospora herpotrichoides</i>	piétin-verse	Soleimani <i>et al.</i> (1996)
blé	<i>Zymoseptoria tritici</i>	septoriose	Bannon & Cooke (1998)
blé, maïs	<i>Gibberella zeae</i>	fusariose	Paul <i>et al.</i> (2004)
orge	<i>Rhynchosporium secalis</i>	maladie des tâches brunes	Fitt <i>et al.</i> (1988)
colza	<i>Leptopshaeria maculans</i>	nécrose du collet	Travadon <i>et al.</i> (2007)
	<i>Pyrenopeziza brassicae</i>	cylindrosporiose	Evans <i>et al.</i> (2003)
apiacées (cumin, carotte)	<i>Mycocentrospora acerina</i>	pourriture à Mycocentrospora	Evenhuis <i>et al.</i> (1997)
pois	<i>Mycosphaerella pinodes</i>	anthracnose	Schoeny <i>et al.</i> (2008)
igname	<i>Colletotrichum gloeosporioides</i>	anthracnose	Penet <i>et al.</i> (2014)
fraise	<i>Colletotrichum spp.</i>	anthracnose	Madden & Boudreau (1997); Ntahimpera <i>et al.</i> (1999b)
agrumes	<i>Phyllosticta citricarpa</i>	maladie des tâches noires des agrumes	Perryman <i>et al.</i> (2014)
cacaoyer	<i>Phytophthora megakarya</i>	pourriture brune des cabosses	Ndombè-Nkeng <i>et al.</i> (2009)

Mécanismes de dispersion pluviale de spores

Généralement les spores ou bactéries dispersées par éclaboussement sont produites dans un mucilage qui empêche la dispersion par le vent seul. Le mucilage, constitué de protéines et de sucres, absorbe l'eau et gonfle lorsque l'humidité est forte. Dans le cas de champignons produisant des pycnidiospores (cas de *Zymoseptoria tritici*), ce gonflement conduit à l'apparition de cirrhes. Le mucilage se dissout en présence d'eau libre et forme une suspension de spores à la surface de la plante (Fitt *et al.*, 1989). Cette suspension se répartit à la surface des organes de manière plus ou moins continue selon la mouillabilité des organes : elle est par exemple continue sur la féverole (feuilles plutôt hydrophiles) mais discontinue sur les céréales (feuilles plutôt hydrophobes) selon Rapilly (1991).

Les différentes interactions entre la pluie et le couvert (Fig I.5) peuvent donner lieu à un transfert de spores dans le couvert. Nous considérerons ici que l'éclaboussement est un mécanisme central pour la propagation des maladies à dispersion pluviale (Madden, 1997). Dans le cas de la septoriose, il est un facteur important de transfert de spores des feuilles malades (généralement plus basses) vers les feuilles saines (généralement plus hautes), même si des transferts de spores peuvent avoir lieu sans éclaboussement, par exemple par contact entre feuilles saines et malades, en présence de vent ou en cas de pluies fines (Lovell *et al.*, 2004b).

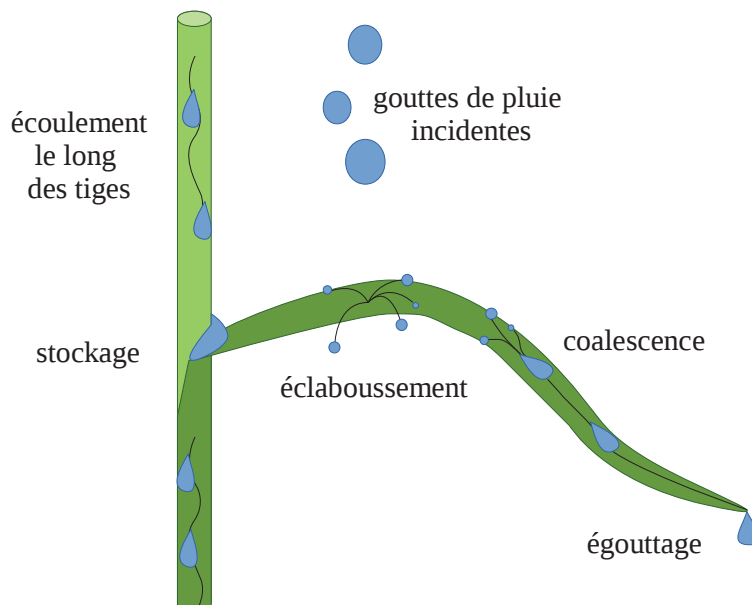


Figure I.5: *Mécanismes d'interaction entre l'eau de pluie liquide et les plantes.* L'éclatement des gouttes de pluie incidentes au contact des surfaces végétales produit des gouttelettes susceptibles de transporter des spores. Le stockage d'eau liquide dans le couvert végétal peut modifier le bilan énergétique et donc le microclimat. Les gouttes gravitaires formées par égouttage peuvent contribuer à la dispersion de particules lors de leur chute sur des débris foliaires ou au sol. Elles peuvent également lessiver une partie des spores présentes à la surface des feuilles. Adapté de Saint-Jean (2003).

Les grandes étapes de la dispersion par éclaboussement sont présentées dans la figure I.6. La première étape est l'interception d'une goutte de pluie par une surface végétale à la surface de laquelle des lésions porteuses de spores adaptées à ce mode de dispersion (mucilage) sont présentes. Cette interception donne lieu à une production de gouttelettes d'éclaboussement qui sont transportées dans le couvert et peuvent être interceptées par l'un de ses éléments. Nous détaillerons ci-dessous ces différentes étapes en soulignant notamment le rôle que peut jouer l'architecture du couvert dans les processus décrits.

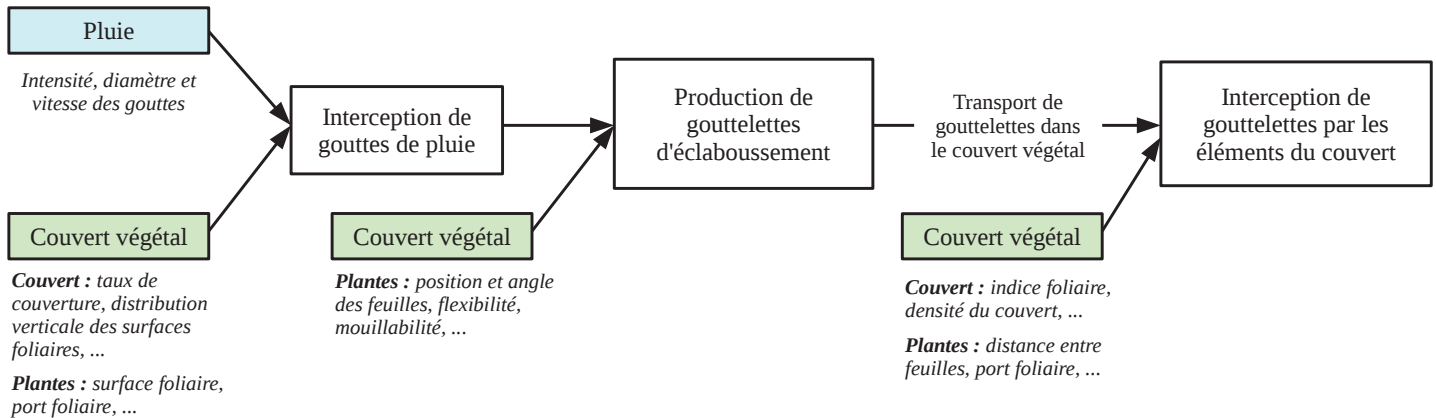


Figure I.6: Mécanismes de dispersion par éclaboussement de spores d'agents pathogènes. *Les spores présentes à la surface des surfaces végétales peuvent être transportées dans des gouttelettes d'éclaboussement. Les caractéristiques du couvert, des plantes et de la pluie ayant un impact sur les processus décrits sont indiquées en italiques.*

L'**interception de la pluie** par un couvert dépend de son taux de couverture qui correspond à la surface de couvert projetée au sol. Cette variable est souvent utilisée dans des modèles d'interception de pluie par des couverts végétaux (van Dijk & Bruijnzeel, 2001). Le taux de couverture dépend fortement de l'indice foliaire du couvert mais également de traits architecturaux moins étudiés tels que la distance entre talles, l'inclinaison des axes et le port foliaire (Abichou, 2016). Par ailleurs, la distribution verticale des surfaces foliaires détermine la distribution des gouttes interceptées dans les couverts (Calder, 1996b).

Différents mécanismes peuvent être à l'origine de la **production de gouttelettes d'éclaboussement** pouvant potentiellement transporter des spores (Fig I.7). Le mécanisme le plus décrit dans la littérature est celui résultant de l'impact d'une goutte sur un film d'eau présent à la surface d'une feuille qui conduit à la formation d'un éclaboussement en couronne (Fitt *et al.*, 1989). L'éclaboussement peut ainsi avoir lieu rapidement, avant que l'impact de la goutte n'entraîne un mouvement de la feuille. En revanche, des gouttelettes peuvent également être produites de manière plus indirecte. C'est le cas lorsque la goutte incidente donne lieu à un mouvement de la feuille qui provoque le fractionnement et l'éjection de l'eau présente à la surface de la feuille (Gilet & Bourouiba, 2014). Dans ce cas, la flexibilité de la feuille peut jouer un rôle important.

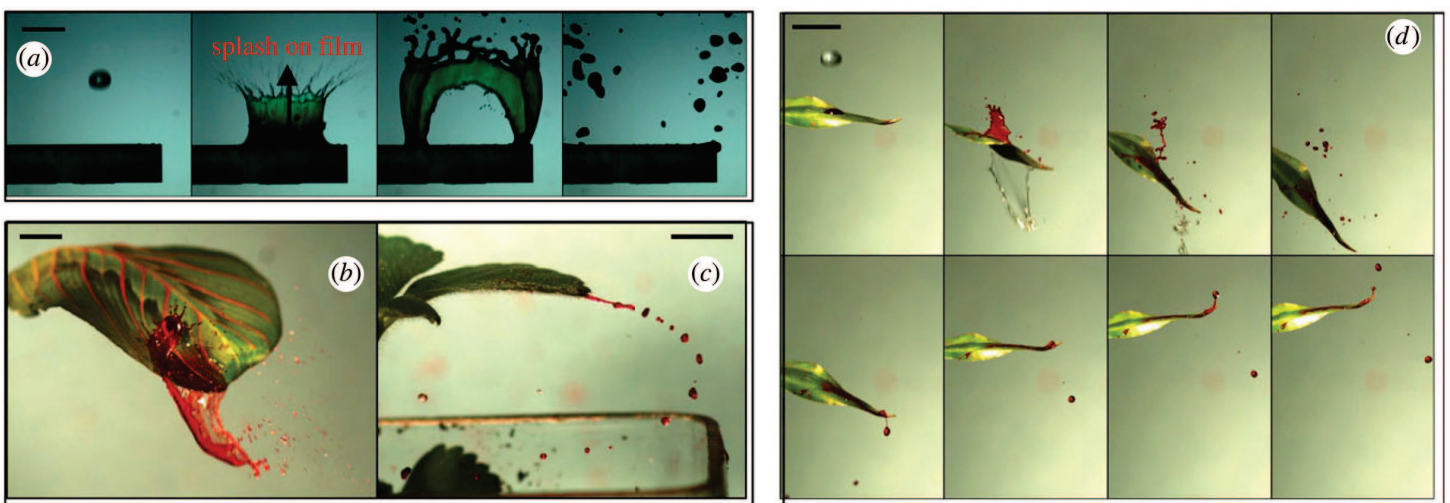


Figure I.7: Mécanismes de production de gouttelettes d'éclaboussement (Gilet & Bourouiba, 2015). Éjection de gouttelettes contaminées (en rouge) provoquées par l'impact d'une goutte sur (a) un film liquide vert, (b) sur une feuille de plante ornementale (*Maranta*), (c) une feuille de fraisier, (d) une feuille de bambou. Dans les images (b-d), une goutte contenant un colorant rouge est initialement placée proche du point d'impact. Échelle (segments horizontaux) : 1 cm.

La formation de gouttelettes d'éclaboussement a lieu si les gouttes possèdent une énergie cinétique suffisante, c'est à dire un diamètre et une vitesse suffisante. Le pouvoir éclaboussant d'une pluie peut ainsi être estimé à partir des propriétés physiques des gouttes, telles que l'énergie cinétique (Lovell *et al.*, 2002) ou le nombre de Weber (Saint-Jean *et al.*, 2006). Dans la nature, les pluies sont constituées de gouttes de diamètres variés. On décrit généralement les types de pluies sous forme de distribution de diamètres de gouttes (Ulbrich, 1983; Marshall & Palmer, 1948). Ainsi, pour une même hauteur de pluie, une pluie d'orage comportant une plus grande proportion des gouttes d'un diamètre élevé aura un pouvoir éclaboussant supérieur à celui d'une pluie stratiforme, caractérisée par un diamètre moyen de goutte plus faible.

La distribution de taille des gouttelettes dépend de la taille des gouttes incidentes. La taille des gouttelettes conditionne en partie la quantité de spores qu'elles peuvent transporter

(Huber *et al.*, 1996). Ainsi, les gouttes de pluie incidentes plus grosses dispersent davantage de spores que les plus petites (Geagea *et al.*, 2000). L'éclaboussement dépend également des caractéristiques de la surface d'impact (Huber *et al.*, 1997; Ntahimpera *et al.*, 1999a) telles que l'inclinaison, la présence d'eau à la surface, le caractère hydrophile ou hydrophobe des feuilles.

Après leur formation, **les gouttelettes sont transportées dans le couvert**. Leur trajectoire dépend de leurs propriétés physiques, notamment de leur vitesse, de leur diamètre et de leur angle d'éjection (Saint-Jean, 2003). Ainsi la distance de dispersion verticale des gouttelettes augmente avec le diamètre des gouttes de pluie incidentes (Perryman *et al.*, 2014; Geagea *et al.*, 2000; Shaw, 1991b).

Assez peu d'informations sont disponibles sur l'impact de la structure des couverts végétaux sur la dispersion par éclaboussement. Des différences de gradients de dispersion par éclaboussement ont été observées en conditions contrôlées selon la densité des couverts végétaux (Schoeny *et al.*, 2008; Madden & Boudreau, 1997; Yang & Madden, 1993). Dans le cas de la septoriose, la distance entre organes ainsi que la hauteur ont été identifiées comme des facteurs impactant fortement la sévérité de maladie (voir partie 3.2), notamment via des effets liés à la dispersion de spores par éclaboussement.

Méthodes d'étude de la dispersion

Différentes méthodes permettent d'étudier la dispersion par éclaboussement au champ. Lorsque le délai entre l'interception de spores et l'apparition des symptômes (période de latence) est court, la dispersion peut être étudiée directement à partir des symptômes. En revanche, dans le cas de maladies à période de latence longues telles que la septoriose du blé (voir partie 3.2), il est souvent difficile d'établir un lien entre un évènement de dispersion spécifique et les symptômes qui en résultent. En effet, dans la période qui sépare la dispersion et l'apparition de nouveaux symptômes, un ou plusieurs évènement(s) de dispersion peu(ven)t avoir lieu. Une relation directe entre dispersion et maladie résultante ne peut donc être établie facilement que pour des évènements pluvieux suffisamment isolés. L'utilisation de protocoles spécifiques, permettant d'étudier plus directement la dispersion des spores, est donc utile dans ce cas. Par exemple, des méthodes de piégeage de spores permettent de mesurer des flux de spores au sein de couverts. Dans le cas des maladies dispersées par éclaboussement, il peut s'agir par exemple de récipients (Paul *et al.*, 2004; Bannon & Cooke, 1998) ou de lames de microscope placées au sein des couverts (Gigot, 2013; Fitt *et al.*, 1988). L'utilisation de ces dispositifs est contraignante car ils doivent rester en place le moins longtemps possible avant et après la pluie de manière à limiter le dépôt de particules autres que les spores que l'on cherche à étudier. Une fois les spores piégées, une quantification ou un comptage des spores est nécessaire. Ce dernier peut-être effectué visuellement ou grâce à des méthodes d'analyse d'image spécifiques (Saint-Jean *et al.*, 2005).

Des dispositifs spécifiques permettent d'étudier la dispersion des pathogènes en conditions contrôlées et ainsi de décorrélérer certains mécanismes. Les simulateurs de pluie (Geagea *et al.*, 2000; Fitt *et al.*, 1986) permettent d'obtenir des pluies artificielles avec des diamètres de gouttes calibrées. Une hauteur de chute élevée (de l'ordre d'une dizaine de mètres) permet

d'atteindre une vitesse proche de la vitesse terminale et une énergie cinétique permettant l'éclaboussement. Ces dispositifs permettent d'étudier les relations entre les caractéristiques de pluie et l'éclaboussement (Madden *et al.*, 1996). Dans le cas de maladies à période de latence longue telles que la septoriose du blé, des expérimentations en conditions contrôlées permettent d'établir un lien entre un évènement de dispersion et ses conséquences en termes de symptômes de maladie. En effet, il est possible d'inoculer des plantes saines et d'avoir la certitude qu'aucun autre évènement de dispersion n'aura lieu pendant la période de latence.

Par ailleurs, la modélisation peut-être un outil particulièrement intéressant car elle permet d'accéder à des variables difficiles à mesurer (par exemple un nombre de gouttelettes interceptées à l'échelle de la feuille), d'explorer des mécanismes physiques et par exemple leur lien avec l'architecture. Les modèles empiriques (Gregory, 1968; Lambert *et al.*, 1980) ont l'avantage d'être relativement simples, mais sont principalement descriptifs et peuvent dépendre des conditions pour lesquelles ils ont été développés. A l'inverse, les modèles mécanistes (Yang *et al.*, 1991a; Pielaat *et al.*, 1998) sont souvent plus complexes mais en théorie plus facilement adaptables à des conditions d'utilisation variées.

La structure des couverts est rarement prise en compte dans les modèles de dispersion. Dans le cas d'un modèle épidémique de septoriose du blé en culture monovariétale (Robert *et al.*, 2008), la dispersion est décrite en deux dimensions. Dans le cas de la dispersion de la septoriose dans des couverts en associations variétales, l'hétérogénéité 3D du couvert végétal pourrait jouer un rôle. Ainsi, l'hétérogénéité verticale a un impact sur la propagation de la septoriose (du bas vers le haut) et l'hétérogénéité horizontale (liée à la présence de plantes de niveaux de résistance différents côte à côte) est un facteur déterminant dans le cas des associations variétales. Le modèle de transfert d'eau par éclaboussement proposé par Saint-Jean *et al.* (2004) décrit de manière explicite des étapes de dispersion mentionnées précédemment et notamment les trajectoires de gouttelettes éclaboussées dans une structure en 3 dimensions. Cette approche permet de calculer d'évaluer l'impact de l'architecture sur la dispersion, même dans le cas de couverts très hétérogènes.

2.3 Microclimat

L'architecture peut avoir un impact sur le microclimat et notamment sur des facteurs ayant des conséquences pour les pathogènes tels que la lumière, la température, l'humidité et la durée d'humectation. Par exemple, la température et la durée d'humectation ont un impact sur la sévérité de la septoriose du blé (Fig I.8).

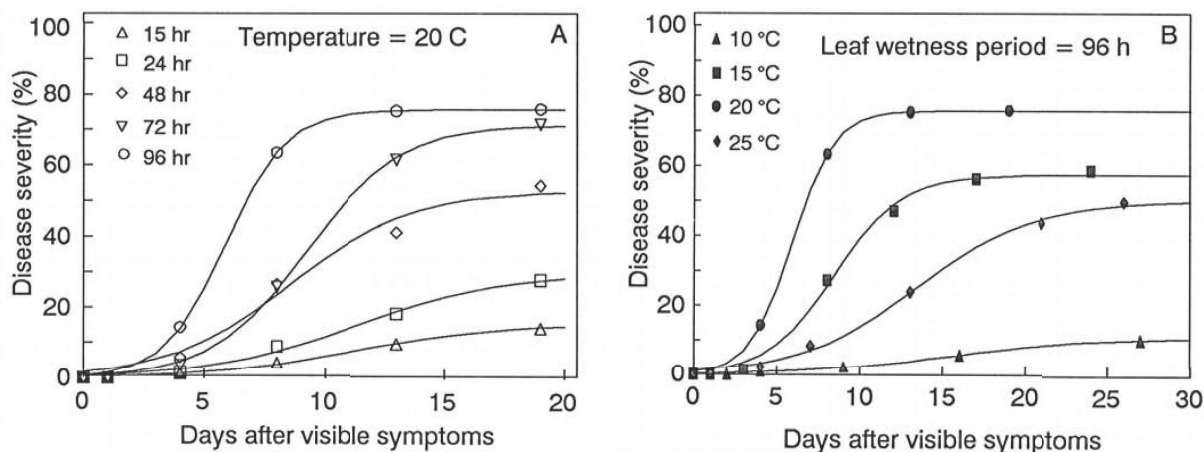


Figure I.8: Impact de la température et la durée d'humectation sur la sévérité de septoriose (Magboul *et al.*, 1992) Progression de la septoriose du blé en conditions contrôlées (A) à une température d'infection fixe de 20°C pour différentes durées d'humectation et (B) pour une durée d'humectation fixe de 96 heures pour différentes températures d'infection. Les symboles sur les graphes indiquent les différentes périodes de durée d'humectation et les différentes températures d'infection pour (A) et (B), respectivement.

Lumière

La lumière joue un rôle important dans le microclimat d'un couvert végétal. En effet, le rayonnement est un terme essentiel du bilan d'énergie et peut donc avoir un impact sur la température et l'humidité. Des calculs d'interception de la lumière au sein d'un couvert végétal peuvent ainsi être utilisés pour estimer d'autres variables microclimatiques telles que la température (Saudreau *et al.*, 2011, 2013).

Par ailleurs, la lumière a un effet variable sur les pathogènes. Le rayonnement solaire a un impact sur la survie des spores (Aylor & Sanogo, 1997; Ulevicius *et al.*, 2004). L'ombrage est favorable au développement du mildiou de la vigne, causé par *Erysiphe necator* (Willoquet *et al.*, 1996). Une faible intensité lumineuse peut donner lieu à une prédisposition des tissus végétaux au développement des microorganismes chez la tomate (Shafia *et al.*, 2001). Chez la rouille jaune du blé, l'efficacité d'infection augmente avec la quantité de lumière reçue par la plante avant infection (de Vallavieille-Pope *et al.*, 2002). Dans le cas de la septoriose, la lumière a un impact négatif au début du processus d'infection mais positif dans la suite du processus (Shaw, 1991a).

Température

La température est un facteur essentiel pour de nombreux phénomènes biologiques et notamment pour le développement des pathogènes. Par exemple, la période de latence de *Zymoseptoria tritici* dépend fortement de la température (Fig I.9).

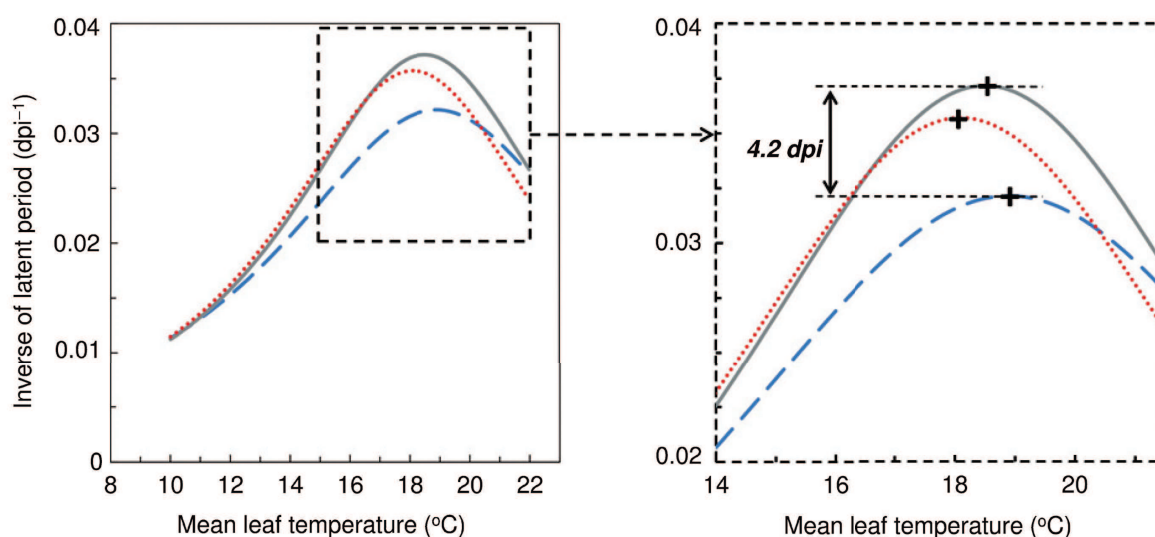


Figure I.9: Impact de la température sur la période de latence de la septoriose du blé (Bernard *et al.*, 2013) Courbe de performance thermique de trois isolats infectant des feuilles de blés. La période de latence est le nombre de jours post-inoculation (dpi) nécessaires pour atteindre 37 % de la surface sporulante finale. Les + indiquent les températures de feuille optimales pour chaque isolat.

La température au sein de couverts végétaux peut varier fortement, notamment selon la hauteur considérée et selon le climat extérieur. Des températures plus fraîches ont été mesurées pendant la journée dans le bas de couverts de sorgho (Graser *et al.*, 1987) et de maïs. Chez le quinoa, des couverts hétérogènes donnent lieu à des températures plus douces au niveau des plantes les plus basses et réduisent les risques de gel radiatif (Winkel *et al.*, 2009). Par simulation, les auteurs ont observé un lien entre la différence de température entre plantes hautes et plantes basses et des caractéristiques de couverts telles que la hauteur et la surface foliaire.

Humidité et durée d'humectation

L'humidité joue un rôle important dans le développement des pathogènes. Elle peut être nécessaire pour la libération des spores. Dans le cas de la septoriose, la contamination est dépendante de l'eau libre ou d'une humidité à saturation mais l'incubation, la latence et l'extension des surfaces sporulantes n'exigent qu'une humidité relative élevée (Rapilly, 1991).

La durée d'humectation est une variable importante en phytopathologie (Huber & Gillespie, 1992; Rowlandson *et al.*, 2015) et peut être modulée par la structure des couverts. La durée d'humectation peut varier fortement au sein d'un couvert. Par exemple, Sentelhas *et al.* (2005) ont mesuré des durées d'humectation plus longues dans la partie supérieure des couverts qu'à leurs bases. Une réduction de la circulation d'air dans les couverts denses peut donner lieu à des durées d'humectation prolongées (Rowlandson *et al.*, 2015). Par exemple, Monteiro *et al.* (2006) ont observé un lien entre la densité de couvert de coton et la durée d'humectation. Cappaert (1990) a observé des durées d'humectation proportionnelles au LAI dans des couverts de pomme de terre de différentes densités et à différents stades.

Des durées d'humectation plus longues ont été mesurées dans des couverts denses de haricot (Deshpande *et al.*, 1995) avec un impact sur la pourriture blanche (causée par *Sclerotinia sclerotiorum*). Scott *et al.* (1985) ont observé une relation négative entre la hauteur de plante de 10 lignées quasi isogéniques, la durée d'humectation et la sévérité causée par *Parastagonospora nodorum*.

Conclusion : Intérêt de l'architecture dans la gestion des maladies

Au sein d'une espèce l'architecture des couverts végétaux peut varier selon la variété et le mode de culture. Dans le cas des associations variétales, l'homogénéité du couvert dépend du degré de proximité morphologique entre variétés associées. L'architecture des couverts peut avoir différents impacts sur les maladies des plantes. Par exemple, dans le cas de la dispersion pluviale, la structure du couvert a un impact sur l'interception de gouttes de pluie et la trajectoire des gouttelettes d'éclaboussement transportant des spores. La structure du couvert contribue également à déterminer le microclimat. Par exemple l'impact de la densité d'un couvert sur l'humidité peut moduler fortement les épidémies. La densité, la hauteur et la distribution verticale des surfaces foliaires peuvent ainsi avoir un impact à la fois sur le microclimat et la dispersion pluviale de spores. Ces caractéristiques de couverts pourraient être modulées lors de la constitution d'associations variétales et ainsi potentiellement contribuer à amplifier les effets de réduction de la propagation des maladies résultant des différences de niveau de résistance entre les variétés composant l'association.

3 Cas d'étude : le pathosystème blé - septoriose

Le blé tendre (*Triticum aestivum*, famille des Poacées) est l'une des principales cultures à l'échelle mondiale et joue un rôle essentiel dans l'alimentation humaine (Shewry & Hey, 2015). La production mondiale a été de 750 millions de tonnes en 2016 (FAO, 2016). En France, le blé est la céréale la plus cultivée, avec par exemple une production de 37 millions de tonnes en 2014 sur plus de 5 millions d'hectares (Agreste, 2016).

La septoriose du blé (Orton *et al.*, 2011), causée par *Zymoseptoria tritici*, a été identifiée comme la maladie ayant le plus d'impact sur le rendement du blé dans les pays européens ayant une production intensive (Jørgensen *et al.*, 2014). La gestion de cette maladie est assurée principalement par l'utilisation de fongicides et de variétés partiellement résistantes. Cependant la lutte contre cette maladie est complexe du fait d'une forte capacité d'adaptation du pathogène qui la cause (voir partie 3.2). L'utilisation de méthodes de lutte complémentaires, telles que par exemple les associations variétales, pourrait permettre de préserver l'efficacité des moyens de lutte actuels et de limiter l'utilisation de fongicides.

3.1 Le blé

La plante de blé adulte comporte généralement plusieurs axes. Le nombre d'axes par plante (généralement de 2 à 6) peut varier selon la variété et selon les conditions environnementales. Le tallage est un facteur important de plasticité qui joue un rôle dans les mécanismes de compensation observés en association variétale (voir partie 1). Chaque axe comprend une partie végétative (la tige et les feuilles), une partie reproductive (épi) et un système racinaire (Fig I.10.a). Chaque axe peut se diviser en plusieurs phytomères (Fig I.10.b) constitués d'un noeud, d'un entre-noeud, d'une gaine et d'un limbe. Le limbe et la gaine constituent la feuille et sont séparés par une ligule. La ligule sert de repère pour la mesure de la hauteur d'insertion des feuilles qui correspond à la distance entre le sol et la ligule de chaque feuille.

Au début du cycle de développement, l'axe principal de la plante se développe jusqu'au début du tallage qui correspond à l'apparition des ramifications ou talles. Le tallage s'achève en général au plus tard au début de la montaison qui correspond à l'allongement des tiges. Cette étape se termine par l'élongation du pédoncule qui provoque l'émergence de l'épi ou épiaison et qui marque le début de la phase reproductive. À floraison, les organes ont atteint leur taille définitive et il n'y a plus de nouveaux organes qui se développent. On peut donc considérer qu'à ce stade du cycle de développement du blé la structure des plantes et des couverts évolue très peu par rapport aux étapes précédentes. Il est à noter cependant qu'à cette période, la sénescence des feuilles progresse et que le port foliaire se modifie (Abichou, 2016).

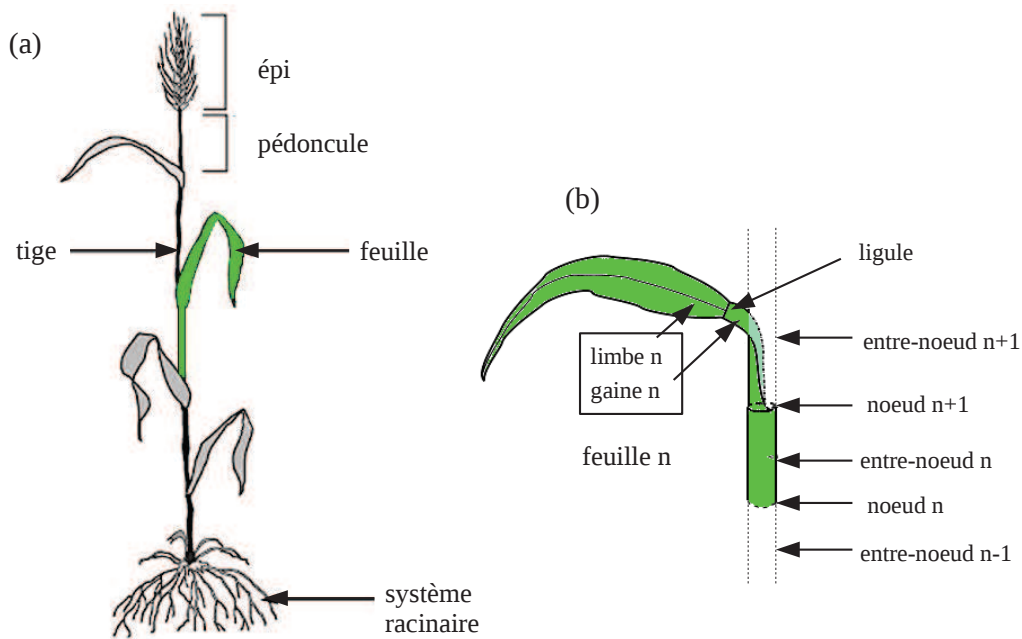


Figure I.10: Structure d'une talle de blé au stade floraison. Structure d'une talle (a) et d'un phytomère (b)

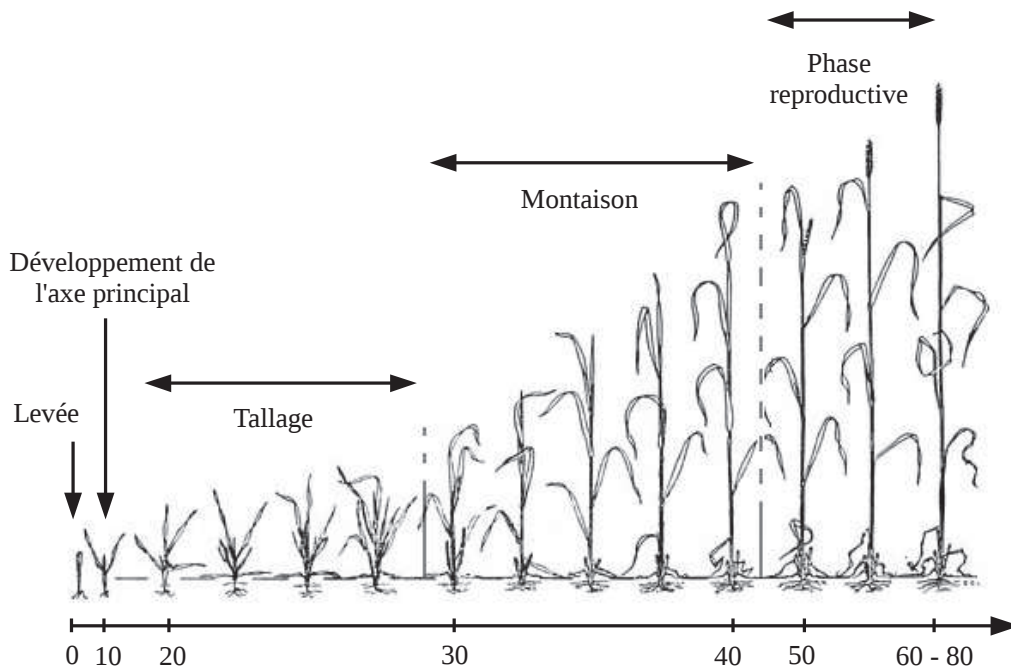


Figure I.11: Cycle de développement du blé. Les nombres indiquent les principaux stades de croissance selon l'échelle proposée par Zadoks et al. (1974) : 0 - germination, 10 - croissance de la plantule, 20 - tallage, 30 - montaison, 40 - gonflement, 50 - épiaison, 60 - floraison, 80 - maturation des grains

Durant le XX^e siècle, la sélection génétique chez le blé a visé principalement à augmenter la quantité et la qualité de la production. L'augmentation de rendement s'est accompagnée de changements morphologiques (Ormoli *et al.*, 2015), probablement liés en partie à l'utilisation d'intrants. Par exemple une forte réduction de la taille des plantes a conduit à une réduction de la sensibilité à la verse. En agriculture biologique, où la compétition des plantes vis à vis des adventices est un critère de choix important (Wolfe *et al.*, 2008), certains critères morphologiques peu présents chez les variétés utilisées en agriculture conventionnelle sont recherchés. Par exemple, des traits tels qu'une hauteur élevée des plantes, une forte capacité de tallage ou encore un port foliaire planophile contribuent à un fort taux de couverture par la culture et donc à la capacité de compétition vis à vis des adventices des cultures (Huel & Hucl, 1996). Malgré une forte tendance d'homogénéisation et de réduction de la diversité génétique cultivée chez le blé (Bonnin *et al.*, 2014), une meilleure valorisation de cette diversité pourrait apporter des perspectives d'adaptation à des conditions environnementales imprévisibles et potentiellement défavorables dans un contexte de changements globaux (Brisson *et al.*, 2010), via la conception de systèmes de culture plus résilients (Lamichhane *et al.*, 2015).



Figure I.12: *Diversité architecturale des variétés chez le blé.* Les micro-parcelles sont séparées par des bandes de triticale (a) visant à limiter la propagation de maladies aériennes d'une micro-parcelle à l'autre. Le triticale, d'une hauteur approximative de 90 cm, peut servir de repère pour comparer les variétés de blé en termes de hauteur. Les variétés les plus hautes dépassent le triticale (b), les plus basses atteignent deux tiers de sa hauteur (c). On peut également distinguer des différences de couleur, de taille de feuilles et de port foliaire. Les variétés basses à port dressé laissent les inter-rangs plus visibles (d). Essai Wheatamix, INRA Versailles, 2015.

3.2 La septoriose du blé

La septoriose du blé est une maladie foliaire du blé causée par *Zymoseptoria tritici* (anciennement *Mycosphaerella graminicola*). *Z. tritici* un champignon ascomycète filamenteux, propagé à la fois par des spores sexuées (ascospores) et asexuées (pycnidiospores) qui sont dispersées respectivement par le vent et par la pluie (Fig I.13). La source principale d'inoculum primaire est constituée d'ascospores qui infectent la culture à l'automne (Suffert *et al.*, 2011; Morais *et al.*, 2016). Les pycnidiospores interviennent dans la phase épidémique qui a lieu principalement au printemps et au début de l'été.

Lorsqu'une spore est interceptée par une feuille, l'infection a lieu si des conditions favorables sont réunies, notamment d'un point de vue microclimatique (Shaw, 1990, 1991a) (voir partie 2.3). L'infection est suivie par une phase asymptomatique (période de latence). Cette période relativement longue dure de 250 à 300°C jours, soit de 11 à 42 jours, selon les conditions environnementales (Lovell *et al.*, 2004a; Bernard *et al.*, 2013). La mise en place des structures reproductrices (pycnides) coïncide avec une intensification du développement du champignon qui conduit à la destruction des tissus hôtes (phase nécrotrophe). Les symptômes se présentent sous la forme de lésions nécrotiques contenant des pycnides sombres qui apparaissent au moment de la sporulation (Fig I.14). Les pycnidiospores produites dans les pycnides sont libérées dans des cirrhes lorsque l'humidité est suffisamment élevée et peuvent ensuite être dispersées sous l'action de la pluie (voir partie 2.2).

Lien entre architecture et septoriose

Certains traits architecturaux peuvent contribuer à un "échappement" vis à vis de la septoriose (Brown *et al.*, 2015). Par exemple, la distance entre feuilles est un critère important dans le cas des maladies dispersées par éclaboussement (voir partie 2.2). Une faible distance entre feuilles facilite le transfert de spores entre feuilles et notamment d'une feuille malade à une feuille saine, c'est l'effet "échelle". Bahat (1980) a observé que la progression verticale de la septoriose était affectée par la distance entre feuilles : les couverts de blé nains étaient infectés plus précocement que les autres. Garin (2015) a rapporté une sévérité supérieure pour une variété naine par rapport à des variétés de hauteur "standard", issues de lignées quasi-isogéniques. Cette observation a été attribuée à une différence de distance entre feuilles. Lovell *et al.* (1997) ont également souligné l'importance de la distance entre organes dans le cas de la septoriose. Par exemple, ces auteurs ont identifié une période de risque correspondant à la période pendant laquelle la base de la feuille drapeau se situe en dessous de la pointe de la feuille 4. Par ailleurs, Arraiano *et al.* (2009) ont mis en évidence une relation entre une hauteur élevée de la plante et une réduction de sévérité de septoriose. D'autres auteurs ont constaté que des plantes hautes étaient moins attaquées par *Z. tritici* (Tavella, 1978; Danon, 1982; Camacho-Casas *et al.*, 1995; Simón *et al.*, 2005).

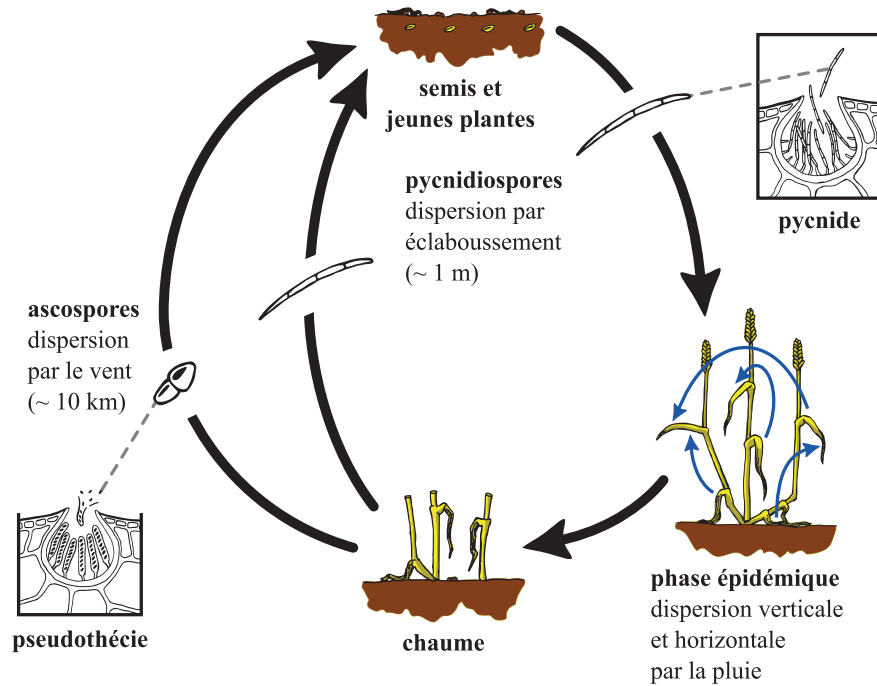


Figure I.13: Cycle biologique de la septoriose du blé. *Les ascospores, issues de la reproduction sexuée, sont produites dans des pseudothécies. Les pycnidiospores, issues de la reproduction asexuée, sont produites dans des pycnides (Gigot, 2013).*

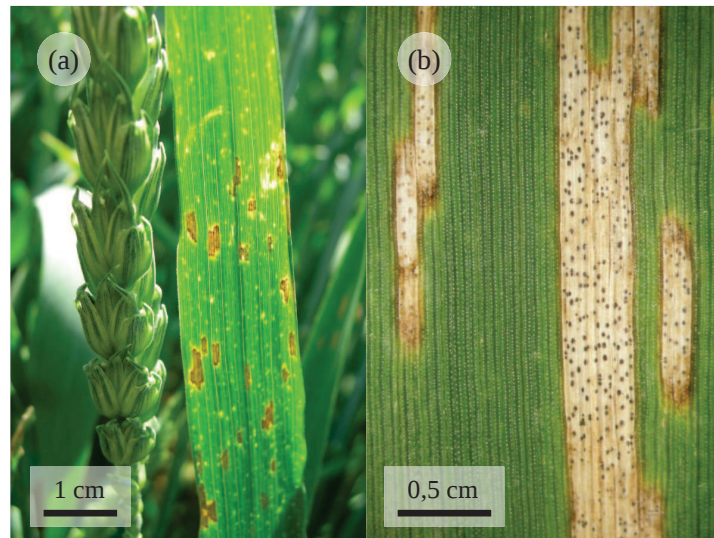


Figure I.14: Symptômes de septoriose du blé. *Feuille drapeau de blé (feuille la plus haute) présentant des lésions de septoriose (a) et lésions sporulantes à la surface d'une feuille de blé, les points sombres sont des pycnides (Gigot, 2013)*

Moyens de lutte

La gestion de la septoriose repose sur l'utilisation combinée de fongicides (Torriani *et al.*, 2015) et de variétés résistantes (Brown *et al.*, 2015). Cependant ces deux moyens de lutte sont d'une efficacité imparfaite. En effet, la fréquence relativement élevée de reproduction sexuée de *Z. tritici* (Cowger *et al.*, 2008) donne lieu à des niveaux de diversité génétique élevés (Zhan *et al.*, 2003) qui permettent une adaptation rapide à de nouvelles forces de sélection telles que des variétés résistantes ou des fongicides. Par ailleurs, la reproduction asexuée permet une propagation rapide des génotypes adaptés à une situation particulière. Ceci est particulièrement avantageux lorsque le niveau de diversité génétique de l'hôte est faible (Orton *et al.*, 2011) ou lorsqu'un fongicide est utilisé de manière fréquente. Ces caractéristiques expliquent l'importance de la septoriose ainsi que les difficultés dans la préservation des moyens de lutte pérennes.

Le blé possède deux grands types de résistance à la septoriose. Les résistances qualitatives (21 gènes de résistance majeurs décrits) reposent pour la plupart sur des relations gène pour gène. Ce type de résistance peut avoir un effet fort sur les pathogènes, mais semble peu efficace contre *Z. tritici* et peu durable (Brown *et al.*, 2015). Des contournements rapides de ce type de résistance ont été observés, par exemple dans le cas de la variété Gene (Cowger *et al.*, 2000) dans les années 90. En revanche, les résistances les plus utilisées en sélection sont quantitatives et donnent lieu à des résistances partielles, contrôlées par plusieurs gènes (89 régions du génome portant des QTL de résistance ont été identifiées), partiellement efficaces mais plus durables (érosion des résistantes plus lente) que les résistances qualitatives (Brown *et al.*, 2015).

Actuellement la septoriose est principalement contrôlée par des inhibiteurs de la succinate déshydrogénase (SDHI) qui joue un rôle dans la respiration cellulaire, les inhibiteurs de la déméthylation (DMI) qui impactent la synthèse des stérols, et des fongicides multisites tels que le chlorothalonil (Torriani *et al.*, 2015). Le recours aux fongicides pose problème du fait du coût important pour les agriculteurs et des impacts sur l'environnement. Par ailleurs, des pertes d'efficacité de fongicides ont été observées, par exemple dans le cas des strobilurines ou inhibiteurs externes de la quinone (QoI) (Torriani *et al.*, 2009).

L'usage de différents leviers en complément des techniques actuelles paraît ainsi être une perspective intéressante. Par exemple, le recours à des associations de variétés différant par leurs gènes de résistances ou leur niveau de résistance pourrait permettre de ralentir des contournements de résistance. D'autre part, la mise en œuvre de mécanismes physiques liés à l'architecture des plantes, par exemple l'utilisation de plantes hautes, pourrait permettre de réduire l'interception de spores par les feuilles supérieures et donc les niveaux de maladie sur ces feuilles essentielles dans l'élaboration du rendement. L'utilisation conjointe de différents moyens de gestion pourrait ainsi permettre de limiter l'usage de pesticides et de préserver l'efficacité des gènes de résistance.

