



**HAL**  
open science

# Développement de méthodes d'estimation de l'aptitude au mélange pour la prédiction des performances et la sélection de mélanges variétaux chez le blé tendre, et co-conception d'idéotypes de mélanges adaptés à l'agriculture biologique

Emma Forst

## ► To cite this version:

Emma Forst. Développement de méthodes d'estimation de l'aptitude au mélange pour la prédiction des performances et la sélection de mélanges variétaux chez le blé tendre, et co-conception d'idéotypes de mélanges adaptés à l'agriculture biologique. Génétique des plantes. Université Paris Saclay (COMUE), 2018. Français. NNT : 2018SACLS069 . tel-02114929

**HAL Id: tel-02114929**

**<https://theses.hal.science/tel-02114929v1>**

Submitted on 30 Apr 2019

**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.

# Développement de méthodes d'estimation de l'aptitude au mélange pour la prédiction des performances et la sélection de mélanges variétaux chez le blé tendre et co-conception d'idéotypes de mélanges adaptés à l'agriculture biologique

Thèse de doctorat de l'Université Paris-Saclay  
préparée à l'UMR de Génétique Quantitative et Evolution – Le Moulon

École doctorale n°567 Sciences du Végétal : du gène à l'écosystème  
Spécialité de doctorat : sciences agronomiques

Thèse soutenue le 29 mars 2018, à Gif-sur-Yvette, par

**Emma Forst**

Composition du Jury :

Laurent Hazard Directeur de recherche, INRA SAD (UMR Agir)	Rapporteur
Bernadette Julier Directrice de recherche, INRA (URP 3F)	Rapporteuse
Christophe Plomion Directeur de recherche, INRA (UMR BioGeco)	Président du jury
Véronique Chable Directrice de recherche, INRA SAD (UMR BAGAP)	Examinatrice
Julie Fiévet Maître de conférence, AgroParisTech (UMR GQE-Le Moulon)	Examinatrice
Isabelle Goldringer Directrice de recherche, INRA (UMR GQE-Le Moulon)	Directrice de thèse
Jérôme Enjalbert Directeur de recherche, INRA (UMR GQE-Le Moulon)	Invité, co-directeur



## REMERCIEMENTS

Je suis heureuse de commencer ma thèse par remercier toutes les personnes qui ont contribué à ce travail pendant ces trois dernières années. Je tiens tout d'abord à remercier grandement Isabelle et Jérôme, qui m'ont d'abord encadrée en stage dans leur équipe et qui m'ont fait confiance pour réaliser ma thèse sous leur direction. Même si le stage portait sur un sujet très différent (la différenciation épigénétique de populations de blé cultivées plusieurs années dans des environnements contrastés en Europe), j'ai pu découvrir votre travail sur la diversité cultivée, la sélection participative et sur la plasticité du blé. Se lancer dans une thèse n'est pas une voie facile, mais vous m'avez soutenue tout le long de ma thèse pour que je puisse mener ma barque à bon port et vous m'avez tous les deux énormément appris. Vous êtes différents et complémentaires, même si vos avis parfois divergents sur l'aptitude au mélange ou l'idéotypage ont mené à des discussions très riches, nous avons toujours pu nous mettre d'accord sur la direction de ma thèse. Merci à Isabelle pour m'avoir laissé une certaine autonomie, pour m'avoir parfois remise dans la bonne direction grâce à ton pragmatisme et pour m'avoir donné l'opportunité de suivre les avancées du programme de sélection participative. Merci à Jérôme pour toutes les discussions et pour tes encouragements à coups de « Bravo ! » et pour ton intelligence relationnelle. Aussi, merci à tous les deux d'avoir obtenu les financements de ma thèse par la région Ile-de-France pour le PICRI (qui a financé les trois années de thèse) et par les projets européens H2020 LiveSeed (qui a financé les trois mois de prolongation de ma thèse, et quelques mois ensuite) et ReMIX dans lesquels ma thèse s'insère complètement.

Concernant l'équipe DEAP, je voudrais d'abord dire un grand merci à Julie Borg qui m'a initiée au travail d'idéotypage et à Gaëlle Van Frank pour la sélection participative, mais aussi pour tous les moments passés ensemble ces dernières années et les amitiés qui se sont tissées. Je remercie aussi très chaleureusement Didier (de l'Installation Expérimentale) pour la gestion des essais du Moulon, Nathalie, Sophie, Pauline et Alexandre pour la gestion des essais en pépinière et les gros coups de main sur le suivi des essais à la ferme. Tout ce travail n'aurait pas été possible sans les expérimentations au champ. Je suis très reconnaissante envers Maxime Dairon qui a beaucoup contribué aux développements sur l'estimation de l'aptitude au mélange pendant son stage de fin d'études et qui m'a souvent accompagnée chez les agriculteurs dans la bonne humeur. Le suivi sur le terrain a aussi été effectué grâce à plusieurs stagiaires j'ai eu la chance d'encadrer pendant ma thèse : Chloé Chevallier et Manon Burette qui ont été des stagiaires hors pairs en 2017, Julien Lorrette et Hussain El Moataz en 2016, ainsi que les étudiants de BTS du Lycée Sully à Magnanville.

Le projet reposait sur un nouveau partenariat entre le Moulon et le GAB Ile-de-France qui a porté ses fruits grâce à l'implication des animateurs du GAB, Bastien Paix (et Pierre-Nicolas Grisel au début du projet), sur qui j'ai pu compter et des agriculteurs qui ont accepté de collaborer avec notre laboratoire de recherche. Je remercie donc vivement les agriculteurs pour avoir participé aux ateliers d'idéotypage, pour avoir réalisé les essais sur leurs fermes, et pour tous les temps de discussion au téléphone ou en bout de champ qui m'ont transmis bien plus que des connaissances agronomiques : Damien Bignon, Emmanuel Vandame, Olivier Ranke, Franck Chevallier, Rick Vandooren, Jonathan Sébille et Thierry Legris.

Les développements statistiques sur les méthodes d'estimation de l'aptitude au mélange m'ont menée à m'intéresser à la modélisation statistique et j'ai grandement bénéficié de l'aide de l'équipe de « stateux » du Moulon et de l'AgroParisTech. Merci (par ordre d'apparition) à Stéphane Robin, Christophe Ambroise, Tristan Mary-Huard, Fabien Laporte et Inès Krissaane. Vous m'avez fait découvrir les subtilités des modèles mixtes et du BLUP (grâce à vous je me suis même replongée dans les cours de math pour mieux comprendre la théorie) et j'ai pris plaisir à coder sur R.

J'ai également eu la chance de réaliser ma thèse dans le cadre du projet Wheatamix coordonné par Jérôme, j'ai beaucoup appris dans cet environnement pluridisciplinaire. Je tiens en particulier à remercier Arnaud Gauffreteau pour m'avoir aidée sur l'idéotypage, Vincent Allard pour l'analyse et l'interprétation des performances des mélanges, ainsi que Sébastien Barot et Emmanuelle Porcher pour toutes les discussions sur les modèles statistiques et les parallèles avec les modèles développés en écologie. Je souhaite aussi remercier Marie-Hélène Jeuffroy pour ses précieux conseils sur l'animation d'ateliers de co-conception.



Grâce à Isabelle, j'ai eu l'opportunité de pouvoir interagir avec les paysans et animateurs du Réseau Semences Paysannes lors des réunions et visites à la ferme. Merci à eux pour m'avoir tant apporté dans mes réflexions sur l'agriculture et la sélection, mais aussi plus largement. Dans le même esprit, je tiens à remercier le groupe de jeunes chercheurs en recherche participative sur les semences et l'agroécologie pour les échanges dans un environnement très bienveillant entre jeunes et « cheveux blancs », pour les réflexions sur nos pratiques de recherche et pour avoir partagé vos travaux de recherche en sciences humaines. Je remercie particulièrement Laurent Hazard dont le travail inspirant et les quelques discussions que nous avons pu avoir m'ont amené à mieux questionner mes pratiques de recherche et ma façon de travailler avec les agriculteurs. Je remercie aussi Véronique Chable pour m'avoir fait découvrir le monde de la sélection participative et les spécificités de la recherche participative avec les paysans lors de mon stage de M1. Ce passage à Rennes m'a initiée à l'éthique en recherche et à conserver l'esprit de la bio reposant sur la diversité à tous les niveaux (depuis le sol, les plantes, les aliments et les acteurs).

Enfin, l'orientation de ma thèse s'est aussi précisée suite aux deux comités de thèse qui ont constitué des étapes importantes dans mon travail. Je remercie donc les chercheurs de différents horizons qui y ont contribué grâce à leurs précieux conseils : Jacques David, Joël Chadoeuf, Arnaud Gauffreteau et Véronique Chable. Je remercie enfin Laurent Hazard et Bernadette Julier pour avoir accepté de réaliser le travail de rapporteurs pour ma thèse, ainsi que Christophe Plomion, Véronique Chable et Julie Fiévet pour avoir également accepté de faire partie de mon jury de soutenance.

De manière plus large je souhaite aussi remercier l'ensemble de l'équipe DEAP pour la richesse des échanges scientifiques et pour l'ambiance de travail conviviale et d'entraide qui règne dans l'équipe. Il me reste encore à dire merci à Mathieu Thomas et Pierre Rivière pour m'avoir beaucoup inspirée par vos travaux, et pour les discussions notamment sur les semences paysannes, la sélection participative et sur la posture de recherche. Merci également à Rémi Perronne pour m'avoir aidée à identifier les plantes adventices, pour nous avoir fait partager ton travail sur les indicateurs de la diversité cultivée et l'analyse du cycle de vie des variétés, mais aussi pour les discussions plus générales sur la thèse et la recherche. Merci bien sûr à Christophe Lecarpentier avec qui nous avons partagé le même bureau toutes ces années, mais aussi nos réflexions de doctorants, les discussions et pour avoir introduit un peu de chaos dans le bureau ! J'ai aussi été heureuse de partager ensuite le bureau avec Emmanuelle Blanc à partir de la fin de la rédaction de mon manuscrit qui a apporté une nouvelle dose de bonne humeur. Merci aussi aux anciens de l'équipe (Thomas, Anne, Louise) pour la bonne ambiance au deuxième étage du bâtiment M, merci à Kader et merci encore à toute l'équipe (aussi pour les nombreux gâteaux lors des réunions d'équipe !).

Je remercie aussi toutes les personnes qui ont contribué à animer la vie du Moulon et avec qui j'ai toujours plaisir à discuter (à faire de la gym, du potager, déguster du vin, ...) en particulier : Julie, Gaëlle, Alice, Dorian, Zeineb, Anthony, Natalia, Marianyela, Ariane, Kader, Christophe, Fabien, Harry, Pierre, Yannick, ... et quelques anciens dont le passage au Moulon m'a marqué : Sandra, Pauline, Guillaume, Laura, Jean-Tristan.

Un grand merci aussi à Elsa pour son amitié et son soutien sans faille (depuis le Japon) et à Pauline pour avoir entre autres partagé de mémorables soirées à refaire le monde autour de tapas. Merci à Mehdi pour les grandes discussions dans les transports en commun qui ont fait paraître le temps de trajet plus court. Merci à ma famille pour m'avoir soutenue dans mes choix (même si mon travail de recherche reste un peu mystérieux pour vous), et surtout merci infiniment à Marie et Déborah pour m'avoir encouragée dans cette voie, pour avoir toujours été là et parce que j'ai tellement de chance de vous avoir comme sœurs. Enfin je ne pourrai jamais assez remercier Yoann pour avoir appris à partager mon enthousiasme pour la recherche, pour avoir su trouver les mots justes dans mes périodes de doute et pour m'avoir soutenue tout le long de l'aventure de ma thèse. Merci pour tout.

Un dernier merci va à Chilly Gonzales, Los Bunkers, the Dø et the Magnificent pour leurs morceaux qui m'ont aidé à garder le rythme et le sourire pendant la rédaction de ce manuscrit.





## SIGLES ET ABRÉVIATIONS

AB : Agriculture Biologique

ANR : Agence Nationale de la Recherche

BLUP : Best Linear Unbiased Predictor

CASABio : Conception d'Associations variétales pour l'Agriculture Biologique

CAU : Coefficient Apparent d'Utilisation

CF : Clermont-Ferrand

DAPC : Discriminant Analysis of Principal Components

DEAP : Diversité Evolution et Adaptation des Populations

DGE : Direct Genetic Effect

DUS : Distinct, Uniform, Stable

FDGEDA : Fédération Départementale des Groupes d'Etudes et de Développement Agricole

GAB : Groupement d'Agriculteurs Biologiques

GCA : General Combining Ability

GMA : General Mixing Ability

GPA : General Performing Ability

IBS : Identity by State

IDEAS : Initiative for DEsign in Agrifood Systems

IDF : Ile-de-France

IFOAM : International Federation of Organic Agriculture Movements

IGE : Indirect Genetic Effect

INN : indice de nutrition azotée

ITAB : Institut Technique de l'Agriculture Biologique

JNO : Jaunisse Nanisante de l'Orge

LER : Land Equivalent Ratio

LM : Le Moulon

LRT : Likelihood Ratio Test

MAF : Minor Allele Frequency

MAGIC : Multi-parent Advanced Generation Inter-Cross

ML : Maximum Likelihood

NIL : Near-Isogenic Line

OEM : Outil d'Evaluation Multi-critères

OY : overyielding

PAR : Photosynthetically Active Radiation

PICRI : Partenariat Institutions-Citoyens pour la Recherche et l'Innovation

PMG : poids de mille grains

QTL : Quantitative Trait Locus

REML : REstricted Maximum Likelihood

RSP : Réseau Semences Paysannes

RYT : Relative Yield Total

SAU : Surface Agricole Utile

SCA : Specific Combining Ability

SGH : Stress Gradient Hypothesis

SMA : Specific Mixing Ability

SNP : single nucleotide polymorphism

SP : selection participative

TBV : Total Breeding Value

TGMA: True General Mixing Ability

TKW : thousand kernel weight

TP : teneur en protéines

UN : unités d'azote

VCUS : Value for Cultivation, Use and Sustainability

WP : workpackage





# Sommaire

<b>INTRODUCTION GENERALE</b> .....	13
Contexte : le développement des mélanges variétaux .....	15
Projets de recherche dans lesquels la thèse s'insère.....	19
Objectifs et plan de la thèse.....	21
<b>PARTIE I : APTITUDE AU MELANGE ET INTEGRATION DANS DES PROGRAMMES DE SELECTION</b> .....	25
<b>Introduction et annonce du plan de la Partie I</b> .....	27
<b>CHAPITRE I.1 Cadres conceptuels, modèles statistiques et dispositifs expérimentaux pour l'estimation de l'aptitude au mélange et intégration dans des schémas de sélection</b> .....	29
<b>CHAPITRE I.2 Prédiction des performances des mélanges par l'estimation de la GMA et de la SMA : développements de méthodes d'estimation et application en dispositifs incomplets</b> .....	73
Introduction.....	73
Dispositifs expérimentaux .....	74
<b>I.2.1 Modèles GMA-SMA et application aux mélanges binaires et aux mélanges d'ordre supérieur</b> .....	87
<i>A. Cadre statistique généralisé pour évaluer l'aptitude au mélange en dispositifs incomplets de mélanges binaires ou de mélanges d'ordre supérieur, et application chez le blé</i> .....	87
<i>B. Estimer l'aptitude au mélange à partir de contrastes statistiques</i> .....	124
<i>C. Analyse de l'aptitude au mélange dans un dispositif multi-site</i> .....	126
<b>I.2.2 Analyse des liens entre distances entre génotypes et leur aptitude au mélange</b> .....	135
<i>A. Relation entre distances génétiques ou phénotypiques et SMA en mélanges binaires</i> ....	135
<i>B. Prise en compte de l'appartenance aux clusters dans l'analyse de l'aptitude au mélange</i>	140
<b>CHAPITRE I.3 Application du modèle Producteur-Associés en pépinière et comparaison avec les modèles GMA-SMA en mélange pour la prédiction des performances des mélanges</b> .....	151
Introduction.....	151
Dispositifs expérimentaux .....	151
<b>I.3.1 Screening pour l'aptitude au mélange en pépinière : application du modèle Producteur-Associés en monorang</b> .....	155
<b>I.3.2 Comparaison des deux approches (GMA-SMA et Producteur-Associés) et validation de la prédiction des performances de nouveaux mélanges</b> .....	167
<i>A. Comparaison de l'aptitude au mélange estimée avec les deux approches et des valeurs des mélanges prédites</i> .....	168



<i>B. Sélection et évaluation des mélanges de validation</i> .....	174
<b>PARTIE II : IDEOTYPAGE PARTICIPATIF POUR LA CONCEPTION DE MELANGES VARIETAUX ADAPTES A L'AGRICULTURE BIOLOGIQUE</b> .....	183
Introduction et annonce du plan de la Partie II .....	185
<b>CHAPITRE II.1 Synthèse des caractéristiques variétales à associer pour optimiser la conception de mélanges en agriculture biologique</b> .....	193
<b>CHAPITRE II.2 Co-conception d'idéotypes de mélanges adaptés aux contextes de production des agriculteurs du GAB IDF et évaluation à la ferme</b> .....	209
Introduction .....	209
<i>A. Conception d'idéotypes de mélanges de variétés adaptés au contexte local des agriculteurs</i> .....	209
<i>B. Evaluation des mélanges à la ferme</i> .....	217
<b>DISCUSSION ET CONCLUSION</b> .....	233
<b>DISCUSSION GÉNÉRALE</b> .....	235
Modèles et dispositifs pour estimer l'aptitude au mélange .....	235
Estimation de l'aptitude au mélange et prédiction des performances des mélanges sur différents essais .....	236
Approches « trait-based » : distances entre génotypes, liens avec les clusters et traits à considérer .....	239
Intégration de l'aptitude au mélange dans des programmes de sélection .....	241
Approches participatives pour la sélection et la conception de mélanges .....	243
<b>CONCLUSION ET PERSPECTIVES</b> .....	247
Conclusion générale.....	247
Perspectives pour les différentes disciplines considérées au cours de la thèse .....	247
<b>BIBLIOGRAPHIE</b> .....	251
<b>ANNEXES</b> .....	267





# INTRODUCTION GÉNÉALE



## CONTEXTE : LE DÉVELOPPEMENT DES MÉLANGES VARIÉTAUX

### Remise en cause du modèle de production intensif

Alors que la population mondiale devrait atteindre 9.8 milliards d'individus d'ici 2050 (ONU 2017), un enjeu majeur reste de garantir la souveraineté alimentaire des peuples, qui implique le droit pour tous les peuples à des aliments sûrs, nutritifs et culturellement appropriés et aux moyens de les produire, et la capacité de subvenir à leurs besoins et à ceux de leurs sociétés. Il est aujourd'hui possible de faire face à cet enjeu en améliorant les conditions de production des denrées alimentaires tout en préservant les ressources de la planète (De Schutter 2011), mais ceci nécessite de mettre en œuvre des alternatives au modèle agricole promu par le passé. La Révolution Verte mise en place au cours de la seconde moitié du XX<sup>e</sup> siècle dans de nombreuses régions du monde où les conditions étaient assez favorables (irrigation, accès aux engrais de synthèse et aux variétés améliorées,...) s'est traduite par une augmentation de la production agricole, permettant en partie de juguler le problème de la demande accrue pour l'alimentation mondiale, mais elle s'est aussi accompagnée de conséquences négatives. En même temps en Europe, et notamment en France où la demande alimentaire était élevée au lendemain de la seconde guerre mondiale, le modèle agricole s'est également profondément transformé en un modèle productiviste. Ce modèle est basé sur la formalisation de l'amélioration variétale déjà initiée par quelques maisons de sélection privées au XIX<sup>e</sup> siècle notamment (Vilmorin, Desprez, Benoist,...) et le développement de la recherche agronomique publique, sur la mécanisation des moyens de production, et sur l'utilisation d'intrants de synthèse (fertilisation en azote et en phosphore, herbicides puis fongicides) et de systèmes d'irrigation intensifs (Bonneuil et Thomas 2012).

Ainsi, comme pour la Révolution Verte, bien que ce modèle ait permis une forte augmentation des rendements, il s'est aussi accompagné d'une dépendance des agriculteurs aux semences et aux intrants et à l'investissement dans du matériel de machinisme agricole, ainsi que de conséquences négatives pour l'environnement et la population comme la dégradation des sols et la pollution des eaux (Dufumier 2012). Enfin, le développement de ce modèle intensif, s'appuyant notamment sur l'amélioration variétale, s'est aussi traduit par i) une uniformisation des cultures, avec la diminution du nombre d'espèces cultivées – dans le monde 75% des variétés comestibles ont disparu au cours du XX<sup>e</sup> siècle (FAO 2010) –, ii) la dominance de certaines variétés dans les paysages et/ou l'augmentation de la ressemblance génétique entre les différentes variétés cultivées à l'échelle de départements, de pays ou de grandes régions (exemple pour le blé, Figure 1, Bonneuil et al. 2012) et iii) le remplacement progressif des variétés populations sélectionnées à la ferme par les paysans par des types variétaux fixés comme les lignées pures (Figure 1, Bonneuil et Thomas 2012). Globalement, ceci se traduit par une érosion de la diversité cultivée déployée dans les territoires qui illustre bien l'enjeu de la conservation des ressources génétiques et de l'utilisation de la diversité cultivée.

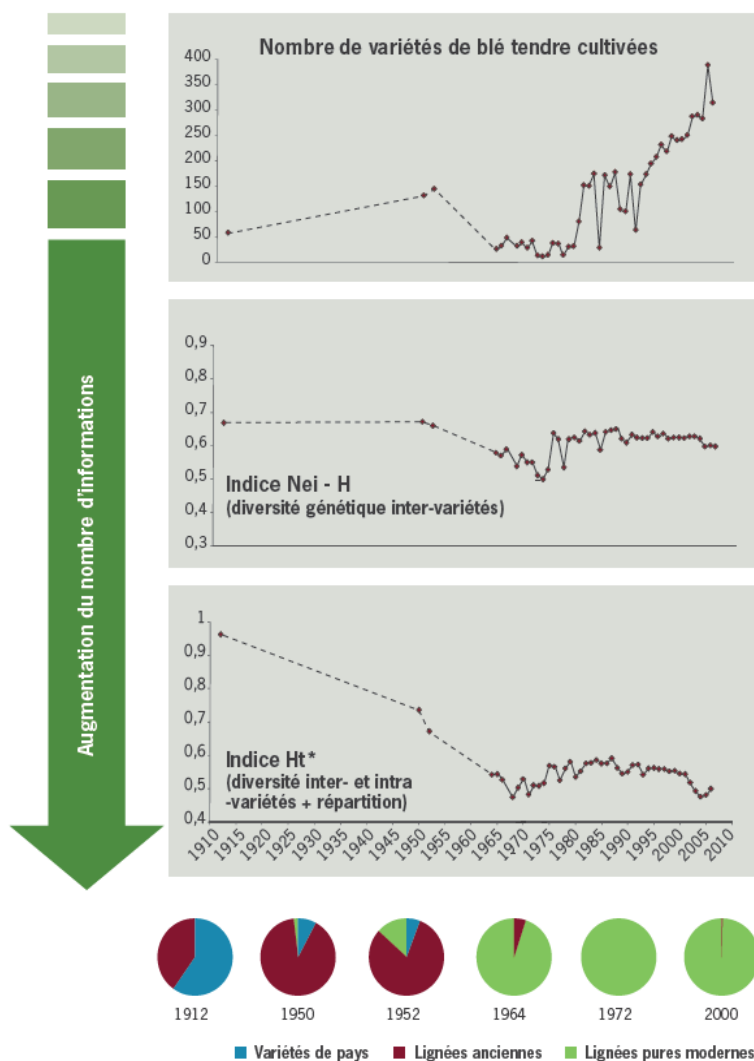


Figure 1 : Trois indicateurs de l'évolution de la diversité des variétés de blé tendre en France

Source : Goffaux et al. 2011

Aujourd'hui, l'agriculture française doit faire face aux changements globaux, caractérisés notamment par la stochasticité accrue des variations climatiques inter-annuelles qui a des conséquences directes sur la productivité des cultures et la stabilité des rendements, mais aussi à la prise de conscience des externalités négatives du modèle intensif sur l'environnement et la société (exposition des travailleurs agricoles, des riverains et des citoyens à des contaminations chimiques) et donc à la nécessité de réduire les intrants de synthèse. Ce contexte mène à une remise en cause du modèle intensif qui ne permet pas de faire face à ces enjeux, et à un changement de paradigme plaçant la durabilité au cœur des systèmes agricoles appelant ainsi à concevoir des systèmes plus durables reposant sur des principes plus vertueux au niveau sociétal et des pratiques alternatives (agroécologie, gestion intégrée, agriculture biologique) (De Schutter 2011). Parmi les stratégies mobilisables par les agriculteurs, la diversification des cultures constitue un levier central pour faire face à ces multiples enjeux (Østergård et al. 2009).

## La diversité cultivée comme levier agroécologique

La diversification des cultures à l'échelle de la ferme peut être réalisée dans le temps par l'augmentation du nombre d'espèces cultivées (i.e. allonger les rotations, introduire des intercultures) et/ou de variétés. Elle peut aussi être mise en œuvre dans l'espace à l'échelle du paysage ou d'une ferme avec la diversification des espèces et variétés cultivées (Newton, Begg, et Swanston 2009), à l'échelle de la parcelle (Malézieux et al. 2009) par l'implantation de parcelles en agroforesterie, l'utilisation de couverts végétaux ou encore de cultures en mélange inter-spécifiques, et enfin de diversité intra-spécifique, avec l'implantation de mélanges de variétés (Figure 2) ou de populations hétérogènes.



Figure 2 : Mélange de variétés de blé tendre

Les mélanges variétaux (ou associations variétales) constituent une pratique facile à mettre en œuvre pour les agriculteurs. Ils ont particulièrement été étudiés pour leur régulation du développement de maladies foliaires. Si la monoculture de variétés sensibles favorise la propagation aérienne des pathogènes et le maintien d'un niveau élevé de pression fongique, les mélanges de variétés portant différents gènes de résistances associées à des variétés sensibles ont montré leur intérêt pour réduire le développement des épidémies polycycliques notamment pour la rouille jaune (*Puccinia striiformis* f.sp. *tritici*) chez le blé (de Vallavieille-Pope 2004, Figure 3).



A. Variété sensible



B. Mélange de variétés sensibles et résistantes

Figure 3 : Vue aérienne de foyers de rouille jaune en micro-parcelle

Source : de Vallavieille-Pope 2004

Les mélanges sont également intéressants pour atténuer les effets des aléas climatiques en favorisant notamment les complémentarités et compensations entre variétés, ce qui peut mener à une stabilisation des productions et de la qualité (Kiær, Skovgaard, et Østergård 2012). Ces mécanismes écologiques ont été mis en évidence dans le cadre d'études sur des prairies combinant différents traits fonctionnels essentiellement (Tilman et al. 1997; Loreau et Hector 2001) avec des effets marqués en agriculture biologique (Fustec, Gayraud, et Coutard 2008), et peuvent être appliqués à l'analyse des mélanges



variétaux chez les céréales (Costanzo et Bàrberi 2014).

L'analyse du rôle des traits fonctionnels sur les performances des mélanges peut permettre d'identifier des stratégies d'assemblage des composants des mélanges pour favoriser la production de grains ou de biomasse ou tout autre service attendu. L'attention doit aussi être portée sur les variétés à associer en mélange. En effet, les variétés commerciales de céréales développées jusqu'à maintenant ont été sélectionnées pour leur capacité à produire en culture pure, sans que leur comportement en mélange n'ait été pris en compte (Dawson et Goldringer 2012). Ceci peut avoir des conséquences sur les performances des mélanges et deux hypothèses pourraient être mobilisées pour optimiser la conception de mélanges. La première hypothèse repose sur le fait que l'existence d'une différenciation de niche entre composants contrastés mènerait à une diversité fonctionnelle élevée, réduirait les effets de compétition entre composants (Cheplick et Kane 2004). Les effets de complémentarité observés peuvent être dus à la différenciation de niche, mais aussi à des interactions positives entre composants par des effets de facilitation (Loreau et Hector 2001). Il est également possible d'observer des effets de compensation entre composants présentant des différences de réponses à des perturbations grâce à leur plasticité ou à leur compétitivité pour les ressources (Creissen, Jorgensen, et Brown 2013). La seconde hypothèse est basée sur la sélection de parentèle selon laquelle les plantes auraient une croissance et une fitness accrues lorsqu'elles sont en voisinage avec des génotypes apparentés par rapport à des génotypes non apparentés. Ce gain de performance provient soit de processus évolutifs ayant mis en place une reconnaissance des génotypes apparentés et des effets de plasticité en conséquence, soit de processus de sélection de groupe, sur des ensembles d'individus apparentés. La sélection de groupe pourrait s'exprimer dans les programmes de sélection généalogique où les génotypes sont regroupés par familles pour leur évaluation phénotypique (Dudley et File 2007). Il est pour l'instant encore difficile de savoir quelle hypothèse est plus probable pour les espèces cultivées comme le blé, et il a également été démontré que ces deux hypothèses pouvaient coexister (File, Murphy, et Dudley 2012). Les relations de compétition entre génotypes dépendent aussi de la disponibilité des ressources dans le milieu. Ainsi, dans les systèmes biologiques, où les conditions de culture sont plus limitantes et favorisent la pression entre génotypes pour l'absorption des ressources, les interactions entre génotypes peuvent être modifiées, ce qui a également des conséquences sur la conception des mélanges.

Alors que la conception des mélanges s'est essentiellement construite autour de la recherche de complémentarités pour les gènes de résistances aux maladies telles que la rouille jaune, tout en recommandant de maintenir une certaine homogénéité phénotypique, peu de travaux sont dédiés à l'identification de génotypes performants en mélanges et au développement de méthodes et règles pour la conception des mélanges. Pourtant l'intérêt pour les mélanges est croissant et cette pratique, en tant que pratique agroécologique permettant notamment de réduire les traitements fongicides, ou pour son adéquation avec les principes de l'agriculture biologique, est en forte progression dans certains départements de France (Figure 4). Ceci qui appelle à développer des variétés adaptées à cette pratique et des méthodes de conception des mélanges.

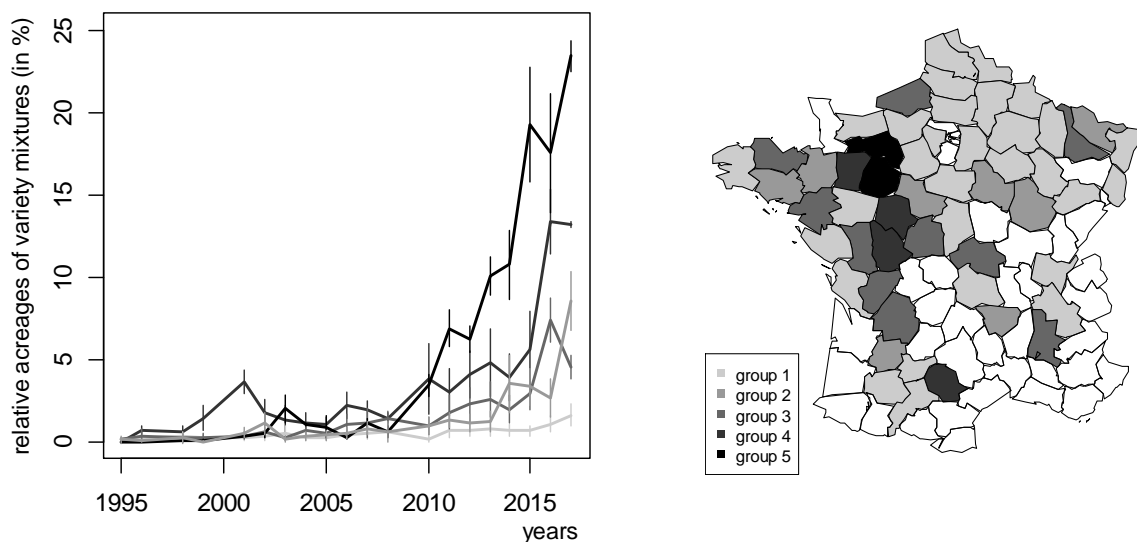


Figure 4 : Evolution de la proportion de surfaces semées en mélange de variétés de blé depuis 1995 (pour 54 départements en France représentant 93.6% des surfaces en blé, regroupés en 5 groupes aux dynamiques similaires)

Source : Perronne et al. 2017

Les départements ayant connu une évolution similaire sur la période 1995-2017 ont été regroupés par une approche de clustering, le graphique représente ces évolutions pour chaque groupe de départements et la carte représente la répartition des cinq groupes.

Après avoir présenté rapidement des éléments de contexte très généraux (dont certains seront développés plus en détail dans la suite de la thèse, Introduction partie I, Chapitre I.1 et Introduction partie II) afin de pouvoir situer les questions et la structure de la thèse, je présente ci-dessous les projets de recherche dans lesquels ma thèse s'est inscrite et finalement les objectifs et la structure du manuscrit.

## PROJETS DE RECHERCHE DANS LESQUELS LA THÈSE S'INSÈRE

### Thèmes de recherche de l'équipe DEAP

L'équipe DEAP (Diversité, Evolution et Adaptation des Populations) au sein de laquelle j'ai réalisé ma thèse ancre ses travaux en lien avec la diversité cultivée dans le contexte de l'agroécologie au sens large (vision holistique des systèmes agricoles, incluant à la fois un ensemble de pratiques agroécologiques, une nouvelle discipline scientifique et un mouvement social). L'équipe travaille sur l'évolution et l'adaptation des populations cultivées à partir de l'étude de la gestion dynamique des ressources génétiques en particulier chez le blé tendre, espèce modèle de l'équipe. Ces travaux englobent également l'étude de l'adaptation des populations à travers les pratiques de gestion à la ferme de la diversité cultivée et l'échange de semences, et les pratiques de sélection décentralisée et participative. Isabelle Goldringer a notamment développé depuis plus de dix ans un programme de

sélection participative (SP) avec des paysannes et paysans du Réseau Semences Paysannes (RSP) autour du blé. Les travaux de l'équipe sont également articulés autour du projet ANR Wheatamix (présenté ci-dessous) coordonné par Jérôme Enjalbert, et incluant la modélisation architecturée du fonctionnement de peuplements génétiquement hétérogènes tels que les mélanges de variétés de blé (à travers la dynamique de la plasticité de tallage) et la co-conception d'idéotypes de mélanges variétaux.

## Le projet pluridisciplinaire Wheatamix

Le projet ANR Wheatamix (2014-2018) a pour objectif d'étudier l'intérêt des mélanges variétaux de blé tendre pour augmenter la durabilité de la production dans le bassin parisien (<http://www6.inra.fr/wheatamix/>). C'est un projet pluridisciplinaire porté par dix laboratoires de recherche qui comporte quatre workpackages (WP) :

- WP1 : identifier les traits fonctionnels (résistance aux maladies, composantes du rendement, activité racinaire) et architecturaux (architecture aérienne et racinaire) associés aux interactions entre plantes et au partage des ressources en mélange
- WP2 : étudier les services de production (rendement et qualité évalués sur un essai multi-site) et les processus écologiques qui sous-tendent certains services écosystémiques (régulation des maladies foliaires et des ravageurs, maintien de la biodiversité, contrôle des adventices, et fertilité du sol, tous évalués sur un essai à Versailles) rendus par les mélanges variétaux
- WP3 : co-concevoir des idéotypes de mélanges et évaluer les performances agronomiques de mélanges variétaux (en collaboration avec six Chambres d'Agricultures du bassin parisien), et étudier l'acceptation de l'utilisation des mélanges variétaux et l'impact de leur développement sur la filière (sélection, règlementation, débouchés, ...)
- WP4 : développer des scénarios d'utilisation des mélanges variétaux dans le bassin parisien.

## Le projet PICRI

Le projet PICRI (Partenariat Institutions-Citoyens pour la Recherche et l'Innovation) porté par l'équipe a bénéficié d'un financement de la Région Ile-de-France qui a principalement financé ma thèse pendant trois ans (2015-2017). Il a pour objectif principal d'« optimiser la diversité génétique intra-parcelle pour des systèmes agricoles biologiques plus résilients et plus stables face aux aléas climatiques » et se compose de trois axes autour des mélanges de blé tendre :

- Axe 1 : développement de dispositifs expérimentaux et méthodes statistiques reposant sur l'estimation de l'aptitude au mélange et la prédiction des performances des mélanges
- Axe 2 : co-conception d'idéotypes et évaluation de mélanges adaptés à l'agriculture biologique
- Axe 3 : comparaison de pratiques paysannes de sélection pour le développement d'une méthodologie de la sélection à la ferme de mélanges adaptés localement

Le projet PICRI présente des complémentarités avec le projet Wheatamix avec la spécificité d'être axé

sur l'agriculture biologique. Il repose ainsi sur un partenariat avec le Groupement des Agriculteurs Biologiques (GAB) d'Ile-de-France pour l'axe 2 et avec le RSP pour l'axe 3.

L'**axe 1** du projet, purement méthodologique, s'intègre également dans le WP1 du projet Wheatamix qui évalue un panel de génotypes en culture pure et le caractérise pour un ensemble de traits pouvant être impliqués dans le comportement de ces génotypes en mélange et dans les interactions entre plantes ; cette approche est complétée par une caractérisation non plus basée sur les traits des génotypes mais sur des indicateurs statistiques de leur capacité à fonctionner en mélange. Ceci repose sur des développements originaux en génétique quantitative s'appuyant sur une collaboration avec des chercheurs en statistiques (UMR MIA-Paris) et l'intégration de ces indicateurs dans des schémas de sélection a mené à des propositions en méthodologie de la sélection.

L'**axe 2** du projet est une extension du travail d'idéotypage réalisé dans le WP3 de Wheatamix au cas de l'agriculture biologique dans le bassin parisien, avec un groupe d'agriculteurs de l'ouest de l'Ile-de-France. En effet, le projet Wheatamix est centré sur l'agriculture conventionnelle et les agriculteurs participant au WP3 étaient majoritairement dans des démarches de réduction des intrants (c'était d'ailleurs une de leurs principales motivations à étudier les mélanges variétaux) alors que les pratiques des agriculteurs biologiques sont souvent différentes, ce qui a nécessité un travail spécifique pour la conception de mélanges adaptés à leurs besoins.

Enfin, l'**axe 3** repose sur un partenariat avec un réseau d'agriculteurs paysans impliqués dans le programme de sélection participative sur le blé tendre et qui avaient des questions spécifiques sur l'efficacité de leurs pratiques de sélection pour le développement de mélanges de variétés populations. Cet axe, que j'ai initié, a été ensuite repris dans la thèse de Gaëlle van Frank menée dans l'équipe (2015-2018) et a pour objectifs de comparer différentes pratiques de sélection à la ferme et de développer des méthodes et outils (statistiques et organisationnels) adaptés au développement de mélanges.

## OBJECTIFS ET PLAN DE LA THÈSE

Mon projet de thèse reposait donc sur les trois axes du projet PICRI mais certaines contraintes survenues au cours de ma thèse, notamment l'importance prise par les développements méthodologiques de l'axe 1, m'ont conduit à renoncer à m'investir dans l'axe 3, qui a été finalement complètement piloté par Gaëlle et pour lequel j'ai suivi ses avancements de plus loin mais avec intérêt.

L'axe 1 constitue la première partie de mon manuscrit de thèse. Il repose sur la modélisation et l'estimation de l'aptitude à la culture en mélange (soit la capacité des génotypes à bien se comporter en mélange) et avait pour objectifs :

i) de proposer un état des lieux des cadres conceptuels, des dispositifs expérimentaux et des méthodes statistiques s'intéressant à l'aptitude au mélange et/ou aux interactions (compétition,...) entre plantes de génotypes différents,

ii) de développer les méthodes (modèles, programme sur le logiciel R en libre accès) pour l'estimation de l'aptitude au mélange dans des dispositifs pertinents pour la sélection (large panels, dispositifs incomplets et mélanges à deux composants ou plus),

iii) d'étudier l'aptitude au mélange d'un panel de génotypes de blés évalué dans le cadre du projet Wheatamix,

iv) de proposer des schémas ou stratégies de sélection pour le développement de mélanges en intégrant les connaissances acquises sur les méthodes d'estimation de l'aptitude au mélange.

L'axe 2, développé dans la deuxième partie de mon manuscrit de thèse, repose sur le constat que la conception des mélanges peut être optimisée pour éviter les relations de compétition entre les variétés les composant et plutôt favoriser les complémentarités et synergies entre elles, tout en tenant compte des objectifs et contraintes des agriculteurs. Ceci nécessite d'étudier à la fois les traits à considérer pour concevoir des mélanges et les performances des mélanges pour pouvoir évaluer l'effet de certaines stratégies d'associations de traits. Les objectifs étaient donc i) de déterminer des stratégies d'assemblage de variétés ou de caractéristiques variétales pour la conception d'idéotypes de mélanges, ii) d'optimiser la conception de mélanges pour le contexte de fermes en agriculture biologique en région Ile-de-France par une approche participative, et iii) d'analyser les performances de ces mélanges évalués à la ferme.

Si ma thèse est structurée en deux parties reposant sur des objectifs et des méthodes distincts, ces deux parties sont pourtant complémentaires et la discussion générale permettra de connecter les différents résultats (Figure 5). Ainsi, l'axe 1 du projet est centré sur les méthodes d'estimation de l'aptitude au mélange et l'analyse des performances des mélanges, mais l'analyse de la structuration de l'aptitude au mélange concourt également dans une moindre mesure à l'objectif i) de l'axe 2 (déterminer des règles d'assemblage). De même, les différentes stratégies d'association et les idéotypes proposés dans l'axe 2 ont des implications sur les schémas de sélection proposés dans l'axe 1 du projet et sur les pratiques de sélection des paysans pour l'axe 3.

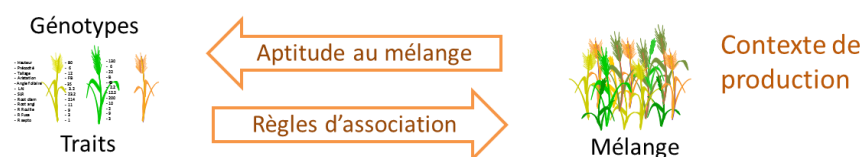


Figure 5 : Schéma de la structuration de la thèse

La partie I repose sur le développement de méthodes pour l'estimation de l'aptitude au mélange des génotypes à partir de l'étude des mélanges (flèche supérieure) et la partie II sur le développement de règles d'association pour la conception de mélanges adaptés au contexte de production (flèche inférieure).

Ma thèse est donc structurée en deux parties avec une première partie (I.) contenant trois chapitres correspondant à l'axe 1 du projet PICRI, et une seconde partie (II.) divisée en deux chapitres pour l'axe 2. Ces chapitres ne sont pas équilibrés en termes de taille, mais offrent un plan clair de mon travail. Le premier chapitre (I.1) présente une synthèse bibliographique des cadres conceptuels, modèles et dispositifs expérimentaux qui peuvent être mobilisés pour estimer l'aptitude au mélange et d'autres

paramètres d'interaction entre plantes, et leur intégration dans des schémas de sélection pour le développement de mélanges. Le second chapitre (I.2) est construit autour d'un article dans lequel je présente des méthodes statistiques permettant de généraliser l'analyse de l'aptitude au mélange en dispositif incomplet et une modélisation originale de l'aptitude au mélange, ainsi que deux exemples d'application sur des expérimentations du projet Wheatamix. Des analyses complémentaires sont proposées pour analyser la variabilité de l'aptitude au mélange dans un dispositif multi-site sur deux ans et avec deux conduites différentes, et la structuration de l'aptitude au mélange selon des distances génétiques et phénotypiques entre individus. Le troisième chapitre (I.3) présente les résultats de l'évaluation individuelle de génotypes en interaction inter-génotypique en pépinière et la comparaison de cette approche avec celle mise en œuvre dans le chapitre précédent pour la prédiction des performances des mélanges. La seconde partie de ma thèse (II.) débute par une introduction pour situer le contexte de production en agriculture biologique, puis le chapitre II.1 synthétise les stratégies et règles d'association proposées dans la bibliographie pour la conception de mélanges pour l'agriculture biologique. Le chapitre II.2 présente les mélanges co-conçus avec le groupe d'agriculteurs du GAB IDF selon leurs objectifs et leurs contraintes, ainsi que les performances de ces mélanges évalués à la ferme. Enfin, la dernière partie de la thèse est consacrée à la discussion générale des résultats obtenus dans les différents chapitres, et analyse mon positionnement et les méthodes utilisées pour la mise en œuvre de l'approche participative dans la deuxième partie de ma thèse afin d'améliorer la réussite de la réalisation de ce type de projet.



PARTIE I :  
APTITUDE AU MÉLANGE  
ET INTÉGRATION DANS DES  
PROGRAMMES DE SÉLECTION







## INTRODUCTION ET ANNONCE DU PLAN DE LA PARTIE I

Les performances des mélanges ne sont pas toujours corrélées aux performances en pur des composants qui les constituent, ce qui rend nécessaire d'estimer l'aptitude à la culture en mélange des génotypes pour prédire les performances des mélanges. Le concept d'aptitude au mélange repose sur une analogie avec l'aptitude à la combinaison développée pour la création d'hybrides, pour laquelle les génotypes sont évalués suivant un plan diallèle, chaque génotype étant observé en mélange binaire avec chacun des autres génotypes, et la performance étant mesurée sur chaque mélange. Par ailleurs, d'autres dispositifs expérimentaux et d'autres cadres statistiques ont été développés pour modéliser les interactions entre plantes (notamment pour la compétition), en mesurant la performance de chaque variété en interaction, et peuvent être appliqués à l'analyse de l'aptitude au mélange.

Dans un premier temps, une synthèse de la bibliographie détaille les principaux cadres conceptuels, les modèles statistiques et dispositifs expérimentaux associés, et les compare de manière théorique, pour ensuite discuter de leur implication en méthodologie de la sélection, dans le cadre de programmes de sélection pour le développement de mélanges variétaux (Chapitre I.1, article 1).

Dans un second temps, l'estimation de l'aptitude au mélange, dont le principe, reposant sur une analogie avec le concept d'aptitude à la combinaison, a été proposé il y a près de 50 ans, fait l'objet de développements statistiques (Chapitre I.2). Ainsi, une généralisation des modèles d'aptitude au mélange aux dispositifs incomplets et aux mélanges à plus de deux composants (ou mélanges d'ordre supérieur) a été proposée et appliquée à deux dispositifs expérimentaux différents mais connectés (Section I.2.1, article 2). Les résultats ont ensuite été mobilisés afin d'identifier des groupes de complémentarité, à l'image des groupes hétérotiques pour la création d'hybrides, reposant sur la définition de groupes de génotypes *a priori* ou sur la comparaison de la distance génétique ou phénotypique avec l'aptitude au mélange *a posteriori* (Section I.2.2).

Dans un troisième temps, un modèle Producteur-Associés, développé pour l'analyse des effets de compétition entre génotypes en pépinière, a été appliqué au screening de l'aptitude au mélange lorsque les réponses des génotypes en interaction sont mesurées individuellement (Chapitre I.3, Section I.3.1), puis comparé à l'approche précédente pour la prédiction de mélanges de validation (Section I.3.2).



## CHAPITRE I.1 Cadres conceptuels, modèles statistiques et dispositifs expérimentaux pour l'estimation de l'aptitude au mélange et intégration dans des schémas de sélection

Ce chapitre présente une synthèse des cadres conceptuels et statistiques possibles pour l'estimation de l'aptitude au mélange ainsi que leur intégration dans des schémas de sélection. Il a fait l'objet d'un article de synthèse (non soumis) résumé ci-dessous en français.

### *Résumé :*

Les mélanges variétaux connaissent récemment un regain d'intérêt mais les méthodes pour l'évaluation et la sélection sur l'aptitude au mélange restent peu développées. De nombreuses études ont en effet montré que la performance d'un génotype en culture pure pouvait différer significativement de sa performance en mélange, rendant par conséquent les performances des mélanges difficilement prédictibles. Cependant, évaluer toutes les combinaisons possibles de mélanges devient techniquement impossible quand le nombre de génotypes à associer dépasse plusieurs dizaines. C'est pourquoi des dispositifs expérimentaux et des méthodes statistiques sont nécessaires pour identifier les génotypes présentant des aptitudes au mélange supérieures, ainsi que pour pouvoir prédire les meilleures combinaisons de génotypes en mélange, à partir de l'observation d'un nombre limité de mélanges. Dans cet article de synthèse, nous déclinons d'abord les différentes méthodes proposées pour étudier ces interactions plante-plante, depuis celles sur les performances des mélanges, fournissant des estimations des aptitudes générales et spécifiques au mélange (*General* et *Specific Mixing Ability*), jusqu'aux méthodes où les performances de chaque génotype composant un mélange sont observées, permettant d'estimer des effets Producteurs et Associés (leurs aptitudes à tolérer des interactions inter-génotypiques, et à avoir un impact positif sur les génotypes auxquels ils sont associés). Nous avons ensuite analysé la relation entre les estimations de l'aptitude au mélange (*Mixing Ability*) et les estimations des effets Producteurs et Associés, et comment le formalisme IGE (Indirect Genetic Effect) peut être considéré comme un modèle « atomique ». Enfin, nous discutons comment les cadres méthodologiques décrits et leurs dispositifs expérimentaux et modèles statistiques associés peuvent être appliqués à l'évaluation de l'aptitude au mélange et intégrés dans des schémas de sélection.

# Revisiting the estimation of mixing ability and interactions between plants within variety mixtures: review and perspectives for cereal breeding

**AUTHORS:** Emma Forst, Jérôme Enjalbert and Isabelle Goldringer

**KEY-WORDS:** experimental design, diallel, competition, plant to plant interactions, selection, plant breeding

## **ABSTRACT:**

Cereal variety mixtures have recently known a renewed interest but methods for screening and selecting for mixing ability remain poorly developed. Many studies have effectively shown that the performance in pure stand of a genotype can significantly differ from its performance in mixture, thus making mixture performance difficult to predict. But testing all the possible mixtures turns technically impossible when combining more than few dozen genotypes. Therefore experimental and statistical methods are necessary to identify the genotypes with the best mixing ability, as well as try to predict the best combination, from the observation of a limited number of mixtures. In this article, we first review the different methods proposed to study these plant-to-plant interactions, contrasting the ones based on mixture performances, producing General and Specific Mixing Ability estimates, from the ones where the performance of each genotype in the mixture is observed, allowing to estimate Producer and Associate effects (their ability to tolerate inter-genotypic interactions and to positively impact associated genotypes). We then analyze how the Mixing Ability estimates are linked to the Producer/Associate effects, and how the Indirect Genetic Effect formalism can be considered as an “atomic” model. Finally, we discuss how the reviewed methodological frameworks and their experimental designs and statistical models can be applied to screening for mixing ability and can be integrated in breeding programs.

## **INTRODUCTION**

### **A renewed interest for mixtures that calls for new breeding efforts and developments**

There is an urgent need for agriculture to cope with the ongoing challenges related to global changes, and it has to both buffer an increasing inter-annual climatic stochasticity and reduce the use of synthetic inputs, which lead to increasing environmental heterogeneity. Considering these needs for the stability and sustainability of production, it is of uppermost importance to develop alternatives to the intensive input-based agricultural model, such as agroecological approaches (Altieri 1999). Cultivated diversity as wild biodiversity can be a major lever in this regard (Malézieux et al. 2009). Ecosystems composed of different species can benefit from synergies between plants leading to an improvement in production (Tilman et al. 1997; Reiss and Drinkwater 2018) and stabilization (Østergaard, Kristensen, and Jensen 2005; Cardinale et al. 2013) through complementarity and facilitation mechanisms (Brooker

et al. 2016). In the same way, stabilization of production can occur at the field scale, when mobilizing crop diversity at inter or intra-specific levels (Østergaard, Kristensen, and Jensen 2005; Kaut et al. 2009; Creissen, Jorgensen, and Brown 2016). Such stabilizing effects have been found particularly marked under limiting growing conditions (Okonya and Maass 2014; Prieto et al. 2015). Intra-specific within-field diversity has been deployed by using genetically diverse and evolutionary population-varieties (Phillips and Wolfe 2005; Dawson and Goldringer 2012), or variety mixtures (Kiær, Skovgaard, et Østergaard 2009; Faraji 2011; Döring et al. 2015; Borg et al. 2018).

It has been widely shown that mixing suitable proportions of susceptible and resistant varieties offers a large reduction in the development of foliar diseases (Wolfe 1985; Finckh and Mundt 1992a; Zhu et al. 2000; de Vallavieille-Pope 2004). Variety mixtures can also provide additional benefits by buffering abiotic and other biotic stresses. For instance, frost damages on susceptible plants can be potentially compensated by frost resistant neighboring plants within mixtures, especially in cereals due to their tillering capacity (Finckh et al. 2000). Through heterogeneity in architecture and phenology, mixtures may provide an improved control of weeds development compared to monocultures (Lammerts van Bueren, Struik, and Jacobsen 2002; Lazzaro, Costanzo, and Bàrberi 2017). By carefully choosing the components for their complementarity, mixtures could enhance the use of resources (Barot et al. 2017), with a higher impact expected under limiting condition (Okonya and Maass 2014), such as organic farming or low input systems. All this would contribute to stabilizing productions, which is of particular interest in organic farming, where environmental variability is higher and cannot be buffered by synthesis pesticides and fertilizers (Østergaard, Kristensen, and Jensen 2005; Kiær, Skovgaard, and Østergaard 2009; Costanzo and Bàrberi 2014; Döring et al. 2015; Newton, Guy, and Preedy 2017).

Finally, the added value of mixtures compared to crosses lies in i) the opportunity to combine characters which are difficult or impossible to combine in a single individual, due to genetic linkage disequilibrium, pleiotropy, or physical/biological constraints (no variety can be both tall and short, early and late, ...), ii) the ability to combine numerous major genes or QTLs, such as disease resistances, in a much more rapid way than pyramiding them into a single genotype, iii) the improved stress tolerance due to complementarity/compensation mechanisms, and iv) the possibility to adapt the genetic structure at each cropping season, thus allowing combinations of traits better adapted to the fast changing environment (Barot et al. 2017).

Despite these various advantages of mixtures, the question of the identification of best varieties to assemble has received little attention, and consequently mixtures used in agriculture are often composed of the varieties with the best performance in monoculture (Borg et al. 2018). However, it has been shown that the mean of the pure stands components might not be a good predictor of the mixtures performance (Gizlice et al. 1989; Finckh and Mundt 1992; Phillips and Wolfe 2005), indicating that the design of mixtures might be optimized (Barot et al. 2017). Moreover, until now varieties have only been selected for their performance in pure stand, and genetic gain on mixtures can therefore be expected by selecting new varieties for their performance in mixture. However, to our knowledge there

are currently no specific breeding programs for improving mixing ability. Interactions between plants should therefore be more thoroughly considered, and it is important to accurately estimate and predict the performances of genotypes in mixtures considering the specific needs related to plant associations (Dawson and Goldringer 2012; Litrico and Violle 2015; Barot et al. 2017). Screening and breeding for mixing ability nevertheless present many methodological challenges, such as how to assess a high number of combinations of genotypes, or which are the appropriate statistical models and experimental designs for studying plant interactions.

### **Main approaches developed to estimate and predict mixing ability**

Three general and complementary strategies have been used so far when addressing the variety mixture issues: 1) the use of statistical models to estimate varietal *mixing ability* from data recorded on mixed stands, 2) competition experiments, focusing on *individual varietal performance* in response to inter-genotypic interactions, and 3) trait-based approaches, focusing on *mixture composition regarding key traits* involved in plant-to-plant interactions and plasticity.

In the **first strategy**, based on the estimation of *general and specific mixing abilities*, the objective is to access average **performance** in mixture and to quantify for a species or a panel of genotypes the **part of the mixing ability due the average effect of the genotypes (i.e. the additive component)** and the part resulting from **specific interactions** due to particular combinations of genotypes, in addition to identify the best partners.

The concept of mixing ability is based on an analogy with the concept of *combining ability* previously developed by Griffing (1956) to choose maize lines for crossing when breeding for hybrids (Sprague and Tatum 1942). Jensen and Federer (1965); and Chalbi (1967) suggested to transpose this concept to assess the performance in mixture of a set of genotypes through the evaluation of all the possible binary mixtures (or biblends) among the genotypes in 1:1 proportions at sowing. This allows to estimate mixing ability under the generic terms *general mixing ability (GMA)* and *specific mixing ability (SMA)* where the general term defines the average performance of a genotype in mixture (additive term) and the specific term represents the effect of a particular combination of two components (interaction term). The models developed for this approach have been broadly applied to trials where the whole mixture can be evaluated (i.e. the components are not harvested separately, Federer 1979; Federer et al. 1982; Gizlice et al. 1989; Knott and Mundt 1990; Gallandt et al. 2001) The models have been further decomposed and refined, in particular by Federer in two books on mixture analyses (Federer 1993 for binary mixtures and Federer 1999 for higher order mixtures) The principal aim of this type of statistical approach is not to finely understand the mechanisms involved in plant interactions, but rather **to determine which genotypes are the best “mixers”** (described as “trait-blind” approach in Barot et al. 2017). However, the GMA/SMA approach was limited so far because it can be cumbersome to test all pairwise combinations and is not necessarily compatible with breeders’ objectives when screening a large panel of genotypes.

In the **second strategy**, competition or facilitation between genotypes are assessed through the individual measure of variety performances grown in inter-genotypic neighboring conditions or in pure stand. Interestingly, many historical studies of **inter-genotypic competition effects** in crops were not interested in mixture performances, but designed to correct the bias due to plant interactions between genotypes and thus to better predict their performances in pure stand. This has been used in particular in breeding nurseries where the seeds quantity is scarce, and differences in height among plants in segregating families can be important (Jensen and Federer 1964; Kempton 1982; Brabant et al. 1989; Goldringer, Brabant, and Kempton 1994; Foucteau et al. 2000). In such *nursery alternate rows*, a genotype is sown on a **single row** interacting with the two neighboring rows. Statistical analyses allow to estimate *producer* and *competitor effects* from the *single-row* performances of varieties observed with different competing neighbors (Brabant et al. 1989; Foucteau et al. 2000). A similar approach has been proposed to study interactions at individual level, which relates on **Indirect Genetic Effects (IGE)**, the effect of neighboring plants on a focal plant (Griffing 1967), in a “social interactions” context at the individual level (Griffing 1967; Griffing 1989; Muir 2005; Cappa and Cantet 2008; Bijma 2014). Both strategies are closely related and provide information regarding the biological behavior of the variety in inter-genotypic growing conditions. Other indices have been proposed to study plant interactions between genotypes (GMA/SMA related: Gallais 1970; Federer 1979; Federer et al. 1982; relative yield and aggressivity: Gleeson and McGilchrist 1978). Besides, to take into account the fact that plant behavior also depends on spatial arrangements and densities, various experimental designs and the corresponding statistical analyses have been developed to estimate competition effects among plants (Sakai and Suzuki 1953; Williams 1962; McGilchrist 1965; Weigelt and Jolliffe 2003) or with weeds (Goldberg and Werner 1983; Deirdre Lemerle et al. 2006; Swanton, Nkoa and Blackshaw 2015).

The **last strategy** relies on a more mechanistic analysis of the ecophysiological processes underlying plant-to-plant interactions. Here the focus is on the relationships between **traits and processes** underlying the variety performance in interaction with others, allowing to develop strategies for assembling major traits in mixtures, such as using complementary resistances in order to control the development of diseases in cereal mixture. Various experimental designs have been used to study competition between plants, but competition experiment models have rarely been applied to crop mixture studies. Such studies require intensive phenotyping efforts, focusing on the impact of key traits values of studied varieties on the plant-to-plant interaction and mixture performance (Finckh et al. 2000; Borg et al. 2018). Interestingly, parallel and related approaches have been developed in ecology on ecosystems and community performances, but have seldom been connected to the plant genetics models (Barot et al. 2017). Finckh and Mundt (1992) however provided a first attempt to link the performances of mixtures with the mixture composition regarding **key traits** and to explain mixing effects by **ecological processes** such as selection and complementarity effects.



So far, most of the mixture studies only estimated GMA and SMA using complete diallel designs, instead of any other available statistical and experimental designs. This highlights the need for synthesizing the different methods developed for mixing ability estimation in a general framework. The aims of this review are therefore: i) to review and compare the main concepts, statistical models and experimental designs used to estimate and predict the mixing ability of varieties for intra-specific mixtures, (ii) to integrate current knowledge on competition experiments, and finally (iii) to highlight practical implications and outlooks to consider for further development of new breeding programs for mixtures based on mixing ability and other interaction parameters. We chose not to focus on trait-based analysis nor to develop extensively competition mechanisms which can occur in mixtures but rather to synthesize and compare (it is not intended to be exhaustive) the main concepts and parameters to estimate mixing ability and competition with the principal models and experimental designs.

## **I. ASSESSING MIXING ABILITY IN MIXTURE**

### **1) Estimating GMA and SMA using diallel and factorial designs for mixtures**

The *General Mixing Ability (GMA)* of a genotype represents the ability of this genotype to perform in a set of mixtures, it is defined as the average performance of the mixtures including this genotype as a component. The *Specific Mixing Ability (SMA)* between two components of a mixture is the interaction term, it is calculated as the deviation between the observation of a mixture and the prediction based on the GMA of its components. The generic fixed linear model for binary mixtures analysis (following Griffing's 1956 model for combining ability for hybrids) is:

$$Y_{ijbr} = \mu + \alpha_b + \frac{1}{2}(GMA_i + GMA_j) + SMA_{ij} + e_{ijbr} \quad (\text{Model 1})$$

Where  $Y_{ijbr}$  is the yield or any other response variable of the mixture of genotypes  $i$  and  $j$  in block  $b$  and replicate  $r$ ,  $\mu$  is the intercept,  $\alpha_b$  is the block effect,  $GMA_i$  (resp.  $GMA_j$ ) is the General Mixing Ability of genotype  $i$  (resp.  $j$ ),  $SMA_{ij}$  is the Specific Mixing Ability between the genotypes  $i$  and  $j$  in mixture, and  $e_{ijbr}$  is the error term for the observation, being normally distributed with mean zero and variance  $\sigma_e^2$ . Note that the GMA are divided by two because the mixture performances are measured on an entire plot but each genotype accounts for half of the seeds sown in the plot for binary mixtures. These parameters are defined for half-diallel designs of binary mixtures of equal proportion of the components, and are estimated with the following constraints (from Griffing Model I): the sum of GMA and the sum of SMA are set to zero and for each  $i$ ,  $\sum_j SMA_{ij} = 0$ . Regarding these constraints, a minimum of four genotypes should be considered in order to obtain non-zero SMA (Federer 1993).

Instead of a diallel, the use of a factorial design is also possible in the case of mixtures between two sets of genotypes without intra-group mixtures. Unless otherwise specified, the response variable thereafter

will refer to the bulk of the two components of mixtures when measures for individual components are not available (Methods 2 and 4 of Griffing 1956, see Table 1), so there is no reciprocal effects, we consider  $Y_{ijbr} = Y_{jibr}$  and  $SMA_{ij} = SMA_{ji}$ .

When screening genotypes for mixing ability, the references for comparisons are the means in mixture, in an analogous way to the use of values in combination when screening hybrids. This differs from the approach based on overyielding (OY), which is the deviation of the mixture performance from the mean of its components in pure stands (analogous to heterosis effects), where the reference is the pure stand (the parents, Gardner and Eberhart 1966), as discussed in the next section (section 1.2). Pure stands are usually excluded from the estimation of GMA and SMA effects for  $v$  varieties over the  $v(v-1)/2$  possible binary mixtures (Method 4 of Griffing 1956, Table 1), however the pure stands can be included which gives  $v(v+1)/2$  entries (Method 2 of Griffing) but the weight of the pure stand observations can be important when the number of observed mixtures per genotype is low.

Griffing's diallel methods	Entries	Number of entries
Method 1	Pure stands + ½ diallel with measure of each component performance in mixture	$v^2$
Method 2	Pure stands + ½ diallel with a global measure of performance for each mixture	$v(v+1)/2$
Method 3	½ diallel with measure of each component performance in mixture	$v(v-1)$
Method 4	½ diallel with a global measure of performance for each mixtures	$v(v-1)/2$

Table 1: Griffing's diallel methods applied to mixtures and corresponding entries considered with  $v$  varieties in pure stands

The effects related to the genotypes may be considered as fixed when it is assumed that the restricted sets of genotypes are chosen to detect good mixers among them (Models I and B, Griffing 1956, Table 2 below). As underlined by Griffing, these estimations should therefore be deemed as relative to the set of genotypes assessed, in a specific environment, and to the method used. By contrast, it is possible to consider genotypes as a random sample from a population or a species to make inferences on the extent of GMA and SMA for this population or species (Models A and II, Table 2). The block effects can be considered as fixed or random.

Griffing's models	Assumptions	Effects (fixed or <i>random</i> )
Model I	Lines deliberately chosen	Variety + Block
Mixed A	Lines sampled from some population	<b>Variety</b> + Block
Mixed B	Lines deliberately chosen	Variety + <b>Block</b>
Model II	Lines sampled from some population	<b>Variety</b> + <b>Block</b>

Table 2: Griffing's assumptions and models for diallel study

## 2) GMA partitioning

Model 1 can be used when pure stands are not available (Method 4 of Griffing, cf. Table 2) reducing the number of plots for field evaluation, but also when they are included in the evaluation (Method 2). However, growing pure stands offers access to further information regarding the worth of genotypes in mixture in comparison to its worth in pure stand which is considered as a reference (Gallais 1970). Federer et al. (1982) proposed models that include the assessment of pure stands for GMA partitioning between an effect due to the production of the genotypes in pure stands and the actual effect of the genotypes in mixture, the *General Mixing Effect (GME)* which reflects the average ability of a genotype to react to mixture growing conditions and to influence the mixture performance (in comparison with the mean of the pure stand performances which are considered as reference). Federer et al. (1982) have also used the SMA term for interactions due to the particular combinations of genotypes and called it *Specific Mixing Effect (SME)*. Other authors have then applied the same decomposition of the GMA with different notations or estimation methods (Gizlice et al. 1989; Knott and Mundt 1990). Gizlice et al. provided correspondences between their models and the previous ones (including the Gardner and Eberhart 1966 model II for combining ability analysis using heterosis modeling). In order to avoid confusion between GME and GMA, the *GMA* will be considered hereafter as partitioned between ***GPA*** (*General Performing Ability*) and ***TGMA*** (*True General Mixing Ability*) for the GME in this review, as described by Knott and Mundt (1990) and then by Barot et al. (2017) (Table 3). Their linear models for mixtures analysis can be written following the generic formalism as:

$$Y_{ibr} = \mu_p + \alpha_b + GPA_i + e_{ibr} \quad (\text{Model 2.1})$$

Where  $Y_{ibr}$  is the observation of genotype  $i$  in pure stand in block  $b$  and replicate  $r$ ,  $\mu_p$  is the mean of pure stands ( $p$ ),  $\alpha_b$  is the block effect for the whole experiment,  $GPA_i$  is the *per se* yielding ability of genotype  $i$  in pure stand (or General Performing Ability since the response variable can be something else than yield), and  $e_{ibr}$  is the residual term of the observation. Mixture performances are expressed as follows:

$$Y_{ijbr} = \mu_p + \alpha_b + \frac{1}{2}(GPA_i + GPA_j + TGMA_i + TGMA_j) + SMA_{ij} + e_{ijbr} \quad (\text{Model 2.2})$$

where  $Y_{ijbr}$  is the yield of the mixture of genotypes  $i$  and  $j$  on block  $b$ ,  $GPA_i$  is the GPA of genotype  $i$  estimated on pure stand observations only,  $TGMA_i$  is the TGMA of genotype  $i$  in mixture estimated from the analysis of overyieldings,  $SMA_{ij}$  is the SMA of the pair of components  $i$  and  $j$  in mixture with  $SMA_{ij} = SMA_{ji}$  and  $i \neq j$ , and  $e_{ijbr}$  is the residual term for mixtures. GMA are estimated from the analysis of mixtures *per se* (using Griffing Model I Method 4), while TGMA are estimated from the analysis of overyieldings (or blend responses, i.e. the difference between the mixtures and the mean of the pure stand components), GPA are estimated from the analysis of pure stands data, and SMA are obtained by subtraction. Note that the different parameters are not jointly estimated here, which can be

problematical. The error terms  $e_{ibr}$  and  $e_{ijbr}$  are distributed with mean zero and variance  $\sigma_\varepsilon^2$ . The sums of  $\alpha_b$ ,  $GPA_i$ , and  $SMA_{ij}$  (for each j) are set to zero, but this is not the case for  $TGMA_i$  since every genotype can yield better or worse in mixture than in pure stand.

Barot et al. 2017, Present review	Federer et al. 1982	Gizlice et al. 1989	Knott and Mundt 1990
$\mu$ , $\mu_p$ and $\mu_m$	$\mu$ , $\mu_u$ and $\mu_b$	$\mu$	u
GMA	$\tau_i + \delta_i$	GBA/2 general blending ability	GMA/2 general mixing ability
GPA	$\tau_i$	GYA/2 general yielding ability	GPA/2 general performing ability
TGMA	$\delta_i$ , GME general mixing effect	TGCA/2 true general competitive ability	TGMA/2 true general mixing ability
SMA	$\gamma_{ij}$ , SME specific mixing effect	SMA	SMA
OY	$\bar{\delta}$	BR blend response	Mixture response

Table 3: Correspondence between notations used in the literature on mixing ability

$\mu$  is the grand mean of an experiment,  $\mu_p$  and  $\mu_u$  stand for the mean of the pure stands or uniblands, and  $\mu_m$  and  $\mu_b$  for the mean of the mixtures or biblands.

Gizlice et al. (1989) and Knott and Mundt (1990) suggested to estimate GPA as the difference between GMA and TGMA, but one should note that this might induce a negative correlation between GPA and TGMA and it would be better to estimate them jointly in a single linear model.

Lopez and Mundt (2000) also used the OY modeling of mixing ability to separate additive effects due to pure stand potential from mixing effects due to OY, and further predicted higher order mixtures based on these parameters and Miranda Filho and Chaves procedure for selecting composites (1991).

### **3) Adaptation of GMA-SMA models for incomplete designs and higher order mixtures**

The need to grow all binary mixtures may result in the evaluation of a limited number of mixture components for GMA-SMA due to the large experimental design needed. In this regard, the use of incomplete designs is interesting as it allows to evaluate a larger panel without expanding field trials. The application of Griffing's (1956) generic model for combining ability to mixing ability in case of incomplete designs arises statistical issues concerning the estimability of the parameters. However, the use of mixed models (associated to REML and BLUP methods) allows to predict GMA and SMA from incomplete diallel designs (Forst et al. submitted) for an adaptation from Griffing's Model A to mixing ability analysis, when GMA and SMA are defined as random effects. The use of the BLUP formalism also allows structuring the variance-covariance matrices for random genetic effects, offering the possibility to include genetic relatedness for prediction of unobserved mixtures and to include unobserved genotypes.

Binary mixtures are often considered for GMA and SMA estimation since they are easier to handle. However, for mixture development, the number of components is not limited to two (contrary to crosses) and higher order mixtures may present larger agronomic benefits, such as higher reduction of disease development compared to binary mixtures (Newton et al. 1997; Finckh et al. 2000; Mille et al. 2006; Borg et al. 2018). As suggested by Knott and Mundt (1990), GMA and SMA estimated from binary mixtures can be used to predict performances of higher order mixtures (Lopez and Mundt 2000; Mille et al. 2006). Yet, it is also possible to adapt the previous models to higher order mixture analysis, as proposed by Federer et al. (1999). The BLUP method for the analysis of incomplete diallels has been developed for directly analyzing any order of mixtures, and it ensures the estimability of GMA and SMA. Last refinement, the introduction of varying proportions of components is rather straightforward in this method, but only the case of equal proportions is considered above. The Griffing generic model (Model A) has been adapted considering only interactions between pairs of different components (Forst et al. submitted):

$$Y_{nbr} = \mu + \alpha_b + \frac{1}{K(n)} \sum_{k=1}^{K(n)} GMA_{k(n)} + \frac{1}{\binom{K(n)}{2}} \sum_{k=1}^{K(n)-1} \sum_{k'=k+1}^{K(n)} SMA_{k(n)k'(n)} + e_{nbr} \text{ (Model 3)}$$

where  $Y_{nbr}$  stands for the performance of mixture or pure stand  $n$  for replicate  $r$  in block  $b$ ,  $\alpha_b$  is the fixed block effect,  $K(n)$  is the number of components of the mixture (it is one if  $n$  is a pure stand),  $k(n)$  is the  $k$ -th genotype within mixture  $n$ ,  $GMA_{k(n)}$  is the random GMA effect of  $k(n)$  component,  $\binom{K(n)}{2}$  is the number of all possible pairs between  $k$  and  $k'$  components of the mixture (with  $K(n) > 1$  and  $k' > k$ ) or one if  $n$  is a pure stand ( $K(n) = 1$  so  $k' = k$ ), and  $SMA_{k(n)k'(n)}$  is the random SMA effect between  $k$  and  $k'$  components, and  $e_{nbr}$  is the random residual term, with  $GMA \sim N(0, \sigma_{GMA}^2 I)$ ,  $SMA \sim N(0, \sigma_{SMA}^2 I)$  and  $e \sim N(0, \sigma_e^2 I)$ .

The pure stands are included in the analysis (Method 2) and considered as a particular mixture of the genotype with itself, thus SMA are also predicted for pure stands ( $SMA_{k(n)k(n)}$ ) and reflect the deviation of the genotypes in pure stands from their GMA.

Thus, inter-genotypic SMA are assessed on mixture observations (Figure 1.A) and intra-genotypic SMA are assessed on pure stands (Figure 1.B).

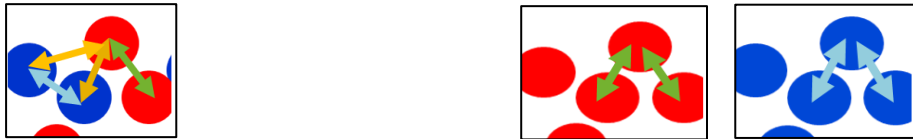


A. Inter-genotypic interactions within mixtures; B. Inter-genotypic interactions within pure stands.

**Figure 1:** Schematic view of plant interactions considered in Model 3 for binary mixtures (A) or pure stands (B).

Only first order interactions are assessed since it is assumed that higher order interactions are too low to be detected, but it is possible to adapt this model for estimating higher order interactions, as proposed by Federer et al. (1999, based on the same formalism as in Federer et al. 1982). They also discussed the minimal designs for estimating the effects (TGMA, Bi-SMA, Tri-SMA, Quat-SMA) regarding the size of the observed mixtures and the number of genotypes in the panel.

Model 3 has been further adapted to account for intra-genotypic interactions occurring between plants within mixtures since neighboring plants within mixture can have the same genotype (Figure 2.A). Intra-genotypic interactions occurring within mixtures are considered as any other inter-genotypic interactions in the SMA effects, and each SMA<sub>ij</sub> is weighted by the proportion of neighborhood between *i* and *j* within mixture.



A. Inter- and intra-genotypic interactions within mixtures; B. Inter-genotypic interactions within pure stands.

**Figure 2:** Schematic view of plant interactions considered in Model 4 for a binary mixtures (A), and pure stands (B).

This model might better reflects the biological reality than Model 3:

$$Y_{nbr} = \mu + \alpha_n + \frac{1}{K(n)} \sum_{k=1}^{K(n)} GMA_{k(n)} + \frac{1}{K(n)^2} \sum_{k=1}^{K(n)} \sum_{k'=1}^{K(n)} SMA_{k(n)k'(n)} + e_{nbr} \quad (\text{Model 4})$$

where  $\frac{1}{K(n)^2}$  represents the weighting of the different neighborhood probabilities (and is different to the weighting coefficient in Model 3), assuming a random distribution of the genotypes in the plot. For instance, for a 1:1 mixture between genotypes *i* and *j*, the interaction term between the components can be written as:  $\frac{1}{4} SMA_{ii} + \frac{1}{2} SMA_{ij} + \frac{1}{4} SMA_{jj}$  since  $SMA_{ji} = SMA_{ij}$ . It should be noticed that when the pure stands are included in the analysis (Method 2), the intra-genotypic SMA are estimated on both mixtures (Figure 2.A) and pure stand (Figure 2.B) observations.

In case of unequal proportion of the components or specific sowing designs (e.g. alternate rows), appropriate weighting coefficients might be applied to Model 3 or 4.

Studying the mean and the dispersion of the SMA of a genotype ( $SMA_{k.}$ ) is also of interest to further characterize genotype specific mixing ability (looking for genotypes with high and stable SMA), in addition to general mixing ability.

The previous models have been proposed for mixing ability analysis when the measures are recorded on the whole mixture, but the measure on individual components offers the opportunity to improve the description and understanding of the behavior of genotypes within mixtures.

## II. ASSESSING MIXING ABILITY FROM INDIVIDUAL PERFORMANCES IN INTER-GENOTYPIC GROWING CONDITIONS

### 1) Separating the mixtures' components at harvest

In contrast with crosses, evaluating mixtures offers the possibility to separate their components at harvest through the tagging of the components at sowing, or through post sowing discrimination using plant or grain, morphological or molecular differences. Despite the fact that harvest can be tedious, this allows to provide additional information on the individual contribution of each component to the mixture performances and to better characterize their mixing ability (GMA and SMA). Federer et al. (1982) have developed a so-called “alternate model” for GMA and SMA when responses are available for each component within binary mixtures, allowing to decompose SMA effects between the two components. Yields of the two individual components of mixture  $ij$  are expressed as follows (according to Federer et al. 1982):

$$Y_{i(j)br} = \frac{1}{2}(\mu + \alpha_b + GMA_i) + SMA_{i(j)} + e_{i(j)br} \text{ (Model 5)}$$

and

$$Y_{j(i)br} = \frac{1}{2}(\mu + \alpha_b + GMA_j) + SMA_{j(i)} + e_{j(i)br} \text{ (Model 5)}$$

Where  $Y_{i(j)br}$  is the yield of component  $i$  when mixed with  $j$  in block  $b$  and for replicate  $r$ ,  $GMA_i$  is the GMA of genotype  $i$  in mixture when components are harvested separately (it may differ from the GMA in Model 1),  $SMA_{i(j)}$  is the SMA of  $i$  when mixed with  $j$ . SMA effect are thus estimated for the two components of mixtures and they are not assumed to be equal. The GMA of the individual components are also more precisely estimated than when using Model 1 since they do not include other component performance. These models should be used for analytical study of mixtures, especially when important over- or under-yieldings have been detected or when the genotypes are particularly contrasted. The fact that the harvest might become very time consuming when discriminating components can thus be compensated by the valuable information obtained regarding the real contribution of each component to mixture performance, notably through their SMA effects. This is of particular interest for interpreting high mixing effects (for disease resistance, plasticity ...) as suggested by Knott and Mundt (1990). Information provided by individual component response has also been used to take into account the actual component frequencies in mixture when performing comparison between mixtures and pure stands (Finckh and Mundt 1992). Indeed, the components frequencies can be set equal at sowing but they are unlikely maintained until harvest firstly due to differences in productivity, and secondly because of i) *sampling or selection effect* occurring in mixture defined by Loreau and Hector (2001) for species mixtures as the “dominance of species with particular traits that affects ecosystem processes”, or ii) *complementarity effect* through “resource partitioning (niche differentiation) or positive interactions (facilitation) that lead to increased total resources use” (Barot et al. 2017). Thus, the net diversity effect, defined as the deviation of the mixture yield from the mean of pure stands weighted by their initial frequencies in mixture, can be partitioned between selection effect (frequency shift) and complementarity effect according to these authors. Separating the components at harvest would allow estimate these effects and therefore to better understand the functioning of mixtures by

determining the ecological processes occurring within mixtures, and to more finely characterize the individual genotype responses to mixture growing conditions.

Interestingly, before the Loreau and Hector (2001) publication, Finckh and Mundt (1992) had already estimated sampling and selection effects on wheat cultivar mixtures, analyzing stripe rust disease severity in mixtures of varieties with different level of resistance. They illustrated that selection effect favorable to resistant varieties effectively increased mixture rust resistance, by increasing the frequency of resistant leaves in mixtures. Furthermore, the selection effect can be divided into an innate effect due to differences in productivity in pure stand which necessarily impacts the frequency of varieties at harvest, and an effect of plasticity on the number of tillers due to the interaction between the varieties in mixture, including the presence of disease.

When individual mixture components responses are not available, the expected contribution based on the performance of the total mixture and the pure stand components can be computed (using the

estimation proposed by Federer et al. 1982) as:  $\hat{Y}_{i(j)} = \frac{Y_i}{Y_i + Y_j} \times Y_{ij}$ .

The GMA-SMA based models have been applied to mixture trials but also to alternate rows in nursery experiments (e.g. Hanson, Brim, and Hinson 1961; Jensen and Federer 1965) since it requires less space and it is the most commonly used experimental design for breeding.

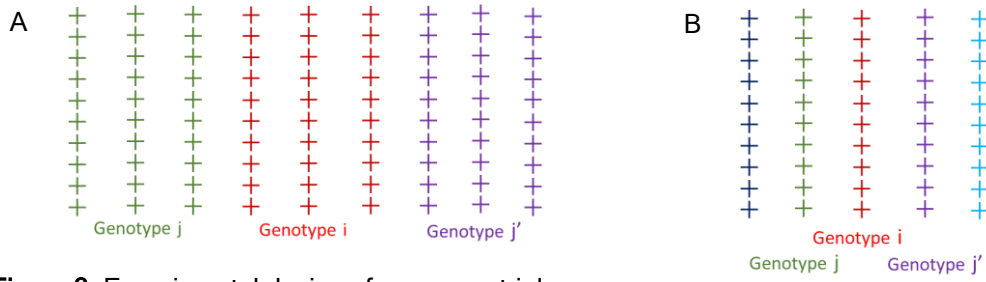
## **2) Nursery trials and associated Models**

### *Single-row plot trials and the Producer-Competitor model*

Designs based on nursery trials such as those proposed to assess inter-genotypic competition between neighboring rows (Kempton 1982) may also be used to save space and screen large numbers of genotypes. For instance, single-row plot trials have allowed to assess genotypes for their behavior in competition with other genotypes, applying a Producer-Competitor model (Foucteau et al. 2000; Goldringer, Brabant, and Kempton 1994). This approach was first developed to account for inter-genotypic competition bias for yield prediction in breeding programs, but this model can be further applied to nursery trials to detect genotypes with favorable behavior in inter-genotypic growing conditions.

The analysis relies on a comparison between two trials: (i) a three-row trial where each genotype is grown on three successive rows and the central row is measured (considered as the reference for pure stand conditions Figure 3.A), and (ii) a single-row trial where, in each replication, each genotype is sown at random on a single row so that it is interacting with two different genotypes sown on the adjacent rows (Figure 3.B). By evaluating  $R$  different fully randomized replicates, each genotype is observed  $R$  times and confronted to  $2R$  different neighbors. Note that this single row plot design allows to record measures on individual genotypes without requiring sorting mixture components.





**Figure 3:** Experimental designs for nursery trial

A. Three-row experiment, B. Single-row experiment.

The model for pure stands in the three-row design can be written as:

$$Y_{ibr} = \mu_p + \alpha_b + G_i + e_{ibr} \quad (\text{Model 6.1})$$

Where  $Y_{ibr}$  is the response for genotype  $i$  in the central row in block  $b$  and replicate  $r$ ,  $\mu_p$  is the mean of pure stands ( $p$ ),  $\alpha_b$  is the block effect,  $G_i$  is the *per se* performance of genotype  $i$  in pure stand, and  $e_{ibr}$  is the residual term of the observation.

The randomized replicates of the single adjacent rows with different neighbors allow to assess the mean Producer effects and the mean Competitor effects. The Producer-Competitor model is written as follows:

$$Y_{i(jj)b} = \mu_s + \alpha_b + Pr_i + \sum Cp_j + e_{i(jj)b} \quad (\text{Model 6.2})$$

where  $Y_{i(jj)b}$  is the performance of the focal row of genotype  $i$  interacting with genotypes  $j$  and  $j'$  as neighbors in block  $b$ ,  $\mu_s$  is the mean of the single-row trial,  $\alpha_b$  is the block effect,  $Pr_i$  is the Producer effect of genotype  $i$ ,  $\sum Cp_j$  is the sum of the Competitor effects of genotypes of the adjacent rows ( $j$  and  $j'$ ), and  $e_{i(jj)b}$  is the random residual term  $\sim N(0, \sigma_e^2)$ . This model is based on the Azais assumptions (1987) regarding the experimental design (the experimental unit is a row, it is bordered by two rows) and the symmetry of the Competitor effects (it does not depend if the Competitor row is on the left or on the right of a focal Producer row).

The fully randomized replicates allow to estimate general effects on various neighbors, although no specific effect of particular combinations of genotypes can be estimated: the two neighbor genotypes for each focal row give access to their cumulative competitive effect (but the design can be arranged to allow such estimates). A genotype is characterized by a Producer effect (Pr) which is its mean ability to perform when surrounded by different genotypes on adjacent rows, and a Competitor effect (Cp) which is its mean effect on its neighbors, estimated on all its adjacent rows.

### Producer-Associate model

For mixing ability analysis, the use of the three-row trial is optional if space is limited, since the objective is to get information about the Producer and Competitor effects and not necessarily to compare these effects with the performance in pure stand. This model appears more complete than the GMA-SMA-based models regarding biological modeling of general responses to interactions, since it allows for decomposing the general effect, therefore providing information on the mean effect of a genotype on its neighbors. The Competitor effect can be either negative in case of competition, or positive. Hence, we propose to use the neutral term “Associate” rather than the negative term “Competitor” in the previous model, giving:

$$Y_{i(jj)b} = \mu_s + \alpha_b + Pr_i + \sum As_j + e_{i(jj)b} \text{ (Model 6.3)}$$

The Producer-Competitor model has been defined with fixed genetics effects, but the Producer and Associate effects can also be defined as random, especially considering that they are predicted using a subset of possible randomizations but these effects might not be relative to these experimental designs. The objective of screening a panel is to know if Producer and Associate effects are negatively correlated and to find genotypes which have both positive Producer and Associate effects (Gallais 1977), i.e. positive plasticity effects in inter-genotypic conditions (or at least no negative effects).

### Applications of the Producer-Competitor framework

A model similar to the Producer-Competitor model has been applied to a restricted set of six durum varieties in a complete block replicated design for inter-plot competition trial (Katsileros et al. 2017). A complete replication of the design allowed to additionally estimate specific effects between pairs of genotypes. The “competitive response” (Producer effect), “competitive effect” (Competitor effect) and specific interaction effect were evaluated using a linear mixed model, and a second model including also height differences. In such model, the Producer effect of genotype  $i$  when grown with genotype  $j$  is the symmetric (same value but opposite sign) of the Competitor effect of genotype  $j$  on genotype  $i$ . This adaptation of the Producer-Competitor Model using mixed models and contrasts is very promising for mixing ability analysis, although the use of single-row trial would have allowed to assess a larger set of genotypes (but depriving of assessing specific effects). In this study, the specific effects were modeled as contrasts from the pure stand performances (as suggested by Gallais 1970, Federer et al. 1982, Gizlice et al. 1989 among others), while the pure stands could also be seen as a particular combination of a genotype with itself, and the mean performance in inter-genotypic interactions might be considered as a reference for identifying genotypes to grow in mixture.

The Producer and Competitor effects have also been used to study plant competition responses and effects between target and neighbor plants within plant communities (Goldberg and Werner 1983; Goldberg and Landa 1991). Goldberg (1990) proposed a framework based on the observation that most interactions between plants are related to resource sharing in a given environment (light, water, nutrients, pollinators, ...): plant interactions have an effect on the resource availability and respond to changes in this resource availability. The concepts was applied to competitive ability for neighboring interactions between plants, assuming that they should be negatively correlated. This framework was

also applied later to the context of competitiveness against weeds with the concepts of tolerance and suppression (Callaway 1992). In weed competition experiments, the general and possibly the specific abilities to tolerate or to suppress weeds have been estimated either for a set of weed species (factorial design, e.g. Jacob et al. 2016) or for a single species (tester-like design, e.g. ( Lemerle et al. 2014)).

### **3) Correspondences with other frameworks and between models**

#### *Correspondence with the Indirect Genetic Effect framework*

Another type of models called “group genetic model” has been developed by Griffing (1981, 1989) to account for inter-genotypic interactions in breeding processes based on the theoretical group gene model (Griffing 1967). It constitutes the basis of the IGE (Indirect Genetic Effect) framework to study the inheritance and the response to selection when the expression of a trait by a focal individual is partly dependent of the trait value of the other interacting individuals (see Bijma 2014 for a review). The presence of other genotypes is considered as a particular case of environment: a “social environment”. The IGE model, despite having been developed for interaction studies at individual level, can be applied to mixture performance, as it is similar to the Producer-Associate Model, since the focal genotype displays i) Direct Genetic Effect (DGE) due to its *per se* potential and ii) Indirect Genetic Effect (IGE) related to the other interacting genotypes. When considering a focal genotype  $i$  interacting with  $n-1$  genotypes, the IGE model is:

$$P_i = A_{D,i} + \sum_{j=1}^{n-1} A_{S,j} + \text{nonheritable terms} \quad (\text{Model 7})$$

where  $P_i$  is the phenotype (performance) of focal genotype  $i$ ,  $A_{D,i}$  is the additive direct genetic effect (DGE) of this genotype,  $A_{S,j}$  is the “social” IGE of genotype  $j$  on the focal genotype. This model is based on the variance-component framework and it is also possible to introduce a group structure of the population in the IGE formalism. The IGE model has mostly been applied i) to animal breeding for the integration of maternal effects or social interactions between individuals (especially kin), ii) to study the fitness of natural plant communities or iii) to model competition between trees; in contrast it has seldom been applied to crops.

This framework could be applied to mixture analysis, when measures on individual components are available, for combining Producer-Associate model with IGE mixed model framework. The BLUP formalism and the variance-component framework advances (integration of genetic relatedness for instance) could be used allowing integrating scaling coefficients. The IGE model and Producer-Associate model do not provide biological information on the causal traits explaining competitive interactions between genotypes (trait-blind approach), but they represent effective tools for breeders to estimate genetic parameters for inter-genotypic interactions without requiring additional phenotypic measures. Nevertheless, these models might be more realistic through introducing a factor for the intensity of competition linked to the distance between plants in the incidence matrix of IGE (Muir 2005;

Cappa and Cantet 2008), along with an appropriate scaling (Bijma 2014), to account for intra- and inter-row distances which usually differ in nursery trials. A major interest of this type of model is that it allows to assess the importance of IGE for a panel of genotypes.

For breeding, Bijma (2014) suggested to use both DGE and IGE of a genotype to describe its “total breeding value” (TBV). Hence, the mean ability of a genotype, in inter-genotypic growing conditions (e.g. single-row plot trial), to both tolerate inter-genotypic interaction and to positively impact its neighboring rows can be defined as:  $TBV_i = Pr_i + 2As_i$ . The Associate effect has a factor two, to account for the impact of focal genotype on the two adjacent rows in a single-row plot trial (other scaling can be applied according to the experimental design and spatial arrangement, as discussed above).

#### Correspondence of Producer-Associate and IGE models with GMA-SMA models

Gallais (1970) proposed a complete Producer-Associate model to account for general and specific inter-genotypic interactions when measures are recorded on individual components, where pure stands are excluded (or considered as external references as in Federer 1982). The model was applied to an experiment where pairs of orchard grass genotypes were alternated within the row, allowing to harvest each genotype separately. When the experimental design is replicated, specific effects can be assessed. The generic model (omitting block effect and error) can be written as:

$$Y_{i(j)} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \gamma_{i(j)} \quad (\text{Model 8})$$

where  $Y_{i(j)}$  is the performance of genotype  $i$  when associated with genotype  $j$ ,  $\alpha_i$  is the mean Producer effect of genotype  $i$ ,  $\beta_j$  is the mean Associate effect of genotype  $j$  and  $\gamma_{i(j)}$  is the interaction term between Producer effect of genotype  $i$  and Associate effect of genotype  $j$  (it can be seen as the specific response of  $i$  to the presence of  $j$  or the specific effect of  $j$  on  $i$ , both being the two sides of the same coin).

The sum of the two mixture components can be modeled as:

$$\frac{1}{2}(Y_{i(j)} + Y_{j(i)}) = \mu + \frac{1}{2}(\alpha_i + \beta_i + \alpha_j + \beta_j + \gamma_{i(j)} + \gamma_{j(i)}) \quad (\text{Model 9})$$

and 
$$\frac{1}{2}(Y_{i(j)} + Y_{j(i)}) = \mu + g_i + g_j + s_{ij} \quad (\text{Model 10})$$

where  $g_i = \alpha_i + \beta_i$  and  $s_{ij} = \frac{1}{2}(\gamma_{i(j)} + \gamma_{j(i)})$ .

The Producer-Associate Model (Model 6.3) using single-row trial, can be written for two genotypes as:

$$Y_{i(j)} = \mu + Pr_i + 2As_j$$

so the correspondence with Gallais' Model 9 gives:

$$Pr_i = \alpha_i, As_j = \frac{1}{2}\beta_j \text{ and } \frac{1}{2}(Pr_i + 2As_j) = \frac{1}{2}TBV_i = g_i$$

Otherwise, Model 6.3 when adapted to an alternate-row trial i.e. a trial with using alternate genotypes on the rows (see Figure 4.B below) can be written as:  $Y_{i(j)} = \mu + Pr'_i + As'_j$ ,

so the correspondence with Model 9 gives:  $Pr'_i = \alpha_i, As'_j = \beta_j$  and  $\frac{1}{2}(Pr'_i + As'_j) = g_i$ .

If single-row or alternate rows trials are randomized once, and all the replicates are using the same design (same order and neighborhood of genotypes), specific effects can be assessed directly using Model 8.

Model 5 can be used to analyze mixing ability of genotypes evaluated in mixtures and harvested separately or evaluated on alternate rows when experimental design is replicated:

- When modeling SMA by inter-genotypic effects only, the correspondence of Model 5 with Model 8 is  $Y_{i(j)} = \mu + GMA_i + SMA_{i(j)}$  so  $GMA_i = \alpha_i + \frac{1}{n} \sum_1^n \beta_j$ , where  $n$  is the number of mixtures comprising  $i$  as component, and  $j'$  is the genotype associated to  $i$  in these mixtures, and  $SMA_{i(j)} = \beta_j + \gamma_{i(j)}$ .

- When modeling inter- and intra-genotypic interactions within mixtures the correspondence with model 9 is  $Y_{i(j)} = \mu + GMA_i + \frac{1}{2}(SMA_{i(j)} + SMA_{i(i)})$  where  $GMA_i$  and  $SMA_{i(j)}$  are defined in the same way and  $SMA_{i(i)} = \beta_i + \gamma_{i(i)}$ . Note that the  $\gamma_{i(i)}$  estimated here are not originally described in Model 9. Hence, in both cases, GMA and SMA effects do not correspond to  $g$  and  $s$  effects from Model 10.

When considering Model 3, where the performances of individual components in mixtures are not available, correspondence with Model 9 is:

$$Y_{ij} = \mu + \frac{1}{2}(GMA_i + GMA_j) + SMA_{ij} \quad \text{with} \quad GMA_i = \alpha_i + \beta_i + \frac{1}{n} \sum_1^n \alpha_{j'} + \frac{1}{n} \sum_1^n \beta_{j'}, \text{ and}$$

$SMA_{ij} = \frac{1}{2}(\gamma_{i(j)} + \gamma_{j(i)}) - \frac{1}{2}(\frac{1}{n} \sum_1^n \alpha_{j'} + \frac{1}{n} \sum_1^n \beta_{j'} + \frac{1}{n'} \sum_1^{n'} \alpha_{i'} + \frac{1}{n'} \sum_1^{n'} \beta_{i'})$  where  $n'$  is the number of mixtures comprising  $j$  as component, and  $i'$  is the genotype associated to  $j$  in these mixtures.

Similarly, for Model 4, where individual components performances in mixtures are not available, correspondence with Model 9 is:

$$Y_{ij} = \mu + \frac{1}{2}(GMA_i + GMA_j) + \frac{1}{2}SMA_{ij} + \frac{1}{4}SMA_{ii} + \frac{1}{4}SMA_{jj} \text{ with } GMA_i \text{ and } SMA_{ij} \text{ defined in the}$$

same way, and  $SMA_{ii} = \gamma_{i(i)} - \frac{1}{n} \sum_1^n \alpha_j + \frac{1}{n} \sum_1^n \beta_j$ .

Estimated values for GMA and SMA effects should therefore differ according to the considered model. Note that the GMA and SMA estimated when individual performances of mixture components are available are more directly related to Model 8 parameters in comparison with GMA and SMA estimated on mixtures when components responses are not separated. As expected, the GMA and SMA effects are thus more precise regarding biological modeling when individual responses of the mixture components are recorded. Nevertheless, it should be noticed that in this model the Associate effect of a genotype is essentially included in SMA, and  $\beta_i$  can be seen as similar to the mean of the  $SMA_{j(i)}$  of genotype  $i$ , i.e. its mean effect over the  $j$  genotypes it is associated to ( $SMA_{*(i)}$ ). In this case, the Associate (or IGE) effect can be obtained and provide additional information about the genotype performances by modeling the effect of the presence of the genotypes on its neighbors, while being a specific effect. Thus, selecting genotypes for GMA in this case should lead to selection mostly on DGE (according to Griffing 1967); yet IGE are also heritable and may be selected by considering SMA effects too.

Model 9 is the most complete model, but it is complicated to apply since it requires extensive trials and estimating many parameters. On the contrary, if the focus is on screening for mixing ability and for breeding purpose (e.g. selection on TBV), Producer-Associate models are appropriate, whereas GMA-SMA models are more useful for mixture prediction (and for assessing the relative importance of specific effects).

#### **4) Competition indices relevant for mixture analysis**

##### *Indices for mixture characterization*

In addition to the mixing ability parameters presented above, additional parameters and indices can be useful for mixture development.

The availability of pure stand performances makes it possible to calculate the overyielding (OY) index which is analogous to the mid-parent heterosis proposed for hybrid evaluation. OY is defined for each mixture as the difference or the ratio between the mixture performance and the mean of the corresponding pure stands. The mean OY is the simplest indicator to compare mixtures and their expected value based on pure stand components, and it can be used to better understand the functioning of mixtures, but it is not informative on the actual mixing ability of the genotypes, and it requires growing pure stands in addition to mixed stands.

When individual component performances are recorded, additional index can also be calculated. The relative yield total (RYT) is the sum of the relative yields of each component of a mixture (Wit and van

den Bergh 1965; McGilchrist and Trenbath 1971):  $RYT_{ij} = \frac{1}{2} \left( \frac{Y_{i(j)}}{Y_{i(i)}} + \frac{Y_{j(i)}}{Y_{j(j)}} \right)$  for a binary mixture

between genotypes  $i$  and  $j$ , where  $Y_{i(j)}$  is the yield of genotype  $i$  when mixed with genotype  $j$  and  $Y_{i(i)}$  is the yield of this genotype in pure stand. It is possible to introduce the proportion of the components at sowing as described by Wilson (Wilson 1988a). In inter-specific mixture literature, the term “land equivalent ratio” (LER, Willey and Osiru 1972) has been widely used. It is equal to the RYT index (without the  $\frac{1}{2}$  factor) and has been first index proposed to study inter-specific mixtures and is defined as “the relative land area required as sole crops to produce the same yields as intercropping” (Mead and Willey 1980).

These indices are informative on the mixtures performances in comparison with their expected means, however another index can provide complementary information on the intensity of interaction occurring within mixture. The “Aggressivity” (or Aggressiveness) is informative on the components interactions based on the null hypothesis that “the proportional yield increase of genotype  $i$  when mixed with genotype  $j$  compared with its pure stand yield is equal to the proportional yield decrease of  $j$  when mixed with  $i$  in comparison to its pure stand yield” (McGilchrist and Trenbath 1971, Gleeson and McGilchrist 1978, also discussed by Gallais (1970) using differences instead of ratio, or Stutzel and

Aufhammer 1990 for a two-sided compensation). Aggressivity is defined as:  $A_{ij} = \frac{1}{2} \left( \frac{Y_{i(j)}}{Y_{i(i)}} - \frac{Y_{j(i)}}{Y_{j(j)}} \right)$  for a

binary mixture. Aggressivities and 1-RYT have been estimated by Trenbath (1975) for each mixture obtained with four oat genotypes. Aggressivities have been found higher than 1-RYT. It would be interesting to estimate the aggressiveness of a genotype in mixture with another component, using its mean performance in mixture as reference instead of its performance in pure stand.

The change in contribution (CC) has been proposed by Williams and McCarthy (2001) to study the response of each component separately and is defined as “the proportion of the yield attained in mixture divided by the expected proportion from pure stands” (as discussed in section II.2), and for a binary mixture gives:

$$CC_{i(j)} = \left( \frac{Y_{i(j)}}{Y_{i(j)} + Y_{j(i)}} \right) / \left( \frac{p_i Y_{i(i)}}{p_i Y_{i(i)} + p_j Y_{j(j)}} \right) - 1$$

where  $p_i$  is the proportion of genotype  $i$ . This index

offers the additional advantage of being defined for any mixture order and any proportions. Many competition indices have been used (see Weigelt and Jolliffe 2003 for a thorough review) and can be applied to mixture experiments.

### Indices for general and specific effects

In relation with RYT and Aggressivity indices, Gallais (1970) initially proposed to use the sums of the two individual mixture components and the differences between the two components in order to solve the problem of dependencies between the residuals of the two individual components of binary mixtures, (thus having only inter-plot or intra-plot residual respectively). Using the sums of specific effects (Model 9) allows to know if the mixture performance is higher than predicted based on the general effects of its components, and the signs of both specific effects reveal if each component has over- or under-produced in comparison with its mean performance in mixture. Finally, the sign of the difference between the specific effects of both components shows if a component has dominated in the mixture at the expense of the other component performance (as further described by Federer 1993). The dominance parameter is then interesting for understanding interactions between mixture components, but also to characterize a genotype behavior and then select for positive interactivity.

Aggressivity and dominance are indicators of the domination of a given component over the other in mixture and its ability to use the resources unused by the other component. This trait should be taken into account if the stability of the components proportions is wanted or to investigate resource sharing between the components in the line with the Goldberg's framework for competition (1990).

Valentine (1982) proposed a similar modeling of mixing ability to Model 10 but including differences between components (while Gallais (1970) analyzed the sums and the differences by means of two distinct models, arguing that it ensured the independence of residuals between mixture components), and applied it to a partial diallel design on barley (1982):

$$Y_{ij} = \mu + g_i + g_j + s_{ij} + m_i - m_j + r_{ij} \quad (\text{Model 11})$$

where  $Y_{ij}$  is the performance of mixture  $ij$ ,  $2m_i$  is the average difference between the values of genotype  $i$  as producer and the values of the associates of  $i$  in the mixtures comprising  $i$ , and  $2r_{ij}$  represents the particular difference between  $i$  and  $j$  components within  $ij$  mixture (the dominance of  $i$  on  $j$ , with  $r_{ij} = -r_{ji}$ ). The effects of the difference between the general terms  $m_i$  and  $m_j$ , and the  $r_{ij}$  specific effect allow to investigate the direction of the interaction between mixture components (as with the dominance index), and especially determining if the commonly observed compensation (Gallais 1970; Stutzel and Aufhammer 1990) results from dominance of a genotype over another through imbalanced resource sharing and if it is due to a general or a specific effect. Valentine (1982) singularly found that the majority of the interactions between genotypes in his experiment was actually characterized by mutual enhancement (for a panel of 14 varieties of two-rowed spring barley). The advantage of the  $m_i$  parameter over the mean Aggressivity for a given genotype is that it is not related to the pure stand performance of the genotype.



### Plastic modifications indices and trait-based approaches

An index including some trait information has been proposed by Chalbi (1967) to estimate the direction (positive or negative) and the magnitude of plastic modifications in inter-genotypic competition compared to intra-genotypic growing condition. He suggested to use a plastic modification index for mixture analysis, in addition to the analogy with combining ability (but he did not proposed any model for mixing ability), defined as  $\frac{x - x_0}{x_0}$  where  $x$  is the response trait in mixture and  $x_0$  in pure stand. Gallais (1970)

then further proposed a general framework based on both GMA-SMA and Producer-Associate models applied to response variables or to plastic modifications (or the so-called overyielding) at the individual component level.

Fischer (1978) mentioned the importance of spatial arrangement when accounting for inter-genotypic competition and suggested for instance to group genotypes by height for assessment in early breeding stages, in order to reduce the differences in plant height, since this trait is a major character to consider in plant competition. Indeed, trait-based approaches have also been developed for modeling response to inter-genotypic growing conditions. Height differences have been included as covariate in the Producer-Competitor Model, since large differences in height can induce competition for light resource, and it can sometimes be preferable to use a trait value as covariate instead of the effect of the associate genotype as factor. The model including this covariate obtained slightly better results for correcting competition effects than the Producer-Competitor model (Foucteau et al. 2000), advocating for taking into account plant height when designing nursery trials and during the selection process. However, when the objective is not to correct performances for competition but rather to estimate mixing ability this trait-based approach does not offer the advantage of the Producer-Associate model that provides information on how each genotype is affected by the presence of other genotypes as neighbors and how it affects the productivity of its neighbors. Nonetheless, investigating the role of key traits associated to mixing ability may help to improve the understanding of plant to plant interactions and to provide insights for improving mixture design.

A trait-based framework, related to the trait-blind variance-component framework for IGE, has been developed for biologically functional modeling of interactions at the individual level. Considering two individuals, the effect of the trait value of the associated individual on the focal individual value for the same trait is called "*interaction coefficient*"  $\psi$  (see Bijma 2014 for a review), and it determines the correlation between direct genetic effects and indirect genetic effects. More generally, several traits can be included as having indirect genetic effects, along with their pairwise correlations, in the following model:  $p_i = a_i + e_i + \sum_j \Psi p_j$  where  $p_i$  is the vector of phenotypic values of individual  $i$ ,  $a_i$  is the

vector of direct additive genetic effects of this individual,  $e_i$  is the vector of corresponding non-heritable effects, and  $\Psi$  is the square matrix of partial regression coefficients ( $\psi$ ). A note of caution is due in this model regarding feedback that might occur between focal and associated trait values (Moore, Brodie, and Wolf 1997). The variance-component DGE-IGE framework should be used in case of no *a priori* interacting traits for IGE or in absence of measures for these traits.

Finally, two types of traits should be considered as selection criteria: traits to measure for genotypic response to inter-genotypic interactions (shown to be plastic or related to compensations such as yield components) and traits that lead to inter-genotypic effects (or related to resource sharing such as height for light interception). Regarding the first type of traits, Valentine (1982) described three groups of response variables in competition experiments for mixture development, according to the intensity of the correlation between the mixed stands and the pure stands values (Valentine 1982, Powell et al. 1985).

## **5) Choosing spatial arrangement and experimental designs**

Different experimental designs can be used to assess genotypes for their mixing ability, and the spatial arrangements might have an impact on the values of the estimated parameters. Three main factors are considered: the nature of the associated genotype, the spatial arrangement and the density.

### *Design of mixture experiment*

In the previous designs, each genotype from a panel was mixed with other genotypes of the same panel (in a complete diallel design, except in Gleeson and McGilchrist 1978 or Powell et al. 1985 where incomplete designs were used, and in Valentine 1982 who used a partial diallel design) and both genotypes in a mixed stand were simultaneously considered as focus and associate genotypes. In case of measures on individual components, it is also possible to use a common genotype as a tester (Valentine 1982 where a wheat genotype was used as tester with the barley varieties), or a restricted set of genotypes differing from the panel. The use of tester-like designs instead of factorial or diallel designs can be considered regarding the resources and objectives of the experiment. It may be of particular interest if the panel is structured and if groups are used for mixing ability assessment. Similarly, an experiment with varying proportion of binary mixture components can be carried out in order to investigate if the mixture response is linear to the component proportions (Powell et al. 1985), and to help determining optimal proportions for mixture design. (Note that exploring the dizzying space of genotype combinations is already sufficiently puzzling without playing with varying proportions in mixtures.)

### *Type of trials and spatial arrangement*

The type of trials depends on the objectives and resources. When assessing mixing ability of a set of candidate genotypes for mixture, growing mixtures of genotypes in agronomic plots (Figure 4.A) seems to be the most effective design since it corresponds to the targeted growing conditions, and it is the best way to assess agronomic variables (e.g. yield or disease resistance). However, despite the possibility to use incomplete designs, this type of trials requires large space and experimental efforts, especially if it is desired to separate mixture components at harvest to access to individual responses.

In order to save space, the use of nursery alternate rows to mimic actual mixtures can be envisioned

(Mead and Riley 1981 for intercropping experiments), where two (or three) genotypes are sown on pairs (or triplets) of alternate rows respectively to mimic two-way mixtures (Figure 4.B) (or three-way mixtures) and it is representative for heritable traits. This type of trials allows harvesting genotypes separately without requiring any effort for components sorting. At least four (or five) rows are necessary for each mixture, to harvest the two central rows and avoid bordering effects (as in any breeding program) with other genotypes than those of the “mixture”. Attention should be drawn to the fact that the genotypes are no longer sown at random in the plot, and that intra-genotypic interactions are observed at intra-row level, and inter-genotypic interactions at inter-row. For wheat, standard nursery sowing conditions correspond to an inter-row space of 17-20 cm, while seeds on the row are spaced by 3-5 cm. Hence competition on the row is certainly higher than between row. Density should thus be chosen carefully (and adjusted to balance intra-row density and inter-row distance) and distance between plants might be introduced in the model if possible (see section II.3 for scaling parameters).

It is also possible to mix seeds at the intra-row level to account for the difference between intra- and inter-row distances. This should be considered especially in the case of very limited space or seeds (since it requires only a minimum of three consecutive rows per mixture), but the advantage for sorting components is lost.

If the focus is more on general effects at the individual level, the use of single-row plot trial previously described (Figure 3.B) is highly advantageous since it can be handled easily in nursery. It allows screening large panels of genotypes using very restricted trial and amount of seeds. In this type of experimental design, the number of observations for estimating the effects is balanced since each genotype is both seen as Producer and twice more as Associate, except the first and the last rows but this can be solved by bordering the first row of the experiment with the same genotype as the last row and conversely. As for alternate rows, it should be borne in mind that the distances between plants of the same genotype and between plants of different genotypes might be different. Additionally, the row-orientation might be carefully chosen to avoid differences between Associate effects between right and left neighboring (Federer 1993, 1999), as suggested for competition against weeds where different row orientation resulted in differences on PAR and shading effects (Borger, Hashem, and Pathan 2010).

This design is especially interesting at early stages of breeding program, when there are numerous genotypes each with few seeds, and when general effects are a priority compared to specific effects.

When the interest is on interactions at individual plant level, single-plant precision sowing might be considered (Figure 4.C). The neighboring genotypes can be controlled and plants can be labeled at sowing, so that responses of single plants to different neighboring genotypes can be studied on a grid (where the distances can be set equal) using for instance a chessboard-like pattern. Individual planting has been used to develop individual tree mixed models for estimating DGE and IGE effects among trees (Cappa and Cantet 2008). In the case of single-plant alternate sowing (chessboard pattern, Figure 4.C), plants are not immediately neighbored by plants of the same genotype, so intra-genotypic interactions within mixtures are not observed at the lowest distance. This design therefore favors the inter-genotypic interactions, even if intra-genotypic interactions occur on the diagonal dimension of the grid and can be

integrated in the model (Cappa and Cantet 2008). Another option consists in sowing intra-row mixtures and recording responses at plant level when mixture components can be distinguished (Valentine 1982; Baker and Briggs 1984, both for spring barley). Single-plant measures allow to estimate intra-plot variability in mixed stands and in pure stands. Gallais (1970) found that components in mixed stands seemed more stable than in pure stands (for orchard grass binary mixtures at heading).

Griffing (1989) applied the “group genetic model”, related to the IGE (Indirect Genetic Effects) models, to experimental data for testing its validity using mixture experiments. For modeling interactions at the gene level, he used pairwise mixtures between one hybrid and each of its parental line grown as two seeds placed in tubes with limited resources (for different levels of nutrients availability and temperatures). This type of experiment held in highly controlled conditions, is mostly appropriate for investigating more mechanistic questions and studies at the gene level. The findings of this type of study might be validated in actual growing conditions and can be integrated for designing mixture ideotypes and trait-based approaches.



**Figure 4:** Spatial arrangement between plants for binary mixture study

Each color corresponds to a genotype

Optimal density for screening for mixing ability

In mixture development, the aim is not to reduce inter-genotypic competition but to measure it for characterizing genotype responses for inter-genotypic interactions. Therefore growing conditions should be similar to target conditions or should even strengthen interactions between plants. For instance, using higher sowing density might be an interesting option, since competition effects are higher with increasing plant density (Park, Benjamin, and Watkinson 2003). Hence, density might be set taking into account spacing between plants, inter-row distance (e.g. depending on seed-drill or other practical constraints) as discussed hereinabove and targeted crop canopy. The latter is particularly important in small-grain cereals since inter-genotypic interactions can result in plasticity and compensation between plant organs but they are limited in case of very high density. Moreover, Valentine (1982) reported that mixture advantage was higher at low density, possibly due to the occurrence of differences in tillering that were not observable under normal field conditions, while on the contrary the advantage of mixtures regarding disease resistance has been shown to be higher at high density (Valentine 1982). Therefore it might be worth to perform mixing ability screening at two or more densities, to identify the seed rate

that provide the highest mixing effects (Federer 1993). However it is essential to check that these higher interactions are still correlated with the ones expressed in targeted agronomic densities. Otherwise, field management such as resource availability (especially nitrogen level) should as well impact yield elaboration and genotype performances. Thus, growing conditions for mixing ability estimation should depend on mixture objectives. To summarize, the experimental design for screening should be chosen regarding the available information on the species and the panel, the scale of the interaction effects to be observed, the resources for experiment and the type of effects to evaluate (e.g. to decide whether or not to include the pure stands).

All the previous models and experimental designs can be used to assess mixing ability of a panel of cultivars, but they can also be integrated in breeding programs for selecting genotypes for mixture development (Dawson and Goldringer 2012).

### **III. TOWARDS CONSIDERATION OF MIXING ABILITY IN BREEDING PROGRAMS AND THE DEVELOPMENT OF MIXTURES: SYNTHESIS AND DISCUSSION**

Little literature has addressed the issue of breeding methodology for variety mixture development. However, a larger body of literature has investigated breeding for interspecific mixtures, especially for maize-bean associations (Hamblin and Zimmermann 1986; Hill 1996; Zimmermann 1996) and multispecies grassland (Gallais 1977; Julier et al. 2014; Litrico and Violle 2015). Here, the focus is on breeding for annual crops, and especially small grain cereals intra-specific mixtures, but the proposed methods can be adapted to other crops.

The main approach is based on screening and selecting for GPA and GMA, then for SMA and eventually to design and assess mixtures.

#### **1) Preliminary experiments to investigate the relative importance of GMA and SMA effects: three likely situations**

Before designing a breeding program, it is required to first get general information about the relative importance of GMA and SMA effects for panels of a given species (Gallais 1977; Barot et al. 2017) and hence to adjust the program accordingly.

For that, a trial can be carried out to assess mixtures (and pure stands) of a restricted but diverse panel representative of breeder's germplasm. The following main steps can be applied to study mixing ability of the panel:

- (Prerequisite: evaluation of the added value of mixtures, in terms of overyielding, yield stability, quality, associated margin gain in the supply chain,...)
- to test for correlation between mixtures and the mean of their pure stand components

- to test for significant GMA and SMA, estimate their variances and the SMA/GMA variances ratio
- to estimate the correlation between GMA and GPA (pure stand) effects
- to estimate GMA and SMA effects
- to investigate if SMA effects are higher between genetically/phenotypically similar or contrasted genotypes
- to perform a clustering on GMA/SMA estimates, in order to identify the core mixing groups, if any, and identify the best and worst mixing genotypes
- to identify unsuitable genotypes by comparing GMA effects and by comparing the mean SMA of each genotype with the mean SMA of the other genotypes (and also to know if the SMA involving each genotype vary or not depending on the other genotype with which it is associated).