4 Problématique et organisation de la thèse

L'introduction d'un certain niveau de biodiversité dans les agroécosystèmes peut permettre d'obtenir des systèmes de culture plus résilients dans un contexte d'incertitude climatique (Lamichhane *et al.*, 2015; Isbell *et al.*, 2015). La valorisation des synergies entre des géotypes différents, dans des écosystèmes cultivés bien gérés, peut notamment favoriser l'obtention de services écosystémiques autres que la seule production agricole (Gaba *et al.*, 2015). Par exemple, l'association de variétés différant par leurs niveaux de résistance à une maladie peut ralentir la propagation des maladies et favoriser des réductions de l'usage des fongicides ainsi qu'une meilleure durabilité des résistances variétales (Finckh & Wolfe, 2006).

Si la diversité des résistances est un point central dans la conception des associations variétales visant à maîtriser les maladies fongiques, d'autres aspects de la biodiversité cultivée pourraient être mobilisés afin d'amplifier la réduction des épidémies dans les associations variétales. Par exemple, l'architecture des couverts végétaux a un impact sur l'intensité des maladies et sur les dynamiques épidémiques, notamment via des modulations du microclimat et de la dispersion d'agents pathogènes (Calonnec *et al.*, 2013; Ando *et al.*, 2007). Ainsi, certains traits architecturaux, tels que la hauteur de plante (Arraiano *et al.*, 2009) ou encore la densité des couverts (Schoeny *et al.*, 2008; Le May *et al.*, 2009), ont été associés à des différences de sévérité de maladie. Ces deux traits architecturaux notamment déterminent la distance entre organes du couvert qui a un impact sur la dispersion à courte distance des agents pathogènes par éclaboussement (Huber *et al.*, 2006).

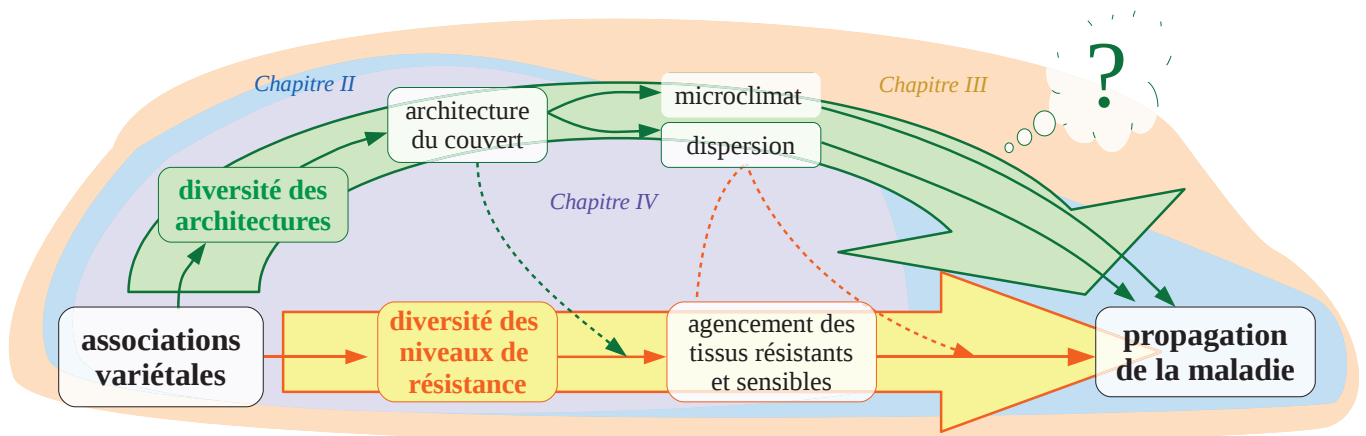
La septoriose du blé (Orton *et al.*, 2011) est une maladie d'une grande importance économique, dispersée par éclaboussement dans sa phase épidémique. *Z. tritici*, l'agent pathogène responsable de cette maladie, se caractérise par une grande faculté d'adaptation qui compromet l'efficacité et la durabilité des moyens de lutte actuels, avec l'apparition de résistances du pathogène aux fongicides (Leroux & Walker, 2011) et le contournement de certaines résistances variétales (Cowger *et al.*, 2000). L'utilisation et l'amélioration de moyens de lutte complémentaires ou alternatifs, tels que les associations variétales (Finckh & Wolfe, 2006), pourraient donc permettre d'améliorer la gestion de cette maladie, de contribuer à réduire les coûts et les impacts environnementaux associés à l'utilisation massive de fongicides et de favoriser une meilleure durabilité des résistances variétales.

Jusqu'à présent, les travaux de recherche sur les associations variétales se sont essentiellement concentrés sur les niveaux de résistance des variétés choisies pour constituer un mélange (Gigot *et al.*, 2014; Sapoukhina *et al.*, 2013; Garrett & Mundt, 1999; Cox *et al.*, 2004; Dai *et al.*, 2012). Nous nous proposons ici d'explorer un autre levier potentiel, l'architecture des plantes, qui peut moduler la propagation des maladies, en particulier via la dispersion de spores par éclaboussement.

Dans le cadre de cette thèse nous nous sommes donc posés la question suivante :

La diversité architecturale des plantes cultivées peut-elle constituer un levier pour améliorer l'efficacité des associations variétales vis à vis d'une maladie à dispersion pluviale, comme par exemple la septoriose du blé ?

Cette question est illustrée par le schéma ci-dessous. Les associations variétales ont un impact sur la propagation des maladies via la diversité des niveaux de résistance des variétés qui la constituent (grande flèche jaune). Ces thématiques ont été principalement abordées par l'épidémiologie. De nombreux travaux de recherche ont porté sur le rôle des contrastes de niveau résistance dans les associations variétales. Cependant, d'autres mécanismes pourraient permettre d'améliorer l'efficacité des associations variétales. Dans le cadre de cette thèse nous nous proposons d'étudier un autre levier potentiel : l'architecture des plantes (grande flèche verte). Ce levier fait intervenir d'autres disciplines tels que la bioclimatologie (interaction des plantes et des pathogènes avec leur environnement) ou encore l'écophysiologie (architecture des plantes et des couverts). En effet l'architecture des plantes détermine l'architecture des couverts qui module la propagation des maladies, notamment via des effets sur la dispersion de spores et le microclimat du couvert. Les flèches en pointillés représentent des interactions entre résistance et architecture : l'architecture des couverts détermine l'agencement spatial des tissus résistants et sensibles (flèche verte) et certains effets de réduction de propagation de la maladie en présence de variétés de niveaux de résistance contrastés mettent en jeu des processus physiques notamment liés à la dispersion de spores (flèche orange). Les chapitres de thèse sont positionnés sur le schéma via des zones de différentes couleurs: bleu - chapitre II, orange - chapitre III et violet - chapitre IV.



Cette question a été déclinée sous forme de trois sous-questions, explorées dans les différents chapitres de cette thèse:

L'architecture du couvert, combinée à des niveaux de résistance différents, peut-elle moduler la dispersion de spores par éclaboussement dans des associations variétales ? **(Chapitre II)**

L'association de variétés différant fortement par leur architecture peut-elle permettre de réduire la propagation de la septoriose par rapport à des associations plus classiques ? **(Chapitre III)**

Quels mécanismes liés à l'architecture du couvert peuvent permettre de réduire la dispersion par éclaboussement dans les associations variétales ? **(Chapitre IV)**

Ces questions ont été abordées via des approches complémentaires d'expérimentations en conditions contrôlées (Chapitre II) et en conditions naturelles (Chapitre III), ainsi que par modélisation (Chapitre IV). Les expérimentations en conditions contrôlées permettent d'étudier un cycle de dispersion isolé, c'est à dire les conséquences d'un seul évènement de dispersion en termes de symptômes de maladie. Les expérimentations en conditions naturelles permettent d'observer les effets cumulés de plusieurs cycles de dispersion. L'étude expérimentale de la dispersion ne peut se faire que de manière indirecte en mesurant les flux de spores à un endroit du couvert ou les symptômes résultant de l'interception de gouttelettes d'éclaboussement. L'utilisation de modèles 3D permet de simuler des évènements de dispersion via les processus physiques à l'origine de la dispersion de spores. Cette approche permet ainsi d'accéder à des variables difficiles à mesurer, telles que la quantité de spores interceptée à l'échelle d'un organe.

Chapitre II : Quel impact de l'architecture des variétés composant une association, à l'échelle d'un cycle de dispersion ?

Expérimentation en conditions contrôlées

Étude d'un cycle de dispersion isolé et de ses conséquences en termes de symptômes de maladie

Chapitre III : Quel impact de l'architecture des variétés composant une association, à l'échelle d'une épidémie ?

Expérimentation en conditions naturelles

Observation des effets de l'architecture des couverts associés sur la dispersion de spores et le microclimat et leurs conséquences sur la progression épidémique de la maladie

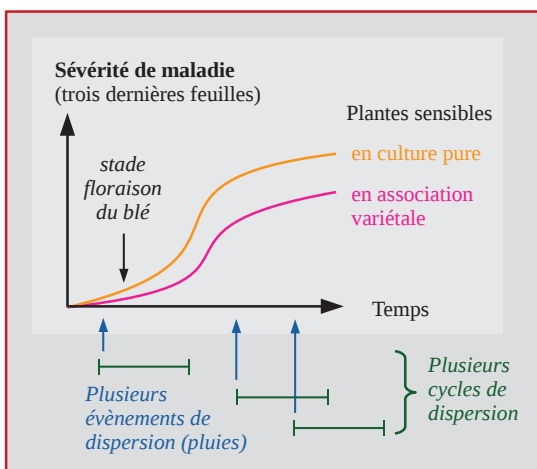
Chapitre IV : Quels impact de l'architecture des variétés composant une association sur les mécanismes de dispersion par éclaboussement ?

Modélisation 3D

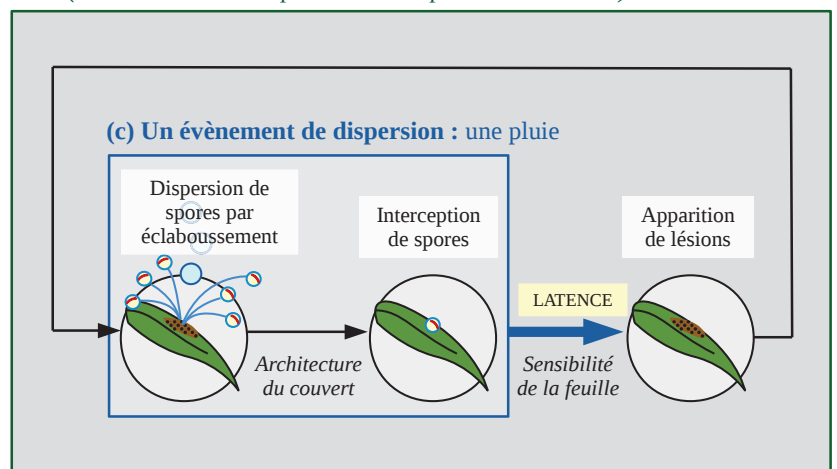
Simulation des processus physiques de la dispersion par éclaboussement

Le choix des différentes approches a été effectué en fonction des contraintes propres à l'étude des mécanismes de dispersion d'une part et à la septoriose du blé d'autre part. En effet, dans le cas d'une maladie polycyclique telle que la septoriose, plusieurs événements de dispersion (pluies) ont lieu au cours d'une épidémie. Chaque événement de dispersion donne lieu à une redistribution de spores dans les couverts. Les spores sont produites par des lésions sporulantes et transportées dans des gouttelettes d'éclaboussement. Nous définissons ici le cycle de dispersion comme l'apparition de nouvelles lésions suite à un événement de dispersion et après une période de latence. Lors d'une épidémie, les cycles de dispersion peuvent se superposer selon l'occurrence des pluies.

(a) Une épidémie : plusieurs cycles de dispersion



(b) Un cycle de dispersion : de la lésion à la lésion
(un événement de dispersion + une période de latence)



Chapitre II

Cultivar architecture modulates spore dispersal by rain splash: a new perspective to reduce disease progression in cultivar mixtures

Contents

1	Introduction	52
2	Materials and Methods	54
2.1	Plants and canopy structure	54
2.2	Fungal pathogen inoculum and wheat cultivar susceptibility	56
2.3	Production of spore fluxes	56
2.4	Measurement of spore dispersal within canopies	57
2.5	Measurement of plant disease	58
2.6	Data treatment and statistical analysis	58
3	Results	60
3.1	Plant characteristics	60
3.2	Disease distribution	62
3.3	Relating dispersal patterns to plant characteristics	64
4	Discussion	66
4.1	Cultivar characteristics	66
4.2	Disease propagation	67
4.3	Spore interception properties of canopies and implications for cultivar mixtures	68
5	Conclusion	69

Résumé

Les associations variétales peuvent être utilisées pour améliorer la durabilité de la gestion des maladies dans les systèmes agricoles. Cette pratique culturale correspond à la culture de variétés différant par leur niveau de résistance à une maladie au sein d'une même parcelle. Elle est efficace pour les maladies aériennes dispersées sur de longues distances telles que les maladies dispersées par le vent. Cependant, des distances de dispersion plus courtes donnent lieu à des interactions entre variétés plus faibles. L'impact de l'architecture aérienne du couvert sur la dispersion par éclaboussement pourrait amplifier la réduction de sévérité de maladie au sein des associations variétales. Une expérimentation en conditions contrôlées a été conçue afin d'étudier des événements de dispersion par éclaboussement individuels et leurs conséquences en termes de symptômes de maladie. Nous avons quantifié cet impact à travers la capacité d'interception de spores des variétés constituant l'association. Deux variétés de blé, différant par leur architecture aérienne et leur résistance à la septoriose, ont été utilisées pour constituer des couverts en culture pure et en mélange. Des couverts composés de trois rangs de plantes ont été exposés à des flux de spores standardisés produits par éclaboussement de gouttes de pluie calibrées sur une source linéaire d'inoculum. La propagation de la maladie a été mesurée à travers des flux de spores et plusieurs indicateurs de la maladie. Une plus grande sensibilité a été mesurée sur les feuilles hautes par rapport aux feuilles basses. Des couverts denses ont intercepté plus de spores et on limité le transfert horizontal de spore. La présence de la variété résistante et dense a donné lieu à un couvert associé plus dense que la variété sensible en culture pure. La sévérité conditionnelle a été divisée par 5 sur les plantes sensibles du rang le plus proche de la source d'inoculum en association par rapport à la culture pure. Aucun symptôme n'a été observé sur les autres rangs du couvert, en associations variétales. La structure du couvert a modulé l'interception de spores et les gradients de maladie résultant d'un événement de dispersion individuel. La structure du couvert ainsi que l'organisation spatiale des tissus résistants et sensibles a contribué à réduire les indicateurs de maladie sur les plantes sensibles en association. La gestion des maladies dispersées par éclaboussement dans les associations variétales pourrait être améliorée par un choix adapté des variétés tenant compte à la fois du niveau de résistance et de l'architecture.

Abstract

Cultivar mixtures can be used to improve the sustainability of disease management within farming systems by growing cultivars that differ in their disease resistance level in the same field. This cultural practice is efficient for air-borne diseases dispersed at long distance such as wind-dispersed diseases. However, smaller dispersal distances characterizing rain-borne diseases result in reduced interactions between cultivars. The impact of canopy aerial architecture on rain-splash dispersal could amplify disease reduction within mixtures. We designed a controlled conditions experiment to study single splash-dispersal events and their consequences for disease. We quantified this impact through the spore interception capacities of the component cultivars of a mixture. Two wheat cultivars, differing in their aerial architecture (mainly leaf area density) and resistance to *Septoria tritici* blotch, were used to constitute pure stands and mixtures with 75% of resistant plants that accounted for 80% of the canopy leaf area. Canopies composed of 3 rows of plants were exposed to standardized spore fluxes produced by splashing calibrated rain drops on a linear source of inoculum. Disease propagation was measured through spore fluxes and several disease indicators. Leaf susceptibility was higher for upper than for lower leaves. Dense canopies intercepted more spores and mainly limited horizontal spore transfer to the first two rows. The presence of the resistant and dense cultivar made the mixed canopy denser than the susceptible pure stand. This led to a 5-fold reduction in conditional severity on susceptible plants on the first row beside the inoculum source, compared to the pure stand. No disease symptoms were observed on susceptible plants of other canopy rows in the cultivar mixture. Canopy structure modulated spore interception and disease patterns resulting from single dispersal events. Both canopy structure and spatial arrangement of susceptible and resistant leaves in cultivar mixtures contributed to reducing disease on susceptible plants within mixtures. Control of splash-dispersed diseases within mixtures could therefore be improved by a careful choice of cultivars taking into consideration both resistance and architecture.

1 Introduction

Agriculture is currently facing the challenge of feeding a growing world population while maintaining environmental sustainability (Godfray *et al.*, 2010). Plant diseases are responsible for high losses of crop production (Strange & Scott, 2005) and therefore require efficient management. However, commonly used tools such as fungicides and resistant cultivars have limitations. Fungicides are responsible for environmental problems and can lose their efficiency due to fast pathogen adaptation (Leroux & Walker, 2011). Similarly, wide use of highly or partially resistant cultivars often leads to resistance break-down (de Vallavieille-Pope *et al.*, 2012).

Alternative disease management can be achieved by taking advantage of agrobiodiversity (Finckh & Wolfe, 2006). For example, a susceptible cultivar can be protected from disease by growing a resistant cultivar in the same field (de Vallavieille-Pope, 2004). This cultural practice can be used as a complementary tool to improve the sustainability of crop production, with only minor modifications to mechanized farming systems. Despite their relatively low adoption in the field, cultivar mixtures are an interesting option of agroecological management of crop diseases. Disease reduction in cultivar mixtures can be explained by several mechanisms (Finckh & Wolfe, 2006). Major ones are related to modifications of pathogen spore dispersal within mixtures: (i) density effect (Burdon & Chilvers, 1982) results from increased distances between susceptible plants compared to pure stands, which reduce spore transfer from one susceptible plant to another, (ii) barrier effect (Schoeny *et al.*, 2008) results from spore interception by resistant plants, which prevents part of the inoculum from reaching susceptible plants. The spore interception capacities of plants, which can be assessed in pure stands, are therefore critical in cultivar mixtures.

Cultivar mixtures can provide control of both wind-dispersed (de Vallavieille-Pope, 2004; Newton & Guy, 2011) and soil-borne (Hiddink *et al.*, 2010) fungal diseases, thus offering a possibility to reduce use of fumigant and fungicide. However, mixture effects are variable in the case of splash-dispersed diseases (Cowger & Mundt, 2002b; Gigot *et al.*, 2012) such as Septoria leaf blotch of wheat (STB), a major wheat disease (Fones & Gurr, 2015; Torriani *et al.*, 2015) caused by *Zymoseptoria tritici* (Orton *et al.*, 2011), which is mainly splash-dispersed during the epidemic phase. Wind and splash dispersal differ mainly in terms of dispersal scale: wind-dispersed spores can be transported over several kilometers while rain-dispersed spores rarely travel further than one meter from their source plant (Saint-Jean *et al.*, 2006; McCartney *et al.*, 2006). Wind dispersal generally leads to higher protective effects within mixtures mainly because allo-contamination is lower (Garrett & Mundt, 1999).

Several authors have observed an effect of aerial canopy structure on splash dispersal (Schoeny *et al.*, 2008; Madden & Boudreau, 1997; Yang & Madden, 1993). Canopy structure results from architectural characteristics of individual plants (Godin, 2000). Plant architectural traits such as number of tillers, leaf dimensions and vertical distance between leaves thus determine canopy properties such as leaf area index (LAI) and density (LAD) as well as porosity. These properties determine the medium of spore dispersal and can have an impact on disease (Calonnec *et al.*, 2013; Tivoli *et al.*, 2012). Aerial architecture of plants composing a cultivar mixture could therefore have an impact on spore dispersal and related

mechanisms of disease reduction. Taking plant structure into account in the process of mixture design could therefore be a way of reducing the propagation of splash-dispersed diseases. However, little quantitative information is available on the contribution of plant structure to the reduction of splash-dispersed disease propagation within cultivar mixtures.

In order to provide disease control, cultivar mixtures must contain plants differing in their level of resistance to disease. In a mixed canopy, (i) plants produce spores according to their level of susceptibility to the pathogen. During rain events, (ii) these spores are dispersed by rain-splash throughout the canopy and generate spore fluxes. Spore fluxes are transferred according to canopy architecture and are (iii) eventually intercepted by both susceptible and resistant plants, leading to barrier and density effects Burdon & Chilvers (1982). After a latency period, (iv) spore interception leads to disease symptoms according to host resistance. The sporulating lesions constitute new sources of spores for the next dispersal event (v). Mixture effects are thus amplified cycle after cycle (vi). In field conditions, architecture and host resistance are strongly entangled in these processes and their study requires specific experimental techniques.

Our objective was to assess the impact of architecture on spore interception (iii) in the case of a cultivar mixture. In order to focus on spore interception, we designed a specific experiment where the production of spore fluxes (i and ii) is standardized. This artificial spore flux was independent of host resistance and was the same for all treatments. Single dispersal events (*i.e.* one disease cycle, from spore interception to new sporulating lesions) were studied under controlled conditions for both pure stands and mixed wheat canopies.

The first step of our work was to assess the difference of spore interception properties between two cultivars differing by their architecture, in pure stand. The second step was to assess the impact of this difference of architecture in the case of a cultivar mixture. The effect of architecture in the mixture was quantified by comparing disease intensity on susceptible plants (same host resistance) grown in pure stand and in mixture. This made it possible to disentangle the effect of architecture and host resistance that determine disease intensity resulting from spore dispersal (iv) and to better understand the contribution of cultivar architecture in the control of splash-dispersed diseases within cultivar mixtures (iii).

2 Materials and Methods

Studying mechanisms linked to dispersal in natural epidemics is not a trivial matter. *Septoria tritici blotch* (STB) is a particularly challenging case due to its poly-cyclicality and the usually widespread distribution of inoculum throughout fields. Moreover, STB has a long latency period of about 3 weeks between a rain-dispersal event and symptom appearance. As new dispersal events can occur during latency, it is often difficult to relate symptoms to a particular rain event. In order to better understand factors that determine the spore interception properties of different cultivars, we studied single dispersal events under controlled conditions, from spore interception to the appearance and severity of disease symptoms.

We used healthy adult plants grown together in a canopy. Leaf susceptibility of cultivars was assessed in a separate experiment, with non-limiting inoculum. Standardized spore fluxes were generated for two types of simulated rain in order to study canopy interception properties. Incoming spore fluxes had the same characteristics (location, amount of spores and pathogen strain) for all canopies and were independent of both canopy structure and cultivar resistance to disease. Splash dispersal patterns observed within canopies thus depended only on the structure of each canopy. Spore fluxes were measured within canopies and in the absence of plants. Finally, symptoms resulting from dispersal events were measured in detail. Spatial organization of plant tissues was assessed using 3D numeric reconstruction of wheat canopies. Spore flux gradients, leaf susceptibility data and disease symptoms were discussed in the light of architectural patterns.

2.1 Plants and canopy structure

Two bread wheat cultivars with contrasting resistance levels (Sogood: susceptible 4/9 and Maxwell: partially resistant 7/9 score, on a 0-9 scale, 0 being the most susceptible case) were grown under controlled greenhouse conditions. Seeds were sown in individual pots. Seedlings were then vernalized (8 weeks at 6°C) and transplanted in line to form rows of 1 m length, in order to mimic field row sowing. Each row contained 40 plants, either of a single cultivar (pure stands) or of two cultivars (mixtures). In the case of cultivar mixtures, one susceptible plant was transplanted for every 3 resistant plants, corresponding to a proportion of 75% of partially resistant plants. These proportions are efficient in reducing disease spread in the field (Gigot *et al.*, 2012). At flowering (growth stage 60 (Zadoks *et al.*, 1974)), rows were arranged into canopies. At this stage, stem extension and leaf growth were both fully completed: wheat architecture was therefore considered as fixed. Each plant had on average 3 fully developed tillers (2.92 for Maxwell and 3.00 for Sogood). Canopies of about 0.5 m² were constituted with 3 rows separated by inter-rows of 17 cm, corresponding to a density of 235 plants per m², which is comparable with common field configurations for wheat crops. Each canopy was submitted to rain-splash inoculum a single time. Each repetition of the experiment corresponded to the application of two rain types on each of the three treatments (resistant pure stand, susceptible pure stand and cultivar mixture). Two repetitions were carried out, corresponding to a total of 12 canopies.

Canopy structure was important in our experiment as it constituted the dispersal

medium of spores. In order to deduce the spatial organization of plant tissues from individual plant architectural traits, we used 3D reconstruction of wheat canopies based on detailed plant measurements (Fig II.1). Leaf curvature was measured using a 3D digitizer (Polhemus, USA), leaf lamina dimensions as well as leaf insertion height were measured on 10 plants per row, in each canopy. Collected information was used to reconstruct static virtual canopies (hereafter called “mock-ups”) using an existing 3D architectural model of wheat development (Fournier *et al.*, 2003) (available from the OpenAlea plant-modeling platform (Pradal *et al.*, 2008)). This type of model was designed to provide a dynamic simulation of wheat canopy structures from detailed descriptions of plant characteristics provided for a limited number of measuring dates. In our case, the model was used to enable the *in silico* construction of realistic virtual canopies at flowering stage based on experimental plant measurements. Leaf Area Index (LAI: leaf surface area per area of ground) was computed by dividing total leaf area by ground surface area. We computed the distribution of leaf surfaces by leaf rank as a function of canopy height in order to quantify the position of plant tissues in relation to spore fluxes. This variable was estimated (result shown in Fig II.3) by dividing 3D canopies into horizontal layers (Fig II.1) using a dedicated data processing code (C++) . Leaf Area Index (LAI: leaf surface area per area of ground) was assessed by measuring total leaf area and divided by ground surface area. Leaf Area Density (LAD: leaf surface area per volume of canopy) was obtained as the ratio of LAI and canopy height.

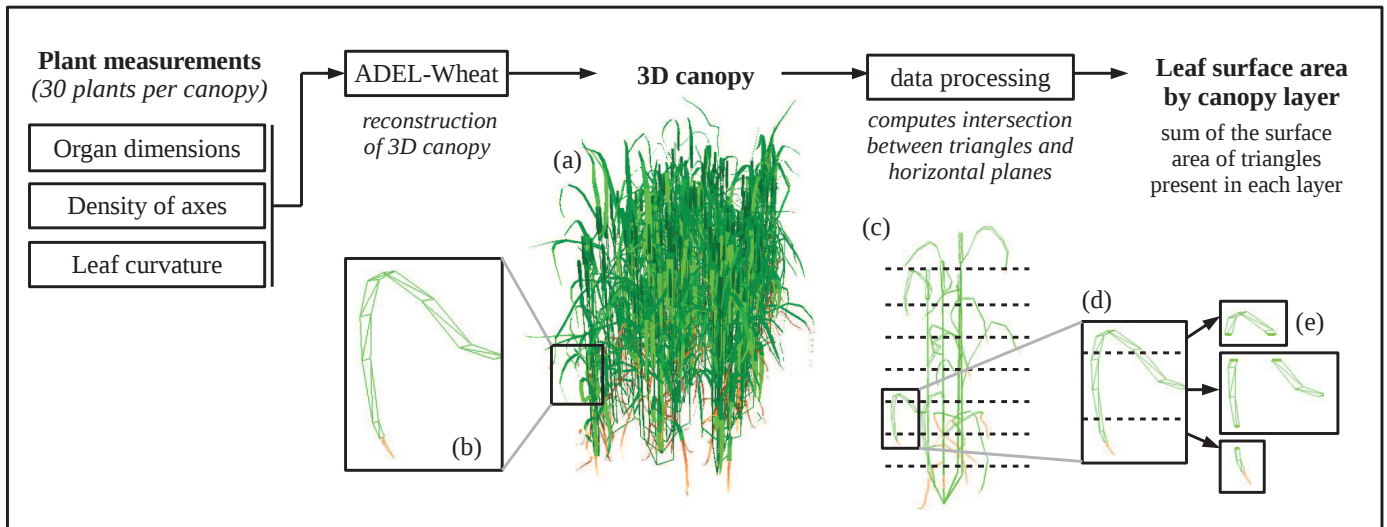


Figure II.1: Assessing vertical distribution of leaf area using 3D canopies. (a) Realistic 3D canopies at flowering stage are generated from plant measurements, using ADEL-Wheat, a 3D architectural model of wheat development (Fournier *et al.*, 2003) (b) Detail of an individual leaf: each organ of the canopy is constituted of triangles, the output of the model is a list of triangle coordinates (c) Detail of an individual plant. Dashed lines represent horizontal planes delimiting canopy layers. (d) Detail of an individual leaf divided into horizontal canopy layers (e) Output of the data processing code is list of triangles for each layer, from which leaf surface area is computed, for each canopy layer.

2.2 Fungal pathogen inoculum and wheat cultivar susceptibility

Wild type isolates of *Z. tritici* were collected in the field, at Versailles near Paris (France), on wheat plants of the susceptible cultivar (Sogood) and grown on Petri dishes during 5 days at 18 °C. Spore suspensions were prepared with a concentration of 1.6×10^6 conidia per mL, which was considered as a non limiting inoculum for the susceptibility assessment (Suffert *et al.*, 2013). Cultivar susceptibility was assessed in a separate experiment using adult plants grown in pots. These plants were sown at the same time and inoculated at the same age, as plants from the previously mentioned canopies. For each of the three top leaf ranks, 10 leaves were chosen randomly from fully-developed tillers of 8 plants per cultivar. Leaves were inoculated by applying the spore suspension with a paint brush and then were maintained in a humid atmosphere in order to favor infection Suffert *et al.* (2013). After a latency period, inoculated leaves were removed from plants and scanned. Sporulating areas were delimited manually on scanned pictures and measured using image analysis software ImageJ (Schneider *et al.*, 2012). The percentage of sporulating area, hereafter called “disease severity”, was used as an indicator of cultivar susceptibility.

2.3 Production of spore fluxes

Simulated rainfall was generated within a rain tower at INRA Thiverval-Grignon (Geagea *et al.*, 2000). The height of the rain tower (9 m) allowed drops to reach close to terminal velocity before impacting. Two types of rain with drops of calibrated size were generated using the same quantity of water (10 mm) with needles of different sizes. Rain events lasted around 27 minutes for heavy rain and 47 minutes for light rain. Drop diameters were measured using a disdrometer (CETP). Drop sizes were chosen to account for diversity of drop diameters commonly encountered in natural rainfalls (Ulbrich, 1983). Mean drop diameters of 'light' and 'heavy' rain were 2.09 and 2.47 mm, respectively. Both diameters led to splashing and droplet formation, heavy rain drops have almost twice the kinetic energy of light rain drops (Saint-Jean *et al.*, 2006).

Drops were allowed to fall into a shallow spore suspension, which constituted a linear inoculum source with dimensions of 6 x 100 cm, with 7 mm depth, placed beside the first row of each 3-row canopy (Fig II.2). The inoculum source was placed at a height of 20 cm, corresponding to the approximate height of the lowest leaves still present on the plant at flowering stage (corresponding usually to leaf rank 4 and lower, Fig II.3), which would have constituted the natural source of inoculum in field conditions. The inoculum source was constantly renewed in order to avoid dilution of the conidia suspension (concentration of 1.6×10^6 conidia per mL) by raindrops and to maintain a constant amount of liquid in the linear source (Saint-Jean *et al.*, 2004). Splash droplets containing spores were thus generated and constituted a repeatable incoming spore flux that was independent of the cultivar susceptibility and canopy structure. A rain shelter was positioned above the canopy with a window above the inoculum source. This device prevented rain from falling directly on the canopy and avoided subsequent removal of splashed spores, re-splashes or wash-off. This made it possible to focus exclusively on the transfer of spores from a known source within a canopy, which is the main mechanism involved in barrier effect within cultivar mixture.

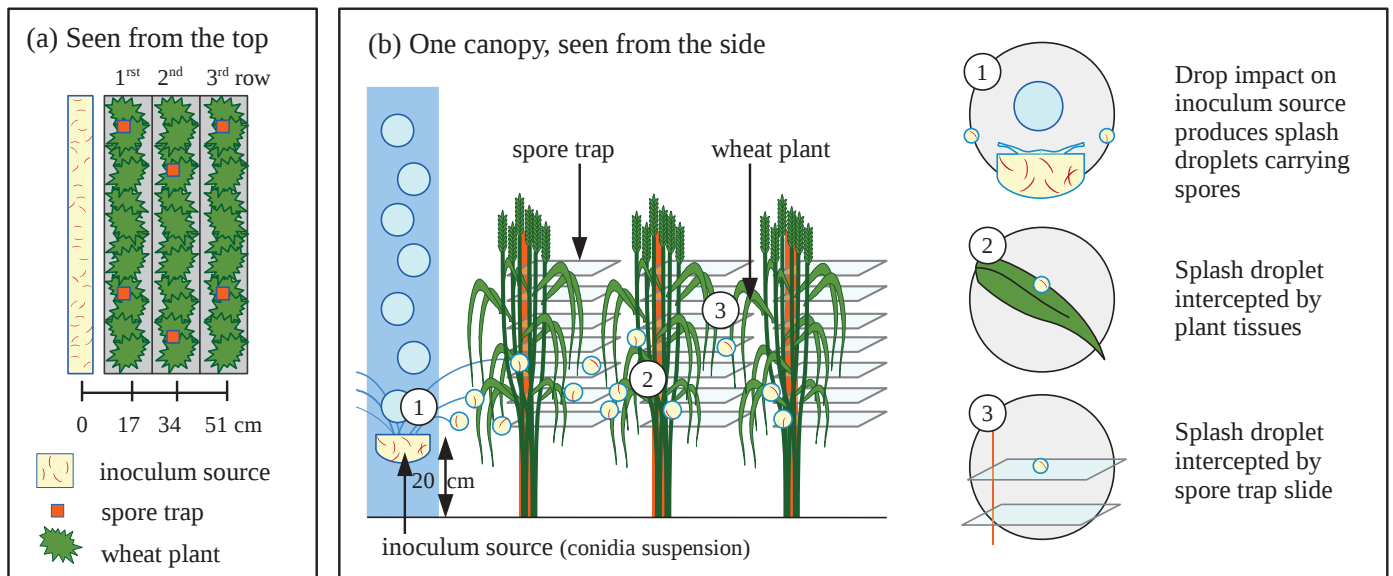


Figure II.2: Production of standardized splash droplets and interception by plant canopy. *The experimental arrangement is represented here, seen from the top (a) and from the side (b). Calibrated raindrops were generated by a rain simulator and fell on a linear inoculum source constituted of a conidia suspension. Splash droplets traveled through the canopy, some were intercepted by plant tissues or spore trap slides. After a latency period, disease symptoms were observed. They resulted from the amount of intercepted spores and from leaf susceptibility. Both spore fluxes and disease symptoms were measured on 10 plants per canopy row.*

Each canopy was inoculated once, by splashed droplets generated during a simulated rain event. For each rain type, two repetitions were carried out for each of the three types of canopy.

2.4 Measurement of spore dispersal within canopies

Horizontal and vertical dispersal of spores resulting from rain splash was measured using spore traps placed within the rows of each canopy, at different distances from the inoculum source. Each trap was composed of 7 microscope slides fixed on a plastic upright, placed at different heights (10 cm between 2 slides) according to canopy height. Two traps were placed within each row, respectively 17, 34 and 51 cm from the inoculum source (Fig II.2). Spore trap slides were therefore partially sheltered from splash droplets due to the presence of neighboring leaves of the canopy. Incoming spore flux, *i.e.* not modified by canopy structure, was characterized by performing the same spore flux measurements, in the same conditions, but without any plants.

Slides were collected after each rain event and photographed using an optical microscope with an automated stage combined with a digital camera as well as the Power Mosaic software (Leica Microsystems, Wetzlar, Germany). Spore density was estimated by averaging visual counts of spores at 20 locations evenly sampled on the slide, for each slide.

2.5 Measurement of plant disease

After each rain, plants were placed in mist chambers to provide optimal infection conditions (Fortineau *et al.*, 2012). Plants were maintained in a highly humid atmosphere for 3 days following inoculation, thus avoiding any effect of canopy structure on infection through microclimate. After a latency period, 10 plants (with 2 to 4 tillers each) were collected in each row. Leaves from all plant tillers were removed from plants and disease severity was measured using the same method as for the susceptibility assessment.

In order to fully characterize the relatively small amount of disease symptoms resulting from a single spore dispersal event, several plant disease indicators were assessed. These indicators were measured or computed on a total of 2 391 leaves among which 113 had disease symptoms. Indicators related to the distribution of symptoms included incidence and number of lesions per plant. Incidence was computed, as the proportion of diseased leaves on all tillers of 10 sampled plants per row. In the case of a single event of dispersal, the incidence might not allow to disentangle differences of dispersal because this indicator does not distinguish if a leaf has been infected more than once by splash droplets. When plants of the same cultivar in different treatments (pure stand and mixture) were compared, conditional severity and individual lesion size gave additional information on the amount of spores intercepted by leaves. Disease severity was considered as the percentage of sporulating diseased area per leaf. Conditional severity was defined as the mean severity of diseased leaves only (*i.e.*, not including healthy leaves). Total lesion area was the sum of all sporulating areas by treatment, rain type, repetition and leaf rank. Interception capacity was computed as the ratio of disease incidence observed on the first row (17 cm from the inoculum source) and on the second row (34 cm from the inoculum source). For example, an interception capacity value of 10 means that disease incidence was reduced by 10 from the first to the second row.

2.6 Data treatment and statistical analysis

Data analysis was performed using the R statistical software (R Development Core Team, 2010). Leaf susceptibility, spore density on spore trap slides and disease severity at leaf scale were not normally distributed according to the Shapiro-Wilk normality test ($P < 0.05$). We therefore used non-parametric tests to assess the impact of each factor (cultivar, leaf rank and rain type) on these three variables. Wilcoxon signed rank tests and Kruskal-Wallis rank sum test were used to compare two and more than two factor levels, respectively.

Multivariate analysis was performed using mean data measured on the first rank (2 cultivars in pure stand x 2 rain types x 3 leaf ranks x 2 repetitions = 24 individuals), computed for 3 factors (cultivar, leaf rank, rain type) and for 7 variables (total lesion area at row scale, conditional severity, incidence, leaf susceptibility, leaf surface area and spore fluxes with and without canopy). Total lesion area measured at row scale was used as the variable to be explained in ANOVA. This variable was computed on an average of 22 leaves per leaf rank, for each row. Mean susceptibility corresponded to mean disease severity obtained

during the susceptibility assessment on 10 leaves per cultivar and leaf rank. Mean spore flux was estimated for each leaf rank as the mean of spore fluxes on slides (2 slides per height, in each row) at the different heights where leaves from the considered leaf rank were present, weighted by the leaf surface area observed at each height. Spore fluxes were also measured without canopy, and included in the analysis as “spore flux unobstructed” in order to account for spore flux gradients perceived by leaves that were most exposed to splash droplets.

Correlation analysis was carried out. Principal component analysis was performed using the R package FactoMineR (Lê *et al.*, 2008). Multi-factor analyses of variance (MANOVA) were performed in order to assess the impact of factors on total lesion area. For analysis of covariance (ANCOVA), quantitative covariates (spore flux, leaf surface area, susceptibility) were added individually then together. A simplified model was obtained through model selection using a stepwise algorithm and AIC (Akaike Information Criteria). Model quality was assessed through R^2 values. Interactions were included in the model only when they provided improvements of model quality.

3 Results

3.1 Plant characteristics

Susceptibility assessment results confirmed expected differences between the two cultivars (Table II.1). Considering all leaf ranks, the susceptible cultivar (Sogood) was on average 3.4 times more affected than the resistant one (Maxwell). Differences between leaf ranks were highly significant ($P = 3.9 \times 10^{-6}$). The flag leaf (highest leaf) was much more susceptible than lower leaves and the third leaf from the top had almost no disease despite non limiting inoculum and optimal conditions for disease development. Leaf rank was therefore taken into consideration for further analysis.

Table II.1: Assessment of the susceptibility of two wheat cultivars through leaf severity (% sporulating area) with non limiting inoculum of *Zymoseptoria tritici* conidia and optimal infection conditions. For each leaf rank and cultivar, 10 leaves (sampled from all tillers of 8 plants) were inoculated with a conidia suspension. Plants used for susceptibility assessment were grown in pots and were of the same age and batch as plants used in the splash-dispersal experiments. Mean and standard deviation (in parenthesis) of severity observed on 10 leaves per leaf rank and per cultivar are presented here. Leaves are numbered from the top of the plant, leaf 1 corresponding to the highest leaf, also called flag leaf. For each line, P indicates significancy of difference between cultivars, for a given leaf rank. Different lowercase letters indicate significant differences of severity between leaf ranks, for a determined cultivar (Wilcoxon rank sum test, $P < 0.05$).

Leaf rank	Resistant cultivar	Susceptible cultivar	Difference between cultivars (P)
1	4.60 (± 5.2) a	13.85 (± 10.62) a	0.02
2	1.84 (± 1.47) a	8.96 (± 18.45) ab	0.96
3	0.04 (± 0.13) b	0.91 (± 2.34) b	0.56

The resistant cultivar had a larger leaf area and was denser than the susceptible cultivar. Leaf Area Index (LAI) was 4.7 for the resistant cultivar and 3.7 m²/m² of ground for the susceptible cultivar. Canopy height (maximum leaf height) was 0.89 m for the resistant cultivar and 0.95 m for the susceptible cultivar. Leaf Area Density (LAD) was 5.3 for the resistant cultivar and 3.9 m²/m³ for the susceptible cultivar. Distribution of leaf area as a function of canopy height also differed between cultivars (Fig II.3). For example, 44% of flag leaf area of the resistant cultivar was located above 50 cm height compared to 63% in the case of the susceptible cultivar.

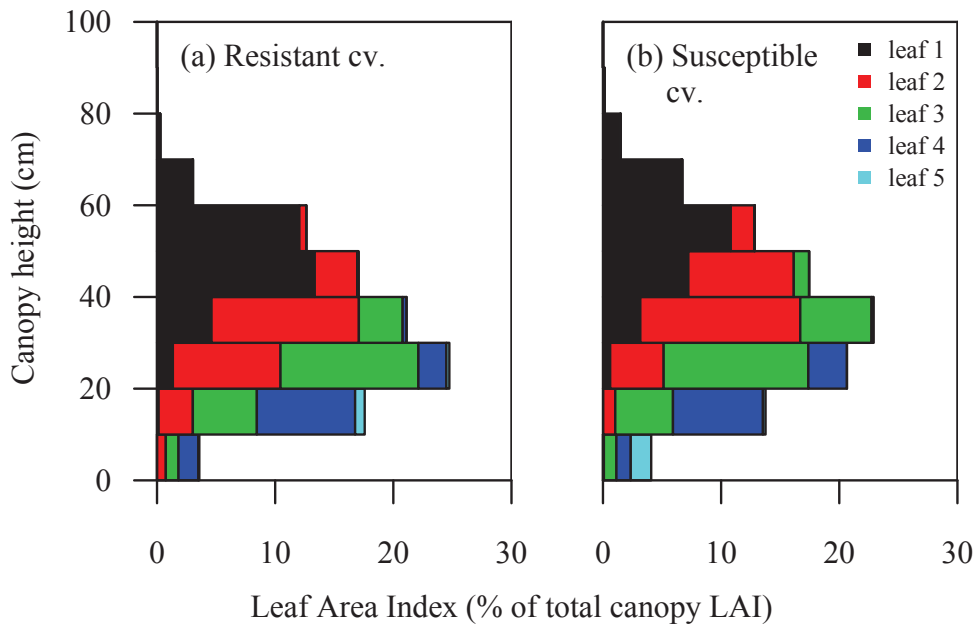


Figure II.3: Vertical distribution of Leaf Area Index (leaf area per area of ground). Estimated from 3D mock-ups of two wheat cultivars either resistant (a) or susceptible (b) to STB, for each leaf rank. Values were expressed as a proportion of total leaf area index of the canopy. Leaves were numbered from the top to the bottom of the plant. Leaf 1 corresponds to the flag leaf (highest leaf).

3.2 Disease distribution

Disease distribution and spore dispersal were assessed through disease symptoms and through spore fluxes. Here, spore fluxes accounted for strictly physical processes as we used a standardized inoculum source which was independent of canopy properties and cultivar resistance. Comparing spore fluxes and disease gradients made it possible to assess the relative importance of physical processes in disease propagation. Interception capacity was assessed by comparing disease incidence at different distances from the inoculum source. Interception capacity was higher for the dense and resistant cultivar (Tab II.2).

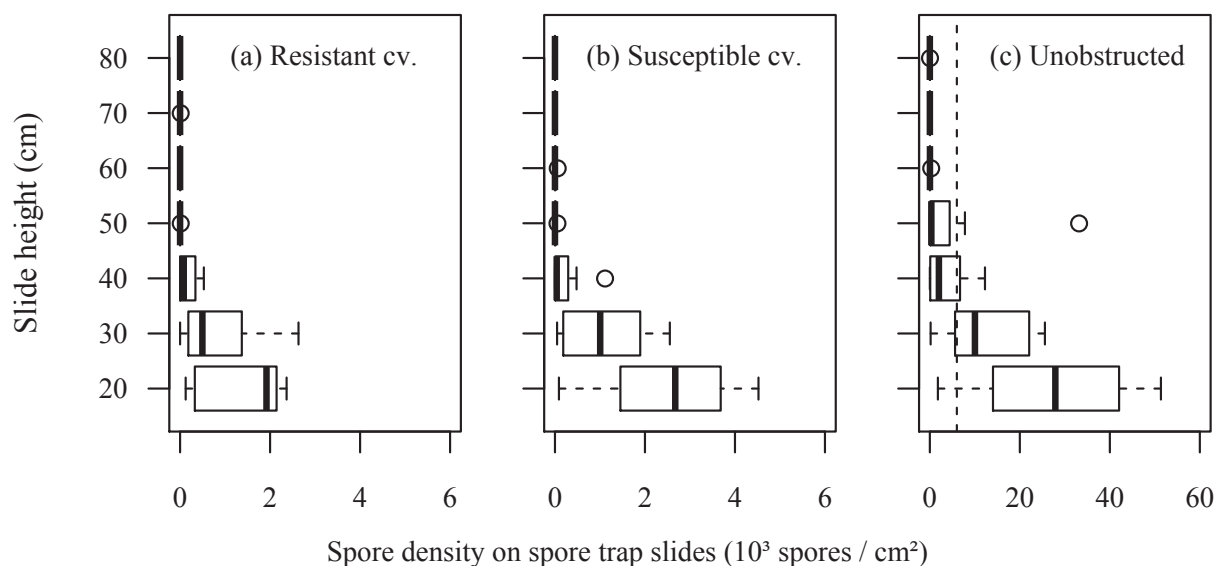


Figure II.4: Spore flux as a function of canopy height (spores / cm² of spore trap slide). Spore fluxes were measured 17 cm from the inoculum source for resistant (a) and susceptible (b) cultivar differing by their canopy structure and in an unobstructed space (c). The vertical dashed line on graph c indicates a spore density of 6 spores per cm², which is the maximum value for graphs (a) and (b). On each graph, each height corresponds to a total of 8 slides of spore traps (2 slides per canopy x 2 rain types x 2 repetitions).