These analyses would allow identifying three main cases:

- case 1: GMA is highly correlated to GPA and there is no SMA: the panel is composed of poorly interacting genotypes,
- case 2: GMA is moderately correlated to GPA and only limited SMA effect is observed: the panel is composed of stable interacting genotypes
- case 3: SMA is relatively high compared to GMA: the panel comprises specifically interacting genotypes.

Nevertheless, the analyses may lead to different cases depending on the traits considered.

## **2) Objectives for breeding**

Taking into account the available resources for the program and based on the previously identified cases, it should be decided whether the objective is i) to develop a pool of multi-purpose varieties that could be used both in pure stands and in mixed stands, using a common breeding program with little or substantial adaptations (cases 1 or 2 respectively); or ii) to develop mixtures by means of a specific breeding program accounting for important SMA (case 3).

The breeding goals will therefore be dependent of both market constraints and the previously described genetic architecture of GMA/SMA:

- Targeted mixture market: The developed varieties could be marketed as pure stands that can be further assembled by farmers according to their specific requirements (cases 1 or 2), or in already designed and “ready to sow” mixtures that can be designed to respond to different types of environmental conditions or end use (cases 1, 2 or 3). The latter allows for enhancing SMA effects, or also enhancing interesting genotypes that might not be suitable for pure stands due to eliminatory default but provide particular advantage otherwise.
- Targeted mixture complexity: Breeders might also reflect on target mixture order, considering that in case 3 a limited number of genotypes (three or four) should be used in order to avoid

dilution of SMA effects, whereas higher order mixtures can be developed in cases 1 and 2. Four and five-way mixtures have been proposed to be an optimum for enhanced mixture effects (especially for reduction of disease development) and practical implications for farmers.

- Targeted mixture performance: As already shown (Gallandt et al. 2001; Kiær, Skovgaard, and Østergaard 2009; Borg et al. 2018; Reiss and Drinkwater 2018), it is unlikely that mixtures of wheat frequently out-perform their best components by providing transgressive overyielding. Efforts should be focused on regular overyielding if achievable and mainly on gain in yield stability or other advantages of mixtures such as enhanced foliar disease resistance as proposed by Jensen (1988).
- Targeted environment: Reflection on targeted environment is also important, since it has been suggested that mixtures are particularly interesting in stressing conditions (Costanzo and Bàrberi 2014) and as the use of inputs tends to decrease, mixture breeding might be considered for low input and organic systems.

### **3) Constitution of the panel**

The choice of the panel for selection programs depends on whether the targeted genotypes should be multipurpose or specifically developed for mixtures, the first being required to provide sufficient productivity in pure stand. It also depends on whether or not the set of genotypes of the panel is structured, especially in case 3 since this structure should be taken into account for predicting SMA effects. Structure can be found based on genetic distances between genotypes and/or on phenotypic distances, including traits usually of low importance for pure stand performance but that might be important for mixture development (e.g. tillering capacity).

In case 3, the panel should provide appropriate diversity to reveal high SMA (whether associated with contrasted or similar genotypes).

Currently, there is no knowledge on which type of genotype is most suitable for starting specific breeding programs for mixture development, and the magnitude of response to selection for mixing ability is not known. The impact on mixing ability of past and ongoing selection for pure stand varieties has not been documented. However, selection for ideotypes as described by Donald (1968), by promoting varieties adapted to high density sowing with erected growth habit, might have reduced the ability of plants to interact with each other. Powell et al (1985) assessed mixing abilities of genotypes produced by single seed descent to usual cultivars in order to evaluate genotypes produced without conscious selection and found significant competitive interactions.

### **4) Screening for mixing ability and choosing the crosses**

In order to identify the parents to use for first crosses, the panel should be screened for mixing ability. At this early stage of a breeding program, the screening can be realized using single-row experimental

design (associated to three-row design if it is also necessary to assess the pure stands), and applying the Producer-Associate model. The screening of the panel can also be used to search for structure on phenotypic traits (on single-row or three-row designs) or on mixing ability parameters (Pr and As effects).

The parents for crosses might be chosen on Pr and As effects so that in case 1, genotypes with high performances in pure stands and in single-row plot trials are required. In cases 2 and 3, if Pr and As effects are uncorrelated or positively correlated, it is preferable to use genotypes showing both positive Pr and As effects; if these effects are negatively correlated, it might be interesting to choose genotypes showing a good compromise between Pr and As effects (e.g. with high Pr effect and neutral As effect, or with neutral Pr effect and high As effect,...). The relative importance of G, Pr and As should also be considered regarding the objective: i) to select genotypes for their ability to positively interact with each other, allowing for complementarity effects, or ii) to select genotypes which are indifferent to the presence of different associate genotypes but are able to take advantage of possible unused resources by their neighbors.

### **5) Selecting for mixing ability: three main strategies**

In the early stages of breeding schemes, selection for mixing ability can be performed in single-row plot trials on additive Producer and Associate effects, since the number of candidates is high and this experimental design requires less space and seeds. However, it does not allow to assess specific effects because it is preferable to better assess Producer and Associate effects using different randomizations for screening on general effects, than to introduce replications to estimate specific effects at this stage (high number of genotypes).

In contrast, diallel trials and higher order mixture assessment should be performed in later stages, when the number of genotypes has been reduced (Hill 1996), and when it becomes more feasible to select for specific effects if appropriate. Experimental designs must be optimized regarding the genetic structure of mixing ability parameters, the available resources and selection objectives. It is possible to include or exclude pure stands, to introduce higher order mixtures, to determine the best number of different associates and observations per genotype, to optimize the diallel design (random, nested, topcross, factorial, ... as discussed by Zhao et al. (2015) for wheat combining ability).

In case 1, the focus might remain on GPA effect and a limited number of mixing conditions might be included at later stages. First, selection should be performed in pure stand and then an alternate row design with a tester can be included to screen the promising candidates for mixing ability. Measures can be recorded on candidate genotypes only, skipping measures on testers. The tester could also be a mixture itself. If necessary, the assessment of the best genotypes with a few testers in alternate row designs or the assessment of a few mixtures per genotype among the best candidates in late stages can be carried out.

In case 2, the focus is on individual components for mixing conditions. First, selection should be performed in single-row plots for Pr and As effects; second the pure stands should be assessed when the number of genotypes has been reduced. Then, when the selected lines are fixed enough, they should



be evaluated in mixture with a few testers (which can also be mixtures, especially if the final purpose is to develop higher order mixtures), or with each other in incomplete diallel design which might be optimized. Then, the candidates can be mixed in higher order mixtures according to the targeted mixture order. It is also possible to grow binary mixtures and to sort the individual components at harvest to better characterize individual responses, but this should be done in late steps since it increases the duration of harvest.

Another strategy for case 2 could be to use bulk selection in order to favor inter-genotypic interactions, especially if the GMA is less correlated with GPA or if IGE is strongly negatively correlated with DGE. This allows to select plants that have co-evolved in order to take advantage of their reciprocal improvement, under the assumption that it would have favored niche differentiation between genotypes (Hill 1996). It has already been shown that after several generations of evolution in mixture, mixture components can display higher complementarity effects (Zupping-Dingley et al. 2014). Thus, group selection plays on both DGE and IGE (Griffing 1967). It is also true with family selection.

This allows to screen both for Producer and Associate effects (the total breeding value of the genotypes, as described above according to Bijma (2014)). Bijma (2014) highlighted the possibility to obtain higher heritable variance than additive genetic variance due to the fact that the total breeding values include possibly heritable IGE in addition to DGE. This arises from characteristics that cannot be observed at individual level but at group level, the so-called “emergent traits”.

Finally, if it is decided to develop several genotypes that might be used as mixture components, it should be ensured that they allow to design mixtures comprising diversified values (based on trait variance as suggested by Litrico and Violle (2015)) for certain traits to combine for mixture design (according to assembly rules).

In case 3, the breeding scheme requires more adaptation since it is desirable to use complementarity groups in order to capture part of SMA into GMA.

In this regard, the search for complementarity groups might be based on traits (such as plant height, earliness, or other traits of interest for mixtures) measured on pure stands at early stages or on genetic distances, but above all on GMA/SMA structure. Effectively, any genetic group must confirm its interest through high inter-group mixing performance. If the genotypes are structured, ideally into two groups, reciprocal recurrent selection can be conducted. At this stage, it is possible to identify a tester per group. First, all genotypes can be evaluated with each tester using alternate rows or intra-row mixtures with the tester, or in a single-row plot trial structured according to the complementarity groups (especially in case of more than two groups). Second, genotypes can be evaluated in mixtures i) by mixing each genotype with a mixture of testers, then ii) by growing genotypes mixed with each other according to the groups to identify the best group combinations, and iii) finally possibly by mixing each genotype with each other for these top group combinations in order to identify the best genotypes combinations. Steps ii) and iii) allow to select on SMA effects at the level of pairs of groups or pairs of genotypes. An additional step consisting in growing mixtures and separating the components at harvest (or growing genotypes in alternate rows) might be realized to further characterize genotypes for GMA and SMA at individual level.

This would allow to select genotypes on GMA,  $SMA_{i(*)}$  and  $SMA_{*(i)}$  effects, and on the variance of  $SMA_{i(*)}$  and  $SMA_{*(i)}$  effects.

To make the most of SMA effects, this approach might be coupled with prediction of unobserved mixtures using GMA-SMA mixed models with genetic or phenotypic distance matrices to predict unobserved SMA effects. It is also advisable to ensure that SMA is stable among targeted growing conditions and to investigate if it persists in higher order mixtures.

In case 2 and especially in case 3, the breeding schemes require growing mixtures (from rather early stages in case 3), so recording measures on pure stands in later stages can be dispensed for sake of saving experimental resources.

Using testers allows testing the genotypes with a common reference, while in incomplete diallel design they are tested with different subsets of genotypes (but with a rather high number of genotypes). The testers should be chosen for their moderate Associate effect (to avoid masking the Producer effects of the tested genotypes, but to allow differences to be observed) (Hill 1996). This is especially important at early stages of the selection scheme, since at later stages genotypes with the best GMA can be used as testers (Gizlice et al. 1989), particularly if they are good candidates for mixture development (and in absence of SMA). Valentine (1982) used a spring wheat tester to assess a set of spring barley varieties, in order to have a common lower competitor for each variety, but found no gain of using it except a slight advantage for traits showing low or no association between mixtures and means of pure stands. A genotype that shows a defect impeding its registration as pure stand variety but nonetheless offering other significant advantages, could be valuable in mixtures. In that case, it should be used as tester in the breeding program.

## **6) Selection criteria**

The inclusion of statistical parameters of mixing ability (in trait-blind approach, Barot et al. 2017) such as GMA (and  $SMA_i$ , if applicable), Pr and As effects in a selection index might result in an improvement in mixing ability, especially in case of negative correlation among them. Using biological traits (trait-based approach) that are associated to mixing ability is also a promising approach, especially for indirect selection, but this requires to identify beforehand desirable traits for mixing ability. The plant traits values used in the experiments should also be in line with the targeted mixture ideotype, and might include important traits for mixing conditions that might not be usually considered for pure stand breeding (plant height, growth habit, tillering capacity, traits related to resource absorption such as root system architecture and/or plasticity or even intraspecific recognition,...). For instance, Spitters (1979) related mixing ability with differences in juvenile growth and Valentine (1982) found that the best Producer of its panel had an erect growth habit, while Powell et al. (1985) found no clear pattern for this trait. Gallais (1977) proposed to take into account traits related to plant photosynthetic activity in low light intensity, and hypothesized that high ability for this trait might be associated to high Producer effect. In contrast, other traits required in pure stand might be omitted for few genotypes in mixed stand, when

compensatory effects are expected, such as lodging resistance (Julier et al. 2014) or diseases resistances (Finckh et al. 2000). Traits should be chosen regarding the targeted environment and the interaction relationships to be favored in mixtures (in line with the ideotypes for mixtures), according to their potential to improve mixing ability, to the available insights on their genetic determinism, and to the feasibility of the screening (e.g. root system).

Valentine (1982) divided the measured characters within three groups regarding the degree of association between mixture and monoculture abilities (GMA and GPA) and suggested that traits deciphering high degree of association might be used for selecting on F2 generation, while the other should be used in later selection cycles. However, so far no selection response for mixing ability has been reported in crop literature. In cases 1 and 2, the genotypes displaying the highest GMA should be selected, whereas in case 3, it might be interesting to also select genotypes composing the best mixtures.

In addition to mixing ability, multidimensional approaches might be used for screening on a larger set of characteristics and for selection, by possibly integrating ecosystem services for instance. Finally, the use of marker assisted selection should speed up the screening especially for traits that are more complicated to measure.

## **7) Selection conditions**

Since GMA and SMA are related to the panel and to the environment (location, management, year), the growing conditions for mixing ability assessment and selection should be chosen in accordance with the targeted cropping system. This is particularly important for sowing density which should be conformed to the farmers' usual density, and should neither be overly important (when screening) for tillering plasticity to possibly occur, nor too low so that plants can interact with each other. Concerning management, Newton et al. (2017) have shown that wheat variety mixtures were overall correlated with the mean of their corresponding components performances whatever the growing conditions (conventional, low-input or organic), but they found exceptions. On the contrary, Gallandt et al (2001) studied GMA and SMA in numerous environments and found interaction with the evaluation site, so stability should be evaluated, especially for SMA enhancement objectives (case 3). Thus, the growing conditions for selection might be similar to the targeted farmers' conditions.

## **8) Mixture design, testing and registration**

To develop optimized mixtures, components should be associated considering assembly rules (Barot et al. 2017; Lazzaro et al 2017, Borg et al. 2018) for critical traits (disease resistances, maturity, earliness, ...) and regarding objectives (productivity, disease resistances, quality, ...). For high order mixture development, a convenient approach consists in assembling interesting binary mixtures (Knott and Mundt 1990; Lopez and Mundt 2000; Mille et al. 2006; Dawson and Goldringer 2012). Proportions can be optimized and this might require a dedicated trial if necessary, this may be mostly important if

components displaying high differences in productivity are assembled or if selection effects have been evidenced. Indeed, the most productive genotypes or the most adapted to growing conditions might be in higher frequency at harvest than at sowing.

On the contrary to previously designed mixtures, the development of a pool of potential mixture components offers more possibilities to farmers for designing their own mixtures to their specific local conditions in a tailored fashion (Barot et al. 2017). Nevertheless, in the case of designed mixtures development, farmers have the possibility to add supplementary components.

Mixtures can be evaluated in the regular networks for testing trials, but the reference genotypes for mixture assessment might include appropriate mixtures. However testing individual components requires evaluating each of them in mixtures with common control genotypes. Components or mixture testing should match with targeted growing conditions and mixture order.

In case of the development of different mixtures designed to meet particular objectives (early or late mixtures, adapted to low input or organic farming systems, ...), the testing might be realized on farm, in networks offering the opportunity to evaluate mixtures in several environments according to the targeted typology. This might be coupled with participatory ideotyping to ensure adequacy between designed mixtures and farmers' requirements (Dawson and Goldringer 2012; Barot et al. 2017).

The registration of mixtures or of varieties adapted to mixing conditions may require adaptation of the regulatory framework. Mixture testing for registration requires adapting DUS (Distinct, Uniform, Stable) criteria for registration since in mixture the uniformity criteria should hardly be met. It seems also conceivable to slacken the uniformity criteria for individual mixture components registration (after having tested the DUS of the components and the VCUS (Value for Cultivation, Use and Sustainability) of the mixture) since the end varietal type is a mixture either way, allowing to slightly reduce the number of self-fertilization cycles. The development of multipurpose varieties on the contrary should not require any changes for registration, except adding a label mentioning their suitability for mixtures; individual components for mixture development should be registered under a special variety type for mixture purpose that remains to be created.

## **9) Seed multiplication and marketing**

Seed multiplication of mixtures and components for mixed stands must be realized by producing seeds of individual components in parallel (and seeds of mixtures components are mixed only prior to marketing) in order to ensure maintenance of mixture components proportions. This increases the number of base seeds to maintain, but it can be in a limited extent if several mixtures share common components.

For marketing, the two previously described options - i) designed mixtures or ii) a pool of individual components to assemble - are conceivable, according to the mixing ability genetic structure, the breeders' objectives and the farmers' demands. Option i) should respond to farmers' demand for mixtures designed for a particular type of environment, while option ii) might respond to farmers' demand

for designing their own mixture based on their specific requirements. Other marketing scenario could be conceived but they will not be detailed here.

Breeders might also be interested in mixture as a mean to enhance genotypes that does not fit pure stand requirements but nonetheless present valuable advantages under mixed stand. Furthermore, the breeding of varieties adapted to mixing growing conditions should lead to more diversity among varietal offer.

#### **10) Mixture development and adoption by farmers**

Practical implications for farmers and the concern of acceptance by other stakeholders in the food supply chain should both be considered since they can lead to barriers in the adoption of mixtures or even to lock-in situations (Vanloqueren and Baret 2008). On the contrary, the Danish example shows how an evolution in the regulation context has allowed to register and sell variety mixtures of spring barley in Denmark since 1979 (Munk 1997), however with mitigate results of mixtures on the market (Labarthe et al., in prep). The mixtures are only requested to respect the main assembly rules supported in the literature, i.e. that all components present high yields, low susceptibility to diseases, and uniformity in maturity and straw height.

However, it has been shown that other criteria should be considered for mixtures design in order to optimize the assembly of components (Barot et al. 2017; Lazzaro et al 2017, Newton, Guy, and Preedy 2017, Borg et al. 2018).

A remaining question from farmers regarding mixtures lies in their management since the proportion of each component at sowing can be controlled but the proportions at harvest are unlikely to be maintained. Finckh and Mundt (1992) have estimated selection effects and suggested that mixtures of diverse components regarding disease resistance for instance might undergo more changes in frequencies over time due to compensations between components and should require more frequent remixing, while non diverse mixtures might be more stable in this regard but should exhibit less disease development reduction.

#### **CONCLUSION**

Variety mixtures have recently known a renewed interest due to their potential for stabilizing production and for practical interest for farmers. Thus, the part of the wheat area dedicated to variety mixture has strongly increased over the last few years (Perronne et al. 2017). However, the identification of genotypes adapted to this practice is still facing methodological challenges. So far, the assessment of mixing ability was performed using complete diallel designs, but recent developments allow now for assessing a high number of genotypes, a mandatory requirement for any breeding scheme. Indeed, the use of mixed models for GMA-SMA assessment allows the use of incomplete designs as well as non-

binary mixtures, and had led to new modeling of specific mixing ability to take into account plant neighboring probabilities (Forst et al, submitted). The IGE framework also allows to integrate plant distances (Cappa and Cantet 2008) and to access Associate effects (Bijma 2014), by using responses on individual components of mixtures. The GMA-SMA and IGE models rely on the convenient variance-component framework and can be further adapted to integrate genetic distances. A smart design based on single-row plot experimental design (Goldringer, Brabant, and Kempton 1994) has been developed for screening large panels for mixing ability using Producer-Associate model (Gallais 1970) which is similar to the IGE model. On the contrary, the GMA-SMA models are more relevant for the prediction of mixture performances (Lopez and Mundt 2000; Mille et al. 2006). These approaches and models might be adapted to inter-specific mixtures.

The experimental designs can be optimized regarding the objectives. For instance, pure stands can be integrated in the design (Forst et al, submitted), and either included in the analysis as a specific mixture of a genotype with itself or excluded for mixing ability assessment if the focus is on mixture performances only regardless of the pure stand performances.

These experimental designs and statistical methods can be further integrated in breeding programs for mixture development. A preliminary experiment using incomplete design of binary mixtures should be required to characterize the genetic structure of mixing ability for a panel. Hence, if the mixture performance is highly correlated to the pure stand performances, multipurpose varieties can be developed without requiring much adaptation of breeding scheme for including evaluation in mixture. In the case of low correlation between GMA and pure stand performance and with low to moderated SMA, it is necessary to develop individual components dedicated to a use in mixture. In this case, breeding program should be adapted to integrate single-row trials in early stages for assessing Producer and Associate effects and later mixture experiment. Finally, if SMA is important, efforts should be made to search for panel structuration in complementarity groups. This case requires more evaluation of the genotypes in mixture and mixture development to enhance specific effects using GMA-SMA models.

A higher understanding of plant to plant interactions within mixture may rely on trait studies which call for phenotyping efforts, and may help defining assembly rules for mixture design (Borg et al. 2018). In a first instance, the analysis of components frequencies might provide information on complementarity and selection effects without requiring intensive phenotyping, as well as using other competition indices for understanding mixture behavior.

The development of variety mixtures might also be associated with changes from operators of the whole sector from breeding and variety registration to food processors, including farmers who are currently expressing a high demand for references on mixtures for designing variety mixtures (Barot et al. 2017).

## LITERATURE CITED

- Altieri, M. A. 1999. "The Ecological Role of Biodiversity in Agroecosystems." *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74 (1-3): 19-31. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00028-6](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00028-6).
- Azais, J. M. 1987. "Designs of Experiments for Studying Intergenotypic Competition." *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 49 (3): 334-45.
- Baker, R. J., and K. G. Briggs. 1984. "Comparison of Grain Yield of Uniblends and Biblends of 10 Spring Barley Cultivars." *Crop Science* 24 (1): 85. <https://doi.org/10.2135/cropsci1984.0011183X002400010019x>.
- Barot, S., V. Allard, A. Cantarel, J. Enjalbert, A. Gauffreteau, I. Goldringer, J.-C. Lata, X. Le Roux, A. Niboyet, and E. Porcher. 2017. "Designing Mixtures of Varieties for Multifunctional Agriculture with the Help of Ecology. A Review." *Agronomy for Sustainable Development* 37 (2): 13. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0418-x>.
- Bijma, P. 2014. "The Quantitative Genetics of Indirect Genetic Effects: A Selective Review of Modelling Issues." *Heredity*, 112 (1): 61-69. <https://doi.org/10.1038/hdy.2013.15>.
- Borger, C. P. D., A. Hashem, and S. Pathan. 2010. "Manipulating Crop Row Orientation to Suppress Weeds and Increase Crop Yield." *Weed Science* 58 (2): 174-78. <https://doi.org/10.1614/WS-09-094.1>.
- Borg, J., L. P. Kiær, C. Lecarpentier, I. Goldringer, A. Gauffreteau, S. Saint-Jean, S. Barot, and J. Enjalbert. 2018. "Unfolding the Potential of Wheat Cultivar Mixtures: A Meta-Analysis Perspective and Identification of Knowledge Gaps." *Field Crops Research*, 221: 298-313. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.09.006>.
- Brabant, P., A. Morin, E. Picard, and M.-N. Mistou. 1989. "Comparaison de 3 dispositifs expérimentaux utilisés pour estimer le rendement chez le blé tendre d'hiver (*Triticum aestivum* L.). Conséquence pour la sélection précoce." *Agronomie* 9 (10): 949-55.
- Brooker, R. W., A. J. Karley, A. C. Newton, R. J. Pakeman, and C. Schöb. 2016. "Facilitation and Sustainable Agriculture: A Mechanistic Approach to Reconciling Crop Production and Conservation." *Functional Ecology* 30 (1): 98-107. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12496>.
- Callaway, M. B. 1992. "A Compendium of Crop Varietal Tolerance to Weeds." *American Journal of Alternative Agriculture* 7 (4): 169-80. <https://doi.org/10.1017/S088918930000477X>.
- Cappa, E. P., and R. J. C. Cantet. 2008. "Direct and Competition Additive Effects in Tree Breeding: Bayesian Estimation From an Individual Tree Mixed Model." *Silvae Genetica* 57 (1-6): 45-56. <https://doi.org/10.1515/sg-2008-0008>.
- Cardinale, B. J., K. Gross, K. Fritschie, P. Flombaum, J. W. Fox, C. Rixen, J. van Ruijven, P. B. Reich, M. Scherer-Lorenzen, and B. J. Wilsey. 2013. "Biodiversity Simultaneously Enhances the Production and Stability of Community Biomass, but the Effects Are Independent." *Ecology* 94 (8): 1697-1707. <https://doi.org/10.1890/12-1334.1>.
- Chalbi, N. 1967. "La compétition entre génotypes et ses effets sur les caractères quantitatifs de la Luzerne." *Annales d'Amélioration des Plantes* 17 (1): 67-82.

- Costanzo, A., and P. Barberi. 2014. "Functional Agrobiodiversity and Agroecosystem Services in Sustainable Wheat Production. A Review." *Agronomy for Sustainable Development* 34 (2): 327-48. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0178-1>.
- Creissen, H.E, T. H. Jorgensen, and J. K. M. Brown. 2016. "Increased Yield Stability of Field-Grown Winter Barley (*Hordeum Vulgare L.*) Varietal Mixtures through Ecological Processes." *Crop Protection* 85: 1-8.
- Dawson, J. C., and I. Goldringer. 2012. "Breeding for Genetically Diverse Populations: Variety Mixtures and Evolutionary Populations." *Organic Crop Breeding*, 77-98.
- Donald, C. M. 1968. "The Breeding of Crop Ideotypes." *Euphytica* 17 (3): 385-403. <https://doi.org/10.1007/BF00056241>.
- Döring, T. F., P. Annicchiarico, S. Clarke, Z. Haigh, H. E. Jones, H. Pearce, J. Snape, J. Zhan, and M. S. Wolfe. 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 (November): 235-45. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.08.009>.
- Faraji, Z. 2011. "Wheat Cultivar Blends: A Step Forward to Sustainable Agriculture." *African Journal of Agricultural Research* 6 (33): 6780-89. <https://doi.org/10.5897/AJARX11.047>.
- Federer, W. T. 1979. "Statistical Designs and Response Models for Mixtures of Cultivars." *Agronomy Journal* 71 (5): 701. <https://doi.org/10.2134/agronj1979.00021962007100050003x>.
- . 1993. *Statistical Design and Analysis for Intercropping Experiments: Volume 1: Two Crops*. Springer Science & Business Media.
- . 1999. *Statistical Design and Analysis for Intercropping Experiments: Volume 2, Three Or More Crops*. Springer Science & Business Media.
- Federer, W. T., J. C. Connigale, J. N. Rutger, and A. Wijesinha. 1982. "Statistical Analyses of Yields from Uniblends and Biblends of Eight Dry Bean Cultivars." *Crop Science* 22 (1): 111. <https://doi.org/10.2135/cropsci1982.0011183X002200010026x>.
- Finckh, M. R., and C. C. Mundt. 1992. "Stripe Rust, Yield, and Plant Competition in Wheat Cultivar Mixtures." *Phytopathology* 82 (9): 905-13.
- Finckh, M.R., E.S. Gacek, H. Goyeau, C. Lannou, U. Merz, C. C. Mundt, L. Munk, et al. 2000. "Cereal Variety and Species Mixtures in Practice with Emphasis on Disease Resistance." *Agronomie, ARINRA-AGRO*, 20 (7): 813-37. <https://doi.org/10.1051/agro:2000177>.
- Fischer, R. A. 1978. "Are Your Results Confounded by Intergenotypic Competition?" <https://publications.csiro.au/rpr/pub?list=BRO&pid=procite:82bc2a68-e0cb-49ab-a399-b731438a377c>.
- Forst, E., J. Enjalbert, V. Allard, C. Ambroise, I. Krissaane, T. Mary-Huard, S. Robin and I. Goldringer. "A generalized statistical framework to assess mixing ability from incomplete mixing designs using binary or higher order variety mixtures and application to wheat." *Submitted*.
- Foucteau, V., P. Brabant, H. Monod, O. David, and I. Goldringer. 2000. "Correction Models for



Intergenotypic Competition in Winter Wheat." *Agronomie* 20 (8): 943-53. <https://doi.org/10.1051/agro:2000170>.

Gallais, A. 1970. "Modèle pour l'analyse des relations d'associations binaires." *Biométrie-Praximétrie* XI (2-3): 51-80.

———. 1977. "Possibilités de sélection en vue des associations à deux constituants." *Le Sélectionneur Français* 24: 41-44.

Gallandt, E. R., S. M. Dofing, P. E. Reisenauer, and E. Donaldson. 2001. "Diallel Analysis of Cultivar Mixtures in Winter Wheat." *Crop Science* 41 (3): 792-96. <https://doi.org/10.2135/cropsci2001.413792x>.

Gardner, C. O., and S. A. Eberhart. 1966. "Analysis and Interpretation of the Variety Cross Diallel and Related Populations." *Biometrics* 22 (3): 439-52. <https://doi.org/10.2307/2528181>.

Gizlice, Z., T. E. Carter, J. W. Burton, and T. H. Emigh. 1989. "Partitioning of Blending Ability Using Two-Way Blends and Component Lines of Soybean." *Crop Science* 29 (4): 885. <https://doi.org/10.2135/cropsci1989.0011183X002900040008x>.

Gleeson, A. C., and C. A. McGilchrist. 1978. "Analysis of Plant Competition Data from an Incomplete Mixture Diallel Experiment." *The Journal of Agricultural Science* 91 (2): 419-26. <https://doi.org/10.1017/S0021859600046517>.

Goldberg, D. E. 1990. "Components of Resource Competition in Plant Communities." *Components of Resource Competition in Plant Communities*, 27-49.

Goldberg, D. E., and P. A. Werner. 1983. "Equivalence of Competitors in Plant Communities: A Null Hypothesis and a Field Experimental Approach." *American Journal of Botany* 70 (7): 1098-1104. <https://doi.org/10.2307/2442821>.

Goldberg, D. E., and K. Landa. 1991. "Competitive Effect and Response: Hierarchies and Correlated Traits in the Early Stages of Competition." *Journal of Ecology* 79 (4): 1013-30. <https://doi.org/10.2307/2261095>.

Goldringer, I., P. Brabant, and R.A. Kempton. 1994. "Adjustment for Competition between Genotypes in Single-Row-Plot Trials of Winter-Wheat (*Triticum Aestivum*)." *Plant Breeding* 112 (4): 294-300. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1994.tb00687.x>.

Griffing, B. 1956. "Concept of General and Specific Combining Ability in Relation to Diallel Crossing Systems," 463-93.

———. 1967. "Selection in Reference to Biological Groups I. Individual and Group Selection Applied to Populations of Unordered Groups." *Australian Journal of Biological Sciences* 20 (1): 127-40.

———. 1981. "A Theory of Natural Selection Incorporating Interaction among Individuals. I. The Modeling Process." *Journal of Theoretical Biology* 89 (4): 635-58. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(81\)90033-3](https://doi.org/10.1016/0022-5193(81)90033-3).

———. 1989. "Genetic Analysis of Plant Mixtures." *Genetics* 122 (4): 943-56.

Hamblin, John, and Maria Jose de O. Zimmermann. 1986. "Breeding Common Bean for Yield in Mixtures." In *Plant Breeding Reviews*, edited by Jules Janick, 245-72. John Wiley & Sons, Inc.

<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/9781118061015.ch8/summary>.

Hanson, W. D., C. A. Brim, and K. Hinson. 1961. "Design and Analysis of Competition Studies with an Application to Field Plot Competition in the Soybean." *Crop Science* 1 (4): 255-58.

Hill, J. 1996. "Breeding Components for Mixture Performance." *Euphytica* 92 (1-2): 135-38. <https://doi.org/10.1007/BF00022838>.

Jacob, C. E., E. N. Johnson, M. F. Dyck, and C. J. Willenborg. 2016. "Evaluating the Competitive Ability of Semileafless Field Pea Cultivars." *Weed Science* 64 (1): 137-45. <https://doi.org/10.1614/WS-D-15-00113.1>.

Jensen, N. F. 1988. "Plant Breeding Methodology." *Plant Breeding Methodology*. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19891676505>.

Jensen, N. F., and W. T. Federer. 1964. "Adjacent Row Competition in Wheat." *Crop Science* 4 (6): 641-45. <https://doi.org/10.2135/cropsci1964.0011183X000400060027x>.

———. 1965. "Competing Ability in Wheat." *Crop Science* 5 (5): 449-52.

Julier, B., G. Louarn, F. Gastal, F. Surault, J. P. Sampoux, A. Maamouri, and C. Fernandez. 2014. "Les associations graminées - légumineuses prairiales. Comment sélectionner des variétés pour accroître leur productivité et faciliter leur conduite?" *Innovations Agronomiques* (40), 61-72. (2014). <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=LV2016029360>.

Katsileros, D. A., S. Hadasch, H. P. Piepho, and G. N. Skaracis. 2017. "Evaluating the Competitive Ability of Durum Wheat Varieties." *Agronomy Journal* 109 (6): 2606-12. <https://doi.org/10.2134/agronj2017.02.0103>.

Kaut, A. H. E. E., H. E. Mason, A. Navabi, J. T. O'Donovan, and D. Spaner. 2009. "Performance and Stability of Performance of Spring Wheat Variety Mixtures in Organic and Conventional Management Systems in Western Canada." *Journal of Agricultural Science* 147 (2): 141-53.

Kempton, R. A. 1982. "Adjustment for Competition between Varieties in Plant Breeding Trials." *The Journal of Agricultural Science* 98 (3): 599-611. <https://doi.org/10.1017/S0021859600054381>.

Kiær, L. P., I. M. Skovgaard, and H. Østergaard. 2009. "Grain Yield Increase in Cereal Variety Mixtures: A Meta-Analysis of Field Trials." *Field Crops Research* 114 (3): 361-73. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.09.006>.

Knott, E. A., and C. C. Mundt. 1990. "Mixing Ability Analysis of Wheat Cultivar Mixtures under Diseased and Nondiseased Conditions." *Theoretical and Applied Genetics* 80 (3): 313-20. <https://doi.org/10.1007/BF00210065>.

Lammerts van Bueren, E. T., P. C. Struik, and E. Jacobsen. 2002. "Ecological Concepts in Organic Farming and Their Consequences for an Organic Crop Ideotype." *NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences* 50 (1): 1-26. [https://doi.org/10.1016/S1573-5214\(02\)80001-X](https://doi.org/10.1016/S1573-5214(02)80001-X).

Lazzaro, M., A. Costanzo, and P. Bàrberi. 2017. "Single vs Multiple Agroecosystem Services Provided by Common Wheat Cultivar Mixtures: Weed Suppression, Grain Yield and Quality." *Field Crops*

*Research*, October. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.10.006>.

Lemerle, D., A. Smith, B. Verbeek, E. Koetz, P. Lockley, and P. Martin. 2006. "Incremental Crop Tolerance to Weeds: A Measure for Selecting Competitive Ability in Australian Wheats." *Euphytica* 149 (1-2): 85-95. <https://doi.org/10.1007/s10681-005-9056-5>.

Lemerle, D., D. J. Lockett, P. Lockley, E. Koetz, and H. Wu. 2014. "Competitive Ability of Australian Canola (*Brassica Napus*) Genotypes for Weed Management." *Crop and Pasture Science* 65 (12): 1300-1310. <https://doi.org/10.1071/CP14125>.

Litrico, I., and C. Violle. 2015. "Diversity in Plant Breeding: A New Conceptual Framework." *Trends in Plant Science* 20 (10): 604-13. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.07.007>.

Lopez, C. G, and C. C Mundt. 2000. "Using Mixing Ability Analysis from Two-Way Cultivar Mixtures to Predict the Performance of Cultivars in Complex Mixtures." *Field Crops Research* 68 (2): 121-32. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(00\)00114-3](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(00)00114-3).

Loreau, M., and A. Hector. 2001. "Partitioning Selection and Complementarity in Biodiversity Experiments." *Nature* 412 (6842): 72-76. <https://doi.org/10.1038/35083573>.

Malézieux, E., Y. Crozat, C. Dupraz, M. Laurans, D. Makowski, H. Ozier-Lafontaine, B. Rapidel, S. De Tourdonnet, and M. Valantin-Morison. 2009. "Mixing Plant Species in Cropping Systems: Concepts, Tools and Models. A Review." *Agronomy for Sustainable Development* 29 (1): 43-62. <https://doi.org/10.1051/agro:2007057>.

McGilchrist, C. A. 1965. "Analysis of Competition Experiments." *Biometrics* 21 (4): 975-85. <https://doi.org/10.2307/2528258>.

McGilchrist, C. A., and B. R. Trenbath. 1971. "A Revised Analysis of Plant Competition Experiments." *Biometrics* 27 (3): 659-71. <https://doi.org/10.2307/2528603>.

Mead, R., and R. W. Willey. 1980. "The Concept of a 'Land Equivalent Ratio' and Advantages in Yields from Intercropping." *Experimental Agriculture* 16 (3): 217-28. <https://doi.org/10.1017/S0014479700010978>.

———. 1981. "A Review of Statistical Ideas Relevant to Intercropping Research." *Journal of the Royal Statistical Society. Series A (General)* 144 (4): 462-509. <https://doi.org/10.2307/2981827>.

Mille, B., M. Belhaj Fraj, H. Monod, and C. de Vallavieille-Pope. 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): 163-73. <https://doi.org/10.1007/s10658-005-4036-0>.

Miranda-Filho, J. B. de, and L. J. Chaves. 1991. "Procedures for Selecting Composites Based on Prediction Methods." *Theoretical and Applied Genetics* 81 (2): 265-71. <https://doi.org/10.1007/BF00215732>.

Moore, A. J., E. D. Brodie, and J. B. Wolf. 1997. "Interacting Phenotypes and the Evolutionary Process: I. Direct and Indirect Genetic Effects of Social Interactions." *Evolution* 51 (5): 1352-62. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb01458.x>.

- Muir, W. M. 2005. "Incorporation of Competitive Effects in Forest Tree or Animal Breeding Programs." *Genetics*, 170 (3): 1247-59. <https://doi.org/10.1534/genetics.104.035956>, 10.1534/genetics.104.035956.
- Munk, L. 1997. "Variety Mixtures: 19 Years of Experience in Denmark." Conference paper presented at the Variety mixtures in theory and practice: compiled by working group 2, COST Action 817, INRA Grignon.
- Newton, A. C., R. P. Ellis, C. A. Hackett, and D. C. Guy. 1997. "The Effect of Component Number on *Rhynchosporium Secalis* Infection and Yield in Mixtures of Winter Barley Cultivars." *Plant Pathology* 46 (6): 930-38. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3059.1997.d01-83.x>.
- Newton, A. C., D. C. Guy, and K. Preedy. 2017. "Wheat Cultivar Yield Response to Some Organic and Conventional Farming Conditions and the Yield Potential of Mixtures." *The Journal of Agricultural Science* 155 (7): 1045-60. <https://doi.org/10.1017/S002185961700017X>.
- Okonya, J. S., and B. L. Maass. 2014. "Potential of Cowpea Variety Mixtures to Increase Yield Stability in Subsistence Agriculture: Preliminary Results." *International Journal of Agronomy* 2014 (January). <https://doi.org/10.1155/2014/515629>.
- Østergård, H., K. Kristensen, and J. W. Jensen. 2005. "Stability of Variety Mixtures of Spring Barley." *Organic Plant Breeding Strategies and the Use of Molecular Markers*. <http://orgprints.org/8152/>.
- Park, S. E., L. R. Benjamin, and A. R. Watkinson. 2003. "The Theory and Application of Plant Competition Models: An Agronomic Perspective." *Annals of Botany* 92 (6): 741-48. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg204>.
- Perronne, R., B. Rolland, C. Mabire, J. Enjalbert, J. Borg, E. Forst, and I. Goldringer. 2017. "Evolution of Adoption of Variety Mixtures and Low-Input Multi-Resistant Bread Wheat Varieties since Two Decades in France: Increased Use of These Agroecological Levers." Poster presented at the Journée annuelle de l'IDEEV, Gif-sur-Yvette, October 18.
- Phillips, S. L., and M. S. Wolfe. 2005. "Evolutionary Plant Breeding for Low Input Systems." *Journal of Agricultural Science -Cambridge-* 143 (4): 245.
- Powell, W., P. D. S. Caligari, P. H. Goudappel, and W. T. B. Thomas. 1985. "Competitive Effects in Monocultures and Mixtures of Spring Barley (*Hordeum Vulgare*)." *Theoretical and Applied Genetics* 71 (3): 443-50. <https://doi.org/10.1007/BF00251185>.
- Prieto, I., C. Violle, P. Barre, J.-L. Durand, M. Ghesquiere, and I. Litrico. 2015. "Complementary Effects of Species and Genetic Diversity on Productivity and Stability of Sown Grasslands." *Nature Plants* 1 (4): 15033. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.33>.
- Reiss, E. R., and L. E. Drinkwater. 2018. "Cultivar Mixtures: A Meta-Analysis of the Effect of Intraspecific Diversity on Crop Yield." *Ecological Applications* 28: 62-77. <https://doi.org/10.1002/eap.1629>.
- Sakai, K.-I., and Y. Suzuki. 1953. "Studies on Competition in Plants: Competition between Diploid and Autotetraploid Plants of Barley." *Contributions from the National Institute of Genetics, Japan*, no. 59: 11-20.

- Spitters, C. J.T. 1979. "Competition and Its Consequences for Selection in Barley Breeding." Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation. <http://library.wur.nl/WebQuery/clc/107801>.
- Sprague, G. F., and L. A. Tatum. 1942. "General vs. Specific Combining Ability in Single Crosses of Corn." *Journal of the American Society of Agronomy* 34 (10): 923-32.
- Stutzel, H., and W. Aufhammer. 1990. "The Physiological Causes of Mixing Effects in Cultivar Mixtures - a General Hypothesis." *Agricultural Systems* 32 (1): 41-53. [https://doi.org/10.1016/0308-521X\(90\)90029-P](https://doi.org/10.1016/0308-521X(90)90029-P).
- Swanton, C. J., R. Nkoa, and R. E. Blackshaw. 2015. "Experimental Methods for Crop-Weed Competition Studies." *Weed Science* 63 (sp1): 2-11. <https://doi.org/10.1614/WS-D-13-00062.1>.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie, and E. Siemann. 1997. "The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes." *Science* 277 (5330): 1300-1302. <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1300>.
- Trenbath, B. R. 1975. "Neighbour Effects in the Genus Avena. III. A Diallel Approach." *Journal of Applied Ecology* 12 (1): 189-200. <https://doi.org/10.2307/2401728>.
- Valentine, J. 1982. "Variation in Monoculture and in Mixture for Grain Yield and Other Characters in Spring Barley." *Annals of Applied Biology* 101 (1): 127-41. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1982.tb00808.x>.
- Vallavieille-Pope, C. de. 2004. "Management of Disease Resistance Diversity of Cultivars of a Species in Single Fields: Controlling Epidemics." *Comptes Rendus Biologies* 327 (7): 611-20. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2003.11.014>.
- Vanloqueren, G., and P. V. Baret. 2008. "Why Are Ecological, Low-Input, Multi-Resistant Wheat Cultivars Slow to Develop Commercially? A Belgian Agricultural 'lock-In' Case Study." *Ecological Economics* 66 (2-3): 436-46. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2007.10.007>.
- Weigelt, A., and P. Jolliffe. 2003. "Indices of Plant Competition." *Journal of Ecology* 91 (5): 707-20. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00805.x>.
- Willey, R. W. and D. S. O. Osiru. 1972. "Studies on Mixtures of Maize and Beans (*Phaseolus Vulgaris*) with Particular Reference to Plant Population." *The Journal of Agricultural Science* 79 (3): 517-29. <https://doi.org/10.1017/S0021859600025909>.
- Williams, A. C., and B. C. McCarthy. 2001. "A New Index of Interspecific Competition for Replacement and Additive Designs." *Ecological Research* 16 (1): 29-40. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2001.00368.x>.
- Williams, E. J. 1962. "The Analysis of Competition Experiments." *Australian Journal of Biological Sciences* 15 (3): 509-25.
- Wilson, J. B. 1988. "Shoot Competition and Root Competition." *Journal of Applied Ecology* 25 (1): 279-96. <https://doi.org/10.2307/2403626>.

Wit, C. T. de, and J. P. van den Bergh. 1965. "Competition between Herbage Plants." *Journal of Agricultural Science* 13: 212-21.

Wolfe, M. S. 1985. "The Current Status and Prospects of Multiline Cultivars and Variety Mixtures for Disease Resistance." *Annual Review of Phytopathology* 23 (1): 251-73.

Zhao, Y., Z. Li, G. Liu, Y. Jiang, H. P. Maurer, T. Würschum, H.-P. Mock, *et al.* 2015. "Genome-Based Establishment of a High-Yielding Heterotic Pattern for Hybrid Wheat Breeding." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112 (51): 15624-29. <https://doi.org/10.1073/pnas.1514547112>.

Zhu, Y., H. Chen, J. Fan, Y. Wang, Y. Li, J. Chen, J. Fan, *et al.* 2000. "Genetic Diversity and Disease Control in Rice." *Nature* 406 (6797): 718-22. <https://doi.org/10.1038/35021046>.

Zimmermann, M. J. de Oliveira. 1996. "Breeding for Yield, in Mixtures of Common Beans (*Phaseolus Vulgaris* L.) and Maize (*Zea Mays* L.)." *Euphytica* 92 (1-2): 129-34. <https://doi.org/10.1007/BF00022837>.

Zuppinger-Dingley, D., B. Schmid, J. S. Petermann, V. Yadav, G. B. De Deyn, and D. F. B. Flynn. 2014. "Selection for Niche Differentiation in Plant Communities Increases Biodiversity Effects." *Nature* 515 (7525): 108-11. <https://doi.org/10.1038/nature13869>.



## CHAPITRE I.2 Prédiction des performances des mélanges par l'estimation de la GMA et de la SMA : développement de méthodes d'estimation et application en dispositifs incomplets

### Introduction

Comme l'a détaillé le chapitre I.1, une des stratégies disponibles pour comprendre et prédire la performance de mélanges variétaux consiste à estimer les aptitudes générale et spécifique au mélange (GMA et SMA) d'un panel de variétés, à partir de l'observation de nombreux mélanges à partir de ce panel. De même que l'estimation de l'aptitude à la combinaison a d'abord été effectuée à partir de diallèles complets (Griffing 1956; Gardner et Eberhart 1966), l'aptitude au mélange a principalement été estimée en plan demi-diallèle complet, où tous les mélanges binaires sont observés, c'est-à-dire que chaque génotype du panel est évalué en mélange en proportions égales avec chacun des autres génotypes. Ceci peut conduire à limiter le nombre de génotypes observés puisque lorsque la taille du panel augmente, le nombre de mélanges à observer augmente exponentiellement. L'utilisation de dispositifs incomplets (Garretsen et Keuls 1973) permet d'augmenter la taille du panel tout en maintenant un dispositif expérimental de taille raisonnable. Il est donc possible d'utiliser des dispositifs incomplets pour estimer les GMA et SMA, mais ceci nécessite d'adapter les modèles pour éviter des problèmes d'estimabilité des paramètres en modèle fixe (cf. Section I.2.1).

Par ailleurs, contrairement à l'étude des hybrides, qui implique nécessairement des croisements entre deux génotypes, les mélanges peuvent être constitués de plus de deux génotypes. Les agriculteurs cultivent d'ailleurs plus couramment des mélanges d'ordre supérieur puisqu'il a été montré qu'ils permettaient d'augmenter le contrôle des maladies comme la rouille jaune (*Puccinia striiformis*) (Newton et al. 1997; de Vallavieille-Pope 2004; Borg et al. 2018), et parce qu'ils présentent d'autres avantages comme augmenter la diversité des variétés utilisées ou une certaine praticité d'utilisation (Wolfe 1985; Barot et al. 2017; Borg et al. 2018). Cependant, l'aptitude au mélange n'a jusqu'à maintenant pas été directement estimée sur des mélanges d'ordre supérieur, ces mélanges ayant plutôt été utilisés occasionnellement, afin de valider si les GMA et SMA estimées sur les mélanges binaires permettaient de prédire les performances de mélanges d'ordre supérieur (Lopez et Mundt 2000; Mille et al. 2006).

L'aptitude au mélange est, par construction, relative au panel évalué, mais elle dépend aussi des conditions environnementales (E) d'évaluation telles que le lieu, l'année ou encore la conduite utilisée ; des interactions GMA x E et SMA x E peuvent ainsi survenir (Gallandt et al. 2001). Lorsque différents environnements sont considérés pour la culture des mélanges, il peut donc être intéressant d'étudier également la stabilité des GMA entre environnements afin d'identifier les génotypes aux GMA élevées sur l'ensemble des essais, ou aux GMA les plus stables, voire rechercher des GMA élevées spécifiquement dans certains environnements.

Enfin, l'aptitude au mélange peut être estimée pour des variétés développées, mais elle peut aussi être améliorée par la sélection. En effet, les variétés actuellement utilisées ont été développées pour être



cultivées en culture pure et ont été sélectionnées dans ces conditions. Or, il est possible d'intégrer l'aptitude au mélange dans des programmes de sélection afin de développer des variétés adaptées à cette pratique. Dans ce cadre, l'existence de groupes de complémentarité peut être recherchée, notamment lorsque des SMA importantes ont été détectées. En effet, de façon analogue aux groupes hétérotiques existant chez le maïs, qui structurent les programmes de sélection hybride, de tels groupes de complémentarité influenceraient fortement la structure du schéma de sélection pour le développement de mélanges. Deux approches sont explorées dans ce chapitre, i) déterminer *a posteriori* si la SMA est associée à la distance génétique ou phénotypique entre génotypes, et ii) tester l'existence de complémentarité entre groupes variétaux constitués *a priori* (similarités phénotypiques et fonctionnelles).

Ce chapitre débute par une description des dispositifs expérimentaux avec la description du panel utilisé dans la partie I de la thèse et sa structuration en groupes fonctionnels, ainsi que les plans de mélanges utilisés et la description des essais mobilisés dans ce chapitre. J'ai ensuite décrit le cadre statistique d'estimation des GMA et SMA que nous avons développé et appliqué sur deux sites pour une année commune (Section I.2.1.A, article 2). J'ai aussi présenté la première méthode que nous avons développée, mais que nous n'avons finalement pas retenue (Section I.2.1.B). Puis j'ai étendu les estimations des GMA et SMA de la Section I.2.1.A avec une comparaison les estimations obtenues sur un dispositif multi-site et deux années (Section I.2.1.C). Enfin, dans la dernière partie de ce chapitre (Section I.2.2), j'ai exploré les deux approches décrites ci-dessus pour rechercher une structuration de l'aptitude au mélange en lien avec les distances génétiques ou phénotypiques entre génotypes (Section I.2.2.A), puis sur la base de groupes fonctionnels (Section I.2.2.B).

## Dispositifs expérimentaux

### *Contexte scientifique*

Ce chapitre de ma thèse s'insère dans le projet Wheatamix qui a pour objectif d'étudier l'intérêt des mélanges variétaux de blé tendre pour augmenter la durabilité de la production dans le bassin parisien. Le projet avait notamment pour objectif d'analyser les services de production et un ensemble de services écosystémiques associés à la culture de mélanges. Ce travail repose sur l'hypothèse selon laquelle la diversité fonctionnelle au sein des mélanges favorise la survenue de mécanismes écologiques (complémentarité, facilitation, ...), contribuant à la fourniture de services par les mélanges. Ainsi, pour favoriser les services rendus par les mélanges, la conception de mélanges peut s'appuyer sur une augmentation de la diversité fonctionnelle, en associant des variétés appartenant à des groupes fonctionnels différents. Il a donc été décidé d'utiliser un panel de génotypes diversifiés pour ce projet, en incluant aussi des génotypes très contrastés (afin d'explorer une large gamme de diversité fonctionnelle) et de structurer le panel en groupes fonctionnels.

### Panel de géotypes

Le panel utilisé pour cette partie de ma thèse est celui utilisé dans les WP1 et 2 du projet Wheatamix (Tableau 1). Il est composé de géotypes diversifiés de quatre origines : des variétés élites couramment cultivées dans le bassin parisien, des variétés développées pour l'agriculture biologique d'origine française ou européenne, des variétés de pays ou landraces et des lignées issues d'une population MAGIC (Multi-parent Advanced Generation Inter-Cross<sup>1</sup>) développées précédemment à l'INRA (Thépot et al. 2015).

Géotype	Année d'inscription	Sélectionneur	Obtenteur - mainteneur	Type de géotype	Inclus dans le dispositif mélanges Moulon	Inclus dans le dispositif multi-site
A160	NA	NA	NA	MAGIC	non	non
A22	NA	NA	NA	MAGIC	oui	oui
A208	NA	NA	NA	MAGIC	oui	non
A210	NA	NA	NA	MAGIC	non	non
A243	NA	NA	NA	MAGIC	oui	non
A248	NA	NA	NA	MAGIC	non	non
A398	NA	NA	NA	MAGIC	oui	non
A446	NA	NA	NA	MAGIC	non	non
A490	NA	NA	NA	MAGIC	non	non
Alauda	2013	Bertold Heyden (DE)	Keyserlingk-Institut (DE)	AB	oui	oui
Altigo	2007	Nickerson International Research GEIE (FR)	Limagrain Europe (FR)	élite	oui	oui
Apache	1998	Nickerson SA (FR)	Limagrain Europe (FR)	élite	oui	non
Arezzo	2007	R 2n (FR)	RAGT 2n (FR)	élite	oui	oui
Arlequin	2007	Nickerson International Research GEIE (FR)	Limagrain Europe (FR)	élite	non	non
Atlass	2005	Svalöf Weibull AB (SE)	Lantmännen SW Seed Hadmesleben GmbH (DE)	élite	non	non
Barbu de Champagne	NA	NA	NA	landrace	non	non
Barok	2009	INRA (FR)	Agri Obtentions SA (FR)	élite	non	non
Bermude	2007	Florimond Desprez SA (FR)	Florimond Desprez SA (FR)	élite	non	non
Blé autrichien	NA	NA	NA	landrace	oui	oui
Blé de Crépy	NA	NA	NA	landrace	non	non
Boregar	2007	Serasem (FR)	RAGT 2n (FR)	élite	oui	oui
Caphorn	2000	Plant Breeding	RAGT 2n (FR)	élite	non	non

<sup>1</sup> Définition MAGIC : une population MAGIC est une population issue de croisements entre de nombreux parents sur plusieurs générations, dont on dérive ensuite des lignées par autofécondation. L'intérêt est de cumuler à la fois de multiples générations de recombinaisons, et une diversité allélique forte, afin d'améliorer la cartographie de gènes impliqués dans des caractères complexes.

		International Cambridge Ltd (GB)				
F236	NA	NA	NA	MAGIC	oui	non
F426	NA	NA	NA	MAGIC	oui	oui
Fanion	2011	Saaten Union Recherche (FR)	Saaten Union Recherche (FR)	élite	non	non
Farmeur	2010	Florimond Desprez SA (FR)	Florimond Desprez SA (FR)	élite	non	non
Flamenko	2010	INRA (FR)	Agri Obtentions SA (FR)	élite	non	non
Folklor	2010	INRA (FR)	Agri Obtentions SA (FR)	élite	non	non
Goncourt	2009	Serasem (FR)	RAGT 2n (FR)	élite	non	non
Grapéli	2012	INRA (FR)	Agri Obtentions SA (FR)	élite	oui	oui
Hermès (=Hermion)	2013	Bertold Heyden (DE)	Keyserlingk-Institut (DE)	AB	oui	oui
Isengrain	1997	Florimond Desprez SA (FR)	Florimond Desprez SA (FR)	élite	non	non
Karnéol	2013	Bertold Heyden (DE)	Keyserlingk-Institut (DE)	AB	non	non
Koréli	2007	INRA (FR)	Agri Obtentions SA (FR)	élite	non	non
Lyrik	2011	INRA (FR)	Agri Obtentions SA (FR)	AB	non	non
Maxi (=SW-Maxi)	2002	Semundo (NL)	Saatzucht Hadmersleben GmbH (DE)	AB	oui	oui
Midas	2008	Saatzucht Donau Ges.m.b.H. & CoKG (AT)	Saatzucht Donau Ges.m.b.H. & CoKG (AT)	AB	oui	oui
Noé	NA	NA	NA	landrace	non	non
Odyssée	2011	SW Seed Hadmersleben GmbH (DE)	SW Seed Hadmersleben GmbH (DE)	élite	non	non
Pakito	2010	R2n (FR)	R2n (FR)	élite	non	non
Prémio	2007	R2n (FR)	RAGT 2n (FR)	élite	non	non
Prince Albert	NA	NA	NA	landrace	non	non
Quebon	2004	Saaten Union Recherche (FR)	Saaten Union Recherche (FR)	élite	non	non
Renan	1989	INRA (FR)	Agri Obtentions SA (FR)	élite	oui	oui
Ritter (=Goldritter)	2013	Dr. Bertold Heyden (DE)	Keyserlingk-Institut (DE)	AB	oui	oui
Rouge de Bordeaux	NA	NA	NA	landrace	oui	non
Rouge du Roc	NA	NA	NA	landrace	oui	non
Royo de Pamplona	NA	NA	NA	landrace	non	non
Rubisko	2011	R2n (FR)	RAGT 2n (FR)	élite	non	non
Saint Priest	NA	NA	NA	landrace	oui	non
Sixt sur Aff	NA	NA	NA	landrace	non	non
Skerzzo	2011	INRA (FR)	Agri Obtentions SA (FR)	AB	oui	oui
Sogood	2006	Sogroup (FR)	Caussade (FR)	élite	oui	non

Soissons	1988	Florimond Desprez SA (FR)	Florimond Desprez SA (FR)	élite	oui	oui
Soléhio	2009	SARL Adrien Momont et Fils (FR)	KWS Momont SAS (FR)	élite	non	non
Sy moisson	2011	Syngenta Seeds SAS	Syngenta Seeds SAS	élite	non	non
Trémie	1992	Serasem (FR)	RAGT 2n (FR)	élite	oui	oui
Tulip	2010	Landbouwbureau u Wiersum BV (NL)	Saaten Union Recherche (FR)	élite	non	non

Tableau 1 : Description du panel utilisé dans la partie I

### Caractérisation du panel et définition des groupes fonctionnels

Ce panel a été caractérisé pour un ensemble de 27 traits dans le cadre du WP1 du projet Wheatamix (Tableau 2) afin de caractériser les géotypes pour des traits variétaux classiques, mais aussi pour des traits qui pourraient être impliqués dans les interactions entre plantes en mélange et leur potentiel de plasticité (« Agressivité » en réponse à la densité).

Traits	Unit	Meaning	Stage/age of the plant	Growth conditions
SRR	No dimension	Shoot root ratio	8 weeks	Greenhouse conditions in 2 L pots with sand and hydroponic solution, 3 plants per pot
RDMC	mg.g <sup>-1</sup>	Root Dry Matter content	8 weeks	Greenhouse conditions in 2 L pots with sand and hydroponic solution, 3 plants per pot
RGR	mg.day <sup>-1</sup>	Relative Growth rate	8 weeks	Greenhouse conditions in 2 L pots with sand and hydroponic solution, 3 plants per pot
RNC	%	Root Nitrogen Content	8 weeks	Greenhouse conditions in 2 L pots with sand and hydroponic solution, 3plants per pot
SRL	m g <sup>-1</sup>	Specific Root Length	8 weeks	Greenhouse conditions in 2 L pots with sand and hydroponic solution, 3plants per pot
Average_root_Diameter	mm	Mean root diameter	8 weeks	Greenhouse conditions in 2 L pots with sand and hydroponic solution, 3 plants per pot
Absorption_N O3-	mg.g <sup>-1</sup> .L <sup>-1</sup> .min <sup>-1</sup>	NO <sub>3</sub> - absorption	8 weeks	Greenhouse conditions in 2 L pots with sand and hydroponic solution, 3 plants per pot
Absorption_N H4+	mg.g <sup>-1</sup> .L <sup>-1</sup> .min <sup>-1</sup>	NH <sub>4</sub> + absorption	8 weeks	Greenhouse conditions in 2 L pots with sand and hydroponic solution, 3 plants per pot
RootNumber	#	Mean root number	6 weeks	Hydroponic growth in a 2D rhyzotron
RootAngle	Degree	Mean root angle	6 weeks	Hydroponic growth in a 2D rhyzotron
DEA	µgN-N <sub>2</sub> O.g dry soil <sup>-1</sup> .h <sup>-1</sup>	Denitrification	8 weeks	Greenhouse conditions in 2 L pots with sand and hydroponic solution, 3 seeds per pot
Surf_F	cm <sup>2</sup>	Surface of the 4 superior	Flowering	Field conditions, 170 plants m <sup>-2</sup> ,

		leaves		Site: Grignon, Year: 2014
Msurf_F1	g.cm <sup>-2</sup>	Flag leaf dry mass density	Flowering	Field conditions, 170 plants m <sup>-2</sup> , Site: Grignon, Year: 2014
N_F1	%	Flag leaf nitrogen content	Flowering	Field conditions, 170 plants m <sup>-2</sup> , Site: Grignon Year: 2014
GAI_D2_T1	No dimension	Green Area Index in December (ratio of leaf green area to the area of ground)	Leaf 2 has emerged	Field conditions, 170 plants m <sup>-2</sup> , Site: Grignon, Year: 2014
GAI_D2_T6	No dimension	Green Area Index in April (ratio of leaf green area to the area of ground)	Stem elongation	Field conditions, 170 plants m <sup>-2</sup> , Site: Grignon, Year: 2014
D_epis_D2	Ears.m <sup>-2</sup>	Ear density per square meter	Grain filling	Field conditions, 170 plants m <sup>-2</sup> , Site: Grignon, Year: 2014
épi/M2_densité	Ears.m <sup>-2</sup>	Ear density per square meter	Post harvest	Field conditions, 100 plants m <sup>-2</sup> , Site: Le Moulon, Year: 2014
htm	cm	Mean height of the main shoot	Grain filling	Field conditions, 100 plants m <sup>-2</sup> , Site: Le Moulon, Year: 2014
PMGm	g	Thousand Kernels Weight	Post Harvest	Field conditions, 100 plants m <sup>-2</sup> , Site: Le Moulon, Year: 2014
épi/plantes	Ears.plant <sup>-1</sup>	Mean number of ears per plant	Post Harvest	Field conditions, 100 plants m <sup>-2</sup> , Site: Le Moulon, Year: 2014
RouilleJaune	%	Sensitivity to yellow rust, percentage of the leaf surface attacked	Tillering to flowering	Compilation of data from ARVALIS, and the ECOGER and ECOSYS laboratories
Septo	%	Sensitivity to septoria, percentage of the leaf surface attacked	Tillering to flowering	Compilation of data from ARVALIS, and the ECOGER and ECOSYS laboratories
Agressivité	No dimension	Capacity of compensation between two seeding densities (Ratio of the ear density between sowing at 36 and 170 plant m <sup>-2</sup> )	Grain filling	Field conditions, 36 and 170 plant m <sup>-2</sup> , Site: Grignon, Year: 2014
K_D2_T6	No dimension	Vertical coefficient of extinction of light	Stem elongation	Field conditions, 170 plants m <sup>-2</sup> , Site: Grignon, Year: 2014
flo	Days	Flowering date	Flowering	Field conditions, 100 plants m <sup>-2</sup> , Site: Le Moulon, Year: 2014
nbgpem	Kernels.ear <sup>-1</sup>	Mean number of kernels per ear	Post harvest	Field conditions, 100 plants m <sup>-2</sup> , Site: Le Moulon, Year: 2014

Tableau 2 : Description des traits mesurés en pur sur les géotypes du panel

Source : Wheatamix, WP1

La caractérisation du panel sur cet ensemble de traits (Annexe I.2.1) a ensuite été utilisée afin d'identifier des groupes de géotypes proches et ainsi structurer le panel. L'objectif de ce clustering était de définir des groupes de géotypes ayant des caractéristiques fonctionnelles similaires, i.e. une ressemblance sur les différents traits mesurés, et potentiellement impliqués dans les interactions plante-plante. Ces groupes ont ensuite été utilisés pour concevoir un plan d'assemblage des variétés afin d'explorer un gradient croissant de diversité intra-spécifique, des variétés pures aux mélanges entre clusters. Ce gradient de diversité permet ensuite de tester des hypothèses sur la diversité de traits fonctionnels et son impact sur les complémentarités, compétitions et synergies entre géotypes en mélange.

Le clustering a été effectué en amont de ma thèse, suite à la caractérisation du panel dans le cadre du

WP1 projet Wheatamix. Ce clustering a été validé par deux méthodes : 1) Une analyse DAPC (Discriminant Analysis of Principal Components) a été réalisée afin d'identifier des groupes par la méthode des Kmeans (recherche du nombre de groupes le plus probable minimisant la variabilité intra-groupe et maximisant l'inter-groupe et assignation des génotypes aux groupes jusqu'à obtenir un clustering stable) après avoir réalisé une ACP sur la matrice des 27 traits x 58 génotypes; 2) Une classification hiérarchique avec la méthode de Ward, pour représenter la proximité des génotypes et des clusters sur un dendrogramme, ainsi que la proximité des traits utilisés pour déterminer les clusters et identifier des « syndromes de traits »<sup>1</sup> caractérisant les clusters (Figure 6).

---

<sup>1</sup> Syndrome de traits : structuration de traits au sein d'une espèce ou entre espèces, décrit les valeurs de traits qui tendent à être associées, sans référence au lieu (d'après Clark 2016).

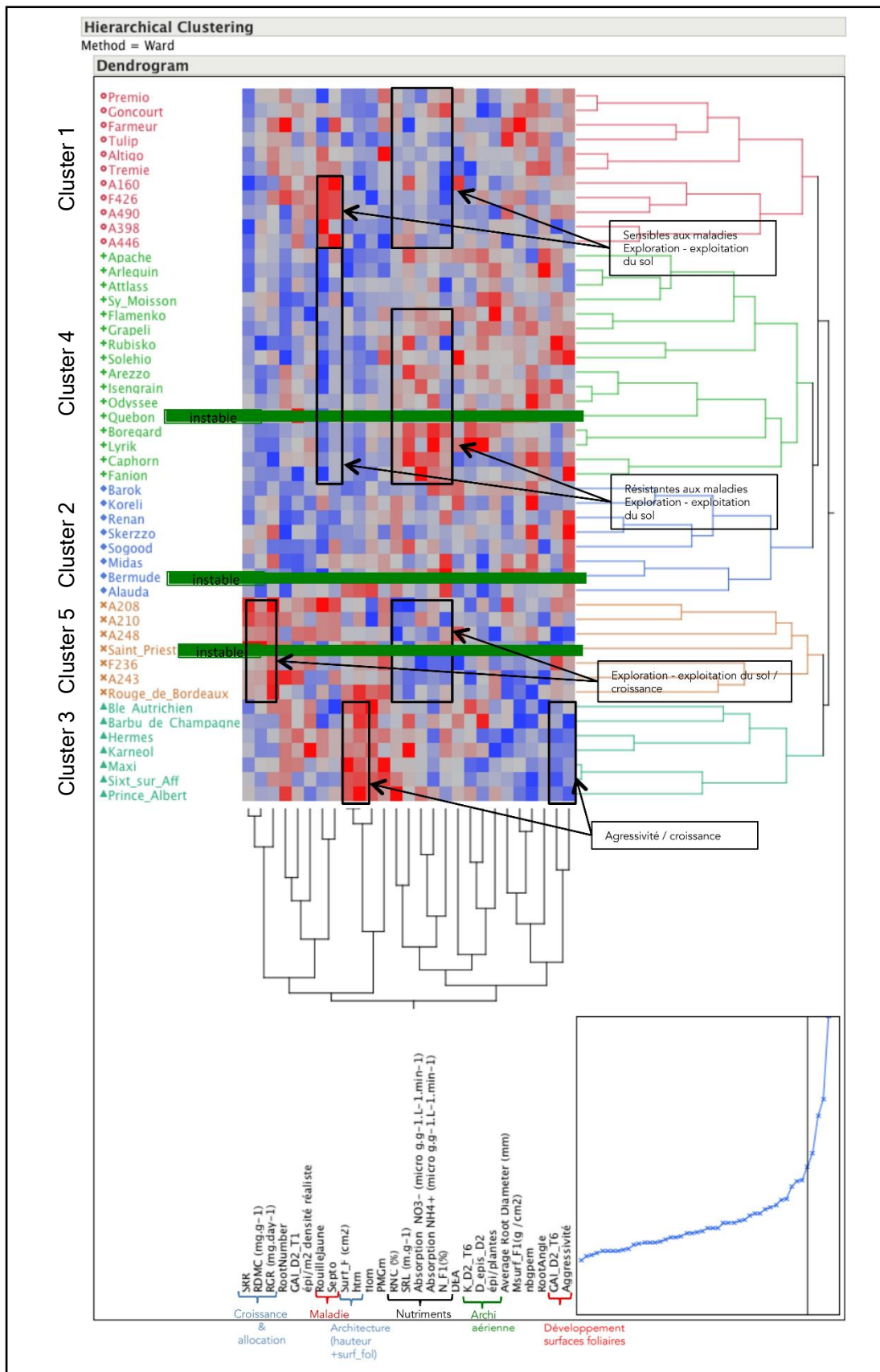


Figure 6 : Clustering du panel

Source : Wheatamix, WP1

Deux options de classification ont été retenues : i) un clustering à 5 groupes, décrit ci-après, correspondant au nombre optimal de groupes, qui a été mobilisé dans des assemblages binaires de variétés; ii) un clustering à 4 groupes, qui a été retenu pour faciliter le plan d'assemblage d'un dispositif comprenant des mélanges à 2, 4 et 8 composantes. Ce clustering a révélé des groupes de variétés partageant des caractéristiques similaires, qui reflètent assez clairement leur historique en sélection (les MAGIC, les landraces et sélections pour l'agriculture biologique, les variétés élites). Il était compliqué de composer des assemblages avec l'ensemble des 58 variétés, et deux sous-panels ont donc été composés. Un sous-panel de 25 génotypes a été sélectionné pour représenter le clustering à 5 groupes (Panel 5x5), et un sous-panel à 16 génotypes pour le clustering à 4 groupes (Panel 4x4). Les 16 génotypes du second panel sont tous compris dans le panel de 25 génotypes.

La composition et la caractérisation des clusters sont décrites pour l'ensemble du panel (Tableau 3).

Génotype	Type de génotype	Inclus dans le panel 5x5	Inclus dans le panel 4x4	Description des clusters
A22	MAGIC	oui	oui	Cluster 1 : Sensibles aux maladies (rouille jaune et septoriose) Faible exploration - exploitation du sol Hauteur et surface foliaire faibles
A160	MAGIC	non	non	
A398	MAGIC	oui	non	
A446	MAGIC	non	non	
A490	MAGIC	non	non	
F426	MAGIC	oui	oui	
Altigo	élite	oui	oui	
Farmer	élite	non	non	
Goncourt	élite	non	non	
Pakito	élite	non	non	
Prémio	élite	non	non	
Sy moisson	élite	non	non	
Trémie	élite	oui	oui	
Tulip	élite	non	non	
Alauda	AB	oui	oui	Cluster 2 : Relativement résistantes aux maladies Agressivité forte (capacité à compenser une densité de semis faible, par une forte capacité de tallage)
Barok	élite	non	non	
Koréli	élite	non	non	
Midas	AB	oui	oui	
Renan	élite	oui	oui	
Skerzzo	AB	oui	oui	
Sogood	élite	oui	non	
Soléhio	élite	non	non	
Blé autrichien	landrace	oui	oui	Cluster 3 : Agressivité faible Faible surface foliaire en avril et à floraison Hauteur élevée Floraison tardive
Hermès	AB	oui	oui	
Karnéol	AB	non	non	
Maxi	AB	oui	oui	
Prince Albert	landrace	non	non	
Ritter	AB	oui	oui	
Rouge du Roc	landrace	oui	non	
Royo de Pamplona	landrace	non	non	
Sixt sur Aff	landrace	non	non	
Apache	élite	oui	non	Cluster 4 : Résistantes aux maladies
Arezzo	élite	oui	oui	



Arlequin	élite	non	non	Forte exploration - exploitation du sol
Atlass	élite	non	non	
Bermude	élite	non	non	
Boregar	élite	oui	oui	
Caphorn	élite	non	non	
Fanion	élite	non	non	
Flamenko	élite	non	non	
Folklor	élite	non	non	
Grapéli	élite	oui	oui	
Isengrain	élite	non	non	
Lyrík	AB	non	non	
Odysée	élite	non	non	
Quebon	élite	non	non	
Rubisko	élite	non	non	
Soissons	élite	oui	oui	
A208	MAGIC	oui	non	Cluster 5 : Faible exploration - exploitation du sol Croissance et allocation fortes Relativement hautes PMG relativement faible
A210	MAGIC	non	non	
A243	MAGIC	oui	non	
A248	MAGIC	non	non	
F236	MAGIC	oui	non	
Barbu de Champagne	landrace	non	non	
Blé de Crépy	landrace	non	non	
Noé	landrace	non	non	
Rouge de Bordeaux	landrace	oui	non	
Saint Priest	landrace	oui	non	

Tableau 3 : Composition des clusters en géotypes et description des caractéristiques des clusters

### *Constitution des mélanges et description des dispositifs expérimentaux*

Deux types de dispositifs expérimentaux ont été mis en place : i) un dispositif au Moulon reposant sur le panel des 25 géotypes (5x5) évalués en pur et en mélanges binaires et ii) un dispositif multi-site incluant le panel des 16 géotypes (4x4) évalués en pur, en mélanges binaires, quaternaires et octonaires. Dans les deux cas, les mélanges ont été constitués de manière à ce qu'ils recouvrent toutes les combinaisons de clusters pour chaque panel, y compris des mélanges intra-clusters.

#### *i) Dispositif expérimental Le Moulon*

L'expérimentation réalisée sur le site du Moulon (LM) en 2014-2015 repose le panel 5x5. Chaque géotype est évalué en pur, et dans six mélanges différents (avec des composants en proportions égales) selon un plan diallèle incomplet, c'est-à-dire que seule une partie des mélanges possibles est observée. L'utilisation de diallèles incomplets permet de réduire fortement la taille du dispositif expérimental, ainsi seuls 75 mélanges sont observés parmi les 300 mélanges binaires possibles ( $25 \times (25-1) / 2 = 300$ ), soit 25% des mélanges possibles. Toutes les combinaisons de clusters (5 intra-clusters, et 10 inter-clusters) sont explorées, chaque combinaison comportant cinq mélanges (Figure 7).

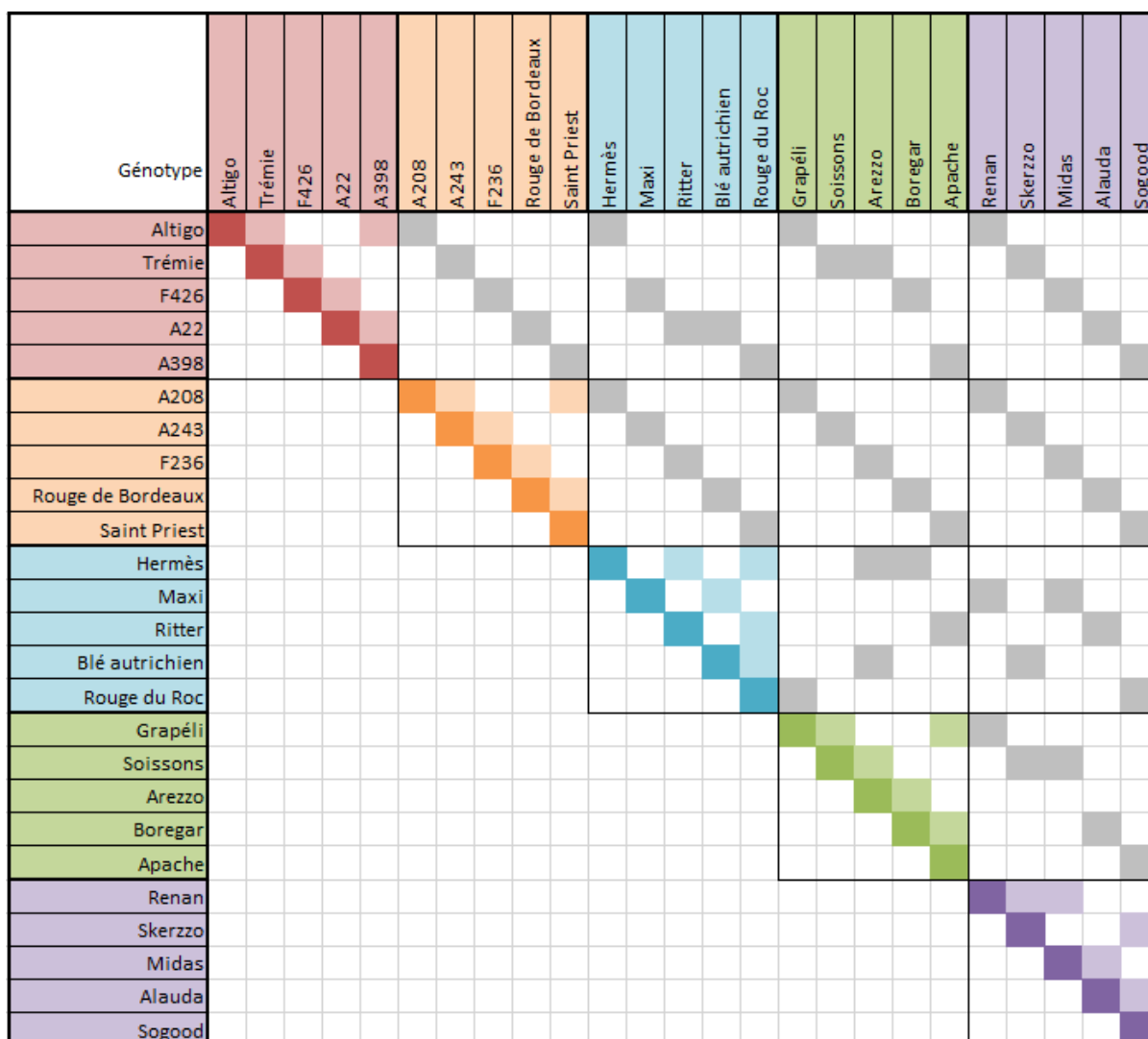


Figure 7 : Plan demi-diallèle des 25 génotypes observés en pur et en mélange binaire au Moulon en 2014-2015

Chaque couleur correspond à un cluster, les évaluations des génotypes en pur sont représentées sur la diagonale avec une teinte plus foncée pour chaque cluster, les mélanges intra-cluster sont de la couleur du cluster correspondant et les mélanges inter-clusters sont représentés en gris.

Le dispositif a été répété sur deux blocs. Les génotypes en pur et les mélanges ont été semés le 30 octobre 2014, après un précédent en maïs, à une densité de 160 grains.m<sup>-2</sup> sur des micro-parcelles de 7.5 m<sup>2</sup> (Figure 8). Les sachets de semence des mélanges ont été constitués de manière à maintenir les composants en proportions égales (même nombre de grains). L'objectif était d'observer les interactions entre génotypes avec une fertilisation azotée correspondant à une conduite « économique ». La fertilisation azotée a ainsi été réduite à 100 U/ha (contre 160 U/ha en conditions non limitantes), en faisant l'impasse sur le premier apport au tallage, 60 U/ha ont été apportés à montaison et 40 U/ha à épiaison ; les reliquats à la sortie de l'hiver étaient de 57 U/ha. Puisque les effets des mélanges sur la réduction du développement des maladies ont déjà fait l'objet de nombreuses études, l'étude s'est focalisée sur les interactions directes plante-plante (i.e. les effets écophysiologicals), et éventuellement

aussi les interactions indirectes au niveau du sol (plant-soil feedback). Nous avons effectué une protection contre les principales maladies du blé : trois traitements ont ainsi été appliqués. Afin de limiter la compétition exercée par les adventices sur la culture, deux traitements herbicides ont également été appliqués (au semis et au stade 2 nœuds). Enfin, l'essai a été récolté le 31 juillet 2015.



Figure 8 : Micro-parcelle agronomique pour l'évaluation de mélanges au Moulon

*ii) Dispositif expérimental multi-site*

Pour réaliser l'expérimentation multi-site, 16 génotypes ont été retenus (Tableau 3). qui représentent les quatre clusters identifiés, chaque cluster étant représenté par quatre génotypes. Le dispositif consiste en l'évaluation des génotypes en pur, dans 24 mélanges binaires (également observés dans le dispositif du Moulon), 28 mélanges quaternaires et 20 mélanges octonaires (Figure 9).

Le dispositif multi-site a été implanté à Clermont-Ferrand, Dijon, Rennes et Toulouse, en 2014-2015 et en 2015-2016. Deux conduites culturales ont été réalisées sur chaque site : une conduite raisonnée, avec traitements fongicides (N+), et une conduite bas intrants, avec une fertilisation azotée réduite et peu ou pas de protection fongicide (N-). Le dispositif était répété sur deux blocs pour chaque essai.

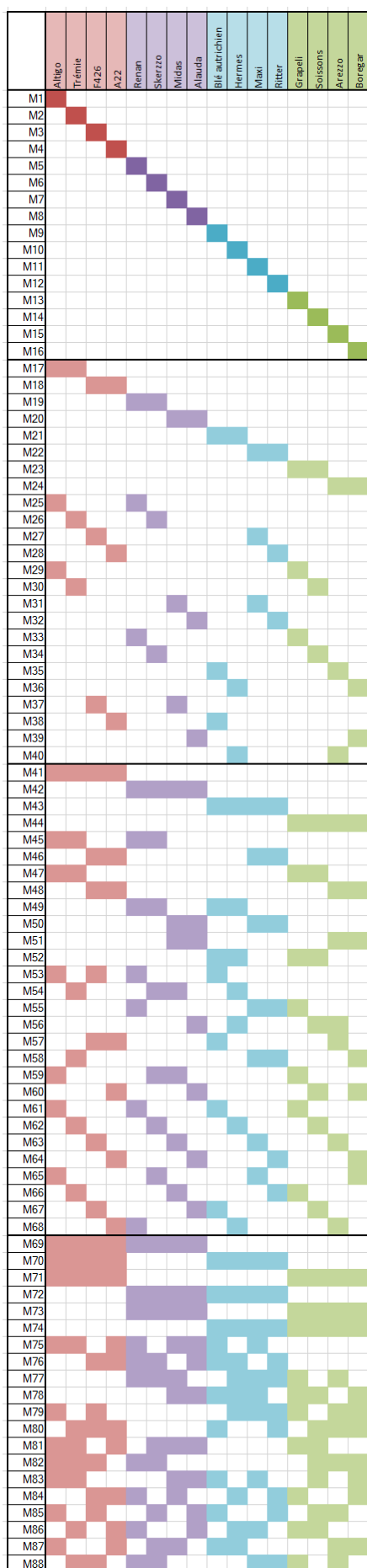


Figure 9 : Plan des mélanges observés dans le dispositif multi-site en 2014-2015 et 2015-2016

Chaque ligne représente un mélange, sa composition étant indiquée par les cases colorées correspondant aux génotypes en colonne. Les couleurs représentent les clusters associés aux génotypes (Tableau 3), et les évaluations en pur sont représentées par une teinte plus foncée.

Comme pour l'essai au Moulon, des herbicides ont été appliqués sur chacun des sites. La densité de semis était plus élevée, avec un objectif de 250 plantes.m<sup>-2</sup> sur des micro-parcelles de 7.5m<sup>2</sup> et deux niveaux de fertilisation azotée ont été appliqués (nommés N+ et N- ci-après) sur chaque essai (Tableau 4).

Site	2014-2015	2015-2016
Clermont-Ferrand	60	80
Dijon	75	120
Rennes	105	95
Toulouse	95	60

Tableau 4 : Différences entre les deux niveaux de fertilisation azotée (en unité d'azote par hectare) pour chaque essai du dispositif multi-site en 2014-2015 et 2015-2016

### Mesures phénotypiques

Le rendement et les composantes du rendement (nombre d'épis.m<sup>-2</sup>, nombre de grains par épis et poids de 1000 grains (PMG)) ont été obtenus pour chaque micro-parcelle sur l'essai du Moulon. Pour le multi-site, le rendement a été mesuré sur tous les essais, et la teneur protéines a été mesurée pour les sites de Clermont-Ferrand, Dijon et Rennes en 2014-2015 en N+ et N-.

Le rendement a été calculé à partir du poids de grains récoltés par micro-parcelle et rapporté à 15% d'humidité après avoir mesuré l'humidité d'un échantillon par micro-parcelle. Les composantes du rendement ont été calculées à partir du nombre d'épis, compté sur 1 m sur deux rangs adjacents et converti en nombre d'épis.m<sup>-2</sup> (ou densité d'épis) en tenant compte de l'écartement inter-rang (20 cm), et du PMG mesuré par échantillon après nettoyage des grains.



## I.2.1 Modèles GMA-SMA et application aux mélanges binaires et aux mélanges d'ordre supérieur

A. Cadre statistique généralisé pour évaluer l'aptitude au mélange en dispositifs incomplets de mélanges binaires ou de mélanges d'ordre supérieur, et application chez le blé

Le cadre statistique de l'estimation des GMA / SMA a été développé en collaboration avec l'équipe MIA de Paris (AgroParis-Tech), qui fait l'objet de l'article ci-après soumis. Le résumé qui suit en synthétise les principaux résultats.

### Résumé :

Les mélanges variétaux connaissent un récent regain d'intérêt grâce à leur potentielle capacité de stabilisation des productions en tamponnant les stress abiotiques et biotiques. Ceci résulte en partie de complémentarités et/ou de compensations entre variétés, qui ne peuvent être évaluées qu'en mélange. L'aptitude au mélange peut être divisée entre une aptitude générale et une aptitude spécifique au mélange (GMA pour *General Mixing Ability* et SMA pour *Specific Mixing Ability*), et a jusqu'à maintenant été estimée par l'évaluation de mélanges binaires en plan diallèles complets. Cependant, le nombre de mélanges à évaluer augmentant exponentiellement avec le nombre de variétés, l'analyse de l'aptitude au mélange nécessite des modèles statistiques adaptés aux dispositifs incomplets, et aux mélanges d'ordre supérieur. Nous proposons un cadre statistique généralisé basé sur des modèles mixtes et la méthode BLUP pour évaluer l'aptitude au mélange. Cette approche a été appliquée à un panel de 25 géotypes de blé d'hiver, observés dans deux dispositifs expérimentaux contrastés : i) en diallèle incomplet avec 75 mélanges binaires, et ii) dans un essai incluant des mélanges d'ordre supérieur. L'utilisation de modèles d'aptitude au mélange a amélioré la précision des prédictions en comparaison avec les prédictions sur la moyenne des composantes en pur, particulièrement dans la première expérimentation. Une variabilité génétique a été détectée pour la GMA du rendement et de ses composants, tandis que la variabilité pour la SMA était plus faible. Les GMA prédites dans l'essai en diallèle étaient fortement corrélées à celles de la seconde expérimentation, offrant une prédiction précise des rendements des mélanges d'ordre supérieur. Ce cadre constitue une avancée pour l'évaluation de l'aptitude au mélange et la prédiction des valeurs en mélange, et pourrait être ensuite intégré dans des programmes d'amélioration des plantes pour le développement de mélanges intra ou interspécifiques.

# A generalized statistical framework to assess mixing ability from incomplete mixing designs using binary or higher order variety mixtures and application to wheat

## Authors and affiliations:

Emma Forst<sup>a,1</sup>, Jérôme Enjalbert<sup>a</sup>, Vincent Allard<sup>b</sup>, Christophe Ambroise<sup>c,d</sup>, Inès Krissaane<sup>d</sup>, Tristan Mary-Huard<sup>a,d</sup>, Stéphane Robin<sup>d</sup> and Isabelle Goldringer<sup>a</sup>

<sup>a</sup> GQE- Le Moulon, INRA, Univ. Paris-Sud, CNRS, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, 91190, Gif-sur-Yvette, France

<sup>b</sup> GDEC, UMR 1095, INRA, UCA, 63000 Clermont-Ferrand, France

<sup>c</sup> LaMME, UMR 8071, CNRS, Université d'Evry Val-d'Essonne, Université Paris-Saclay, 91037, Evry Cedex, France

<sup>d</sup> MIA-Paris, AgroParisTech, INRA, Université Paris-Saclay, 75005, Paris, France

Key message: We proposed a generalized statistical framework based on mixed models to assess mixing ability in incomplete designs, and applied it to two binary and higher order wheat variety mixture trials.

Key-words: intra-specific mixtures, plant-plant interactions, diallel, *Triticum aestivum*, BLUP

## **ABSTRACT**

There has been recently a renewed interest for variety mixtures due to their potential capacity to stabilize production through buffering abiotic and biotic stresses. Part of this results from complementarity and/or compensation between varieties which can be assessed under mixed stands only. Mixing ability can be partitioned into *General* and *Specific Mixing Abilities* (GMA and SMA) that have been estimated so far through the evaluation of binary mixtures in complete diallel designs. However, when the number of varieties increases, as the number of mixtures to evaluate increases exponentially, this analysis requires appropriate statistical models adapted to incomplete designs and to higher order mixtures. We therefore proposed a generalized statistical framework to assess mixing abilities based on mixed models and BLUP method. The approach has been applied to a panel of 25 winter wheat genotypes observed in two contrasted experimental designs (i) an incomplete diallel of 75 binary mixtures, and (ii) a trial including

---

<sup>1</sup> Corresponding author: Génétique Quantitative et Evolution - Le Moulon, INRA, Univ. Paris-Sud, CNRS, AgroParisTech, Université Paris-Saclay, Ferme du Moulon, 91190, Gif-sur-Yvette, France. E-mail: emma.forst@inra.fr

higher order mixtures. The use of mixing ability models improved prediction accuracy in comparison to predictions from the mean of the pure stand components, especially in the first experiment. Genetic variability was detected for the GMA of yield and its components, whereas variability for SMA was lower. GMA predictions based on the diallel trial were highly correlated with the GMA of the second trial providing accurate inter-trial predictions. This framework constitutes a step forward to the screening for mixing ability, and could be further integrated into breeding programs for the development of intra- or inter-specific crop mixtures.

## INTRODUCTION

Crop genetic diversity is a major lever that can be mobilized to face current challenges in agriculture such as the increasing climatic stochasticity and the necessity to reduce the use of synthetic inputs (Newton *et al.* 2009). Among diversifying strategies, cereal variety mixtures have been of growing interest for the last decades (Kiær *et al.* 2009, Borg *et al.* 2018, Reiss and Drinkwater 2018). In particular, mixtures of susceptible and resistant cereal varieties have been shown to provide a larger reduction in the development of foliar diseases than expected from the sum of their components when complementary resistances are combined (Wolfe 1985; Finckh and Mundt 1992; Zhu *et al.* 2000; de Vallavieille-Pope 2004). Using variety mixtures may also allow buffering abiotic and other biotic stresses, therefore leading to a stabilization of production (Østergård *et al.* 2005; Kaut *et al.* 2009; Creissen *et al.* 2016), through complementarity and compensation mechanisms that might occur between plants of different varieties, as shown in species mixtures (Tilman *et al.* 1997).

Despite these potential advantages of mixtures, very little literature provides practical guidelines for designing mixtures, and consequently mixtures used in agriculture are often composed of the varieties showing the best performances in pure stand (Borg *et al.* 2018). However, it has been shown that mixtures performances are not necessarily correlated with the means of their pure stand components due to the occurrence of interaction between plants with different genotypes (Finckh and Mundt 1992) which makes it difficult to predict the behavior of mixtures. Therefore, it is important to accurately estimate and predict the performances of varieties in mixtures. Screening a set of lines for their *mixing ability* nevertheless presents many methodological challenges, in particular in the case of high number of genotypes and an exponentially higher number of binary or higher order mixtures, and calls for adapted statistical methods (Dawson and Goldringer 2012; Barot *et al.* 2017) that could be used to detect the best varieties for mixing conditions, and to develop specific breeding schemes for the design of intra-specific mixtures.

Mixing ability relies on an analogy with the concept of *combining ability* developed for hybrid breeding (Sprague and Tatum 1942). By assessing a set of  $p$  genotypes in all possible hybrid combinations, the combining ability can be estimated and partitioned between general combining ability of the genotypes and specific abilities of the particular combinations (Griffing 1956). The analogy has first been proposed for the study of plant interactions between rows of genotypes (Jensen and Federer 1965) and has then



been broadly applied to the study of binary mixtures for estimating mixing ability, both when the performance of each component is accessible in the mixture (McGilchrist 1965; Chalbi 1967; Gallais 1970; Federer 1979; Federer *et al.* 1982), or when only the mixture performance is surveyed (Federer 1979; Federer *et al.* 1982; Gizlice *et al.* 1989; Knott and Mundt 1990; Gallandt *et al.* 2001). The work developed hereafter deals with this second case, where only the global performance of each mixture is available. The **general mixing ability (GMA)** refers to the average performance of a variety in mixture (additive term) and the **specific mixing ability (SMA)** relates to the interaction between the two components of a particular combination of varieties. According to Griffing's decomposition of combining abilities in hybrids (1956), the performance of binary mixtures can be modeled as:

$$Y_{ijbr} = \mu + \alpha_b + \frac{1}{2}(GMA_i + GMA_j) + SMA_{ij} + \varepsilon_{ijbr} ,$$

where  $Y_{ijbr}$  is the performance of the mixture of varieties  $i$  and  $j$  for block  $b$  (and possibly replicate  $r$  in block  $b$ ),  $\mu$  is the intercept,  $\alpha_b$  is the effect of block  $b$ ,  $GMA_i$  is the general mixing ability of variety  $i$ ,  $SMA_{ij}$  is the specific mixing ability of varieties  $i$  and  $j$  grown together, and  $\varepsilon_{ijbr}$  is the error term of the observation. The  $\frac{1}{2}$  coefficient is applied on the GMA term since each variety accounts for only half of the plants grown in the plot (in case of equal proportions at sowing).

However, due to the need to grow all the possible binary mixtures (that is to use a complete design) among a set of varieties to estimate GMA and SMA, the field evaluation can be cumbersome regarding the cost and management of experimental trials. For this reason, authors have usually applied this method to a limited number of varieties (e.g. six or eight in Gallandt *et al.* 2001; Gizlice *et al.* 1989 respectively). As also proposed for assessing combining ability, using incomplete designs allows reducing the number of mixtures to grow for each variety, and therefore assessing a larger panel of varieties. Nonetheless, due to the reduced number of observed mixtures, the use of incomplete design leads to estimability issues when using the Griffing's model and thus requires developing adapted statistical models. Moreover, there is also a need for suitable approaches to handle higher order mixtures (i.e. mixtures including more than two components) as they have been found useful in different studies (Lopez and Mundt 2000; Mille *et al.* 2006), and are closer to the three to five-way mixtures commonly grown by farmers. Indeed, higher order mixtures present strong agronomical interest, such as their ability to reduce disease development (Newton *et al.* 1997, Borg *et al.* 2018), and can provide multiple agroecosystem services (i.e. weed suppression, yield and grain quality when considered altogether, Lazzaro, Costanzo, and Bàrberi 2018).

The aim of this article is to provide a methodological framework for the analysis of mixing ability in incomplete designs for binary and higher order mixtures based on dedicated statistical methods using mixed models. For a given panel of genotypes, this allows (i) the assessment of the relative importance of the additive part of the mixing ability vs the part that results from specific interactions due to the combinations of genotypes, and (ii) the identification of the best performers in mixtures. The approach was applied to two contrasted cases: (i) a trial of wheat binary mixtures and their pure stands, and (ii) a trial including higher order mixtures.

## MATERIAL AND METHODS

### Modeling of mixing ability:

#### *Griffing's model with fixed GMA and SMA effects*

Mixing ability can be modeled using the same formalism as proposed by Griffing for combining ability. In this setting, the GMA and SMA are defined as fixed effects and the residual term as random. This model is associated to the particular context of complete diallel experiment design i.e. (i) all the possible mixtures are assessed and (ii) only binary mixtures are considered, in 1:1 proportions. The use of this model in a broader context raises some statistical issues: in case of incomplete design the condition (i) is not fulfilled, so the definition of the terms becomes unclear, the estimability of the GMA and SMA is not warranted and the estimators initially proposed by Griffing are no longer valid; if requirement (ii) is not met, a model for SMA in higher order mixture should be proposed. To address the estimability problem resulting from assumption (i) we propose to treat the genetic effects as random effects in a mixed model (as proposed, but not developed, by Griffing 1956, and further developed by Bernardo 1996).

#### *Models with random GMA and SMA effects*

In order to analyze experimental designs based on binary and higher order mixtures, we have adapted the previous model to a general context where the model is valid for mixtures of any order (but considering in a first step equal proportions for each component). First, the model can be defined to estimate block effect and to predict GMA effects:

$$Y_{nbr} = \mu + \alpha_b + \frac{1}{K(n)} \sum_{k=1}^{K(n)} GMA_{k(n)} + e_{nbr} \quad (\text{Model 1})$$

where  $Y_{nbr}$  stands for the performance of the  $r$ -th replicate of mixture (or genotype)  $n$  in block  $b$ ,  $K(n)$  is the number of components of mixture  $n$ , and  $k(n)$  stands for the  $k$ -th genotype within mixture  $n$ .

In a second model, SMA effects corresponding to first order interactions between genotypes (i.e. at the level of pairs of genotypes) have been included, supposing that higher order interactions are negligible (their estimation would require an even larger experimental effort). The model is defined as follows:

$$Y_{nbr} = \mu + \alpha_b + \frac{1}{K(n)} \sum_{k=1}^{K(n)} GMA_{k(n)} + \frac{1}{\binom{K(n)}{2}} \sum_{k=1}^{K(n)-1} \sum_{k'=k+1}^{K(n)} SMA_{k(n)k'(n)} + e_{nbr} \quad (\text{Model 2})$$

Where  $\binom{K(n)}{2}$  is the number of all possible pairs of different genotypes in mixture  $n$  of  $K(n)$  components

when  $K(n) > 1$ , and  $SMA_{k(n)k'(n)}$  stands for inter-genotypic interaction between  $k(n)$  and  $k'(n)$  components of the mixture.

It should be noticed that  $n$  can be either a mixture (m) or a pure stand (p) so the pure stands are included in the estimation of the GMA such as an intra-genotypic mixture (in contrast with Gallais 1970), and the

SMA are also estimated for observations in pure stands indicating how a given genotype performs in pure stand compared to the mean of mixtures comprising this genotype. In the case of pure stands (when  $K(n) = 1$  and only variety  $l(n)$  is grown) the model writes:

$$Y_{nbr} = \mu + \alpha_b + GMA_{l(n)} + SMA_{l(n)l(n)} + e_{nbr},$$

where  $SMA_{l(n)l(n)}$  stands for intra-genotypic interaction within the grown genotype in pure stand. The importance of intra-genotypic competition has been raised before, but only in the context of experiments where the performance of each component in a mixture is accessible (Gallais 1970). The access to intra-genotypic SMA through the integration of pure stands directly in the analysis therefore provides an original description of the effect of competition in a pure stand.

In addition to the residual term, the GMA and SMA terms are also defined as random effects which ensures estimability even for incomplete design. Moreover, defining the genetic effects as random allows specifying particular variance-covariance structures (e.g. based on genetic relatedness). The precise distribution of the random effect will be detailed in the sequel.

Higher order mixtures might be interesting to characterize mixing ability of genotypes, since for a given number of plots, they allow to observe each genotype interacting with a higher number of partners compared to a design of binary mixtures only, though with a lower contribution of the genotype to each mixture performance.

#### *Intra-genotypic interactions in mixture*

In a mixture, a plant is exposed to inter-genotypic interactions but also to intra-genotypic interactions, so we modified the model to better describe the biological reality for specific effects, according to the components proportions in mixture:

$$Y_{nbr} = \mu + \alpha_b + \frac{1}{K(n)} \sum_{k=1}^{K(n)} GMA_{k(n)} + \frac{1}{K(n)^2} \sum_{k=1}^{K(n)} \sum_{k'=1}^{K(n)} SMA_{k(n)k'(n)} + e_{nbr} \quad (\text{Model 3})$$

In this model, intra-genotypic interaction ( $k' = k$ ) is therefore always part of the mixture performance, for any mixture order ( $K(n) \geq 1$ ). For instance, for a given binary mixture  $l$  of genotypes  $i$  and  $j$ , the interaction term between the components can be written as:  $\frac{1}{4} SMA_{ii} + \frac{1}{2} SMA_{ij} + \frac{1}{4} SMA_{jj}$  since  $SMA_{ji} = SMA_{ij}$ . Observe that for  $K(n) = 1$ , Model 2 and Model 3 coincide. The coefficients  $\frac{1}{K(n)^2}$  represent the expected weight of each kind of neighborhood in the plant community, assuming a random distribution of genotypes in the plant community. It should be noticed that due to the differences in SMA effects weighting, the SMA variance and SMA BLUPs are expected to be higher with Model 3 than with Model 2. Nevertheless, the integration of neighboring probabilities in the modeling of mixing ability

(especially through the introduction of intra-genotypic interactions within mixture) constitutes a novel advance in mixture analysis.

The motivation for considering both models is that Model 2 only accounts for between genotypes interactions within mixtures, while Model 3 also accounts for within genotype interaction in mixtures. For convenience we adopted notations for all models similar to the Griffing's notations for combining ability. We emphasize that the interpretation of the different terms is quite different between Model 2 and Model 3. To illustrate these differences, we consider the expected performance over all possible equally weighted mixtures of order  $K$  that include a given genotype  $k$ . This amounts to work conditionally on all random effects that depend on  $k$  only, so we denote this quantity by  $E(Y | k, K)$ .

This leads to

$$E(Y | k, K) = \mu + \frac{GMA_k}{K} \quad \text{if } K > 1 \quad \text{in Model 2}$$

$$E(Y | k, K) = \mu + GMA_k + SMA_{kk} \quad \text{if } K = 1 \quad \text{in Model 2}$$

$$E(Y | k, K) = \mu + \frac{GMA_k}{K} + \frac{SMA_{kk}}{K^2} \quad \text{in Model 3}$$

As a consequence,  $SMA_{kk}$  can be interpreted as the expected difference in performance between pure stand and mixture in Model 2, but not in Model 3 where it also includes intra-genotypic interaction within mixture. Although the interpretation of  $SMA_{kk}$  is different from the one of  $SMA_{kk'}$  in Model 2, we assumed a common distribution for these two terms in the following to reduce the number of variance parameters to be inferred.

### Statistical analysis:

#### *Inference method*

The mixed model framework has already been widely applied to plant breeding (Robinson 1991; Douglas S. Falconer et Mackay 1996; Lynch et Walsh 1998) Piepho and Möhring 2007), but to our knowledge not to crop mixing ability analysis. This framework allows studying mixtures of any order in incomplete designs, ensuring model estimability (as discussed above).

Models 2 and 3 can be expressed in a matrix form as

$$y = X\beta + Z_1g + Z_2s + e ,$$

Where  $y$  is the vector of performances,  $\beta$  is the vector of fixed effects,  $g$  is the vector of the GMA random effects, and  $s$  is the vector of SMA random effects.  $X$ ,  $Z_1$  and  $Z_2$  are the corresponding design matrices.

The random effects are assumed to be normally distributed according to the following distributions  $g \sim N(0, \sigma_{GMA}^2 A_1)$ ,  $s \sim N(0, \sigma_{SMA}^2 A_2)$  and  $e \sim N(0, \sigma_e^2 I)$ . The variance of the observed values can be decomposed as:

$$Var(y) = Z_1 A_1 Z_1' \sigma_{GMA}^2 + Z_2 A_2 Z_2' \sigma_{SMA}^2 + I \sigma_e^2.$$

In the present work, we used identity matrices for  $A_1$  and  $A_2$  matrices. Note that one can account for *a priori* similarities between genotypes by specifying more sophisticated variance covariance structures, e.g. accounting for genetic similarities between genotypes through relatedness matrices.

As for the estimation of the variance parameters, we used the Restricted Maximum Likelihood (REML). We used the Best Linear Unbiased Predictors (BLUP) to predict the GMA and SMA effects.

### Experimental designs:

The analysis has been carried on two data sets produced by two experiments assessing mixing ability of a panel of 25 genotypes. This panel was designed to be representative of the phenotypic diversity of a larger set of 58 genotypes, evaluated in pure stand in a previous study for root and shoot architecture as well as other functional traits (Cantarel *et al.* In prep). This 25 genotypes panel is composed of nine elite varieties cultivated for their high yielding performance in the Parisian Basin (Altigo, Apache, Arezzo, Boregar, Grapeli, Renan, Sogood, Soissons, Trémie), four landraces (Blé autrichien, Rouge de Bordeaux, Rouge du Roc, Saint Priest), six varieties bred for organic agriculture (Alauda, Hermes, Maxi, Midas, Ritter, Skerzzo), and six lines from a MAGIC population (A22, A208, A243, A398, F236, F426, Thépot *et al.* 2015) (Table S1).

In the first experiment, the 25 genotypes have been grown in a field trial both in pure stands and in 75 binary mixtures during the season 2014-2015 in the Le Moulon (LM) experimental station (48°42'37.2"N, 2°09'37.6"E) in France, according to an incomplete diallel design (75 of the 300 binary combinations: Figure 1.A). Each entry was sown in a 7,5m<sup>2</sup> plot at a density of 160 grains.m<sup>-2</sup>. All pure stands genotypes and binary mixtures were replicated twice in two complete random blocks. The mixtures have been prepared for sowing using the thousand kernel weight in order to get equal number of seeds of each genotype.



In the second experiment, a subset of 16 genotypes of the panel (Altigo, Arezzo, Boregar, Grapeli, Renan, Soissons, Trémie, Blé autrichien, Alauda, Hermes, Maxi, Midas, Ritter, Skerzzo, A22, F426) has been assessed in the INRA experimental station of Clermont-Ferrand (CF) (45°46'04.2"N, 3°08'52.2"E) in 2014-2015, in pure stand and in 24 mixtures of two genotypes (also observed in the Le Moulon trial), 28 mixtures of four genotypes and 20 mixtures of eight genotypes (Figure 1.B), where the components of each mixture were also in equal proportions of seeds. They have been sown in 7,5m<sup>2</sup> plots for a density objective of 250 plants.m<sup>-2</sup> and replicated in two blocks.

In both experiments, three fungicide treatments have been applied in order to study mixtures without disease development since it has already been shown that mixtures can lead to important disease reduction on wheat, and we aimed at focusing on compensation effects (Stutzel and Aufhammer 1990). Herbicides have been applied to avoid weed competition to interfere with wheat competition, and the nitrogen fertilization was applied (60 U/ha and then 40 U/ha of nitrogen fertilizer in the LM trial, and 60 U/ha in the CF trial) according to the leftovers from the previous crops on each trial to reach the common objective of 150 U/ha.

#### *Phenotypic data*

Yield and its components (number of spikes.m<sup>-2</sup>, number of grains/spike, thousand kernel weight (TKW)) were recorded on each plot in the LM experiment, while only yield and protein content have been recorded in the CF experiment.

Yield was calculated as the weight of grain harvested on the plot surface, and after measuring the humidity of a sample, it was standardized into qx.ha<sup>-1</sup> at 15% humidity. The number of spikes has been counted after flowering date, on one meter length for two adjacent rows in each plot, and converted into a number of spikes.m<sup>-2</sup> taking into account the distance between rows (20 cm). TKW was measured after harvest and threshing, and the number of grains/spike was calculated based on the yield components (= (yield/ TKW)/ number of spikes.m<sup>-2</sup>).

#### **Data analysis:**

##### *Application of the models to the datasets of each location*

For each location, assuming that performances of genotypes are strictly additive in mixtures, the correlation between the observed mixtures and the mean of the pure stand components was calculated. The main analyses (model comparison, analysis of the variance components and the BLUP predictions) were then performed with the three models on all the observations (mixtures and pure stands) of each location separately. Additionally, the correlation between all the observed values and the predictions from the means of the genotypic effects of the corresponding pure stand components (according to Federer *et al.* 1982 and Gizlice *et al.* 1989) has been performed for each site, to determine if the predictions from the mixture observations were more efficient than using pure stands only. Then, all the observed values of each location were compared with the predictions obtained from a subset of

observations of the same location (mixtures only using Model 3), in order to compare the effectiveness of using different types of trials for predictions. Finally, the CF observed values for different mixture orders were compared with predictions obtained from CF or LM trials analyzed with Model 1. The analysis was performed using an adaptation of the *lme4* R package (Bates *et al.* 2015; see File S1).

### *Model comparison*

In order to compare the relative importance of GMA, SMA and intra-genotypic vs inter-genotypic interaction, we compared the following models:

- Model 1 which includes only the block effect and the GMA,
- Model 2 which includes the GMA and the SMA, with inter-genotypic interactions in mixture, and intra-genotypic interactions for pure stands only,
- Model 3 which includes the GMA and the SMA, with inter-genotypic interactions and intra-genotypic interactions in mixture in addition to intra-genotypic interactions in pure stand.

The models have been compared based on the BIC and on Likelihood Ratio Tests (LRT, using LM procedure) which have been further performed for nested models (Model 2 vs Model 1, and Model 3 vs Model 1). In addition, the  $R^2$  (calculated following Alexander *et al.* 2015) and the RMSE were reported for the different models.

### *Within location comparison of observed values with predictions from BLUP based on subsets of observations*

We investigated the possible impact of including pure stands in the BLUP prediction of mixture in the same location. For that, the observed values (mixtures and pure stands,  $m+p$ ) were correlated to i) the BLUP values predicted from mixture data only (the pure stand observations were excluded to the model fitting,  $m$ ) and ii) the BLUP predictions from the complete data set ( $m+p$ ). In both cases, BLUP predictions were performed using Model 1 and alternatively using the best model for each response variable.

### *Inter-trial predictions*

Finally, the observed values of the CF trial for different mixture orders were compared with predictions based on the GMA predicted using Model 1 on all the observations ( $m+p$ ) of the LM experiment.

The observed values were also compared to the predictions based on (i) the GMA in LM predicted for fitting Model 1 on the mixture observations only (i.e. removing the pure stand observations,  $m$ ), or on (ii) the mean of the genotypic effects assessed on the LM pure stands only ( $p$ ) instead of GMA. Model 1 was preferred for predictions because i) regarding breeding strategy, it is preferable to being able to predict mixture performances based on GMA than based on GMA and SMA, since using SMA requires having observed the corresponding pairs of genotypes, and ii) for practical considerations, in this study



no higher order mixture had all its SMA predicted in the LM trial in order to predict their performances, so SMA are diluted in higher order mixtures. Nevertheless, as all the binary mixtures observed in the CF experiment were also observed in the LM trial (so they were all predictable from LM BLUPs), we tested including SMA (using Models 2 and 3) to predict the yields of binary mixtures in the CF trial.

#### Data and program availability:

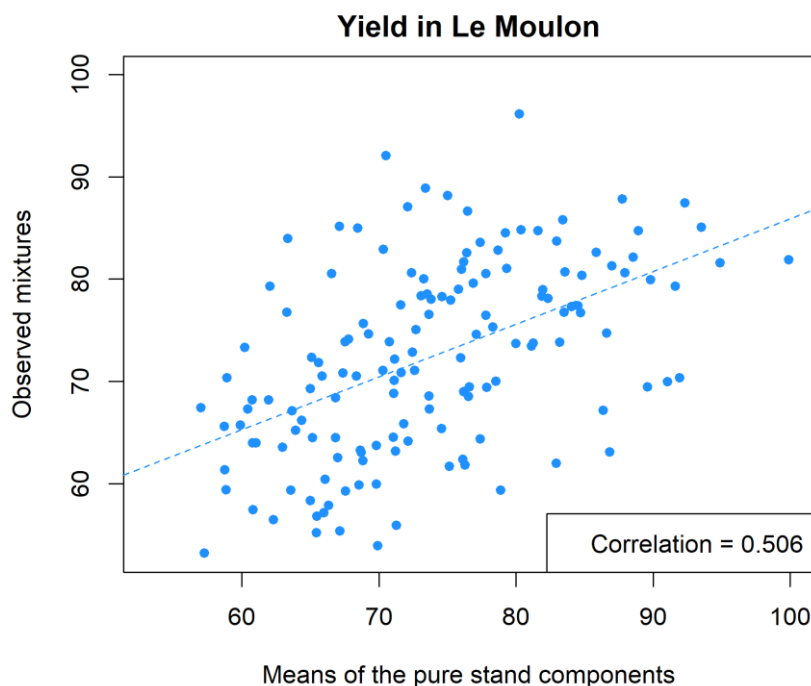
The data and the program are available on an online [public repository](https://github.com/cambroise/lme4-adapt-for-variety-mixture) (<https://github.com/cambroise/lme4-adapt-for-variety-mixture>).

The program is described in File S1.

## RESULTS

### *Correlation between mixtures and pure stands*

The Pearson's correlation between the observed binary mixtures performances and the means of their pure stand components was high for TKW (0.91) and moderate for yield (0.51, Figure 2), for the number of spikes.m<sup>-2</sup> (0.51), and for the number of grains per spike (0.42) in the Le Moulon (LM) experiment, calling for the modeling of mixing ability. The correlation in Clermont-Ferrand (CF) reached 0.75 for yield and 0.63 for the protein content (respectively 0.81 and 0.73 when considering only binary mixtures).



**Figure 2:** Observed yield for binary mixtures and the means of their pure stand components for the Le Moulon experiment

### Model comparison

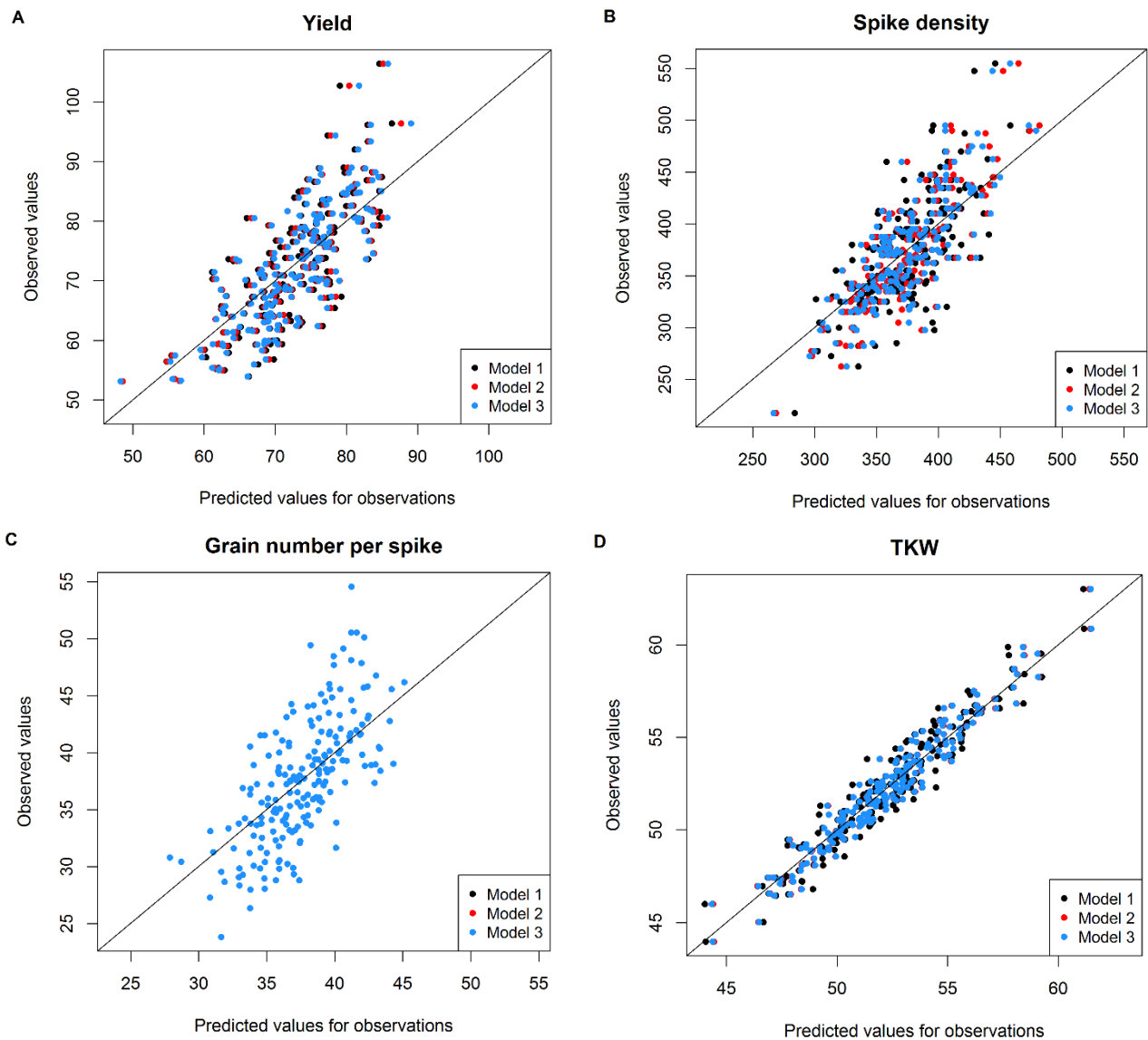
Based on LRT (Likelihood Ratio Test) using ML procedure for model comparison, both models including SMA have been found significantly better than Model 1 for TKW (p-values of 0.026 and 0.030 respectively, Table 1). Models 2 and 3 had low but non-significant p-values (0.060 and 0.182) for spike density, while for yield and other response variables in LM and CF trials the p-values were non-significant.