Spore flux depended greatly on vertical (Fig II.4) and horizontal (Tab II.2) distance to the inoculum source. Spore flux decrease with height in the canopy was highly significant ($P = 6.8 \times 10^{-14}$). Highest spore fluxes were observed up to 10 cm above inoculum source height (20 cm), while hardly any spores were trapped higher than 30 cm above the inoculum source. Most susceptible top leaves therefore received far fewer spores than bottom leaves. In this experiment, we used an artificial source of inoculum. Incoming spore fluxes were therefore similar for both cultivars, for a given rain type. However, spore fluxes measured within the first row differed between cultivars. This is linked to the fact that spore traps were placed within the canopy and were therefore partially sheltered from splash-droplets by leaves from the canopy. Spore fluxes trapped within canopies were reduced by up to 10 compared to similar incoming fluxes measured without canopy. In the absence of canopy,

many spores were trapped 30 cm above the inoculum source. Comparing spore fluxes with and without canopies (Fig II.4), we estimated that the resistant cultivar intercepted 93% of incoming spore fluxes as against only 80% for the susceptible cultivar.

Conditional severity was always lower for the resistant cultivar, suggesting that sporulating areas were constituted of small lesions distributed over a large number of leaves for this cultivar. Heavy rain caused 2.5 times more diseased area than light rain. Interception capacity was estimated as the ratio of disease incidence (Table II.2) measured on the first row (17 cm from the inoculum source) and the value measured on second row (34 cm from the inoculum source). The interception capacity (based on incidence) of the resistant cultivar was of 7.8 in the resistant pure stand compared to 4.5 in the susceptible pure stand. A similar pattern is observed considering number of lesion per plants.

Table II.2: Disease indicators at different distances from the inoculum source in pure stand and mixture. Incidence corresponds to the proportion of diseased leaves, computed at row scale (10 sampled plants \times 4 rows per cultivar and per distance to the inoculum source). Conditional severity is the mean proportion of diseased area of diseased leaves from sampled plants. Lesion size corresponds to mean size of an individual sporulating lesion. There was no disease on susceptible plants grown in mixture located 34 cm from the inoculum source. Statistical differences ($P < 0.05$) between treatments were found only for lesion size and are indicated by different letters.

Cultivar	Incidence		Conditional severity		Lesions per plant		Lesion size (cm ²)	
	17 cm	34 cm	17 cm	34 cm	17 cm	34 cm	17 cm	34 cm
Resistant (pure stand)	12.0	1.5	0.8	0.4	0.99	0.07	0.14 a	0.11 a
Susceptible (pure stand)	11.2	2.5	2.6	1.1	2.14	0.44	0.20 a	0.06 b
Resistant (mixture)	15.8	0.5	1.9	0.4	2.06	0.01	0.19 b	0.11 ab
Susceptible (mixture)	14.4	0	0.5	0	0.94	0	0.08 b	-

Several disease variables (conditional severity, number of lesions per plant, individual lesion size) were reduced on susceptible plants within mixtures compared to those grown in pure stand, for all rows (Table II.2). A 5-fold reduction of conditional severity was observed on susceptible plants in the first row in the mixture, compared to the pure stand. Mean lesion size was significantly reduced on susceptible plants grown in mixture compared to pure stand. No disease symptom was observed on susceptible plants on the second and third row in the mixture. Significant reductions of conditional disease severity were observed on the flag leaf of susceptible plants grown in the cultivar mixture (0.3 %) compared the same cultivar grown in pure stand (3.8 %). Incidence was similar on resistant plants within pure stand and mixture, with an incidence of 5% of diseased leaves, considering all canopy ranks. Conditional severity of resistant plants was higher in mixture (1.8%) than in pure stand (0.8%), but these values were not significantly different.

3.3 Relating dispersal patterns to plant characteristics

Principal component analysis (Fig II.5.a) suggested two main groups of variables. The first group corresponded to disease variables including the lesion area which was highly correlated to conditional severity (91%), leaf susceptibility (48%) and incidence (51%). These variables contributed greatly to the first axis of PCA by 34, 29 and 15%, respectively. The second group of variables included variables related to spore dispersal and canopy structure as well as incidence. The contribution of these variables to the second axis of PCA was 33% for spore fluxes within the canopy and 19% for spore fluxes unobstructed, 12% for leaf surface area and 21% for incidence. Incidence was correlated to leaf surface area (33%) which played an important role in spore interception. The first two dimensions of PCA (Fig II.5) accounted for about 59% of variance.

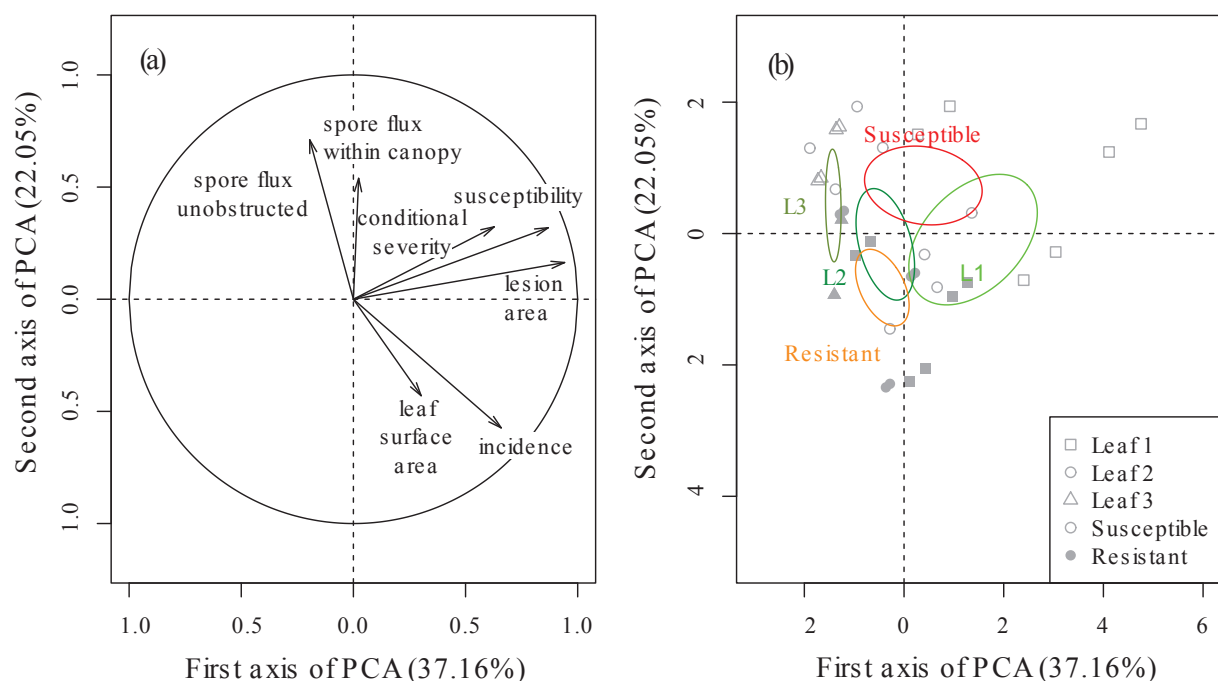


Figure II.5: Multivariate analysis at leaf rank scale. Results of the Principal Component Analysis (PCA) are shown for the first two dimensions. Variable graph (a) represents the contribution of 7 variables to axes and correlations between variables. A sharp angle between two arrows indicates high correlation between variables, a right angle corresponds to an absence of correlation, a flat angle to a strongly negative correlation. A long arrow length indicates a good quality of projection of the concerned variable. First dimension was mainly correlated with biological variables such as disease level and leaf susceptibility while second dimension is related to more physical variables such as spore fluxes. Graph (b) shows coordinates of individuals (in grey) on the first two PCA dimensions. Points shown on the graph correspond to 3 leaf ranks \times 2 cultivars in pure stand \times 2 rain types \times 2 repetitions. Point shapes indicate leaf ranks, full points refer to the resistant cultivar and empty points to the susceptible cultivar. Distinct confidence ellipses indicate significant differences between factor levels.

Principal component analysis illustrated differences of susceptibility and disease intensity (characterized by total lesion area, conditional severity and incidence) between leaf ranks (Fig II.5.b). The lowest leaf (leaf 3) was exposed to higher spore fluxes (positive value on second dimension), however it had low susceptibility and disease (negative value on first dimension). Both spore fluxes and disease intensity were more variable on top leaves. Spore fluxes measured within canopies differed between cultivars, due to differences in canopy structure (Fig II.5.b). Lower and more variable spore fluxes were observed within the dense and resistant canopy (negative value on dimension 2) compared to susceptible canopies. The susceptible cultivar had a higher disease level (positive value on dimension 1). Differences of disease between cultivars were more visible on top leaves.

Analysis of variance was used to investigate the relation between total lesion area and factors and quantitative variables (Table II.3). Multi-factorial analysis of variance showed that differences of leaf rank and cultivar explained 44% of disease variability. The interaction between cultivar and metamer number was significant ($P = 2.6 \times 10^{-3}$). However taking into consideration interactions did not improve the model. Analysis of covariance emphasized the importance of leaf surface area. Model including all variables explained 63% of disease variability.

Table II.3: Analysis of variance of disease total lesion area (cm²) at row scale resulting from single splash-dispersal events in canopies differing in their architecture and cultivar susceptibility. *The analyzed data corresponds to mean variable values (measured 17 cm from the inoculum source) computed at leaf rank scale, corresponding to a total of 24 observations (2 cultivars x 3 leaf ranks x 2 rain types x 2 repetition). The variable to be explained is the sporulating lesion area at leaf rank scale, computed for each row. Quantitative explicative variables include leaf surface area (LSA), mean perceived spore flux (SFm) and leaf susceptibility (LSu). Simplified model was obtained through model selection using a stepwise algorithm and the AIC (Akaike Information Criteria). P codes: $0 < P < 0.001$ “***”, $0.01 < P < 0.05$ “**”, $0.05 < P < 0.1$ “.”, $P > 0.1$ “NS”. Variable not included in the model “-”.*

Model	Qualitative variables			Quantitative variables			R ²
	Cultivar	Leaf rank	Rain type	LSA	SFm	LSu	
Qualitative variables only	*	***	NS	-	-	-	0.44
Qualitative + leaf surface area	*	***	NS	***	-	-	0.65
Qualitative + mean spore flux	*	***	NS	-	NS	-	0.46
Qualitative + susceptibility	.	***	NS	-	-	NS	0.43
All variables	*	***	NS	***	NS	NS	0.63
Simplified (AIC)	-	***	NS	***	NS	-	0.65

4 Discussion

Our results show the contribution of canopy structure to spore interception and the consequences on disease level resulting from single splash-dispersal events. Measuring both spore fluxes and resultant disease level in detail, together with a complete susceptibility assessment, made it possible to assess the physical and biological aspects of disease propagation.

Measuring the vertical distribution of leaf area has mostly been carried out for plants with small leaves such as pea (Le May *et al.*, 2009). An adapted methodology is necessary in the case of wheat as leaves are longer and different leaf ranks can share similar height in the canopy (Lovell *et al.*, 1997). This assessment (Fig II.3) was made possible in our experiment by the use of 3D mock-ups of experimental canopies (Fig II.1). This technique allowed a quantification of the spatial distribution of organs differing in their susceptibility in relation to spore dispersal gradients.

4.1 Cultivar characteristics

Cultivars differed in their susceptibility to STB and in their canopy structure. Detailed characterization of both aspects revealed high vertical heterogeneity of canopies for both susceptibility and leaf area distribution. Canopy architecture determined the amount and position of leaf area in relation to the inoculum source and the spatial arrangement of susceptible and resistant plant tissues.

Leaf susceptibility differed greatly between leaf ranks (Table II.1). This could be related to differences in leaf senescence, leaf age or leaf rank, which have an impact on susceptibility in various pathosystems (Develey-Rivière & Galiana, 2007). *Z. tritici* (Orton *et al.*, 2011) is often considered as a hemibiotroph fungus as penetration into leaf and primary mycelium development occurs in living tissues. An effect of senescence on infection is therefore a probable hypothesis that has been used in STB models (Robert *et al.*, 2008; Garin *et al.*, 2014). A contrasted reaction of leaves to similar quantities of spores might occur when leaves of different age are present in a canopy. In our experiment, this modulated the vertical disease patterns.

The most resistant cultivar had a large leaf area which was located close to the inoculum source, compared to the susceptible cultivar (Fig II.3). Impact of canopy structure on dispersal has often been assessed through Leaf Area Index (Tivoli *et al.*, 2012), and more rarely through porosity or Leaf Area Density (Calonnec *et al.*, 2013). However, vertical distribution of leaf area has previously been cited as an important factor in the case of splash dispersal (Walklate *et al.*, 1989). Its heterogeneity has sometimes been considered in models (Pielaat *et al.*, 2002; Robert *et al.*, 2008), but rarely assessed directly and compared with experimental data. Our assessment of leaf area distribution outlined notable differences between cultivars which had an impact on their spore interception capacities. In field conditions, where inoculum sources are located on older leaves below susceptible leaves, leaf area distribution might also have an impact on vertical spore gradients within the canopy.

In addition to its resistance to STB, the resistant cultivar had a high capacity of spore interception because of its high LAI and LAD. In a cultivar mixture, this should favor efficient protection of susceptible plants through a barrier effect. The susceptible cultivar had a smaller leaf area and susceptible top leaves were further from the inoculum source. These properties should be less favorable to spore interception.

4.2 Disease propagation

Spore flux and disease vertical gradients differed between cultivars due to differences in leaf area and susceptibility as a function of canopy height. While the highest quantities of spores were measured close to the inoculum source height (Fig II.4), most disease symptoms were observed on the highest and most susceptible leaves. The decrease of spore flux with height is a common splash dispersal pattern (Madden, 1997; Walklate, 1989; Cevallos-Cevallos *et al.*, 2012). In the case where susceptibility of canopy tissues was relatively homogeneous, this resulted in decreasing disease as a function of canopy height: this was the case in Schoeny *et al.*'s experiment Schoeny *et al.* (2008). Our results showed that susceptibility contrast between leaf ranks could strongly modify disease distribution patterns.

High density of the resistant cultivar, together with the proximity of leaf areas to the inoculum source, led to high spore interception. Smaller spore fluxes were measured within the resistant canopies than in susceptible canopies (Fig II.4), this difference was significant 20 cm and 30 cm above the ground. Moreover, the leaf surface area was negatively correlated with spore fluxes measured within canopies (Fig II.5.a). The resistant cultivar had slightly higher incidence (Table II.2) than the susceptible cultivar, despite low susceptibility (Table II.1). This might be related to high spore interception, which was consistent with incidence correlation with leaf surface area. The resistant cultivar also had a high interception capacity, according to the ratio of incidence on the first two row (Table II.2). We quantified interception capacity, which determines the barrier effect in mixture, as the reduction in disease indicators from one row to the next. Schoeny *et al.* quantified the barrier effect by comparing the number of lesions on isolated plants with plants placed within a canopy (Schoeny *et al.*, 2008). Our results were consistent with theirs, showing that higher barrier effects were associated with larger canopy LAI. These results were in agreement with previous studies showing relations between canopy LAI and spore and disease gradients (Madden & Boudreau, 1997; Yang & Madden, 1993).

Several disease indicators (conditional severity, number of lesions per plant and individual lesion size) were reduced on susceptible plants grown in mixture compared to susceptible plants in pure stand (Table II.2). Because incoming spore fluxes were independent of the canopy and infectious processes were controlled, we can deduce that less spores were intercepted by susceptible plants in the mixture than in susceptible pure stand. This can be related to the difference of architecture provided by the resistant cultivar in the mixture. In our experiment difference of canopy density did not result in large difference of incidence. It could be explained by the fact that the difference of density did not allow to completely shelter or protect a contrasted number of leaves of susceptible plants in pure stand compared to mixture. On other side, the difference of density between treatments led to a significant

difference in lesion size on leaves. Therefore, it made us conclude that the number of droplets (carrying spores) that reach leaves was reduced with the increase of density but not enough to prevent any spores from reaching a leaf (and fully shelter leaves). Mixed canopies were mainly composed of resistant and dense plants, which probably provided a shelter for susceptible plants within the row. Disease reductions observed in cultivar mixture grown in field conditions (with the same cultivars, in the same proportions) (Gigot *et al.*, 2012) might be partly linked to the interception capacity of the resistant cultivar, related to its large leaf area.

Our experimental design made it possible to study only interception properties of canopies. In natural conditions, other processes are involved in disease propagation by rain-splash in cultivar mixtures. We used a source of inoculum which was independent of the canopy and its composition in terms of cultivars. In field conditions, the source of inoculum is constituted by diseased plants. A susceptible pure stand is thus expected to release a larger source of inoculum than a resistant pure stand. In cultivar mixtures, increasing the proportion of resistant plants is expected to reduce the amount of inoculum. Our conclusions show that, besides effects related to the proportion of each cultivar, the architecture of the canopy can modulate spore transport and interception by leaves. These effects might be amplified by several dispersal cycles and contribute to disease reduction in cultivar mixtures.

4.3 Spore interception properties of canopies and implications for cultivar mixtures

Our results emphasized the contribution of cultivar architecture to spore interception properties. These properties are important in cultivar mixtures. Indeed, a large leaf area density, combined with high resistance to disease, will provide an efficient barrier effect to spore dispersal and allow protection of susceptible plants within a mixture. Mixture efficiency has been related to genotypic unit area (GUA) corresponding to the area occupied by a single genotype within a cultivar mixture (Garrett & Mundt, 1999). A small GUA compared to dispersal scales maximizes interactions between genotypes and impacts on disease propagation. Disease splash dispersal occurs at a relatively small scale compared to plant size, which is the minimum possible GUA. This is one of the reasons why the protective effect provided by cultivar mixtures is predicted to be low in the case of splash-dispersed disease, compared to wind-dispersed diseases. However, our findings suggested that it is possible to improve the efficiency of spore trapping by resistant cultivars, by choosing cultivars according not only to their resistance, but also to their architecture. A resistant cultivar is expected to provide an efficient barrier effect. It should therefore be dense in order to intercept high quantities of spores. On the other hand, spore interception should be minimized in the case of a susceptible cultivar: leaf area should therefore be lower and the most susceptible leaves should be further from the inoculum source. The architecture of each cultivar composing the mixture should therefore be chosen according its function within the mixture.

Disease reduction in cultivar mixtures results mainly from horizontal heterogeneity of plant resistance, obtained by growing plants of contrasted resistance levels in the same

field. However, vertical spore transfer is crucial in the case of STB epidemics. Our results showed that vertical heterogeneity of leaf area distribution and leaf susceptibility can shape vertical disease gradients resulting from single dispersal events. Different leaf inclinations can lead to contrasted vertical leaf area distribution in wheat canopies, for a similar LAI. This plant characteristic might have an effect on spore interception properties, location of susceptible tissues and horizontal spore transfers. Spore gradients depend on the height of the inoculum source (Pielaat *et al.*, 2002). *Septoria tritici* blotch generally propagates from the bottom to the top of wheat canopies. When the source of inoculum (*i.e.* leaves with sporulating lesion) is relatively high in the canopy, LAI above the inoculum source will be relatively low. The effect of architecture on dispersal patterns is therefore likely to be more important when disease hasn't yet reached top leaves of the canopies. Moreover, different leaf senescence dynamics might lead to contrasted levels of vertical heterogeneity in terms of leaf susceptibility. This might play a role in the consequences of spore dispersal in terms of disease. It therefore seems that 3D heterogeneity of cultivar mixtures (which is determined by canopy structure) should be taken into account, from both the physical and biological point of view, in order to better understand factors that contribute to splash-dispersed disease reduction in cultivar mixtures. Considering the complexity of disease propagation mechanisms and the high number of possibilities of cultivar mixture designs, spatially explicit modeling could be an interesting way to investigate the impact of cultivar architecture on disease reductions within cultivar mixtures.

The cultivars used in our experiment can easily be grown and harvested together in field conditions. Indeed, they have a similar height and precocity which makes the management of such a mixture close to that of a pure stand. Disease reductions have been obtained in the field with the same cultivars (Gigot *et al.*, 2012). However, more pronounced differences of architecture between cultivars composing a mixture could be tested. Though some adjustment should be made in crop management, several studies suggest that interesting benefits can be obtained, for example in terms of yield (Essah & Stoskopf, 2002; Fang *et al.*, 2014) and disease management (Zhu *et al.*, 2005; Jackson & Wennig, 1997).

5 Conclusion

Our results emphasized the importance of the spatial organization of leaves that determines the physical and biological heterogeneity of canopies. Canopy structure determined interception properties and contributed to disease resulting from single splash dispersal events. Cultivar architecture also contributed to protective properties in a cultivar mixture. This suggests that choosing cultivar architecture according to its function within a mixture could improve mixture efficiency in the case of splash-dispersed diseases. Moreover, we emphasized the importance of vertical canopy heterogeneity in the case of splash-dispersal and suggest that this aspect should be considered, from a biological and physical point of view, in order to understand factors that lead to disease reduction within cultivar mixtures. Taking advantage of the diversity of cultivar architectures might therefore contribute to improving the control of splash-dispersed diseases using cultivar mixtures and to reducing fungicide use.

Acknowledgments

We thank the ABIES doctoral school for Tiphaine Vidal's PhD grant and the Wheatamix project financed by the National Agency of Research (ANR-13-AGRO-0008, www6.inra.fr/wheatamix/) for financial support. We are grateful to Michel Burban, Pascal Duprix, Alain Fortineau, Laurent Gérard, Samuel Joseph and François Lecourt for technical assistance, to Frédéric Suffert and Thierry Marcel for helpful discussions and advice, and to Bruno Andrieu, Christophe Gigot, Corinne Robert and the anonymous reviewers for their comments on the manuscript. We also thank Jane Curtis for English corrections.

Chapitre III

Reduction of fungal disease spread in cultivar mixtures: impact of canopy architecture on rain-splash dispersal and on crop microclimate

Contents

1	Introduction	74
2	Material and methods	76
2.1	Experimental design	76
2.2	Plant and canopy architecture	77
2.3	Microclimate	77
2.4	Spore fluxes	78
2.5	Disease assessment	79
2.6	Statistical analysis	79
3	Results	80
3.1	Plant and canopy architecture	80
3.2	Microclimate and spore fluxes	83
3.3	Effect of mixture on disease progression	86
4	Discussion	88
4.1	Plant and canopy architecture	88
4.2	Microclimate and spore fluxes	88
4.3	Effect of mixture on disease dispersal and progression	89
4.4	Comments on the experimental conditions	90
5	Conclusion	91

Résumé

Les associations de variétés différant par leur niveau de résistance à une maladie permettent de maîtriser les maladies des plantes dans un contexte de réduction de l'usage des fongicides. Les variétés composant une associations sont souvent choisies pour leurs niveaux de résistance contrastés à une maladie, alors que leur architecture est rarement prise en compte. Cependant, l'architecture des couverts végétaux a un impact sur la dispersion de spores et le microclimat, qui contribuent au développement des maladies. La propagation des maladies par éclaboussement a lieu sur de courtes distances et est supposée être modulée par la structure du couvert. L'objectif de ce travail était d'évaluer l'impact d'association de variétés de blé différant par leur architecture de couvert sur le microclimat, la dispersion de spores et la propagation d'une maladie dispersée par éclaboussement, la septoriose du blé, causée par *Zymoseptoria tritici*. Des associations de variétés de hauteurs de paille similaires (homogènes) ou contrastées (hétérogènes), dans différentes proportions, ont été comparées aux variétés les composant en culture pure. Une diversité d'architecture de couverts a été obtenue au stade floraison : l'indice foliaire variait de 2,2 à 4,4 m²/m² et la hauteur d'insertion de la feuille drapeau de 0,65 à 1,20 m. Les flux de spores ont été mesurés durant deux événements pluvieux et des variables microclimatiques dont la température de l'air, l'humidité relative et la durée d'humectation ont été mesurées à partir du stade gonflement. Un suivi épidémiologique a été effectué de manière hebdomadaire dans les associations et les cultures pures. La sévérité de maladie était significativement plus faible dans les associations par rapport aux cultures pures. Dans les associations homogènes, une forte proportion de plantes résistantes a été associée à une forte densité de couvert, qui a donné lieu à un microclimat favorable au développement de la maladie. La durée d'humectation était en effet plus longue dans le couvert résistant bas, qui était le plus dense. Dans les deux associations homogènes qui différaient par leur proportion de plantes résistantes, la réduction de sévérité de maladie était similaire. En revanche, les associations hétérogènes avaient une densité de couvert plus faible et des flux de spores plus faibles que les associations hétérogènes. Par rapport à la variété sensible en culture pure, l'aire sous la courbe de progression de la maladie des plantes sensibles a été réduite de 68 % dans les associations et de 32 et 34 % dans les associations homogènes comportant 75 % et 25 % de plantes résistantes, respectivement. Ces résultats suggèrent que l'impact de l'architecture végétaux sur le microclimat et la dispersion de spores peuvent contribuer de manière significative à la réduction de la propagation d'une maladie dans des associations variétales. Une prise en compte de l'architecture des variétés, en plus de leur niveau de résistance, pourrait constituer un levier pour amplifier les réductions de la propagation des maladies dispersées par éclaboussement dans les associations variétales.

Mots-clé: architecture des couverts végétaux, dispersion par éclaboussement, microclimat, septoriose du blé, blé, associations variétales, *Triticum aestivum*, *Zymoseptoria tritici*

Abstract

Mixtures of cultivars with different disease resistance levels make it possible to manage plant disease in a context of fungicide reduction. The cultivars composing a mixture are often chosen for their contrasted disease resistance levels, whereas their architecture is rarely taken into account. However, canopy architecture has an impact on spore dispersal and microclimate, both of which contribute to disease development. Disease spread by rain-splash occurs over short distances and is expected to be modulated by canopy structure. Our objective was to assess the impact of wheat cultivar mixtures that differ by their canopy architecture on crop microclimate, spore dispersal and the propagation of splash-dispersed disease, septoria tritici blotch, caused by *Zymoseptoria tritici*. Each cultivar mixture was composed of a susceptible and a resistant cultivar. A single, short susceptible cultivar was used. The resistant companion was either short (homogeneous) or tall (heterogeneous). Two proportions of resistant cultivar were tested in homogenous mixture. Mixtures were compared to pure stands of component cultivars. The level of resistance of each cultivar was assessed through disease measurements in pure stand. A diversity of canopy architecture was obtained at the flowering stage: the leaf area index ranged from 2.2 to 4.4 m²/m² and flag leaf insertion height from 0.65 m (standard height) to 1.20 m (tall plants). Spore fluxes were measured during two rain events and microclimate variables including air temperature, relative humidity and leaf wetness duration were recorded from the booting stage onwards. Disease assessments were carried out weekly in mixtures and pure stands. Disease on susceptible plants was significantly lower in heterogenous mixtures than in pure stands. In homogeneous mixtures, a high proportion of resistant plants was associated with high canopy density, which led to a microclimate favorable to disease development. Leaf wetness duration was in fact longer in the pure stand constituted of standard height resistant plants, which had the densest canopy. In the two homogeneous mixtures that differed by the proportion of resistant plants, disease reduction was similar. On the other hand, heterogeneous mixtures had a lower canopy density and lower spore fluxes than homogeneous mixtures. Compared to the susceptible pure stand, the area under the disease progress curve of susceptible plants was reduced by 68 % in the heterogeneous mixture and by 32 and 34 % in the homogeneous mixtures with 75 % and 25 % of resistant plants, respectively. Our results suggest that the impact of canopy architecture on microclimate and spore dispersal can significantly contribute to the reduction of disease propagation in cultivar mixtures. We therefore suggest that taking cultivar architecture into account, in addition to the level of resistance to disease, could provide a strategy to enhance disease reduction in cultivar mixtures in the case of splash-dispersed diseases.

Keywords: canopy architecture, splash-dispersal, microclimate, septoria tritici blotch, wheat, cultivar mixtures, *Triticum aestivum*, *Zymoseptoria tritici*

1 Introduction

Cultivar mixtures allow a reduction in disease progression, which is of real interest in a context of fungicide reduction (Finckh & Wolfe, 2006). The cultivars composing a mixture are often chosen for their contrasted disease resistance levels. Disease reduction in cultivar mixtures is related to physical spore dispersal mechanisms linked to spatial distribution of contrasted plant resistance levels. In a mixture, the mean distance between susceptible plants is greater than in a pure stand, and spore transfer from one susceptible plant to another is therefore lower (density effect). On the other hand, spores are intercepted by resistant plants that are either not at all or little affected by disease, and that therefore do not reach susceptible plants (barrier effect). The efficiency of cultivar mixtures has generally been reported for wind-dispersed diseases (de Vallavieille-Pope, 2004), which are characterized by long dispersal distances, thus favoring interactions between cultivars (Garrett & Mundt, 1999). The mixture of plants with contrasted resistance levels is expected to be less efficient in the case of splash-dispersed diseases since shorter dispersal distances lead to more auto-contamination. However, splash dispersal (Saint-Jean *et al.*, 2004; Huber *et al.*, 2006) is also expected to be particularly affected by canopy architecture (Schoeny *et al.*, 2008). Canopy architecture has significant impacts on both spore dispersal and crop microclimate (Boudreau, 2013), which can affect plant disease (Calonnec *et al.*, 2013; Tivoli *et al.*, 2012; Le May *et al.*, 2009). For example, spore transfer by rain-splash occurs over shorter distances in dense canopies since spores have a high probability of being intercepted close to the site of spore emission (Schoeny *et al.*, 2008; Yang & Madden, 1993). On the other hand, dense canopies also retain humidity, which can lead to favorable conditions for pathogen infection and disease development (Ando *et al.*, 2007; Richard *et al.*, 2013; Deshpande *et al.*, 1995). Plant height and distance between leaves contribute to determining canopy density and have been identified as important plant characteristics (Simón *et al.*, 2005; Tavella, 1978) in relation to septoria tritici blotch (STB) caused by *Zymoseptoria tritici* (Orton *et al.*, 2011). In the case of diseases spread by rain-splash over short distances, the range of distances between the leaf source of inoculum and the surrounding leaf targets determines the set of short trajectories that spore-carrying splash-droplets have to travel. Plant architectural traits (Godin, 2000) such as plant height, leaf dimensions or leaf curvature can vary strongly between cultivars of the same species. Canopy architecture results from plant architectural characteristics and agronomical practices. Canopy architecture can be more or less heterogeneous depending on the contrast between the plants that make up the canopy. Standard recommendations for the design of cultivar mixtures in mechanized agricultural systems (Wolfe, 1985) include avoiding differences between cultivars in terms of straw height and precocity in cultivar mixtures in order to obtain homogeneous canopy structure and to limit competition and simplify harvest. However, mixing cultivars of cereal species with a marked difference in plant height has led to positive effects on yield (Fang *et al.*, 2014; Essah & Stoskopf, 2002), grain quality (Jackson & Wennig, 1997), lodging (Revilla-Molina *et al.*, 2009), water use efficiency (Fang *et al.*, 2014) and weed suppression (Kiær *et al.*, 2012). This type of mixture has also led to a reduction of airborne diseases (Li *et al.*, 2012; Zhu *et al.*, 2005; Jackson & Wennig, 1997). For example, mixtures of a tall traditional susceptible glutinous rice cultivar with a shorter modern resistant cultivar have led to a good control of panicle blast disease caused

by *Pyricularia grisea* (wind-dispersed) through reduction the of canopy moisture (Zhu *et al.*, 2005). Furthermore, a reduction of septoria tritici blotch has been observed in mixtures of wheat cultivars with plant height differences (Jackson & Wennig, 1997).

Choosing cultivars not only according to their resistance level to disease but also to their architecture could be a way to amplify disease reduction in cultivar mixtures. Our objective was to quantify the impact of wheat cultivar mixtures characterized by diverse canopy architecture on spore dispersal, canopy microclimate and splash-dispersed disease, septoria tritici blotch.

2 Material and methods

We designed a field experiment to investigate the effects of canopy architecture of wheat cultivar mixtures on microclimate, spore dispersal and STB disease propagation. Treatments included three cultivar mixtures with similar or contrasted straw height, sown in different proportions, and the three pure stands of the corresponding cultivar mixture components. Plant and canopy architecture were characterized at the flowering stage. At this stage, the architecture of wheat is relatively stabilized. All organs have appeared and reached their final size. This is also a critical stage of the epidemic when it gains in importance and when the differences between cultivar mixtures and pure stands are most visible. Spore fluxes were measured during two rain events and several microclimatic variables were recorded in well-developed canopies. Disease assessments were carried out weekly in order to quantify and compare disease progression in mixtures and pure stands.

2.1 Experimental design

The experiment was carried out at INRA-Grignon Research Station (48° N, 1°56' E), 40 km west of Paris, France. Winter bread wheat cultivars were grown in pure stands and in binary mixtures within 3.5 m wide x 10 m length plots with 0.175 m inter-rows. Plots were divided into two equal parts: one was used for destructive plant sampling, the other for non-destructive measurements (spore dispersal, microclimate and disease assessment). Plots were separated by 1.75 m wide triticale strips of the cultivar Tribeca (a tall plant, resistant to STB), in order to avoid disease spread between neighboring plots. A randomized block design was used with three replicates per treatment. Crops were sown on October 24, 2014, at a density of 220 seeds.m⁻², which was comparable to common practices in the region. Nitrogen fertilization was adjusted according to the balance-sheet method (Rémy & Hébert, 1977) with a target yield of 7 t/ha. A single nitrogen application took place at the beginning of stem elongation, around the growth stage (GS) 30 (Zadoks *et al.*, 1974). A single herbicide treatment was applied in the early spring. No fungicide treatment was applied.

Three cultivars were used in the experiment, including two cultivars with standard height (called hereafter "short"), with an average ear height of 0.81 m (Maxwell and Sogood) and a tall cultivar with an average ear height of 1.44 m (Barbu de Champagne). Maxwell (ShoR - Short Resistant) is among the most commercially-available STB-resistant wheat cultivars, with a resistance score of 7 (on a scale from 1 - most susceptible - to 9 - most resistant). Sogood (ShoS - Short Susceptible) is fairly susceptible (score 4). Barbu de Champagne (TallR - Tall Resistant) is a French landrace, characterized as being resistant to STB in local field trials. Resistance genes have not been investigated in this study, and should be quite different since one cultivar is a modern and the other is a landrace. Here, resistance level of cultivars to STB was assessed through disease measurements in pure stands performed the previous year. Both resistant cultivars had similar resistance levels to STB in field. In the present experiment, the area under the disease severity progress curve (AUDPC in % · °Cd) of the three top leaves of the cultivars in pure stands was 685, 877 and 5616 for Maxwell, Barbu de Champagne and Sogood, respectively.

All mixtures consisted of a susceptible (S) and a partially resistant (hereafter called "resistant", R) cultivar. Straw heights of cultivars composing a mixture were either similar (hereafter referred to as "homogeneous" mixtures, HOM) or contrasted ("heterogeneous" mixtures, HET). Mixtures were sown in equi-proportion (1S:1R), except for the homogeneous short mixture that had either 25% (HOM-1S:3R) or 50% (HOM-1S:1R) of susceptible cultivar seeds. All the cultivars composing the mixture were sown in pure stands (PUR), allowing comparisons with the mixture.

2.2 Plant and canopy architecture

Plant and canopy architecture was characterized in mixtures and pure stands. The height of the highest ligulated leaf was recorded at six dates, from the beginning of stem elongation (GS 30) to flowering (GS 65). Plant architectural traits were characterized at flowering. Eight main stems with ears were randomly sampled in each plot, including four axes of each cultivar in the case of cultivar mixtures. The insertion height of leaves was measured. Leaf curvature was measured using a 3D digitizer (3SF002, 3space® fasttrack™Polhemus, USA). Leaf blades were removed from plants, identified and scanned. Individual leaf blade area was measured using image analysis software ImageJ (Schneider *et al.*, 2012). All the plants from one linear meter of a row were collected in each plot. In cultivar mixtures, plants from each cultivar were separated according to their morphological characteristics such as aristation and stem height. The number of plants of each cultivar and the number of axes per plant were counted. These measurements allowed an assessment of plant and axis density as well as the proportion of plants and axes of different cultivars within a mixture. Leaf Area Index (LAI) was estimated from the mean leaf surface area per plant tiller and the number of tillers on one linear meter of a row, for each plot. Leaf Area Density (LAD) was calculated by dividing LAI by canopy height, approximated by the insertion height of the highest ligulated leaf.

2.3 Microclimate

Canopy microclimate was assessed through air temperature, relative humidity, vapor pressure and leaf wetness duration Sentelhas *et al.* (2004) measured within canopies. Measurements began when canopy architecture was well developed, about 1500°Cd (growing degree days), (McMaster, 1997) after sowing, which corresponded to the booting stage (GS 40). Sensors were placed in one plot of each treatment, at about half the height of short plants, in order to account for conditions perceived by the short susceptible plants, in each canopy. Air temperature and relative humidity were measured with thermocouples (Cu-Co, Pyro Controle) and hygrometer sensors (HMP45, Vaisala), which were connected to a central data acquisition system (CR10, Campbell Scientific Ltd.). Leaf wetness duration was measured using leaf wetness sensor (237-L, Campbell Scientific Ltd) as the cumulated number of wet hours (above 60% of the saturation value) per day. For each of these microclimatic variables, mean, minimal, maximal and standard deviation values were logged on an hourly basis throughout the experiment.

A generic infection model for foliar fungal plant pathogens proposed by Magarey *et al.* (2005) was used to compute leaf wetness duration required for infection as a function of canopy air temperature (daily mean):

$$W(T) = W_{min}/f(T) \quad (\text{III.1})$$

where $W(T)$ is the wetness duration requirement (h) for the critical disease threshold (5% disease severity) at temperature T , W_{min} is the minimum wetness duration requirement for the critical disease severity threshold at optimal temperature, and $f(T)$ a temperature response function defined as:

$$f(T) = \left(\frac{T_{max} - T}{T_{max} - T_{opt}} \right) \left(\frac{T - T_{min}}{T_{opt} - T_{min}} \right)^{(T_{opt} - T_{min}) / (T_{max} - T_{opt})} \quad (\text{III.2})$$

if $T_{min} \leq T \leq T_{max}$ (otherwise there is no infection), where T is the temperature ($^{\circ}\text{C}$) during the wetness period, T_{min} is the minimum temperature for infection, T_{max} is the maximum temperature for infection and T_{opt} is the optimum temperature for infection. Values of the different parameters were taken from the literature (Tab II.1). This model was assessed for a wide range of pathogens among which several have infection requirements close to *Z. tritici*. $W(T)$ was computed for each day using the air temperature measured in different canopies and was compared to leaf wetness duration recorded the same day. The original model considered a threshold of leaf wetness duration above which infection would occur at any temperature. Our experiment took place in relatively dry climatic conditions, so we did not include this parameter here.

Table III.1: Parameters of a simple generic infection model for foliar fungal plant pathogens proposed by Magarey *et al.* (2005) applied to the case of *Zymoseptoria tritici*. Parameters were established for *Zymoseptoria tritici*, except W_{min} which was established for *Parastagonospora nodorum*

Parameter	Signification	Value	Reference
W_{min}	minimum wetness duration for infection	10 h	Rapilly & Jolivet (1976)
T_{min}	minimum temperature for infection	7°C	Magboul <i>et al.</i> (1992)
T_{max}	maximum temperature for infection	30°C	Guo & Verreet (2008)
T_{opt}	optimum temperature for infection	18°C	Bernard <i>et al.</i> (2013); Magboul <i>et al.</i> (1992)

2.4 Spore fluxes

Spore fluxes were measured with spore traps composed of microscope slides placed at different heights in the canopy and sheltered from direct rainfall by individual roofs. This spore trap was similar to those used in Gigot *et al.* (2012). One spore trap per plot was

installed when canopies were well developed, around the booting stage (GS 43), in two plots per treatment. Microscope slides were placed at different heights within the canopies. At each height, two horizontal slides were protected from incident rainfall by a roof, thus making it possible to trap splash droplets only. The distance between slides was 0.2 m, and maximum slide height varied from 0.8 to 1.4 m from the ground, depending on canopy height. Clean microscope slides were installed before each rain and collected at the end of the rain in order to avoid accumulation of dust on slides. After collection in the field, slides were allowed to dry in the ambient air and photographed with an optical microscope (Leica DM-5500B, Leica Microsystems, Wetzlar, German) combined with a digital camera, used with an automated stage operated with Power Mosaic software (Leica Microsystems, Wetzlar, Germany). Spore density was estimated by averaging visual counts of spores at 20 points regularly sampled on the slide, for each slide.

2.5 Disease assessment

Disease monitoring started at the beginning of stem elongation (GS 30), corresponding to the epidemic burst of STB. At the beginning of the experiment, five main stems of each cultivar were randomly chosen in each plot. In cultivar mixtures, plants of different cultivars were identified at the seedling stage using contrasted seed coloring. Weekly assessments were performed on each plant at the leaf scale. Leaf disease severity and leaf senescence were visually assessed. The number of new sporulating lesions was counted each week (Gigot *et al.*, 2012). Disease severity was averaged on the top three leaves and weighted by the leaf surface of each leaf level, for each cultivar in each treatment. The area under disease progress curve (AUDPC) was computed for disease severity of the top three leaves. The sporulating lesion area was used as an indicator of the amount of source of spores in each treatment. The sporulating area of the canopy was estimated by multiplying LAI by the weighted mean of disease severity on the top five leaves, for each component of the cultivar mixture.

2.6 Statistical analysis

Data analysis was performed using R statistical software (R Development Core Team, 2010). Comparisons of two means were carried out using Student's t-test for normally distributed variables including disease and microclimatic variables. ANOVA and Tukey's 'Honest Significant Difference' were used for multiple mean comparisons. Wilcoxon rank sum tests were used for mean comparison of non normal variables such as spore fluxes.

3 Results

3.1 Plant and canopy architecture

In our experiment, mixing cultivars with contrasted architecture led to a diversity of canopy architectures (Fig III.1), including differences in Leaf Area Index (LAI), Leaf Area Density (LAD) and height. The 1S:1R homogeneous mixture had an LAI of 3.5, which was similar to the susceptible pure stand. On the other hand, the 1S:3R homogeneous mixture had an LAI of 4.3 m^2/m^2 and was denser than the susceptible pure stand (PUR-ShoS) but close to the short resistant pure stand (PUR-ShoR), which had an LAI of 4.4. The heterogeneous mixture (HET) had an LAI of 2.5 which was close to that of the tall resistant pure stand (PUR-TallR). In some mixtures, the proportion of each cultivar in terms of LAI within mixtures was quite different from sowing proportions. At the flowering stage (GS 65), the proportion of susceptible leaf area was 39 % in the heterogeneous mixture with 50% of seed from the susceptible cultivar at sowing. In the 1S:3R homogeneous mixture with 25% of seed from the susceptible cultivar at sowing, the proportion of susceptible leaf area was 30%.

Differences in height between cultivars were observed from the beginning of stem elongation, around 1000°Cd after sowing (Fig III.2.a). At flowering, the top two leaves of the tall resistant cultivar were located above the height of the ears of the short cultivars (Fig III.2.b). Leaf insertion height of the susceptible cultivar was similar in pure stands and mixtures, except for the heterogeneous canopy where flag leaves of susceptible plants were 4.5 cm lower than in pure stands ($P < 0.05$). In the heterogeneous mixture, the top two leaves of the tall resistant cultivar thus constituted a second layer of leaves above short susceptible plants. The tall resistant cultivar had a late flowering and ended its stem elongation later than the short cultivars. The upper layer of the heterogeneous mixture thus continued to develop from booting to flowering, with a 35 cm increase of the flag leaf height of the tall resistant cultivar during this period. In contrast, the architecture of short cultivars was almost stabilized around booting. Finally, the tall resistant cultivar had drooping leaves compared to the more erect leaves of the short cultivars (Fig III.2.c), which could have an impact on the vertical distribution of leaf areas as well as on ground cover.

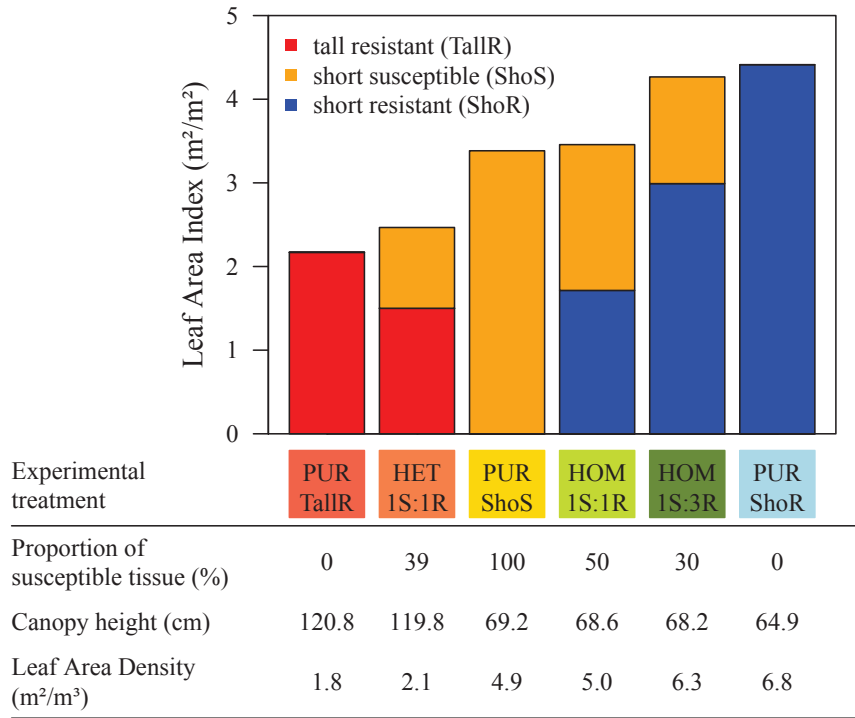


Figure III.1: Canopy architecture of cultivar mixtures and pure stands at flowering. Leaf Area Index corresponds to the total leaf area per ground area, estimated from the surface area of leaves and the number of axes per ground area, considering axes with ears at flowering stage. Canopy height was estimated on the basis of the mean insertion height of the highest leaf of the tallest cultivar of each canopy, measured on 24 plants per treatment. Leaf Area Density corresponds to the leaf area per volume of canopy, estimated by dividing the Leaf Area Index by canopy height. Cultivars: TallR: tall resistant; ShoR: short resistant; ShoS: short susceptible. Treatments: PUR-TallR: tall resistant cultivar in the pure stand; HET: heterogeneous mixture (1 ShoS:1 TallR, 1S:1R); PUR-ShoS: short susceptible cultivar in the pure stand; HOM: homogeneous short mixture (1 ShoS:1 ShoR) with 50% (1S:1R) and 25% (1S:3R) of susceptible plants (ShoS); PUR-ShoR: short resistant cultivar in the pure stand.