Response variable	Model	AIC	BIC	p-value
Yield	Model 1	1393.3	1406.5	NA
	Model 2	1395.1	1411.6	0.664
	Model 3	1394.6	1411.0	0.385
Spike density	Model 1	2075.5	2088.7	NA
	Model 2	2074.0	2090.4	0.060 (.)
	Model 3	2075.7	2092.2	0.182
Grain number per spike	Model 1	1188.4	1201.6	NA
	Model 2	1190.4	1206.9	1
	Model 3	1190.4	1206.9	1
Thousand kernel weight	Model 1	672.5	685.7	NA
	Model 2	669.6	686.0	0.026 (*)
	Model 3	669.8	686.3	0.030 (*)

**TABLE 1:** Comparison of Models 2 and 3 to Model 1 in LM trial using the maximum likelihood procedure

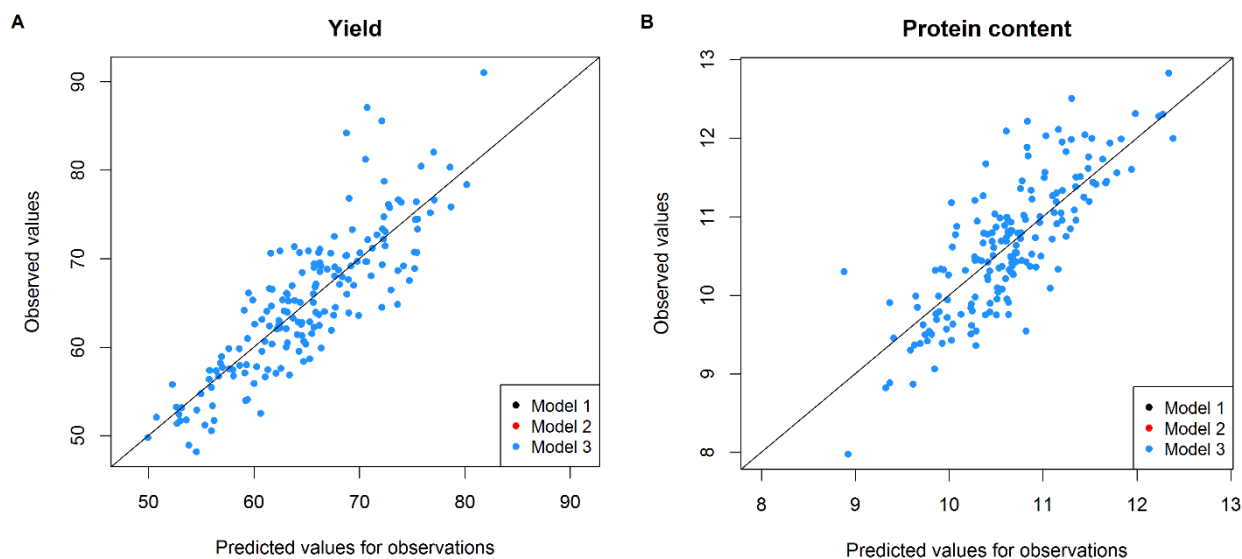
The p-values are based on LRT (likelihood ratio test) comparisons. “.” indicates significance < 0.1 and “\*” significance < 0.05.

Model 1, the most parsimonious as only based on GMA effects, was as efficient as Models 2 and 3 for the number of grains per spikes in LM (Figure 3.C) or for the yield and the protein content in CF (Figures 4).



**Figure 3:** Observed and predicted values for each response variable in LM trial

Model 1 is the model comprising fixed effects and GMA, Model 2 additionally includes SMA effects (inter-genotypic effects within pairs of genotypes within mixtures, and intra-genotypic effects for pure stands), Model 3 further includes intra-genotypic effects within mixtures.



**Figure 4:** Observed and predicted values for each response variables in CF trial

However, considering the yield in the LM experiment (Figure 3.A), Model 3 including SMA effects showed a higher  $R^2$  and a lower RMSE (Table 2), although the likelihood of Model 3 was not significantly different from the one of Model 1 with LM procedure. For the spike density and TKW (Figures 3.B and D), Models 2 and 3 had higher  $R^2$  and lower RMSE than Model 1, Model 2 appearing slightly better than Model 3 for spike density. These models including the SMA effects seemed to partly reduce the shrinkage effect observed in Figure 3.

Response variable	Model	$R^2$	RMSE
Yield (LM)	Model 1	0.563	6.690
	Model 2	0.593	6.454
	Model 3	0.613	6.294
Spike density	Model 1	0.508	36.908
	Model 2	0.650	31.125
	Model 3	0.613	32.702
Grain number per spike	Model 1	0.456	4.023
	Model 2	0.456	4.023
	Model 3	0.456	4.023
TKW	Model 1	0.911	0.923
	Model 2	0.941	0.754
	Model 3	0.940	0.758
Yield (CF)	Model 1	0.728	4.174
	Model 2	0.728	4.174
	Model 3	0.728	4.174

Protein content	Model 1	0.642	0.502
	Model 2	0.642	0.502
	Model 3	0.642	0.502

**TABLE 2:** Criteria for characterization of the model fits in Le Moulon and Clermont-Ferrand trials

#### *Comparison with predictions based on the pure stands*

When using mixing ability models fitted on all the observations instead of the means of the corresponding genotypic effects of the pure stands for predictions, the  $R^2$ , the RMSE, the Pearson's correlation coefficient (on the values of the mixtures and the pure stands) and the Kendall's correlation coefficient (on their ranking) between observed and predicted values were improved for most of response variables in LM experiment, but this was marginal on the CF trial, as shown in Table S4. For instance, for the yield in LM trial, the Pearson's correlation coefficient raised from 0.687 with predictions based on the means of the pure stands genotypic effects (from the  $p$  observations) to 0.790 with predictions based on BLUP predicted with Model 3 ( $m+p$  observations) showing a higher ability to predict mixture performances. In the CF experiment, the correlation between observed and predicted values was as high with predictions based on the mean of the genotypic effects of the pure stand components (0.840, Table S4) as with BLUP predicted from mixtures and pure stand observations (0.854, with Model 1).

#### *Variances of GMA and SMA*

The variance components estimated with each model for yield and for the number of spikes.m<sup>-2</sup> are detailed below for the LM and CF experiments (Table 3). The other responses are given in supplementary material (Table S2). It should be noticed that Models 2 and 3 differ in the weighting of the SMA effects, and it is expected for estimated SMA variance to be higher with Model 3 than with Model 2 (as well as SMA BLUP).

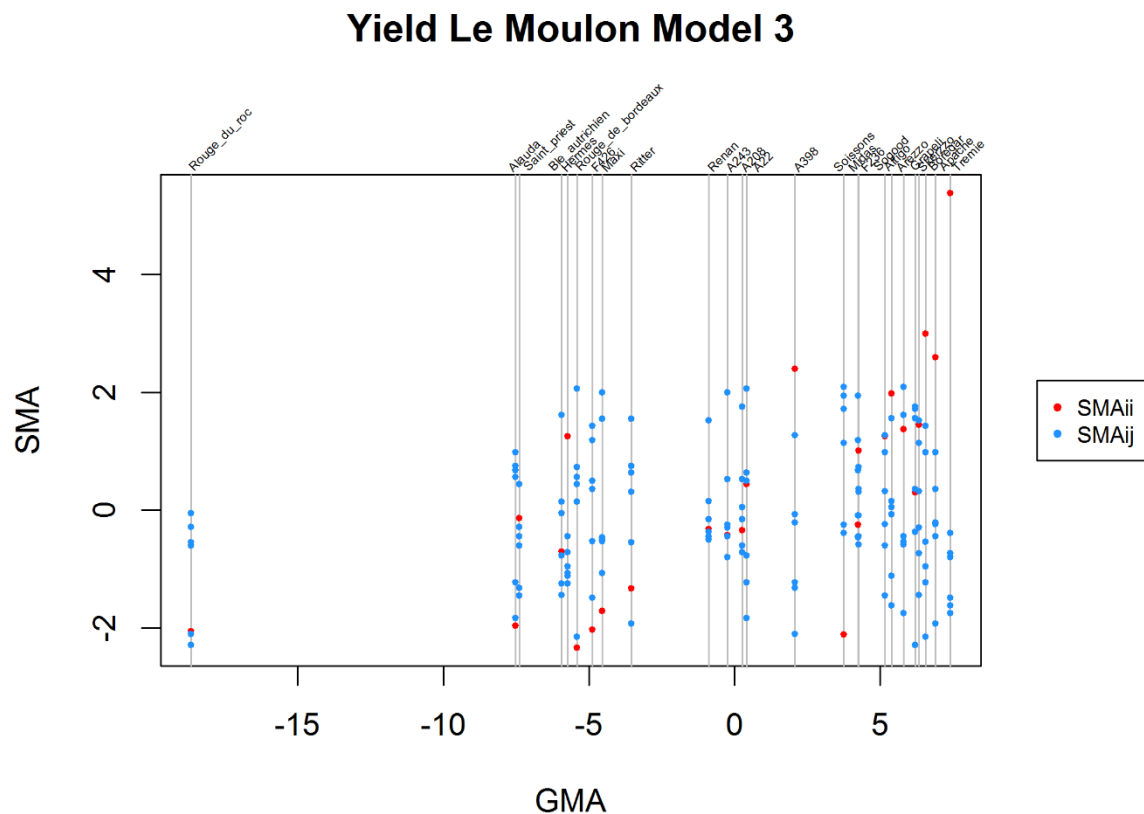
Response variable	Model	$\sigma_{GMA}^2$	$\sigma_{SMA}^2$	$\sigma_e^2$	$\sigma_{SMA}^2 / \sigma_{GMA}^2$
Yield Le Moulon trial	Model 1	63.57	NA	50.48	NA
	Model 2	63.10	2.11	48.66	0.03
	Model 3	54.69	14.67	47.40	0.27
Yield Clermont-Ferrand trial	Model 1	95.18	NA	19.20	NA
	Model 2	95.18	0	19.20	0
	Model 3	95.18	0	19.20	0
Number of spikes.m <sup>-2</sup> Le Moulon trial	Model 1	1621.82	NA	1531.06	NA
	Model 2	1536.02	303.75	1267.18	0.19
	Model 3	1357.87	822.18	1338.40	0.61

**TABLE 3:** Variance components and ratio of variances in Le Moulon and Clermont-Ferrand trials

In all experiments and with all considered mixed models, the GMA variance was always higher than the residual variance and was more than 10 times higher in the case of the TKW in LM experiment (Table S2). The amount of the SMA variance compared to the GMA variance ranged from 0 to 0.19 with Model 2 and from 0 to 0.61 with Model 3. The highest rates were obtained for spike density, while the number of grains per spike and the CF response variables did not show any specific effects. Consequently, the three models were equivalent for variance partitioning in the CF experiment.

### *GMA and SMA predictions*

The predicted values of GMA and SMA with Model 3 for yield in LM trial are shown in Figure 5 (in Figure S1 for spike density and TKW with Model 2 in LM trial) and the GMA values for each response variable with the best model are given in Table S3.



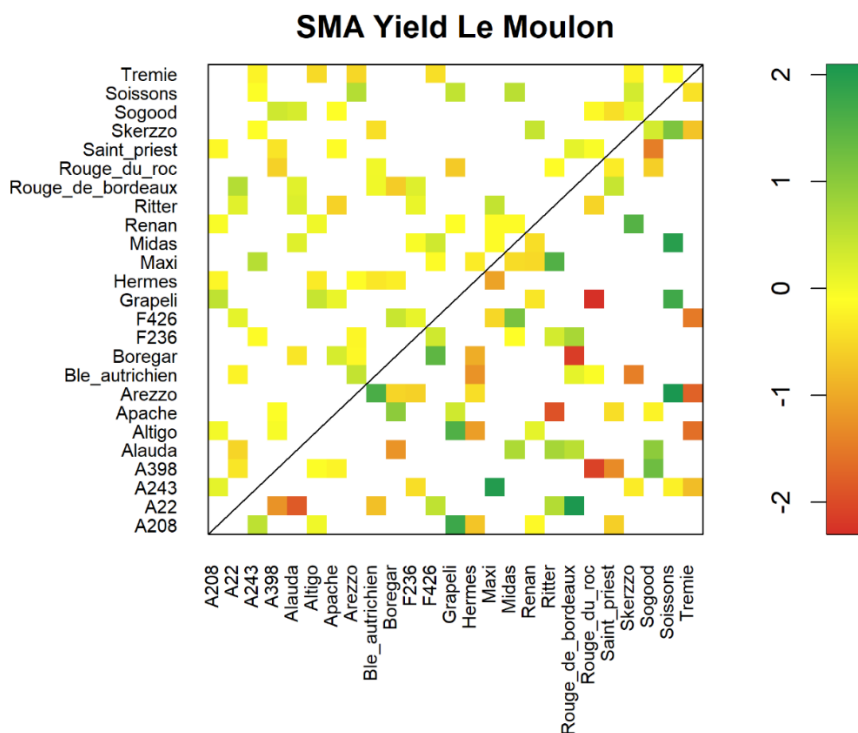
**Figure 5:** Predicted values for GMA and SMA per genotype for yield in LM trial with Model 3

The red dots represent the intra-genotypic SMA, and the blue dots the inter-genotypic SMA.

The GMA for yield at LM ranged from  $-18.67 \text{ qx.ha}^{-1}$  to  $7.41 \text{ qx.ha}^{-1}$  (with Model 3), while the SMA showed lower ranges (from  $-2.34 \text{ qx.ha}^{-1}$  to  $5.38 \text{ qx.ha}^{-1}$ ). The range of SMA values per genotype with Model 3 varied among genotypes, with varieties such as Renan and Midas obtaining similar SMA with most genotypes (Figure 5). Overall, intra-genotypic SMA effects displayed both high and low values, while inter-genotypic SMA were somehow more intermediate (Figure 5). The intra-genotypic SMA obtained with Model 2 were less extreme for spike density and TKW than for yield (Figures S1 A and B). The intra-

genotypic SMA with Model 3 was overall positively correlated with the GMA for yield (0.679). This was also the case for spike density (0.659) but the correlation was lower for TKW (0.235).

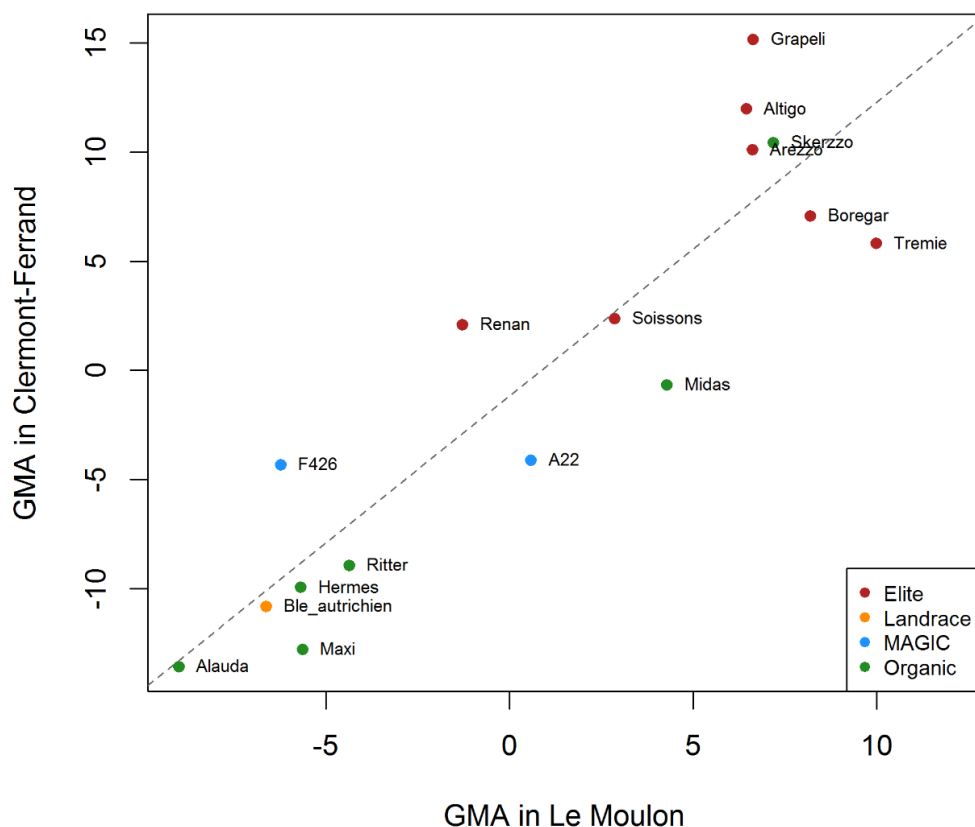
The elite variety Trémie had the highest GMA and displayed the highest SMA when grown in pure stand (Figure 5). Interestingly, two genotypes with relatively low GMA (A22 and Rouge de Bordeaux, Figure 5) showed a rather high SMA value when grown together in a mixture (Figure 6). More extreme values were obtained with Model 3, due to higher SMA variance (as expected). This was also the case for spike density and TKW in LM trial although to a lesser extent (Figure S2). The inter-genotypic SMA for Model 2 and Model 3 were very highly correlated for the yield, spike density and TKW (0.9993, 0.9996 and 0.9998 respectively).



**Figure 6:** SMA predicted values with Models 2 and 3 in LM trial

The SMA obtained with Model 2 and Model 3 are plotted respectively above and below the diagonal (black line). The intra-genotypic SMA are not represented on the plot.

The GMA was highly correlated with the pure stand genotypic effect in the CF trial (0.98 for the yield with Model 1, Table S5), and to a lesser extent in the LM experiment (0.88). The correlation between the GMA obtained in both experiments for yield using Model 1 was also quite high (0.903). The CF trial displayed higher variance for the GMA values than did the LM trial (Figure 7).



**Figure 7:** GMA values predicted with Model 1 for yield in the two experiments (LM and CF)

The dotted line is the regression line between the GMA of the two experiments.

The elite varieties obtained the highest GMA in both experiments, while most organic varieties and the landrace had the lowest, although some organic varieties also obtained high GMA. Organic varieties performed better in LM trial than in CF trial. The best varieties were more spread in CF trial than in LM trial.

#### *Predictions based on subsets of observations*

A higher correlation between observed and predicted values was expected when using all observations ( $m+p$ ) than when using mixtures only ( $m$ ), but the aim was to assess the impact of the pure stand information on the correlation. In the LM experiment, when the analysis was performed on mixture observations only ( $m$ ) instead of all observations ( $m+p$ ), the variance of SMA for yield (estimated with both Models 2 and 3) became null. The correlation between the observed and predicted mixtures with Model 3 was 0.786 for yield when using  $GMA_m$ , not different from the one obtained with  $m+p$  observations (0.790), and the RMSE was reduced from  $6.3qx.ha^{-1}$  to  $5.8qx.ha^{-1}$  (Table S4). This result suggests that mixing ability analysis might be performed without requiring pure stands in the dataset. The GMA for yield were modified (Figure S3) although the correlation between  $GMA_m$  and  $GMA_{m+p}$  with Model 3 was 0.91 (Table S5). In the CF experiment, the correlation between  $GMA_m$  and  $GMA_{m+p}$  (with Model 1) was even higher (0.96, Table S5), and the correlation between observed and predicted values



was equal when excluding the pure stands for GMA predictions (0.834) to the one when pure stands were included (0.854, Table S4).

*Predictions of CF high order mixtures based on CF BLUP*

Both Pearson’s and Kendall’s correlations between the observed values for pure stands and mixtures in the CF trial and the predicted values based on the CF mean of the genotypic effects in pure stands decreased with the order of the mixtures (Table 4), indicating that the four-way and eight-way mixtures had the largest level of deviation from additivity in the CF experiment.

Mixture order	Pearson’s correlation						Kendall’s correlation					
	CF GE <sub>p</sub>	CF GMA <sub>m+p</sub>	CF GMA <sub>m</sub>	LM GE <sub>p</sub>	LM GMA <sub>m+p</sub>	LM GMA <sub>m</sub>	CF GE <sub>p</sub>	CF GMA <sub>m+p</sub>	CF GMA <sub>m</sub>	LM GE <sub>p</sub>	LM GMA <sub>m+p</sub>	LM GMA <sub>m</sub>
<b>All orders</b>	<b>0.840</b>	<b>0.854</b>	<b>0.834</b>	<b>0.653</b>	<b>0.785</b>	<b>0.741</b>	<b>0.651</b>	<b>0.669</b>	<b>0.664</b>	<b>0.498</b>	<b>0.598</b>	<b>0.573</b>
1	0.973	0.955	0.876	0.718	0.876	0.770	0.871	0.831	0.734	0.548	0.706	0.621
2	0.836	0.862	0.786	0.662	0.805	0.751	0.649	0.677	0.700	0.505	0.667	0.613
4	0.742	0.777	0.789	0.599	0.695	0.727	0.516	0.554	0.582	0.405	0.481	0.541
8	0.700	0.713	0.719	0.574	0.649	0.680	0.544	0.569	0.569	0.438	0.500	0.538

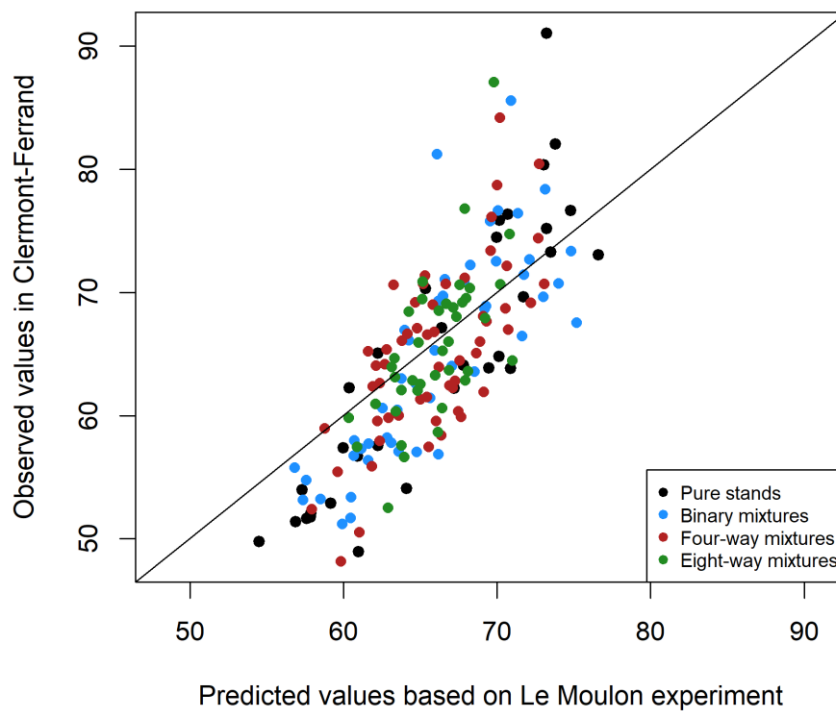
**TABLE 4:** Correlation between observed and predicted values or ranking for the yield in the Clermont-Ferrand (CF) trial based on the CF or the Le Moulon (LM) mean of the genotypic effects in pure stands (GE) or GMA predicted with Model 1 on different sets of observations in the CF and LM trials

The order of the mixture indicates the number of components: one for pure stand, two for binary mixture, four for four-way mixture and eight for eight-way mixture. The capital letters indicate the trial for observations for genotypic effects in pure stand or GMA predictions using Model 1. The lower case letter specifies if pure stands observations were used (p) or mixture observations (m) or both (m+p) in each trial for GMA predictions.

*Inter-trial predictions*

In order to assess the ability of the BLUP values obtained in a design based on binary mixtures to predict the observed values for higher order mixtures, we computed the predicted values for the CF observations based on the LM GMA using Model 1 (Figure 8). The Pearson’s correlation between the observed values in CF and predictions based on LM was 0.785 (and 0.598 for Kendall’s correlation, Table 4). The correlation was slightly lower when excluding the pure stand observations in LM of the analysis (0.741). However, the correlation was always much higher than when using the mean of the corresponding genotypic effects of pure stand components (correlation of 0.653). When including SMA in addition to GMA predicted on all observations in the LM trial (using Models 2 and 3) for predicting

yields of binary mixtures in the CF trial, the correlation between observed and predicted yields was not clearly improved (0.814 with Model 2 and 0.817 with Model 3, vs 0.805 with Model 1).



**Figure 8:** Predicted yields for the Clermont-Ferrand experiment based on GMA predicted from all observations in the Le Moulon trial with Model 1 and the corresponding observed yields

As for predictions based on CF BLUP, when using LM BLUP, the Kendall's correlation coefficient between the predicted values and the observed values decreased with the mixtures complexity (Table 4). Interestingly, when removing the pure stands in LM observations for fitting Model 1, the correlations were lower for pure stands and binary mixtures than when including pure stands in LM, while they were rather similar for four-way and eight-way mixtures.

## DISCUSSION

### *Adaptation of the mixed model and BLUP framework to mixing ability analysis*

Mixed models, already used to analyze diallel designs of hybrid crosses have been herein adapted to mixture analysis in diallel-like designs for mixing ability study, unlocking the analysis of incomplete designs. Mixed models allow estimating the variance components and predicting the GMA and SMA random effects. It also offers the possibility to customize specific models, such as the proposed alternative modeling of SMA, and to further include relatedness matrices for predictions of mixtures that were not observed in the experimental design through the prediction of unobserved SMA (or including

mixtures comprising genotypes which were not in the panel) (Falconer and Mackay 1996; Lynch and Walsh 1998).

Here we combined the Griffing formalism for combining ability (Griffing 1956) and mixing ability modeling with the recent developments in mixed models (Bates *et al.* 2015) adapted to fit specialized linear mixed models. The approach is highly flexible as it can be applied to binary and any order mixtures, including pure stands. Note that it can be easily further adapted to mixtures with varying proportions of the different components, and notably to inter-specific mixtures analysis.

This approach has been applied to two experimental designs of bread wheat mixtures: one based on pure stands and binary mixtures, and the other including higher order mixtures too. In the first experiment (Le Moulon, LM), the correlation between the observed mixture performances and their predicted performances based on their pure stand means was moderate (0.51, 0.51 and 0.42 respectively for yield, for the number of spike.m<sup>-2</sup> and for the number of grain/spike), except for TKW (0.91), underpinning the importance of estimating mixing ability of the genotypes. Using mixing ability modeling allowed to improve the correlation between observed values and predictions based on mixing ability models to 0.79 for the yield in Le Moulon (LM) experiment for instance (with Model 3).

The part of variance explained by GMA and SMA effects was relatively high, given that the proportion of observed mixtures on the total number of possible mixture was rather low ( $75/300=0.25$ ). This suggests that using a random sample of 25% of the total number of all possible mixtures, in addition to the pure stands, seems efficient to assess GMA and SMA of the genotypes used as components, and this is in accordance with previous findings for combining ability in wheat (Zhao *et al.* 2015). This result calls for the possibility to screen a large number of genotypes from a diversified panel for their GMA using incomplete designs instead of growing all pairwise mixtures within a limited set of genotypes. In the second experiment, the correlation between the mixture performances and the means of the pure stands components was rather high for yield (0.75) and for protein content (0.63) so the predictions of all the observations based on the pure stand performances were efficient and were only marginally improved when including mixture observations for fitting the models. This is explained by a very high correlation between the GMA and the genotypic effects of the pure stands for yield in this trial (0.98), which could be due to either differences in growing conditions (location, seed rate), differences between both panels, or to the inclusion of higher order mixtures in the CF experiment (these elements are further discussed in the variance components section of the discussion).

#### *Modeling of mixing ability*

The modeling of SMA effects differed between Models 2 and 3 and led to differences in variance components and in ratio of variance between SMA and GMA. While the SMA in Model 2, in addition to intra-genotypic interactions in pure stands, only includes the inter-genotypic interactions within mixtures, the intra-genotypic interactions occurring within mixtures are also taken into account in Model 3. Besides, the weighting coefficients were higher in Model 3 compared to Model 2, leading to expected higher SMA variance and SMA BLUPs with this model. The SMA of the pure stands for yield had more

extreme values in the SMA distribution when using Model 3 compared to Model 2, suggesting that the within-genotype interaction in mixture significantly accounted for SMA variance in Model 3 for this trait. Therefore, the SMA variance was larger with Model 3 than with Model 2. The interpretation of the intra-genotypic SMA should be different depending on the model used. Model 3 might be more realistic regarding the biological mechanisms occurring within mixtures. For instance it is expected that the intra-genotypic interactions should be lower in higher order mixtures. Note that in the literature, pure stands are not always considered as particular cases of mixtures and therefore are usually not included as such in the analysis. If such independence between the performance of pure lines and their hybrids (e.g. design 4 in Griffing 1956) can be explained by genetic interactions, it is biologically difficult to neglect intra-genotypic interactions in mixtures. Indeed, it should be noticed that when the number of mixtures per genotype is low, the relative importance of the pure stands in the GMA prediction is higher. Running the analysis without the pure stands gave lower GMA predictions for the high yielding elite varieties (e.g. Trémie, Boregar ... Figure S3) while different varieties such as Soissons showed high GMA, therefore appearing as particular good mixing partners. In that case, no specific effect was found for yield, while it was still present for spike density ( $p=0.06$ ) and TKW ( $p=0.009$ ) (data not shown). Another approach has been proposed in the literature to account for the inter- and intra-genotypic interactions within mixtures. It is based on the partitioning of the GMA into a GPA (General Performing Ability) reflecting the genotypic effect in pure stand, and a TGMA (True General Mixing Ability) being the part of the GMA truly due to the mixing conditions obtained when analyzing the over-yielding (OY, i.e. the difference between the yield of the mixture and the mean of its components in pure stands) as a response variable (Federer *et al.* 1982; Gizlice *et al.* 1989; Knott and Mundt 1990; Lopez and Mundt 2000). In these studies, both GPA and TGMA have been found important for mixing ability. Here, we chose to include the pure stands in the observations for modeling mixing ability, since SMA of the pure stands ( $SMA_{ii}$ ) in Model 2 provides sufficient information on how each genotype performs in pure stands in comparison with its GMA in the experiment. The TGMA and  $SMA_{ii}$  estimates are strongly divergent in their philosophy: for TGMA, pure stands and mixtures performances are used independently to estimate GPA and GMA, and the pure stand performances are used as a reference to compute the TGMA. In the present model, pure stands and mixtures are used conjointly to estimate GMA and SMA, and the interaction within genotype ( $SMA_{ii}$ ) has the same status as the interaction between different genotypes ( $SMA_{ij}$ ), which seems biologically sound.

### *Variance components*

For all response variables in the binary mixtures trial (LM), the variance of GMA was higher than the one of SMA, in accordance with Knott and Mundt in similar trials (1990), while no SMA effect at all was found in the experiment involving higher order mixtures, as in Lopez and Mundt (2000). The absence of SMA detected in the CF experiment might be due to three possible factors which are confounded in this experimental design, in addition to the fact that the response variables showing more SMA effects such as spike density or TKW for the Le Moulon experiment were not recorded in the Clermont-Ferrand trial. Firstly, mixtures were not grown in conditions favoring the expression of particular mixture behavior regarding stresses such as disease pressure or strong competition for nitrogen resource, but to observe

phenotypical responses in relation with contrasted phenotypes. Thus, the absence of SMA in CF trial might be explained by differences in environmental conditions between the two trials, such as climatic conditions, seeding rate or productivity potential of the trials. Secondly, the panel used in the CF experiment was a subset of the panel used for the Le Moulon experiment, the genotypes were less contrasted than in the LM trial (only one landrace included in the panel, less height differences between genotypes), which could also explain the absence of important shrinkage effect in this experiment. Thirdly, the CF experiment involved higher order mixtures in which SMA among the pairs of genotypes might have been too low to be detected (since in high order mixtures the increase in the number of binary interactions results in a dilution of their effects), or the possible occurrence of higher order interactions might have masked them (as suggested by the decrease in the correlation between the observed and predicted yields of higher order mixtures in the CF trial). Thus, this could lead to reducing the possibility to observe SMA effects in the CF trial compared to the LM trial.

For yield in Le Moulon, the share of the genetic variance due to SMA effect was larger with Model 3 than with Model 2, indicating that the SMA variance might also be due to intra-genotypic interactions within mixtures. However, both models including SMA did not provide a significantly better fit than the model with GMA only, as already found by Gizlice *et al.* (1989). In contrast, Gallandt *et al.* (2001) in wheat or Federer *et al.* (1982) in bean found significant SMA. Spike density displayed a SMA variance ratio of 0.61 with Model 3, indicating strong interactions between plants for this response variable. This is consistent with the fact that the number of tillers and therefore the number of spikes are known to be the most plastic traits when changing plant density (Darwinkel 1978) and/or the phenotypes of neighboring plants in mixtures (Jackson and Wennig 1997; Cowger and Weisz 2008, Lecarpentier 2017). This is also in line with the clear-cut difference observed in the range of spike density when comparing pure stands and binary mixtures (respectively 217.5 to 490 for pure stands and 262.5 to 555 for mixtures). This specific effects observed on mixtures occurred in the experiment characterized by a low density leading to plasticity for tillering, and selection effects between genotypes due to differences in potential productivity. As this leads to differences in genotype frequencies in mixture, it might be interesting to measure the proportion of grains (or spikes) of each genotype in mixtures to further investigate the specific effects and better predict the mixture performances from individual contributions of the components. In this regard, the estimation of selection effects may help to better understand the changes in proportions of the genotypes over time (Finckh and Mundt 1992; Loreau and Hector 2001; Barot *et al.* 2017) but this requires particular designs or systems for separating the mixture components.

#### *BLUP prediction*

In LM experiment, the Trémie genotype showed the highest BLUP values for both GMA and SMAii due to its high productivity in particular in pure stand. However, the binary mixtures involving this genotype had among the lowest SMA and all had lower yields than expected based on the pure stands components (i.e. negative OY), so indicating that Trémie, as an elite variety selected for performing well in pure stand conditions, might not be the best “mixing partner” to combine. On the contrary, the genotype Soissons had intermediate GMA (in both trials) and a low SMA in pure stand, while its SMA in

mixtures were high and the mixtures displayed high yields (Soissons also had the highest GMA when considering mixtures only). This could be due to a favorable mixture design for this genotype, but the OY was always positive for this genotype (except when mixed with Trémie) with a mean of  $+7.7\text{qx}\cdot\text{ha}^{-1}$  showing its potential for mixing conditions. The important mixing ability for yield of this genotype might be explained by a high mixing ability for spike density. These results show the importance of taking both GMA and SMA into account for selecting candidates for mixtures.

#### *Prediction of mixtures and pure stands performances based on BLUP values*

It seems that the prediction of extreme observations is less accurate for response variables for which the correlation between the mixtures and the corresponding means of the pure stands is lower. This might be explained by the fact that the GMA is an average effect leading to a shrinkage of the predicted values towards the mean of the observed mixtures performances involving the given genotype (which is partly corrected when including SMA in the models). It should also be noted that the GMA of the genotypes are relative to the assessed panel. This is particularly important since the GMA are computed using a common measure for all the components of a given mixture. In this regard, Federer *et al.* (1982) proposed an alternate model to analyze mixtures when individual component performances are available. Using this model should lead to a reduction of the shrinkage effect since the GMA of a genotype is not dependent on the performances of its associated genotypes. Finally, the mixture performances are predicted assuming that the proportions of the components are the same as those used for sowing.

#### *Predictions of higher order mixtures from another experiment involving binary mixtures*

The GMA and SMA have been found quite variable over environments in other studies (Knott and Mundt 1990; Gallandt *et al.* 2001) but interestingly the GMA predicted from Le Moulon and from Clermont-Ferrand experiments for the yield were found highly correlated (0.903) although the order of mixtures differed from one environment to the other, and the Clermont-Ferrand panel was a subset of the Le Moulon panel. We assessed the ability of the pure stands and the binary mixtures of LM experiment to predict the CF experiment mixtures and especially the higher order mixtures. The correlation between predicted and observed values was found decreasing with increasing orders mixtures (but for binary mixtures, it should be borne in mind that all binary mixtures observed in the CF trial were also observed in the LM trial). However, predictions based on binary mixtures were better than based on pure stands, as previously observed in literature (Lopez and Mundt 2000; Mille *et al.* 2006). The Kendall's correlation coefficient was also calculated since the concordance in the ranking of mixture performances is desirable for breeding perspectives. This correlation was at least equal when the four-way and the eight-way mixtures were predicted from the LM observations without the pure stands than when they were included, suggesting that the exclusion of pure stands from the GMA predictions does not degrade the predictions of high order mixtures.

### *Implications for breeding strategies and optimization of experimental designs*

Different designs should be chosen for the estimation of mixing ability in breeding scheme, depending on the species and on the panel characteristics. Parameters to consider are the correlation between the mixtures performances and the predictions from their pure stand components, and the importance of the GMA vs SMA effects. Therefore, a preliminary experiment might be carried out in order to first characterize the panel and thus orientate the breeding strategy and objectives. Once a design is chosen in the breeding scheme, it can be optimized using power tests to maximize the accuracy of the GMA and SMA predictions, using or not higher order mixtures instead or in addition to binary mixtures, including or not the pure stands, varying the proportion of possible mixtures to be observed, the number of observations per genotype, and the number of replicates per mixture, ... and taking into account the gain in accuracy regarding the efforts invested in the experimental design. The comparison of the power of different types of incomplete designs (nested design, balanced incomplete factorial design, topcross design, random design as used by Zhao *et al.* (2015) for combining ability analysis) may allow to identify the most adapted and powerful type of design regarding a particular situation, and to tailor it into an optimized design for mixing ability estimation. Since mixing ability might vary across environments, the decision to replicate the experimental design in different environments would depend on the objectives and resources.

In the case of high correlation between the mixtures and the mean of their pure stands components, the information on pure stands performances may be used since it requires less observation. In contrast, if the GMA is only weakly correlated to the genotypic effects in pure stands or if SMA effects are detected, it would be necessary to include mixing conditions in the design, and considering excluding the pure stands in order to reduce experimental design especially for the development of high order mixtures. In addition to this advantage, in the LM trial, the exclusion of pure stands for predicting GMA and SMA effects led to a slight improvement in correlations between observed and predicted values for yield, spike density and TKW, and the SMA was reduced to zero for the yield.

When the GMA is the major source of variation, compared to the SMA, it could be wiser to focus on the components *per se* for mixing rather than on combinations of components. The experimental design should consist of the screening of the genotypes in conditions similar to the mixing conditions using alternate rows (as proposed by Barot *et al.* 2017) or mixtures with a tester (that can be a genotype with high GMA or eventually a mixture itself for gain of space and if the further purpose is the development of higher order mixture) for instance. Interaction traits (such as the number of spikes per plant and the potential plasticity for this trait, or other traits of interest for mixture that might be investigated and may even be used as selection criteria) can be integrated into the screening for better detection of high potential genotypes. If the SMA is low but not negligible, it might be interesting to search for panel structure to optimize the experimental design.

When SMA effects are important, the existence of complementarity groups for mixing ability should be investigated. As carried out for hybrid development, the use of clustering methods to search for heterotic-like pattern might allow to capture a part of the specific effects into the GMA (increasing the precision of the mixtures performances predictions), and to further improve the complementarity between

components within mixtures structuring the panel into groups (Zhao *et al.* 2015). For the development of higher order mixtures, the presence of higher order specific effects might be investigated (Federer 1999) to decide if the assessment of binary mixture is sufficient or if higher order mixtures should be included in the design. If each genotype is observed in several mixtures, the stability of the SMA effects involving the genotype might be assessed, allowing to identify the most stable genotypes for specific effects; and stability of SMA over environments might be investigated.

The inclusion of relatedness matrices as covariance matrices for the GMA and the SMA random effects in the mixed models may improve the prediction of the mixing effects, while allowing for predicting unobserved mixtures or mixtures involving unobserved genotypes. Phenotypic similarities assessed on pure stand performances and traits involved in plant-to-plant interactions could also be used as covariance matrices. On a more general level, the identification of traits associated to mixing ability could be relevant for integrating new selection criteria in breeding for mixtures, but should also help to better understand the functioning of the mixtures (also regarding traits complementarity between genotypes or species) and to improve the design of the mixtures (Barot *et al.* 2017, Lazzaro *et al.* 2018).

## ACKNOWLEDGMENTS

E. Forst benefited from a thesis grant in a PICRI (Partenariat Institutions-Citoyens pour la Recherche et l'Innovation) project (2015-2017) funded by the Région Ile-de-France, and this work was also supported by the ANR WHEATAMIX project ([www6.inra.fr/wheatamix/](http://www6.inra.fr/wheatamix/)), grant ANR-13-AGRO-0008 of the French National Research Agency. The authors are grateful to the Wheatamix consortium for early discussions and the design of the experiments, and Didier Tropée (and the technical team from IE GQE) and Alain Chassin (and all the technical staff from UE 1375 PHACC) for conducting the field trials. We also thank Fabien Laporte for his valuable contribution to the early developments of the BLUP programing.

## AUTHOR CONTRIBUTION STATEMENT

JE, IG and VA designed the study and supervised the field trials. CA, IK, TMH and SR developed the method and the adaptation of the *lme4*R package, and together with EF, performed statistical analyses. EF wrote the first draft of the manuscript and all authors reviewed and edited the manuscript.



## LITERATURE CITED

- Alexander, D. L. J., A. Tropsha, and D. A. Winkler, 2015 Beware of R<sup>2</sup>: Simple, unambiguous assessment of the prediction accuracy of QSAR and QSPR models. *J. Chem. Inf. Model.* 55 (7): 1316-22.
- Barot, S., V. Allard, A. Cantarel, J. Enjalbert, A. Gauffreteau *et al.*, 2017 Designing mixtures of varieties for multifunctional agriculture with the help of ecology, a review. *Agron. Sustain. Dev.* 37 (2): 13.
- Bates, D., M. Mächler, B. Bolker, and S. Walker, 2015 Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67 (1).
- Bernardo, R., 1996 Best linear unbiased prediction of maize single-cross performance. *Crop Sci*, 36(1): 50-56.
- Borg, J., L. P. Kiær, C. Lecarpentier, I. Goldringer, A. Gauffreteau *et al.*, 2018 Unfolding the potential of wheat cultivar mixtures A meta-analysis perspective and identification of knowledge gaps. *Field Crop Res.* 221, 298-313.
- Chalbi, N., 1967 La compétition entre génotypes et ses effets sur les caractères quantitatifs de la Luzerne. *Annales d'Amélioration des Plantes* 17 (1): 67-82.
- Cowger, C., and R. Weisz., 2008 Winter wheat blends (mixtures) produce a yield advantage in North Carolina. *Agron. J.* 100 (1): 169-77.
- Creissen, H. E., T. H. Jorgensen, and J. K. M. Brown, 2016 Increased yield stability of field-grown winter barley (*Hordeum Vulgare* L.) varietal mixtures through ecological processes. *Crop Prot.* 85: 1-8.
- Darwinkel, A., 1978 Patterns of tillering and grain production of winter wheat at a wide range of plant densities. *Neth. J. Agric. Sci.*, 26, 383-98.
- Dawson, J. C., and I. Goldringer, 2012 Breeding for genetically diverse populations: variety mixtures and evolutionary populations. *Organic Crop Breeding*, 77-98.
- Falconer, D. S., T. F. C. Mackay and R. Frankham, 1996 *Introduction to Quantitative Genetics*. 4th ed. Benjamin Cummings. *Trends in Genetics*, 12 (7), 280.
- Federer, W. T., 1979 Statistical designs and response models for mixtures of cultivars. *Agron. J.* 71 (5): 701.
- Federer, W. T., J. C. Connigale, J. N. Rutger, and A. Wijesinha, 1982 Statistical analyses of yields from uniblends and biblends of eight dry bean cultivars. *Crop Sci.* 22 (1): 111.
- Federer, W. T., 1999 *Statistical Design and Analysis for Intercropping Experiments. Volume 2. Three or More Crops*. Springer, New York.
- Finckh, M. R., and C. C. Mundt, 1992 Stripe rust, yield and plant competition in wheat cultivar mixtures. *Phytopathology* 82 (9): 905-13.
- Gallais, A., 1970, Modèle pour l'analyse des relations d'associations binaires. *Biométrie-Praximétrie* XI (2-3): 51-80.
- Gallandt, E. R., S. M. Dofing, P. E. Reisenauer, and E. Donaldson, 2001 Diallel analysis of cultivar mixtures in winter wheat. *Crop Sci.* 41 (3): 792-796.
- Gizlice, Z., T. E. Carter, J. W. Burton, and T. H. Emigh, 1989 Partitioning of blending ability using two-way blends and component lines of soybean. *Crop Sci.* 29 (4): 885.

- Griffing, B., 1956 Concept of General and Specific Combining Ability in relation to diallel crossing systems. *Aust. J. Biol. Sci.* 9: 463-93.
- Jackson, L. F., and R. W. Wennig, 1997 Use of wheat cultivar blends to improve grain yield and quality and reduce disease and lodging. *Field Crops Res.* 52 (3): 261-269.
- Jensen, N. I., and W. Federer T., 1965 Competing ability in wheat. *Crop Sci* 5 (5): 449-52.
- Kaut, A. H. E. E., H. E. Mason, A. Navabi, J. T. O'Donovan, and D. Spaner, 2009 Performance and stability of performance of spring wheat variety mixtures in organic and conventional management systems in western Canada. *J. Agron. Crop Sci.* 147 (2): 141-53.
- Kiær, L. P., I. M. Skovgaard, and H. Østergård, 2009 Grain yield increase in cereal variety mixtures: a meta-analysis of field trials. *Field Crops Res.* 114 (3): 361-373.
- Kiær, L. P., I. M. Skovgaard and H. Østergård, 2012 Effects of inter-varietal diversity, biotic stresses and environmental productivity on grain yield of spring barley variety mixtures. *Euphytica*, 185(1): 123-138.
- Knott, E. A., and C. C. Mundt, 1990 Mixing ability analysis of wheat cultivar mixtures under diseased and nondiseased conditions. *Theor. Appl. Genet.* 80 (3): 313-20.
- Lazzaro, M., A. Costanzo, and P. Bàrberi. 2018 Single vs multiple agroecosystem services provided by common wheat cultivar mixtures: weed suppression, grain yield and quality. *Field Crops Research*, 221 (May): 277-97.
- Lecarpentier, C., 2017 Plasticité de l'architecture aérienne du blé en réponse à la compétition pour la lumière au sein de cultures pures ou d'associations variétales : Caractérisation expérimentale et développement d'un modèle 3D. PhD thesis. Ecole doctorale Sciences du végétal, Université Paris-Saclay.
- Lopez, C. G., and C. C. Mundt, 2000 Using mixing ability analysis from two-way cultivar mixtures to predict the performance of cultivars in complex mixtures. *Field Crops Res.* 68 (2): 121-32.
- Loreau, M., and A. Hector, 2001 Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412 (6842): 72-76.
- Lynch, M., and B. Walsh, 1998 *Genetics and Analysis of Quantitative Traits. Vol. 1.* M. A. Sunderland, Sinauer.
- McGilchrist, C. A., 1965 Analysis of competition experiments. *Biometrics*, 975-985.
- Mille, B., M. Belhaj Fraj, H. Monod, and C. de Vallavieille-Pope, 2006 Assessing four-way mixtures of winter wheat cultivars from the performances of their two-way and individual components. *Eur J Plant Pathol.* 114 (2): 163-73.
- Newton, A. C., R. P. Ellis, C. A. Hackett, and D. C. Guy, 1997 The Effect of component number on *Rhynchosporium secalis* infection and yield in mixtures of winter barley cultivars. *Plant Pathology* 46 (6): 930-38.
- Newton, A. C., G. S. Begg, and J. S. Swanston, 2009 Deployment of diversity for enhanced crop function. *Annals of Applied Biology*, 154(3): 309-322.
- Østergård, H., K., Kristensen and J. W., Jensen, 2005 Stability of variety mixtures of spring barley, pp. 28-30 in *Proceedings of the COST SUSVAR/ECO-PB Workshop on Organic Plant Breeding Strategies and the Use of Molecular Markers*, edited by E. T. Lammerts van Bueren, I. Goldringer and H. Østergård. Driebergen, The Netherlands.

- Piepho, H.-P., and J. Möhring, 2007 Computing heritability and selection response from unbalanced plant breeding trials. *Genetics* 177 (3): 1881-88.
- Reiss, E. R., and L. E. Drinkwater, 2018 Cultivar mixtures: A meta-analysis of the effect of intraspecific diversity on crop yield. *Ecological Applications*. *Ecol Appl.* 28: 62-77
- Sprague, G. F., and L. A. Tatum, 1942 General vs. Specific Combining Ability in single crosses of corn. *J. Amer. Soc. Agron.* 34 (10): 923-32.
- Stutzel, H., and W. Aufhammer, 1990 The physiological causes of mixing effects in cultivar mixtures - a general hypothesis. *Agric. Sys.* 32 (1): 41-53.
- Thépot, S., G. Restoux, I. Goldringer, F. Hospital, D. Gouache *et al.*, 2015 Efficiently tracking selection in a multiparental population: the case of earliness in wheat. *Genetics* 199 (2): 609-23.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie *et al.*, 1997 The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277 (5330): 1300-1302.
- Vallavieille-Pope, C. de., 2004, Management of disease resistance diversity of cultivars of a species in single fields: controlling epidemics. *Comptes Rendus Biologies* 327 (7): 611-620.
- Wolfe, M. S., 1985 The current status and prospects of multiline cultivars and variety mixtures for disease resistance. *Annu. Rev. Phytopathol.* 23 (1): 251-273.
- Zhao, Y., Z. Li, G. Liu, Y. Jiang, H. P. Maurer *et al.*, 2015 Genome-based establishment of a high-yielding heterotic pattern for hybrid wheat breeding. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 112 (51): 15624-29.
- Zhu, Y., H. Chen, J. Fan, Y. Wang, Y. Li *et al.*, 2000 Genetic diversity and disease control in rice. *Nature* 406 (6797): 718-22.

## SUPPLEMENTARY MATERIAL

**File S1:** R program adapted from the *lme4* R package for mixing ability analysis and Le Moulon trial data for application example

The program code is available on the GitHub public repository:

<https://github.com/cambroise/lme4-adapt-for-variety-mixture>

Genotype	Year of registration	Breeder	Seed producer	Type of genotype	Included in the Clermont-Ferrand trial
A208	NA	NA	NA	MAGIC	no
A22	NA	NA	NA	MAGIC	yes
A243	NA	NA	NA	MAGIC	no
A398	NA	NA	NA	MAGIC	no
Alauda	2013	Bertold Heyden (DE)	Keyserlingk-Institut (DE)	organic	yes
Altigo	2007	Nickerson International Research GEIE (FR)	Limagrain Europe (FR)	elite	yes
Apache	1998	Nickerson SA (FR)	Limagrain Europe (FR)	elite	no
Arezzo	2007	R 2n (FR)	RAGT 2n (FR)	elite	yes
Blé autrichien	NA	NA	NA	landrace	yes
Boregar	2007	Serasem (FR)	RAGT 2n (FR)	elite	yes
F236	NA	NA	NA	MAGIC	no
F426	NA	NA	NA	MAGIC	yes
Grapeli	2012	INRA (FR)	Agri Obtentions SA (FR)	elite	yes
Hermes (=Hermion)	2013	Bertold Heyden (DE)	Keyserlingk-Institut (DE)	organic	yes
Maxi (=SW-Maxi)	2002	Semundo (NL)	Saatzucht Hadmersleben GmbH (DE)	organic	yes
Midas	2008	Saatzucht Donau Ges.m.b.H. & CoKG (AT)	Saatzucht Donau Ges.m.b.H. & CoKG (AT)	organic	yes
Renan	1989	INRA (FR)	Agri Obtentions SA (FR)	elite	yes
Ritter (=Goldritter)	2013	Bertold Heyden (DE)	Keyserlingk-Institut (DE)	organic	yes
Rouge de Bordeaux	NA	NA	NA	landrace	no
Rouge du Roc	NA	NA	NA	landrace	no

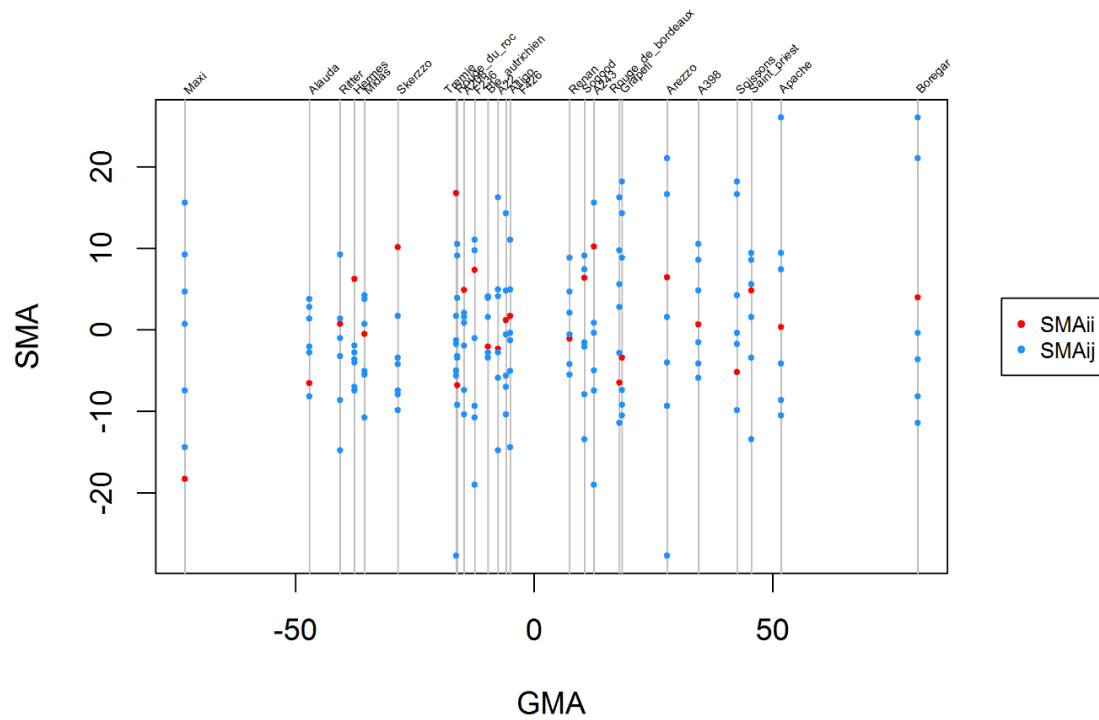
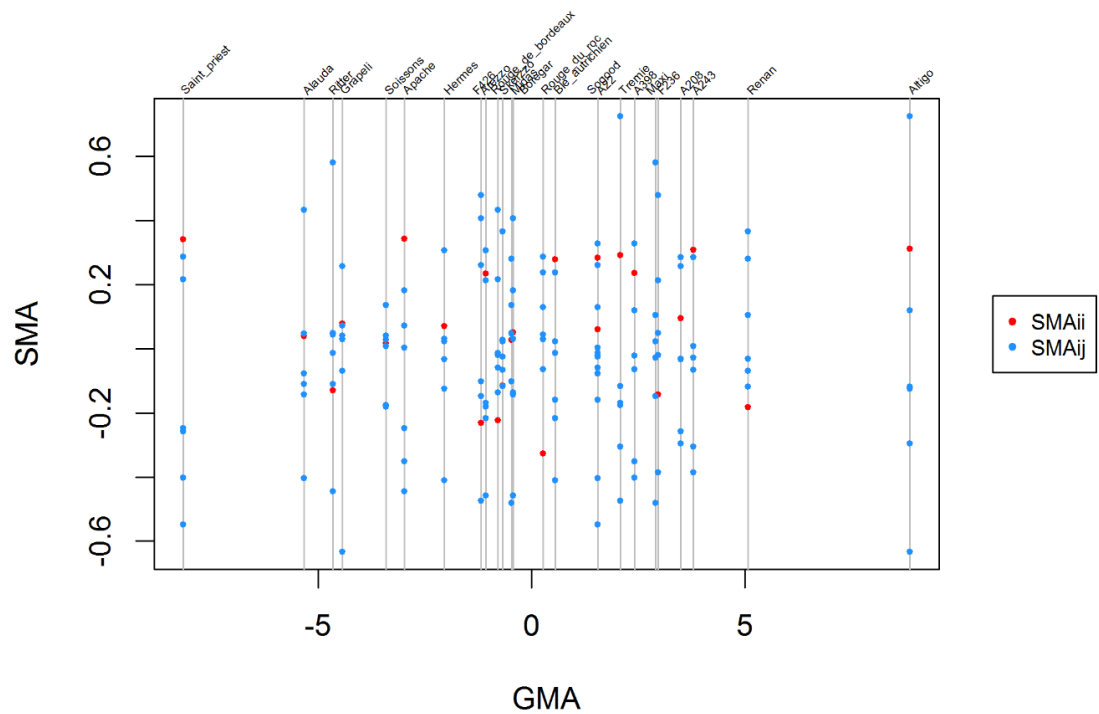
Saint Priest	NA	NA	NA	landrace	no
Skerzzo	2011	INRA (FR)	Agri Obtentions SA (FR)	organic	yes
Sogood	2006	Sogroup (FR)	Caussade (FR)	elite	no
Soissons	1988	Florimond Desprez SA (FR)	Florimond Desprez SA (FR)	elite	yes
Trémie	1992	Serasem (FR)	RAGT 2n (FR)	elite	yes

**TABLE S1:** Description of the genotypes composing the panel for the two experiments

Response variable	Model	$\sigma_{GMA}^2$	$\sigma_{SMA}^2$	$\sigma_e^2$	$\sigma_{SMA}^2 / \sigma_{GMA}^2$
Number of grains per spike in Le Moulon trial	Model 1	19.93	NA	18.21	NA
	Model 2	19.93	0	18.21	0
	Model 3	19.93	0	18.21	0
TKW in Le Moulon trial	Model 1	14.02	NA	0.98	NA
	Model 2	13.97	0.23	0.78	0.02
	Model 3	13.76	0.90	0.78	0.07
Protein content in Clermont-Ferrand trial	Model 1	1.08	NA	0.28	NA
	Model 2	1.08	0	0.28	0
	Model 3	1.08	0	0.28	0

**TABLE S2:** Variance components and ratios for responses variables in Le Moulon and Clermont-Ferrand trials for the three models.

TKW: thousand kernel weight.

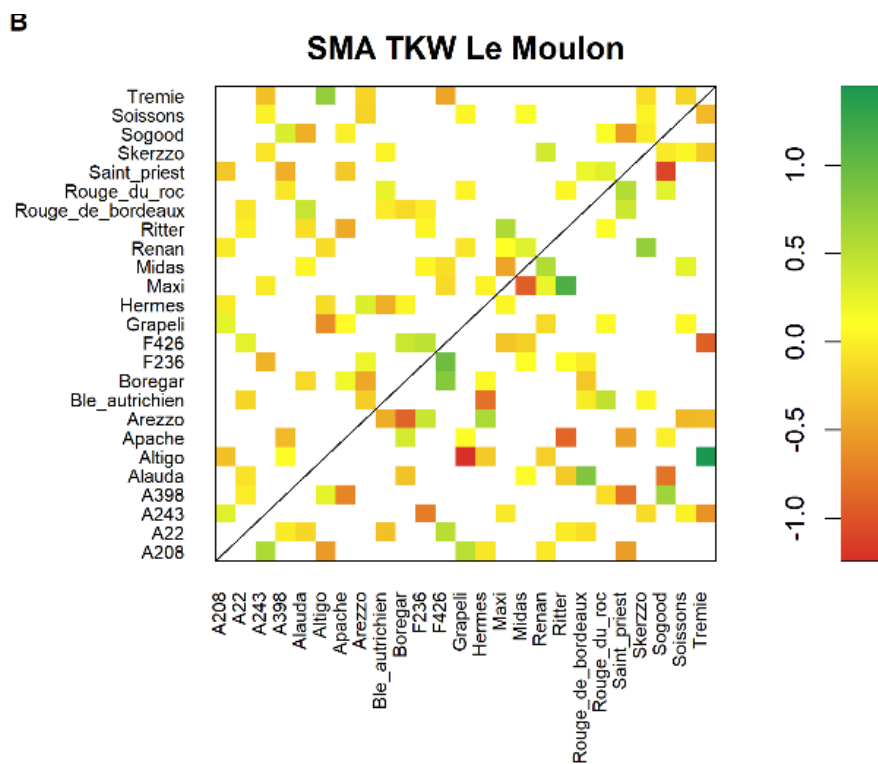
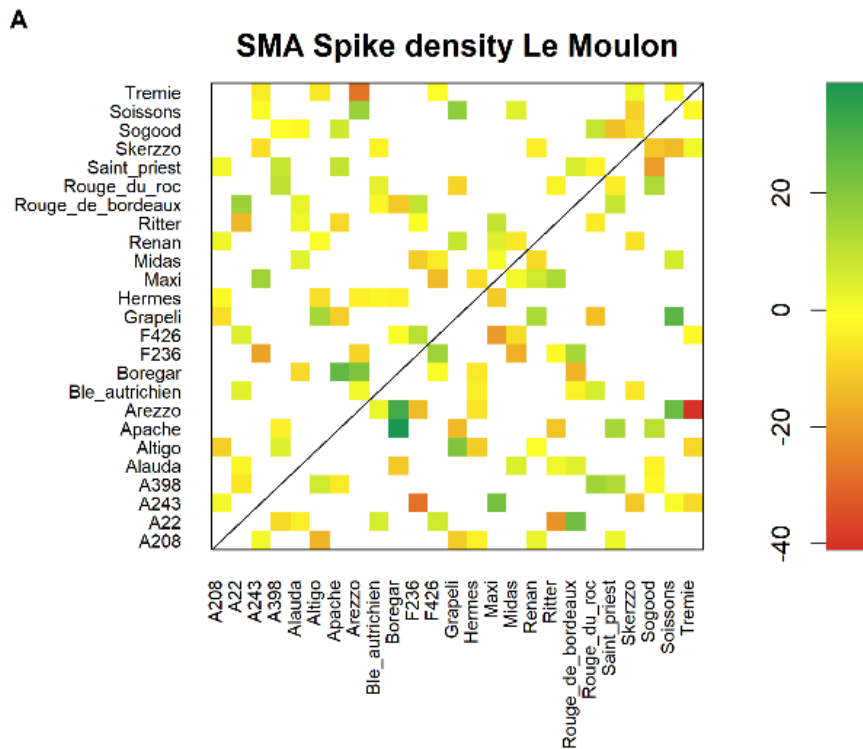
**A****Spike density Le Moulon Model 2****B****TKW Le Moulon Model 2**

**Figure S1:** SMA and GMA predicted with Model 2 for spike density (A) and thousand kernel weight (B) in LM trial

The red dots represent the intra-genotypic SMA, and the blue dots the inter-genotypic SMA.

Le Moulon					Clermont-Ferrand		
	Yield	Spike density	Grain number per spike	TKW	Yield	Protein content	
Genotype	Model 3	Model 2	Model 1	Model 2	Model 1	Model 1	Genotype
A208	0.26	-14.65	-0.77	3.50			
A22	0.42	-7.55	0.27	1.56	-4.11	-0.48	A22
A243	-0.25	12.60	-4.00	3.79			
A398	2.08	34.53	-3.46	2.42			
Alauda	-7.52	-47.08	3.84	-5.33	-13.57	1.62	Alauda
Altigo	5.39	-5.88	-1.71	8.88	11.99	-0.76	Altigo
Apache	6.89	51.82	0.78	-2.97			
Arezzo	5.80	27.97	1.40	-1.07	10.11	-0.37	Arezzo
Blé Autrichien	-5.93	-9.65	-2.96	0.56	-10.81	-0.25	Blé Autrichien
Boregar	6.57	80.53	-3.50	-0.43	7.08	-0.89	Boregar
F236	4.26	-12.36	1.81	2.97			
F426	-4.88	-4.96	-2.40	-1.18	-4.32	1.02	F426
Grapeli	6.19	18.45	3.97	-4.44	15.18	-1.73	Grapeli
Hermes	-5.73	-37.59	1.76	-2.03	-9.94	1.73	Hermes
Maxi	-4.55	-73.18	4.37	2.91	-12.78	1.33	Maxi
Midas	4.24	-35.57	6.12	-0.47	-0.65	0.05	Midas
Renan	-0.89	7.53	-4.66	5.08	2.11	0.00	Renan
Ritter	-3.55	-40.65	4.88	-4.65	-8.94	0.49	Ritter
Rouge de Bordeaux	-5.41	17.91	-5.04	-0.79			
Rouge du Roc	-18.67	-16.12	-9.34	0.27			
Saint Priest	-7.39	45.56	-3.42	-8.16			
Skerzzo	6.33	-28.50	7.06	-0.67	10.44	-0.25	Skerzzo
Sogood	5.15	10.59	0.78	1.56			
Soissons	3.75	42.56	-0.70	-3.41	2.37	-0.20	Soissons
Trémie	7.41	-16.31	4.93	2.09	5.83	-1.29	Trémie

**TABLE S3:** GMA values with the best model for all response variables in LM and CF trials



**Figure S2:** SMA values obtained with Models 2 and 3 in LM trial

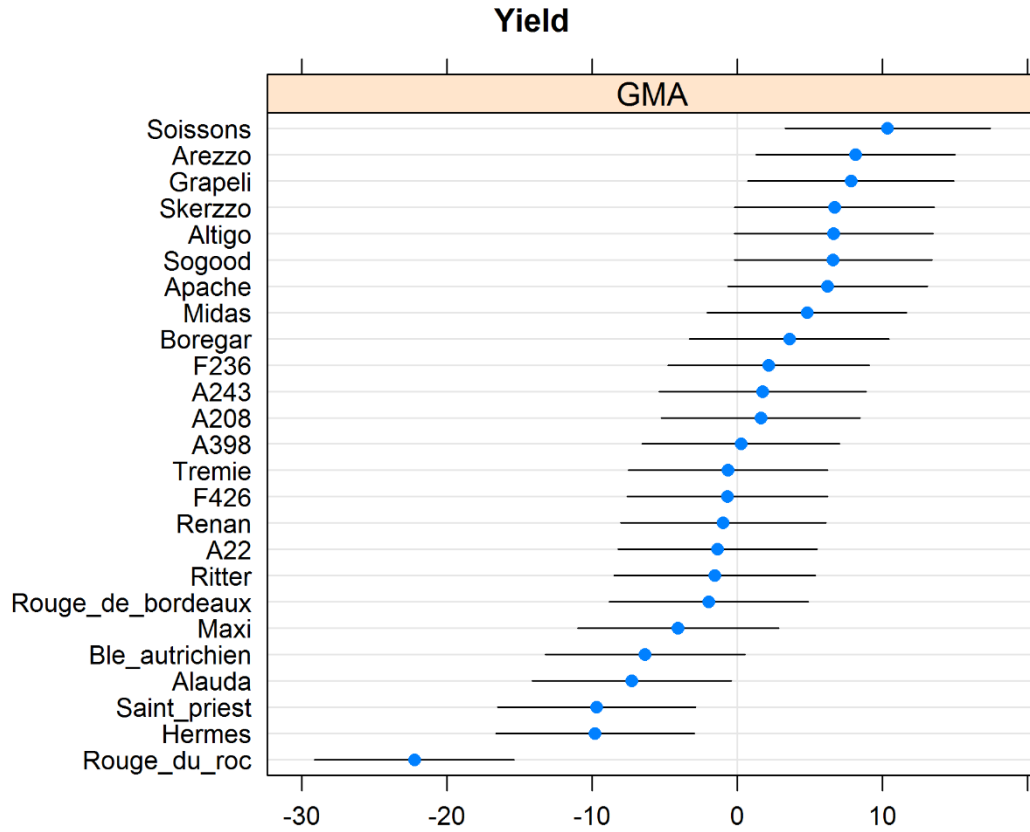
A. Spike density. B. TKW (thousand kernered weight). The SMA obtained with Model 2 are plotted above the diagonal and the SMA obtained with Model 3 are below. The intra-genotypic SMA are not represented on the plots.



Trial	Response variable	Subset for predictions	Model	R <sup>2</sup>	RMSE	Pearson's correlation	Kendall's correlation
LM	Yield	p	Mean GE	0.471	7.360	0.687	0.481
		m	Model 1	0.610	5.757	0.786	0.590
		m + p	Model 1	0.563	6.690	0.754	0.557
		m	Model 3	0.610	5.757	0.786	0.590
		m + p	Model 3	0.613	6.294	0.790	0.591
LM	Spike density	p	Mean GE	0.127	49.145	0.361	0.244
		m	Model 1	0.515	36.618	0.726	0.532
		m + p	Model 1	0.508	36.908	0.718	0.504
		m	Model 2	0.668	30.295	0.835	0.622
		m + p	Model 2	0.650	31.125	0.821	0.601
LM	TKW	p	Mean GE	0.892	1.016	0.945	0.781
		m	Model 1	0.903	0.879	0.951	0.798
		m + p	Model 1	0.911	0.923	0.954	0.803
		m	Model 2	0.943	0.673	0.972	0.840
		m + p	Model 2	0.941	0.754	0.970	0.841
CF	Yield	p	Mean GE	0.704	4.352	0.840	0.651
		m	Model 1	0.695	4.421	0.834	0.664
		m + p	Model 1	0.728	4.174	0.854	0.669
CF	Protein content	p	Mean GE	0.587	0.539	0.777	0.577
		m	Model 1	0.609	0.525	0.781	0.569
		m + p	Model 1	0.642	0.502	0.802	0.597

**TABLE S4:** R<sup>2</sup>, RMSE and correlations between observed and predicted values for the response variables in LM and CF trials

The BLUP predictions are based on observations in mixture (*m*) and/or in pure stands (*p*), and the predicted values are calculated for all the observations (*m+p*) using BLUP predictions from Model 1, 2 or 3, or the mean of the genotypic effects (MGE) when predictions are based on pure stands only.



**Figure S3:** GMA for yield of mixtures (excluding the pure stands) in LM trial with Model 1

Response variable	Trial	Correlation $GMA_{mp}$ and genotypic effect in pure stand	Model	Correlation $GMA_{mp}$ and $GMA_m$	Model
Yield	LM	0.8797	Model 1	0.9105	Model 3
Spike density	LM	0.8827	Model 1	0.9477	Model 2
TKW	LM	0.8703	Model 1	0.9428	Model 2
Yield	CF	0.9801	Model 1	0.9629	Model 1
Protein content	CF	0.9668	Model 1	0.9605	Model 1

**TABLE S5:** Correlation between the GMA predicted for the mixtures and pure stands ( $GMA_{mp}$ ) in LM trial with the genotypic effects the pure stands using Model 1, or with the GMA predicted on mixture observations (excluding pure stands,  $GMA_m$ ) using the best model for each response variable

## B. Estimer l'aptitude au mélange à partir de contrastes statistiques

### *Introduction et description du problème d'estimabilité des paramètres*

Avant de développer le cadre statistique généralisé reposant sur des modèles mixtes, nous avons proposé d'analyser les plans en diallèle incomplet à partir du formalisme initialement proposé pour l'analyse de l'aptitude à la combinaison pour la création d'hybrides (Griffing 1956). Ce travail a été mené en collaboration avec Stéphane Robin et Christophe Ambroise (MIA AgroParisTech). Pour un diallèle complet, les estimateurs des GCA (General Combining Ability) et SCA (Specific Combining Ability) sont des estimateurs des moindres carrés.

Or quand on utilise un dispositif incomplet, en posant  $Y = X\beta + E$ , le terme  $({}^tXX)^{-1}$  n'est plus inversible lorsque que l'on cherche à résoudre l'estimation des paramètres par  $({}^tXX)^{-1}{}^tXY$  car il n'est plus possible d'appliquer les contraintes sur les somme des SMA ( $\forall i \in p, \sum_{j=1}^p SMA_{ij} = 0$  en plus de la contrainte sur les GMA  $\sum_{i=1}^p GMA_i = 0$ ) à cause des mélanges manquants, et les colonnes de la matrice  $X$  ne sont plus contraintes pour être linéairement indépendantes.

### *Définition de contrastes statistiques pour estimer la GMA et la SMA*

Afin de ne pas avoir à résoudre l'inversion de matrice, il a été proposé d'estimer des effets fixes en calculant des contrastes estimables pour le modèle  $Y_{ijr} = M_{ij} + \varepsilon_{ijr}$  où  $Y_{ijr}$  est l'observation du mélange du génotype  $i$  avec le génotype  $j$  pour la répétition  $r$ ,  $M_{ij}$  est la moyenne des observations de ce mélange sur les différentes répétitions, et  $\varepsilon_{ijr}$  est l'erreur résiduelle, avec  $\varepsilon_{ijr} \sim N(0, \sigma^2)$ .

Ainsi, on définit les paramètres à estimer à partir de contrastes estimables (sans avoir à fixer des contraintes) entre les quantités suivantes :  $GMA_i = M_{i.} - M_{..}$  avec  $M_{i.}$  la moyenne des observations comportant le génotype  $i$  comme composante et  $M_{..}$  la moyenne de l'ensemble des observations, et  $SMA_{ij} = M_{ij} - \frac{1}{2}(M_{i.} + M_{j.})$ . L'observation d'un mélange est bien modélisée comme  $Y_{ijr} = M_{..} + \frac{1}{2}(GMA_i + GMA_j) + SMA_{ij} + \varepsilon_{ijr}$  qui est similaire à la modélisation avec le Modèle 2 décrit précédemment (I.2.1.A). Des tests ont été réalisés pour vérifier l'estimabilité des paramètres.

Les génotypes observés en pur ont également été inclus dans l'analyse pour l'estimation des GMA et des SMA, en les considérant comme des mélanges des génotypes avec eux-mêmes, permettant ainsi d'interpréter les  $SMA_{ii}$  correspondantes comme l'écart de performance d'un génotype en pur par rapport

à sa performance moyenne en mélange, soit  $SMA_{ii} = M_{ii} - M_i$ .

Cependant, cette méthode n'était pas tout à fait satisfaisante car l'intégration des effets blocs étant complexe, les contrastes étaient donc appliqués sur les observations moyennes sur les deux blocs. L'utilisation de modèles mixtes et du formalisme BLUP a permis de résoudre ce problème méthodologique (en définissant les GMA et SMA comme des variables aléatoires, ce qui est également plus cohérent avec le fait que ces paramètres sont prédits sur un échantillon des mélanges possibles) et d'utiliser le cadre statistique des composantes de la variance, tout en conservant la possibilité de développer de nouvelles modélisations de la SMA.

Toutefois, nous avons vérifié que les GMA et les SMA estimées avec cette méthode étaient fortement corrélées avec celles obtenues par la méthode généralisée reposant sur les modèles mixtes (Modèle 2), résultats qui ne sont pas détaillés dans cette thèse, mais sont présentés dans le rapport de stage de Master 2 de Maxime Dairon (2016).

## C. Analyse de l'aptitude au mélange dans un dispositif multi-site

### *Introduction*

Il a été démontré dans la littérature scientifique (Gallandt et al. 2001) et précédemment (I.2.1.A) que les GMA et SMA pouvaient varier entre environnements, sous l'effet des interactions GxE. Il est donc intéressant d'évaluer la stabilité des GMA et SMA prédites dans la section précédente (Section I.2.1.A), en les estimant dans des conditions expérimentales supplémentaires. Cette section étudie plus précisément certains facteurs qui pourraient expliquer les différences observées entre les expérimentations du Moulon (2014-2015) et de Clermont-Ferrand (2014-2015, conduite N+). En effet, plusieurs effets sont confondus dans cette comparaison : i) l'effet du site, ii) l'effet de la conduite, iii) l'effet de l'utilisation d'un panel plus large au Moulon, et iv) l'effet de l'ordre des mélanges (binaires vs 2/4/8). Les effets i) et ii) sont ainsi étudiés sur l'expérimentation multi-site, qui permettent de comparer les GMA et SMA prédites sur des essais réalisés dans quatre sites, avec deux conduites, et sur deux ans. Les résultats seront présentés et commentés pour l'ensemble de l'expérimentation dans un premier temps, puis pour chaque facteur (année, site, conduite) dans un second temps.

### *Matériel et méthodes*

Au dispositif d'évaluation de génotypes en mélanges binaires en un diallèle incomplet (comportant l'évaluation des génotypes en pur) sur le site du Moulon (LM, cf. I.2.1.A), s'ajoute l'analyse du dispositif multi-site complet décrit en détail précédemment (I.2.1 Dispositif expérimental ii). Ce dernier repose sur l'évaluation du panel de 16 génotypes en pur et en mélanges à deux, quatre ou huit composants, en 2014-2015 et 2015-2016, pour deux conduites, raisonnée vs bas intrants (respectivement N+ vs. N-) sur chaque site (Clermont-Ferrand, Dijon, Rennes et Toulouse, Figure 10).

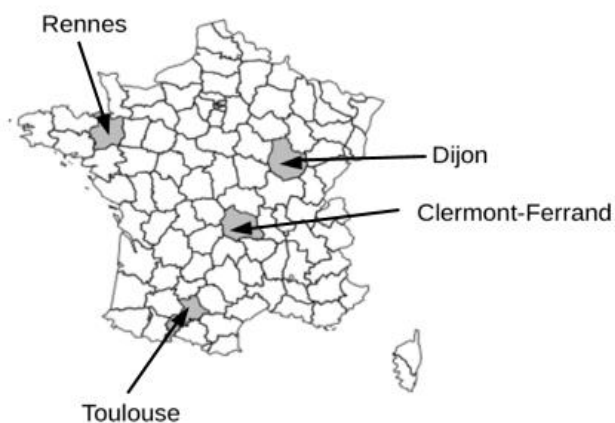


Figure 10 : Localisation des quatre essais du dispositif multi-site

Les modèles statistiques utilisés pour la prédiction des GMA et des SMA sont décrits dans la Section I.2.1.A). Les valeurs en mélange des génotypes sont modélisées selon différents modèles. Le Modèle 1 comprend uniquement les GMA des génotypes, à partir de l'observation des mélanges et des cultures

pures :  $Y_{nbr} = \mu + \alpha_b + \frac{1}{K(n)} \sum_{k=1}^{K(n)} GMA_{k(n)} + e_{nbr}$  , pour le mélange (ou le génotype en pur)  $n$  , le bloc  $b$  , la répétition  $r$  , avec  $K(n)$  représentant le nombre de composants du mélange (ou 1 pour un génotype en pur) et  $k(n)$  chaque composante du mélange.

Lorsque l'on introduit la SMA, celle-ci peut être modélisée de deux façons. Dans un premier temps seule la SMA entre génotypes différents en mélanges est prise en compte, ainsi que la SMA intra-génotypique pour les observations en pur, selon le Modèle 2 :

$$Y_{nbr} = \mu + \alpha_b + \frac{1}{K(n)} \sum_{k=1}^{K(n)} GMA_{k(n)} + \frac{1}{\binom{K(n)}{2}} \sum_{k=1}^{K(n)-1} \sum_{k'=k+1}^{K(n)} SMA_{k(n)k'(n)} + e_{nbr} .$$

Enfin un troisième modèle tenant compte des interactions intra-génotypiques ayant lieu en mélange est

$$\text{aussi utilisé (Modèle 3) : } Y_{nbr} = \mu + \alpha_b + \frac{1}{K(n)} \sum_{k=1}^{K(n)} GMA_{k(n)} + \frac{1}{K(n)^2} \sum_{k=1}^{K(n)} \sum_{k'=1}^{K(n)} SMA_{k(n)k'(n)} + e_{nbr} .$$

La présence de SMA significative pour le rendement ou pour la teneur en protéine est testée pour chaque essai par un test LRT (Likelihood Ratio Test avec le maximum de vraisemblance (ML)) en comparant chacun des modèles incluant la SMA (Modèles 2 et 3) avec le modèle basé uniquement sur la GMA (Modèle 1).

L'analyse de la stabilité des GMA et SMA entre sites, années et niveaux de nutrition azotée est réalisée par l'étude des corrélations entre conditions. Les GMA prédites avec le Modèle 1 sont comparées entre essais, site x année x conduite (16 essais) sur le dispositif multi-site, ainsi qu'entre dispositifs, avec la comparaison au diallèle du Moulon.

## Résultats

La présence de SMA significative est validée par la réalisation de test LRT pour chaque essai (Tableau 5).

Rendement	Clermont-Ferrand		Dijon		Rennes		Toulouse	
	N+	N-	N+	N-	N+	N-	N+	N-
2015	GMA	GMA	GMA	GMA	<b>GMA+SMA</b>	GMA	<b>GMA+SMA(3)</b>	GMA
2016	<b>GMA+SMA</b>	GMA	<b>GMA+SMA</b>	<b>GMA+SMA</b>	GMA	<b>GMA+SMA(3)</b>	<b>GMA+SMA</b>	<b>GMA+SMA(3)</b>
Teneur en protéines	Clermont-Ferrand		Dijon		Rennes		Toulouse	
	N+	N-	N+	N-	N+	N-	N+	N-
2015	GMA	GMA	GMA	GMA	<b>GMA+SMA(3)</b>	<b>GMA+SMA</b>	NA	NA

Tableau 5 : Présence de SMA significative pour chaque site, année et niveau de nutrition azotée

La présence de SMA significative est testée par des tests LRT en comparant les Modèles 2 et 3 au Modèle 1 (au seuil 0.05). GMA+SMA indique que la SMA était significative pour les Modèles 2 et 3, et GMA+SMA(3) indique que seul le Modèle 3 était significativement différent du Modèle 1 (i.e. SMA non significative avec le Modèle 2).

La teneur en protéines n'a pas été mesurée en 2016, ni pour le site de Toulouse en 2015.

En 2016, la SMA pour le rendement était significative pour la plupart des sites. En revanche en 2015, la SMA n'était significative pour le rendement que pour l'essai N+ à Rennes et à Toulouse. La SMA pour la teneur en protéines en 2015 était significative uniquement sur le site de Rennes et était plus marquée en N- qu'en N+ pour ce site.

Les GMA obtenues avec le Modèle 1 pour le rendement sont représentés sur la Figure 11.

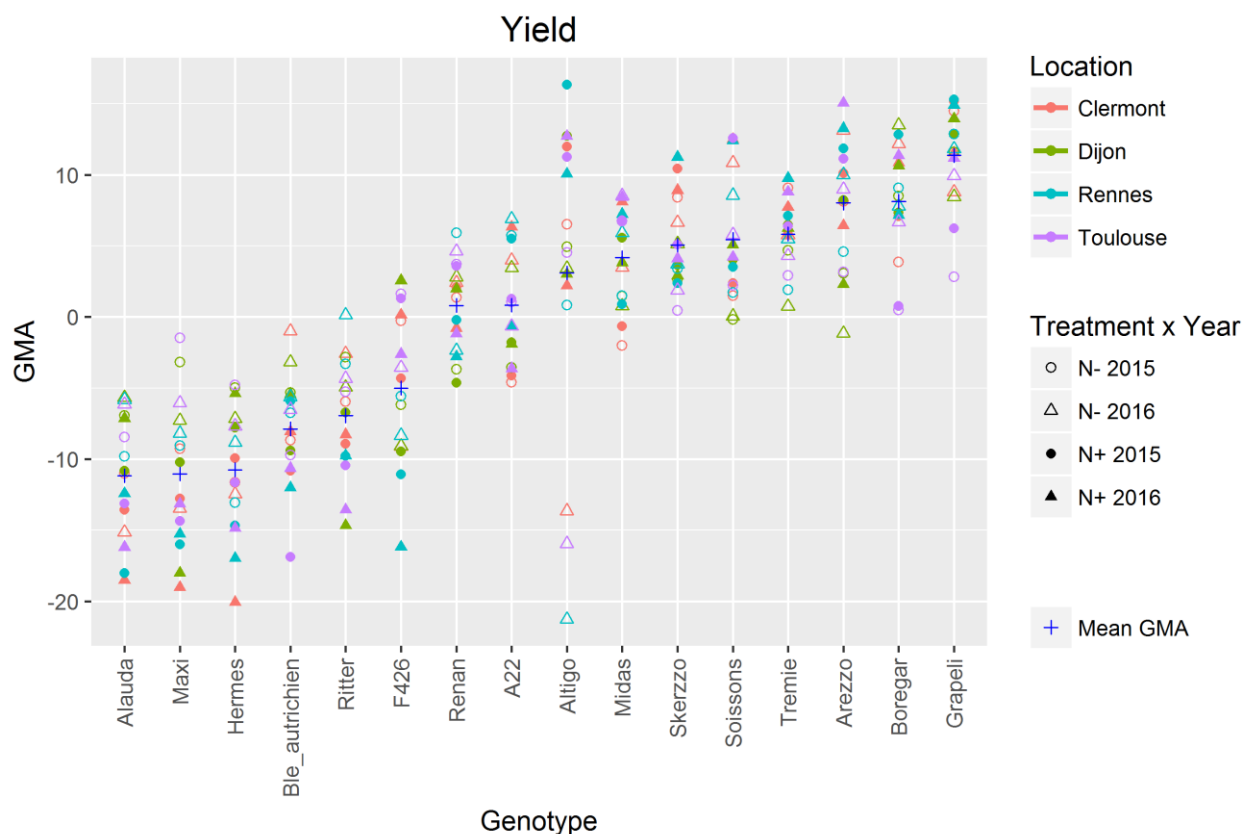


Figure 11 : GMA pour le rendement par site et par conduite, en 2014-2015 et en 2015-2016.

Les génotypes sont classés par GMA moyenne croissante (moyenne sur l'ensemble du dispositif).

Dans chaque essai (site x conduite x année), l'effet GMA était significatif indiquant qu'au moins certaines variétés avaient des GMA significativement différentes entre elles. Les GMA des génotypes diffèrent selon les années, les sites et les conduites. Les variétés qui présentent les plus fortes GMA sont essentiellement des variétés élites, tandis que les variétés développées pour l'agriculture biologique sont moins productives, sauf Skerzzo et Midas qui obtiennent des GMA élevées. La landrace Blé autrichien ainsi que les variétés allemandes et autrichiennes adaptées à l'agriculture biologique obtiennent des GMA plus faibles par rapport aux autres génotypes du panel, mais sont toutefois plus performantes en bas intrants, témoignant de leur meilleure tolérance à la diminution des intrants par rapport aux autres génotypes du panel.

Le génotype Altigo a obtenu des GMA parmi les plus élevées en N+ en 2015 et en 2016, alors que ses GMA en N- en 2016 étaient très faibles pour Clermont-Ferrand, Rennes et Toulouse. Ceci peut s'expliquer par sa forte sensibilité à la rouille jaune (note de résistance de 3 sur une échelle de 1 à 9) et l'absence de traitements fongicides en N- alors que la pression pour cette maladie était élevée en 2016.

Pour la teneur en protéines en 2015, l'effet du site semble plus fort que l'effet de la conduite, avec notamment les valeurs des deux conduites à Dijon qui apparaissent très proches (Figure 12). De plus, les réponses des génotypes à Dijon vs à Rennes semblent très différentes, avec apparemment des interactions GMA x site fortes (Figure 12).

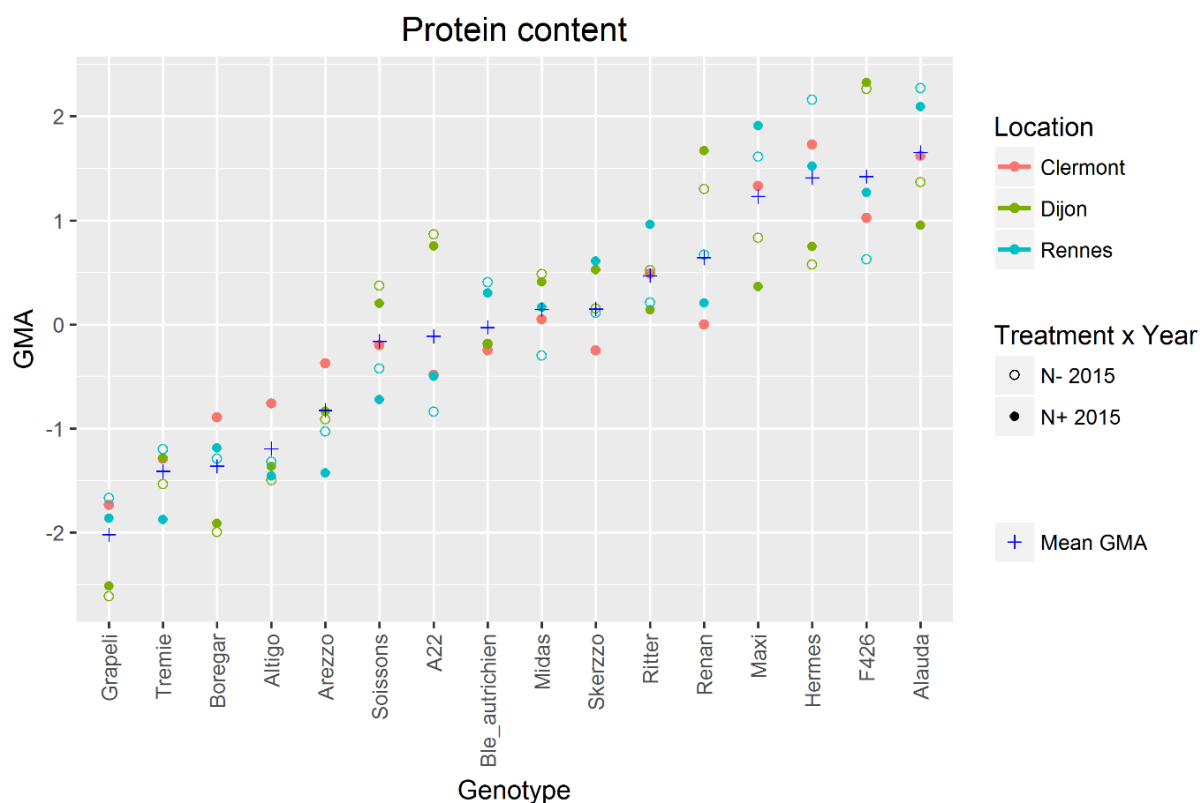


Figure 12 : GMA pour la teneur en protéines sur les différents sites et pour les deux niveaux de nutrition azotée en 2014-2015

Les génotypes sont classés par GMA moyenne croissante pour la teneur en protéines sur l'ensemble du dispositif

Les génotypes aux GMA élevées pour la teneur en protéines en 2015 ont généralement obtenu des GMA faibles pour le rendement cette même année. Une corrélation fortement négative entre les GMA (moyennes sur les trois sites : Clermont-Ferrand, Dijon et Rennes) pour le rendement et les GMA pour la teneur en protéines a été observée en 2015 (-0.904). Cette corrélation résulte certainement de l'effet bien connu de dilution de la teneur en protéines par le rendement, les GMA étant corrélées aux performances des lignées pures.



### Stabilité des GMA

Concernant la stabilité des GMA pour le rendement sur l'ensemble des essais, certains génotypes aux GMA modérément élevées obtiennent des GMA plus stables avec un écart type plus faible tels que Trémie, Skerzzo, Midas, A22, Renan et Ritter (Figure 11, Tableau 6). La corrélation entre la GMA moyenne et l'écart type de la GMA par génotype pour l'ensemble des observations est cependant très faible (elle vaut 0.07).

Pour la teneur en protéines, globalement, les génotypes avec une GMA plus élevée ont également un écart-type plus élevé, alors que les génotypes avec une GMA plus faible pour la teneur en protéines semblent également avoir un écart-type plus faible (Figure 12, Tableau 6) ; et la corrélation entre les GMA moyennes et les écart-types des GMA vaut 0.46.

Génotype	Rendement		Teneur en protéines	
	GMA moyenne	Ecart type GMA	GMA moyenne	Ecart type GMA
A22	-0.06	4.13	-0.11	0.73
Alauda	-11.47	3.44	1.65	0.48
Altigo	8.64	5.21	-1.19	0.34
Arezzo	7.53	3.52	-0.82	0.40
Blé autrichien	-9.19	3.66	-0.03	0.30
Boregar	6.24	4.26	-1.36	0.49
F426	-4.25	4.79	1.42	0.71
Grapéli	11.41	4.53	-2.02	0.43
Hermès	-9.82	3.66	1.41	0.62
Maxi	-9.54	5.09	1.23	0.55
Midas	2.54	3.40	0.14	0.28
Renan	1.02	3.68	0.64	0.71
Ritter	-6.65	2.87	0.47	0.29
Skerzzo	4.56	3.32	0.15	0.37
Soissons	3.47	3.90	-0.16	0.40
Trémie	5.55	2.32	-1.41	0.25

Tableau 6 : GMA moyennes et écart-types des GMA sur l'ensemble des essais pour le rendement et pour la teneur en protéines

Le rendement est observé sur les quatre sites, avec les deux niveaux de nutrition azotée et pour deux années, et la teneur en protéines est observée uniquement en 2015 pour trois sites (Clermont-Ferrand, Dijon et Rennes) avec les deux niveaux de nutrition azotée.

Sur l'ensemble des essais pour lesquels le rendement et la teneur en protéines ont été observés, l'écart-type des GMA par génotype pour la teneur en protéines est positivement corrélé à l'écart-type pour le rendement (0.45).

Les GMA semblent plus stables entre sites et années pour la conduite N- par rapport à la conduite N+ (Figure 13).

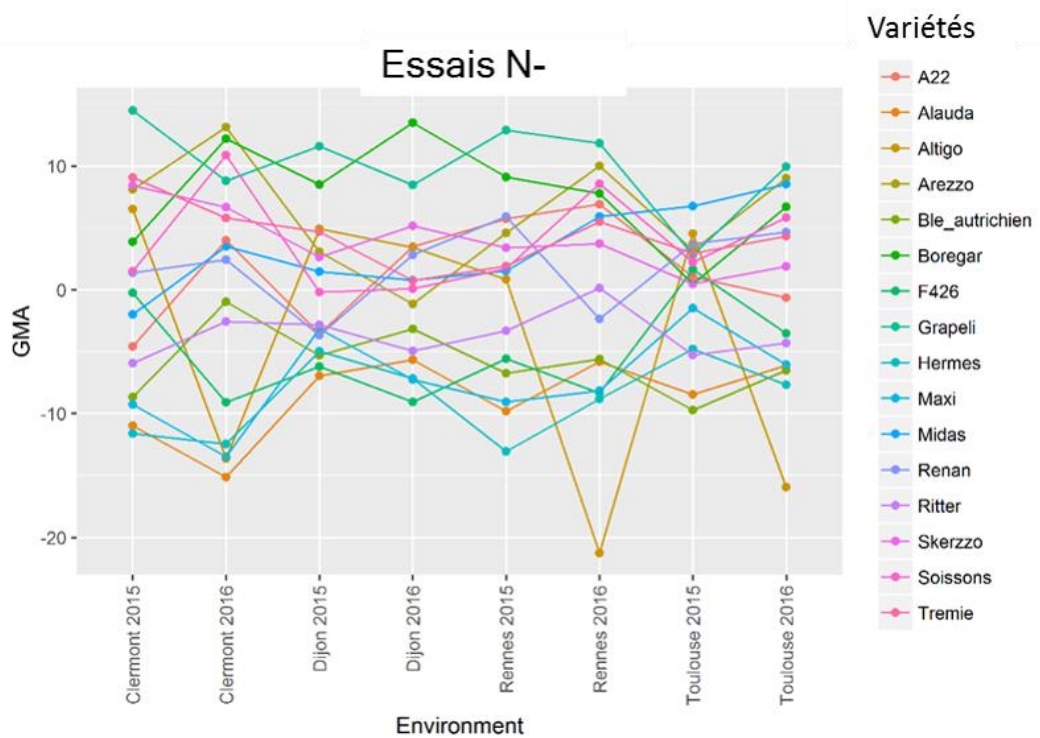
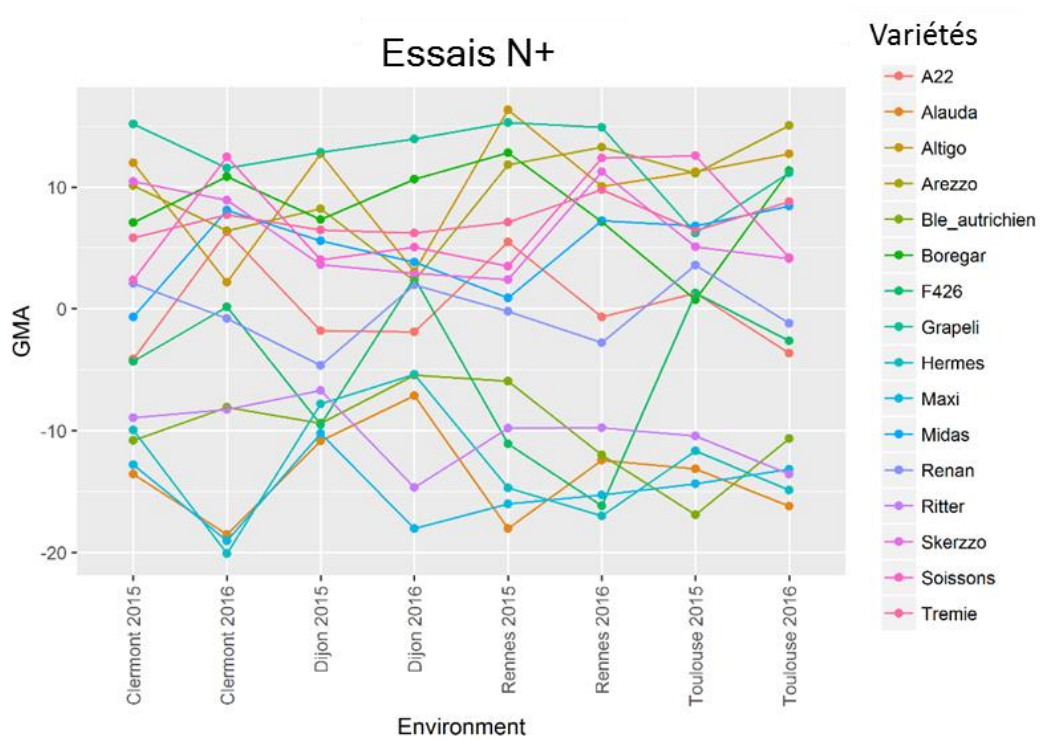


Figure 13 : GMA des variétés prédites pour le rendement sur l'ensemble des essais avec les conduites N+ et N- respectivement

### *Corrélations entre années*

Les GMA moyennes pour le rendement sur le multi-site (conduites N+ et N- confondues) sont fortement corrélées entre 2015 et 2016 (0.90). Les deux années d'essais étaient pourtant contrastées, les conditions étaient favorables en 2015, alors que l'année 2016 a été marquée par de fortes précipitations et une faible luminosité fin mai-début juin, ainsi que le développement de maladies. La corrélation est en fait très élevée entre 2015 et 2016 en N+ (0.96), alors qu'elle est plus faible en N- (0.73). Les rendements moyens sur l'ensemble des sites étaient de 60.7 qx/ha en N+ et 42.0 qx/ha en N- en 2015, et de 49.3 qx/ha en N+ et de 35.6 qx/ha en N- en 2016.

### *Corrélations entre sites*

Toutes années et toutes conduites confondues, les GMA des génotypes (prédites avec le Modèle 1) sont fortement corrélées entre sites pour le rendement (Tableau 7).

	Clermont-Ferrand	Dijon	Rennes	Toulouse
Clermont-Ferrand		0.908	0.960	0.925
Dijon			0.916	0.854
Rennes				0.892

Tableau 7 : Corrélations des GMA moyennes des génotypes (Modèle 1) pour le rendement entre sites (GMA moyennes sur les deux conduites et les deux années pour chaque génotype)

### *Corrélations entre conduites*

Pour les quatre sites et les deux années confondues, la corrélation des GMA (Modèle 1) des génotypes pour le rendement entre les deux types de conduites était élevée (0.88). Elle était en fait très élevée en 2015 entre N+ et N- (0.95) et plus modérée en 2016 (0.76), ce qui peut en partie s'expliquer par des effets de SMA plus élevés en 2016, notamment en N-.

### *Corrélations avec les GMA prédites sur le dispositif du Moulon*

Enfin, l'absence de SMA observée sur l'essai de Clermont-Ferrand en 2015 en N+, alors que des SMA significatives avaient été détectées sur le dispositif du Moulon (Section I.2.1.A), peut s'expliquer par une interaction de la SMA avec les différents sites en 2015 en N+. Il semblerait que l'effet du type de conduite en 2015 ait été peu marqué, ainsi les GMA obtenues avec le Modèle 1 au Moulon pour une fertilisation azotée légèrement réduite étaient fortement corrélées avec les GMA obtenues à Clermont-Ferrand (Modèle 1) en N+ (0.93), mais aussi en N- (0.91).

En revanche, l'effet du niveau de nutrition azotée et de la conduite était plus fort en 2016, année où des effets de SMA ont été significatifs sur un nombre de sites plus important. Ainsi, la corrélation des GMA prédites à Clermont-Ferrand entre les niveaux N+ et N- passe de 0.95 en 2015 à 0.76 en 2016.

## *Discussion*

Le dispositif multi-site a permis d'identifier des génotypes présentant des GMA pour le rendement élevées sur l'ensemble des essais, ainsi que des génotypes aux GMA plus stables entre essais. Les

GMA pour le rendement étaient globalement fortement corrélées entre sites ( $r \approx 0,9$ ) avec cependant des variations qui semblent plus importantes en conditions N+ qu'en conditions N-. La présence de SMA significative a été détectée sur un nombre plus important d'essais en 2016 qu'en 2015, révélant plus d'interactions entre géotypes pour la deuxième année, où la productivité a été plus limitée, notamment en condition N-. La conduite de type N+ aurait pu en partie compenser les pertes de rendement observées en 2016, alors que les conditions N- seraient plus limitantes et stressantes pour la culture. Ceci pourrait aussi expliquer l'existence de SMA plus élevée en condition N- en 2016 par rapport à 2015, conduisant à des interactions plante-plante valorisables en mélange (Stress Gradient Hypothesis, SGH, Maestre et al. 2009).

Bien que les GMA moyennes des géotypes pour chaque site fussent fortement corrélées entre sites, certains géotypes présentaient des GMA variables entre environnements, comme cela a été observé par Gallandt et al. (2001). En effet, ces auteurs ont réalisé la première étude de la variabilité de la GMA et de la SMA pour des mélanges binaires dans une très large gamme de 33 environnements (13 sites et 3 années) aux conditions contrastées, et ont trouvé des interactions GMA x E et SMA x E significatives. Knott et Mundt (1990) avaient aussi détecté des interactions significatives pour la GMA et la SMA entre environnements qu'ils n'attribuaient pas entièrement aux différences de résistance aux maladies.

Par rapport à l'ensemble du panel, les GMA des géotypes de type élite sont plus impactées par la réduction des intrants, alors que les GMA des géotypes de type plus rustique (landraces, variétés développées pour l'agriculture biologique) sont moins impactées. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que ces derniers aient été sélectionnés dans des conditions plus limitantes et seraient moins exigeants en azote et plus résistants aux pressions maladies, et plus favorisés dans ces conditions pour exprimer leur potentiel en mélange.



## I.2.2 Analyse des liens entre distances entre géotypes et leur aptitude au mélange

La compréhension des interactions entre plantes en mélange est complexe. Pour pouvoir mieux comprendre la nature de ces interactions (compétition, synergie, ...), il est souvent nécessaire d'avoir accès aux réponses individuelles des géotypes en mélange. Cependant elle peut être éclairée par une connaissance fine des caractéristiques génétiques et phénotypiques des géotypes évalués. Ainsi la similarité génétique ou phénotypique entre les géotypes du panel, ou l'appartenance des géotypes à des clusters fonctionnels définis sur un ensemble de traits phénotypiques peuvent être utilisées pour mieux comprendre les performances des mélanges et pouvoir optimiser leur conception.

La compréhension de la structuration de la SMA peut notamment aider à optimiser la conception des mélanges pour favoriser les interactions positives entre plantes en mélange. Ici nous explorons le lien entre distances génétiques et phénotypiques d'une part et SMA d'autre part, par deux approches. Une première approche teste si les mélanges binaires entre géotypes contrastés en termes de distances génétiques ou phénotypiques présentent des SMA supérieures à celles observées entre géotypes proches. Une seconde approche s'appuie sur les clusters définis *a priori*, et teste si ces groupes fonctionnels permettent de prédire le comportement spécifique des mélanges (SMA) et pourraient être utilisés comme groupes de complémentarité pour renforcer les interactions entre géotypes en mélange. Ces deux approches sont développées ci-après pour l'analyse des mélanges binaires évalués dans le dispositif du Moulon.

### A. Relation entre distances génétiques ou phénotypiques et SMA en mélanges binaires

#### *Introduction*

L'identification d'une relation entre la SMA inter-géotypique en mélange binaire et la distance phénotypique ou génétique constitue une perspective intéressante pour guider l'assemblage des géotypes en mélange. En effet, l'hypothèse qu'une diversité de traits peut conduire à une complémentarité fonctionnelle devrait mener à des SMA élevées lorsque les géotypes en mélanges sont contrastés (et réduites entre géotypes similaires). Il serait alors envisageable de pouvoir maximiser la SMA inter-géotypique par la conception de mélanges reposant sur l'association de géotypes contrastés. Au contraire, sous l'hypothèse de sélection de parentèle, des géotypes similaires au niveau génétique devraient obtenir des SMA élevées.

Afin d'étudier l'hypothèse de complémentarité fonctionnelle selon laquelle l'intensité des SMA est associée à la distance entre géotypes (SMA globalement supérieures entre géotypes contrastés et réduites entre géotypes similaires), les SMA obtenues entre géotypes différents en mélanges binaires (Section I.2.1.A) ont été mises en relation avec la similarité estimée entre ces géotypes au niveau génétique ou phénotypique. Si cette hypothèse est validée, elle permettra d'identifier les combinaisons

de géotypes qui maximisent les effets de SMA entre géotypes et ainsi pouvoir guider la conception de mélanges.

### *Matériel et méthodes*

L'analyse repose sur l'étude des mélanges binaires observés au Moulon (dispositif décrit dans la Section Dispositifs expérimentaux du chapitre I.2.1 et en I.2.1.A) et des SMA inter-géotypiques prédites avec le Modèle 3 (I.2.1.A). En effet ce modèle prend en compte les interactions intra-géotypiques dans les mélanges, et permet de mieux focaliser l'analyse sur les interactions inter-géotypiques.

Les variables réponses considérées pour la SMA sont le rendement, la densité d'épis et le PMG puisque des SMA non nulles ont été observées pour ces trois variables sur le site du Moulon.

### *Phénotypage et construction de la matrice de distance phénotypique*

La matrice de similarité phénotypique a été construite sur l'ensemble des 27 traits mesurés sur les géotypes du panel en culture pure dans le cadre du projet Wheatamix (Cantarel et al., in prep ; voir la Section Dispositifs expérimentaux du chapitre I.2.1). Elle a été calculée à partir des distances de Mahalanobis entre géotypes deux à deux pour l'ensemble des traits phénotypiques, d'après la formule suivante :

$d(x, y) = \sqrt{(x - y)^T \Sigma^{-1} (x - y)}$  entre les entre deux géotypes qui ont des valeurs de traits décrites par les vecteurs  $x$  et  $y$  (27 variables), avec  $T$  correspondant à la transposition du vecteur  $(x - y)$  et  $\Sigma^{-1}$  l'inverse de la matrice de variance covariance des traits phénotypiques.

### *Génotypage et construction de la matrice de similarité génétique*

Le panel a été génotypé dans le cadre du projet BreedWheat (<http://www.breedwheat.fr>) avec une puce AxiomTabw 420 kSNP, permettant de décrire plus de 230,000 SNP sur ce panel. Pour l'ensemble du panel, les marqueurs contenant des données manquantes ont été retirés, de même que les marqueurs avec des MAF (Minor Allele Frequency) inférieures à 10%. Les 37,800 SNP restants ont été utilisés pour calculer une matrice de similarité génétique sur la base des marqueurs IBS (Identity By State) selon la formule ci-dessous à partir du nombre d'allèles partagés entre géotypes (les marqueurs sont bialléliques). Pour chaque marqueur  $\ell$  et pour deux variétés  $x$  et  $y$  (avec  $x(x_1, x_2)$  où  $x_1$  représente le géotype hétérozygote pour l'allèle 1 et  $x_2$  l'homozygote pour l'allèle 1) et  $y(y_1, y_2)$  de la même manière pour la variété  $y$ ), on définit le coefficient de similarité génétique  $K_\ell$  tel que :

$$K_\ell = \frac{2-|x-y|}{2} \text{ avec } K_\ell = \frac{1}{2} \left( \frac{2-|x_1-y_1|}{2} \times \frac{2-|x_2-y_2|}{2} + \frac{2-|x_1-y_2|}{2} \times \frac{2-|x_2-y_1|}{2} \right).$$

Pour chaque paire d'individus, la moyenne des coefficients est calculée sur l'ensemble des marqueurs

$$\text{comme } S(x, y) = \frac{1}{L} \sum_{\ell=1}^L K_\ell.$$

*Comparaison des SMA<sub>ij</sub> avec les matrices de distances phénotypiques ou génétiques entre génotypes deux à deux*

Deux hypothèses ont été testées concernant le lien entre SMA inter-génotypiques et distances phénotypiques ou génétiques entre génotypes. Dans la première hypothèse (H1), les SMA sont directement corrélées aux distances entre génotypes : plus les génotypes sont distants, plus la SMA est élevée (valeurs positives), et inversement, les SMA les plus faibles (valeurs négatives) sont attendues pour des génotypes très proches. En revanche, dans la deuxième hypothèse (H2), on considère que c'est la valeur absolue des SMA qui est corrélée avec la distance entre génotypes : des génotypes contrastés peuvent obtenir des SMA très positives mais également très négatives (il existerait une possibilité d'incompatibilité entre génotypes contrastés, résultant d'effets négatifs de la diversité pour certains traits comme des effets d'ombrage par exemple).

Des tests de Mantel sont réalisés pour rechercher une association entre matrices de distances et SMA. Ainsi, on convertit la similarité génétique en distance ( $D = 1 - S$ ). Les tests sont réalisés avec le coefficient de corrélation des moments  $r$  de Pearson comme statistique de test, avec 10000 permutations.

### Résultats

Les matrices de distance phénotypique et de distance génétique ne sont que légèrement corrélées ( $r = 0.1501$  et  $p\text{-value} = 0.1089$ ). Les résultats des tests de Mantel sur les SMA ou les valeurs absolues des SMA avec chacune des matrices de distances (phénotypiques et génétiques) sont présentés dans le Tableau 8.

	Distance phénotypique (H1)		Distance génétique (H1)		Distance phénotypique (H2)		Distance génétique (H2)	
	r	p-value	r	p-value	r	p-value	r	p-value
SMA								
Rendement	-0.090	0.329	-0.193	<b>0.061 (.)</b>	-0.250	<b>0.034 (*)</b>	-0.060	0.290
Densité épis	-0.012	0.467	0.011	0.458	-0.022	0.428	-0.153	0.112
PMG	0.028	0.410	-0.064	0.251	0.184	<b>0.087 (.)</b>	-0.170	<b>0.075 (.)</b>

Tableau 8 : Résultats des tests de Mantel pour les SMA des trois variables réponses avec les deux hypothèses (H1 : test avec les SMA<sub>ij</sub>, H2 : test avec les valeurs absolues des SMA<sub>ij</sub>)

Codes de significativité pour les valeurs en gras :  $0.01 < (*) < 0.05 < (.) < 0.1$



La SMA du rendement semble légèrement associée négativement à la distance génétique et la SMA du rendement en valeur absolue, à la distance phénotypique, indiquant que plus les distances génétiques sont élevées, plus les SMA sont faibles (génotypes moins compatibles au mélange), et plus les distances phénotypiques sont élevées, moins les variétés interagissent spécifiquement entre elles. La SMA de la densité d'épis, en valeur absolue ou non, n'est associée ni avec la distance génétique, ni avec la distance phénotypique. Finalement, la SMA du PMG en valeur absolue est légèrement associée positivement à la distance phénotypique et négativement à la distance génétique, ce qui indique que les variétés les plus proches phénotypiquement interagissent le moins dans les mélanges, alors que ce sont les variétés les plus distantes génétiquement qui interagissent le moins.

### *Discussion*

L'objectif de cette étude complémentaire était d'identifier d'éventuelles corrélations entre les SMA (ou les valeurs absolues des SMA) et les distances phénotypiques ou génétiques qui pourraient fournir des perspectives intéressantes afin d'optimiser l'assemblage des génotypes en mélanges.

La SMA pour le rendement est légèrement négativement corrélée à la distance génétique, c'est-à-dire qu'elle est plus élevée lorsque les génotypes sont similaires, ce qui suggère que l'hypothèse de sélection de parentèle serait plus probable que l'hypothèse de diversité génétique pour favoriser la SMA inter-génotypique sur le rendement. La valeur absolue des SMA est significativement négativement corrélée à la distance phénotypique, ainsi des mélanges entre génotypes contrastés sur l'ensemble des traits phénotypiques considérés expriment peu de SMA, tandis que des mélanges de génotypes proches obtiennent des SMA plus extrêmes (positives ou négatives). Les mélanges entre génotypes phénotypiquement similaires pourraient exprimer une certaine redondance fonctionnelle pouvant être positive dans certains cas (fort potentiel de productivité) et négative dans d'autres (compétition accrue entre génotypes par exemple). Cependant, il n'est pas exclu que le matériel utilisé conduise à un certain biais puisqu'il y a d'importantes différences de productivité et de phénotypes entre les variétés élites et les variétés sélectionnées pour l'AB ou les landraces, ce qui conduit à ce que les mélanges les plus productifs dans ces conditions soient ceux composés de deux variété élites, donc se ressemblant phénotypiquement.

La SMA pour la densité d'épis et la SMA pour le PMG ne sont pas corrélées à la distance phénotypique ni à la distance génétique. En revanche, les valeurs absolues des SMA pour le PMG semblent positivement corrélées à la distance phénotypique et négativement corrélées à la distance génétique. Pour ces deux caractères, la similarité génétique entre génotypes semble permettre d'obtenir des SMA plus extrêmes (l'hypothèse de sélection de parentèle pourrait expliquer la possibilité d'obtenir des SMA élevées entre génotypes génétiquement similaires, mais ne permet pas d'expliquer les SMA négatives obtenues pour l'association de ce type de génotypes, qui pourrait plutôt résulter d'une certaine incompatibilité entre génotypes génétiquement proches), tandis que la distance phénotypique entre génotypes maximise les valeurs absolues des SMA pour le PMG (hypothèse de diversité fonctionnelle avec la possibilité de l'existence d'un effet négatif de la diversité pour certains traits ou certaines associations de traits). Il faut cependant remarquer que les valeurs des corrélations sont assez

modérées en particulier pour le PMG, et leur significativité est marginale (comprise entre 0.03 et 0.09).

Il convient aussi de rappeler que l'interprétation des tests de Mantel doit être prise avec précaution puisque ces tests ne permettent de détecter que des relations linéaires entre matrices et parce qu'ils sont réalisés alors que les matrices de SMA sont incomplètes (car seuls 25 % des mélanges possibles sont observés).

Finalement, les résultats ne permettent pas de se prononcer sur la prépondérance de l'hypothèse de sélection de parentèle ou de l'hypothèse de complémentarité fonctionnelle. Il est possible que certains génotypes favorisent un mécanisme plutôt que l'autre. L'analyse des SMA<sub>ii</sub> pourrait aider à identifier les génotypes plus compatibles avec l'hypothèse de sélection de parentèle, puisqu'ils constituent le cas extrême d'un apparentement total et d'une diversité phénotypique nulle.