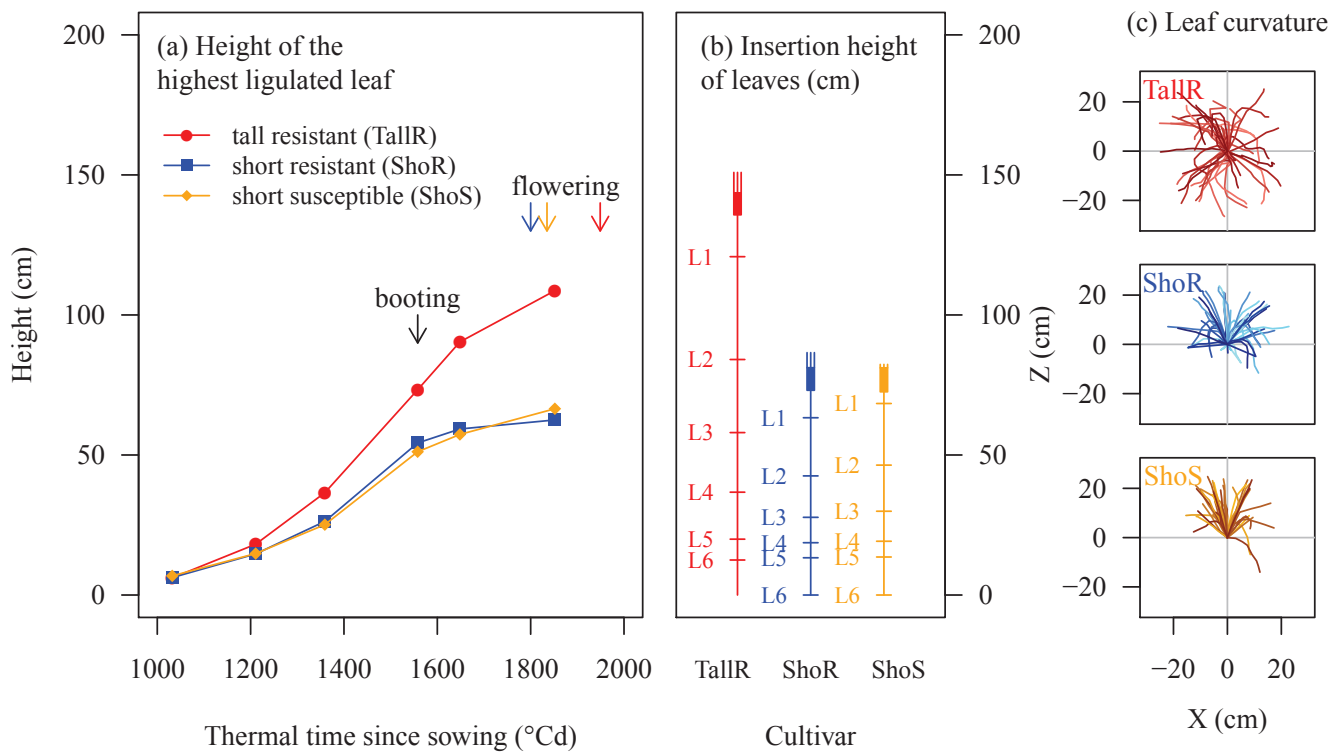


Figure III.2: Architecture of wheat cultivars grown in pure stands. *Cultivars: TallR: Tall Resistant; ShoR: Short Resistant; ShoS: Short Susceptible.* (a) Height of highest ligulated leaf of the short susceptible cultivar flag leaf, as a function of time, from the beginning of stem elongation to flowering. Arrows indicate the dates of key development stages. The flowering date differed between cultivars. (b) Mean insertion height of leaves of main stems at flowering (GS 65) for each cultivar. (c) Example of leaf curvature for the top two leaves of each cultivar.

3.2 Microclimate and spore fluxes

There were no significant differences in mean air temperature, relative humidity or vapor pressure inside the canopy for the different treatments. Temperature amplitude at the day scale slightly differed between treatments, which was generally visible during sunny days with low wind speed. The maximum daily temperature amplitude was 21.1°C, 21.6°C for the short susceptible pure stand and for the 1S:1R homogeneous mixture, compared to 20.6 °C for the heterogeneous mixture and 22.2°C for the short resistant pure stand.

Leaf wetness duration (LWD) differed among treatments, particularly during periods without rain (Fig III.3). Total leaf wetness duration during the measuring period was 174 h for the short susceptible pure stand, 184 h for the homogeneous 1S:1R mixture, 191 h for the heterogeneous mixture and 206 h for the short resistant pure stand. Leaf wetness duration necessary for infection was computed from canopy temperature according to the model of Magarey *et al.* (2005) and was similar among treatments. During rain periods when spore dispersal could occur, microclimatic conditions were rarely limiting for pathogen infection and the LWD measured was often greater than the LWD estimated necessary for infection.

For both of the rain events studied, the heterogeneous mixture had a spore flux similar to the short resistant pure stand ($P > 0.05$), despite a higher sporulating lesion area in the heterogeneous mixture (Fig III.4). The homogeneous mixtures with different proportions of resistant plants had similar sporulating lesion areas, but HOM-1S:3R had a higher spore flux, which was significant for the first rain ($P < 0.05$). This suggests that the production of spores per area of sporulating lesion was higher for the short resistant pure stand and for the 1S:3R homogeneous mixture, which had dense canopies, compared to the heterogeneous mixture and the 1S:1R homogeneous mixture, respectively.

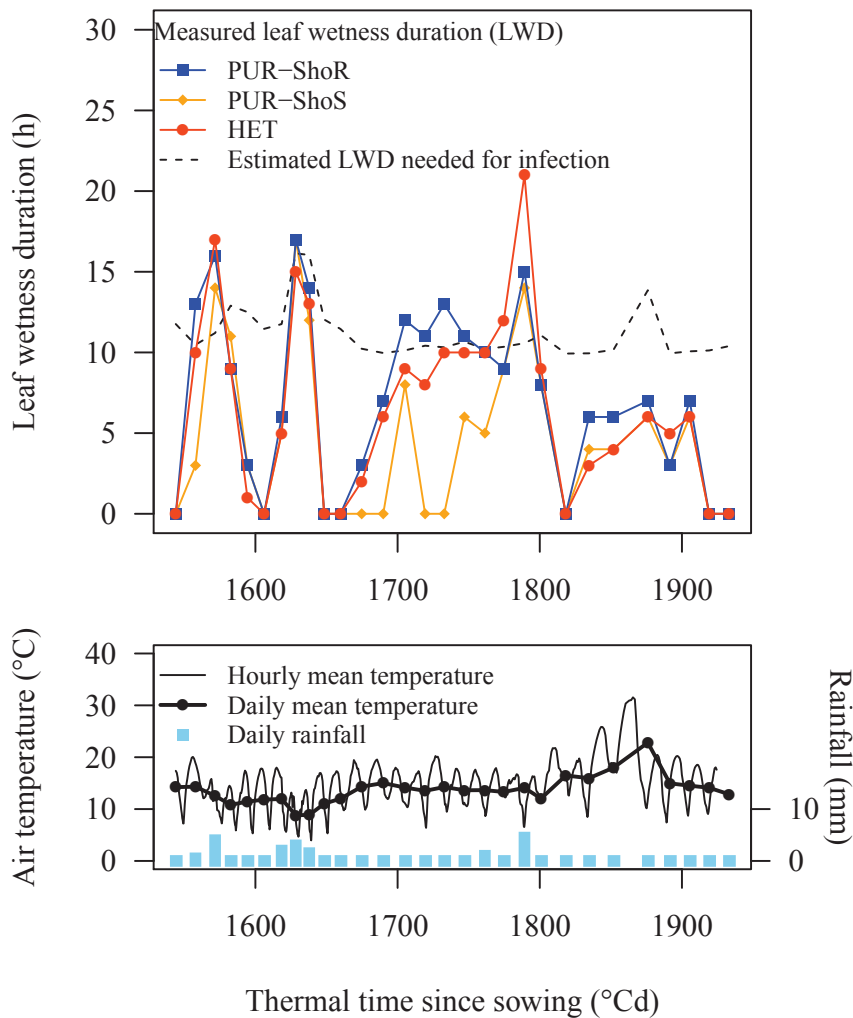


Figure III.3: Leaf wetness duration in cultivar mixtures and pure stands and main climatic characteristics. Leaf wetness duration (LWD) required for infection (dashed lines) was computed from canopy temperature, which was similar between treatments, following Magarey et al. (2005). Air temperature during the measuring period and rainfall are shown on the lower part of the graph. When measured daily, the LWD (continuous line) was greater than the estimated LWD necessary for infection (dashed lines), and we therefore considered that microclimatic conditions were not limiting for infection by *Zymoseptoria tritici*. Treatments include PUR-ShoS: short susceptible cultivar in pure stand; HOM-1S:1R: a homogeneous mixture composed of short cultivars including 50% of susceptible plants at sowing; PUR-ShoR: short resistant cultivar in pure stand (canopy architecture similar to homogeneous short mixture with 25% of susceptible plants at sowing); HET: heterogeneous mixture composed of a short susceptible and a tall resistant cultivar.

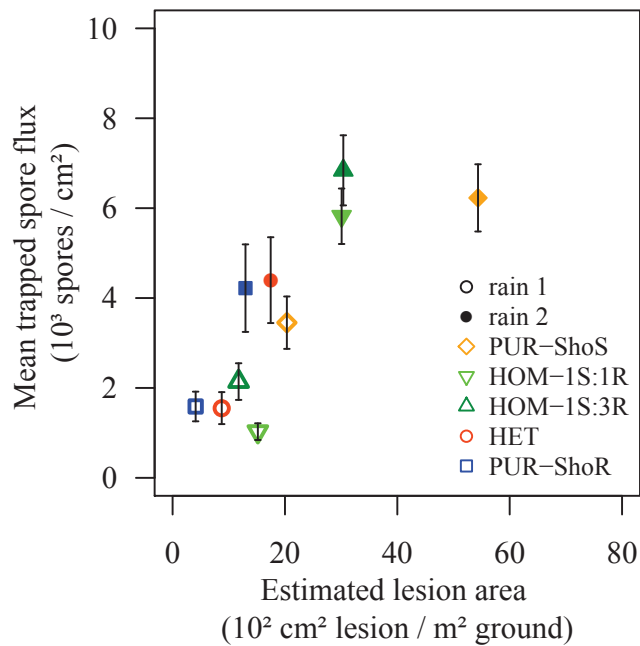


Figure III.4: Sporulating lesion area and spore flux in pure stands and cultivar mixture during two rain events. Spore fluxes as a function of sporulating lesion area on the five top leaves, measured in different treatments. Mean values include spore fluxes measured within canopies at different heights: 0.2, 0.4, 0.6 and 0.8 m from the ground. Vertical bars correspond to the standard error of spore fluxes. Treatments: PUR-ShoR: short resistant cultivar in pure stand; HOM: homogeneous short mixture with 50% (1S:1R) and 75% (1S:3R) of resistant plants; PUR-ShoS: short resistant cultivar in pure stand; HET: heterogeneous mixture of a short susceptible and a tall resistant cultivar.

3.3 Effect of mixture on disease progression

Before booting, disease progression, assessed here from the number of new lesions observed each week at plant scale, was relatively slow and similar between treatments (Fig III.5). After booting, the number of new lesions significantly differed between treatments ($P < 0.01$). The maximum number of new lesions recorded on susceptible plants was much lower in mixtures than in pure stands. A maximum of 48.7 new lesions per plant and per week was observed in the susceptible pure stand compared to 19.9, 19.3 and 10.3 in homogeneous mixtures with 25 and 50% of susceptible plants and in heterogeneous mixtures, respectively.

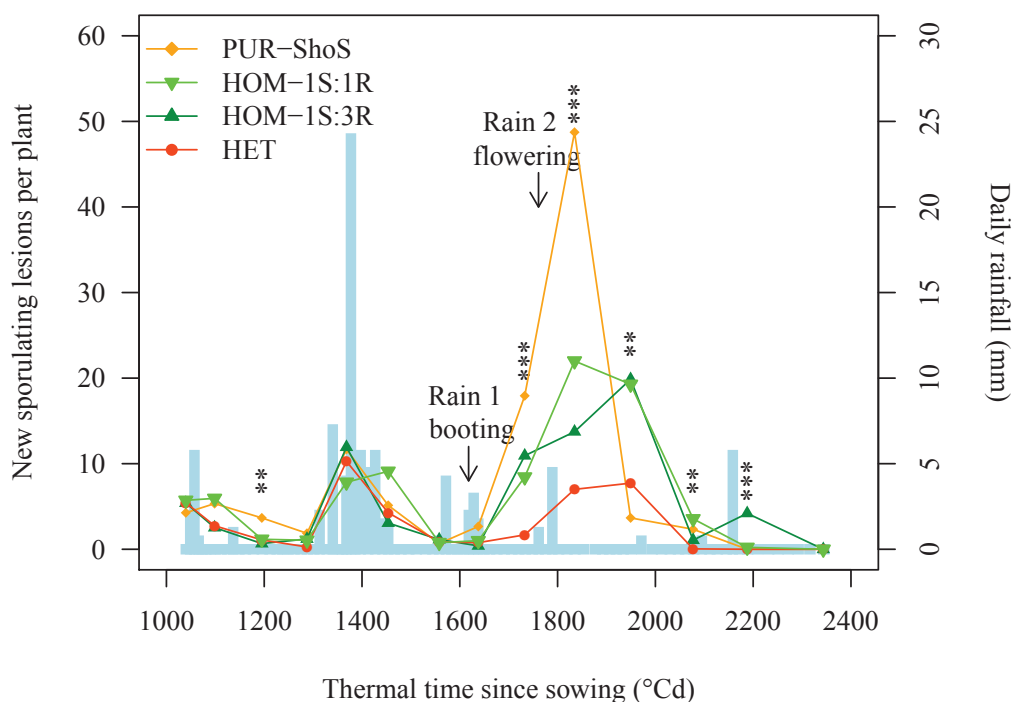


Figure III.5: Mean number of new sporulating lesions per susceptible plant in pure stands and cultivar mixture, observed during weekly disease assessments. Asterisks indicate significant differences in number of lesions between treatments, for a determined date (p -value codes: *** < 0.001 , ** < 0.01). Treatments: PUR-ShoS: short resistant cultivar in pure stand; HOM: homogeneous short mixture (ShoS + ShoR) with 50% (1S:1R) and 25% (1S:3R) of susceptible plants (ShoS); PUR-ShoS: short resistant cultivar in pure stand; HET: heterogeneous mixture (ShoS + TallR).

The area under the disease progression curve (AUDPC) was significantly lower ($P < 0.05$) for susceptible plants grown in mixture compared to those grown in pure stands (Fig III.6). Differences between homogeneous and heterogeneous mixtures were amplified over time. Around the booting stage, disease severity on susceptible leaves was low on top leaves and did not depend on treatment. Differences were stabilized towards the end of the crop cycle, around 1900°Cd after sowing. The AUDPC of resistant cultivars in the pure

stand was similar, with 684 for the short and 846 for the tall resistant cultivar ($P > 0.05$). Mixture had no significant impact on the AUDPC of short resistant plants. However, the AUDPC was significantly lower ($P < 0.05$) on tall resistant plants grown in mixture with an AUDPC value of 41 compared to 846 in the pure stand.

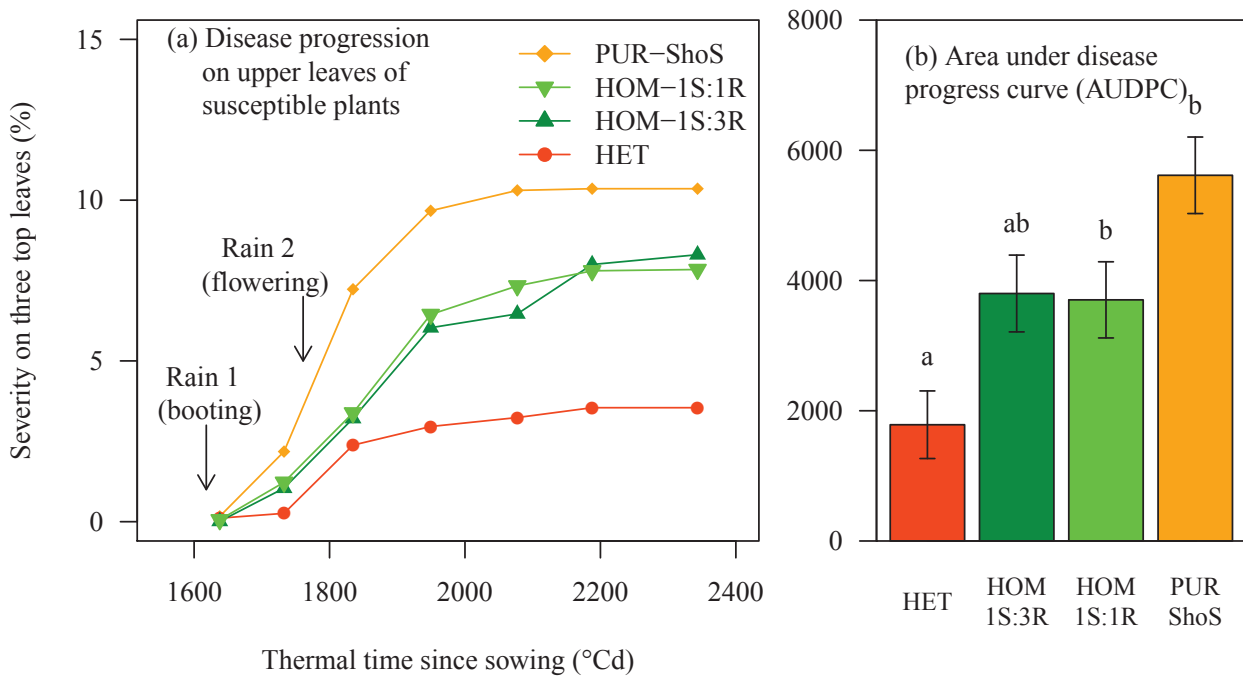


Figure III.6: Disease progression on the three top leaves of susceptible plants. (a) Disease severity on the three top leaves as a function of thermal time since sowing, where mean severity was weighted as a function of leaf area of each leaf level. (b) Area under disease progress curve of susceptible plants grown in mixtures and in pure stands. In graph (b), vertical bars indicate standard errors. Treatments: HET: heterogeneous mixture of a short susceptible and a tall resistant cultivar; HOM: homogeneous short mixture with 50% (1S:1R) and 25% (1S:3R) of susceptible plants; PUR-ShoS: short susceptible cultivar in pure stand.

4 Discussion

4.1 Plant and canopy architecture

In mixtures containing plants with small differences in plant height, canopy architecture is rarely considered as an important factor for disease management. However, in this study, different canopy architectures were obtained depending on mixture design, even with similar cultivar heights (Fig III.1). The proportion of resistant plants in cultivar mixtures is a well studied factor of disease reduction (Cox *et al.*, 2004; Dai *et al.*, 2012). Here, homogeneous mixtures with differences in cultivar proportion also had different canopy densities. Canopy density could have opposite effects on disease since high density can both favor pathogen development through a wetter microclimate (Richard *et al.*, 2013) and reduce disease propagation by reducing the distance of spore dispersal (Schoeny *et al.*, 2008).

Growing cultivars of contrasted height together led to some competition between cultivars, as shown by the difference between the proportion of short susceptible LAI at flowering stage (39%), which was lower than the sowing proportion (50%). The predominance of the tall cultivar contributed to the low density of the heterogeneous mixture. Moreover, differences in leaf height insertion between cultivars (Fig III.2) led to a particular architecture with an upper layer composed of top leaves of the resistant cultivar. This type of strongly heterogeneous architecture has been little studied in the past and its properties might strongly differ from those of homogeneous canopies. In the lower part of the heterogeneous mixture, the density of susceptible plants was much lower than in pure stands, which could lead to density effects by increasing the distance between susceptible plants. However, the amount of resistant leaves located in this lower part of the canopy was much lower than in homogeneous short mixtures. Less spores were therefore expected to be intercepted by resistant leaves in this canopy and barrier effects might be lower than in homogeneous canopies. The effects of canopy architecture are further discussed in the next sections.

4.2 Microclimate and spore fluxes

No significant differences of air temperature within canopies could be detected among treatments. In this study, we measured air temperature within canopies at mid-height of susceptible plants. More detailed measurements, *e.g.*, of vertical temperature gradients (Graser *et al.*, 1987) or leaf temperature (Bernard *et al.*, 2013), might be more appropriate for detecting small differences that might have an impact on the pathogen. Differences in temperature amplitude were detected on sunny days with low wind speed and might have some impact on disease development (Bernard, 2012).

Leaf wetness duration (LWD) required for infection was estimated to be similar among treatments (Fig III.3). On rainy days, LWD was almost never limiting for infection. However, measured LWD differed among treatments on days without rain. The short resistant pure stand, which had the densest canopy, also had the longest leaf wetness duration, with 206 wet hours compared to 174 in the short susceptible pure stand. High canopy density has previously been linked to high LWD in cotton canopies (Monteiro *et al.*, 2006). This pattern

could be attributed to reduced air circulation in dense canopies, which slowed down leaf drying (Rowlandson *et al.*, 2015). Despite its low canopy density, the lower part of the heterogeneous mixture seemed to dry slowly after a rain (high LWD on rainy days) compared to the short susceptible pure stand. This could be linked to the fact that leaf drying could occur from the top to the bottom of the canopy, the upper part being in contact with dry air and wind, as was the case for a potato canopy (Jacobs *et al.*, 2005). However, considering days without rain, the lower part of the heterogeneous mixture had a shorter LWD. Sentelhas *et al.* (2005) measured lower LWD at the bottom of corn canopies on days with dew deposit. These differences might lead to different impacts on fungal development, including on sporulation (Huber *et al.*, 2006; Huber & Itier, 1990) and probably contributed to differences in fungal development.

Comparing spore fluxes to sporulating lesion area suggested that spore production (for a determined sporulating lesion area) depended on treatment and possibly on canopy architecture. The impact of temperature and LWD on sporulation has been previously reported (Rotem & Palti, 1969; Anco *et al.*, 2013). In our experiment, differences among treatments could be observed only for LWD (Fig III.3). Homogeneous mixtures with different proportions of resistant plants had similar estimated lesion areas during two rain events (Fig III.4). However, the densest mixture had a higher spore flux, suggesting that high LWD might have favored sporulation. The reduction of disease severity of the tall resistant cultivar in mixture compared to the pure stand thus contributed to the relatively low sporulating lesion area observed in the heterogeneous mixture.

4.3 Effect of mixture on disease dispersal and progression

Weekly new lesion counts on susceptible plants (Fig III.5) resulted from several factors including (i) the amount of dispersed spores (assessed here through spore flux measurements), (ii) the amount of spores intercepted by susceptible plants (which depends on the proportion of susceptible leaves), (iii) the resistance level of plants and (iv) the microclimatic conditions provided for fungal development. The two heterogeneous mixtures differed not only by their proportion of resistant plants, but also by their canopy density. Microclimatic conditions were more favorable to pathogen development in the 1S:3R than in the 1S:1R homogeneous mixture, which could explain why different proportions of resistant plants in homogeneous mixtures did not result in differences in the number of new lesions per susceptible plant in this experiment. Moreover, despite a relatively high proportion of susceptible plants, the heterogeneous mixture had relatively low spore fluxes (Fig III.4) and a lower number of new lesions than in homogeneous mixtures.

In our experiment, a moderate impact of mixture on disease severity and AUDPC was observed for both homogeneous mixtures, independently of the proportion of resistant plants. This is also visible when considering disease progression (Fig III.6). Similar results have been previously obtained in homogeneous mixtures used to manage STB. In a wheat cultivar mixture similar to the 1S:3R homogeneous mixture, under comparable STB disease pressure, Gigot *et al.* (2012) obtained a reduction of disease severity of 20 % on top leaves. With 50% susceptible wheat plants, STB disease was slightly reduced in mixtures, but only

during severe epidemics (Cowger & Mundt, 2002b).

Disease severity on susceptible plants was reduced in heterogeneous mixtures compared to pure stand (Figs III.5, III.6). Disease reduction has previously been reported for different pathosystems in mixtures of cultivars with contrasted stem height (Li *et al.*, 2012; Zhu *et al.*, 2005; Jackson & Wennig, 1997). In particular, high reduction of panicle blast was reported in mixtures of short and tall rice cultivars, with two-thirds of resistant plants (Zhu *et al.*, 2005). Our results confirmed the potential of heterogeneous cultivar mixtures and provided a comparison with more common homogeneous mixtures for specific experimental conditions.

4.4 Comments on the experimental conditions

High mixture effects are often observed when disease reaches higher levels than in our experiment. For example, on a year where disease severity reached 30% on susceptible plants in pure stands, Gigot *et al.* (2012) observed a reduction of severity of 40% compared to 20% for a year when disease severity reached 13% on susceptible plants in pure stands. Our experiment took place in year with relatively few dispersal events. In years with more frequent rains, dispersal events would be much more frequent and dispersal-related effects (Finckh & Wolfe, 2006) such as the barrier effect (interception of spores by resistant plants) or the density effect (increased distance between susceptible plants) would probably play a much more important role, amplifying cultivar mixture efficiency.

The heterogeneous mixtures were very favorable for the tall resistant cultivar. Although this cultivar was partially resistant (in the pure stand, AUDPC on the top leaves was 6.6 times smaller than on the short susceptible cultivar), it is interesting to note that the heterogeneous mixture led to a dramatic reduction of 95% of AUDPC of TallR plants compared to pure stands. This type of mixture could therefore be interesting if the tall cultivar has a particular value in terms of yield or grain quality. This was the case, for example, in the study of Zhu *et al.* (2005), where the tall cultivar was a glutinous rice particularly prized in China for its gustative and textural properties. In our case, the tall resistant cultivar was chosen for its height and resistance to STB, without taking its yield into consideration.

Indeed, the objective of this experiment was to assess the impact of a marked contrast of architecture between cultivars on disease and related mechanisms, not to test an agronomically-effective cropping system. However, the mechanisms highlighted in this experiment could probably occur in less contrasted cases, although the impacts might not be measurable. Our conclusions could thus be taken into consideration in the design of mixtures using cultivars with appropriate agronomic properties.

5 Conclusion

A diversity of canopy architecture was obtained by growing cultivars with more or less contrasted architecture together. Dense canopies had a longer leaf wetness duration than others and thus provided more favorable conditions for disease development. This antagonist effect probably at least partially explains the similar effect of homogeneous mixtures with different proportions of resistant plants on the disease severity of susceptible plants. Mixtures of cultivars with contrasted stem height led to enhanced disease reduction compared to both homogeneous mixtures and susceptible pure stands.

Our results suggest that the impact of canopy architecture on microclimate and spore dispersal can contribute to disease reduction in cultivar mixtures. This was the case even when the cultivars composing the mixture had similar heights. Heterogeneous canopy architecture provided substantial disease reduction in a year unfavorable to mixture efficiency, even with a relatively high proportion of susceptible plants.

We conclude that taking cultivar architecture into account, in addition to the level of plant resistance to disease, could be a way to enhance disease reduction in cultivar mixtures in the case of splash-dispersed diseases. Modeling approaches might help to anticipate the effects of canopy architecture on microclimate and dispersal.

Acknowledgment

We thank the ABIES doctoral school for Tiphaine Vidal's PhD grant and the Wheatamix project financed by the French National Research Agency (ANR-13-AGRO-0008, www6.inra.fr/wheatamix/) for financial support. We are grateful to Léa Boutard, Christelle Franchet, Laurent Gérard, Jean-Christophe Gueudet, Samuel Joseph, Marc Leconte, Pauline Lusley and Christophe Montagnier and his team (INRA Experimental Unit, Thiverval-Grignon) for technical assistance, and to Bruno Andrieu and Andrée Tuzet for comments on the manuscript. We also thank Gail Wagman for correcting the English.

Chapitre IV

Impact of plant and canopy architecture on spore dispersal by rain-splash in wheat cultivar mixtures: a modeling study

Contents

1	Introduction	96
2	Modeling approach	98
2.1	Splash dispersal within the canopy	98
2.2	Canopy structure and inoculum location at flowering stage	99
2.3	Numerical experiments	101
3	Results	102
3.1	Simulated characteristics of two contrasted cultivar mixtures	102
3.2	Impact of virtual plant height of cultivars composing mixtures on inoculum dispersal by rain-splash	105
3.3	Effects of canopy structure on dispersal	110
4	Discussion	114
4.1	Umbrella effect	114
4.2	Height effect	115
4.3	Barrier effect	115
4.4	Effects of the canopy architecture of cultivar mixtures on inoculum dispersal by rain-splash	116

Résumé

Les associations variétales peuvent réduire la propagation de maladies en cultivant ensemble des variétés différant par leurs gènes de résistances ou leur niveau de résistance à une maladie. Les caractéristiques architecturales des variétés pourraient avoir un effet sur la progression de la maladie, en particulier à travers la dispersion par éclaboussement de spores, qui a lieu sur des distances courtes, de l'ordre de l'échelle de l'organe voire de la plante. L'objectif de ce travail était d'évaluer l'impact de l'architecture de variétés associées sur la dispersion par éclaboussement de *Zymoseptoria tritici*, agent de la septoriose du blé. Nous avons pour cela utilisé une approche de modélisation impliquant une description spatialement explicite de l'architecture du couvert végétal et des processus de dispersion par éclaboussement. Le modèle de dispersion par éclaboussement utilisé a permis de calculer l'interception de gouttes de pluie par un couvert virtuel, ainsi que la production, le transport et l'interception par des éléments du couvert de gouttelettes d'éclaboussement transportant de l'inoculum. Nous avons construit des couverts virtuels en 3D pour deux types d'associations de variétés ayant des hauteurs de tiges similaires (homogène) ou contrastées (hétérogène), en se basant sur des mesures effectuées au champ, au stade floraison. Différentes hauteurs de plantes virtuelles ont été testées, pour chacune des variétés composant les associations, afin d'évaluer l'impact de ce trait architectural sur les processus de dispersion au sein des associations. La quantité de gouttes de pluie interceptées par les feuilles malades a été reliée à la quantité de surfaces foliaires présentes au dessus de celles-ci (effet parapluie). L'interception d'inoculum d'un rang foliaire a été fortement déterminée par la différence de hauteur par rapport à la source d'inoculum (ici localisée principalement sur les feuilles basses malades de la variété sensible). Ainsi, très peu d'inoculum a été intercepté par les feuilles localisées à plus de 40 cm au-dessus de la source d'inoculum. Les plantes hautes ont donc globalement intercepté moins d'inoculum que les plantes basses. Par exemple, une augmentation de taille d'une variété sensible, dans une association de type homogène, a donné lieu à une réduction d'interception d'inoculum de 1,2 (taille normale) à 0,8 unités d'inoculum par goutte et par m² de feuille (double de la taille normale). Ce résultat de simulation est cohérent avec les gradients verticaux de dispersion par éclaboussement classiquement observés, mais aussi par rapport au lien établi entre hauteur de plante élevée et réduction de la sévérité de septoriose chez le blé. L'effet barrière a été modulé par l'hétérogénéité du couvert. Par exemple, la surface foliaire résistante présente à la hauteur des feuilles malades était de 2,37 m²/m² pour une plante sensible de hauteur doublée contre 1,65 m²/m² pour une plante de hauteur normale. Cette différence a conduit à une plus forte interception d'inoculum par les feuilles résistantes (effet barrière) correspondant à 2,1 unités d'inoculum par goutte et par m² de feuille au lieu de 1,5 unités pour une hauteur de plante normale. Cet effet barrière, associé à l'effet hauteur mentionné précédemment, a contribué à réduire l'interception d'inoculum par les plantes sensibles hautes associées à des plantes résistantes basses. Ces résultats suggèrent que les effets des associations variétales sur la dispersion pourraient être modulés par un choix adapté des caractéristiques architecturales des variétés. En particulier, des différences de hauteur de plantes, même réduites, pourraient avoir à des effets intéressants sur la dispersion de spores.

Mots-clé: associations variétales, architecture des couverts végétaux, hauteur de plante, dispersion par éclaboussement, modélisation 3D, blé, *Triticum aestivum*, septoriose du blé, *Zymoseptoria tritici*

Abstract

Cultivar mixtures can reduce the propagation of diseases by growing together cultivars that differ by their resistance genes or their level of resistance to a disease. Architectural characteristics of cultivars could have an effect on disease, in particular through splash dispersal of spores, which occurs over short distances, in the order of organ to plant scale. The objective of this work was to assess the impact of wheat plant architecture of cultivars composing cultivar mixtures on splash dispersal of *Zymoseptoria tritici*, cause of the septoria tritici blotch disease. In order to investigate this question, we used a modeling approach involving a spatially explicit descriptions of canopy architecture and of splash dispersal processes. The splash dispersal model made it possible to compute raindrop interception by a virtual canopy as well as the production, transport and interception of splash droplets carrying inoculum by elements of the canopy. We designed 3D virtual canopies for two types of cultivar mixture of a susceptible and a resistant cultivar with either similar (homogeneous) or contrasted stem height (heterogeneous), based on field measurements at flowering stage. We tested different heights for virtual plants of each cultivar composing mixtures in order to assess the influence of this architectural trait on dispersal patterns within cultivar mixtures. Drop interception by diseased leaves depended on leaf area located above them (umbrella effect). Inoculum interception by a leaf layer strongly depended on the height difference between the leaf layer and the inoculum source (here located mainly on lower diseased leaves of the susceptible cultivar). Little inoculum was thus intercepted further than 40 cm above the inoculum source. Consequently, tall plants intercepted less inoculum than short plants. For example, increasing the height of the susceptible cultivar in a homogeneous type mixture reduced inoculum interception from 1.2 (normal height) to 0.8 units per drop and per m² of leaves (double of normal height). This simulation result was consistent with reports of classical of vertical splash-dispersal patterns and with the association of tall plant height with reduced septoria tritici blotch severity observed in field experiments. Barrier effect was modulated by canopy heterogeneity. For example, the leaf area of resistant leaves located at the same height as susceptible diseased leaves was of 2.37 m²/m² for doubled susceptible plant height compared to 1.65 m²/m² for normal plant height. This led to a higher inoculum interception by resistant leaves (barrier effect) corresponding to 2.1 units per drop and per m² of leaves compared to 1.5 units for normal plant height. This barrier effect, together with height effect mentioned previously contributed to the reduction of inoculum interception by tall susceptible plants in mixture with short resistant plants. These results suggest that mixture effects on disease dispersal could be modulated by an adequate choice of architectural characteristics of cultivars. In particular, even small differences in plant height could provide interesting effects on spore dispersal.

Keywords: cultivar mixtures, canopy architecture, plant height, splash-dispersal, 3D modeling, wheat, *Triticum aestivum*, septoria tritici blotch, *Zymoseptoria tritici*

1 Introduction

Plant diseases are a major threat to agricultural production, especially in a context of climatic uncertainty (Lamichhane *et al.*, 2015; Savary *et al.*, 2011). Disease management is mainly provided by resistant cultivars and use of pesticides. However, some pathogens have high adaptive capacities, and can overcome relatively quickly cultivar resistances (de Vallavieille-Pope *et al.*, 2012) and develop resistance to pesticides (Leroux & Walker, 2011). This is the case for example of *Zymoseptoria tritici* (Orton *et al.*, 2011), which causes septoria tritici blotch (STB), a very damageable wheat disease (Fones & Gurr, 2015) dispersed by rain-splash (Huber *et al.*, 2006) during its spring epidemic phase.

Agricultural systems have tended towards growing standardization and homogenization in order to simplify crop management and improve yield. However, this has also led to a selective pressure over pathogens and a dependence to a large extent on farm inputs, including fungicides. Introducing diversity in crop system, for example through intercropping and cultivars mixture, can make it possible to improve the stability of production and to contribute to disease management (Boudreau, 2013) in a context of reduction or absence of fungicide use. Cultivar mixtures consist in growing different cultivars together in the same field. This cultural practice can provide reductions of disease propagation if mixtures are adequately designed, in particular if chosen cultivars have contrasted levels of resistance to the targeted diseases (Finckh & Wolfe, 2006). Major mechanisms involved in disease reduction are related to spore dispersal. In a mixture, distance between susceptible organs is larger than in pure stand, thus reducing spore transfer from one susceptible plant to the other (density effect), particularly in the case of spore transfer by rain-splash which occurs over short distances. On the other hand, spores are intercepted by resistant plants which are not or little affected by disease, and part of the inoculum is therefore prevented from reaching susceptible plants (barrier effect). The reduction of disease propagation in cultivar mixture can be optimized by using an adequate proportion of resistant and susceptible cultivars within the mixture (Garrett & Mundt, 1999; Cox *et al.*, 2004; Dai *et al.*, 2012; Jeger *et al.*, 1981; Xu & Ridout, 2000; Gigot *et al.*, 2014). For example, Gigot *et al.* (2012) obtained reductions of STB severity up to 42% in wheat cultivar mixtures containing 75% of resistant plants .

Cultivar mixtures used in mechanized agricultural systems are usually composed of cultivars with similar architecture (Wolfe, 1985) and cultivar architecture is seldom considered in the process of mixture design. However, canopy architecture has an impact on spore dispersal (Calonnec *et al.*, 2013). This is particularly striking in the case of splash dispersal, which occurs over short distances. For example, experiments in controlled conditions have shown a relationship between canopy density and gradient shape (Schoeny *et al.*, 2008; Madden & Boudreau, 1997; Yang & Madden, 1993). Moreover, plant height has been shown to be related to STB severity (Arraiano *et al.*, 2009; Bahat, 1980). Taking advantage of intraspecific diversity in terms of plant architecture could be a way to enhance the reduction of disease propagation in cultivar mixtures. For example, growing together cultivars of contrasted height has provided disease reductions in the field (Li *et al.*, 2012; Zhu *et al.*, 2005; Jackson & Wennig, 1997). In the field, it is difficult to assess the direct impact of plant

architecture on dispersal and to distinguish it from other mechanisms that have an impact on disease. Modeling approaches have been proved to be useful to investigate the impact of architecture on disease propagation in pure stands (Calonnec *et al.*, 2008; Robert *et al.*, 2008).

The objective of this work was to assess the impact of wheat plant architecture of cultivars composing mixtures on splash dispersal of *Z. tritici*. In order to investigate this question, we used a modeling approach involving an explicit description of canopy architecture and spatial dispersal processes. We simulated dispersal events occurring in virtual mixtures of cultivars with similar (hereafter called "homogeneous") stem height (*i.e.* unimodal stem height distribution) and contrasted (hereafter called heterogeneous) stem height (*i.e.* bimodal stem height distribution), at flowering stage. We tested different heights for virtual plants of each cultivar composing mixtures in order to assess the influence of this architectural trait on dispersal patterns within cultivar mixtures.

2 Modeling approach

Splash dispersal events were simulated at flowering stage, in two contrasted types of cultivar mixtures. Flowering is a critical stage in the epidemic as (i) disease keeps propagating upwards while the height of leaves remains fixed, (ii) no more healthy tissues are formed and global disease severity at plant level increases. At this stage, plant organs have been fully formed and have reached their final location within the canopy and top leaves, which have a critical importance in yield formation (Thomas *et al.*, 1989), begin to be affected by disease. At this stage also, the impact of cultivar mixture on disease propagation becomes significantly effective compared to pure stand (Gigot *et al.*, 2012). As mixture design could have a non negligible impact on both canopy architecture and epidemic before flowering, we based our case study on field measurements of architecture and disease measurements performed at flowering stage, representing a snapshot of canopy architecture and location of inoculum sources at this critical stage. In order to study the impact of plant height of cultivars composing a mixture on splash dispersal, we simulated splash dispersal events in canopies including virtual plants with different insertion height of leaves of each cultivar ranging from half to twice the observed height of plants in field.

2.1 Splash dispersal within the canopy

In many dispersal models, canopy architecture is taken into account through integrated parameters such as porosity of crop density, thus considering plant canopy as an homogeneous medium. In the case of STB, vertical heterogeneity is an important point as spores travel from sporulating lesions, usually located on lower leaves, to younger and higher healthy leaves (Suffert *et al.*, 2011; Suffert & Sache, 2011). Vertical heterogeneity of canopy structure has been considered previously in dispersal and disease modeling (Pielaat *et al.*, 2002; Robert *et al.*, 2008). In the case of cultivar mixture, horizontal heterogeneity is also important as disease reduction mechanisms rely on the proximity of resistant and susceptible plants grown side by side. This type of heterogeneity has been considered previously, including in cultivar mixture models (Sapoukhina *et al.*, 2010). However, canopy heterogeneity, in particular 3D heterogeneity, is rarely considered in dispersal models.

We used a model proposed by Saint-Jean *et al.* (2004) that explicitly described splash-dispersal processes in a 3D canopy structure. Described mechanisms included (i) interception of incoming raindrops, (ii) production of splash droplets, (iii) droplet transport within the canopy and (iv) interception of splash droplets by elements of the canopy. The model used a Monte Carlo integration method, involving sampling of incoming raindrop properties, sampling of splash droplets characteristics and computation of ballistic droplet trajectories. The model computed integrated variables describing dispersal indicators that were distributed throughout the canopy. Simulation of rain events were performed using 10^6 iterations for each rain event, with drop diameters distributed uniformly and ranging from 0.53 to 4.00 mm, corresponding to diameters commonly found in natural rains (Ulbrich, 1983). Properties of splash droplets including Weibul distribution of diameters, and velocity as well as distribution of ejection angles were sampled as in Saint-Jean (2003); Saint-Jean *et al.* (2004)

based on experimental results obtained by Yang *et al.* (1991b).

A specific module was implemented in order to account for incorporation of inoculum produced by sporulating lesions in splash droplets. When a drop was intercepted by a diseased leaf element, droplets produced by splash carried an amount of inoculum proportional to disease severity of the leaf element where impact occurred. For example, droplets generated by a splash event on a leaf with 50% of sporulating area carried 50 units of inoculum each. The amount of inoculum intercepted by a leaf element was computed as the sum of inoculum units carried by droplets that had been intercepted by the considered leaf element.

2.2 Canopy structure and inoculum location at flowering stage

Architectural models can provide realistic representation of canopy structure. These models can be used to compute physical variables such as interception of rain (Bussi re *et al.*, 2002) or light (Chelle & Andrieu, 2007). They have been used to investigate properties of complex canopies as in the case of pea-wheat intercropping (Barillot *et al.*, 2012).

Virtual 3D canopies were designed based on field data collected at flowering stage during a field experiment conducted at the INRA experimental station in Grignon as described in chapter II. Two contrasted types of mixtures were studied including (i) a mixture of a standard height (hereafter called "short") susceptible cultivar (cv. Sogood) with a standard height resistant cultivar (cv. Maxwell), hereafter called "homogeneous mixture" and (ii) a mixture of Sogood with a tall resistant cultivar (cv. Barbu de Champagne), hereafter called "heterogeneous mixture". At flowering stage, leaf and internode dimensions, as well as leaf curvature were measured on 30 main stems per cultivar grown in pure stand. Leaf and internode dimensions were also measured in 15 main stems per cultivar in mixtures. The density of plants and tillers with ear were recorded for each cultivar in each treatment, on 3 x 1 m of row per treatment. Ear densities were of 491, 475 and 548 ears/m² for the short susceptible pure stand, homogeneous mixture and heterogeneous mixture, respectively. Susceptible plants accounted for 33% of ears in the homogeneous mixture and 28% in the heterogeneous mixture. The proportion of sporulating area was assessed at flowering stage from visual observation at leaf level in each treatment, on 30 main stems in pure stand and 18 main stems of each cultivar in mixtures (Tab IV.1, chapter II).

Main stems were reconstructed using Adel-Wheat (Fournier *et al.*, 2003) to combine metamer dimension and leaf curvature. These main stems were then assembled to constitute a canopy according to the measured tiller density of each cultivar in each mixture. Plants were described under the form of cylinders (stems and ears), triangles and quadrilaterals (leaves). A proportion of sporulating area was attributed to each leaf element, depending on cultivar, treatment and leaf level, and based on field measurements (Tab IV.1). Each main stem was thus attributed a disease gradient chosen randomly from disease profiles measured in the field in order to account for variability of disease severity between main stems. Canopies were composed of 11603 to 11916 polygons accounting for leaf elements, had a ground area of 1 m² with 0.17 m width inter-rows. Dispersal was computed with periodic boundary conditions in order to mimic an "infinite" canopy .

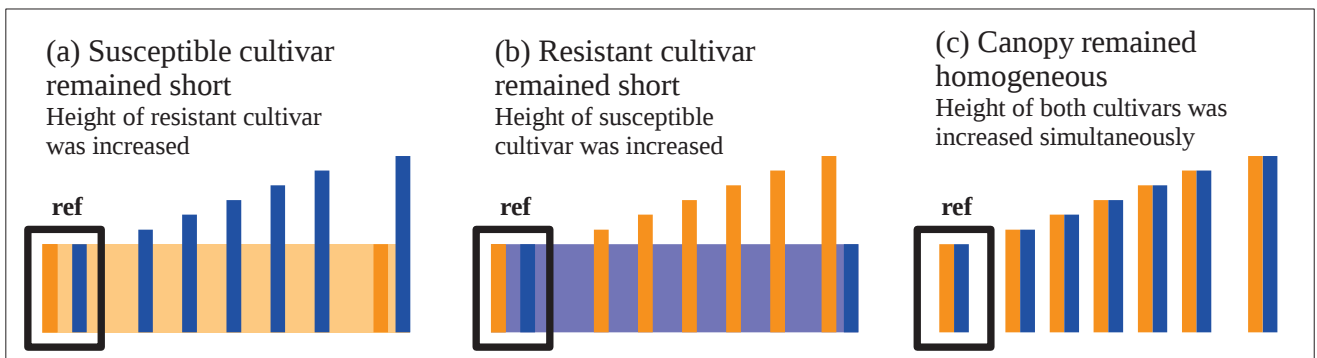
Table IV.1: Disease severity in pure stand and mixture of two cultivars measured in a field experiment, at flowering stage. *Disease severity is given for each cultivar, in each treatment, corresponding to the percentage of sporulating area on leaf 4 and 5. Leaves are numbered from the top (flag leaf = top leaf = leaf 1). Standard errors are indicated between brackets. The homogeneous mixture included a resistant and a susceptible cultivar, both of standard height. The heterogeneous mixture included the same standard height susceptible cultivar and a tall resistant cultivar.*

Treatment	Cultivar	Severity [%]	
		Leaf 4	Leaf 5
Homogeneous	short susceptible	8.9 (3.0)	51.6 (6.8)
	short resistant	1.7 (0.9)	17.3 (5.0)
Pure stand	short susceptible	7.5 (3.1)	59.3 (4.8)
Heterogeneous	short susceptible	14.3 (3.0)	67.0 (5.5)
	tall resistant	0.4 (0.4)	12.9 (5.2)

2.3 Numerical experiments

In order to study the impact of plant height of cultivars composing a mixture, insertion height of plants composing a mixture was modified in each type of mixture (Fig IV.1). Relative height was defined as a proportion of plant height of the reference canopy. For the homogeneous mixture type, three cases were tested: (i) a short susceptible cultivar with a taller resistant cultivar, (ii) a short susceptible cultivar with a taller resistant cultivar and (iii) increased height of both cultivars. For the heterogeneous mixture type, the impact of reducing the height difference between the two cultivars was tested in two ways, by either (i) decreasing the size of the tall resistant cultivar or (ii) increasing the size of the short susceptible cultivar.

Case 1 : Homogeneous cultivar mixture



Case 2 : Heterogeneous cultivar mixture

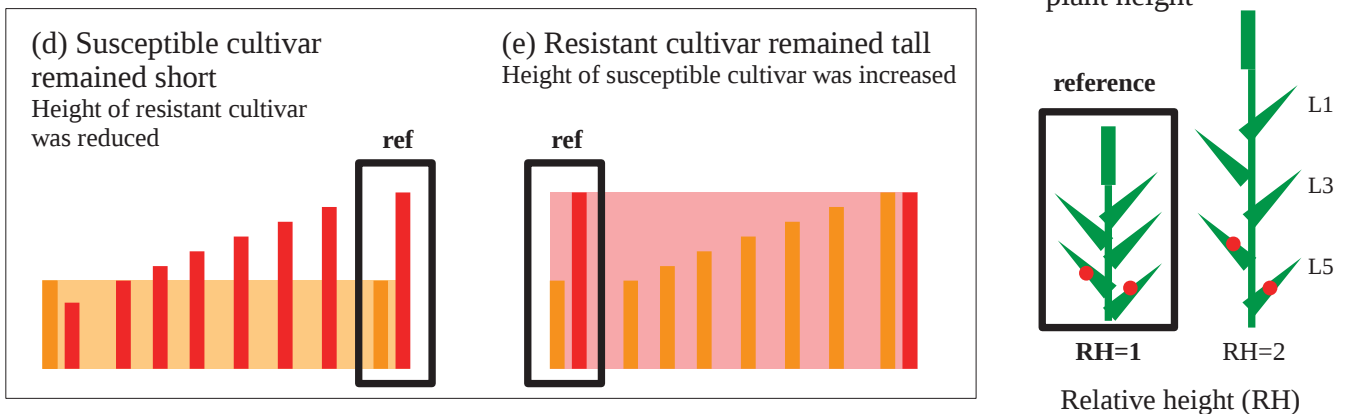


Figure IV.1: Simulation plane designed to test the importance of plant height in cultivar mixtures. Vertical bars represent cultivars composing the mixture. Colors indicate cultivar: orange - short susceptible cultivar, blue - short resistant cultivar, red - tall resistant cultivar. Changes in plant height (f) involved only differences of leaf insertion height. Leaf area and curvature remained unchanged, sporulating area (red points) remained on leaves but their height was modified according to leaf insertion height. Plant height is expressed relatively to reference plant height. Black boxes indicate reference cases (ref), for each type of mixture.

3 Results

Two types of virtual 3D canopies were designed based on some key characteristics of homogeneous and heterogeneous cultivar mixtures measured in a field experiment. Properties of these two types of canopies are described in a first part. Results of each virtual experiment involving changes in virtual plant height of each cultivar composing mixtures are then presented, for each type of mixture. Finally, the effects of plant height and canopy architecture on splash-dispersal that were important in our numerical experiments are summarized.

3.1 Simulated characteristics of two contrasted cultivar mixtures

Characteristics of virtual 3D canopies are given in Tab IV.2. Total leaf area was similar for the susceptible cultivar in pure stand (LAI = 3.5) and the heterogeneous mixture (LAI = 3.4). The homogeneous mixture had a LAI of 4.7 m²/m². The homogeneous mixture and the short susceptible pure stand had a similar canopy height of 0.93 m. However, the heterogeneous mixture had a canopy height of 1.47 m and was composed of two main layers of leaves.

Table IV.2: Architectural characteristics of virtual 3D canopies in pure stand and cultivar mixtures. *Total Leaf Area Index (LAI): total canopy LAI (m²/m² of ground), Susceptible LAI: Leaf Area Index (LAI) of susceptible plants, Height: maximum leaf height of the canopy (m), Leaf Area Density LAD: ratio of LAI tot and Height, Lesion area: sporulating lesion area (10⁻² m²) per m² of ground, estimated from leaf area and severity. Treatments: short susceptible cultivar in pure stand (PUR), heterogeneous mixture including a short susceptible and a tall resistant cultivar (HET), homogeneous mixture including short susceptible and a short resistant cultivar (HOM).*

Variable	HET	PUR	HOM
Total Leaf Area Index (<i>LAI</i> , m ² /m ² of ground)	3.41	3.51	4.71
Susceptible LAI (m ² /m ²)	1.00	3.51	1.21
Ground cover (%)	67.1	66.2	84.9
Height (m)	1.47	0.93	0.94
Leaf Area Density (<i>LAD</i> , m ² /m ³ of canopy)	2.32	3.77	5.01
Lesion area (10 ⁻² m ² /m ² of ground)	3.36	5.72	5.20

The vertical distribution of leaf area differed between the pure stand, the homogeneous and heterogeneous mixtures (Fig IV.2). Short susceptible plants were located in the lower layer of the heterogeneous mixture, which was denser than the upper layer. Only resistant leaves were located in the upper part of the heterogeneous canopy. Sporulating lesions were present only on leaves 4 and 5 (Tab IV.1). In the case of short cultivars, these leaves were located mostly at a height up to 30 cm above the ground, while they reached 55 cm in the case of the tall resistant cultivar.

In the heterogeneous mixture type, for 100 incoming raindrops, diseased susceptible leaves intercepted 9.6 drops per m^2 of leaves (Tab IV.3), corresponding to a total of 2.2 drops for a leaf area of $0.22 m^2$. Considering that about 20 droplets were produced for each intercepted drop and that each droplets carried 15 units of inoculum (the mean severity of diseased leaves being of 15%), about 662 units were dispersed for 100 incoming drops, corresponding to about 7 units of inoculum dispersed per incoming raindrop. In this type of mixture, the leaves of the resistant cultivar were located mainly in the upper part of the canopy and intercepted small amounts of inoculum compared to the resistant cultivar in homogeneous mixture. Susceptible leaves intercepted less inoculum in mixture than in pure stand. Amounts of intercepted inoculum were particularly low in homogeneous mixture.

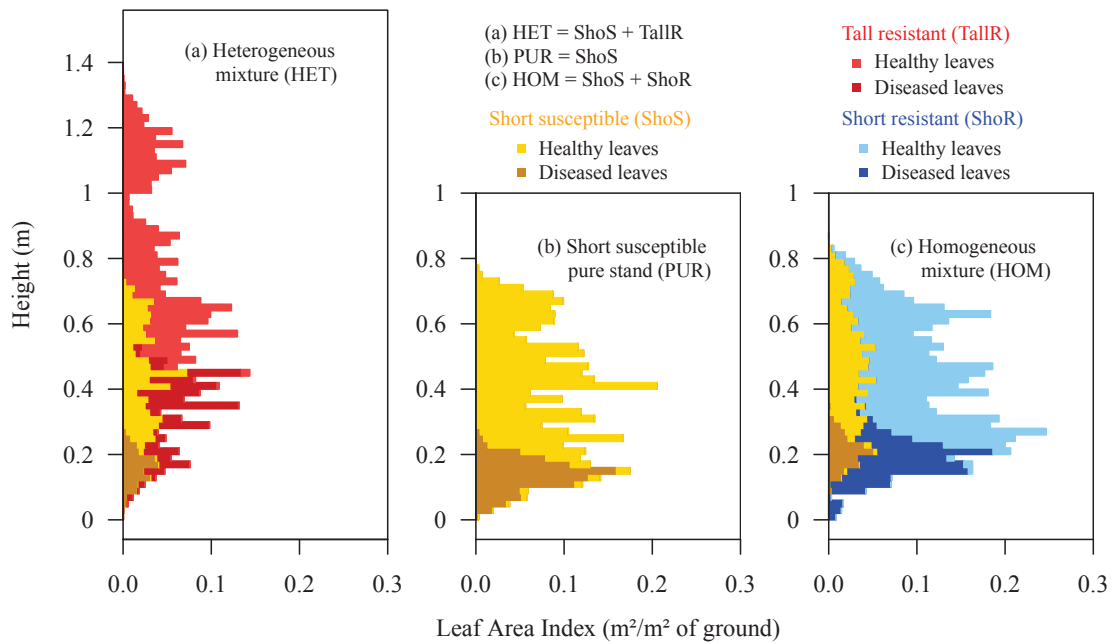


Figure IV.2: Vertical distribution of leaf area (m^2/m^2 of ground) as a function of height within virtual 3D canopies, in pure stand and cultivar mixtures. *Healthy leaves correspond to leaves 1 to 3 (from the top, leaf 1 is the highest leaf or flag leaf). Diseased leaves correspond to leaves 4 and 5 that had sporulating lesions. Virtual 3D canopies were designed by combining measurements of leaf curvature and organ dimensions obtained from a field experiment.*

Table IV.3: Dispersal patterns simulated in virtual 3D canopies in pure stand and cultivar mixtures. *Raindrop interception is expressed as a percentage of total drops per m² of leaves, inoculum interception in units per drop and per m² of leaves. Diseased leaves of susceptible plants constituted most of the inoculum source and corresponded to lower leaves (leaf 4 and 5). Canopy types: HET heterogeneous mixture, PUR susceptible pure stand, HOM homogeneous mixture.*

Variable	Intercepted by	HET	PUR	HOM
raindrops	resistant leaves	17.7	0.0	15.8
	susceptible leaves	10.5	15.3	13.3
	susceptible diseased leaves	9.6	8.4	5.3
inoculum	resistant leaves	0.6	0.0	1.5
	susceptible leaves	2.4	3.3	1.2

3.2 Impact of virtual plant height of cultivars composing mixtures on inoculum dispersal by rain-splash

Homogeneous mixture type

Changes in virtual canopy height in the homogenous cultivar mixture had no impact on the distribution of drops between cultivars (Fig IV.3.a). The amount of drops intercepted on diseased leaves of the susceptible cultivar did not change with canopy height. The amount of inoculum intercepted by both cultivars decreased similarly with canopy height, from 1.5 units of inoculum dispersed per drop and per m² of leaves for normal height to 1.0 units when height was doubled, considering resistant plants and from 1.2 to 0.8 units considering susceptible plants (Fig IV.3.b). This was related to an increased distance between leaves, in particular between diseased leaves and top leaves, as canopy height increased (height effect).

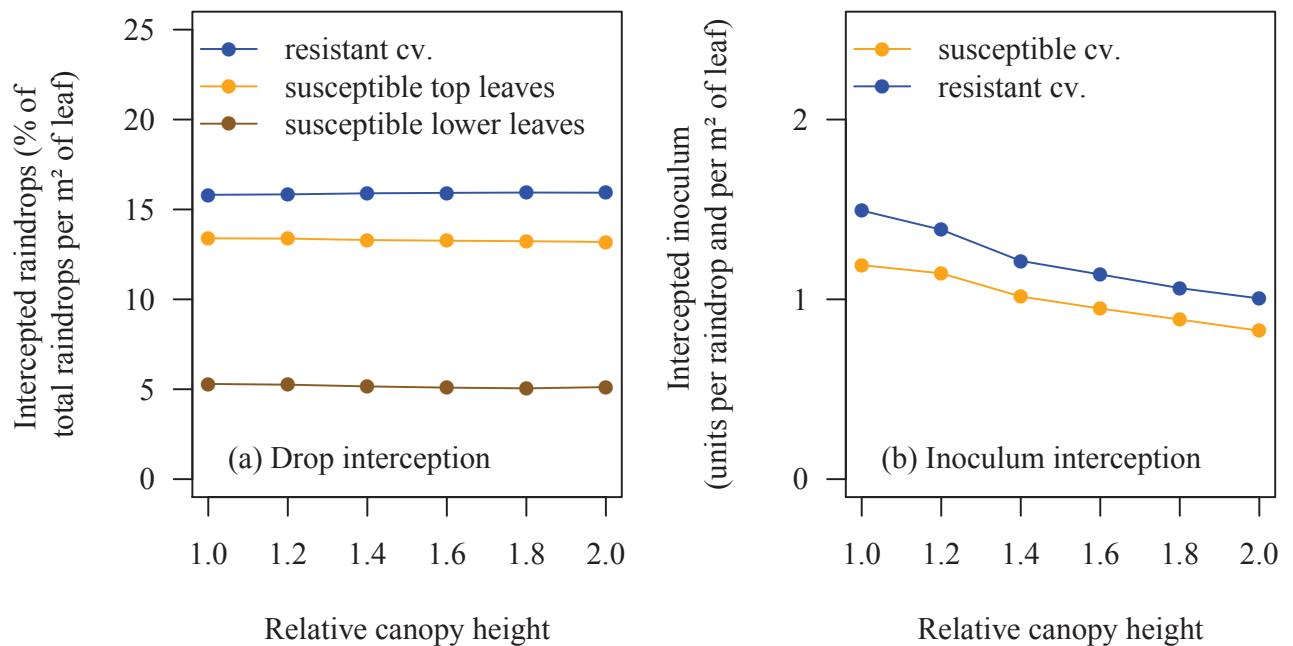


Figure IV.3: Simulated raindrop and inoculum interception by resistant and susceptible virtual plants in cultivar mixture (homogeneous type) as a function of relative canopy height. Each point corresponds to one simulation with a determined canopy height (Fig IV.1, case 1.c). The reference was an homogeneous cultivar mixture at flowering, including a susceptible and a resistant cultivar, both of standard plant height (approx. 90 cm, relative height = 1). Canopy height is expressed as a proportion of the reference canopy height.

Increasing the height of the resistant cultivar decreased the amount of drops intercepted by susceptible leaves (Fig IV.4.a). Leaves from tall resistant plants were located above susceptible leaves and intercepted incoming raindrops before them, thus providing a shelter (called here "umbrella effect"). The LAI located above susceptible lower leaves changed from 2.42 for normal height to 3.73 for doubled resistant plant height. However this had little impact on the amount of drops intercepted by diseased leaves of susceptible plants which were located at the bottom of the canopy. Bottom leaves thus intercepted a small number of drops (from 1.4 to 1.1% of total incoming raindrops), as a high leaf area of the canopy was located above these leaves, independently of resistant plant height. Drop interception by the resistant cultivar increased slightly with resistant plant height, from 55% (normal height) to 65% (double of normal height) of incoming raindrops. Resistant leaves accounted for 75% of the leaf area of the mixture (Tab IV.2) and intercepted many drops independently of their height. The amount of drops intercepted due to taller resistant plant height was therefore relatively small in proportion.

Increasing the height of the susceptible cultivar strongly increased interception of drops by susceptible leaves, from 16% (normal height) to 25% (double of normal height) of incoming raindrops (Fig IV.4.b). When susceptible plants were taller, their leaves were higher in the canopy and more exposed to incoming raindrops. The interception of raindrops by lower diseased leaves also increased, from 1.4% for normal height to 2.6% of total raindrops. Indeed, LAI above diseased susceptible leaves was reduced to 1.03 when susceptible plant height was doubled, compared to 2.42 for normal height. The interception of drops by resistant leaves decreased slightly, from 55 to 48% of total raindrops. Susceptible plants accounted for a small proportion of 29% of canopy leaf area in the mixture and therefore provided a poor umbrella effect.

Increasing the height of the resistant cultivar reduced inoculum interception by the resistant plants from 1.5 to 0.8 units of inoculum per drop and per m² of leaves. This reduction was related to the increased distance to the main inoculum source (lower leaves of susceptible plants) due to increased plant height and was called here "height effect". Simultaneously, inoculum interception by the susceptible cultivar increased from 1.2 to 1.6 units of inoculum per drop and per m² of leaves (Fig IV.4.c). When the resistant cultivar was taller, less resistant leaves were present at the height of short susceptible plants, representing a leaf area of 0.19 m²/m² with doubled plant height compared to 1.65 m²/m² for normal height. Tall resistant plants intercepted little inoculum and thus provided a low barrier effect, corresponding to 0.8 units of inoculum per drop and per m² of leaves for doubled resistant plant height, compared to 1.5 units normal plant height.

Increasing the height of the susceptible cultivar decreased inoculum interception by the susceptible cultivar from 1.2 to 0.8 units of inoculum per drop and per m² of leaves, while increasing inoculum interception by the resistant cultivar from 1.5 to 2.1 units of inoculum per drop and per m² of leaves (Fig IV.4.d). This resulted from two main effects. First, the distance between leaves of the susceptible cultivar and the diseased leaves, which constituted the main source of inoculum, increased (height effect). Secondly, more resistant leaves were present at the same height as lower leaves of the susceptible cultivar when susceptible plants

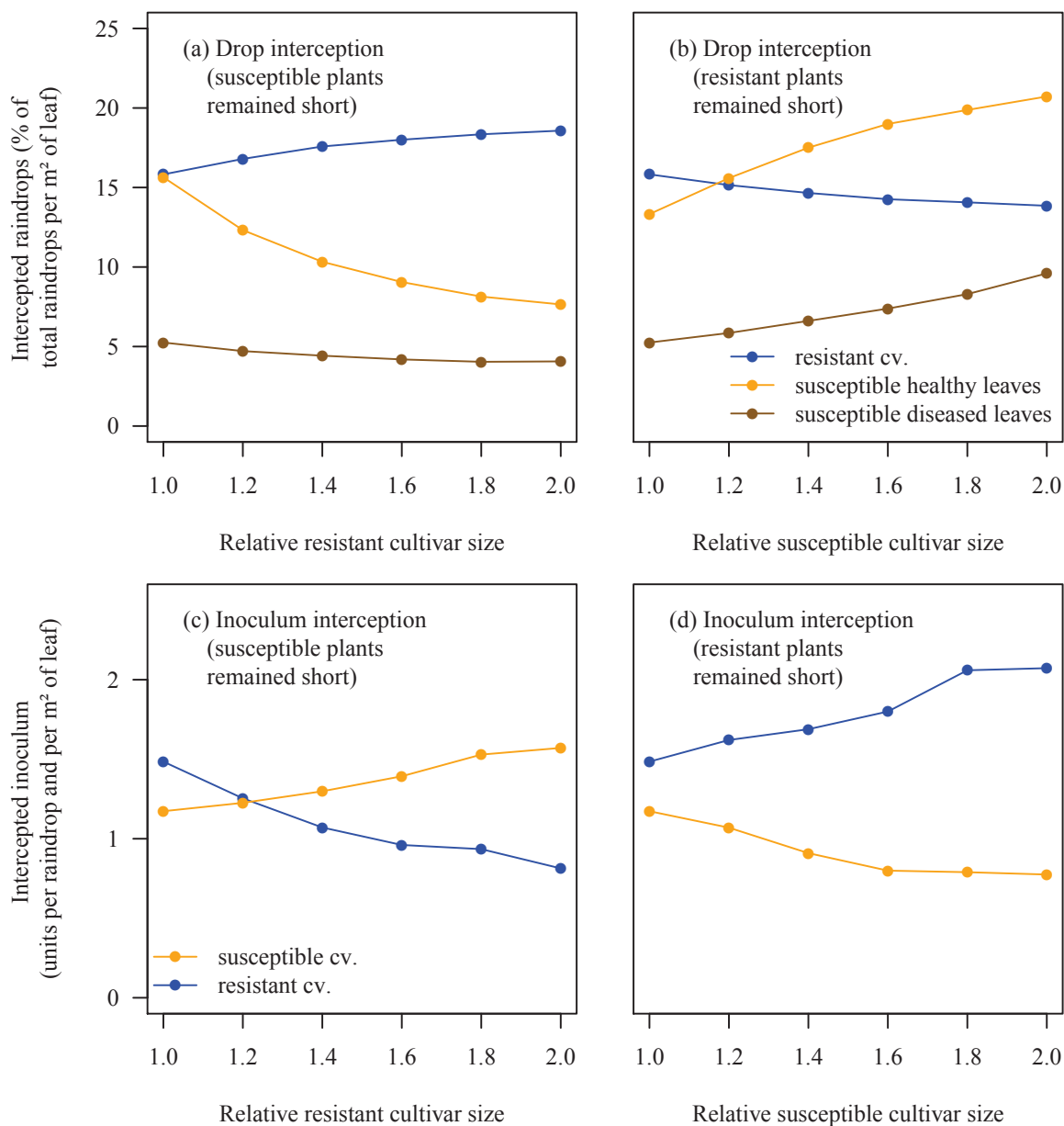


Figure IV.4: Simulated raindrop and inoculum interception by resistant and susceptible virtual plants in cultivar mixture (homogeneous type) as a function of virtual plant height of each cultivar composing the mixture. Each point corresponds to one simulation with a determined height of virtual plants of one of the cultivars composing the mixture (Fig IV.1, a,c: case 1.a; b,d: case 1.b). The reference was an homogeneous cultivar mixture with a resistant and a susceptible cultivar, both of standard plant height (approx. 90 cm), at flowering stage. Plant height is expressed as a proportion of the reference plant height.

were taller, corresponding to a LAI of $2.37 \text{ m}^2/\text{m}^2$ when susceptible plant height was doubled compared to $1.65 \text{ m}^2/\text{m}^2$ for normal height, thus providing an efficient barrier effect. In the case when sporulating lesion areas were located on lower leaves, barrier effect was thus maximum with a tall susceptible cultivar and a short resistant cultivar.

Heterogeneous mixture type

In the heterogeneous mixture, reducing the size of the tall resistant cultivar increased raindrop interception by susceptible leaves from 10% for normal height to 15% of total drops for half the normal height, while reducing drop interception by the resistant cultivar from 43% for normal height to 37% for half the normal size (Fig IV.5.a). Rain drop interception by lower diseased leaves of the susceptible cultivar was only slightly increased, from 1.9% for normal height to 2.0% of total raindrops for reduced resistant plant height.

Increasing susceptible plants height led to an increase in drop interception by susceptible plants from 11% to 15% while slightly decreasing drop interception by the resistant cultivar from 43% to 37% (Fig IV.5.b). Drop interception by diseased leaves of the susceptible cultivar increased slightly, from 1.9% to 2.0%.

Reducing the size of the tall resistant cultivar slightly reduced inoculum interception by the short susceptible cultivar from 2.4 to 2.2 units of inoculum per drop and per m^2 (Fig IV.5.c). The leaf area of resistant cultivar in this mixture was relatively small ($3.41 \text{ m}^2/\text{m}^2$). The leaf area of resistant leaves located at the same height as diseased susceptible leaves was of only 0.15 for normal plant height and was increased to $1.04 \text{ m}^2/\text{m}^2$ when resistant plants were half the normal size. The barrier effect was therefore relatively low despite the large amount of inoculum intercepted by leaves of resistant plants with reduced stem height. Indeed, reducing the distance between lower leaves of the susceptible cultivar and resistant leaves thus had a dramatic impact on inoculum interception by resistant plants (height effect), which increased from 0.5 for normal plant height to 1.9 units of inoculum per drop and per m^2 of leaves for half the normal resistant plant size. This large impact could be related to the low density of the canopy where spores can travel more freely.

Increasing the size of the short susceptible cultivar strongly reduced inoculum interception by the susceptible cultivar, from 2.4 for normal plant height to 1.4 units of inoculum per drop and per m^2 for doubled susceptible plant height. On the other hand, inoculum interception by the resistant cultivar increased from 0.6 for normal plant height to 1.1 units of inoculum per drop and per m^2 for doubled susceptible plant height (Fig IV.5.d). This can be related to a combined effect of susceptible plant height and to the presence of resistant leaves at the same height as the susceptible leaves, corresponding to a resistant leaf area of $0.66 \text{ m}^2/\text{m}^2$ compared to $0.15 \text{ m}^2/\text{m}^2$ for a normal plant height (barrier effect).

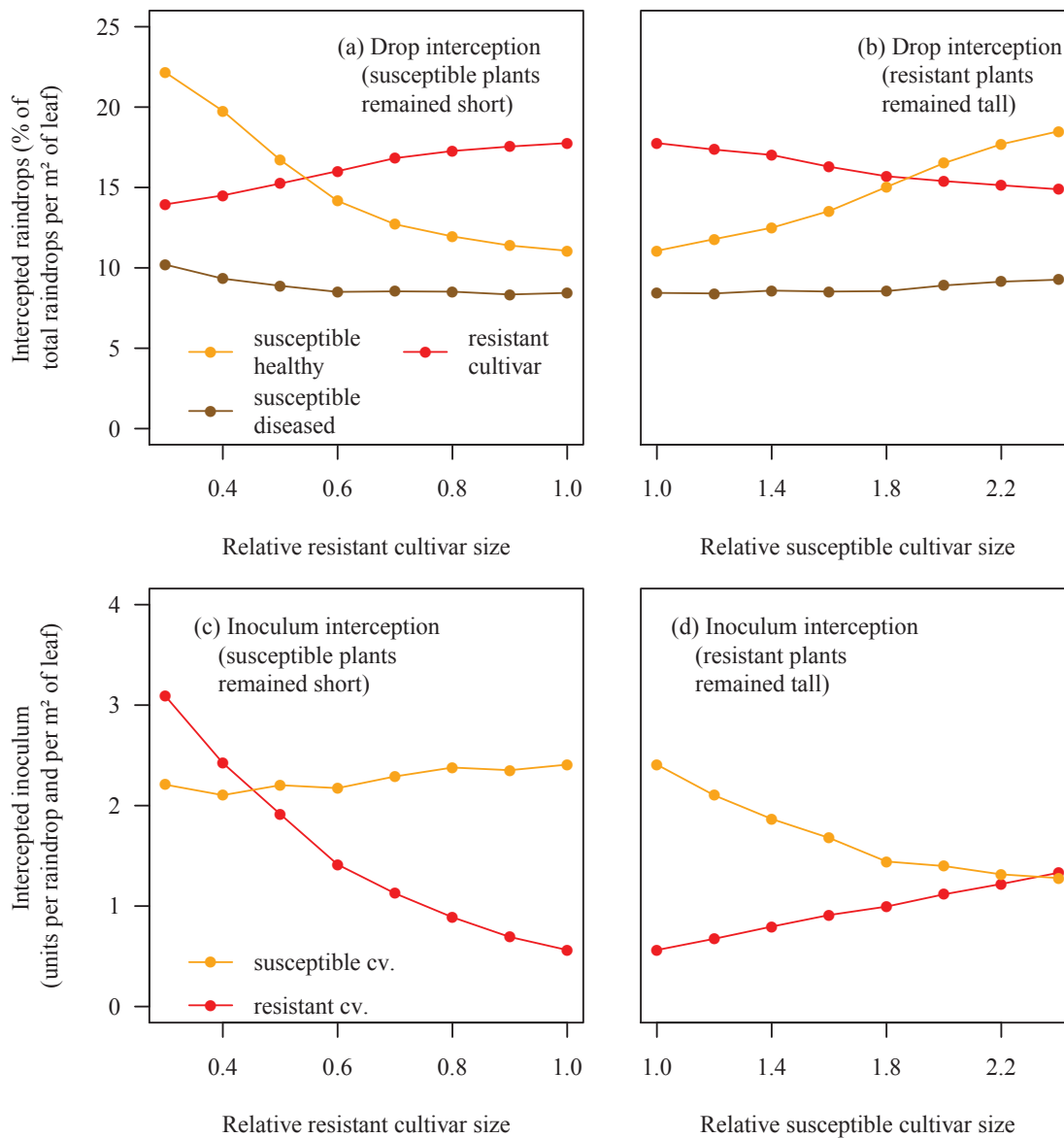


Figure IV.5: Simulated raindrop and inoculum interception by resistant and susceptible virtual plants in cultivar mixture (heterogeneous type) as a function of virtual plant height of each cultivar composing the mixture. Each point corresponds to one simulation with a determined height of virtual plants of one of the cultivars composing the mixture (Fig IV.1, a,c: case 2.d; b,d: case 1.e). The reference was an heterogeneous cultivar mixture with a susceptible cultivar of standard plant height (approx. 90 cm) and a tall resistant cultivar (approx. 150 cm), at flowering stage. Plant height is expressed as a proportion of the reference plant height. When the size of the susceptible cultivar was doubled it was about as tall as the resistant cultivar (reference size). When the size of the resistant cultivar was divided by two it was about as short as the susceptible cultivar (reference size).

3.3 Effects of canopy structure on dispersal

The amount of drops intercepted by a determined leaf layer strongly depended on the amount of leaf area located above it (Fig IV.6). An exponential relation fitted well to the simulations results. This implies that a difference of LAI located above a determined leaf layer had more impact on drop interception by leaves located at the top of the canopy than at the bottom. According to the variance analysis, the highly significant relation between intercepted drops and LAI distribution depended on leaf rank ($p < 2.2 \times 10^{-16}$) and cultivar ($p < 2.2 \times 10^{-13}$) and to a lower extent on the type of mixture (homogeneous or heterogeneous, $p < 1.3 \times 10^{-5}$), but not on the height of cultivars within the mixture ($p = 1$). Lower leaves received less drops in the homogeneous mixture than in the heterogeneous mixture, independently of variations in cultivar height. This was consistent with the larger LAI of the homogeneous canopy (Tab IV.2). For a determined type of mixture, the number of drops intercepted by lower leaves varied only slightly when height of cultivars composing the mixture was modified. Modifications in plant height mainly affected the distribution of leaf area above these leaves. However, drop interception by leaves 3 and upwards strongly varied depending on plant height within the mixture. The effect of LAI located above a determined leaf layer (umbrella effect) was thus higher for top leaves. The impact of the "umbrella effect" on inoculum dispersal could therefore be higher if sporulating lesions were present on these leaves, which could occur later in the epidemic.

The amount of inoculum intercepted by a determined leaf layer strongly depended on the distance between this leaf layer and the main source of inoculum (Fig IV.7) constituted by lower diseased leaves of the susceptible cultivar. The amount of intercepted inoculum increased exponentially when the distance to the inoculum source decreased, considering a positive distance to the inoculum source. This relation depended on cultivar ($p < 2.2 \times 10^{-16}$) and to a lower extent on mixture type ($p < 5.5 \times 10^{-5}$) and height of cultivars within the mixture ($p < 1.0 \times 10^{-4}$) but not on leaf rank ($p = 0.51$). This was consistent with the relation between plant height and inoculum interception (height effect) mentioned previously (Fig IV.3, IV.4 and IV.5). The amount of inoculum intercepted by leaves higher than 40 cm above the inoculum source was very small on the whole, because of maximum height that droplet trajectories can reach. This suggests that even small increases in plant height could have a non negligible effect on inoculum interception.

Resistant Leaf Area Index (LAI) at the height of the main inoculum source was strongly modified by changes in the height of resistant plants within mixtures (Fig IV.8.a). This had a lower impact on inoculum interception in the heterogeneous mixture than in the homogeneous mixture. A lower barrier effect was provided by the resistant cultivar in the heterogeneous mixture, which could be related to low LAI of the resistant cultivar in this canopy. Increasing the height of the susceptible cultivar had a smaller impact on resistant LAI at inoculum source height (Fig IV.8.b). However this led to a strong decrease in inoculum interception by susceptible plants (height effect), especially in the heterogeneous mixture. This effect was probably reinforced by the barrier effect provided by the resistant cultivar, and increased with the height susceptible plants, which led to a more even distribution of diseased leaves among resistant leaves.

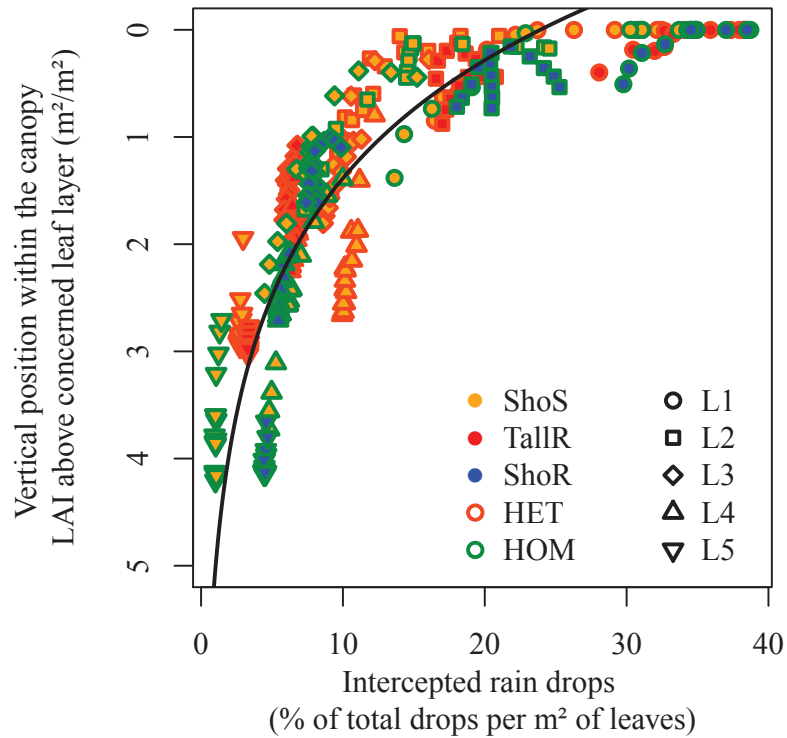


Figure IV.6: Simulated distribution of raindrop interception within cultivar mixture canopies as a function of vertical position of leaf levels within the canopy. Leaf Area Index (LAI) corresponds to leaf area per m² of ground. This graph shows the percentage of total incoming drops intercepted per leaf area, by a determined leaf layer as a function of leaf area located above the leaf layer. Points correspond to simulations involving changes in cultivar height within each treatment with unchanged leaf area index. Each point corresponds to one leaf layer of one cultivar in one simulation. Background color of points indicates cultivar, border color indicates treatment and shape indicates leaf layer. Cultivars: short susceptible (ShoS), tall resistant (TallR), short resistant (ShoR). Treatments: heterogeneous mixture including a short susceptible and a tall resistant cultivar (HET), homogeneous mixture including short susceptible and a short resistant cultivar (HOM). Leaf layers are numbered from the top to the bottom. Leaf 1 (L1) corresponds to the top leaf or flag leaf. The line corresponds to a fitted model : $\ln(\text{drops}) = (3.2 - 0.6 \times \text{LAI}_a)$ ($R^2 = 0.79$), where drops corresponds to the number of intercepted raindrops per leaf area and LAI_a the canopy Leaf Area Index located above the leaf layer considered.

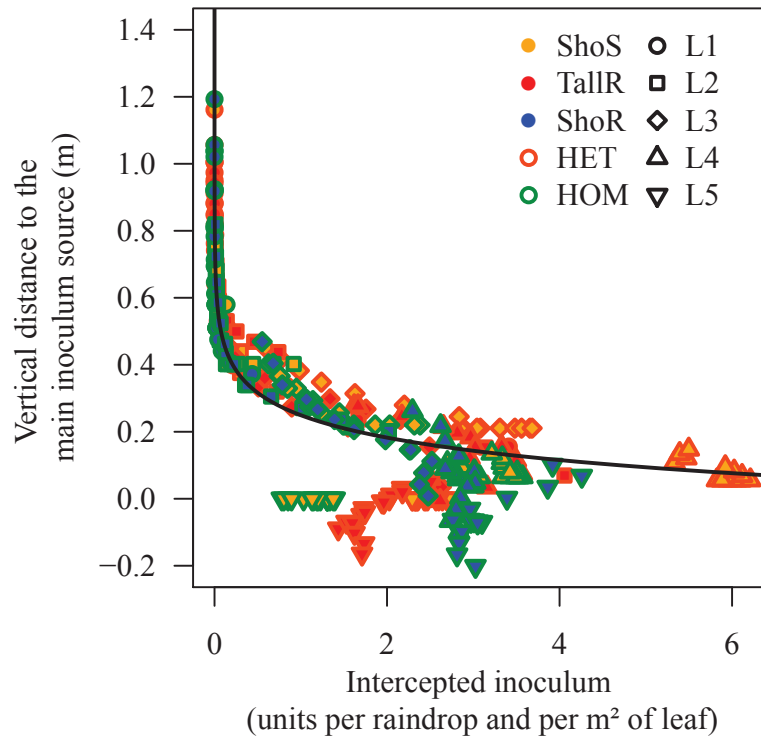


Figure IV.7: Simulated vertical distribution of inoculum interception within cultivar mixture canopies as a function of the distance to the main inoculum source. *The graph shows the amount of inoculum intercepted per leaf area, by a determined leaf layer as a function of height difference with the main inoculum source (leaves 4 and 5 of the susceptible cultivar). Points correspond to simulations involving changes in cultivar height within each treatment with unchanged leaf area index. Each point corresponds to one leaf layer of one cultivar in one simulation. Background color of points indicates cultivar, border color indicates treatment and shape indicates leaf layer. Cultivars: short susceptible (ShoS), tall resistant (TallR), short resistant (ShoR). Treatments: heterogeneous mixture including a short susceptible and a tall resistant cultivar (HET), homogeneous mixture including short susceptible and a short resistant cultivar (HOM). Leaf layers are numbered from the top to the bottom. Leaf 1 (L1) corresponds to the top leaf or flag leaf. The curve corresponds to a model fitted for positive distances to the inoculum source: $\ln(intInoc) = 31.9 - 10.3 \times (dInoc + 1.5)$ ($R^2 = 0.91$), with $intInoc$ the amount of intercepted inoculum and $dInoc$ the vertical distance to the inoculum source. Inoculum interception by leaves located close to or below the inoculum source, is related mainly to splash droplets going downwards. No model was fitted on this part of the simulation results.*

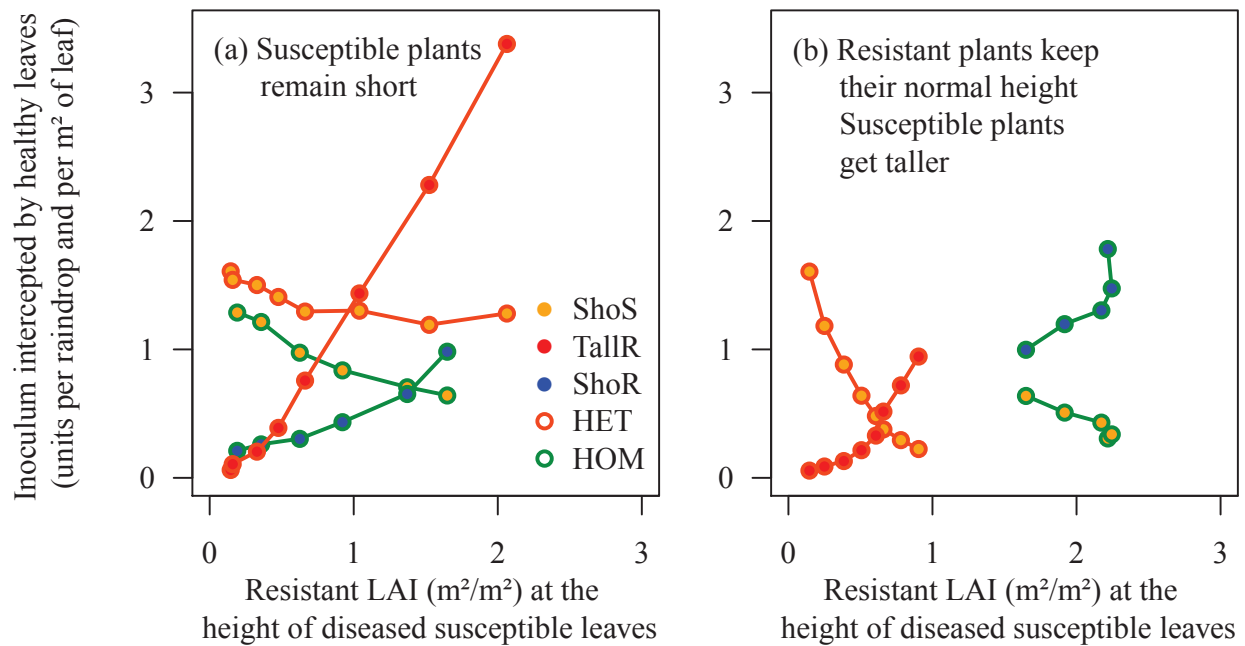


Figure IV.8: Inoculum interception as a function of resistant Leaf Area Index located at the same height as susceptible diseased leaves. Leaf Area Index(LAI) corresponds to leaf area in m² per m² of ground). The x-axis correspond to the area of resistant leaves located at a height between the minimum and maximum leaf height of susceptible diseased leaves (leaf 4 and 5). Cultivars: short susceptible (ShoS), tall resistant (TallR), short resistant (ShoR). Treatments: heterogeneous mixture including a short susceptible and a tall resistant cultivar (HET), homogeneous mixture including short susceptible and a short resistant cultivar (HOM).

4 Discussion

Three main effects were identified when varying plant height in cultivar mixture: (i) leaves provided shelter from raindrops to leaves located below them (umbrella effect), (ii) inoculum interception decreased with plant height (height effect) and (iii) resistant leaves located close to disease leaves of the susceptible cultivar (main source of inoculum) intercepted splash droplets carrying spores, thus protecting susceptible leaves (barrier effect). These effects are discussed below and confronted to the literature.

4.1 Umbrella effect

The amount of drops intercepted by a determined leaf layer decreased increased exponential with the increase of LAI above a determined leaf layer, *i.e.* vertical position of leaves within the canopy (Fig IV.6). This result was consistent with Calder (1996a)'s work, where the drop interception of lower layer of a canopy was expressed as a decreasing exponential function of the projected leaf area of the upper layer, similarly to the exponential Beer-Lambert law defined for a turbid medium.

In mixtures of plants with similar height, the distribution of drop interception was independent of canopy height (Fig IV.3.a). However, modifying height of cultivars composing a mixture independently led to a modification of raindrop interception patterns (Fig IV.4.a,b and IV.5.a,b), related to a rearrangement of leaves and modifications of the vertical distribution of leaf area.

On the whole, the "umbrella effect" was relatively small considering diseased leaves that, for our simulations, were located in the lower part of the canopy. Indeed, the major impact of modification of vertical distribution of leaf area was observed for leaves located higher in the canopy. The umbrella effect thus might be emphasized in the case when upper leaves (for example leaf 3) were affected by disease, which could occur later in the epidemic or in the case of a higher inoculum pressure.

The impact of LAI distribution on drop distribution within the canopy, and therefore on umbrella effect, could be modulated by ground cover that is also related to other architectural traits of plants (Abichou, 2016). For example, planophile leaves (close to a horizontal position) could lead to a higher ground cover compared to erectophile leaves (close to a vertical position), for a similar LAI. Differences in space foraging of cultivars, for example distance between tillers or tiller inclinations could also have an impact on ground cover.

4.2 Height effect

Plant height determined the distance between the source of inoculum and upper leaves. A relation between plant size and inoculum interception was observed in different simulations (Fig IV.3,IV.4 and IV.5) and was confirmed when considering the set of simulations (Fig IV.7). These simulation results are consistent with classical splash dispersal patterns (Pietravalle *et al.*, 2001; Shaw, 1987; Pielaat *et al.*, 2002). For a determined inoculum and LAI, a tall plant intercepted less inoculum than a short plant. This observation is consistent with the association of tall plant height with reduced septoria tritici blotch severity observed by several authors (Arraiano *et al.*, 2009; Bahat, 1980). Indeed, splash dispersal occurs over limited distances (Walklate *et al.*, 1989), and splash droplets are not able to reach highest leaves (little inoculum traveled higher than 40 cm from the inoculum source) (Allen, 1988). Leaf flexibility could increase the height reached by splash droplets (Gilet & Bourouiba, 2015), but this was not taken into account here.

Moreover, plant height also contributed to determining canopy density which has an impact on interception of splash droplets carrying spores (Schoeny *et al.*, 2008; Madden & Boudreau, 1997; Yang & Madden, 1993). Resistant plants had a higher leaf area density when they were shorter, and thus intercept more splash droplets and therefore more inoculum. In the case of cultivar mixtures, plant height thus contributed to the capacity of each cultivar to intercept inoculum. A short resistant cultivar thus provided a high barrier effect and a tall susceptible cultivar intercepted less inoculum.

4.3 Barrier effect

Barrier effect is often mentioned as an important effect leading to disease reduction in cultivar mixtures (Finckh & Wolfe, 2006). Our results suggest that barrier effect can be modulated by canopy structure, and in particular by the vertical arrangement of resistant and susceptible leaves. Barrier effect occurred when resistant leaves were present at the same height as the source of inoculum (Fig IV.8), consisting here in the lower leaves of the susceptible cultivar. For example there was very little barrier effect in mixtures including a tall resistant cultivar and a short susceptible cultivar, as few resistant leaves were located at the height of the susceptible cultivar (Fig IV.5). On the contrary, the barrier effect was higher when susceptible and resistant plants had similar height, and even higher when susceptible plants were taller than resistant plants (Fig IV.8.b).

In mixtures of cultivars with similar architecture, barrier effect is often modulated through the proportion of resistant plants. However, our results suggests that these effects could be amplified by differences of height between cultivars, in particular in the case of a taller susceptible cultivar (Fig IV.8.b). These differences could lead to canopies composed of layers of different leaf area density with different proportions of resistant leaves. A mixture composed of a short resistant cultivar and a taller susceptible cultivar would thus lead to a dense lower layer containing many resistant leaves that could provide a high barrier effect. By contrast, the upper part of the canopy would be less dense and upper leaves would be protected both by the increased distance to the inoculum source (height effect) and by the

presence of resistance leaves in the lower part of the canopy (barrier effect). Barrier effect was thus modulated by plant height of cultivars composing a mixture.

4.4 Effects of the canopy architecture of cultivar mixtures on inoculum dispersal by rain-splash

The arrangement of resistant and susceptible plants and leaves within cultivar mixtures contributes to the reduction of disease propagation through effects on spore dispersal (Finckh & Wolfe, 2006). Barrier effect and density effect have been studied previously (Chin & Wolfe, 1984). Here, we considered effects of plant architecture on rain-splash dispersal that could have an impact on disease propagation within cultivar mixtures. We showed that barrier effect could be modulated by the height of the cultivars composing a mixture. We described an effect of height that is important in the case splash dispersed diseases, due to short dispersal distances. This effect is similar to the "escape" concept (Arraiano *et al.*, 2009), excluding here the dynamic aspect of stem extension. Height effect could also be related to a vertical equivalent density effect as it involves an increased distance between sporulating lesions (here confined to the lower leaves, mainly on susceptible plants) and healthy susceptible leaves (here mainly top leaves). Finally, we mentioned the possible importance of the vertical distribution of leaf area within the canopy (called here umbrella effect), that could lead to a reduction of raindrop interception by diseased leaves, in later stages of the epidemic or in the case of more severe epidemics.

Growing together a tall susceptible cultivar with a short resistant cultivar appears as an interesting option. Besides effects on dispersal (Fig IV.5) that were mentioned previously, this configuration could also be favorable in terms of microclimate. Indeed, in this type of canopy structure, upper leaves would be in a low density layer of the canopy, which could provide a microclimate less favorable for pathogen development. This was observed in a field experiment when growing together a tall susceptible and a short resistant rice cultivar led to a reduced leaf moisture and reduced panicle blast disease severity (Zhu *et al.*, 2005).

In the case of septoria tritici blotch, only partially resistant cultivars are available. High interception of spores by resistant leaves can thus result in new lesion areas on resistant plants. Canopy structure leading to a moderate interception of inoculum by resistant plants, such as in the case of taller homogeneous canopies, might also have an interest. Canopies with large differences of height between cultivars can be difficult to handle in mechanized agriculture especially for harvest. However, our results suggest that effects on dispersal can be obtained even with limited differences of height. Moreover, other architectural traits could have an impact on dispersal and would deserve further investigation (ex: traits involving space foraging by plants such as leaf curvature, distance between axes, etc.).

Conclusion

We described several mechanisms that have an impact on inoculum dispersal by rain-splash and could favor the reduction of disease propagation in cultivar mixtures. Our results emphasized particularly the contribution of cultivar height contrast to mixture effects. Leaf area distribution within the canopy had an impact on drop interception patterns. The amount of drops intercepted by a determined leaf layer depended on the amount of leaf area located above this leaf layer (umbrella effect). Barrier effect occurred when resistant leaves were present at the same height as the source of inoculum (here the lower leaves of the susceptible cultivar). Tall plants intercepted less spores than short plants due to the larger distance between lower leaves with sporulating lesions and upper leaves (height effect). Barrier effect was modulated by height distribution of cultivars composing a mixture. Highest barrier effects were obtained by growing together a short resistant cultivar and a tall susceptible cultivar. In this case, upper leaves of the susceptible cultivar were also protected due to their larger distance to the inoculum source (height effect). These results suggest that considering cultivar architecture in mixture design could enhance mixture effects on foliar splash-dispersed diseases.