Même si ces résultats ne permettent pas de soutenir une seule stratégie pour maximiser les SMA pour les trois variables réponses considérées, ils suggèrent toutefois que des associations de génotypes génétiquement similaires pourraient obtenir des SMA inter-génotypiques plus élevées pour le rendement, et des SMA plus extrêmes (soit positives soit négatives) pour le PMG, appelant à approfondir l'analyse des caractéristiques des mélanges ayant obtenu des SMA extrêmes. De même, les mélanges de génotypes similaires pour un ensemble de traits phénotypiques sont globalement associés à des SMA plus extrêmes pour le rendement mais plus neutres pour le PMG, ce qui nécessite d'identifier plus finement les traits pour lesquels des valeurs contrastées sont recherchées et ceux pour lesquels il est préférable de conserver une homogénéité suffisante. Il faudrait pour cela rechercher les traits dont la diversité dans les mélanges est le plus fortement corrélée aux valeurs de SMA inter-génotypiques, les traits ainsi identifiés étant importants pour maximiser la SMA, et donc centraux pour définir des règles d'assemblage. Ces traits pourraient être pris en compte dans la conception de mélanges, mais aussi dans le cadre d'un programme de sélection pour le développement de mélanges (Litrice et Violle 2015).

Enfin, cette étude des SMA inter-génotypiques ne prend en pas en compte les GMA ni les SMA intra-génotypiques prédites avec le Modèle 3. Il serait cependant également intéressant d'étudier les performances complètes des mélanges ou l'overyielding (pour comparer avec les performances attendues sur la base des pures) en relation avec les distances phénotypiques ou génétiques entre les génotypes qui les composent. Dans l'idéal, l'analyse de l'aptitude au mélange pour la prédiction des performances des mélanges pourrait être réalisée en tenant compte des distances entre génotypes par l'intégration des matrices de similarité entre génotypes et entre paires des génotypes comme matrices de variance-covariance pour les GMA et les SMA respectivement dans les modèles reposant sur la méthode BLUP (1.2.1.A). En outre, ceci permettrait éventuellement de pouvoir mieux estimer les effets de GMA et de SMA dans un premier temps, et surtout de pouvoir prédire de nouveaux mélanges dans un deuxième temps.

## B. Prise en compte de l'appartenance aux clusters dans l'analyse de l'aptitude au mélange

### *Introduction*

Lors du processus de sélection ou d'évaluation des performances en mélange, la structuration d'un panel de génotypes en groupes phénotypiquement similaires peut améliorer la conception des mélanges en facilitant l'identification des types d'associations de génotypes qui interagissent positivement et les associations à éviter. Dans cette approche, des groupes (clusters) sont définis sur la base d'un ensemble des traits, en regroupant les génotypes phénotypiquement similaires entre eux (morphotypes), et en contrastant les groupes. Si les traits utilisés dans le clustering sont des facteurs explicatifs importants des interactions plante-plante, les clusters peuvent alors constituer de potentiels groupes de complémentarité entre génotypes. Sous l'hypothèse d'un effet positif de la diversité fonctionnelle, on s'attend à obtenir des SMA accrues pour des mélanges entre clusters qu'intra-cluster. Cette structuration permet de prédire des SMA au niveau des clusters (au lieu des génotypes), SMA qui peuvent être utilisées pour la prédiction de nouveaux mélanges, en combinant les prédictions des GMA des génotypes mélangés et les SMA des groupes auxquels elles appartiennent. La SMA inter-clusters peut potentiellement améliorer la prédiction des nouveaux mélanges qui n'ont jamais été observés. Enfin cette approche ouvre éventuellement sur l'utilisation de testeurs par clusters, lorsque les groupes de complémentarité ont été validés, de manière analogue aux testeurs représentatifs des groupes hétérotiques dans la sélection d'hybrides chez le maïs.

Dans cette section, nous nous appuyons sur les clusters identifiés sur le panel Wheatamix, et testons l'intérêt de cette structuration. Nous avons vu dans la partie précédente (I.2.2.A) que les mélanges entre génotypes relativement proches pouvaient obtenir des SMA plus extrêmes, que ce soit des valeurs de SMA positives mais aussi des SMA négatives ce qui suggère l'existence d'incompatibilités entre génotypes. Ces résultats ne sont donc pas *a priori* en accord avec l'hypothèse de clusters fonctionnels qui constitueraient des groupes de compatibilité. L'analyse des valeurs des SMA obtenues pour différentes combinaisons de clusters pourrait toutefois contribuer à identifier les caractéristiques à éviter d'associer pour ne pas dégrader les performances des mélanges.

### *Matériel et méthodes*

#### *Panel et plan de mélanges*

Les clusters utilisés pour regrouper les génotypes ont été définis sur une matrice de 27 traits (architecture aérienne et racinaire, activité racinaire, résistance aux maladies, composantes du rendement, plasticité, précocité, ...) mesurés sur tous les génotypes cultivés en pur et décrits précédemment (Section I.2. Dispositifs expérimentaux). L'analyse porte sur les mélanges binaires évalués au Moulon pour le panel des 25 génotypes. Les génotypes ont été évalués en pur, ainsi qu'en mélanges binaires, avec cinq mélanges par combinaison de cluster, soit 25 mélanges intra-cluster et 50 mélanges inter-clusters.

## Modèles statistiques

Les performances des mélanges sont modélisées sur la base des GMA prédites pour chaque génotype, et sur la base des SMA prédites au niveau des clusters des génotypes observés en mélange ou en pur. Les SMA entre combinaisons de clusters ( $s_c$ ) ont été calculées en remplaçant la matrice indicatrice des SMA inter- et intra-génotypiques ( $Z_2$ ) par la matrice indicatrice des SMA inter- et intra-clusters ( $Z_2$ ) d'après les clusters correspondant aux génotypes en mélange dans l'écriture matricielle suivante  $y = X\beta + Z_1g + Z_2s_c + e$  pour les Modèles 2 et 3.

Ainsi, pour le Modèle 2, les SMA inter-clusters comprennent les effets spécifiques associés aux interactions inter-génotypiques prédites sur l'ensemble des mélanges d'une combinaison de clusters donnée, et les SMA intra-clusters sont prédites sur les pures (25) et sur les mélanges de génotypes appartenant aux mêmes clusters (25 des 75 mélanges binaires). Dans le Modèle 3, pour un cluster donné, la SMA intra-cluster est prédite à partir des pures de ce cluster, des mélanges intra- et inter-clusters, i.e. tous les mélanges qui contiennent un ou deux génotypes appartenant au cluster étudié.

## Résultats

La variance des SMA diminue et la variance résiduelle augmente pour toutes les variables réponses et tous les modèles lorsqu'on prédit la SMA au niveau des clusters plutôt qu'au niveau des génotypes, pour toutes les variables sauf pour la densité d'épis pour laquelle il y a peu de changements (Tableau 9). Pour le rendement et le PMG, la variance des SMA est estimée à zéro avec le Modèle 2, ce qui ne permet pas de prédire des SMA pour les différentes combinaisons de clusters dans ces deux cas.

SMA prédites pour les combinaisons de clusters						SMA prédites pour les combinaisons de génotypes					
Variable réponse	Modèle	$\sigma_{GMA}^2$	$\sigma_{SMA}^2$	$\sigma_e^2$	$\sigma_{SMA}^2 / \sigma_{GMA}^2$	Variable réponse	Modèle	$\sigma_{GMA}^2$	$\sigma_{SMA}^2$	$\sigma_e^2$	$\sigma_{SMA}^2 / \sigma_{GMA}^2$
Rendement	Modèle 1	63.57	NA	50.48	NA	Rendement	Modèle 1	63.57	NA	50.48	NA
	Modèle 2	63.57	0	50.48	0		Modèle 2	63.10	2.11	48.66	0.03
	Modèle 3	43.57	9.89	50.53	0.23		Modèle 3	54.69	14.67	47.40	0.27
Densité d'épis	Modèle 1	1621.82	NA	1531.06	NA	Densité d'épis	Modèle 1	1621.82	NA	1531.06	NA
	Modèle 2	976.9	248.3	1478.64	0.25		Modèle 2	1536.02	303.75	1267.18	0.19
	Modèle 3	661.92	680.3	1475.41	1.03		Modèle 3	1357.87	822.18	1338.40	0.61
Nombre de grains par épi	Modèle 1	19.93	NA	18.21	NA	Nombre de grains par épi	Modèle 1	19.93	NA	18.21	NA
	Modèle 2	19.93	0	18.21	0		Modèle 2	19.93	0	18.21	0
	Modèle 3	19.93	0	18.21	0		Modèle 3	19.93	0	18.21	0
PMG	Modèle 1	14.02	NA	0.98	NA	PMG	Modèle 1	14.02	NA	0.98	NA
	Modèle 2	14.02	0	0.98	0		Modèle 2	13.97	0.23	0.78	0.02
	Modèle 3	14	0.01	0.98	0		Modèle 3	13.76	0.90	0.78	0.07

Tableau 9 : Composantes de la variance pour les SMA prédites au niveau des clusters (à gauche, et pour les SMA précédemment prédites au niveau des génotypes, à droite pour rappel)

Les tests LRT (Likelihood Ratio Test) réalisés pour comparer les Modèles 2 et 3 (avec SMA) avec le Modèle 1 (sans SMA) sont tous négatifs, sauf pour la densité d'épis (Tableau 10) où la variance des SMA des combinaisons de clusters est aussi élevée que la variance des GMA entre génotypes avec le Modèle 3 (Tableau 9).

SMA prédites pour les combinaisons de clusters					SMA prédites pour les combinaisons de génotypes				
Variable réponse	Modèle	AIC	BIC	p-value	Variable réponse	Modèle	AIC	BIC	p-value
Rendement	Modèle 1	1393.3	1406.5	NA	Rendement	Modèle 1	1393.3	1406.5	NA
	Modèle 2	1395.3	1411.7	1		Modèle 2	1395.1	1411.6	0.664
	Modèle 3	1394.4	1410.84	0.341		Modèle 3	1394.6	1411.0	0.385
Densité d'épis	Modèle 1	2075.5	2088.7	NA	Densité d'épis	Modèle 1	2075.5	2088.7	NA
	Modèle 2	2073.9	2090.4	0.058 (.)		Modèle 2	2074.0	2090.4	0.060 (.)
	Modèle 3	2067.9	2084.4	0.002 (**)		Modèle 3	2075.7	2092.2	0.182
Nombre de grains par épi	Modèle 1	1188.4	1201.6	NA	Nombre de grains par épi	Modèle 1	1188.4	1201.6	NA
	Modèle 2	1190.4	1206.9	1		Modèle 2	1190.4	1206.9	1
	Modèle 3	1190.4	1206.9	1		Modèle 3	1190.4	1206.9	1
PMG	Modèle 1	672.5	685.7	NA	PMG	Modèle 1	672.5	685.7	NA
	Modèle 2	674.5	691	1		Modèle 2	669.6	686.0	0.026 (*)
	Modèle 3	674.5	691	0.923		Modèle 3	669.8	686.3	0.030 (*)

Tableau 10 : Comparaisons des Modèles 2 et 3 au Modèle 1 pour les SMA prédites au niveau des clusters (à gauche, et pour les SMA précédemment prédites au niveau des génotypes, à droite pour rappel)

Les valeurs de SMA prédites entre clusters pour les variables et les modèles pour lesquels la variance des SMA n'était pas nulle sont données ci-dessous (Tableau 11) :

Variable réponse	Rendement	Densité d'épis	
		Modèle 2	Modèle 3
Combinaison de clusters	Modèle 3	Modèle 2	Modèle 3
1-1	2,16	4,35	7,97
1-2	0,30	-5,09	-6,96
1-3	-2,13	-12,17	-18,08
1-4	0,88	-1,00	-6,06
1-5	0,28	9,84	16,36
2-2	1,38	-7,22	-11,55
2-3	-1,39	-1,40	1,46
2-4	1,04	5,54	6,91
2-5	-0,69	-11,00	-17,54
3-3	-3,12	-15,43	-27,14
3-4	-2,01	-7,68	-14,29
3-5	0,26	-0,28	1,78
4-4	4,36	33,32	55,97
4-5	-0,60	-0,27	-5,10
5-5	-0,73	8,48	16,27

Tableau 11 : SMA prédites entre combinaisons de clusters pour les Modèles 2 et 3  
Les combinaisons intra-cluster sont indiquées par les couleurs correspondant à chaque cluster (Tableau 3).

Les valeurs de SMA varient selon les combinaisons de clusters observées. Pour le rendement, les valeurs de SMA les plus élevées sont obtenues pour des combinaisons intra-clusters (Clusters 1, 2 et 4) alors que le Cluster 3 obtient la SMA la plus faible. La valeur de SMA inter-cluster la plus forte est entre les Clusters 2 (variétés assez résistantes aux maladies et plutôt agressives) et 4 (résistantes aux maladies avec une forte exploration/exploitation du sol). Pour la densité d'épis, en revanche la tendance est moins marquée avec des combinaisons inter-clusters comme l'association 1-5 ou 2-4 de nouveau qui obtiennent également des valeurs extrêmes.

Les Clusters 2 et 3 semblent moins performants en mélange intra-cluster et lorsqu'ils sont associés avec certains clusters (1 et 5, 1 et 4 respectivement), notamment pour la densité d'épis. Les Clusters 1 et 5 sont plus performants en mélange intra-clusters ou associés entre eux pour la densité d'épis, et le cluster 4 obtient la SMA la plus élevée pour le rendement et pour la densité d'épis.

### Discussion

Les analyses présentées ici ont été réalisées sur l'ensemble des observations (mélanges et pures) pour étudier l'intérêt des clusters. Dans une perspective d'amélioration de la conception des mélanges et si l'inclusion des pures dans l'analyse n'apporte pas de puissance, il serait également intéressant de réaliser les analyses sur les observations en mélange uniquement. Ceci permettrait ainsi de pouvoir conclure plus précisément sur les valeurs de SMA intra-cluster sans que les pures y aient contribué.

Concernant les modèles statistiques, pour pouvoir prédire de nouveaux mélanges sur la base des géotypes et des clusters (puisque on ne dispose pas de SMA inter-géotypique pour de nouveaux mélanges), les GMA ont été prédites au niveau des géotypes sur des mélanges les comportant, et les SMA ont été prédites pour chaque combinaison de clusters afin de disposer d'une SMA moyenne au niveau des clusters. Il aurait également été possible de décomposer la GMA entre une GMA prédite pour chaque cluster et une GMA pour chaque géotype au sein de ce cluster en utilisant des modèles avec des paramètres hiérarchisés, mais cette option n'a pas été retenue car ceci augmente le nombre de paramètres à estimer et les GMA prédites pour les géotypes sont suffisantes pour un objectif de prédiction des mélanges.

La diminution de la variance des SMA était attendue puisque les SMA prédites au niveau des clusters moyennent des interactions entre géotypes pour chaque combinaison de clusters. Cependant, pour le rendement et la densité d'épis, il est toujours possible d'observer des effets de SMA lorsqu'ils sont prédits pour les clusters, indiquant que ces clusters définis *a priori* ont effectivement un effet sur l'aptitude spécifique au mélange. De plus, les variances résiduelles pour ces modèles n'augmentent que faiblement (par rapport aux modèles où la SMA est prédite au niveau des géotypes), indiquant que cette modélisation de l'aptitude au mélange pénalise très peu la part de variance expliquée et est pertinente pour la prédiction des performances de nouveaux mélanges.

Les valeurs de SMA diffèrent entre combinaisons de clusters, les SMA les plus fortes pour le rendement sont obtenues en intra-cluster. Ceci est cohérent avec les résultats de la section précédente (Section I.2.2.A) où les SMA étaient plus extrêmes lorsque la similarité phénotypique augmentait. Cette

cohérence s'explique par le fait que la même matrice de traits a été utilisée pour la construction des clusters et des distances phénotypiques entre génotypes. Toutefois le clustering aurait pu perturber ces relations. La tendance sur les SMA entre combinaisons de clusters est moins marquée pour la densité d'épis, ce qui est également cohérent avec les résultats précédents où aucune relation significative n'avait été mise en évidence entre la SMA au niveau génotypique et la distance phénotypique. On observait toutefois des SMA plus extrêmes lorsque la similarité phénotypique augmentait.

#### *Interprétation des SMA prédites au niveau des clusters en lien avec les caractéristiques des clusters*

Certaines combinaisons de clusters obtiennent des SMA globalement négatives, et notamment les combinaisons avec le Cluster 2 (pour la densité d'épis) ou le Cluster 3 (pour la densité d'épis et le rendement). Ceci indique qu'il est donc utile de tenir compte des caractéristiques phénotypiques des génotypes lors de la conception des mélanges, afin d'éviter des interactions négatives entre génotypes.

Le Cluster 2 est moins compatible avec les Clusters 1, 2 et 5 pour la densité d'épis. Les variétés appartenant au Cluster 2 sont caractérisées par une bonne résistance aux maladies (rusticité) et une forte agressivité (capacité à compenser une densité de semis faible par une forte capacité de tallage) (Tableau 3). En pur ou en mélange intra-cluster, ces variétés produisent moins d'épis que ce qui est prédit sur la base de leur GMA, ce pour l'ensemble des génotypes auxquels elles sont associées. Ceci peut s'expliquer par leur forte agressivité, qui fait qu'elles produisent un nombre plus élevé d'épis lorsqu'elles sont associées à des variétés d'autres clusters, qu'elles dominent. Les mélanges comportant ces variétés associées avec des génotypes du Cluster 5 obtiennent aussi une diminution de la densité d'épis. Les génotypes du Cluster 5 (MAGIC et landraces) sont hauts et sont caractérisés par une croissance forte (notamment en terme de surface foliaire), ils pourraient ainsi provoquer des effets d'ombrages qui concourraient à réduire fortement le nombre d'épis des génotypes du Cluster 2. En même temps, cette diminution de la densité d'épis ne serait pas compensée par les génotypes du Cluster 5 qui sont moins agressifs et qui sont caractérisés par une faible exploration et exploitation du sol, les rendant moins compétitifs pour ces ressources que pour la lumière.

Les génotypes (MAGIC et élites) du Cluster 1 sont également caractérisés par une faible exploration et exploitation du sol, ce qui pourrait également expliquer la SMA légèrement négative obtenue entre les Clusters 1 et 2. On peut donc formuler une première piste de règle d'assemblage, consistant à ne pas associer des génotypes du Cluster 2 caractérisés notamment par une forte agressivité avec des génotypes des Clusters 5 et 1 ayant une faible capacité d'exploration et d'exploitation du sol, pour éviter d'obtenir une baisse de la densité d'épis. Il est cependant difficile d'aller plus loin dans l'interprétation des performances de ces mélanges pour la densité d'épis sans avoir accès à la densité d'épis mesurée sur chaque composant des mélanges. On peut cependant remarquer que les SMA de ces différentes combinaisons de clusters pour le rendement ne semblent pas être impactées par la SMA négative pour la densité d'épis.

Comme pour certaines combinaisons de clusters comportant le Cluster 2, le Cluster 3 combiné avec les Clusters 1, 3 ou 4 obtient des SMA négatives pour la densité d'épis. Le Cluster 3 comporte essentiellement des landraces et des variétés développées pour l'AB, ce sont des génotypes hauts et

tardifs. Ce cluster est également caractérisé par une faible agressivité et une faible surface foliaire en avril et à floraison (Tableau 3). Les génotypes appartenant à ce cluster obtiennent une SMA négative lorsqu'ils sont mélangés entre eux, probablement due à leur faible agressivité (qui ne permet pas de compenser la faible densité d'épis d'un génotype par le tallage du génotype associé). La faible SMA obtenue pour la densité d'épis entre les Clusters 1 ou 4 avec le Cluster 3 peut résulter de l'importante différence de taille entre les génotypes des deux clusters, provoquant des effets d'ombrage sur les génotypes des Clusters 1 ou 4 dont la densité d'épis pourrait être réduite, sans être compensée par les génotypes du Cluster 3 à cause de leur faible agressivité. On observe aussi des SMA négatives pour le rendement entre ces mêmes combinaisons de clusters puisque les variétés hautes à l'origine de l'effet d'ombrage sont aussi les moins productives sur le site du Moulon alors que les variétés courtes ont une productivité élevée. On peut donc faire l'hypothèse que des variétés hautes et peu productives provoquent un effet d'ombrage sur les variétés basses et productives, réduisant leur densité d'épis et le rendement des mélanges.

A l'inverse, certaines combinaisons de clusters sont particulièrement performantes. La SMA intra-cluster pour le Cluster 4 est très élevée pour le rendement et pour la densité d'épis. Ce cluster est caractérisé par une résistance aux maladies élevée et une forte exploration et exploitation du sol (Tableau 3). Les génotypes appartenant à ce cluster sont les plus productifs du panel, leur SMA au niveau des génotypes est élevée pour le rendement pour les observations en pur ou en mélange entre eux, expliquant en partie la SMA intra-cluster plus élevée. Celle-ci peut aussi être due à la SMA élevée pour la densité d'épis pour cette combinaison de cluster. La forte capacité d'exploration et d'exploitation du sol des variétés composant ce cluster leur permet de pouvoir exprimer leur potentiel de production en conditions non limitantes. De plus, la similarité phénotypique entre ces variétés leur offre des conditions en mélange proches de celles en culture pure, conditions dans (et pour) lesquelles elles ont été sélectionnées, ce qui correspond plutôt au cadre de l'hypothèse de la sélection de parentèle.

Enfin, les Clusters 1 (MAGIC et élites) et 5 (MAGIC et landraces) ont également des SMA intra-cluster élevées, ainsi qu'une SMA inter-Clusters 1-5 élevée pour la densité d'épis. Ils sont tous deux caractérisés par une faible exploration et exploitation du sol. Le Cluster 1 contient des génotypes plutôt courts et globalement sensibles aux maladies alors que les génotypes du Cluster 5 sont assez hauts et caractérisés par une forte capacité de croissance et d'allocation des ressources. Les génotypes observés en pur et en mélange au sein des clusters et en mélange entre clusters sont soumis à une faible compétition au niveau racinaire et une compétition relativement faible pour la lumière (on notera que les mélanges inter-Clusters 1-5 observés ne comportent pas de mélanges entre élites et landraces ce qui limite les gradients de hauteur et de productivité observés pour cette combinaison de clusters). Enfin, comme les essais au Moulon ont été réalisés avec l'application de traitements fongicides, les comportements des deux clusters en mélange sont probablement moins contrastés que si les génotypes du Cluster 1 avaient été soumis à une certaine pression pour les maladies auxquelles ils sont sensibles. Dans les conditions d'évaluation du Moulon en 2014-2015, les mélanges entre les Clusters 1 et 5 se sont révélés intéressants pour l'aptitude spécifique au mélange pour la densité d'épis, et étant éloignés sur le clustering (Figure 6), ils pourraient constituer des groupes de complémentarité entre génotypes afin de maximiser la SMA inter-cluster pour la densité d'épis grâce à l'effet de la diversité fonctionnelle.



De manière générale, la SMA prédite au niveau des clusters pour la densité d'épis varie entre combinaisons de clusters, mais il convient de rappeler que le clustering des génotypes du panel a été réalisé sur un ensemble de variables phénotypiques mesurées en culture pure, dont les composantes du rendement (mais pas le rendement lui-même). Ainsi, la variabilité entre génotypes du panel pour la densité d'épis a contribué à l'élaboration des clusters en tant que variable de l'architecture aérienne (densité d'épis, lors du remplissage des grains, densité d'épis et nombre d'épis par plante post-récolte, et agressivité des génotypes, Tableau 2).

On remarque enfin que pour la SMA sur le rendement, certains types de génotypes contrastés semblent peu compatibles, notamment le Cluster 3 (qui est composé de landraces et de variétés développées pour l'AB en Allemagne) obtient des SMA négatives lorsqu'il est associé aux Clusters 1, 2 ou 4 composés majoritairement de variétés de type élite (bien que le Cluster 2 contiennent les variétés Alauda, Midas et Skerzso développées pour l'AB en Allemagne, en Autriche et en France respectivement). En revanche, certaines combinaisons entre clusters différents pourraient être intéressantes pour pouvoir constituer des groupes de complémentarité pour le rendement à partir de clusters différents : Clusters 2-4 et 1-4, et dans une moindre mesure, les combinaisons 1-2, 1-5 (aussi pour sa SMA sur la densité d'épis) et 3-5. Cependant, ces clusters ne constituent pas des groupes de complémentarité optimaux car les valeurs obtenues pour ces SMA inter-clusters sont inférieures à celles obtenues pour les SMA intra-clusters, ce qui appelle à éventuellement utiliser d'autres matrices de distance pour réaliser le clustering des génotypes, ou à réduire le panel en ne retenant que les clusters de génotypes compatibles en mélange. En mélange, on peut maximiser la complémentarité fonctionnelle par la conception de mélanges inter-clusters, mais on peut aussi choisir de réaliser des mélanges intra-cluster si cette stratégie est plus avantageuse. Il faut également tenir compte d'une part du fait qu'ici nous avons cherché à maximiser les SMA (sans tenir compte des performances des mélanges), et d'autre part du fait que l'inclusion des pures dans l'analyse peut faire augmenter les SMA intra-clusters pour les génotypes les plus productifs. Il faudrait donc valider nos conclusions sur les performances des mélanges. La question est alors de savoir s'il ne serait pas préférable de constituer des groupes de complémentarité *a posteriori* sur la base des SMA entre génotypes. Cette approche permettrait également d'identifier les traits qui expliquent le mieux ce clustering sur les SMA, et d'approfondir la compréhension de leur rôle dans les performances des mélanges. Enfin, la recherche de groupes de complémentarité, comme pour les groupes hétérotiques peut également viser à réduire le ratio de SMA par rapport à la GMA pour améliorer la prédiction de nouvelles combinaisons (Reif et al. 2007).

#### *Perspectives pour l'identification de règles d'association*

La prédiction de SMA au niveau des clusters de génotypes a été rendue possible pour cette expérimentation parce que le panel de génotypes était très diversifié. Dans le cas d'un panel plus homogène, le clustering aurait probablement été moins marqué et les effets sur la structuration de la SMA plus faibles. Il est aussi possible que l'ensemble des traits mesurés sur le panel ne soient pas suffisant pour expliquer toute la diversité fonctionnelle pour la GMA et la SMA.

L'intérêt de ce panel diversifié était de pouvoir explorer de larges gammes de valeurs pour de nombreux traits, et ainsi pouvoir avoir des premières indications sur des règles d'association sur des syndromes de traits.

#### *Perspectives pour l'utilisation de groupes de complémentarité*

Les clusters ont été proposés comme des groupes de complémentarité identifiés en amont de l'analyse de l'aptitude au mélange. La validation de l'utilisation de ces clusters pourrait se faire par l'évaluation de nouveaux mélanges entre génotypes du panel, à comparer avec leurs performances prédites sur la base des GMA de chaque génotype et des SMA entre clusters, afin de valider si l'utilisation de la SMA entre clusters peut améliorer la précision des prédictions par rapport à des prédictions sur la base des GMA uniquement. Ceci permettra également de valider si les mélanges entre les combinaisons de clusters avec les meilleures SMA obtiennent effectivement des performances supérieures à celles des autres combinaisons de clusters, et si les incompatibilités détectées entre clusters sont vérifiées.

Plus largement, dans le cadre d'un programme de sélection, il pourrait être intéressant de décomposer la GMA entre une GMA prédite au niveau du cluster et une GMA prédite pour le génotype hiérarchisé dans le cluster. Ceci permettrait de déterminer si l'aptitude générale et l'aptitude spécifique au mélange sont toutes deux structurées selon les clusters préétablis. Ainsi, il serait possible d'identifier les clusters les plus prometteurs pour l'aptitude au mélange (sur la GMA et la SMA), dans lesquels des testeurs pourraient être identifiés, ainsi que les meilleurs génotypes au sein de chaque cluster.

Les groupes de complémentarité reposent sur une analogie avec les groupes hétérotiques définis pour la création d'hybrides (Shull 1908). Historiquement, un groupe hétérotique est défini comme « un ensemble de génotypes qui obtiennent des performances hybrides similaires quand ils sont croisés avec des individus d'un autre groupe génétiquement distinct de génotypes » (Melchinger et Gumber 1998). Ceci repose sur l'hypothèse forte selon laquelle l'hétérosis des hybrides résulte de l'hétérozygotie des individus et est donc associée à la distance génétique entre les deux groupes (voir notamment : Melchinger et Gumber 1998; Hohenheim, Reif, Hallauer, et Melchinger 2005; Zhao et al. 2015; Boeven, Longin, et Würschum 2016; Beukert et al. 2017). Ainsi, l'hétérosis mid-parent dépend de la dominance entre parents et du carré de la différence des fréquences alléliques (Falconer, Mackay, et Frankham 1996), ce qui est vérifié chez le maïs mais qui semble moins certain chez le blé (Boeven, Longin, et Würschum 2016). En effet, chez le maïs, les groupes hétérotiques reposent sur l'origine géographique des populations ayant mené aux types cornés et dentés. En revanche, pour d'autres espèces où le développement d'hybrides est plus récent telles que le blé, la structuration étant beaucoup moins marquée, deux stratégies ont été développées pour déterminer des groupes hétérotiques. Initialement, il a été proposé de rechercher une corrélation entre la distance génétique et la performance observée, l'hétérosis ou encore l'aptitude spécifique à la combinaison des hybrides (Cheres et al. 2000; Tams et al. 2006; Solomon, Labuschagne, et Viljoen 2007). Ensuite, lorsque le panel utilisé est assez diversifié, il est possible de rechercher une structuration de ce panel sur les distances génétiques entre individus, et de valider sa pertinence pour le développement d'hybrides entre groupes de génotypes (Boeven,

Longin, et Würschum 2016). Enfin, une nouvelle approche a été développée plus récemment afin de rechercher à structurer le panel pour maximiser les performances des hybrides plutôt que sur la distance génétique (mais tout en maintenant une diversité suffisante pour maximiser le succès à long terme du pattern d'hétérosis), par l'utilisation d'un algorithme (simulated annealing algorithm) afin d'identifier le meilleur pattern d'hétérosis sur les hybrides pour un diallèle complet (préalablement obtenu par prédiction génomique à partir de l'évaluation d'un diallèle incomplet, Zhao et al. 2015, Beukert et al. 2017). Cette dernière approche peut aussi être utilisée pour identifier des testeurs parmi les meilleurs génotypes candidats de chaque groupe.

L'identification de groupes de complémentarité pour les mélanges peut ainsi être effectuée *a priori* sur la distance génétique ou phénotypique, ou bien *a posteriori*, à partir de la structuration du panel non pas sur la distance, mais sur la performance des mélanges, ce qui permet également de donner un poids moins important aux performances des génotypes en pur (bien que l'approche reposant sur l'évaluation des pures rende le screening du panel plus aisé) et surtout d'intégrer des traits observables uniquement en mélange.

Dans le cadre du développement de mélanges, il paraît d'abord nécessaire de déterminer si la définition de groupes permet réellement d'améliorer les performances des mélanges. Le nombre de groupes est également moins contraint que pour le développement d'hybrides où l'on recherche préférentiellement deux groupes (le pattern d'hétérosis étant défini entre deux groupes). Dans le cas des mélanges, on peut vouloir rechercher le nombre de groupes le plus probable pour structurer l'aptitude au mélange (Boeven, Longin, et Würschum 2016 pour l'hétérosis chez le blé), ou un nombre de groupe optimal (soit deux groupes pour pouvoir développer un schéma de sélection récurrente réciproque, soit par exemple 4-5 groupes pour obtenir plus d'informations sur les syndromes de traits associés à l'aptitude au mélange ou si l'on souhaite développer ensuite des mélanges d'ordre supérieur). Si les groupes sont déterminés *a posteriori* sur la structuration de l'aptitude au mélange (sur l'overyielding, la GMA et/ou la SMA) ou des performances des mélanges, il est ensuite intéressant d'étudier comment ils sont caractérisés par certains traits afin de rechercher des règles d'association pour la conception des mélanges.





## CHAPITRE I.3 Application du modèle Producteur-Associés en pépinière et comparaison avec les modèles GMA-SMA en mélange pour la prédiction des performances des mélanges

### Introduction

Différents dispositifs expérimentaux et modèles peuvent être utilisés pour étudier l'aptitude au mélange d'un panel de génotypes, comme nous l'avons vu dans le chapitre I.1. Ils diffèrent selon les objectifs de l'étude. Ainsi dans le cadre d'un programme de sélection, de nombreux génotypes (familles en cours de sélection pour lesquelles on dispose de peu de semences) doivent être évalués pour l'aptitude au mélange. Il est nécessaire pour cela d'utiliser un dispositif expérimental adapté (parcelles d'un rang côte à côte), qui puisse s'intégrer dans les pépinières des sélectionneurs, et que l'on associera à un Modèle Producteur-Associé. Au contraire, lorsqu'on souhaite évaluer un panel plus restreint de génotypes pour le développement de mélanges, il peut être préférable d'utiliser des essais en micro-parcelles qui permettent d'évaluer les génotypes en mélange dans des conditions proches des conditions de culture visées. Dans ce cas, il devient cependant plus compliqué d'avoir accès expérimentalement aux performances individuelles des génotypes en mélange (par exemple : tri à la récolte lorsque les plantes ou les épis des composants sont différenciables). On utilise alors des modèles basés sur la GMA et la SMA qui modélisent à la fois les performances des génotypes en mélanges et des combinaisons de génotypes.

Ces deux approches (Modèle Producteur-Associés et Modèles GMA-SMA) présentent certains avantages et limites, et il est nécessaire d'évaluer la capacité de chacune à prédire les performances des mélanges. Pour cela, les deux approches ont été mises en œuvre sur des dispositifs expérimentaux implantés sur un site commun (Le Moulon). L'aptitude au mélange a été estimée en pépinière avec le Modèle Producteur-Associés (Section I.3.1), puis a été comparée dans la Section I.3.2.A pour le panel des 25 génotypes à l'aptitude au mélange estimée en micro-parcelle (voir Section I.2.1.A pour la présentation de la méthode générale et Section I.2.2.B pour les résultats sur les SMA prédites au niveau des clusters). L'aptitude au mélange estimée avec chacune des deux approches a ensuite été utilisée pour prédire les performances d'un nouveau diallèle incomplet constitué à partir de ce panel, afin de comparer leur efficacité pour la prédiction du rendement de mélanges déjà observés et de nouveaux mélanges (Section I.3.2.B).

### Dispositifs expérimentaux

#### *Panel de génotypes*

Dans ce chapitre, nous avons utilisé le panel des 58 génotypes précédemment étudié dans le projet Wheatamix (décrit dans la Section « Dispositifs expérimentaux » du chapitre I.2) et sur lequel cinq clusters (Tableau 3) ont été définis à partir d'une matrice de 27 traits phénotypiques (Tableau 2).

### Description des dispositifs expérimentaux en pépinière et en micro-parcelles

Deux types de dispositifs expérimentaux ont été mis en place au Moulon : i) un dispositif en pépinière pour l'évaluation du panel de 58 génotypes en pur et en voisinage inter-génotypique, et ii) un dispositif reposant sur le panel de 25 génotypes évalués en pur et en mélanges binaires en micro-parcelles.

#### iii) Dispositif expérimental en pépinière au Moulon

La pépinière mise en place au Moulon est composée de rangs de 1.20 m de long, espacés de 18 cm, sur lesquels sont semés 20 grains d'un génotype donné (soit une densité de semis de 76 grains.m<sup>-2</sup>). Deux types de dispositifs sont semés en pépinière : un dispositif dit « trois-rangs » où chaque génotype est semé sur trois rangs successifs (Figure 14.A), et un dispositif dit « monorang » où chaque génotype est semé sur un seul rang et en voisinage à gauche et à droite avec des génotypes différents (Figure 14.B).

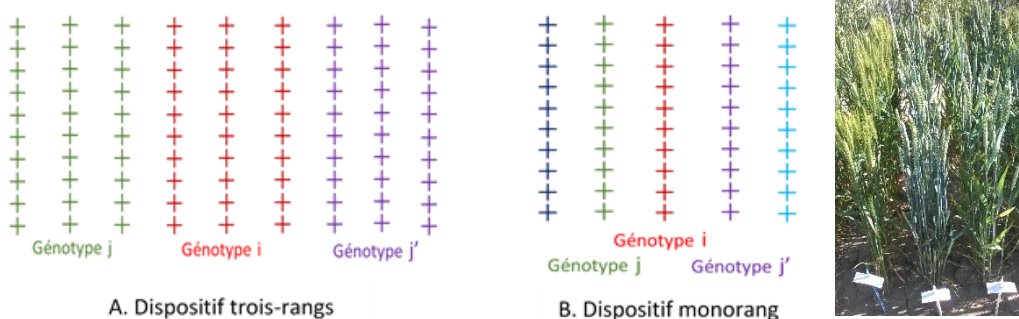


Figure 14 : Deux dispositifs utilisés en pépinière pour l'évaluation des génotypes

Les dispositifs trois-rangs et monorang ont été implantés en pépinière au Moulon, en 2013-2014, 2014-2015 et 2015-2016. Le dispositif trois-rangs était randomisé (sauf en 2013-2014) et répété sur deux blocs chaque année, et le monorang était implanté avec quatre randomisations différentes chaque année. Un génotype témoin a été utilisé en bordure du dispositif monorang (Goéland en 2013-2014 et 2014-2015, et des génotypes du panel en 2015-2016).

La troisième année d'évaluation en pépinière, sept variétés supplémentaires ont été ajoutées au panel des 58 génotypes (Capo, Elément, Energo, Ghayta, Hendrix, Titlis, Venezia). Elles correspondent aux variétés utilisées par les agriculteurs du projet PICRI en 2015-2016 (en plus des variétés Atlass, Renan et Skerzzo qui faisaient déjà partie du panel) et décrites dans la seconde partie de la thèse (Chapitre II.2). Pour l'année 2015-2016 les effets Producteurs et Associés sont donc estimés sur un panel légèrement plus large (65 génotypes au lieu de 58).

La première année, la pépinière a été semée le 30 octobre 2013 après un précédent de colza. Les reliquats à la sortie de l'hiver étaient de 38 unités d'azote/ha (U/ha), et un apport de 40 U/ha a été réalisé le 24 mars 2014. Un traitement herbicide a été appliqué le 13 mars 2014 et trois traitements fongicides ont été appliqués à partir du 20 mars 2014. La pépinière a été récoltée les 31 juillet, 1<sup>er</sup> et 5 août 2014. La seconde année, la pépinière a été semée le 29 octobre 2014 (après une culture de colza), un apport d'azote de 40 U/ha a été effectué au stade épi 1cm (suite à des reliquats de 58 U/ha à la sortie de l'hiver), ainsi que deux traitements herbicides et trois traitements fongicides (à partir du 20 mars 2015). La troisième année, la pépinière a été semée le 9 novembre 2015 (toujours suite à une culture de colza),

les reliquats en azote à la sortie de l'hiver étaient de 38 U/ha, et un apport de 50 U/ha a été effectué. Deux traitements herbicides et deux traitements fongicides ont été appliqués, et la pépinière a été récoltée les 1<sup>er</sup> et 3 août 2016.

Les trois années pour ce dispositif ont été analysées dans la Section I.3.1 afin de décrire les résultats sur l'ensemble des années d'observation, mais seule l'année 2014-2015 est utilisée pour la comparaison de l'aptitude au mélange estimée sur le dispositif en micro-parcelles la même année (Section I.3.1.A) et pour la prédiction des mélanges dits « de validation » (Section I.3.2.B).

*iv) Dispositif expérimental en mélange en micro-parcelle au Moulon*

Le panel des 25 géotypes a été évalué en pur et en 75 mélanges binaires (en proportions égales) selon un plan diallèle incomplet en 2014-2015. Ce dispositif est présenté dans la Section « Dispositifs expérimentaux » du chapitre I.2, et l'aptitude au mélange de ce panel est étudiée dans les Sections I.2.1.A, I.2.2.A et I.2.2.B. L'essai de l'année 2014-2015 a été semé le 30 octobre 2014 après une culture de maïs et avec une densité de semis de 160 grains.m<sup>-2</sup>. Les reliquats à la sortie de l'hiver étaient de 57U/ha, et deux apports de fertilisation ont été effectués (60U/ha le 9 avril 2015 et 40U/ha le 13 mai 2015). Deux traitements herbicides ont été appliqués (31 octobre 2014 et 23 avril 2015) ainsi que trois traitements fongicides (20 mars 2015, 15 avril 2015 et 1<sup>er</sup> juin 2015). L'essai a été récolté le 31 juillet 2015.

Les mélanges de validation ont été évalués en 2015-2016 et 2016-2017 selon le même type de dispositif, mais avec un autre plan de mélange et sont décrits en détail dans la Section I.3.2.B avec les itinéraires techniques.

*Mesures phénotypiques*

En pépinière, les rangs ont été récoltés séparément, le poids du rang a été converti en rendement en tenant compte des dimensions des rangs et des inter-rangs (poids du rang \* ((1/0,18) - 1) / 12), le nombre d'épis a été compté à la récolte (et le nombre d'épis manquants pour lesquels la tige était cassée en 2013-2014), et le poids de 1000 grains (PMG) a été mesuré après récolte sur chaque échantillon après battage et nettoyage. Le nombre d'épis correspond au nombre d'épis total (observés et manquants en 2013-2014, observés pour les autres années), et pour l'année 2013-2014 le poids du rang a été corrigé pour intégrer le poids théorique des épis manquants dont le poids a été estimé à partir du poids moyen des épis sur l'ensemble du rang. La date d'épiaison a été notée par une observation moyenne pour chaque rang et la hauteur moyenne des plantes (du sol au sommet de l'épi) a été mesurée pendant la phase de remplissage des grains (le 13 juin 2014, le 25 juin 2015 et les 12-13 juillet 2016).

Sur l'essai en micro-parcelles, le rendement et les composantes du rendement (nombre d'épis.m<sup>-2</sup>, nombre de grains par épis et poids de 1000 grains (PMG)) ont été obtenus pour chaque micro-parcelle (comme décrits dans la Section « Dispositif expérimentaux » du chapitre I.2).





### I.3.1 Screening pour l'aptitude au mélange en pépinière : application du modèle Producteur-Associés en monorang

#### Introduction

L'aptitude à la culture en mélange peut être modélisée de plusieurs manières selon le dispositif utilisé et le type de données disponibles (Chapitre I.1). Lorsque les composantes des mélanges sont récoltées séparément, il est alors possible d'avoir accès à la productivité individuelle de chaque composant en mélange (Jensen et Federer 1964; Gallais 1970; Federer 1979; Federer et al. 1982). Cette situation est similaire à celle rencontrée avec l'utilisation d'un dispositif monorang en pépinière, couramment utilisé en sélection. Des modèles adaptés à ce type de dispositifs ont été initialement développés pour estimer les effets de compétition entre rangs de génotypes différents en pépinière, et ainsi estimer pour chaque génotype sa performance en situation d'interaction avec des génotypes différents (effet Producteur), et son effet sur les génotypes auxquels il est associé (effet Compétiteur) (Brabant et al. 1989; Goldringer, Brabant, et Kempton 1994; Foucteau et al. 2000). Ces modèles peuvent être appliqués à l'étude de l'aptitude au mélange, pour estimer des effets Producteur et Associé des génotypes en mélange, à l'aide d'un dispositif monorang. Reposant sur l'estimation des effets moyens des génotypes (donc ne donnant pas accès à des effets d'interactions spécifiques), le Modèle Producteur-Associés permet ainsi de modéliser l'aptitude au mélange selon les deux types d'effets (Producteur et Associé) estimés sur chaque génotype observé individuellement et offre ainsi une modélisation complémentaire à celle reposant sur les modèles GMA-SMA. L'utilisation d'un dispositif monorang en pépinière permet en outre de réduire fortement la taille du dispositif expérimental et de pouvoir évaluer un grand nombre de génotypes par rapport à l'étude de l'aptitude au mélange avec les modèles GMA-SMA utilisés en mélange (Chapitre I.1).

Un dispositif monorang a été mis en place sur le site du Moulon (en 2013-2014, 2014-2015 et 2015-2016) afin d'évaluer l'aptitude au mélange d'un panel diversifié de génotypes et analyser les effets Producteur et Associé des génotypes du panel sur trois années.

#### Méthodes

Le Modèle Producteur-Associés a été appliqué au dispositif monorang chaque année :

$$Y_{i(jj')b} = \mu + \alpha_b + Pr_i + \sum As_j + e_{i(jj')b}$$
 avec  $Y_{i(jj')b}$  la performance du rang focal de génotype  $i$  en interaction avec les rangs voisins de génotypes  $j$  et  $j'$  dans le bloc  $b$ .  $\mu$  est la moyenne sur l'ensemble du dispositif monorang,  $\alpha_b$  est l'effet du bloc  $b$ ,  $Pr_i$  est l'effet Producteur du génotype  $i$ ,  $\sum As_j$  est la somme des effets Associés des génotypes voisins du rang focal (génotypes  $j$  et  $j'$ ) et  $e_{i(jj')b}$  est le terme d'erreur résiduelle  $\sim N(0, \sigma_e^2)$ . L'effet Producteur est la productivité moyenne du génotype (par rapport à la moyenne générale) en conditions de voisinage avec des génotypes différents, c'est-à-dire son aptitude à être performant en interaction avec voisins de génotypes différents, et l'effet

Associé d'un génotype est l'effet moyen de la présence de ce génotype sur ses voisins, soit son aptitude à influencer positivement ou négativement la performance de ses voisins (Chapitre I.1).

Le modèle a été appliqué également à l'ensemble des trois années en intégrant un effet année.

L'étude a été complétée par l'analyse des effets des génotypes du panel évalués les trois années dans le dispositif trois-rangs, simulant les conditions de culture pure. Le modèle correspondant a été appliqué (Chapitre I.1) :  $Y_{ibr} = \mu_p + \alpha_b + G_i + e_{ibr}$  avec  $Y_{ibr}$  la performance du rang focal de génotype  $i$  en interaction avec les rangs voisins du même génotype dans le bloc  $b$ ,  $\mu_p$  la moyenne sur l'ensemble du dispositif trois-rangs,  $\alpha_b$  l'effet du bloc  $b$ ,  $G_i$  l'effet du génotype  $i$  en pur, et  $e_{ibr}$  le terme d'erreur résiduelle  $\sim N(0, \sigma_e^2)$ .

Ce modèle a aussi été appliqué à l'ensemble des trois années en intégrant un effet année.

Les corrélations sur les estimations des différents effets entre années ont permis de caractériser la stabilité des effets entre les trois années d'essais, ainsi que des ANOVA réalisées sur l'ensemble des trois années afin d'évaluer l'interaction entre l'effet des génotypes en pur ou les effets Producteurs et Associés en monorang avec les effets des années.

Des ANOVA (de type III) ont été réalisées chaque année avec le Modèle Producteur-Associés afin de tester la significativité des effets fixes Producteurs (globalement) et Associés (individuellement) des génotypes. Des ANOVA ont également été réalisées sur le dispositif trois-rangs pour évaluer l'effet des génotypes en pur.

Les tendances sur les effets Producteurs et Associés pour chaque année sont commentées en lien avec l'appartenance des génotypes aux clusters décrits précédemment (Tableau 3). On notera cependant que les génotypes sont randomisés aléatoirement dans les dispositifs monorangs, indépendamment de la structuration du panel en clusters (et le nombre de génotypes par clusters n'est pas équilibré), contrairement à la conception des mélanges qui reposait sur l'appartenance aux clusters (Chapitre I.2 Section « Dispositifs expérimentaux »).

## Résultats

Les ANOVA réalisées sur les dispositifs trois-rangs et monorangs pour le modèle simple ( $Y_{ibr} = \mu_p + \alpha_b + G_i + e_{ibr}$ ) sont toutes significatives, sauf pour le rendement et le nombre de grains en trois-rangs 2015 (p-value = 0.136 et 0.132 respectivement).

Les  $R^2$  ajustés obtenus pour le modèle Producteur-Associés en monorang sont au moins légèrement améliorés par rapport à ce modèle (« Génotype ») pour le nombre d'épis par plante, le nombre de grains, le rendement et la densité d'épis (Tableau 12).

R <sup>2</sup> ajustés	2013-2014		2014-2015		2015-2016	
	Pr-As	Génotype	Pr-As	Génotype	Pr-As	Génotype
Variable réponse						
Date d'épiaison	0.975	0.971	0.957	0.957	0.971	0.970
Hauteur	0.983	0.982	0.983	0.981	0.962	0.960
PMG	0.838	0.830	0.884	0.864	0.808	0.785
Nombre d'épis par plante	0.454	0.346	0.505	0.430	0.499	0.435
Nombre de grains par épi	0.785	0.765	0.722	0.723	0.740	0.718
Nombre de grains	0.561	0.375	0.517	0.335	0.461	0.403
Rendement	0.564	0.404	0.477	0.331	0.489	0.411
Densité d'épis	0.494	0.318	0.576	0.427	0.529	0.467

Tableau 12 : Valeurs de R<sup>2</sup> ajustés pour l'ensemble des variables mesurées sur le monorang les trois années, pour le modèle Producteur-Associés (Pr-As) et pour le modèle basé sur l'effet du génotype (Génotype)

*Importance des effets Associés pour les différentes variables réponses chaque année*

Pour chacune des trois années séparément, des ANOVA ont été réalisées avec le Modèle Producteur-Associés afin d'identifier les génotypes aux effets Associés significatifs (Tableau 13).

2013-2014	Effet bloc (1)	Effet Producteur (1)	Effets Associés (2)			
			.	*	**	***
Variable réponse			.	*	**	***
Date d'épiaison	1.619.10 <sup>-5</sup> (***)	< 1.10 <sup>-16</sup> (***)	8	2		
Hauteur	5.10 <sup>-4</sup> (***)	< 2.10 <sup>-16</sup> (***)	18	20	3	
PMG	0.025 (*)	< 2.10 <sup>-16</sup> (***)	10	2		
Nombre d'épis par plante	0.001 (**)	3.10 <sup>-7</sup> (***)	11	4		
Nombre de grains par épi	0.009 (**)	< 2.10 <sup>-16</sup> (***)	1			
Nombre de grains	0.001 (**)	3.10 <sup>-9</sup> (***)	9	27	12	1
Rendement	1.10 <sup>-4</sup> (***)	1.10 <sup>-8</sup> (***)	15	24	2	
Densité d'épis	0.130	1.10 <sup>-8</sup> (***)	9	28		

2014-2015	Effet bloc (1)	Effet Producteur (1)	Effets Associés (2)			
			.	*	**	***
Variable réponse			.	*	**	***
Date d'épiaison	0.332	< 2.10 <sup>-16</sup> (***)	24	24	1	
Hauteur	3.10 <sup>-6</sup> (***)	< 2.10 <sup>-16</sup> (***)				
PMG	1.10 <sup>-8</sup> (***)	< 2.10 <sup>-16</sup> (***)	12	18	2	
Nombre d'épis par plante	0.071 (.)	3.10 <sup>-8</sup> (***)	3	1		
Nombre de grains par épi	0.049 (*)	< 2.10 <sup>-16</sup> (***)	2			
Nombre de grains	0.812	2.10 <sup>-6</sup> (***)	6	3		
Rendement	0.622	9.10 <sup>-6</sup> (***)	1	1		
Densité d'épis	0.630	1.10 <sup>-11</sup> (***)	11	11	5	

2015-2016	Effet bloc (1)	Effet Producteur (1)	Effets Associés (2)			
			.	*	**	***
Variable réponse			.	*	**	***
Date d'épiaison	2.10 <sup>-6</sup> (***)	< 2.10 <sup>-16</sup> (***)	2			
Hauteur	0.019 (*)	< 2.10 <sup>-16</sup> (***)	14	8	1	
PMG	< 1.10 <sup>-16</sup> (***)	< 2.10 <sup>-16</sup> (***)	0	2		
Nombre d'épis par plante	5.10 <sup>-5</sup> (***)	6.10 <sup>-13</sup> (***)				
Nombre de grains par épi	7.10 <sup>-5</sup> (***)	< 2.10 <sup>-16</sup> (***)	10	5		
Nombre de grains	0.109	5.10 <sup>-9</sup> (***)				
Rendement	0.121	4.10 <sup>-11</sup> (***)				
Densité d'épis	0.437	2.10 <sup>-14</sup> (***)	5	3	1	

Tableau 13 : Résultats des ANOVA pour chaque année avec le Modèle Producteur-Associés

(1) la valeur correspond à la p-value pour chaque facteur, ainsi que son niveau de significativité entre parenthèses

(2) la valeur représente le nombre de géotypes pour lesquels l'effet Associé était significatif, pour chaque niveau de significativité indiqué par le symbole dans la deuxième ligne.

Codes de significativité: 0 '\*\*\*\*' 0.001 '\*\*\*' 0.01 '\*\*' 0.05 '\*' 0.1 '.' 1

L'effet Producteur s'est révélé significatif chaque année pour toutes les variables. Globalement, les effets Associés semblent plus marqués en 2014 et 2015 qu'en 2016. Le nombre de géotypes pour lesquels chaque variable réponse présente un effet Associé significatif varie selon les années, mais la densité d'épis obtient toutefois des effets Associés significatifs tous les ans. En 2013-2014, la hauteur, le nombre de grains, le rendement et la densité d'épis montraient un nombre plus élevé de géotypes présentant un effet Associé significatif, alors qu'en 2014-2015 les variables réponses obtenant des effets Associés plus importants étaient la date d'épiaison, le PMG et la densité d'épis. Enfin, en 2016, des effets Associés significatifs ont été observés principalement pour la hauteur, le nombre de grains par épis et la densité d'épis.

#### *Effets Producteurs et Associés pour le rendement et relation avec les clusters*

Pour le rendement en 2013-2014, la corrélation entre les effets Producteurs et Associés des 58 géotypes était de -0.26. Lorsqu'on regarde le graphique des effets Producteurs en fonction des effets Associés (Figure 15), on observe en effet une tendance à une relation négative entre ces effets, mais on détecte aussi des géotypes intéressants présentant à la fois des effets Producteurs positifs et des effets Associés positifs.

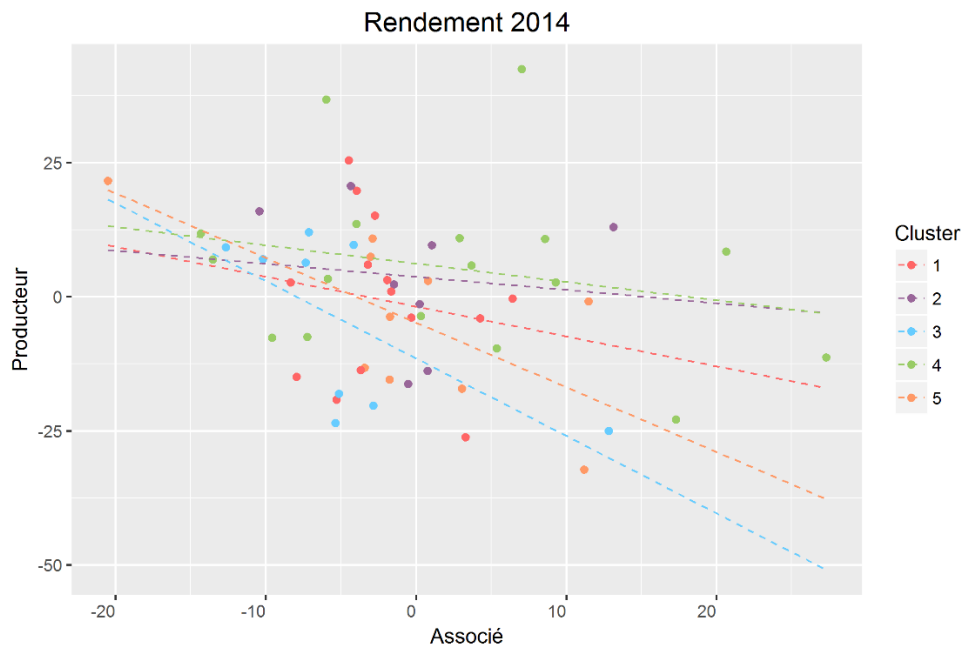


Figure 15 : Relation entre les effets Producteurs et les effets Associés des 58 géotypes du panel pour le rendement en 2014 selon leur appartenance aux clusters

Les effets Associés sont centrés sur zéro. Les couleurs des points représentent les clusters auxquels appartiennent les géotypes. Les droites pointillées sont les droites de régression entre les effets Producteurs et Associés pour chaque cluster.

Les géotypes les plus favorables pour les effets Producteurs et Associés semblent appartenir majoritairement au Cluster 4, et dans une moindre mesure aux Clusters 1 et 2. Au contraire, les géotypes du Cluster 3 semblent être les plus éloignés de la situation favorable, et la relation entre les effets Producteurs et Associés est négative pour les Clusters 3 et 5. Les effets Producteurs sont positivement corrélés aux effets des géotypes en pur en 2014 (0.57) alors que les effets Associés ne sont pas corrélés aux effets en pur (-0.02).

En 2014-2015, la corrélation entre les effets Producteurs et les effets Associés est plus faible, elle vaut -0.16 (Figure 16).

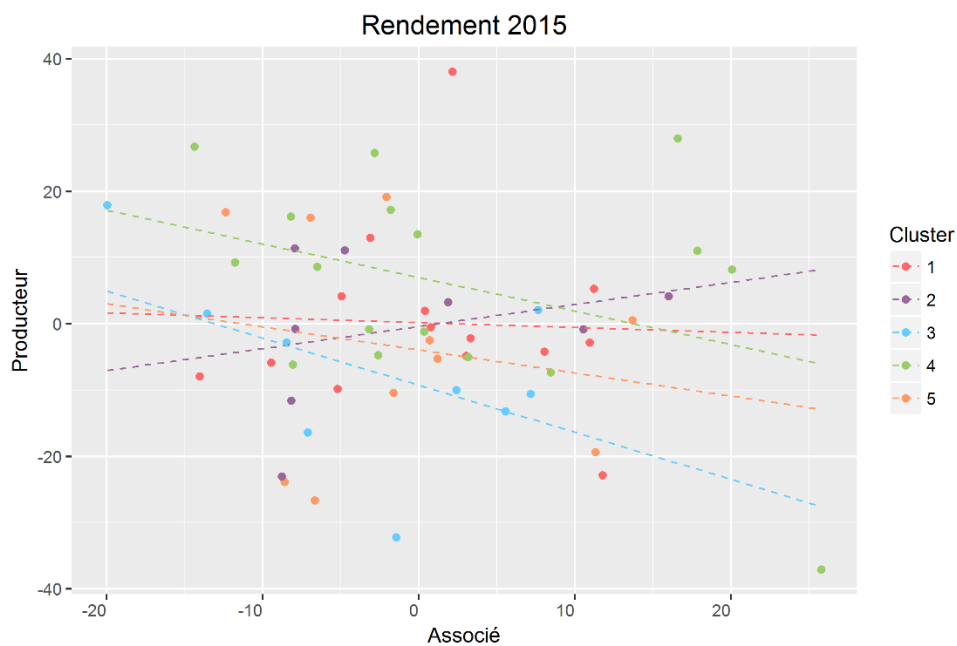


Figure 16 : Relation entre les effets Producteurs et Associés pour le rendement en 2015 et l'appartenance aux clusters

Les effets Associés sont centrés sur zéro. Les couleurs des points représentent les clusters auxquels appartiennent les génotypes. Les droites pointillées sont les droites de régression entre les effets Producteurs et Associés pour chaque cluster.