Chapitre V

Discussion générale

Sommaire

1	Réponses apportées aux problématiques de la thèse	120
2	Caractéristiques variétales susceptibles de moduler la progression d'une maladie dispersée par éclaboussement dans des associations variétales	121
2.1	Niveau de résistance des variétés	121
2.2	Architecture et caractéristiques physiques des variétés	122
2.3	Spatialisation des sources de spores et des tissus de niveaux de résistance contrastés dans des couverts végétaux hétérogènes . . .	123
3	Mécanismes biophysiques susceptibles de moduler la progression d'une maladie dispersée par éclaboussement	124
3.1	Dispersion de spores par éclaboussement	124
3.2	Microclimat	125

La réduction de la propagation des maladies dans les associations variétales repose principalement sur une différence entre les gènes de résistance ou du niveau de résistance à une maladie. Cependant, en plus d'une différence de résistance, les variétés associées peuvent également présenter des différences d'architecture plus ou moins marquées.

Dans le cadre de cette thèse, nous avons cherché à savoir si l'architecture des variétés pouvait contribuer à la réduction de la propagation des maladies dispersées par éclaboussement dans les associations variétales. Pour répondre à cette question, nous avons utilisé différentes approches: une expérimentation en conditions contrôlées, en conditions naturelles ainsi que des expérimentations numériques. Les éléments de réponse apportées aux problématiques abordées dans chacun des chapitres de thèse sont rappelés rapidement dans une première partie.

Les résultats obtenus suggèrent que la diversité architecturale peut constituer un levier pour améliorer l'efficacité des associations variétales vis à vis d'une maladie à dispersion pluviale comme la septoriose du blé. En tenant compte des nouveaux éléments apportés, nous proposons un point sur les caractéristiques variétales et les mécanismes susceptibles de moduler la propagation de maladies à dispersion pluviale dans des associations variétales.

1 Réponses apportées aux problématiques de la thèse

L'architecture du couvert, combinée à des niveaux de résistance différents, peut-elle moduler la dispersion de spores dans les associations variétales ? (Chapitre II)

Les résultats de notre expérimentation en conditions contrôlées montrent que des différences d'architecture entre variétés composant une association peuvent moduler la dispersion de spores par éclaboussement. Cela suggère que des différences d'architectures entre variétés pourraient avoir un impact à l'échelle d'une épidémie.

L'association de variétés différant fortement par leur architecture peut-elle permettre de réduire la propagation de la septoriose par rapport à des associations plus classiques ? (Chapitre III)

Les résultats de notre expérimentation en conditions naturelles montrent que des différences marquées de hauteur entre variétés composant une association peuvent donner lieu à une forte réduction de la propagation épidémique de la septoriose, pour des conditions expérimentales données. Des effets de l'architecture sur le microclimat des couverts pourraient expliquer un certain effet antagoniste sur la réduction de maladie dans des conditions météorologiques peu propices à la dispersion. Les mécanismes de dispersion à l'œuvre dans les couverts étudiés sont difficiles à étudier au champ et peuvent être abordés de manière plus détaillée par modélisation.

Quels mécanismes liés à l'architecture du couvert peuvent permettre de réduire la dispersion par éclaboussement dans les associations variétales ? (Chapitre IV)

Nos expérimentations numériques ont permis de mettre en évidence trois mécanismes jouant un rôle dans la dispersion par éclaboussement d'inoculum au sein de couverts associés caractérisés par des niveaux d'hétérogénéité architecturale variés. La hauteur des plantes sensibles (effet hauteur) ainsi que la présence de feuilles résistantes au niveau des feuilles sensibles malades (effet barrière) semblent être deux éléments essentiels permettant de moduler l'interception de spores par des plantes sensibles. Par ailleurs, la distribution verticale des surfaces foliaires a un impact sur l'interception de gouttes de pluie, notamment par les feuilles portant des lésions sporulantes qui constituent les sources d'inoculum dans les couverts végétaux (effet parapluie). Ces effets ont été observés même avec des contrastes de hauteur faibles, mais ils sont globalement amplifiés par une différence de hauteur marquée entre variétés.

2 Caractéristiques variétales susceptibles de moduler la progression d'une maladie dispersée par éclaboussement dans des associations variétales

Les associations variétales permettent de valoriser la diversité de traits variétaux, notamment impliquant des réponses différenciées à un stress. Dans le cas de la lutte contre les maladies fongiques, le trait le plus étudié est le niveau de résistance à la maladie dont on souhaite réduire la propagation. Dans le cadre de cette thèse, nous nous sommes intéressés à l'apport que pouvait constituer la diversité architecturale via des effets physiques sur la maladie. Nous discutons ici l'apport de nos travaux concernant deux caractéristiques variétales que nous avons abordées de manière plus ou moins approfondie : la résistance variétale et l'architecture.

2.1 Niveau de résistance des variétés

Nous avons caractérisé la résistance des variétés utilisées lors de notre expérimentation en conditions contrôlées (Chapitre II). Nos résultats ont mis en évidence une forte différence de sensibilité entre étages foliaires. A notre connaissance, ce type de phénomène, bien que régulièrement constaté en pratique, est peu ou pas décrit dans la littérature pour le cas de la septoriose du blé. Cette différence de sensibilité entre étages foliaires implique une corrélation entre la position verticale des feuilles et leur sensibilité. Des expérimentations complémentaires seraient nécessaires pour mieux comprendre le déterminisme de ce phénomène qui pourrait être lié au rang foliaire en lui même mais aussi probablement à l'âge de la feuille et peut-être à son niveau de sénescence. De tels résultats seraient très utiles pour la calibration de modèles épidémiologiques. Par exemple, la sénescence a un impact fort sur l'infection et le développement de *Zymoseptoria tritici* dans les approches de modélisation proposées par

Robert *et al.* (2008) et Garin *et al.* (2014).

Lors de l'expérimentation au champ (Chapitre III), le niveau de maladie observé en culture pure a été utilisé comme référence pour évaluer le niveau de résistance variétale. En conditions naturelles, la relation hôte-pathogène peut dépendre de nombreux facteurs tels que le stade de la plante, le moment de l'épidémie ou le traitement expérimental (culture pure ou association). Ceci est particulièrement vrai dans le cas où le pathogène a une forte capacité d'adaptation, comme dans le cas de la septoriose du blé. Par exemple, Cowger & Mundt (2002a) ont observé une évolution de l'agressivité de *Z. tritici* au cours de l'épidémie et une adaptation des populations pathogènes au niveau de résistance de l'hôte. De plus, une agressivité différente a été observée pour des souches collectées dans des associations variétales par rapport à des cultures pures, en particulier lors d'épidémies sévères (Cowger & Mundt, 2002b). Enfin, des expérimentations en conditions contrôlées et au champs suggèrent que la sensibilité d'une variété à *Z. tritici* peut dépendre de son stade phénologique (Kema & van Silfhout, 1997; Brown *et al.*, 2001; Gieco *et al.*, 2004; Tabib Ghaffary *et al.*, 2012). L'association de variétés caractérisées par des architectures, mais également potentiellement un patrimoine génétique très différent, pourraient moduler fortement les interactions hôtes-pathogènes, par rapport à des associations de variétés plus proches d'un point de vue génétique.

2.2 Architecture et caractéristiques physiques des variétés

Les caractéristiques architecturales d'un couvert dépendent de celles des plantes qui le composent. Nous avons étudié l'impact de la hauteur de plantes dans les associations variétales. Ce trait a un impact connu sur la septoriose du blé (Tavella, 1978; Bahat, 1980; Danon, 1982; Camacho-Casas *et al.*, 1995; Simón *et al.*, 2005; Arraiano *et al.*, 2009) et les variétés de blé existantes permettent d'obtenir des contrastes marqués pour ce trait, contrastes qui sont conservés en association variétale. Nos expérimentations numériques (Chapitre IV) ont montré que la hauteur des plantes avait un impact fort sur la quantité d'inoculum intercepté par une plante. Ce constat est lié aux propriétés spécifiques à la dispersion par éclaboussement, qui a lieu sur de courtes distances (Pietravalle *et al.*, 2001; Shaw, 1987; Pielaat *et al.*, 2002). Dans le cas d'une variété résistante, une taille réduite est associée à une forte densité de feuilles qui permet d'obtenir un effet barrière élevé. Par ailleurs, les feuilles supérieures d'une plante sensible interceptent moins d'inoculum dans le cas de plantes hautes.

D'autres traits architecturaux pourraient avoir un impact sur les mécanismes de dispersion par éclaboussement. Par exemple, l'interception des gouttes de pluie est liée au taux de couverture. Cette caractéristique de couvert dépend fortement de la surface foliaire, cependant, elle peut être modulée notamment par le port foliaire, la distance entre axes et l'inclinaison des axes (Abichou, 2016). Le port foliaire contribue également à déterminer la distance entre feuilles, qui joue un rôle important dans la propagation de la septoriose du blé, comme cela a été observé par exemple par Lovell *et al.* (1997). La flexibilité des structures végétales pourrait également jouer un rôle dans les processus de dispersion par éclaboussement. Par exemple Gilet & Bourouiba (2015) ont montré que les mouvements

d'une feuille suite à l'impact d'une goutte de pluie pouvait jouer un rôle important dans l'éjection de gouttelettes transportant des spores. Le vent peut également provoquer des mouvements des plantes (Py *et al.*, 2004) qui pourraient dépendre du niveau de flexibilité des tiges. Les mouvements des plantes pourraient avoir un impact sur les distances de dispersion, qui pourrait être renforcé par la présence de vent (Lovell *et al.*, 2004b).

Dans les différentes expérimentations nous avons observé un impact de la densité du couvert. Dans les deux expérimentations (conditions contrôlées et champs), nous avons utilisé deux variétés présentant des différences morphologiques peu marquées. La variété Maxwell (partiellement résistante) a donné lieu à des couverts plus denses que la variété Sogood (sensible) et cela à la fois en serre (chapitre II) et au champ (III). Les couverts associés, en particuliers ceux comportant 75 % de plantes résistantes étaient ainsi plus denses que les couverts composés uniquement de plantes sensibles. Cette différence de densité a pu être associée à des différences en termes de gradient de dispersion de spores (Chapitre II) et de microclimat (Chapitre III). Ce type de couvert dense semble être favorable du point de vue de la dispersion (distances de dispersion réduites, fort effet barrière) mais défavorable du point de vue du microclimat (couvert plus humide et plus favorable au développement du pathogène). Ce constat pourrait expliquer en partie la variabilité de l'efficacité de cette modalité d'association, testée précédemment durant trois années par Gigot *et al.* (2012).

Dans la littérature, quelques études ont porté sur des associations de variétés de hauteurs contrastées (Li *et al.*, 2012; Zhu *et al.*, 2005; Jackson & Wennig, 1997). Cependant, il est très rare qu'elles soient comparées à des associations plus "classiques" avec des différences de hauteurs très faibles. Notre expérimentation en conditions naturelles (Chapitre III) a permis de mettre en évidence une réduction de la propagation de la maladie dans des couverts hétérogènes supérieure à celle observé dans des couverts homogènes. En associant des plantes différant fortement par leur hauteur nous avons obtenu des couverts très hétérogènes. Nous avons volontairement choisi des variétés de hauteurs très contrastées dans le but d'obtenir un effet de la hauteur (trait architectural étudié) non négligeable par rapport aux autres différences d'architecture entre variétés de l'association. Nous avons ainsi pu constituer des couverts ayant une structure très différente de ceux obtenus par la culture pure des variétés qui la composent. L'objectif était d'obtenir un effet observable sur le microclimat et la dispersion de l'architecture par rapport aux variétés cultivées en pure. Cependant, les expérimentations numériques (Chapitre IV) suggèrent que des effets peuvent être obtenus pour des contrastes de hauteur moins marqués. Des effets physiques de barrière, de parapluie ou de hauteur pourraient également être amplifiés ou plus facilement efficaces dans des associations inter-spécifiques.

2.3 Spatialisation des sources de spores et des tissus de niveaux de résistance contrastés dans des couverts végétaux hétérogènes

La spatialisation des organes de niveaux de résistance est un aspect important pour l'étude de la dispersion par éclaboussement dans des associations variétales. En effet, les associations variétales se caractérisent par un agencement particulier de plantes résistantes et sensibles, qui peut être un levier potentiel d'amélioration de l'efficacité du mélange (Gigot

et al., 2014; Newton & Guy, 2009; Sapoukhina *et al.*, 2010). Cet agencement, qui peut être caractérisé grâce à la notion de surface génotypique unitaire (Fig I.2), est le plus souvent étudié sur le plan horizontal. Cependant, il peut être pertinent de prendre en compte également l'aspect vertical, en particulier dans le cas d'associations de variétés différant par leur hauteur de plante. Par ailleurs, dans le cas de maladies dispersées par éclaboussement telles que la septoriose du blé, la localisation des tissus malades (source de spores) et sains au sein du couvert est importante du fait des faibles distances de dispersion. Cela justifie une approche en trois dimensions et à une échelle fine, cohérente avec les processus étudiés.

La localisation des organes au sein de couvert dépend d'une part de l'architecture des plantes, notamment de la dimension des feuilles, de leur hauteur d'insertion et de leur courbure, de la distance entre talles, et d'autre part de l'agencement des plantes dans la parcelle, par exemple de la densité de plantes et les distance d'inter-rang. Ces caractéristiques déterminent les distances entre organes, la densité d'organes qui ont un impact notamment sur la dispersion et le microclimat et donc potentiellement sur la propagation des maladies. Le recours à des couverts 3D permet de synthétiser de informations concernant des caractéristiques de plantes et d'en déduire une structure de couvert. Ces couverts virtuels peuvent être utilisés pour calculer des variables physiques telle que l'interception de la lumière, possiblement utilisable pour des calculs de bilan d'énergie, l'interception de la pluie et la dispersion des agents pathogènes. Dans le cas des associations variétales, les approches spatialisées en 3D semblent présenter un fort potentiel pour explorer l'impact éventuellement combiné de l'architecture des plantes et de l'agencement des variétés.

3 Mécanismes biophysiques susceptibles de moduler la progression d'une maladie dispersée par éclaboussement

Nous avons cherché à savoir comment l'architecture des couverts pouvait moduler la progression des maladies via des mécanismes physiques. Nous avons abordé deux grands mécanismes : la dispersion de spores par éclaboussement et le microclimat.

3.1 Dispersion de spores par éclaboussement

Lors de l'expérimentation en conditions contrôlées (Chapitre II), nous avons observé un effet de la densité des couverts végétaux sur les gradients de dispersion. Ce constat est cohérent avec d'autres résultats d'expérimentation en conditions contrôlées (Schoeny *et al.*, 2008; Madden & Boudreau, 1997; Yang & Madden, 1993). Par ailleurs, nous avons également constaté un effet de la densité au sein du rang. Ainsi des différences de flux de spores ont été mesurées au sein du premier rang de l'inoculum. Cet effet est cohérent avec la réduction de sévérité mesurée sur les plantes sensibles en association par rapport à celles cultivées pures.

Dans l'expérimentation en conditions naturelles (Chapitre III), la densité a eu un effet sur la dispersion et le microclimat. Les couverts hétérogènes comportant 75 % de plantes ré-

sistantes étaient également plus denses que les couverts homogènes semés en équi-proportion. Ces deux caractéristiques sont *a priori* favorables à un effet barrière renforcé. Cependant, cet effet barrière n'a pas donné lieu à une réduction de sévérité plus marquée que le couvert homogène semés en équi-proportion. Les mesures de flux de spores effectuées au champ ont permis de quantifier les spores dispersées dans chaque traitement ainsi que sa distribution verticale. En revanche, ce type de mesure ne permet pas d'évaluer la quantité de spores interceptées par les plantes et donc des effets liés à la dispersion tels que l'effet barrière. Dans le cadre d'expérimentations numériques (Chapitre IV), nous avons calculé ce type d'effets dans des couverts homogènes et hétérogènes. Nous avons par exemple observé un effet barrière très faible dans des couverts hétérogènes peu denses et beaucoup plus élevé dans des couverts denses et homogènes.

Nous avons observé un effet de la structure du couvert sur la répartition de l'interception de gouttes entre les différentes variétés et étages foliaires. Ainsi, la quantité de gouttes interceptée par un étage foliaire dépend de la surface foliaire présente au dessus de cet étage foliaire (effet parapluie). Ce type de relation a déjà été observé lors de l'étude de l'interception de la pluie par des couverts multi-strates (Calder, 1996b). Le choix des hauteurs de variétés composant une association variétale permet de moduler la distribution verticale des surfaces foliaires au sein du couvert, ce qui a un impact marqué sur l'interception de gouttes par les feuilles de hauteur intermédiaire. L'impact est faible pour les feuilles basses car l'essentiel des surfaces foliaires sont situées au dessus de celles-ci, quelles que soient les hauteurs des différentes variétés. L'effet "parapluie" pourrait donc avoir un impact principalement lorsque les feuilles relativement hautes dans le couvert sont atteintes par la maladie.

Enfin, nos résultats montrent que l'interception d'inoculum par les plantes résistantes (effet barrière), qui permet de protéger les plantes sensibles, peut être modulé par la hauteur des variétés composant l'association. L'effet barrière existe si des feuilles résistantes sont présentes au niveau des feuilles malades des plantes sensibles, qui constituent généralement la principale source d'inoculum. Lorsque la variété résistante est plus haute que la variété sensible, peu de feuilles résistantes sont présentes au niveau de la source d'inoculum, l'effet barrière est donc faible. A l'inverse, lorsque la variété sensible est la plus haute, une forte densité de feuilles résistantes au niveau des feuilles basses sensibles permet d'obtenir un effet barrière renforcé, auquel s'ajoute un effet hauteur qui permet de réduire la quantité d'inoculum interceptées par les feuilles supérieures de la variété sensible.

3.2 Microclimat

Les expérimentations au champ (Chapitre III) montrent un impact de l'architecture sur la durée d'humectation avec de possibles conséquences pour le développement du pathogène (ici sur la sporulation). Par exemple, nous avons observé une durée d'humectation plus longue dans le couvert résistant (dense) par rapport au couvert sensible (moins dense). Ainsi la forte densité du couvert homogène comportant 75 % de plantes résistantes (dense) pourrait être à l'origine d'un microclimat plus favorable au développement du pathogène que le couvert homogène semé en équi-proportion (moins dense). Cette hypothèse est cohérente avec les flux de spores relativement élevés (compte tenu de la surface de lésion) observés

dans cette association homogène comportant 75 % de plantes résistantes. Ainsi l'effet de l'architecture sur le microclimat pourrait avoir un effet opposé à l'effet barrière attendu étant donné la forte proportion de plantes résistantes, selon la pression de maladie et la fréquence des évènements de dispersion.

Ces résultats sont assez cohérents avec les données présentes dans la littérature, portant principalement sur des cultures pures (Ando *et al.*, 2007). Un effet du microclimat a été observé lorsque la structure des couverts était fortement modifiée en association. C'était par exemple le cas dans une association blé-pois où l'association a permis d'obtenir un couvert mieux aéré et une réduction de la durée d'humectation qui explique en partie la réduction de la sévérité d'anthracnose du pois (Schoeny *et al.*, 2009). Plusieurs expérimentations ont montré un impact des associations inter-spécifiques sur le microclimat (Boudreau, 2013). Cependant, ce mécanisme a été peu exploré, à notre connaissance, dans le cas des associations variétales. Un exemple notable est l'expérimentation de Zhu *et al.* (2005) : l'association de variétés de riz de hauteurs contrastées (dans des rangs alternés) a donné lieu à une forte réduction de l'humidité ainsi que de la sévérité de pyriculariose. Nos résultats suggèrent qu'un effet du microclimat peu contribuer à moduler l'intensité de l'épidémie, et cela même dans le cas de couverts relativement homogènes.

Un effet du microclimat est régulièrement évoqué pour expliquer un impact de l'architecture sur l'intensité de maladie (Chang *et al.*, 2007; Calonnec *et al.*, 2013; Ando *et al.*, 2007), mais assez rarement quantifié. Cet effet peut être difficile à caractériser, en particulier dans le cas de couverts hétérogènes. Des approches de modélisation utilisant des couverts 3D pourraient permettre de mieux comprendre l'impact de l'architecture des couverts sur le microclimat (Saudreau *et al.*, 2011, 2013), en particulier dans le cas des associations variétales. Des modèles de microclimat, prenant en compte des calculs de bilan d'énergie à l'échelle locale pourraient être utilisés pour explorer ces questions.

Conclusion et perspectives

Nos résultats suggèrent qu'une prise en compte de l'architecture des variétés lors de la conception des associations variétales pourrait permettre d'amplifier la réduction de propagation de maladies dispersées par éclaboussement telles que la septoriose du blé. Dans le cadre de cette thèse, nous avons mis en évidence des mécanismes spécifiques aux maladies à dispersion pluviale. Nous proposons un schéma résumant les effets d'une association variétale sur la propagation d'une maladie au cours d'un cycle de dispersion par éclaboussement (Fig V.1).

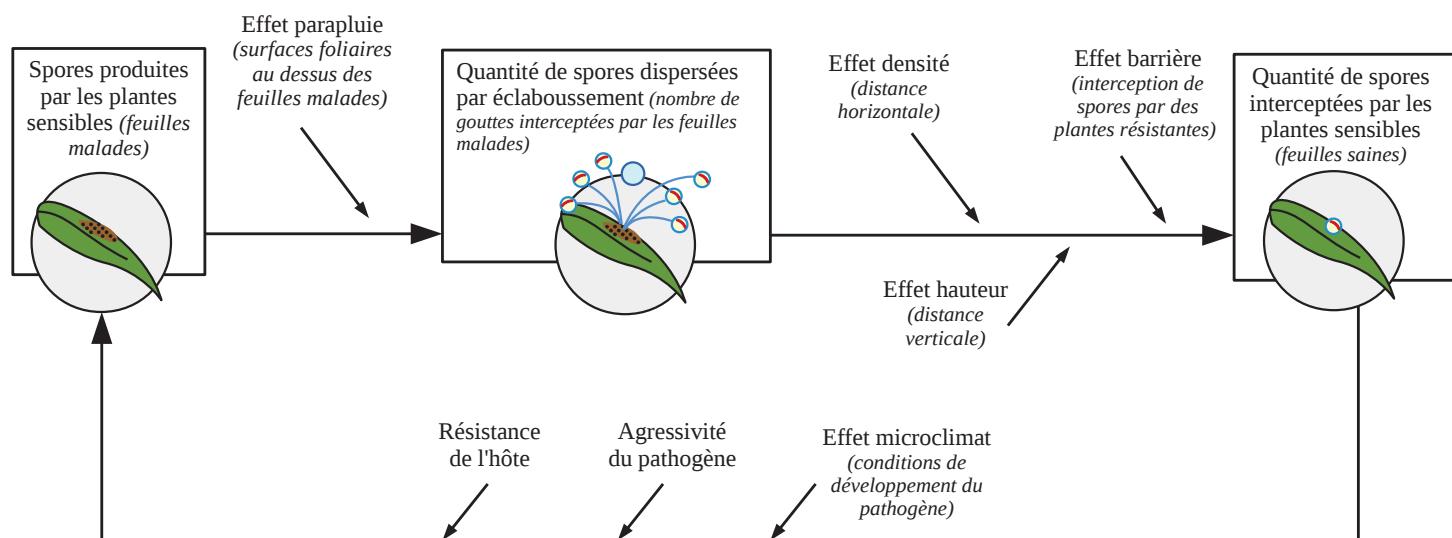
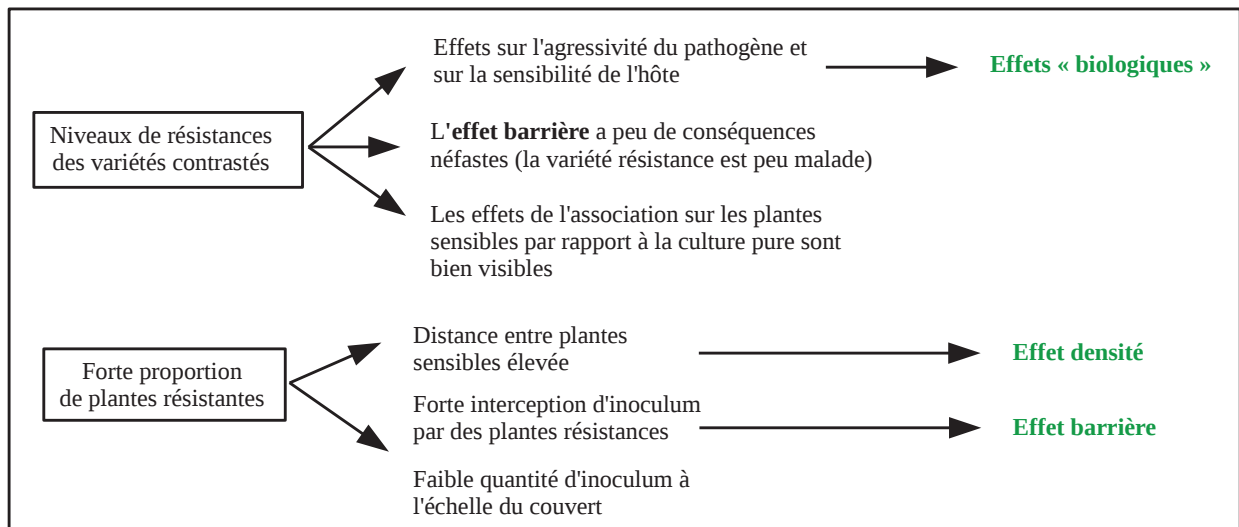


Figure V.1: Effets des associations variétales sur un cycle de dispersion par éclaboussement liés au niveau la résistance et à l'architecture des variétés

Nous avons vu que des mécanismes classiquement décrits dans les associations variétales et qui résultent principalement des différences de niveau de résistance entre variétés ainsi que de leur proportion, peuvent être modulés par l'architecture des variétés composant l'association (Fig V.2).

(a) Effets liés à la résistance de l'hôte



(b) Effets liés à l'architecture de l'hôte

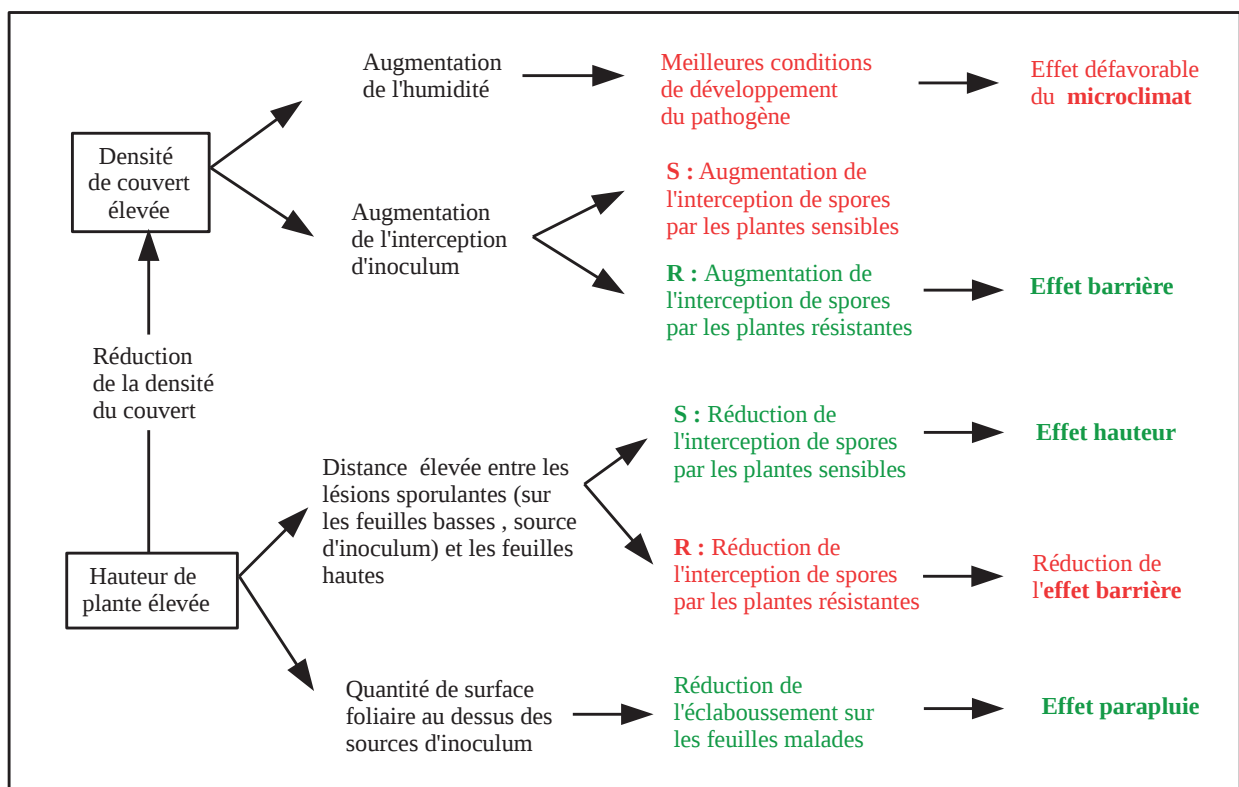


Figure V.2: Effets de la résistance et de l'architecture de l'hôte sur la propagation des maladies dispersées par éclaboussement dans des associations variétales. *Certains effets de l'architecture peuvent être positifs pour une des variétés et négatifs pour l'autre. Dans ce cas la variété concernée (R: résistante ou S: sensible) est indiquée. La couleur verte indique un effet positif (va dans le sens d'une réduction de l'intensité de maladie) et la couleur rouge une effet négatif (augmentation de l'intensité de maladie).*

Nous nous sommes intéressés à l'impact de l'architecture des plantes sur des événements de dispersion isolés. Les effets observés à l'échelle d'un cycle de dispersion peuvent être amplifiés au cours d'une épidémie (Gigot *et al.*, 2014) et donner lieu à une progression plus ou moins rapide d'une maladie selon la composition de l'association. L'impact de l'architecture des couverts sur le microclimat pourrait également moduler la dynamique épidémique, par exemple via des effets sur la période de latence. Ainsi, une température ou une durée d'humectation réduite au sein des couverts végétaux pourraient augmenter la période de latence (Shaw, 1990) et ainsi réduire la vitesse de progression épidémique.

L'importance relative des effets liés à la dispersion et au microclimat pourraient dépendre de la temporalité des pluies. Ainsi, une année humide se caractérise par des événements de dispersion plus nombreux et donc potentiellement une accumulation d'effets liés à la dispersion. À l'inverse, lors d'une année sèche, le microclimat pourrait être limitant et de faibles différences, liées par exemple à la structure des couverts végétaux, pourrait donner lieu à des effets sur la propagation des maladies. Dans le contexte d'un changement climatique, une précocité accrue des cultures et un démarrage anticipé des épidémies avec une pression épidémique potentiellement plus forte, pourraient accroître le rôle de la dispersion du fait du positionnement du cycle de la culture sur des périodes globalement plus humides.

Nous avons particulièrement étudié la phase post-floraison qui est une phase clé de l'épidémie et qui se caractérise par une stabilité de l'architecture du blé. Cependant, la phase pré-floraison joue un rôle important dans les épidémies de septoriose. Par exemple, un phénomène de "course-poursuite" entre l'hôte et le pathogène a été décrit durant la phase de montaison (Robert *et al.*, 2008) et participe au concept d'"échappement" (Arraiano *et al.*, 2009). Des différences de précocité pourraient avoir un impact sur le positionnement des organes des différentes variétés à un moment donné et la distance entre organes qui est un facteur essentiel dans le cas de la dispersion par éclaboussement.

Nous proposons ici de valoriser différents aspects de la biodiversité cultivée, la diversité des résistances à une maladie mais aussi la diversité d'architecture des variétés. Le fait de cumuler plusieurs mécanismes de réduction des maladies pourrait rendre ces associations plus efficaces et plus robustes dans un environnement climatique difficile à anticiper.

Bibliographie

- Abichou, M. (2016). *Modélisation de l'architecture 4D du blé : identification des patterns dans la morphologie, la sénescence et le positionnement spatial des organes pour une large gamme de situations de croissance*. Thèse de doctorat, Université Paris Saclay, Paris.
- Agreste (2016). Statistique agricole annuelle (SAA). <http://agreste.agriculture.gouv.fr/donnees-de-synthese/statistique-agricole-annuelle-saa/>.
- Albert, C. H., Grassein, F., Schurr, F. M., Vieilledent, G. & Violle, C. (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13(3):217–225.
- Allen, R. F. (1988). The mechanics of splashing. *Journal of colloid and interface science*, 124(1):309–316.
- Altieri, M. A. (1999). The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 74(1):19–31.
- Anco, D. J., Madden, L. V. & Ellis, M. A. (2013). Effects of temperature and wetness duration on the sporulation rate of *Phomopsis viticola* on infected grape canes. *Plant Disease*, 97(5):579–589.
- Ando, K., Grunet, R., Terpstra, K. & Kelly, J. D. (2007). Manipulation of plant architecture to enhance crop disease control. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*, 2(026).
- Arraiano, L. S., Balaam, N., Fenwick, P. M., Chapman, C., Feuerhelm, D., Howell, P., Smith, S. J., Widdowson, J. P. & Brown, J. K. M. (2009). Contributions of disease resistance and escape to the control of septoria tritici blotch of wheat. *Plant Pathology*, 58(5):910–922.
- Aylor, D. E. & Sanogo, S. (1997). Germinability of *Venturia inaequalis* conidia exposed to sunlight. *Phytopathology*, 87(6):628–633.
- Bahat, A. (1980). Factors affecting the vertical progression of septoria leaf blotch in short-statured wheats. *Phytopathology*, 70(3):179.
- Bannon, F. J. & Cooke, B. M. (1998). Studies on dispersal of *Septoria tritici* pycnidiospores in wheat-clover intercrops. *Plant Pathology*, 47(1):49–56.

- Barillot, R., Combes, D., Chevalier, V., Fournier, C. & Escobar-Gutierrez, A. J. (2012). How does pea architecture influence light sharing in virtual wheat-pea mixtures? A simulation study based on pea genotypes with contrasting architectures. *AoB Plants*, 2012(0):pls038–pls038.
- Belhaj Fraj, M., Falentin-Guyomarc'h, 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 hybridization in bread wheat mixtures. *Plant Breeding*, 122(5):385–391.
- Bernard, F. (2012). *Le développement des champignons pathogènes foliaires répond à la température, mais à quelle température ?* Thèse de doctorat, AgroParisTech, Pris.
- Bernard, F., Sache, I., Suffert, F. & Chelle, M. (2013). The development of a foliar fungal pathogen does react to leaf temperature! *New Phytologist*, pages 232–240.
- Bonnin, I., Bonneuil, C., Goffaux, R., Montalent, P. & Goldringer, I. (2014). Explaining the decrease in the genetic diversity of wheat in France over the 20th century. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 195:183–192.
- Boudreau, M. A. (2013). Diseases in intercropping systems. *Annual Review of Phytopathology*, 51(1):499–519.
- Brisson, N., Gate, P., Gouache, D., Charmet, G., Oury, F.-X. & Huard, F. (2010). Why are wheat yields stagnating in Europe? A comprehensive data analysis for France. *Field Crops Research*, 119(1):201–212.
- Brown, J. K., Chartrain, L., Lasserre-Zuber, P. & Saintenac, C. (2015). Genetics of resistance to *Zymoseptoria tritici* and applications to wheat breeding. *Fungal Genetics and Biology*, 79:33–41.
- Brown, J. K. M., Kema, G. H. J., Forrer, H. R., Verstappen, E. C. P., Arraiano, L. S., Brading, P. A., Foster, E. M., Fried, P. M. & Jenny, E. (2001). Resistance of wheat cultivars and breeding lines to septoria tritici blotch caused by isolates of *Mycosphaerella graminicola* in field trials. *Plant Pathology*, 50(3):325–338.
- Burdon, J. J. & Chilvers, G. A. (1982). Host density as a factor in plant disease ecology. *Annual Review of Phytopathology*, 20(1):143–166.
- Bussi re, F., Solmon, F. & Four, A. (2002). Implementation and evaluation of DROP, a model for the simulation of rainfall distribution below plants described in 3D. *Agronomie*, 22(1):93–103.
- Calder, I. R. (1996a). Dependence of rainfall interception on drop size: 1. Development of the two-layer stochastic model. *Journal of Hydrology*, 185(1–4):363–378.
- Calder, I. R. (1996b). Rainfall interception on drop size-development and calibration of the two-layer stochastic interception model. *Tree Physiology*, 16(8):727–732.

- Calonnec, A., Burie, J.-B., Langlais, M., Guyader, S., Saint-Jean, S., Sache, I. & Tivoli, B. (2013). Impacts of plant growth and architecture on pathogen processes and their consequences for epidemic behaviour. *European Journal of Plant Pathology*, 135(3):479–497.
- Calonnec, A., Cartolaro, P., Naulin, J.-M., Bailey, D. & Langlais, M. (2008). A host-pathogen simulation model: powdery mildew of grapevine. *Plant Pathology*, 57(3):493–508.
- 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(8):733–741.
- Camacho-Casas, M. A., Kronstad, W. E. & Scharen, A. L. (1995). *Septoria tritici* resistance and associations with agronomic traits in a wheat cross. *Crop Science*, 35(4):971.
- Cappaert, M. R. (1990). Canopy density and microclimate effects on the development of aerial stem rot of potatoes. *Phytopathology*, 80(4):350.
- Casadebaig, P., Trépos, R., Picheny, V., Langlade, N. B., Vincourt, P. & Debaeke, P. (2014). Increased genetic diversity improves crop yield stability under climate variability: a computational study on sunflower. *arXiv preprint arXiv:1403.2825*.
- Cevallos-Cevallos, J. M., Danyluk, M. D., Gu, G., Vallad, G. E. & van Bruggen, A. H. C. (2012). Dispersal of *Salmonella typhimurium* by rain splash onto tomato plants. *Journal of Food Protection*, 75(3):472–479.
- Chakraborty, S. & Newton, A. C. (2011). Climate change, plant diseases and food security: an overview. *Plant Pathology*, 60(1):2–14.
- Chang, K. F., Ahmed, H. U., Hwang, S. F., Gossen, B. D., Howard, R. J., Warkentin, T. D., Strelkov, S. E. & Blade, S. F. (2007). Impact of cultivar, row spacing and seeding rate on ascochyta blight severity and yield of chickpea. *Canadian Journal of Plant Science*, 87(2):395–403.
- Chelle, M. & Andrieu, B. (2007). Modelling the light environment of virtual crop canopies. In Vos, J., Marcelis, L. F. M., DeVisser, P. H. B., Struik, P. C. & Evers, J. B., éditeurs : *Functional-Structural Plant Modelling in Crop Production*, volume 22, pages 75–89. Springer, Dordrecht.
- Chin, K. M. & Wolfe, M. S. (1984). The spread of *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei* in mixtures of barley varieties. *Plant Pathology*, 33(1):89–100.
- Corre-Hellou, G., Fustec, J. & Crozat, Y. (2006). Interspecific competition for soil N and its interaction with N₂ fixation, leaf expansion and crop growth in pea–barley intercrops. *Plant and Soil*, 282(1-2):195–208.

- Cowger, C., Brunner, P. C. & Mundt, C. C. (2008). Frequency of sexual recombination by *Mycosphaerella graminicola* in mild and severe epidemics. *Phytopathology*, 98(7):752–759.
- Cowger, C., Hoffer, M. E. & Mundt, C. C. (2000). Specific adaptation by *Mycosphaerella graminicola* to a resistant wheat cultivar. *Plant Pathology*, 49(4):445–451.
- Cowger, C. & Mundt, C. C. (2002a). Aggressiveness of *Mycosphaerella graminicola* isolates from susceptible and partially resistant wheat cultivars. *Phytopathology*, 92(6):624–630.
- Cowger, C. & Mundt, C. C. (2002b). Effects of wheat cultivar mixtures on epidemic progression of septoria tritici blotch and pathogenicity of *Mycosphaerella graminicola*. *Phytopathology*, 92(6):617–623.
- Cox, C. M., Garrett, K. A., Bowden, R. L., Fritz, A. K., Dendy, S. P. & Heer, W. F. (2004). Cultivar mixtures for the simultaneous management of multiple diseases: tan spot and leaf rust of wheat. *Phytopathology*, 94(9):961–969.
- Creissen, H. E., Jorgensen, T. H. & Brown, J. K. M. (2013). Stabilization of yield in plant genotype mixtures through compensation rather than complementation. *Annals of Botany*, 112(7):1439–1447.
- Dai, J., Wiersma, J. J. & Holen, D. L. (2012). Performance of hard red spring wheat cultivar mixtures. *Agronomy Journal*, 104(1):17.
- Danon, T. (1982). The relationships among plant stature, maturity class, and susceptibility to Septoria leaf blotch of wheat. *Phytopathology*, 72(8):1037.
- de Vallavieille-Pope, C. (2004). Management of disease resistance diversity of cultivars of a species in single fields: controlling epidemics. *Comptes Rendus Biologies*, 327(7):611–620.
- de Vallavieille-Pope, C., Ali, S., Leconte, M., Enjalbert, J., Delos, M. & Rouzet, J. (2012). Virulence dynamics and regional structuring of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in France between 1984 and 2009. *Plant Disease*, 96(1):131–140.
- de Vallavieille-Pope, C., Huber, L., Leconte, M. & Bethenod, O. (2002). Preinoculation effects of light quantity on infection efficiency of *Puccinia striiformis* and *P. triticina* on wheat seedlings. *Phytopathology*, 92(12):1308–1314.
- Deshpande, R. Y., Hubbard, K. G., Coyne, D. P., Steadman, J. R. & Parkhurst, A. M. (1995). Estimating leaf wetness in dry bean canopies as a prerequisite to evaluating white mold disease. *Agronomy Journal*, 87(4):613–619.
- Develey-Rivière, M.-P. & Galiana, E. (2007). Resistance to pathogens and host developmental stage: a multifaceted relationship within the plant kingdom. *New Phytologist*, 175(3):405–416.
- Döring, T. F., Annicchiarico, P., Clarke, S., Haigh, Z., Jones, H. E., Pearce, H., Snape, J., Zhan, J. & Wolfe, M. S. (2015). Comparative analysis of performance and stability among composite cross populations, variety mixtures and pure lines of winter wheat in organic and conventional cropping systems. *Field Crops Research*, 183:235–245.

- Dornbusch, T., Baccar, R., Watt, J., Hillier, J., Bertheloot, J., Fournier, C. & Andrieu, B. (2011). Plasticity of winter wheat modulated by sowing date, plant population density and nitrogen fertilisation: Dimensions and size of leaf blades, sheaths and internodes in relation to their position on a stem. *Field Crops Research*, 121(1):116–124.
- Essah, S. Y. C. & Stoskopf, N. C. (2002). Mixture performance of phenotypically contrasting barley cultivars. *Canadian Journal of Plant Science*, 82(1):1–6.
- Evans, N., Baierl, A., Brain, P., Welham, S. & Fitt, B. (2003). Spatial aspects of light leaf spot (*Pyrenopeziza brassicae*) epidemic development on winter oilseed rape (*Brassica napus*) in the United Kingdom. *Phytopathology*, 93(6):657–665.
- Evenhuis, A., Verdam, B. & Zadoks, J. C. (1997). Splash dispersal of conidia of *Mycocentrospora acerina* in the field. *Plant Pathology*, 46(4):459–469.
- Fang, Y., Xu, B., Liu, L., Gu, Y., Liu, Q., Turner, N. C. & Li, F. M. (2014). Does a mixture of old and modern winter wheat cultivars increase yield and water use efficiency in water-limited environments? *Field Crops Research*, 156:12–21.
- FAO (2016). Cereal supply and demand brief. <http://www.fao.org/worldfoodsituation/csdb/en/>.
- Finckh, M. R. & Wolfe, M. S. (2006). Diversification strategies. In Cooke, B. M., Jones, D. G. & Kaye, B., éditeurs : *The Epidemiology of Plant Diseases*, pages 269–307. Springer Netherlands.
- Fitt, B. D. L., McCartney, H. A., Creighton, N. F., Lacey, M. E. & Walklate, P. J. (1988). Dispersal of *Rhynchosporium secalis* conidia from infected barley leaves or straw by simulated rain. *Annals of Applied Biology*, 112(1):49–59.
- Fitt, B. D. L., McCartney, H. A. & Walklate, P. J. (1989). The role of rain in dispersal of pathogen inoculum. *Annual Review of Phytopathology*, 27:241–270.
- Fitt, B. D. L., Walklate, P. J., McCartney, H. A., Bainbridge, A., Creighton, N. F., Hirst, J. M., Lacey, M. E. & Legg, B. J. (1986). A rain tower and wind tunnel for studying the dispersal of plant pathogens by rain and wind. *Annals of Applied Biology*, 109(3):661–671.
- Fones, H. & Gurr, S. (2015). The impact of septoria tritici blotch disease on wheat: An EU perspective. *Fungal Genetics and Biology*, 79:3–7.
- Fortineau, A., Jean-Jacques, J., Bidon, M., Duprix, P. & Robert, C. (8-10 october 2012). Un dispositif couplé "culture en bac – chambre d'infection" pour cultiver et inoculer des plantes en pseudo - peuplement en conditions contrôlées. Le Croisic, France.
- Fournier, C., Andrieu, B., Ljutovac, S. & Saint-Jean, S. (2003). ADEL-wheat: A 3D architectural model of wheat development. pages 54–63, Beijing. Tsinghua University Press.

- Gaba, S., Lescourret, F., Boudsocq, S., Enjalbert, J., Hinsinger, P., Journet, E.-P., Navas, M.-L., Wery, J., Louarn, G., Malézieux, E., Pelzer, E., Prudent, M. & Ozier-Lafontaine, H. (2015). Multiple cropping systems as drivers for providing multiple ecosystem services: from concepts to design. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(2):607–623.
- Garin, G. (2015). *Vers la compréhension des épidémies fongiques foliaires par modélisation multi-échelle dans les couverts architecturés*. Thèse de doctorat, AgroParisTech, Paris.
- Garin, G., Fournier, C., Andrieu, B., Houllès, V., Robert, C. & Pradal, C. (2014). A modelling framework to simulate foliar fungal epidemics using functional–structural plant models. *Annals of Botany*, page mcu101.
- Garrett, K. A. & Mundt, C. C. (1999). Epidemiology in mixed host populations. *Phytopathology*, 89(11):984–990.
- Geagea, L., Huber, L., Sache, I., Flura, D., McCartney, H. A. & Fitt, B. D. L. (2000). Influence of simulated rain on dispersal of rust spores from infected wheat seedlings. *Agricultural and Forest Meteorology*, 101:53–66.
- Gieco, J. O., Dubcovsky, J. & Camargo, L. E. A. (2004). Interaction between resistance to *Septoria tritici* and phenological stages in wheat. *Scientia Agricola*, 61(4):422–426.
- Gigot, C. (2013). *Potentialités des associations de variétés pour limiter la progression épidémique de la septoriose du blé: rôle des mécanismes de dispersion des spores par la pluie dans un couvert végétal hétérogène*. Thèse de doctorat, AgroParisTech.
- Gigot, C., de Vallavieille-Pope, C., Huber, L. & Saint-Jean, S. (2014). Using virtual 3-D plant architecture to assess fungal pathogen splash dispersal in heterogeneous canopies: a case study with cultivar mixtures and a non-specialized disease causal agent. *Annals of Botany*, 114(4):863–876.
- Gigot, C., Saint-Jean, S., Huber, L., Maumené, C., Leconte, M., Kerhornou, B. & de Vallavieille-Pope, C. (2012). Protective effects of a wheat cultivar mixture against splash-dispersed septoria tritici blotch epidemics. *Plant Pathology*, 62(5):1011–1019.
- Gilet, T. & Bourouiba, L. (2014). Rain-induced ejection of pathogens from leaves: revisiting the hypothesis of splash-on-film using high-speed visualization. *Integrative and Comparative Biology*, 54(6):974–984.
- Gilet, T. & Bourouiba, L. (2015). Fluid fragmentation shapes rain-induced foliar disease transmission. *Journal of The Royal Society Interface*, 12(104):20141092.
- Godfray, H. C. J., Beddington, J. R., Crute, I. R., Haddad, L., Lawrence, D., Muir, J. F., Pretty, J., Robinson, S., Thomas, S. M. & Toulmin, C. (2010). Food security: the challenge of feeding 9 billion people. *Science*, 327(5967):812–818.
- Godin, C. (2000). Representing and encoding plant architecture: A review. *Annals of Forest Science*, 57(5):413–438.

- Godin, C., Costes, E. & Sinoquet, H. (1999). A method for describing plant architecture which integrates topology and geometry. *Annals of Botany*, 84(3):343–357.
- Goleniewski, G. (1996). Modelling cultivar mixtures using SEIR compartmental models. *Biometrical Journal*, 38(3):281–297.
- Graser, E., Verma, S. & Rosenberg, N. (1987). Within-canopy temperature patterns of sorghum at two row spacings. *Agricultural and Forest Meteorology*, 41(3-4):187–205.
- Gregory, P. H. (1968). Interpreting plant disease dispersal gradients. *Annual Review of Phytopathology*, 6(1):189–212.
- Guo, J.-R. & Verreet, J.-A. (2008). Formation and germination of *Septoria tritici* secondary conidia as affected by environmental factors. *Journal of Phytopathology*, 156(10):635–637.
- Hiddink, G. A., Termorshuizen, A. J. & van Bruggen, A. H. C. (2010). Mixed cropping and suppression of soilborne diseases. In Lichtfouse, E., éditeur : *Genetic Engineering, Biofertilisation, Soil Quality and Organic Farming*, volume 4, pages 119–146. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Hörberg Mirjani, H. (2002). Patterns of splash dispersed conidia of *Fusarium poae* and *Fusarium culmorum*. *European Journal of Plant Pathology*, 108:73–80.
- Huang, C., Sun, Z., Wang, H., Luo, Y. & Ma, Z. (2011). Spatiotemporal effects of cultivar mixtures on wheat stripe rust epidemics. *European Journal of Plant Pathology*, 131(3):483–496.
- Huang, C., Sun, Z., Wang, H., Luo, Y. & Ma, Z. (2012). Effects of wheat cultivar mixtures on stripe rust: A meta-analysis on field trials. *Crop Protection*, 33:52–58.
- Huber, L. (1992). Déterminisme et mesure de la durée d’humectation en vue de la protection des plantes. *Agronomie*, 12(4):281–295.
- Huber, L., Fitt, B. D. L. & McCartney, H. A. (1996). The incorporation of pathogen spores into rain-splash droplets: a modelling approach. *Plant Pathology*, 45:506–517.
- Huber, L. & Gillespie, T. J. (1992). Modeling leaf wetness in relation to plant disease epidemiology. *Annual Review of Phytopathology*, 30:553–577.
- Huber, L. & Itier, B. (1990). Leaf wetness detection in a field bean canopy. *Agricultural and forestry meteorology*, 51:281–292.
- Huber, L., Madden, L. V. & Fitt, B. D. L. (2006). Environmental biophysics applied to the dispersal of fungal spores by rain-splash. In Cooke, B. M., Gareth, D. G. & Kaye, B., éditeurs : *The epidemiology of plant diseases*, pages 348–370. Springer, 2nd édition.
- Huber, L., McCartney, H. A. & Fitt, B. D. L. (1997). Influence of target characteristics on the amount of water splashed by impacting drops. *Agricultural and Forest Meteorology*, 87:201–211.

- Huel, D. G. & Hucl, P. (1996). Genotypic variation for competitive ability in spring wheat. *Plant Breeding*, 115(5):325–329.
- Isbell, F., Craven, D., Connolly, J., Loreau, M., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Bezemer, T. M., Bonin, C., Bruelheide, H., de Luca, E., Ebeling, A., Griffin, J. N., Guo, Q., Hautier, Y., Hector, A., Jentsch, A., Kreyling, J., Lanta, V., Manning, P., Meyer, S. T., Mori, A. S., Naeem, S., Niklaus, P. A., Polley, H. W., Reich, P. B., Roscher, C., Seabloom, E. W., Smith, M. D., Thakur, M. P., Tilman, D., Tracy, B. F., van der Putten, W. H., van Ruijven, J., Weigelt, A., Weisser, W. W., Wilsey, B. & Eisenhauer, N. (2015). Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, 526(7574): 574–577.
- Jackson, L. & Wennig, R. (1997). Use of wheat cultivar blends to improve grain yield and quality and reduce disease and lodging. *Field Crops Research*, 52(3):261–269.
- Jacobs, A., Heusinkveld, B. & Kessel, G. (2005). Simulating of leaf wetness duration within a potato canopy. *NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences*, 53(2):151–166.
- Jeger, M., Jones, D. & Griffiths, E. (1981). Disease progress of non-specialised fungal pathogens in intraspecific mixed stands of cereal cultivars. II. Field experiments. *Annals of Applied Biology*, 98(2):199–210.
- Jenkinson, P. & Parry, D. W. (1994). Splash dispersal of conidia of *Fusarium culmorum* and *Fusarium avenaceum*. *Mycological Research*, 98(5):506–510.
- Jørgensen, L. N., Hovmøller, M. S., Hansen, J. G., Lassen, P., Clark, B., Bayles, R., Rode-
mann, B., Flath, K., Jahn, M., Goral, T., Jerzy Czembor, J., Cheyron, P., Maumene, C.,
De Pope, C., Ban, R., Nielsen, G. C. & Berg, G. (2014). IPM strategies and their dilem-
mas including an introduction to www.eurowheat.org. *Journal of Integrative Agriculture*,
13(2):265–281.
- Kema, G. H. & van Silfhout, C. H. (1997). Genetic variation for virulence and resistance in
the wheat-*Mycosphaerella graminicola* pathosystem III. Comparative seedling and adult
plant experiments. *Phytopathology*, 87(3):266–272.
- Kiær, L., Skovgaard, I. & Østergård, H. (2012). Effects of inter-varietal diversity, biotic
stresses and environmental productivity on grain yield of spring barley variety mixtures.
Euphytica, pages 1–16.
- Knott, E. A. & Mundt, C. C. (1990). Mixing ability analysis of wheat cultivar mixtures under
diseased and nondiseased conditions. *Theoretical and Applied Genetics*, 80(3):313–320.
- Lambert, D. H., Villareal, R. L. & Mackenzie, D. R. (1980). A general model for gradient
analysis. *Journal of Phytopathology*, 98(2):150–154.
- Lamichhane, J. R., Barzman, M., Booij, K., Boonekamp, P., Desneux, N., Huber, L., Kudsk,
P., Langrell, S. R., Ratnadass, A., Ricci, P. & others (2015). Robust cropping systems
to tackle pests under climate change. A review. *Agronomy for Sustainable Development*,
35(2):443–459.

- Lannou, C. (2001). Intrapathotype diversity for aggressiveness and pathogen evolution in cultivar mixtures. *Phytopathology*, 91(5):500–510.
- Lê, S., Josse, J., Husson, F. & others (2008). FactoMineR: an R package for multivariate analysis. *Journal of statistical software*, 25(1):1–18.
- Le May, C., Ney, B., Lemarchand, E., Schoeny, A. & Tivoli, B. (2009). Effect of pea plant architecture on spatiotemporal epidemic development of ascochyta blight (*Mycosphaerella pinodes*) in the field. *Plant Pathology*, 58(2):332–343.
- Leroux, P. & Walker, A.-S. (2011). Multiple mechanisms account for resistance to sterol 14 alpha-demethylation inhibitors in field isolates of *Mycosphaerella graminicola*. *Pest Management Science*, 67(1):44–59.
- Lescourret, F., Magda, D., Richard, G., Adam-Blondon, A.-F., Bardy, M., Baudry, J., Doussan, I., Dumont, B., Lefèvre, F., Litrico, I., Martin-Clouaire, R., Montuelle, B., Pellerin, S., Plantegenest, M., Tancoigne, E., Thomas, A., Guyomard, H. & Soussana, J.-F. (2015). A social–ecological approach to managing multiple agro-ecosystem services. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 14:68–75.
- Li, N., Jia, S.-F., Wang, X.-N., Duan, X.-Y., Zhou, Y.-L., Wang, Z.-H. & Lu, G.-D. (2012). The effect of wheat mixtures on the powdery mildew disease and some yield components. *Journal of Integrative Agriculture*, 11(4):611–620.
- Liu, X., Rahman, T., Song, C., Su, B., Yang, F., Yong, T., Wu, Y., Zhang, C. & Yang, W. (2017). Changes in light environment, morphology, growth and yield of soybean in maize-soybean intercropping systems. *Field Crops Research*, 200:38–46.
- Lopez, C. G. & Mundt, C. C. (2000). Using mixing ability analysis from two-way cultivar mixtures to predict the performance of cultivars in complex mixtures. *Field Crops Research*, 68(2):121–132.
- Lovell, D. J., Hunter, T., Powers, S. J., Parker, S. R. & Van den Bosch, F. (2004a). Effect of temperature on latent period of septoria leaf blotch on winter wheat under outdoor conditions. *Plant Pathology*, 53(2):170–181.
- Lovell, D. J., Parker, S. R., Hunter, T., Royle, D. J. & Coker, R. R. (1997). Influence of crop growth and structure on the risk of epidemics by *Mycosphaerella graminicola* (*Septoria tritici*) in winter wheat. *Plant Pathology*, 46(1):126–138.
- Lovell, D. J., Parker, S. R., Hunter, T., Welham, S. J. & Nichols, A. R. (2004b). Position of inoculum in the canopy affects the risk of septoria tritici blotch epidemics in winter wheat. *Plant Pathology*, 53(1):11–21.
- Lovell, D. J., Parker, S. R., Van Peteghem, P., Webb, D. A. & Welham, S. J. (2002). Quantification of raindrop kinetic energy for improved prediction of splash-dispersed pathogens. *Phytopathology*, 92(5):497–503.

- Madden, L. V. (1997). Effects of rain on splash dispersal of fungal pathogens. *Canadian Journal of Plant Pathology - Revue Canadienne de Phytopathologie*, 19(2):225–230.
- Madden, L. V. & Boudreau, M. A. (1997). Effect of strawberry density on the spread of anthracnose caused by *Colletotrichum acutatum*. *Phytopathology*, 87(8):828–838.
- Madden, L. V., Yang, X. S. & Wilson, L. L. (1996). Effects of rain intensity on splash dispersal of *Colletotrichum acutatum*. *Phytopathology*, 86(8):864–874.
- Magarey, R. D., Sutton, T. B. & Thayer, C. L. (2005). A simple generic infection model for foliar fungal plant pathogens. *Phytopathology*, 95(1):92–100.
- Magboul, A., Geng, S., Gilchrist, D. & Jackson, L. (1992). Environmental influence on the infection of wheat by *Mycosphaerella graminicola*. *Phytopathology*, 82(12):1407–1413.
- Malézieux, E., Crozat, Y., Dupraz, C., Laurans, M., Makowski, D., Ozier-Lafontaine, H., Rapidel, B., Tourdonnet, S. & Valantin-Morison, M. (2009). Mixing plant species in cropping systems: concepts, tools and models. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 29(1):43–62.
- Marshall, B., Newton, A. C. & Zhan, J. (2009). Quantitative evolution of aggressiveness of powdery mildew under two-cultivar barley mixtures. *Plant Pathology*, 58(2):378–388.
- Marshall, J. S. & Palmer, W. M. K. (1948). The distribution of raindrops with size. *Journal of Meteorology*, 5(4):165–166.
- McCann, K. S. (2000). The diversity-stability debate. *Nature*, 405(6783):228–233.
- McCartney, H. A., Fitt, B. D. L. & West, J. (2006). Dispersal of foliar plant pathogens: mechanisms, gradients and spatial patterns. In Cooke, B., Jones, D. G. & Kaye, B., éditeurs : *The Epidemiology of Plant Diseases*, pages 159–192. Springer Netherlands.
- McMaster, G. (1997). Growing degree-days: one equation, two interpretations. *Agricultural and Forest Meteorology*, 87(4):291–300.
- Médiène, S., Valantin-Morison, M., Sarthou, J.-P., Tourdonnet, S., Gosme, M., Bertrand, M., Roger-Estrade, J., Aubertot, J.-N., Rusch, A., Motisi, N., Pelosi, C. & Doré, T. (2011). Agroecosystem management and biotic interactions: a review. *Agronomy for Sustainable Development*, 31(3):491–514.
- Mikaberidze, A., McDonald, B. A. & Bonhoeffer, S. (2015). Developing smarter host mixtures to control plant disease. *Plant Pathology*, 64(4):996–1004.
- Mille, B., Fraj, M. B., Monod, H. & 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.
- Mille, B. & Jouan, B. (1997). Influence of varietal associations on the development of leaf and glume blotch and brown leaf rust in winter bread wheat. *Agronomie*, 17(4):247–251.

- Mobbs, D., Cannell, M., Crout, N., Lawson, G., Friend, A. & Arah, J. (1998). Complementarity of light and water use in tropical agroforests. *Forest Ecology and Management*, 102(2-3):259–274.
- Monteiro, J., Sentelhas, P. C. & Chiavegato, E. J. (2006). Microclimate and ramulosis occurrence in a cotton crop under three plant population densities in Southern Brazil. *Agriscientia*, 23(2):45–53.
- Morais, D., Gélisse, S., Laval, V., Sache, I. & Suffert, F. (2016). Inferring the origin of primary inoculum of *Zymoseptoria tritici* from differential adaptation of resident and immigrant populations to wheat cultivars. *European Journal of Plant Pathology*, 145(2):393–404.
- Mundt, C. C. (2002). Performance of wheat cultivars and cultivar mixtures in the presence of *Cephalosporium stripe*. *Crop protection*, 21(2):93–99.
- Mundt, C. C. & Brophy, L. S. (1988). Influence of number of host genotype units on the effectiveness of host mixtures for disease control: a modeling approach. *Phytopathology*, 78(8):1087.
- Mundt, C. C., Brophy, L. S. & Schmitt, M. S. (1995). Choosing crop cultivars and cultivar mixtures under low versus high disease pressure: A case study with wheat. *Crop Protection*, 14(6):509–515.
- Mundt, C. C. & Browning, J. A. (1985). Development of crown rust epidemics in genetically diverse oat populations: effect of genotype unit area. *Phytopathology*, 75(5):607–610.
- Ndombè-Nkeng, M., Efombagn, M., Nyassé, S., Nyemb, E., Sache, I. & Cilas, C. (2009). Relationships between cocoa *Phytophthora* pod rot disease and climatic variables in Cameroon. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 31(3):309–320.
- Newton, A. & Guy, D. (2009). The effects of uneven, patchy cultivar mixtures on disease control and yield in winter barley. *Field Crops Research*, 110(3):225–228.
- Newton, A. C. (2009). Plant disease control through the use of variety mixtures. In Walters, D., éditeur : *Disease Control in Crops: Biological and Environmentally Friendly Approaches*, pages 162–171. Wiley-Blackwell, Oxford, UK.
- Newton, A. C. & Guy, D. C. (2011). Scale and spatial structure effects on the outcome of barley cultivar mixture trials for disease control. *Field Crops Research*, 123(2):74–79.
- Newton, A. C., Guy, D. C., Nadziak, J. & Gacek, E. S. (2002). The effect of inoculum pressure, germplasm selection and environment on spring barley cultivar mixtures efficacy. *Euphytica*, 125(3):325–335.
- Newton, A. C., Hackett, C. A. & Swanston, J. S. (2008). Analysing the contribution of component cultivars and cultivar combinations to malting quality, yield and disease in complex mixtures. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 88(12):2142–2152.

- Ntahimpera, N., Hacker, J. K., Wilson, L. L., Hall, F. R. & Madden, L. V. (1999a). Characterization of splash droplets from different surfaces with a phase doppler particle analyzer. *Agricultural and Forest Meteorology*, 97:9–19.
- Ntahimpera, N., Wilson, L. L., Ellis, M. A. & Madden, L. V. (1999b). Comparison of rain effects on splash dispersal of three *Colletotrichum* species infecting strawberry. *Phytopathology*, 89(7):555–563.
- Ohtsuki, A. & Sasaki, A. (2006). Epidemiology and disease-control under gene-for-gene plant–pathogen interaction. *Journal of Theoretical Biology*, 238(4):780–794.
- Okonya, J. S. & Maass, B. L. (2014). Potential of cowpea variety mixtures to increase yield stability in subsistence agriculture: preliminary results. *International Journal of Agronomy*, 2014.
- Ormoli, L., Costa, C., Negri, S., Perenzin, M. & Vaccino, P. (2015). Diversity trends in bread wheat in Italy during the 20th century assessed by traditional and multivariate approaches. *Scientific Reports*, 5:8574.
- Orton, E. S., Deller, S. & Brown, J. K. M. (2011). *Mycosphaerella graminicola*: from genomics to disease control. *Molecular Plant Pathology*, 12(5):413–424.
- Parisi, L., Gros, C., Combe, F., Parveaud, C.-E., Gomez, C. & Brun, L. (2013). Impact of a cultivar mixture on scab, powdery mildew and rosy aphid in an organic apple orchard. *Crop Protection*, 43:207–212.
- Park, S. J. (1993). Response of bush and upright plant type selections to white mold and seed yield of common beans grown in various row widths in southern Ontario. *Canadian Journal of Plant Science*, 73(1):265–272.
- Paul, P. A., El-Allaf, S. M., Lipps, P. E. & Madden, L. V. (2004). Rain splash dispersal of *Gibberella zae* within wheat canopies in Ohio. *Phytopathology*, 94(12):1342–1349.
- Penet, L., Guyader, S., Pétro, D., Salles, M. & Bussière, F. (2014). Direct splash dispersal prevails over indirect and subsequent spread during rains in *Colletotrichum gloeosporioides* infecting yams. *PLoS ONE*, 9(12):e115757.
- Perryman, S. A. M., Clark, S. J. & West, J. S. (2014). Splash dispersal of *Phyllosticta citricarpa* conidia from infected citrus fruit. *Scientific Reports*, 4.
- Pielaat, A., Madden, L. V. & Gort, G. (1998). Spores splashing under different environmental conditions: A modelling approach. *Phytopathology*, 88(11):1131–1140.
- Pielaat, A., van den Bosch, F., Fitt, B. D. L. & Jeger, M. J. (2002). Simulation of vertical spread of plant diseases in a crop canopy by stem extension and splash dispersal. *Ecological Modelling*, 151(2-3):195–212.
- Pietravalle, S., van den Bosch, F., Welham, S. J., Parker, S. R. & Lovell, D. J. (2001). Modelling of rain splash trajectories and prediction of rain splash height. *Agricultural and Forest Meteorology*, 109(3):171–185.

- Postma, J. A. & Lynch, J. P. (2012). Complementarity in root architecture for nutrient uptake in ancient maize/bean and maize/bean/squash polycultures. *Annals of Botany*, 110(2):521–534.
- Pradal, C., Dufour-Kowalski, S., Boudon, F., Fournier, C. & Godin, C. (2008). OpenAlea: a visual programming and component-based software platform for plant modelling. *Functional Plant Biology*, 35(9-10):751–760.
- Py, C., de Langre, E. & Mouliat, B. (2004). The mixing layer instability of wind over a flexible crop canopy. *Comptes Rendus Mécanique*, 332(8):613–618.
- R Development Core Team (2010). *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria.
- Raboin, L. M., Ramanantsoanirina, A., Dusserre, J., Razasolofonahary, F., Tharreau, D., Lannou, C. & Sester, M. (2012). Two-component cultivar mixtures reduce rice blast epidemics in an upland agrosystem: Cultivar mixtures and blast in upland rice. *Plant Pathology*, 61(6):1103–1111.
- Rapilly, F. (1991). *L'épidémiologie en pathologie végétale. Mycoses aériennes*. Editions Quae.
- Rapilly, F. & Jolivet, E. (1976). Construction d'un modèle (EPISEPT) permettant la simulation d'une épidémie de *Septoria nodorum* BERK. sur blé. *Revue de Statistique Appliquée*, 24(3):31–60.
- Rasmussen, P. E. (1998). Long-Term Agroecosystem Experiments: Assessing Agricultural Sustainability and Global Change. *Science*, 282(5390):893–896.
- Ratnadass, A., Fernandes, P., Avelino, J. & Habib, R. (2011). Plant species diversity for sustainable management of crop pests and diseases in agroecosystems: a review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32(1):273–303.
- Rémy, J. C. & Hébert, J. (1977). Le devenir des engrais azotés dans le sol. *CR Académie Agriculture France*, 63:700–710.
- Revilla-Molina, I. M., Bastiaans, L., Van Keulen, H., Kropff, M. J., Hui, F., Castilla, N. P., Mew, T. W., Zhu, Y. Y. & Leung, H. (2009). Does resource complementarity or prevention of lodging contribute to the increased productivity of rice varietal mixtures in Yunnan, China? *Field Crops Research*, 111(3):303–307.
- Richard, B., Bussi ere, F., Langrume, C., Rouault, F., Jumel, S., Faivre, R. & Tivoli, B. (2013). Effect of pea canopy architecture on microclimate and consequences on ascochyta blight infection under field conditions. *European Journal of Plant Pathology*, 135(3):509–524.
- Robert, C., Fournier, C., Andrieu, B. & Ney, B. (2008). Coupling a 3D virtual wheat (*Triticum aestivum*) plant model with a *Septoria tritici* epidemic model (Septo3D): a new approach to investigate plant-pathogen interactions linked to canopy architecture. *Functional Plant Biology*, 35(9-10):997–1013.

- Rotem, J. & Palti, J. (1969). Irrigation and plant diseases. *Annual Review of Phytopathology*, 7(1):267–288.
- Rowlandson, T., Gleason, M., Sentelhas, P., Gillespie, T., Thomas, C. & Hornbuckle, B. (2015). Reconsidering leaf wetness duration determination for plant disease management. *Plant Disease*, 99(3):310–319.
- Saint-Jean, S. (2003). *Étude expérimentale et numérique du mécanisme de transfert d'eau par éclaboussement de gouttes de pluie dans une structure tridimensionnelle. Application au cas d'une structure végétale en vue de l'analyse de processus de contamination à courte distance*. Thèse de doctorat, Université Paris XI Orsay.
- Saint-Jean, S., Chelle, M. & Huber, L. (2004). Modelling water transfer by rain-splash in a 3D canopy using Monte Carlo integration. *Agricultural and Forest Meteorology*, 121(3–4):183–196.
- Saint-Jean, S., Testa, A., Kamoun, S. & Madden, L. V. (2005). Use of a green fluorescent protein marker for studying splash dispersal of sporangia of *Phytophthora infestans*. *European Journal of Plant Pathology*, 112(4):391–394.
- Saint-Jean, S., Testa, A., Madden, L. & Huber, L. (2006). Relationship between pathogen splash dispersal gradient and Weber number of impacting drops. *Agricultural and Forest Meteorology*, 141(2–4):257–262.
- Sapoukhina, N., Durel, C.-E. & Le Cam, B. (2009). Spatial deployment of gene-for-gene resistance governs evolution and spread of pathogen populations. *Theoretical Ecology*, 2(4):229–238.
- Sapoukhina, N., Paillard, S., Dedryver, F. & de Vallavieille-Pope, C. (2013). Quantitative plant resistance in cultivar mixtures: wheat yellow rust as a modeling case study. *New Phytologist*, 200(3):888–897.
- Sapoukhina, N., Tyutyunov, Y., Sache, I. & Arditi, R. (2010). Spatially mixed crops to control the stratified dispersal of airborne fungal diseases. *Ecological Modelling*, 221(23):2793–2800.
- Saudreau, M., Marquier, A., Adam, B. & Sinoquet, H. (2011). Modelling fruit-temperature dynamics within apple tree crowns using virtual plants. *Annals of Botany*, 108(6):1111–1120.
- Saudreau, M., Pincebourde, S., Dassot, M., Adam, B., Loxdale, H. D. & Biron, D. G. (2013). On the canopy structure manipulation to buffer climate change effects on insect herbivore development. *Trees*, 27(1):239–248.
- Savary, S., Nelson, A., Sparks, A. H., Willocquet, L., Duveiller, E., Mahuku, G., Forbes, G., Garrett, K. A., Hodson, D., Padgham, J. & others (2011). International agricultural research tackling the effects of global and climate changes on plant diseases in the developing world. *Plant Disease*, 95(10):1204–1216.

- Schneider, C. A., Rasband, W. S. & Eliceiri, K. W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9(7):671–675.
- Schoeny, A., Jumel, S., Rouault, F., Lemarchand, E. & Tivoli, B. (2009). Effect and underlying mechanisms of pea-cereal intercropping on the epidemic development of ascochyta blight. *European Journal of Plant Pathology*, 126(3):317–331.
- Schoeny, A., Menat, J., Darsonval, A., Rouault, F., Jumel, S. & Tivoli, B. (2008). Effect of pea canopy architecture on splash dispersal of *Mycosphaerella pinodes* conidia. *Plant Pathology*, 57(6):1073–1085.
- Scott, P. R., Benedikz, P. W., Zones, H. G. & Ford, M. A. (1985). Some effects of canopy structure and microclimate on infection of tall and short wheats by *Septoria nodorum*. *Plant Pathology*, 34(4):578–593.
- Sentelhas, P. C., Gillespie, T. J., Batzer, J. C., Gleason, M. L., Monteiro, J. E. B. A., Pezzopane, J. R. M. & Pedro, M. J. (2005). Spatial variability of leaf wetness duration in different crop canopies. *International Journal of Biometeorology*, 49(6):363–370.
- Sentelhas, P. C., Gillespie, T. J., Gleason, M. L., Monteiro, J. E. B. & Helland, S. T. (2004). Operational exposure of leaf wetness sensors. *Agricultural and Forest Meteorology*, 126(1-2):59–72.
- Shafia, A., Sutton, J. C., Yu, H. & Fletcher, R. A. (2001). Influence of preinoculation light intensity on development and interactions of *Botrytis cinerea* and *Clonostachys rosea* in tomato leaves. *Canadian Journal of Plant Pathology*, 23(4):346–357.
- Shaw, M. (1991a). Interacting effects of interrupted humid periods and light on infection. *Plant Pathology*, 40(4):595–607.
- Shaw, M. (1991b). Variation in the height to which tracer is moved by splash during natural summer rain in the UK. *Agricultural and Forest Meteorology*, 55(1-2):1–14.
- Shaw, M. W. (1987). Assessment of upward movement of rain splash using a fluorescent tracer method and its application to the epidemiology of cereal pathogens. *Plant Pathology*, 36(2):201–213.
- Shaw, M. W. (1990). Effects of temperature, leaf wetness and cultivar on the latent period of *Mycosphaerella graminicola* on winter wheat. *Plant Pathology*, 39(2):255–268.
- Shewry, P. R. & Hey, S. J. (2015). The contribution of wheat to human diet and health. *Food and Energy Security*, 4(3):178–202.
- Simón, M. R., Perelló, A. E., Cordo, C. A., Larrán, S., van der Putten, P. E. L. & Struik, P. C. (2005). Association between *Septoria tritici* blotch, plant height, and heading date in wheat. *Agronomy Journal*, 97(4):1072.
- Skelsey, P., Rossing, W. A. H., Kessel, G. J. T., Powell, J. & Van der Werf, W. (2005). Influence of host diversity on development of epidemics: an evaluation and elaboration of mixture theory. *Phytopathology*, 95(4):328–338.

- Smithson, J. B. & Lenné, J. M. (1996). Varietal mixtures: a viable strategy for sustainable productivity in subsistence agriculture. *Annals of Applied Biology*, 128(1):127–158.
- Soleimani, M. J., Deadman, M. L. & McCartney, H. A. (1996). Splash dispersal of *Pseudocercospora herpotrichoides* spores in wheat monocrop and wheat-clover bicrop canopies from simulated. *Plant Pathology*, 45(6):1065–1070.
- Strange, R. & Scott, P. (2005). Plant disease: a threat to global food security. *Annual Review of Phytopathology*, 43(1):83–116.
- Suffert, F. & Satche, I. (2011). Relative importance of different types of inoculum to the establishment of *Mycosphaerella graminicola* in wheat crops in north-west Europe: Wheat debris as local source of *M. graminicola* inoculum. *Plant Pathology*, 60(5):878–889.
- Suffert, F., Satche, I. & Lannou, C. (2011). Early stages of septoria tritici blotch epidemics of winter wheat: build-up, overseasoning, and release of primary inoculum: Primary inoculum of *Mycosphaerella graminicola*. *Plant Pathology*, 60(2):166–177.
- Suffert, F., Satche, I. & Lannou, C. (2013). Assessment of quantitative traits of aggressiveness in *Mycosphaerella graminicola* on adult wheat plants. *Plant Pathology*, 62(6):1330–1341.
- Tabib Ghaffary, S. M., Faris, J. D., Friesen, T. L., Visser, R. G. F., van der Lee, T. A. J., Robert, O. & Kema, G. H. J. (2012). New broad-spectrum resistance to septoria tritici blotch derived from synthetic hexaploid wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 124(1):125–142.
- Tavella, C. M. (1978). Date of heading and plant height of wheat varieties, as related to Septoria leaf blotch damage. *Euphytica*, 27(2):577–580.
- Thomas, M. R., Cook, R. J. & King, J. E. (1989). Factors affecting development of *Septoria tritici* in winter wheat and its effect on yield. *Plant Pathology*, 38(2):246–257.
- Tivoli, B., Calonnec, A., Richard, B., Ney, B. & Andrivon, D. (2012). Current knowledge on plant/canopy architectural traits that reduce the expression and development of epidemics. *European Journal of Plant Pathology*, 135(3):471–478.
- Torriani, S., Melichar, J., Mills, C., Pain, N., Sierotzki, H. & Courbot, M. (2015). *Zymoseptoria tritici*: A major threat to wheat production, integrated approaches to control. *Fungal Genetics and Biology*, 79:8–12.
- Torriani, S. F., Brunner, P. C., McDonald, B. A. & Sierotzki, H. (2009). QoI resistance emerged independently at least 4 times in European populations of *Mycosphaerella graminicola*. *Pest Management Science*, 65(2):155–162.
- Travadon, R., Bousset, L., Saint-Jean, S., Brun, H. & Satche, I. (2007). Splash dispersal of *Leptosphaeria maculans* pycnidiospores and the spread of blackleg on oilseed rape. *Plant Pathology*, 56(4):595–603.

- Trenbath, B. (1993). Intercropping for the management of pests and diseases. *Field Crops Research*, 34(3–4):381–405.
- Ulbrich, C. W. (1983). Natural variations in the analytical form of the raindrop size distribution. *Journal of Climate and Applied Meteorology*, 22(10):1764–1775.
- Ulevicius, V., Peciulyte, D., Lugauskas, A. & Andriejauskiene, J. (2004). Field study on changes in viability of airborne fungal propagules exposed to UV radiation. *Environmental Toxicology*, 19(4):437–441.
- van Dijk, A. & Bruijnzeel, L. (2001). Modelling rainfall interception by vegetation of variable density using an adapted analytical model. Part 1. Model description. *Journal of Hydrology*, 247(3–4):230–238.
- Vidal, T., Gigot, C., Belhaj Fraj, M., Leconte, M., Huber, L., Saint-Jean, S. & de Vallavieille-Pope, C. (2014). Associer des variétés pour maîtriser les maladies et stabiliser la production. *Agronomie, environnement et sociétés*, 4(2):103–111.
- Walklate, P. J. (1989). Vertical dispersal of plant pathogens by splashing. Part I: the theoretical relationship between rainfall and upward rain splash. *Plant Pathology*, 38(1):56–63.
- Walklate, P. J., McCartney, H. A. & Fitt, B. D. L. (1989). Vertical dispersal of plant pathogens by splashing. Part II: experimental study of the relationship between raindrop size and the maximum splash height. *Plant Pathology*, 38(1):64–70.
- Wezel, A., Bellon, S., Doré, T., Francis, C., Vallod, D. & David, C. (2009). Agroecology as a science, a movement and a practice. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 29(4):503–515.
- Wheeler, T. & von Braun, J. (2013). Climate Change Impacts on Global Food Security. *Science*, 341(6145):508–513.
- Wilocquet, L., Colombet, D., Rougier, M., Fargues, J. & Clerjeau, M. (1996). Effects of radiation, especially ultraviolet B, on conidial germination and mycelial growth of grape powdery mildew. *European Journal of Plant Pathology*, 102(5):441–449.
- Wilocquet, L., Noel, M., Hamilton, R. S. & Savary, S. (2012). Susceptibility of rice to sheath blight: an assessment of the diversity of rice germplasm according to genetic groups and morphological traits. *Euphytica*, 183(2):227–241.
- Winkel, T., Lhomme, J., Laura, J. N., Alcón, C. M., del Castillo, C. & Rocheteau, A. (2009). Assessing the protective effect of vertically heterogeneous canopies against radiative frost: The case of quinoa on the Andean Altiplano. *Agricultural and Forest Meteorology*, 149(10):1759–1768.
- Wolfe, M. (1985). The current status and prospects of multiline cultivars and variety mixtures for disease resistance. *Annual Review of Phytopathology*, 23(1):251–273.

- Wolfe, M. S., Baresel, J. P., Desclaux, D., Goldringer, I., Hoad, S., Kovacs, G., Löschenberger, F., Miedaner, T., Østergård, H. & Lammerts van Bueren, E. T. (2008). Developments in breeding cereals for organic agriculture. *Euphytica*, 163(3):323–346.
- Xu, X. (2012). Super-races are not likely to dominate a fungal population within a life time of a perennial crop plantation of cultivar mixtures: a simulation study. *BMC Ecology*, 12(1):16.
- Xu, X.-M. (2011). A simulation study on managing plant diseases by systematically altering spatial positions of cultivar mixture components between seasons. *Plant Pathology*, 60(5): 857–865.
- Xu, X.-M. & Ridout, M. S. (2000). Stochastic simulation of the spread of race-specific and race-nonspecific aerial fungal pathogens in cultivar mixtures. *Plant Pathology*, 49(2):207–218.
- Yachi, S. & Loreau, M. (2007). Does complementary resource use enhance ecosystem functioning? A model of light competition in plant communities. *Ecology Letters*, 10(1):54–62.
- Yang, X. & Madden, L. V. (1993). Effect of ground cover, rain intensity and strawberry plants on splash of simulated raindrops. *Agricultural and Forest Meteorology*, 65(1–2):1–20.
- Yang, X., Madden, L. V. & Brazee, R. D. (1991a). Application of the diffusion equation for modeling splash dispersal of point-source pathogens. *New Phytologist*, 118(2):295–301.
- Yang, X., Madden, L. V., Reichard, D. L., Fox, R. D. & Ellis, M. A. (1991b). Motion analysis of drop impaction on a strawberry surface. *Agricultural and Forest Meteorology*, 56(1–2):67–92.
- Yong, L. & Zadoks, J. C. (1992). A decision model for variety mixtures to control yellow rust on winter wheat. *Agricultural Systems*, 38(1):17–33.
- Zadoks, J., Chang, T. & Konzak, C. (1974). A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed research*, 14(6):415–421.
- Zhan, J., Pettway, R. & McDonald, B. (2003). The global genetic structure of the wheat pathogen *Mycosphaerella graminicola* is characterized by high nuclear diversity, low mitochondrial diversity, regular recombination, and gene flow. *Fungal Genetics and Biology*, 38(3):286–297.
- Zhu, Y.-Y., Fang, H., Wang, Y.-Y., Fan, J. X., Yang, S.-S., Mew, T. W. & Mundt, C. C. (2005). Panicle blast and canopy moisture in rice cultivar mixtures. *Phytopathology*, 95(4):433–438.

Annexes

A Liste des publications

A.1 Article de revues à comité de lecture

Vidal, T.; Gigot, C.; Belhaj Fraj, M.; Leconte, M.; Huber, L.; Saint-Jean, S.; de Vallavieille-Pope, C. Associer des variétés pour maîtriser les maladies et stabiliser la production. *Agriculture Environnement et Sociétés*, vol.4, n°2, décembre 2014 : Variétés et systèmes de culture : quelle co-évolution ? Quelles implications pour l'agronomie et la génétique ?

Vidal, T.; Lusley, P. ; Leconte, M. ; de Vallavieille-Pope, C. ; Huber, L. ; Saint-Jean, S. Cultivar architecture modulates spore dispersal by rain-splash: a new perspective to reduce disease progression in cultivar mixture. *Accepté avec révisions majeures dans PLOS ONE*.

Vidal, T.; Boixel, A-L.; de Vallavieille-Pope, C.; Huber, L. and Saint-Jean, S. Reduction of fungal disease spread in cultivar mixtures: impact of canopy architecture on rain-splash dispersal and on crop microclimate. *Accepté le 24 juin 2017 dans Agricultural and Forest Meteorology*.

Vidal, T.; Gigot, C.; de Vallavieille-Pope, C.; Huber, L. and Saint-Jean, S. Impact of plant and canopy architecture on spore dispersal by rain-splash in wheat cultivar mixtures: a modeling study. *Soumis le 4 mai 2017*.

A.2 Communications orales

Vidal, T.; Boixel, A-L.; Gigot, C.; de Vallavieille-Pope, C.; Huber, L. and Saint-Jean, S. Taking advantage of architectural diversity to improve control of splash dispersed disease in cultivar mixtures : a modelling study based on field experimentation. Communication orale présentée à International Conference on Functional-Structural Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (FSPMA 2016, Qingdao, Chine, novembre 2016).

Vidal, T.; Lusley, P.; Leconte, M.; de Vallavieille-Pope, C.; Huber, L.; Saint-Jean, S, 2016. Reduction of Septoria leaf blotch propagation in cultivar mixtures: exploring mechanisms through controlled conditions experimentation and modelling. Communication orale présentée au 9th International Symposium on Septoria Diseases of Cereals (ISSDC, Paris, avril 2016)

Vidal, T.; Boixel, A.-L.; Lusley, P.; Leconte, M.; de Vallavieille-Pope, C.; Huber, L.; Saint-Jean, S, 2016. Disease splash dispersal in wheat cultivar mixtures : a modelling approach to investigate the role of plant architecture. Communication orale présentée aux Journées de l'école doctorale ABIÉS 2016 (Paris, avril 2016)

Vidal, T.; Boixel, A.-L.; Lusley, P.; Leconte, M.; de Vallavieille-Pope, C.; Huber, L.; Saint-Jean, S, 2016. Associer des variétés de blé différant fortement par leur architecture: une piste d'amélioration de l'efficacité des associations variétales dans la réduction de la septoriose du blé ?. Communication orale présentée aux 11èmes rencontres de Phytopathologie-Mycologie de la Société Française de Phytopathologie (Aussois, janvier 2016).

Vidal, T.; Lusley, P.; Leconte, M.; Suffert, F.; de Vallavieille-Pope, C.; Huber, L.; Saint-Jean, S. 2015. Effects of wheat varietal resistance, canopy structure and rainfall characteristics on a splash dispersal cycle of septoria tritici blotch. Présenté à Zymoseptoria tritici Meeting (Paris, septembre 2015).

A.3 Posters

Saint-Jean, S., **Vidal, T.**, Gigot, C., Lusley, P., Girardin, G., Leconte, M., Robert, C., Huber, L., de Vallavieille-Pope, C., 2016. Quantification of the architectural effects of wheat canopies on the interception of splash dispersed spores. Poster présenté à International Conference on Functional-Structural Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (FSPMA 2016, Qingdao, Chine, novembre 2016).

Boixel, A.-L.; **Vidal, T.**; Lusley, P.; Durand, B.; Leconte, M.; de Vallavieille-Pope, C.; Huber, L.; Saint-Jean, S, 2016. Mixing wheat varieties with contrasted architecture to reduce *Septoria tritici* blotch splash-dispersed epidemics. Poster présenté au 9th International Symposium on Septoria Diseases of Cereals (ISSDC, Paris, avril 2016).

Vidal, T.; Lusley, P.; Gigot, C.; Leconte, M.; Suffert, F.; de Vallavieille-Pope, C.; Huber, L.; Saint-Jean, S, 2015. Effect of wheat varietal resistance level and rain characteristics on different aspects of splash dispersal of *septoria tritici* blotch. Poster présenté au meeting annuel de la société américaine de phytopathologie (2015 APS Annual Meeting, août 2015, Pasadena, California, USA)

Vidal, T.; Lusley, P.; Leconte, M.; Suffert, F.; de Vallavieille-Pope, C.; Huber, L.; Saint-Jean, S, 2015. Effects of wheat varietal resistance level, canopy architecture and rainfall characteristics on splash dispersal of *septoria tritici* blotch. Poster présenté aux Journées de l'école doctorale ABIES 2015 (Paris, avril 2015)

Vidal, T.; Gigot, C.; Girardin, G.; Robert, C.; de Vallavieille-Pope, C.; Suffert, F.; Huber, L. et S. Saint-Jean, S. 2014. Effet de l'architecture d'un couvert de blé et des caractéristiques pluviométriques sur la dispersion par éclaboussement de *Mycosphaerella graminicola* en conditions contrôlées. Présenté aux 10èmes recontres de Phytopathologie-Mycologie de la Société Française de Phytopathologie (Aussois, janvier 2014)

Pelzer, E.; **Vidal, T.**; Lebon, V.; Tarsim-Ntimet, N.; de Vallavieille-Pope, C.; Saint-Jean, S. Effect of pea-wheat mixture on the severity of *Septoria tritici* blotch. Présenté aux 10èmes recontres de Phytopathologie-Mycologie de la Société Française de Phytopathologie (Aussois, janvier 2014)

A.4 Stages co-encadrés

Boixel, A.-L. 2015. Mémoire de fin d'études ingénieur agronome AgroCampusOuest, option Protection des Plantes et Environnement. Intérêt de la diversité spécifique et variétale à l'échelle de la parcelle agricole pour limiter la progression d'une maladie : la septoriose du blé.

Lusley, P. 2014. Mémoire de fin d'études ingénieur en agriculture ESITPA. Effet de l'architecture contrastée du blé et des caractéristiques de la pluie sur la dispersion par éclaboussement des pycnidiospores de *Mycosphaerella graminicola* en milieu contrôlé dans des associations variétales.

Lecourt, F. 2014. Mémoire de stage de première année Ecole des Ponts ParisTech. Etude de la dispersion de la septoriose du blé dans les associations variétales.

Barthel, A., 2014. Rapport de travaux bibliographiques Master M1 Espace Ressource Milieu, AgroParisTech. Les maladies fongiques dans les associationsn d'espèces.

B Article de synthèse: Associer des variétés pour maîtriser les maladies et stabiliser la production

Vidal, T.; Gigot, C.; Belhaj Fraj, M.; Leconte, M.; Huber, L.; Saint-Jean, S.; de Vallavieille-Pope, C. Associer des variétés pour maîtriser les maladies et stabiliser la production. Agriculture Environnement et Sociétés, vol.4, n°2, décembre 2014 : Variétés et systèmes de culture : quelle co-évolution ? Quelles implications pour l'agronomie et la génétique ?

Associer des variétés pour maîtriser les maladies et stabiliser la production

Mixing cultivars to control diseases and stabilize crop production

Tiphaine VIDAL^{ab} - Christophe GIGOT^{abc}
Makram BELHAJ FRAJ^d - Marc LECONTE^b
Laurent HUBER^a - Sébastien SAINT-JEAN^a
Claude DE VALLAVIEILLE-POPE^{b*}

^aUMR ECOSYS, INRA, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, 78850 Thiverval-Grignon, France

^bUMR BIOGER, INRA, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, 78850 Thiverval-Grignon, France

^cAdresse actuelle: Quantitative Biology and Epidemiology Lab
Plant Pathology Department - University of California - Davis CA
95616 - États-Unis

^dInternational Center for Biosaline Agriculture (ICBA) - Academic
City - Al Ruwayah - PO Box 14660 - Dubai - United Arab Emirates

*Auteur correspondant : claudede.vallavieille@versailles.inra.fr

Résumé

L'association variétale – c'est-à-dire l'association de différentes variétés d'une même espèce simultanément au sein d'une parcelle agricole – offre la possibilité de diversifier les traits de résistance aux maladies fongiques et les caractéristiques agronomiques des plantes. Bien conçues, les associations variétales permettent ainsi de mieux maîtriser les maladies et de stabiliser la quantité (rendement) et la qualité (par ex. taux de protéines) de la production. Les résultats expérimentaux montrent que l'efficacité réelle des associations dépend fortement de certains facteurs clés tels que les conditions climatiques, la pression de maladies et les modes de dispersion des agents pathogènes. L'utilisation conjointe des expérimentations au champ et de la modélisation permet d'appréhender leur fonctionnement, et notamment les détails des mécanismes impliqués. L'optimisation de la conception des associations (nombre de variétés, choix des variétés selon leurs gènes de résistances majeurs et quantitatifs et d'autres traits, proportions et agencement de ces variétés) doit tenir compte des attentes et de l'environnement de production.

Mots-clés

Association variétale, maîtrise des maladies, stabilité des rendements, conception des associations.

Abstract

Using cultivar mixture makes it possible to bring more diversity at the field scale regarding disease resistance and agronomic traits. When correctly designed and managed, cultivar mixtures can improve disease control and stabilize production for both quantity (yield) and quality (e.g. protein content). Concerning disease control, experimental results show that the efficiency of cultivar mixtures depends on different factors such as climatic

conditions, pathogen pressure and pathogen dispersal gradient. Combining experimental and modeling approaches make it possible to better understand cultivar mixture functioning and mechanisms that are involved and therefore improve mixture design and optimization. A special attention is also given to criteria that must

be considered – such as the number, the characteristics, the proportions and the spatial organization of the cultivars – in order to design mixtures that will meet users' expectations.

Key-words

Cultivar mixture, disease control, yield stability, mixture design.

Introduction

La gestion de la diversité génétique dans les systèmes cultivés permet de tamponner les effets des aléas environnementaux sur les cultures dus aux stress biotiques et abiotiques et aux hétérogénéités du sol de la parcelle (Wolfe *et al.*, 2000). Cette approche est particulièrement pertinente dans le contexte actuel d'évolutions climatiques (Pautasso *et al.*, 2012). Elle permet de combiner des caractéristiques intéressantes et complémentaires de plusieurs génotypes. L'introduction d'un certain niveau de diversité génétique dans les systèmes cultivés peut, sous certaines conditions, favoriser la stabilité de la quantité et de la qualité de la production et réduire la propagation des maladies (par ex. Huang *et al.*, 2012). Cela pourrait donc aider à réduire la dépendance aux intrants, en particulier les fertilisants et les produits phytosanitaires. À plus long terme, nous pouvons escompter que le recours à ce type de pratiques se traduise par un ralentissement de l'érosion de l'efficacité des moyens de lutte conventionnels tels que la sélection variétale et l'emploi de produits phytosanitaires (Finckh et Wolfe, 2006), qui a tendance à s'accélérer ces dernières années (de Vallavieille-Pope *et al.*, 2012 ; Leroux et Walker, 2011).

Dans un système agricole, la diversification peut se concevoir à différentes échelles de temps et d'espace, de la succession des cultures sur une même parcelle à la culture simultanée de différentes variétés ou espèces à l'échelle du paysage (Papaix *et al.*, 2011) ou de la parcelle (Pelzer *et al.*, 2012). Nous nous limitons ici au cas des associations variétales dans la parcelle (de Vallavieille-Pope *et al.*, 2006) qui présente généralement l'avantage de ne demander que peu de modifications du système agricole en place. Les associations variétales sont par ailleurs considérées comme relativement faciles à mettre en œuvre et à faire évoluer (Kerhornou, 2013).

Cependant, malgré le réel potentiel des associations de variétés, leur emploi est restreint par la modification de certaines pratiques nécessaires en particulier dans la préparation du semis, de diverses contraintes de valorisation par la meunerie et de réglementation pour l'inscription variétale et pour la vente de la récolte (Belhaj Fraj, 2003). Les processus d'évaluation des associations variétales à l'inscription nécessitent, d'une part, la distinction botanique de chacun des composants, et d'autre part, l'évaluation du rendement et de la qualité de l'association.

Par ailleurs, des différences importantes de comportement des associations variétales, notamment de rendement, ont été constatées selon les espèces (par ex. Kiaer *et al.*, 2009), les années (par ex. Li *et al.*, 2012), ou les environnements considérés (par ex. Dai *et al.*, 2012 ; Okonya et Maass, 2014). Toutefois, une synthèse portant sur les résultats d'une vingtaine de travaux menés sur des associations variétales de blé et d'orge, montre que les rendements sont en

moyenne supérieures de 2,7% dans les associations par rapport à la moyenne des variétés cultivées seules, avec une différence de -30% à +100% selon les expérimentations (Kiær *et al.*, 2009). La récapitulation de 12 études portant sur des associations variétales pour diverses cultures et maladies montre que les réductions de l'intensité des maladies obtenues expérimentalement sont également variables (Tableau 1).

La performance d'une association est fortement conditionnée par une conception adaptée, avec un choix de

variétés complémentaires, dans des proportions adéquates et tenant compte des contraintes environnementales. Les mécanismes mis en jeu dans les associations variétales ainsi que les règles de conception favorisant une bonne performance des associations sont aujourd'hui relativement bien connus. Ils sont présentés ci-dessous ainsi qu'un état des lieux des connaissances sur les associations variétales de diverses espèces s'appuyant sur des résultats expérimentaux récents et de nouvelles approches de modélisation.

Hôte	Maladie (Pathogène)	Type de dispersion	Variable étudiée	Réduction de la maladie*	Référence
Blé tendre	Septoriose (<i>Zymoseptoria tritici</i>)	Éolienne / pluviale	Sévérité	22 % (3-35 %)	Gigot <i>et al.</i> (2013a)
Blé tendre	Septoriose (<i>Zymoseptoria tritici</i>)	Éolienne / pluviale	Sévérité	-23 % (-156 % à +40 %)	Cowger et Mundt, (2002)
Blé d'hiver	Septoriose (<i>Zymoseptoria tritici</i>)	Éolienne / pluviale	Sévérité	29 % (26-33 %)	Mille <i>et al.</i> (2006)
Pommier	Tavelure (<i>Venturia inaequalis</i>)	Pluviale	Sévérité	42% (33-60 %)	Parisi <i>et al.</i> (2013)
Blé tendre	Rouille brune (<i>Puccinia triticina</i>)	Éolienne	Sévérité	20% (8-31 %)	Dai <i>et al.</i> (2012)
Orge	Oïdium (<i>Blumeria graminis</i>)	Éolienne	Sévérité	41% (18-77 %)	Newton et Guy (2011)
Blé	Rouille jaune (<i>Puccinia striiformis</i>)	Éolienne	Incidence et sévérité	9 % (-45 à +56 %)	Huang <i>et al.</i> (2011)
Riz	Pyriculariose (<i>Magnaporthe grisea</i>)	Éolienne	Sévérité	62 % (30-91 %)	Zhu <i>et al.</i> (2005)
Blé	Helminthosporiose du blé (<i>Pyrenophora tritici-repentis</i>)	Éolienne	Sévérité	21 % (7-56 %)	Cox <i>et al.</i> (2004)
Orge	Oïdium (<i>Blumeria graminis</i>)	Éolienne	Sévérité	40 % (5-74 %)	Newton et al. (2002)
Blé tendre	Strie céphalosporienne (<i>Cephalosporium gramineum</i>)	Tellurique	Incidence	-19 % (-220 à +68 %)	Mundt (2002a)

Tableau 1 : Exemples de réduction de maladies obtenues par l'usage d'associations de variétés. * : une valeur positive correspond à une réduction de l'intensité de maladie (effet positif de l'association). Une valeur négative signifie qu'une intensité plus importante de la maladie a été observée dans l'association par rapport à la moyenne des variétés cultivées seules (effet négatif).

Mécanismes mis en jeu

Il existe deux bénéfices majeurs des associations variétales : la stabilisation de la production et la maîtrise des maladies. S'ils sont présentés ci-après séparément, ces deux aspects sont liés- puisque la maîtrise des maladies – bénéfique très souvent recherché dans les associations variétales – contribue fortement à la stabilité de la production (y compris qualitative).

Stabilisation de la production

Il ressort de nombreuses études que les associations variétales stabilisent quasiment systématiquement les performances des cultures par rapport à leurs composants en culture monovariétale (Lee *et al.*, 2006 ; Mille *et al.*, 2006 ; Kiær *et al.*, 2009 ; Mengistu *et al.*, 2010 ; Vlachostergios *et al.*,

2011 ; Okonya et Maass, 2014 ; Zhou *et al.*, 2014). Les associations variétales se caractérisent par une capacité d'adaptation face à un environnement variable en fonction des années, des lieux et des pressions de maladies qui serait d'autant plus marquée que les variétés associées ont des caractéristiques agronomiques proches, mais des réponses aux stress environnementaux contrastées (Yachi et Loreau, 1999). Par exemple, il a été montré que des associations de variétés de blé d'hiver pouvaient permettre de mieux gérer les stress hydriques (Fang *et al.*, 2014). Belhaj Fraj (2003) a également mis en évidence que l'impact d'un stress hydrique sur le rendement de grandes parcelles de blé est plus faible dans une association variétale que pour la moyenne des variétés cultivées en peuplement monovariétal.

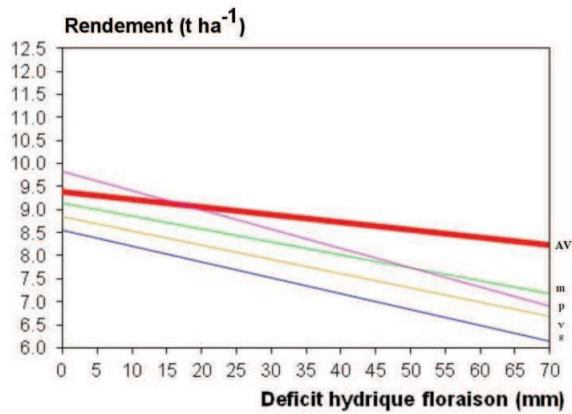


Figure 1 - Relations entre le rendement ($t \cdot ha^{-1}$) et le déficit hydrique pendant la floraison (mm) dans un réseau de 18 parcelles agricoles au nord de la France. Les pentes des courbes sont calculées à l'aide d'un modèle de régression factorielle utilisant le déficit hydrique comme covariable environnementale caractéristique de chaque parcelle agricole (AV, association variétale; m, cv. Malacca; s, cv. Somme; p, cv. Apache et v, cv. Virtuose) (adapté de Belhaj Fraj, 2013)

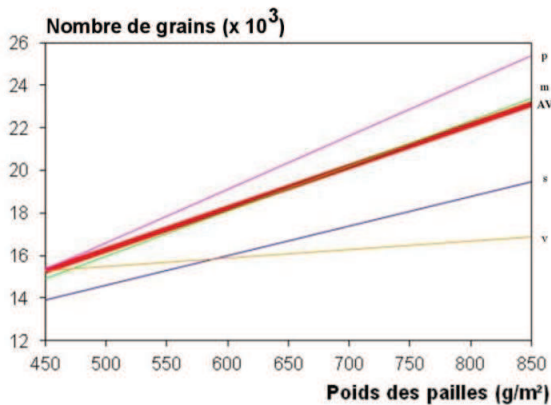


Figure 2 - Relation entre le nombre de grains par mètre carré ($\times 10^3$) et le poids des pailles (g/m^2) dans un réseau de 18 parcelles agricoles au nord de la France. Les pentes des courbes sont calculées à l'aide d'un modèle de régression factorielle utilisant le poids des pailles du cultivar Malacca révélateur des conditions du milieu comme covariable environnementale caractéristique de chaque parcelle agricole. Cette relation renseigne sur l'existence de stress pollinique et de fécondation corollaire avec la disponibilité des assimilats pour la remobilisation des parties végétatives vers les épis (AV, association variétale; m, cv. Malacca; s, cv. Somme; p, cv. Apache et v, cv. Virtuose) (adapté de Belhaj Fraj, 2013)

Deux mécanismes majeurs peuvent permettre d'expliquer la stabilité constatée dans des associations : la complémentarité et la compensation entre variétés. La complémentarité pourrait permettre une meilleure utilisation des ressources, par exemple du fait de zones d'exploration racinaire légèrement différentes ou d'architectures aériennes différentes comme cela est largement démontré dans le cas en associations interspécifiques (Li *et al.*, 2005). La compensation contribue à ce que des performances dégradées d'une variété suite à un stress soient compensées par le meilleur développement d'une autre variété moins sensible à ce stress. Au sein de l'association, la réponse différente des variétés aux stress peut être liée à un positionnement du cycle cultural

différent vis-à-vis de la période de stress. L'importance relative de ces mécanismes a été étudiée chez *Arabidopsis thaliana* ; la stabilité offerte par les associations de variétés reposerait davantage sur des interactions compensatrices que sur la complémentarité entre les composants (Creissen *et al.*, 2013). Les effets de compensation sont d'autant plus visibles que les niveaux de stress abiotiques dus à une température élevée et une carence nutritionnelle sont prononcés.

Ces effets de compensation sont fortement marqués dans le cas des céréales notamment grâce à leur aptitude au tallage. Par exemple pour le blé, le nombre d'épis du peuplement reste comparable pour des densités de semis différentes (Baccar, 2011). La contribution de chaque variété dans une association à la production totale de grains varie donc non seulement en fonction de la densité de semis de chaque variété mais aussi du développement de chacune d'entre elles. Quatre variétés de blé associées en proportions égales au semis (c'est-à-dire 25 % de chacune) peuvent présenter des variations de proportions de grains à la récolte s'échelonnant entre 15 et 37 % selon les variétés et les associations (Belhaj Fraj *et al.*, 2003b). Par ailleurs, Finckh et Mundt (1992) ont observé des différences entre les proportions de variétés de blé associées de 0 à 35 % entre le semis et la récolte. Dans le cas d'une espèce végétale ligneuse, le peuplier, la capacité des plants à coloniser les espaces vacants laissés par des plants morts est un critère important pour la réussite des associations de variétés (McCracken *et al.*, 2011).

Maîtrise des maladies

Un des principaux atouts des associations variétales est de permettre d'associer rapidement et facilement des facteurs de résistance complémentaires au sein d'une même parcelle en protégeant des variétés d'intérêt, sensibles à une maladie, par des plantes plus résistantes. On peut associer différents facteurs de résistance à une même maladie pour mieux gérer une maladie donnée, mais aussi des résistances à plusieurs maladies pour gérer simultanément plusieurs maladies au sein du peuplement. Par exemple, des lignées de blé sensibles à une souche locale de rouille jaune ont récemment montré une résistance partielle à une nouvelle souche de *Puccinia striiformis* présente en Europe depuis 2011, et réciproquement, la résistance de lignées partiellement résistantes vis-à-vis des anciennes souches a été contournée par la souche invasive (Sørensen *et al.*, 2014). L'utilisation conjointe de divers facteurs de résistance, grâce aux associations variétales est d'autant plus pertinente pour contrer rapidement l'émergence d'une nouvelle souche du pathogène.

La réduction de l'intensité de maladie dans les associations variétales repose sur plusieurs mécanismes importants. Les principaux sont les effets de dilution des plantes sensibles (Fig. 3), de barrière à la dispersion des spores (Fig. 3), et de l'induction de résistance par des souches non virulentes qui protège contre les souches virulentes (Calonnec *et al.*, 1996).

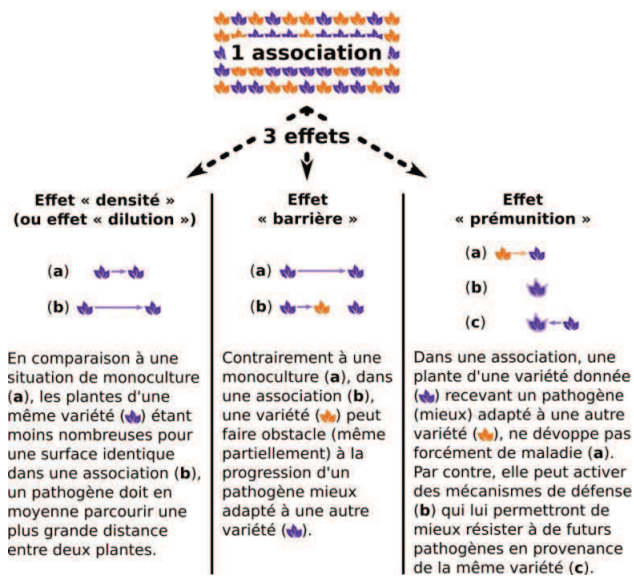


Figure 3 - Mécanismes impliqués dans la réduction des maladies en associations variétales

D'autres mécanismes, tels que la diversité accrue de la population pathogène, les interactions entre races de pathogènes (Lannou, 2001), ou encore la modification du micro-climat par une meilleure circulation de l'air dans une association de variétés de riz (Zhu et al., 2005) peuvent également contribuer à la réduction du niveau de maladie dans les associations variétales (Finckh et Wolfe, 2006).

Par ailleurs, les caractéristiques du pathosystème modulent l'efficacité des associations variétales vis-à-vis des maladies (Garrett et Mundt, 1999). Quelques facteurs clés sont présentés ici : le nombre de générations du pathogène au cours du cycle cultural, la pression d'inoculum et le rapport d'échelles entre la taille de la plante hôte et la distance de dispersion du pathogène.

L'utilisation d'associations variétales est pertinente dans le cas de maladies polycycliques, pour lesquelles on observe plusieurs générations du pathogène au cours d'un cycle cultural. En effet, à chaque génération, une partie du nouvel inoculum est interceptée par des plantes résistantes et cause beaucoup moins de maladie que s'elle avait été interceptée par des plantes sensibles. Par rapport à la moyenne des cultures monovariétales, la réduction de l'impact de la maladie au sein de l'association a donc tendance à s'accroître au fur et à mesure des itérations des cycles épidémiques, au cours de la saison.

Le rôle de la pression d'inoculum est également souvent évoqué pour expliquer, au moins en partie, la variabilité des effets protecteurs des associations (Finckh et al., 2000). Par exemple, Raboin et al. (2012) et Gigot et al. (2013a, 2013b) ne constatent aucune réduction de maladie lors d'années à forte pression phytoparasitaire en l'absence de traitement fongicide. En revanche, lorsque la pression est plus faible, on constate une réduction relative de la sévérité de maladie (Fig. 4), ainsi qu'un meilleur rendement de la variété sensible en association par rapport à la monoculture de cette même variété.

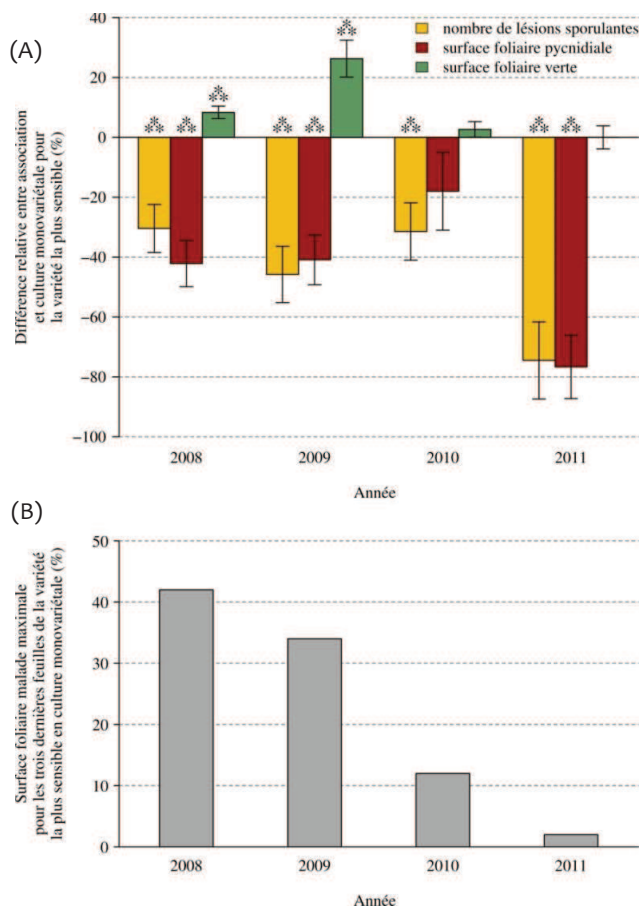


Figure 4 - (A) Différences relatives des aires sous les courbes de progression pour le nombre de lésions sporulantes, la surface foliaire pycnidiale et la surface foliaire verte de la variété de blé sensible à la septoriose entre l'association variétale (1 plante sensible pour 3 résistantes) et la culture monovariétale, pour 4 années classées par ordre décroissant de pression de maladie au printemps. L'intensité de maladie de la variété sensible en culture monovariétale permet d'appréhender la pression de septoriose des différents printemps. Valeurs moyennes (\pm erreurs standards) des 3 dernières feuilles, avec 4 répétitions par modalité. Le seuil de significativité de chaque valeur est évalué par un test de Student (***) : seuil à 1 % (adapté de Gigot et al., 2013). (B) Surface foliaire malade maximale pour les trois dernières feuilles de la variété la plus sensible en culture monovariétale.

La relation entre les distances caractéristiques des différents modes de dispersion et les surfaces occupées par les plantes sensibles est également un critère essentiel (Fig. 5). L'effet protecteur de l'association est important lorsque l'échelle de dispersion permet aux plantes résistantes de jouer leur rôle de « barrière ». Une dispersion à courte distance, par éclaboussement par exemple (Huber et al., 2006), sur un hôte de grande taille génère des niveaux élevés d'auto-infection ce qui a pour effet de réduire l'efficacité des associations variétales. C'est par exemple le cas de la maladie des taches noires des agrumes (Perryman et al., 2014). La dispersion éolienne à grande distance augmente la probabilité de rencontrer une « barrière » sur la trajectoire. Par ailleurs elle génère majoritairement un processus de progression de la maladie par foyer, plus facilement freiné par la présence de plantes voisines résistantes (Sapoukhina et al., 2010). Ainsi, de nombreuses références montrent l'efficacité des associations variétales de céréales vis-à-vis de maladies à dispersion éolienne telles

que les rouilles du blé ou l'oïdium de l'orge (par ex. Wolfe, 1985 ; Mundt, 2002b).

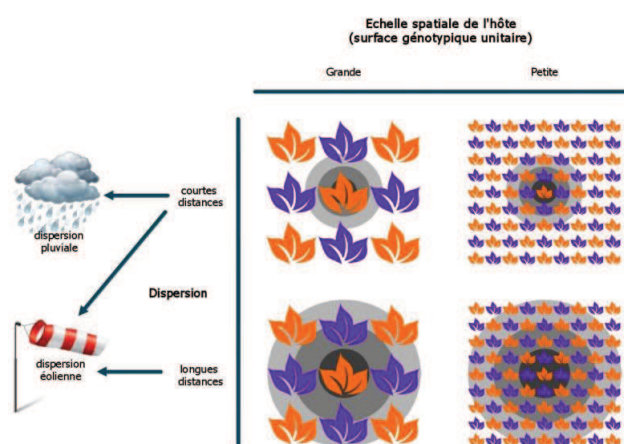


Figure 5 - Effet protecteur de l'association variétale en fonction du mode de dispersion du pathogène et de la taille de l'hôte (adapté de Garrett et Mundt, 1999)

Critères de constitution des associations variétales

L'efficacité des associations varie fortement en fonction de facteurs exposés précédemment. Ainsi, raisonner le choix variétal est déterminant pour la réussite de ce type de culture. Nous analysons les principaux critères devant être pris en compte ainsi que quelques éléments de réglementation.

Nombre de variétés

D'une manière générale, les bénéfices d'une association variétale augmentent avec le nombre de ses composants. En effet, plus le nombre de variétés est important, et plus la probabilité qu'au moins une des variétés s'adapte aux conditions de culture et aux différents stress est également élevée (Newton *et al.*, 2008). L'absence d'un effet protecteur au sein d'associations de variétés de blé, parfois observé, pourrait être liée au nombre limité de composants associés, comme c'est le cas pour les associations de deux composants (Dai *et al.*, 2012). Les associations de blé à trois variétés possèdent une plus grande plasticité face aux aléas environnementaux et un potentiel plus important pour l'amélioration de la qualité des farines que les associations de deux variétés (Zhou *et al.*, 2014). Newton *et al.* (1997, 2008) ont montré que le rendement augmente linéairement avec le nombre de variétés d'orge associées, variant entre 2 et 10 variétés. Par ailleurs, un modèle de génétique des populations montre que la sévérité de maladies dues à des pathogènes spécialisés diminue si l'on augmente le nombre de composants de l'association (Mikaberidze *et al.*, 2014). Dans le cas de cultures de peuplier, l'augmentation du nombre de composants au-delà de 10 variétés n'apporte pas de bénéfice évident (McCracken *et al.*, 2011).

Toutefois, l'augmentation du nombre de composants au-delà de 6 variétés, est souvent difficile à mettre en œuvre (Newton *et al.*, 2008), notamment du fait de difficulté de prévision des mécanismes de compensation et de complémentarité. Certaines variétés peuvent avoir un

impact positif sur le rendement mais négatif sur certaines caractéristiques qualitatives de la récolte. Par ailleurs, des variétés qui ont des performances médiocres en monoculture peuvent donner de meilleurs résultats en association. Il est donc important de prendre en compte les caractéristiques individuelles de chaque variété, mais aussi les interactions entre variétés qui ont lieu au sein de l'association. Ceci peut être difficile à mettre en œuvre puisqu'un grand nombre de combinaisons de variétés est envisageable. Ainsi, une stratégie proposée est d'associer quatre variétés performantes dont la complémentarité a été établie au préalable dans des associations à deux variétés (Mille *et al.*, 2006). Les performances d'associations de quatre variétés sont mieux prédites en partant des performances d'associations de deux variétés que de celles de cultures monovariétales.

Caractéristiques des variétés

Associer des variétés peut permettre d'obtenir des interactions positives de facilitation, ou négatives de compétition (Finckh et Mundt, 1992 ; Finckh et Wolfe, 2006). Des critères d'homogénéité agronomique par exemple pour la hauteur de tige, la précocité à la montaison, et la date de maturité sont habituellement préconisés pour limiter la compétition. Cette stratégie est notamment recommandée au Danemark pour les associations variétales d'orge de printemps et de blé tendre (Munk, 1997).

Associer des variétés très différentes peut cependant assurer une plus grande complémentarité et une meilleure exploitation des ressources. Par exemple, associer de blé ayant des complémentarités pour le potentiel de rendement et la qualité de grain est intéressant (Zhou *et al.*, 2014). Des effets associations positifs peuvent être obtenus en associant des variétés phénotypiquement contrastées comme dans le cas de variétés d'orge présentant des différences de précocité et de hauteur significatives (Essah et Stoskopf, 2002). Cependant, associer des variétés très différentes met en jeu davantage de mécanismes que si les variétés sont plus proches. Ces mécanismes peuvent être négatifs ou positifs et sont souvent difficiles à prévoir. Cela complexifie donc le choix des variétés.

En ce qui concerne les maladies, différentes études par modélisation suggèrent que plus les variétés associées ont des différences de niveaux de résistance aux maladies contrastées, plus l'effet protecteur relatif de l'association est important (par ex. Gigot *et al.*, 2014). Associer des variétés possédant différents gènes de résistance partielle à la rouille jaune du blé permet de limiter la proportion de plantes très résistantes à associer et diminue la pression de sélection sur le gène de résistance le plus efficace (Sapoukhina *et al.*, 2013).

Des méthodes statistiques permettent de choisir les meilleures combinaisons de variétés en se basant sur les performances d'associations de deux variétés (Knott et Mundt, 1990 ; Lopez et Mundt, 2000 ; Vlachostergios *et al.*, 2011). La meilleure combinaison de variétés d'une association quaternaire a été établie expérimentalement en testant 31 associations à deux composants (Mille *et al.*, 2006). Une méthode plus rapide a été utilisée par Creissen *et al.* (2013) et a permis une bonne prédiction des capacités

de compétition et des performances d'associations d'*Arabidopsis* à partir de traits phénotypiques aériens relativement facilement accessibles et mesurables. Des modèles peuvent également aider au choix des combinaisons de variétés adaptées (ex: Gigot *et al.*, 2014; Mikaberidze *et al.*, 2014) et constituent des outils complémentaires intéressants pour aider à la conception d'associations de variétés.

Proportions des variétés

Il est généralement admis que l'intensité des maladies est fortement influencée par la proportion de plantes sensibles, une réduction de la proportion de tissus sensibles donnant presque automatiquement lieu à une réduction de la maladie (Garrett et Mundt, 1999 ; Cox *et al.*, 2004 ; Dai *et al.*, 2012). Il est donc important de trouver un juste équilibre entre les différents objectifs des associations variétales. Ainsi, au cours de la saison culturale, l'objectif est de réduire la progression de la maladie, ce qui est assuré par l'emploi d'une proportion importante de plantes résistantes alors qu'au cours des années, l'objectif est de retarder l'érosion de gènes de résistance, ce qui implique de limiter l'utilisation de chaque gène de résistance en diversifiant les gènes de résistance des variétés cultivées.

Les proportions optimales des variétés dépendent des types de résistance (spécifique ou non-spécifique) et des niveaux de résistance (Jeger *et al.*, 1981, Xu & Ridout, 2000, Gigot *et al.*, 2014). Un effet association relatif, correspondant à la différence d'intensité de maladie entre une association de deux variétés et ses composantes cultivées seules, a été notamment évalué par simulation. L'effet association maximal est obtenu pour les associations comportant plus de 50 % de la variété la plus résistante (Gigot *et al.*, 2014). Des simulations montrent également que l'association de deux variétés tend à sélectionner des pathogènes moins agressifs qu'en culture monovariétale quelle que soit la proportion des variétés (Marshall *et al.*, 2009).

Les proportions des variétés peuvent également avoir un impact sur la qualité et/ou la quantité de la production. Concrètement, il a été montré que des associations en différentes proportions d'une variété de blé à fort potentiel de rendement avec une autre à un fort potentiel de taux de protéine, ont un rendement et un taux de protéine qui varient linéairement en fonction de la proportion de chaque variété (Dai *et al.*, 2012).

Agencement spatial des variétés

L'organisation spatiale des variétés d'une association, et en particulier la surface génotypique unitaire (qui correspond à la surface occupée par une ou plusieurs plantes adjacentes de la même variété), est considérée comme un facteur important de performance. L'effet association, notamment pour la réduction des maladies, est d'autant plus élevé que la surface unitaire occupée par variété est petite (Mundt et Browning, 1985). En simulant différents agencements variétaux, les réductions de sévérité de maladies dispersées par éclaboussement peuvent varier du simple au double (Gigot *et al.*, 2014). En règle générale, l'agencement le plus efficace est obtenu avec les plus petites surfaces génotypiques unitaires (Newton et Guy, 2009). En revanche,

Raboin *et al.* (2012) n'ont pas relevé de différences significatives d'intensité de la pyriculariose entre variétés de riz associées aléatoirement ou en rangs.

Réglementation

La réglementation française repose sur la directive européenne 66/402/CEE modifiée en 1979 par l'article 13 qui admet que les semences d'une espèce de céréale soient commercialisées sous forme d'associations déterminées de semences de différentes variétés, si ceci présente un avantage contre la propagation d'organismes nuisibles et que, prises individuellement, les variétés du mélange répondent aux règles de commercialisation. Une décision récente (18 mars 2014) autorise une expérience temporaire pour la commercialisation de populations de blé, orge, avoine et maïs conformément à la directive 66/402/CEE du Conseil.

En pratique, il y a plusieurs possibilités pour constituer les associations. Les semences peuvent être préparées, en aval, par les agriculteurs en associant des variétés certifiées disponibles sur le marché. En amont, une association peut être soumise à l'inscription au catalogue officiel avec les critères de distinction, homogénéité et stabilité évalués par variété composant l'association et une valeur agronomique, technologique et environnementale établie sur l'association.

Conclusion

Les associations variétales bien conçues peuvent permettre de mieux maîtriser les maladies ainsi que de stabiliser la qualité et la quantité de production. Les associations peuvent être utilisées en vue d'une simplification de la gestion de parcelles hétérogènes (par ex. en Normandie pour le blé fourrager, Kerhornou, 2013). Cependant, même si la conduite des associations variétales est relativement proche de celle d'une culture monovariétale, elle peut impliquer l'acquisition d'équipements spécifiques, en particulier pour mélanger convenablement les graines juste avant le semis (Dai *et al.*, 2012). De plus, la valorisation des récoltes des associations peut être limitante dans le cas de blé meunier notamment. En effet, la filière est encore peu adaptée aux associations variétales qui compliquent le contrôle précis des propriétés technologiques et la traçabilité des grains demandés pour certains débouchés. Les associations variétales dont l'utilisation est encore réduite, présentent l'avantage d'une grande flexibilité puisque l'on peut choisir les composants les plus adaptés et modifier la composition des associations d'une année sur l'autre. Des résultats de modélisations et d'expérimentations montrent qu'il est possible d'optimiser la conception d'associations variétales – ce qui pourrait faciliter l'utilisation de cette pratique culturale et ouvrir la voie à des réductions d'utilisation de produits phytosanitaires (en particulier les fongicides). Dans un contexte prégnant de réduction des intrants, les associations variétales trouvent donc toute leur place, et ceci d'autant plus que leurs bénéfices et intérêts sont d'autant plus importants dans des systèmes de culture à bas niveau d'intrants (Maumené *et al.*, 2013; Belhaj Fraj, 2003). La conception des associations doit être réalisée en fonction de l'environnement de production, de

considérations agronomiques, mais aussi des contraintes et des besoins du système de production dans son ensemble.

Remerciements

Ce travail a été financé par le Ministère de l'Agriculture (CTPS C-03-2010) et la Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité-LU ("Les Champs de Biodiversité"). Nous remercions X. Pinochet et M.-H. Jeuffroy pour leurs commentaires.

Bibliographie

Baccar, R., 2011. Plasticité de l'architecture du blé d'hiver modulée par la densité et la date de semis et son effet sur les épidémies de *Septoria tritici*. Thèse de doctorat AgroParisTech, Paris

Belhaj Fraj, M., 2003. Évaluation de la stabilité et de la faisabilité des associations variétales de blé tendre d'hiver à destination meunière en conditions agricoles : application aux conditions de culture du Nord de la France. Thèse de doctorat, École Nationale Supérieure Agronomique de Rennes

Belhaj Fraj, M., Falentin-Guyomarc'h, 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 hybridization in bread wheat mixtures. *Plant Breed.* 122, 385-391

Calonnet, 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. *Eur. J. Plant Pathol.* 102, 733-741

Cowger, C., Mundt, C.C., 2002. Effects of wheat cultivar mixtures on epidemic progression of *Septoria tritici* blotch and pathogenicity of *Mycosphaerella graminicola*. *Phytopathology* 92, 617-623

Cox, C.M., Garrett, K.A., Bowden, R.L., Fritz, A.K., Dendy, S.P., Heer, W.F., 2004. Cultivar mixtures for the simultaneous management of multiple diseases: Tan spot and leaf rust of wheat. *Phytopathology* 94, 961-969

Creissen, H.E., Jorgensen, T.H., Brown, J.K.M., 2013. Stabilization of yield in plant genotype mixtures through compensation rather than complementation. *Ann. Bot.* 112, 1439-1447

Dai, J., Wiersma, J.J., Holen, D.L., 2012. Performance of hard red spring wheat cultivar mixtures. *Agron. J.* 104, 17.

Essah, S.Y., Stoskopf, N.C., 2002. Mixture performance of phenotypically contrasting barley cultivars. *Can. J. Plant Sci.* 82, 1-6

Fang, Y., Xu, B., Liu, L., Gu, Y., Liu, Q., Turner, N.C., Li, F.M., 2014. Does a mixture of old and modern winter wheat cultivars increase yield and water use efficiency in water-limited environments? *Field Crops Res.* 156, 12-21

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 spe-

cies mixtures in practice, with emphasis on disease resistance. *Agronomie* 20, 813-837

Finckh, M.R., Mundt, C.C., 1992. Plant competition and disease in genetically diverse wheat populations. *Oecologia* 91, 82-92

Finckh, M.R., Wolfe, M.S., 2006. Diversification strategies, in: Cooke, B.M., Jones, D.G., Kaye, B. (Eds.), *The Epidemiology of Plant Diseases*. Springer, 269-307

Garrett, K.A., Mundt, C.C., 1999. Epidemiology in mixed host populations. *Phytopathology* 89, 984-990

Gigot, C., Saint-Jean, S., Huber, L., Maumené, C., Leconte, M., Kerhornou, B., de Vallavieille-Pope, C., 2013a. Protective effects of a wheat cultivar mixture against splash-dispersed *septoria tritici* blotch epidemics. *Plant Pathol.* 62, 1011-1019

Gigot, C., de Vallavieille-Pope, C., Leconte, M., Saint-Jean, S., 2013b. Associations de blés tendres : Mélanger les variétés pour limiter les attaques de septoriose. *Perspectives Agricoles* 70-74

Gigot, C., Vallavieille-Pope, C. de, Huber, L., Saint-Jean, S., 2014. Using virtual 3-D plant architecture to assess fungal pathogen splash dispersal in heterogeneous canopies: a case study with cultivar mixtures and a non-specialized disease causal agent. *Ann Bot* 114, 863-876

Huang, C., Sun, Z., Wang, H., Luo, Y., Ma, Z., 2011. Spatio-temporal effects of cultivar mixtures on wheat stripe rust epidemics. *Eur. J. Plant Pathol.* 131, 483-496

Huang, C., Sun, Z., Wang, H., Luo, Y., Ma, Z., 2012. Effects of wheat cultivar mixtures on stripe rust: A meta-analysis on field trials. *Crop Prot.* 33, 52-58

Huber, L., Madden, L.V., Fitt, B.D.L., 2006. Environmental biophysics applied to the dispersal of fungal spores by rain-splash, in: Cooke, B.M., Jones, D.G., Kaye, B. (Eds.), *The Epidemiology of Plant Diseases*. Springer, 348-370

Jeger, M., Jones, D., Griffiths, E., 1981. Disease progress of non-specialized fungal pathogens in intraspecific mixed stands of cereal cultivars. 2. Field Experiments. *Ann. Appl. Biol.* 98, 199-210

Kerhornou, B., 2013. Simplifier les interventions tout en étalant les chantiers. *Perspectives Agricoles*, 70 (interview)

Kiær, L.P., Skovgaard, I.M., Østergård, H., 2009. Grain yield increase in cereal variety mixtures: A meta-analysis of field trials. *Field Crops Res.* 114, 361-373

Knott, E.A., Mundt, C.C., 1990. Mixing ability analysis of wheat cultivar mixtures under diseased and nondiseased conditions. *Theor. Appl. Genet.* 80, 313-320

Lannou, C., 2001. Intrapathotype diversity for aggressiveness and pathogen evolution in cultivar mixtures. *Phytopathology* 91, 500-510

Lee, K.-M., Shroyer, J.P., Herrman, T.J., Lingensfelder, J., 2006. Blending hard white wheat to improve grain yield and end-use performances. *Crop Sci.* 46, 1124-1129

Leroux, P., Walker, A.-S., 2011. Multiple mechanisms account for resistance to sterol 14 alpha-demethylation inhibitors in

- field isolates of *Mycosphaerella graminicola*. *Pest Manag. Sci.* 67, 44-59
- Li, L., Sun, J., Zhang, F., Guo, T., Bao, X., Smith, F.A., Smith, S.E., 2005. Root distribution and interactions between intercropped species. *Oecologia* 147, 280-290
- Li, N., Jia, S., Wang, X., Duan, X., Zhou, Y., Wang, Z., Lu, G., 2012. The effect of wheat mixtures on the powdery mildew disease and some yield components. *J. Integr. Agric.* 11, 611-620
- Lopez, C.G., Mundt, C.C., 2000. Using mixing ability analysis from two-way cultivar mixtures to predict the performance of cultivars in complex mixtures. *Field Crops Res.* 68, 121-132
- Maumené, C., Couleaud, G., du Cheyron, P., 2013. Associations de blés tendres, effet réduit mais réel sur les rendements et les fongicides. *Perspectives Agricoles* 76-79
- Marshall, B., Newton, A.C., Zhan, J., 2009. Quantitative evolution of aggressiveness of powdery mildew under two-cultivar barley mixtures. *Plant Pathol.* 58, 378-388
- McCracken, A.R., Walsh, L., Moore, P.J., Lynch, M., Cowan, P., Dawson, M., Watson, S., 2011. Yield of willow (*Salix* spp.) grown in short rotation coppice mixtures in a long-term trial. *Ann. Appl. Biol.* 159, 229-243
- Mengistu, N., Baenziger, P.S., Nelson, L.A., Eskridge, K.M., Klein, R.N., Baltensperger, D.D., Elmore, R.W., 2010. Grain yield performance and stability of cultivar blends vs. component cultivars of hard winter wheat in Nebraska. *Crop Sci.* 50, 617-623
- Mikaberidze, A., McDonald, B., Bonhoeffer, S., 2015. Developing smarter host mixtures to control plant disease. *Plant Pathol.*, 64, 996-1004
- Mille, B., Belhaj 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. *Eur. J. Plant Pathol.* 114, 163-173
- Mundt, C.C., 2002a. Performance of wheat cultivars and cultivar mixtures in the presence of *Cephalosporium* stripe. *Crop Prot.* 21, 93-99
- Mundt, C.C., 2002b. Use of multiline cultivars and cultivar mixtures for disease management. *Annu. Rev. Phytopathol.* 40, 381-410
- Mundt, C.C., Browning, J.A., 1985. Development of crown rust epidemics in genetically diverse oat populations: effect of genotype unit area. *Phytopathology* 75, 607-610
- Munk, L. 1997. Variety mixtures: 19 years of experience in Denmark. In: *Variety Mixtures in theory and practice*, Wolfe, M. S., (ed.), European Union Variety and Species Mixtures working group of COST Action 817. Accessible à: <http://www.scri.ac.uk/research/pp/pestanddisease/rhynchosporiumonbarley/otherwork/cropmixtures/varietymixtures>
- 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 Pathol.* 46, 930-938
- Newton, A.C., Guy, D.C., 2009. The effects of uneven, patchy cultivar mixtures on disease control and yield in winter barley. *Field Crops Res.* 110, 225-228
- Newton, A.C., Guy, D.C., 2011. Scale and spatial structure effects on the outcome of barley cultivar mixture trials for disease control. *Field Crops Res.* 123, 74-79
- Newton, A.C., Guy, D.C., Nadziak, J., Gacek, E.S., 2002. The effect of inoculum pressure, germplasm selection and environment on spring barley cultivar mixtures efficacy. *Euphytica* 125, 325-335
- Newton, A.C., Hackett, C.A., Swanston, J.S., 2008. Analysing the contribution of component cultivars and cultivar combinations to malting quality, yield and disease in complex mixtures. *J. Sci. Food Agric.* 88, 2142-2152
- Okonya, J.S., Maass, B.L., 2014. Potential of cowpea variety mixtures to increase yield stability in subsistence agriculture: Preliminary results. *Int. J. Agron.* 2014. , 7 p
- Papaix, J., Goyeau, H., du Cheyron, P., Monod, H., Lannou, C., 2011. Influence of cultivated landscape composition on variety resistance: an assessment based on wheat leaf rust epidemics. *New Phytol.* 191, 1095-1107
- Parisi, L., Gros, C., Combe, F., Parveaud, C.-E., Gomez, C., Brun, L., 2013. Impact of a cultivar mixture on scab, powdery mildew and rosy aphid in an organic apple orchard. *Crop Prot.* 43, 207-212
- Pautasso, M., Döring, T., Garbelotto, M., Pellis, L., Jeger, M., 2012. Impacts of climate change on plant diseases—opinions and trends. *Eur. J. Plant Pathol.* 133, 295-313
- Pelzer, E., Bazot, M., Makowski, D., Corre-Hellou, G., Naudin, C., Al Rifai, M., Baranger, E., Bedoussac, L., Biarnès, V., Boucheny, P., 2012. Pea-wheat intercrops in low-input conditions combine high economic performances and low environmental impacts. *Eur. J. Agron.* 40, 39-53
- Perryman, S. A. M., Clark, S.J., West, J.S., 2014. Splash dispersal of *Phyllosticta citricarpa* conidia from infected citrus fruit. *Sci. Rep.* 4, 8p
- Raboin, L.M., Ramanantsoanirina, A., Dusserre, J., Razasolonanahary, F., Tharreau, D., Lannou, C., Sester, M., 2012. Two-component cultivar mixtures reduce rice blast epidemics in an upland agrosystem: Cultivar mixtures and blast in upland rice. *Plant Pathol.* 61, 1103-1111
- Sapoukhina, N., Tyutyunov, Y., Sache, I., Arditi, R., 2010. Spatially mixed crops to control the stratified dispersal of airborne fungal diseases. *Ecol. Model.* 221, 2793-2800.
- Sapoukhina, N., Paillard, S., Dedryver, F., de Vallavieille-Pope, C., 2013. Quantitative plant resistance in cultivar mixtures: wheat yellow rust as a modeling case study. *New Phytol.* 200 (3), 888-897
- Sørensen, C., Hovmøller, M., Leconte, M., Dedryver, F., de Vallavieille-Pope, C., 2014. New races of *Puccinia striiformis* found in Europe reveal race-specificity of long-term effective adult plant resistance in wheat. *Phytopathology* 104 (10), 1042-1051

- de Vallavieille-Pope, C., Ali, S., Leconte, M., Enjalbert, J., Delos, M., Rouzet, J., 2012. Virulence dynamics and regional structuring of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in France between 1984 and 2009. *Plant Dis.* 96, 131-140
- 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. Doss. de l'environnement de l'INRA 30, 101-109
- Vlachostergios, D.N., Lithourgidis, A.S., Dordas, C.A., Baxevanos, D., 2011. Advantages of mixing common vetch cultivars developed from conventional breeding programs when grown under low-input farming system. *Crop Sci.* 51, 1274-1281
- Wolfe, M.S., 1985. The current status and prospects of multi-line cultivars and variety mixtures for disease resistance. *Annu. Rev. Phytopathol.* 23, 251-273
- Wolfe, M.S., 2000. Crop strength through diversity. *Nature* 406, 681-682
- Xu, X.M., Ridout, M.S., 2000. Stochastic simulation of the spread of race-specific and race-nonspecific aerial fungal pathogens in cultivar mixtures. *Plant Pathol.* 49, 207-218
- Yachi, S., Loreau, M., 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 96, 1463-1468
- Zhou, K.Q., Wang, G.D., Li, Y.H., Liu, X.B., Herbert, S.J., Hashemi, M., 2014. Assessing variety mixture of continuous spring wheat (*Triticum aestivum* L.) on grain yield and flour quality in Northeast China. *Int. J. Plant Prod.* 8, 91-105
- Zhu, Y.-Y., Fang, H., Wang, Y.-Y., Fan, J.X., Yang, S.-S., Mew, T.W., Mundt, C.C., 2005. Panicle blast and canopy moisture in rice cultivar mixtures. *Phytopathology* 95, 433-438

Titre : Intérêt de la diversité architecturale des plantes cultivées pour limiter la progression épidémique de maladies foliaires à dispersion pluviale : cas de la septoriose au sein d'associations variétales de blé

Mots clefs : associations variétales, architecture des couverts végétaux, dispersion par éclaboussement, microclimat, blé, *Triticum aestivum*, septoriose du blé, *Zymoseptoria tritici*

Résumé : La culture d'associations de variétés sensibles et résistantes au sein d'une même parcelle permet de réduire la propagation des maladies fongiques foliaires aériennes. L'architecture des plantes a un impact sur la dispersion de spores et le microclimat, mais est rarement prise en compte dans la conception des associations. L'objectif de cette thèse était de comprendre le rôle joué par l'architecture dans des associations de variétés différant par leur niveau de résistance à une maladie dispersée par éclaboussement, la septoriose du blé, causée par *Zymoseptoria tritici*. Une expérimentation en conditions contrôlées a permis de quantifier des relations entre interception de spores et architecture des couverts. Des différences de densité entre couverts purs et associés ont donné lieu à une réduction du niveau de maladie sur les plantes sensibles cultivées en association par rapport à celles cultivées pures. Lors d'une expérimentation au champ, les associations de variétés de hauteurs de tiges contrastées étaient moins malades que celles

ayant des hauteurs similaires. Ces résultats ont été mis en relation avec des effets de l'architecture sur la dispersion de spores et la durée d'humectation au sein des couverts. Une approche de modélisation spatialement explicite a permis d'identifier des mécanismes de dispersion par éclaboussement liés à l'architecture des couverts associés. Dans des associations de variétés de hauteurs différentes, la quantité d'inoculum éclaboussée dépendait de la surface foliaire présente au dessus des feuilles malades (effet parapluie). La quantité d'inoculum interceptée par un étage foliaire était liée à la différence de hauteur entre la source d'inoculum et l'étage foliaire (effet hauteur). Les différences de hauteur de plantes entre variétés d'une association ont modulé l'interception de spores par des feuilles résistantes (effet barrière). Nos résultats suggèrent qu'une prise en compte de l'architecture des variétés dans la conception des associations variétales permettrait de mieux maîtriser les maladies par éclaboussement.

Title : Interest of architectural diversity of cultivated plants in order to limit the epidemic progression of splashed-dispersed leaf diseases: case of septoria tritici blotch in wheat cultivar mixtures

Keywords : cultivar mixtures, canopy architecture, splash-dispersal, microclimate, wheat, *Triticum aestivum*, septoria tritici blotch, *Zymoseptoria tritici*

Abstract : Growing mixtures of susceptible and resistant cultivars in the same field makes it possible to reduce the propagation of airborne fungal plant diseases. Plant architecture has an impact on spore dispersal or microclimate, but is rarely taken into account in mixture design. The objective of this work was to understand the role of canopy architecture in mixtures of cultivar of different levels of resistance to a disease dispersed by rain-splash, septoria tritici blotch, caused by *Zymoseptoria tritici*. A controlled conditions experiment made it possible to quantify relationships between spore interception and canopy architecture. Differences of canopy density between pure stands and mixtures led to a reduction in disease on susceptible plants grown in mixture, compared to the susceptible pure stand. During a field experiment, mixtures of cultivars with contrasted stem height were less diseased than those with similar stem height. These re-

sults were related to the effect of canopy architecture on spore dispersal and leaf wetness duration. A spatially explicit modeling approach made it possible to identify splash dispersal mechanisms related to the architecture of mixed canopies. In mixtures of cultivar with diverse plant height, the amount of splashed inoculum depended on leaf area located above diseased leaves (umbrella effect). The amount of inoculum intercepted by a leaf layer was related to its difference of height between the inoculum sources (height effect). Differences of plant height between cultivars composing a mixture modulated the interception of spores by resistant leaves, providing an increased protection of susceptible leaves (barrier effect). Our results suggest that considering cultivar architecture in the design of cultivar mixtures could make it possible to improve the management of splash-dispersed diseases.