Bien qu'il y ait trois variétés dans le quadrant en haut à droite, l'avantage du Cluster 4 n'est plus aussi important que pour l'année précédente, et des génotypes des Clusters 1 et 2 obtiennent également des combinaisons d'effets Producteurs et Associés favorables, avec une relation même légèrement positive entre les deux types d'effets pour le Cluster 2. Les effets Producteurs sont moins corrélés aux effets des génotypes en pur en 2015 qu'en 2014 (corrélation 0.30).

En 2015-2016, les effets Producteur et Associés ne sont plus corrélés entre eux (corrélation : -0.05) et les tendances observées entre 2014 et 2015 semblent s'accroître (Figure 17).

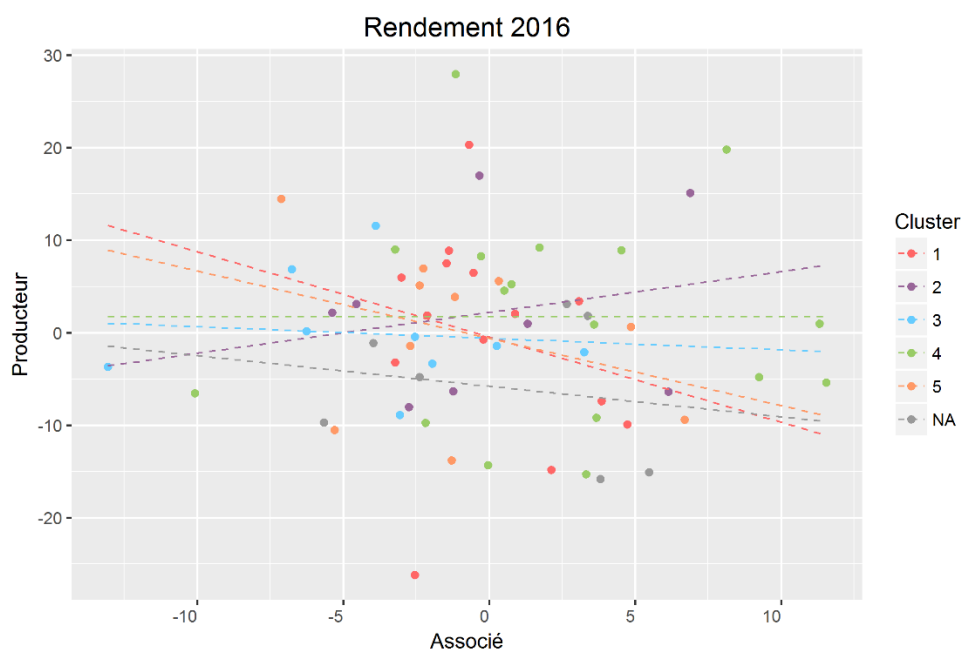


Figure 17 : Relation entre les effets Producteurs et les effets Associés des 58 variétés du panel pour le rendement en 2016 selon leur appartenance aux clusters

Les effets Associés sont centrés sur zéro. Les couleurs des points représentent les clusters auxquels appartiennent les génotypes. Les droites pointillées sont les droites de régression entre les effets Producteurs et Associés pour chaque cluster. Les points en gris correspondent aux génotypes qui n'appartenaient pas au panel des 58 génotypes étudiés dans le projet Wheatamix, et sont des variétés évalués en mélange dans la partie II de la thèse.

En 2016, bien qu'il y ait encore trois génotypes du Cluster 4 dans le quadrant en haut à droite, ils semblent globalement présenter des effets Producteurs moins importants par rapport à l'ensemble du panel, en comparaison avec les années précédentes où ils étaient plus productifs. En revanche, les génotypes du Cluster 3 obtiennent des effets Producteurs plus élevés qu'en 2015 (où ils étaient globalement plus faibles par rapport au panel), il faut cependant rappeler que le panel en 2016 inclue des génotypes supplémentaires ce qui introduit de nouveaux effets de voisinages entre génotypes du panel ; ces génotypes supplémentaires obtiennent des effets Producteurs négatifs relativement au panel des 65 génotypes.

En 2016, comme en 2014, les effets Producteurs sont positivement corrélés aux effets des génotypes en pur (0.52), et les effets Associés ne sont pas corrélés aux effets des génotypes en pur (0.06).

#### *Effets Producteurs et Associés pour le rendement par génotype et corrélations entre années*

Certains génotypes ont obtenu des effets Producteurs et Associés favorables sur les trois années en monorang tels que Boregar, ou sur deux années comme Isengrain, Quebron, Renan et Sogood (Tableau 14).



Année	2014		2015		2016		Cluster
	Producteur	Associé	Producteur	Associé	Producteur	Associé	
Génotype							
A160	-3,90	-0,30	-5,85	-9,43	-3,20	-3,22	1
A208	10,82	-2,88	-5,25	1,22	6,94	-2,26	5
A210	-15,46	-1,77	-23,89	-8,60	3,89	-1,18	5
A22	19,79	-3,95	1,95	0,41	8,86	-1,38	1
A243	21,61	-20,52	-2,51	0,70	5,13	-2,39	5
A248	7,46	-3,01	0,52	13,71	-9,40	6,70	5
A398	-26,16	3,30	-4,84	3,05	-9,90	4,73	1
A446	-14,95	-7,95	-2,86	10,94	-26,17	-2,54	1
A490	2,67	-8,35	4,13	-4,95	-14,84	2,12	1
Alauda	-13,79	0,77	-11,63	-8,15	-6,34	-1,23	2
Altigo	-0,35	6,44	13,00	-3,09	-7,38	3,85	1
Apache	-7,52	-7,25	8,21	20,08	-9,17	3,67	4
Arezzo	6,91	-13,53	-7,32	8,46	5,26	0,76	4
Arlequin	-3,62	0,32	-0,83	-3,17	9,01	-3,23	4
Atlass	10,78	8,58	26,74	-14,34	-4,80	9,24	4
Barbu de Champagne	-13,21	-3,42	-10,40	-1,61	0,63	4,86	5
Barok	13,01	13,14	-23,06	-8,76	-6,37	6,14	2
Bermude	8,45	20,66	-5,05	3,16	-9,74	-2,17	4
Blé Autrichien	9,65	-4,15	-13,20	5,56	-1,41	0,26	3
Blé de Crépy	-32,24	11,21	-26,63	-6,66	-13,80	-1,28	5
Boregar	42,41	7,03	13,50	-0,08	8,89	4,53	4
Caphorn	-9,65	5,38	-6,16	-8,06	-14,33	-0,04	4
F236	2,96	0,79	19,16	-2,07	14,46	-7,12	5
F426	-19,17	-5,30	-22,86	11,79	-0,75	-0,20	1
Fanion	-11,34	27,31	-4,72	-2,59	-5,39	11,54	4
Farmer	-13,67	-3,68	-7,95	-14,04	5,95	-3,00	1
Flamenko	11,79	-14,31	8,57	-6,49	27,93	-1,15	4
Folklor	-22,85	17,31	-37,08	25,77	9,20	1,72	4
Goncourt	6,02	-3,22	-9,83	-5,19	1,86	-2,13	1
Grapéli	13,55	-3,97	9,23	-11,76	0,91	3,59	4
Hermès	12,06	-7,14	-10,00	2,42	-3,66	-13,06	3
Isengrain	3,34	-5,87	27,99	16,59	0,98	11,31	4
Karnéol	-23,57	-5,36	-10,58	7,17	-8,88	-3,05	3
Koréli	2,31	-1,46	-0,75	-7,91	2,15	-5,38	2
Lyrik	2,66	9,29	17,21	-1,79	8,29	-0,28	4
Maxi	7,01	-10,18	2,07	7,65	-0,43	-2,55	3
Midas	15,93	-10,41	3,25	1,88	3,11	-4,56	2
Noé	-0,86	11,47	16,01	-6,92	5,60	0,33	5
Odysée	10,94	2,91	16,21	-8,20	-15,30	3,32	4

Pakito	15,14	-2,73	5,26	11,23	6,46	-0,54	1
Premio	25,44	-4,46	-4,18	8,05	2,05	0,88	1
Prince Albert	9,20	-12,65	-2,82	-8,46	-2,09	3,25	3
Quebon	-7,64	-9,57	11,00	17,84	4,56	0,52	4
Renan	-16,25	-0,52	-0,80	10,55	0,98	1,32	2
Ritter	-25,00	12,83	1,53	-13,55	-3,33	-1,95	3
Rouge de Bordeaux	-3,73	-1,73	16,84	-12,37	-10,51	-5,29	5
Rouge du Roc	6,37	-7,34	-16,39	-7,11	11,56	-3,88	3
Royo de Pamplona	-18,06	-5,14	-32,25	-1,43	0,18	-6,25	3
Rubisko	36,77	-5,98	25,80	-2,81	19,80	8,14	4
Saint Priest	-17,16	3,06	-19,37	11,34	-1,43	-2,71	5
Sixt sur Aff	-20,33	-2,84	17,89	-19,95	6,88	-6,75	3
Skerzzo	-1,38	0,23	11,12	-4,73	16,99	-0,33	2
Sogood	9,60	1,06	4,17	16,01	-8,02	-2,74	2
Soissons	5,87	3,68	-1,15	0,35	-6,56	-10,08	4
Soléhio	20,68	-4,34	11,35	-7,93	15,10	6,88	2
Sy Moisson	0,95	-1,66	38,02	2,15	20,30	-0,69	1
Trémie	3,12	-1,92	-2,19	3,31	3,42	3,08	1
Tulip	-4,01	4,28	-0,50	0,78	7,48	-1,46	1
Capo	NA	NA	NA	NA	-9,71	-5,65	NA
Elément	NA	NA	NA	NA	-15,08	5,47	NA
Energo	NA	NA	NA	NA	-1,12	-3,97	NA
Ghayta	NA	NA	NA	NA	1,81	3,38	NA
Hendrix	NA	NA	NA	NA	-4,78	-2,38	NA
Titlis	NA	NA	NA	NA	-15,81	3,81	NA
Venezio	NA	NA	NA	NA	3,11	2,66	NA

Tableau 14 : Effets Producteurs et Associés du panel des 65 génotypes pour le rendement chaque année

Les sept derniers génotypes correspondent aux génotypes introduits dans le panel en 2016 et étudiés dans la partie II de la thèse (Chapitre II.2).

Les effets Producteur étaient modérément corrélés entre années (0.41 entre 2014 et 2015, 0.26 entre 2015 et 2016, et 0.34 entre 2014 et 2016). Les corrélations étaient moins élevées pour les effets Associés (-0.12, 0.11, et 0.23 respectivement), et plus élevées pour les effets des génotypes en pur (0.58, 0.50 et 0.47).

Pour le rendement en pur, lorsqu'on réalise une ANOVA (type III) sur les trois années conjointement, les effets des années sont significatifs mais aucune interaction génotype x année n'est détectée (Tableau 15).

	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)
(Intercept)	11758	1	60.6626	6.515.10 <sup>-13</sup> (***)
Année	1877	2	4.8420	0.00902 (**)
Bloc (dans Année)	1162	3	1.9986	0.11612
Génotype	39637	65	3.1460	1.558.10 <sup>-9</sup> (***)
Génotype x Année	23907	112	1.1012	0.28371
Résiduelle	32758	169		

Tableau 15 : Résultats de l'ANOVA sur les effets des génotypes en pur sur les trois années d'observations

Codes de significativité: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 '.' 1

En revanche, pour le rendement en monorang, on observe des effets significatifs d'interactions entre les effets Producteurs et les effets des années, et entre les effets Associés et les effets des années (Annexe I.3.1).

### Discussion

Le fait qu'on n'observe pas d'effet significatif du génotype pour le dispositif trois-rangs en 2015 pour le rendement pourrait s'expliquer par la faible héritabilité observée cette année-là (0.25 en 2015 contre 0.66 en 2014 et 0.51 en 2016).

Les effets Producteurs et Associés sont plus marqués en 2014 et 2015 qu'en 2016. On notera qu'en 2016 les rendements en monorang étaient beaucoup plus faibles par rapport aux autres années (rendement moyen de 50.2 qx.ha<sup>-1</sup> alors qu'il était de 88.2 qx.ha<sup>-1</sup> en 2014 et de 92.8 qx.ha<sup>-1</sup> en 2015), ce qui pourrait expliquer en partie les effets plus réduits, comme les génotypes étaient tous soumis à des conditions très limitantes, les effets d'interaction entre génotypes se seraient moins exprimés. De même, dans le dispositif trois-rangs en pur, les rendements étaient plus faibles en 2016 (49.9 qx.ha<sup>-1</sup> en 2016 contre 79.9 qx.ha<sup>-1</sup> en 2014 et 85.5 qx.ha<sup>-1</sup> en 2015).

Une corrélation négative modérée a été observée entre les effets Producteurs et Associés des génotypes (-0.26) la première année d'évaluation en monorang, puis elle est moins importante pour les deux années suivantes. Cette relation entre les effets Producteurs et Associés des génotypes varie toutefois selon les clusters et reflète seulement une légère tendance globale. En effet, il existe des génotypes qui présentent à la fois des effets Producteurs élevés et des effets Associés favorables (notamment Boregar, Isengrain, Quebron, Renan et Sogood), ces profils de génotypes pourraient représenter de bons candidats dans un programme de sélection.

Les Clusters 4 et 1, et 2 dans une moindre mesure présentent des génotypes intéressants concernant leurs effets Producteurs et Associés estimés sur le panel. Ces clusters comportent des génotypes aux profils productifs sur le site du Moulon (et qui avaient obtenu des GMA élevées, Section I.2.1.A). En revanche, les génotypes des Clusters 3 et 5 obtiennent des performances plus faibles dans le dispositif monorang, notamment en 2014, de manière générale ce sont des génotypes moins productifs et plus hauts (effets d'ombrage potentiels) ce qui pourrait mener à des effets Producteurs et Associés

respectivement plus négatifs. On notera également qu'en monorang, les génotypes sont évalués en voisinage aléatoire avec huit autres génotypes du panel, et comme les Clusters 3 et 5 comportent moins de génotypes que les Clusters 1 et 4, les génotypes des Clusters 3 et 5 ont une probabilité plus élevée d'être en voisinage avec des génotypes courts des Clusters 1 et 4 sur lesquels ils pourraient exercer des effets d'ombrage plus importants que sur des génotypes hauts.

La mise en œuvre du dispositif monorang sur plusieurs années (avec des randomisations différentes) a également permis de calculer la corrélation des effets Producteurs et Associés entre années. Les effets Producteurs sont modérément positivement corrélés entre années (mais moins toutefois que ne le sont les effets de génotypes en pur), avec une corrélation plus faible entre 2015 et 2016 qui pourrait être due à la forte différence de niveaux de productivité entre ces deux années et éventuellement à l'introduction des sept génotypes supplémentaires dans le panel en 2016. Les effets Associés sont moins corrélés entre années que les effets Producteurs, et la corrélation légèrement négative entre les années 2014 et 2015 est plus difficile à interpréter, mais elle est assez faible (-0.12). On peut en outre supposer que les effets Associés, qui sont estimés sur les génotypes voisins, dépendraient plus fortement des voisinages observés en monorang que les effets Producteurs qui sont plus stables. Des interactions significatives des effets Producteurs et des effets Associés avec les effets Années ont d'ailleurs été détectées. Il pourrait donc être nécessaire de valider que huit relations de voisinage observées par génotype constitue un nombre suffisant pour pouvoir estimer les effets Producteurs et Associés de manière suffisamment robuste.

Malgré les rendements contrastés entre années, certaines variétés obtiennent des performances élevées sur les trois années de monorang, comme Boregar qui obtient des effets Producteurs élevés (surtout en 2013 et 2014) et des effets Associés positifs ou neutres.

Le Modèle Producteur-Associés pourrait être amélioré en considérant les effets Producteurs et Associés comme des variables aléatoires puisque les relations de voisinage observées constituent un échantillon des relations de voisinage possibles.



## I.3.2 Comparaison des deux approches (GMA-SMA et Producteur-Associés) et validation de la prédiction des performances de nouveaux mélanges

### *Introduction*

L'aptitude au mélange des géotypes d'un panel peut être estimée d'une part grâce à l'utilisation d'un dispositif en monorang en pépinière, ou d'autre part grâce à l'évaluation de mélanges entre ces géotypes en micro-parcelle.

L'utilisation du dispositif en pépinière est avantageux car il est classiquement utilisé en sélection, nécessite peu d'espace et permet d'observer un nombre important de géotypes pour les sélectionner. Il présente aussi l'avantage de pouvoir réaliser les mesures sur les rangs individuellement, c'est-à-dire que l'aptitude au mélange des géotypes est estimée à partir des performances individuelles des géotypes en conditions de voisinage avec des géotypes différents. Ceci permet de pouvoir décomposer l'aptitude au mélange, à la manière de l'aptitude à la compétition, afin d'estimer un effet Producteur et un effet Associé pour chaque géotype (Chapitre I.1 et Section I.3.1). En revanche, s'il est préférable de privilégier la mise en place de randomisations différentes des géotypes en monorang pour observer suffisamment d'interactions de voisinage, plutôt que de répéter à l'identique les randomisations ou d'utiliser un dispositif en rangs alternés (où les géotypes sont semés par deux alternativement sur quatre ou six rangs), il n'est alors plus possible d'estimer directement des effets spécifiques résultant d'interactions entre combinaisons particulières de géotypes.

L'évaluation des mélanges permet de pouvoir observer le comportement des géotypes dans des conditions plus proches des conditions réelles de culture (micro-parcelles, sur lesquelles les grains des différents géotypes composant les mélanges sont semés aléatoirement). Par contre les mesures sont effectuées sur l'ensemble du mélange, il est en effet souvent difficile de pouvoir trier les composants au moment de la récolte parce qu'ils sont rarement différenciables visuellement. Ainsi la caractérisation des géotypes est moins informative individuellement (GMA prédites sur les observations en mélange au lieu des effets Producteurs et Associés estimés sur les géotypes récoltés séparément), mais l'accent est mis sur la caractérisation des combinaisons de géotypes en mélanges avec notamment l'estimation de la SMA (Chapitres I.1 et I.2).

Bien que ces deux approches reposent sur des dispositifs et modèles différents et aient des objectifs distincts, elles visent toutes deux essentiellement à estimer l'aptitude au mélange d'un panel de géotypes et peuvent être utilisées pour prédire les performances des mélanges.

Les aptitudes au mélange obtenues sur les deux types de dispositifs en 2014-2015 ont été comparées entre elles et pour leur capacité à prédire les mélanges observés en micro-parcelles, ainsi qu'avec les aptitudes à la culture pure des géotypes mesurées la même année (Section A). Puis la comparaison des deux approches a été complétée par la sélection et l'évaluation de mélanges dits « de validation » sur deux années pour comparer leur capacité de prédiction de nouveaux mélanges ainsi que de mélanges déjà observés (Section B).

## A. Comparaison de l'aptitude au mélange estimée avec les deux approches et des valeurs des mélanges prédites

L'objectif principal de cette section n'était pas de comparer la capacité des deux approches (GMA-SMA et Pr-As) à prédire les performances des mélanges, qui est l'objectif de la section suivante. En effet, ici on s'attend à ce que la précision des prédictions soit supérieure sur la base des modèles GMA-SMA, puisque ces effets sont prédits les mêmes mélanges, par rapport aux prédictions sur la base du modèle Producteur-Associé (inter-dispositif). Cette section doit plutôt être considérée comme un préalable à la section suivante, en présentant les résultats de la comparaison des aptitudes au mélange estimées sur les deux dispositifs pour une année commune.

### Méthodes

L'aptitude au mélange d'un génotype  $i$  peut être exprimée comme sa valeur génétique totale (ou Total Breeding Value), soit, sur la base du Modèle Producteur-Associés :  $TBV_i = \mu_{1R} + Pr_i + 2As_i$  (Chapitre I.1) avec  $\mu_{1R}$  la moyenne générale sur le monorang. Les TBV ont été comparées aux performances des génotypes en pur ( $\mu_{3R} + G_i$ ), estimées pour le dispositif trois-rangs (Chapitre I.1, et Section I.3.1).

Par ailleurs, les paramètres d'aptitude au mélange ont été prédits sur les observations en mélange et en pur afin de comparer les GMA prédites avec le Modèle 1, les GMA et SMA avec les Modèles 2 et 3 (Section I.2.1.A), et les GMA et SMA au niveau des clusters avec le Modèle 3 (Section I.2.2.B). L'utilisation de modèles reposant sur la SMA prédite au niveau des clusters permet en outre d'introduire dans la modélisation de l'aptitude au mélange une information relative à la caractérisation des génotypes sur un ensemble de traits fonctionnels.

On rappellera que les effets estimés avec le Modèle Producteur-Associés ou avec les Modèles 1, 2 ou 3 de GMA-SMA sont relatifs au panel utilisé. Or les effets Producteurs et Associés ont été estimés sur le panel des 58 génotypes, alors que les GMA et SMA ont été prédites sur les observations en mélange et en pur pour le panel des 25 génotypes. Cependant, les 25 génotypes sont inclus dans le panel plus complet, et cette situation pourrait avoir lieu dans un programme de sélection classique où le dispositif monorang serait utilisé pour le screening d'un large panel alors que l'évaluation en mélange est privilégiée pour un nombre de génotypes plus réduit.

Les différents modèles sont comparés pour leur capacité à prédire les rendements observés des mélanges en micro-parcelles en 2015. Les rendements en micro-parcelles sont prédits i) sur la base des GMA et SMA estimées sur les observations en mélange et en pur en micro-parcelles avec les différents modèles présentés précédemment, ou ii) à partir des effets Producteurs et Associés estimés en monorang :  $Y_{ij} = \mu_{1R} + \frac{1}{2}(Pr_i + Pr_j + As_i + As_j)$ , ou iii) à partir des effets des génotypes estimés en pur dans le dispositif trois-rangs :  $Y_{ij} = \mu_{3R} + \frac{1}{2}(G_i + G_j)$ , et comparés aux rendements observés en micro-parcelles en moyenne sur les deux répétitions.

## Résultats

### Performances des 25 géotypes en pépinière en 2014-2015

La corrélation entre les effets Producteurs et Associés est de  $-0.29$  pour le panel des 25 géotypes en 2014-2015 (contre  $-0.16$  pour le panel des 58 géotypes). Les effets Producteurs sont relativement corrélés aux effets des géotypes en pur ( $0.55$ ) alors que les effets Associés ne sont pas corrélés avec ces derniers ( $-0.02$ ). On observe par contre peu de géotypes présentant à la fois des effets Producteurs et Associés élevés (Figure 18).

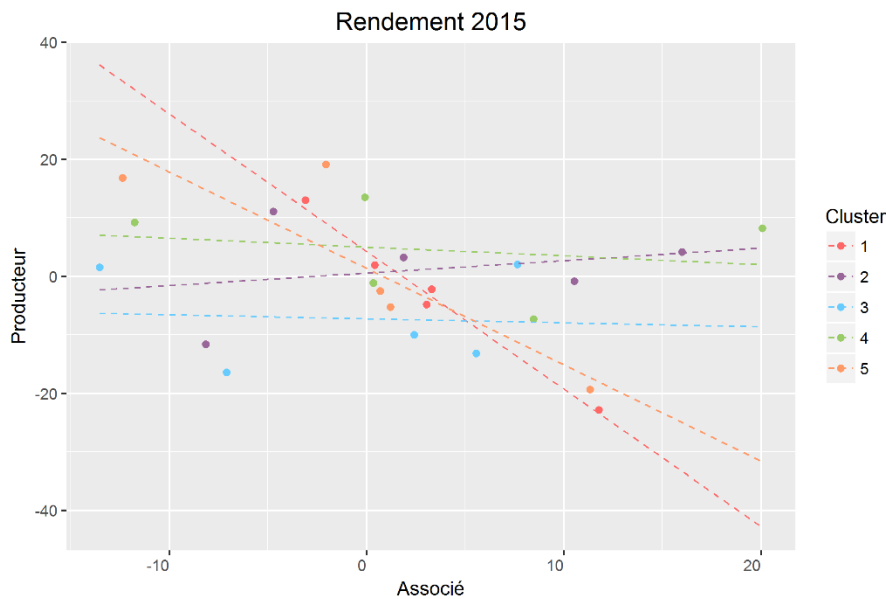


Figure 18 : Relation entre les effets Producteurs et les effets Associés pour le rendement en 2015 selon leur appartenance aux clusters pour le panel des 25 géotypes

Les effets Associés sont centrés sur zéro (pour l'ensemble du panel). Les couleurs des points représentent les clusters auxquels appartiennent les géotypes. Les droites pointillées sont les droites de régression entre les effets Producteurs et Associés pour chaque cluster.

On remarque que le panel des 25 géotypes étudié ici ne comporte plus les géotypes les plus favorables du Cluster 4 qui étaient inclus dans le panel des 58 géotypes (Section I.3.1).

La corrélation entre les TBV des géotypes estimées dans le dispositif monorang à partir du Modèle Producteur-Associés et les performances des géotypes dans le dispositif trois-rangs vaut  $0.33$  (Figure 19).



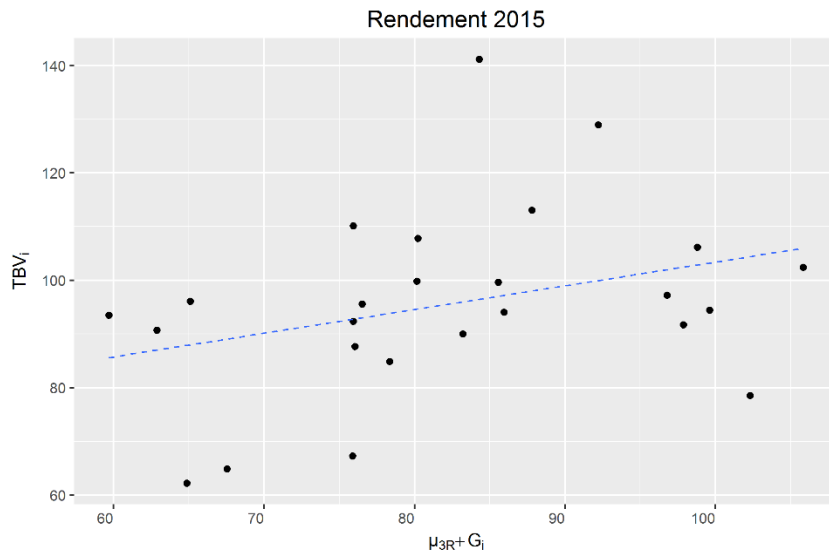


Figure 19 : Relation entre les total breeding values des génotypes en monorang et leurs performances dans le dispositif trois-rangs

*Comparaison des aptitudes au mélange estimées en pépinière et en micro-parcelles des 25 génotypes*

La corrélation entre les aptitudes au mélange des génotypes en monorang (TBV), et les aptitudes au mélange sur la base des GMA prédites sur les observations en micro-parcelles avec le Modèle 1 vaut 0.59 (Figure 20), et 0.58 pour les GMA du Modèle 3 (quand les SMA sont prédites au niveau des clusters).

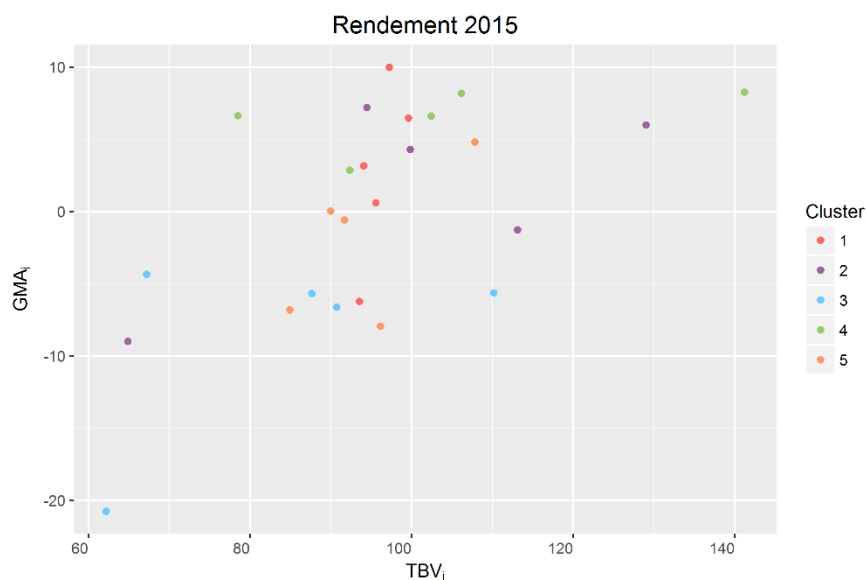


Figure 20 : TBV des génotypes estimées en monorang en pépinière et GMA prédites avec le Modèle 1 en micro-parcelles

Les génotypes du Cluster 3 obtiennent des GMA négatives et des TBV plutôt faibles, alors que les génotypes du Cluster 4 obtiennent des GMA toujours positives et des TBV plus variables.

### Prédiction des performances des mélanges observés en 2015

Les GMA et SMA prédites sur les observations en micro-parcelles avec les Modèles 2 et 3 (comme présenté dans la Section 1.2.1.A) ont été utilisées pour prédire les rendements des mélanges et comparer les prédictions sur la base de GMA et des SMA avec les prédictions sur la base des effets Producteurs et Associés. La corrélation entre les valeurs observées des mélanges pour le rendement en 2015 et les valeurs prédites sur la base des GMA et des SMA était de 0.84 avec le Modèle 2 et de 0.86 avec le Modèle 3 pour le rendement en 2014-2015.

Lorsqu'on veut pouvoir prédire de nouveaux mélanges, on ne dispose pas des prédictions des SMA inter-génotypiques, il faut donc utiliser des modèles différents. Il est alors possible d'utiliser le Modèle 1 (sans SMA) pour lequel la corrélation entre les mélanges observés et les prédictions sur la base des GMA était de 0.81, ou bien les modèles reposant sur la SMA prédite au niveau des clusters (ceci a été préféré plutôt que d'utiliser les moyennes pour chaque combinaison de clusters des SMA entre génotypes, puisque les SMA ne semblaient pas structurées selon les clusters, Figure 21).

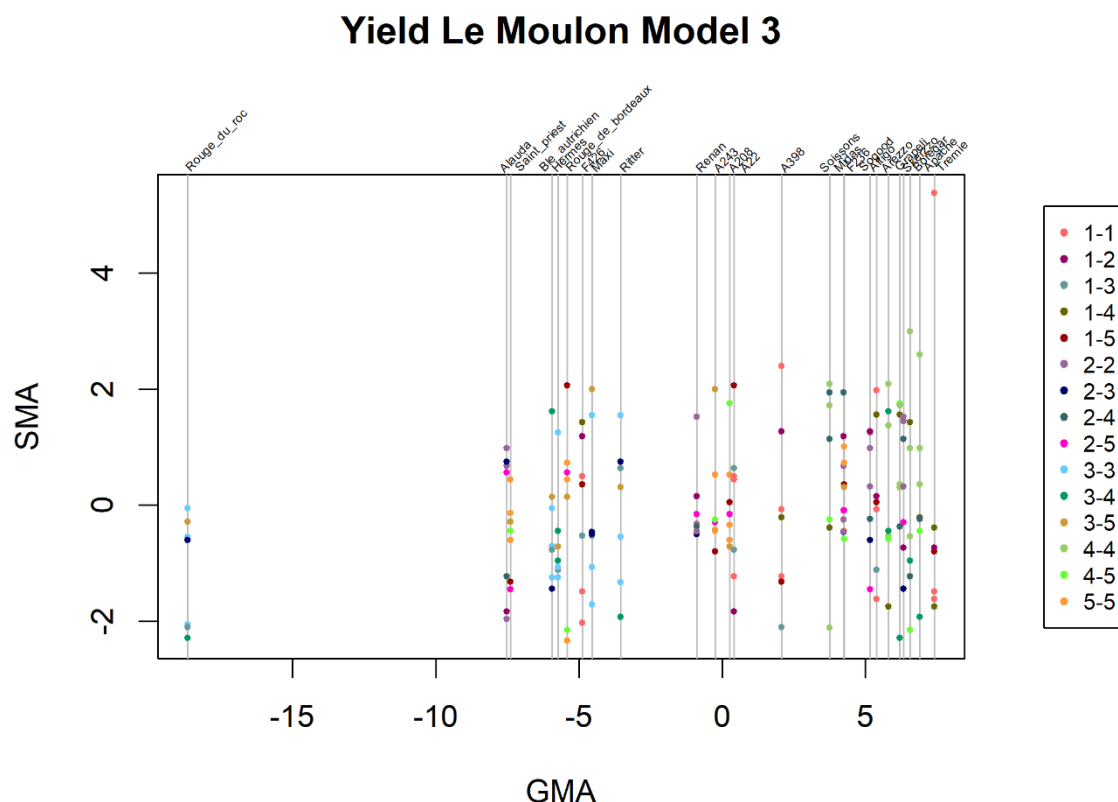


Figure 21 : GMA et SMA prédites avec le Modèle 3 au niveau des génotypes

Les couleurs indiquent les combinaisons de clusters correspondant aux SMA inter- ou intra-génotypiques

Pour le rendement en 2014-2015, seul le Modèle 3 permettait de prédire des SMA au niveau des clusters (Section 1.2.2.B), et la corrélation entre les valeurs observés en mélange et les prédictions sur la base du Modèle 3 (en prédisant les SMA au niveau des clusters) était de 0.82.

En inter-dispositif, la corrélation entre les rendements observés des mélanges (les moyennes sur les

deux répétitions) et les rendements prédits pour ces mélanges sur la base des effets Producteurs et Associés estimés en monorang vaut 0.59. La corrélation entre les mélanges observés et la prédiction sur la base des effets des génotypes estimés dans le dispositif trois-rangs était de 0.61. L'utilisation du dispositif monorang ne semble pas améliorer la précision des prédictions inter-dispositif au Moulon en 2015 par rapport aux prédictions sur la base du dispositif trois-rangs.

En revanche, toutes ces corrélations en valeurs observées et valeurs prédites des rendements des mélanges sont supérieures à celle obtenue avec la prédiction des mélanges par la moyenne des rendements des génotypes en pur en micro-parcelles (0.51).

## *Discussion*

### *Aptitude au mélange pour le panel de 25 génotypes*

Lorsqu'on réduit le panel aux 25 génotypes évalués en micro-parcelles, la corrélation entre les effets Producteurs et Associés augmente en valeur absolue (de -0.16 à -0.29), notamment parce que la corrélation négative est plus importante pour le Cluster 1 (qui comportait 14 génotypes, soit plus que les autres clusters sauf le Cluster 4) lorsqu'il est réduit à cinq génotypes dans ce panel.

Les TBV des génotypes sur la base de leurs effets Producteurs et Associés sont relativement peu corrélées aux effets des génotypes en pur en pépinière (0.33), ce qui signifie qu'une sélection directe sur la performance en pur pourrait conduire à une sélection indirecte sur l'aptitude au mélange de manière relativement faible, et qu'il est peu probable que les génotypes qui auraient été sélectionnés en pur pour leurs effets génotypiques supérieurs aient été sélectionnés en monorang pour leur aptitude au mélange (Figure 19).

### *Prédiction des rendements en mélange en micro-parcelles*

Les prédictions des rendements des mélanges sur la base des GMA et des SMA prédites avec les Modèles 2 et 3 sont fortement corrélées avec les valeurs observées (corrélations de 0.84 et 0.86 respectivement). Les corrélations entre les rendements des mélanges observés et les rendements prédits sur la base des BLUP prédits avec le Modèle 1 et avec le Modèle 3 en prédisant les SMA au niveau des clusters sont également très élevées (0.81 et 0.82), ce qui suggère l'efficacité de ces modèles pour la prédiction des performances des mélanges.

Les corrélations sont toutefois plus faibles lorsqu'on utilise des prédictions sur la base des effets des génotypes en pépinière. Ainsi, la corrélation entre les valeurs observées des rendements en micro-parcelles et les valeurs prédites sur la base des effets Producteurs et Associés est inférieure (0.59), mais elle est plus élevée que lorsque les mélanges sont prédits sur la base de la moyenne des rendements en pur en micro-parcelles des génotypes qui les composent (0.51). En revanche, la corrélation entre les rendements observés en mélange et les rendements prédits sur la base des effets Producteurs et Associés n'est pas supérieure à la corrélation obtenue avec les prédictions sur la base des effets des génotypes en pur en pépinière (0.61). De plus, c'est étonnant que la corrélation obtenue

entre les rendements en mélange et les prédictions sur la base des effets des génotypes en pur dans le dispositif trois-rangs soit supérieure à celle obtenue en utilisant les pures en micro-parcelles, puisque dans le second cas il s'agit de corrélations au sein du même type de dispositif expérimental.

Le fait que la corrélation entre les valeurs prédites des rendements des mélanges sur la base du monorang et les valeurs prédites sur la base du dispositif trois-rangs soit modérée (0.53) signifie que le dispositif monorang associé au Modèle Producteur-Associés permet sans doute d'obtenir des informations complémentaires à celles issues du dispositif en trois rangs pour caractériser les comportements des génotypes en interaction intra- et inter-génotypiques. De plus, il offre l'avantage de modéliser l'aptitude au mélange en la décomposant entre les effets directs des génotypes (Producteurs) et les effets indirects (Associés). On peut donc utiliser à la fois les effets Producteurs et Associés estimés en monorang et les effets des génotypes en pur estimés dans le dispositif trois-rangs pour prédire les performances des mélanges. Il est enfin possible de sélectionner des génotypes sur ces trois effets différents pour améliorer leur aptitude au mélange.

Par ailleurs, cette modélisation de l'aptitude au mélange selon le Modèle Producteur-Associés est complémentaire à celle reposant sur les GMA et SMA. Or pour l'essai en micro-parcelles étudié en 2014-2015 où les performances des mélanges étaient relativement corrélées à la moyenne des effets des génotypes correspondants en pépinière en pur (0.61), les GMA étaient plus fortement corrélées aux effets des génotypes dans le dispositif trois-rangs (0.77 pour le Modèle 1 et 0.76 pour le Modèle 3 avec les SMA sur les combinaisons de clusters) qu'aux TBV en monorang (0.59 et 0.58 respectivement).

Enfin, il faut rappeler que les effets en pépinière ont été estimés sur un panel plus large que celui utilisé pour réaliser les mélanges, ceci pourrait avoir plus d'impact sur les effets Producteurs et Associés que sur les effets des génotypes en pur, puisque bien que ces effets soient tous exprimés relativement au panel, les effets Producteurs et Associés sont plus dépendants des relations de voisinages observées entre génotypes en monorang. Le Modèle Producteur-Associés pourrait être amélioré en déclarant les effets Producteurs et Associés en variables aléatoires plutôt qu'en effets fixes, afin de réduire la dépendance de leur estimation au dispositif, et de pouvoir optimiser le dispositif monorang pour mieux estimer les effets Producteurs et Associés. Cette approche de prédiction des performances des mélanges sur la base des effets Producteurs et Associés de leurs composants pourrait enfin être validée par l'analyse d'un jeu de données de mélanges pour lequel les composants des mélanges auraient été récoltés séparément.

## B. Sélection et évaluation des mélanges de validation

Cette section a pour objectif de comparer les différents dispositifs expérimentaux et modèles associés pour la prédiction de mélanges de validation (nouveaux mélanges et mélanges identiques aux mélanges évalués en 2015).

### *Matériel et méthodes*

#### *Sélection des mélanges de validation*

La sélection des mélanges de validation avait pour objectif de constituer un plan de mélanges binaires comportant 50% de mélanges déjà observés en 2014-2015 (soit 37 mélanges communs) et 50% de nouveaux mélanges (38 mélanges), à partir du panel des 25 génotypes. Pour cela, les rendements des 300 mélanges binaires possibles ( $=25 \times (25-1)/2$ ) entre les génotypes du panel ont été prédits à partir des aptitudes au mélange des génotypes estimées en micro-parcelles et en monorang en 2014-2015, puis j'ai sélectionné des mélanges afin de retenir 50% de mélanges obtenant des performances prédites comme positives et 50% de mélanges aux performances prédites négatives. La sélection a été effectuée au sein de chaque combinaison de clusters afin d'obtenir cinq mélanges par combinaison de clusters (des bons et des mauvais), et de respecter la contrainte d'observer chaque génotype dans six mélanges différents pour maintenir un plan équilibré, ce qui ne m'a pas toujours permis de retenir les mélanges aux valeurs prédites les plus extrêmes.

La prédiction des mélanges de validation a été réalisée selon la même procédure que dans la section précédente (I.3.2.A) à partir des différents effets estimés sur les dispositifs en 2015 :

- les GMA prédites avec le Modèle 1
- les GMA au niveau des génotypes et SMA au niveau des clusters prédites avec le Modèle 3
- les effets des génotypes en pur en micro-parcelles
- les effets des génotypes en pur estimés sur le dispositif trois-rangs en pépinière
- les effets Producteurs et Associés estimés sur le dispositif monorang.

Les corrélations entre les valeurs prédites et les valeurs observées pour les rendements des mélanges ont été calculées pour les modèles ci-dessus pour chacune des années de validation (2016 et 2017).

#### *Evaluation des génotypes en pur et en mélange en 2015-2016 et 2016-2017*

Les mélanges de validation ont été constitués selon le plan ci-dessous (Figure 22) et évalués en 2016 et en 2017.

Génotype	Altigo	Trémie	F426	A22	A398	A208	A243	F236	Rouge de Bordeaux	Saint Priest	Hermès	Maxi	Ritter	Blé autrichien	Rouge du Roc	Grapéli	Soissons	Arezzo	Boregar	Apache	Renan	Skerzzo	Midas	Alaуда	Sogood
Altigo	R		N									N						N			R		N		
Trémie		R		N							N							R	N		R				
F426			R					R				R				N			R				R		
A22				R					R	N														R	
A398					R									N	R										
A208						N										R									
A243							R	N	N	R							R	N				R		N	
F236								R				N						N							N
Rouge de Bordeaux									R				N	R										R	
Saint Priest										R					R										R
Hermès													N	R	N				R						
Maxi														N						N			R		
Ritter																N	N			R		N			
Blé autrichien															R						N				
Rouge du Roc																					N				R
Grapéli																	R	N							
Soissons																			N				R		
Arezzo																				R				N	
Boregar																					R			R	
Apache																					N				R
Renan																						R			N
Skerzzo																							N	N	R
Midas																									
Alaуда																									
Sogood																									

Figure 22 : Plan des mélanges de validation en 2016 et 2017 selon les combinaisons de clusters

Les lettres « R » et « N » indiquent respectivement les mélanges répétés et les nouveaux mélanges par rapport aux mélanges de 2015.

Les 25 géotypes ont été observés en pur et en mélange sur des micro-parcelles de 7.5m<sup>2</sup> dans le même type de dispositif expérimental que celui utilisé dans le chapitre précédent (Chapitre I.2 Section « Dispositifs expérimentaux », Le Moulon). Les mélanges de validation ont été évalués dans un dispositif en deux blocs complets randomisés chaque année.

L'essai 2015-2016 a été semé le 27 octobre 2015 à la suite d'une culture de colza. Une fertilisation dite « économique » par rapport aux pratiques de fertilisation habituelles au Moulon a été appliquée en tenant compte des reliquats en azote à la sortie de l'hiver (38 U/ha) et en faisant l'impasse sur le premier apport, avec un apport de 80 U/ha le 4 avril 2016 puis de 50 U/ha le 26 mai 2016. Deux traitements herbicides ont été réalisés (au semis et le 14 avril 2016) ainsi que deux passages de traitement fongicide (le 6 avril, puis le 28 avril). Enfin, l'essai a été récolté les 3 et 5 août 2016 (pour les blocs 1 et 2 respectivement).

Les micro-parcelles de l'essai 2016-2017 ont été semées le 25 octobre 2016, après une culture de colza. Les reliquats à la sortie de l'hiver étaient élevés (73 U/ha) donc la fertilisation a été réalisée en un seul apport (80 U/ha le 4 avril 2017). Trois passages de traitement herbicide ont été effectués (8 novembre

2016, 30 mars 2017 et 12 juin 2017), et trois traitements fongicides ont été appliqués (6 avril, 28 avril et 24 mai 2017). L'essai a été récolté le 28 juillet 2017.

### *Résultats*

#### *Sélection des mélanges de validation*

Les valeurs prédites avec les différents modèles pour le rendement des mélanges de validation sont données ci-après (Tableau 16).

Génotype 1	Génotype 2	Mod1_2015	Mod3.clust_2015	pures_2015	Pr-As_2015	Yobs_2016	Yobs_2017	Présent_2015
Altigo	Trémie	80,96	81,09	91,19	108,57	48,18	86,40	oui
Altigo	A22	76,26	76,67	81,05	109,19	45,83	93,43	non
Trémie	A398	79,32	79,50	91,39	102,72	46,51	82,33	non
F426	A22	69,92	70,76	68,12	98,70	47,32	71,85	oui
A22	A398	74,62	75,08	81,25	103,34	48,82	82,71	oui
F426	F236	72,04	72,12	69,97	106,06	45,11	74,50	oui
A22	Rouge de Bordeaux	69,63	69,77	77,44	106,47	36,59	64,15	oui
A22	Saint Priest	69,06	69,22	70,82	100,22	36,09	72,48	non
A398	A208	74,34	74,20	84,59	100,15	42,72	85,69	non
A398	Saint Priest	70,34	70,44	75,54	98,14	60,59	61,63	oui
Altigo	Maxi	73,15	72,27	80,76	113,17	37,16	77,66	non
Trémie	Hermès	74,90	74,03	86,43	99,50	39,69	78,76	non
F426	Maxi	66,81	66,35	67,82	102,68	40,35	76,36	oui
A398	Blé autrichien	71,01	70,25	74,43	98,34	40,37	64,77	non
A398	Rouge du Roc	63,93	63,66	75,42	90,41	33,54	63,58	oui
Altigo	Arezzo	79,27	78,77	95,70	108,58	42,98	93,22	non
Trémie	Arezzo	81,04	80,38	101,32	104,18	52,25	88,06	oui
Trémie	Boregar	81,83	80,95	97,81	110,32	52,25	101,12	non
F426	Grapéli	72,94	72,72	81,00	96,26	53,89	74,48	non
F426	Boregar	73,72	73,42	79,26	104,23	48,58	82,24	oui
Altigo	Renan	75,33	75,02	86,69	113,68	44,46	90,49	oui
Altigo	Midas	78,11	77,56	82,87	110,57	44,72	91,43	non
Trémie	Skerizzo	81,33	80,60	98,21	106,81	48,05	92,79	oui
F426	Midas	71,77	71,64	69,94	100,09	39,76	77,41	oui
A22	Alauda	68,54	68,57	72,03	94,34	40,14	72,33	oui
A208	A243	72,46	72,28	90,55	100,14	45,73	74,91	oui
A208	F236	75,17	74,78	81,72	109,59	42,98	87,95	non
A208	Rouge de Bordeaux	69,35	69,32	80,79	103,28	27,64	63,17	non
A208	Saint Priest	68,78	68,78	74,16	97,03	38,20	67,25	oui
F236	Rouge de Bordeaux	71,74	71,56	79,30	113,84	30,41	72,11	oui
A243	Hermès	69,60	70,61	86,97	98,03	42,01	68,30	non
F236	Maxi	72,33	72,95	78,09	116,76	35,24	71,73	non
Rouge de Bordeaux	Ritter	67,16	68,14	77,12	99,28	32,35	63,29	non
Rouge de Bordeaux	Blé autrichien	66,02	67,07	70,62	101,47	29,19	66,68	oui
Saint Priest	Rouge du Roc	58,37	59,93	64,99	87,29	25,59	52,94	oui
A208	Grapéli	76,07	75,15	92,76	99,78	49,45	87,15	oui
A243	Soissons	73,87	73,12	86,92	101,75	46,44	74,47	oui
A243	Arezzo	75,75	75,03	101,86	102,72	31,58	83,94	non
F236	Soissons	76,58	75,62	78,09	111,20	42,42	82,25	non
Saint Priest	Grapéli	72,08	71,38	83,71	97,78	45,15	74,26	non
A243	Skerizzo	76,04	75,49	98,75	105,34	46,72	82,75	oui
A243	Alauda	67,94	67,88	82,71	92,26	39,63	75,53	non
F236	Sogood	78,14	77,33	86,23	121,69	44,00	87,49	non
Rouge de Bordeaux	Alauda	64,83	64,92	72,95	95,40	26,55	65,10	oui
Saint Priest	Sogood	71,76	71,33	78,67	109,13	40,81	74,25	oui
Hermès	Ritter	67,72	67,50	75,97	92,93	37,60	69,75	non
Hermès	Blé autrichien	66,59	66,42	69,47	95,12	35,99	65,88	oui
Hermès	Rouge du Roc	59,51	59,84	70,47	87,19	31,45	64,46	non
Maxi	Blé autrichien	66,61	66,27	69,42	104,40	31,42	64,78	non
Blé autrichien	Rouge du Roc	59,04	59,25	63,88	87,49	28,65	58,61	oui
Hermès	Boregar	74,00	72,98	87,44	105,65	42,15	77,07	oui
Maxi	Apache	74,05	72,96	80,12	122,36	41,64	75,62	non
Ritter	Apache	74,68	73,60	80,09	111,19	46,56	72,48	oui
Ritter	Grapéli	73,88	72,77	89,10	95,78	50,69	72,14	non
Ritter	Soissons	71,99	71,00	75,92	96,64	47,80	67,57	non
Maxi	Midas	72,07	71,64	78,06	110,78	38,71	78,52	oui
Ritter	Skerizzo	74,16	73,72	87,75	100,24	46,84	68,94	non
Blé autrichien	Renan	68,79	68,68	75,35	104,91	39,66	72,12	non
Rouge du Roc	Renan	61,71	62,09	76,34	96,98	30,66	60,95	non
Rouge du Roc	Sogood	65,35	65,41	78,55	101,40	34,49	62,84	oui
Grapéli	Soissons	77,49	78,41	89,13	101,39	51,16	91,33	oui
Grapéli	Arezzo	79,36	80,31	104,08	102,36	55,23	95,32	non
Soissons	Apache	78,30	79,24	80,12	116,80	44,32	79,62	non
Arezzo	Boregar	80,14	81,01	102,33	110,33	53,40	89,64	oui
Boregar	Apache	80,96	81,71	91,56	123,91	56,69	84,70	oui
Soissons	Midas	76,32	75,95	78,06	105,22	45,67	87,55	oui
Arezzo	Alauda	71,55	71,68	86,69	93,74	42,34	74,59	non
Boregar	Alauda	72,34	72,25	83,18	99,87	45,92	77,34	oui
Apache	Renan	76,23	76,02	86,05	122,87	49,14	77,48	non
Apache	Sogood	79,86	79,34	88,26	127,29	48,78	90,59	oui
Renan	Midas	74,25	74,57	83,99	111,30	45,31	89,43	oui
Renan	Sogood	75,10	75,35	90,02	118,82	51,30	91,35	non
Skerizzo	Midas	78,48	78,54	89,90	108,81	53,61	92,49	non
Skerizzo	Alauda	71,84	72,36	83,58	96,36	52,28	66,92	non
Skerizzo	Sogood	79,33	79,32	95,92	116,34	55,69	86,42	oui

Tableau 16 : Mélanges de validation pour chaque combinaison de clusters, avec les valeurs prédites sur la base des essais en 2015 et les valeurs observées en 2016 et en 2017

Les valeurs en noir correspondent à la moyenne de l'essai  $\pm 2.5 \text{ qx} \cdot \text{ha}^{-1}$ , en vert  $+ 5 \text{ qx} \cdot \text{ha}^{-1}$ , en bleu  $+ 2.5 \text{ qx} \cdot \text{ha}^{-1}$ , en orange  $- 2.5 \text{ qx} \cdot \text{ha}^{-1}$  et en rouge  $- 5 \text{ qx} \cdot \text{ha}^{-1}$ .



### Stabilité interannuelle des mélanges

La corrélation entre les mélanges observés en 2016 et en 2017 était de 0.61 pour le rendement (avec 0.68 pour les mélanges répétés par rapport au plan de mélanges de 2015 et 0.55 pour les nouveaux mélanges pour information). Les deux années de mélanges de validation étaient contrastées pour le rendement, avec des valeurs beaucoup plus faibles en 2016 (rendement moyen de 42.8 qx.ha<sup>-1</sup> contre 77.1 qx.ha<sup>-1</sup> en 2017).

### Comparaison de la précision de prédiction des performances des mélanges de validation

La corrélation entre les valeurs observées des rendements des mélanges (Tableau 16) et les prédictions sur la base des GMA prédites avec le Modèle 1 sur le dispositif en 2015 était de 0.74 en 2016 et de 0.86 en 2017 (Figure 23). Des corrélations très proches ont été obtenues avec le Modèle 3 en utilisant les SMA prédites au niveau des clusters : 0.75 en 2016 et 0.86 en 2017 ; ce qui indique que l'introduction des SMA prédites au niveau des clusters ne permet pas d'améliorer la qualité des prédictions pour le rendement dans cette expérimentation.

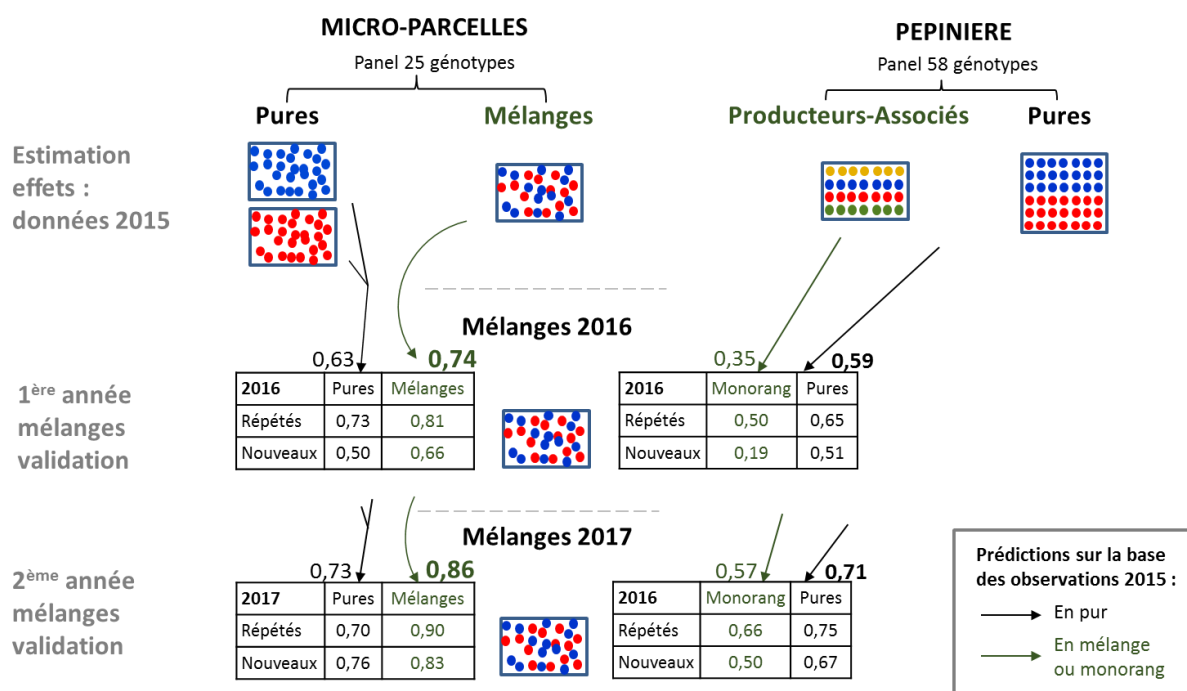


Figure 23 : Corrélations entre les valeurs observées et les valeurs prédites pour les mélanges de validation en 2016 et en 2017

Lorsqu'on distingue les nouveaux mélanges de validation des mélanges déjà observés en 2015 (mélanges répétés), la corrélation pour les nouveaux mélanges prédits à partir du Modèle 1 vaut 0.66 en 2016 et 0.83 en 2017, contre 0.81 et 0.90 respectivement pour les mélanges répétés (Figure 23). Avec le Modèle 3 et les SMA prédites sur les combinaisons de clusters, les corrélations sont toujours identiques à celles obtenues avec le Modèle 1.

La corrélation entre les mélanges de validation observés et les valeurs prédites sur la base des observations en micro-parcelles en pur en 2015 valait 0.63 en 2016 (0.73 pour les mélanges répétés et

0.50 pour les nouveaux mélanges) et 0.73 en 2017 (resp. 0.70 et 0.76). Ces corrélations sont toutes plus faibles qu'avec les modèles basés sur l'aptitude au mélange.

La corrélation entre les valeurs observées et les valeurs prédites sur la base des effets Producteurs et Associés est relativement faible en 2016 (0.35) et plus élevée en 2017 (0.57). En revanche, la corrélation est supérieure lorsque les prédictions sont réalisées à partir des effets des génotypes en pur dans le dispositif trois-rangs, par rapport au monorang notamment en 2016 (0.59 en 2016 et 0.71 en 2017 Figure 23).

### *Discussion*

Les corrélations entre les rendements observés en mélange et les rendements prédits sur la base des aptitudes au mélange estimées à partir des micro-parcelles avec les modèles reposant sur la GMA sont élevées, ce qui démontre l'intérêt d'utiliser cette approche pour la prédiction des performances des mélanges (par rapport aux prédictions sur la base des pures en micro-parcelles en 2015). L'introduction des SMA prédites au niveau des clusters n'a cependant pas conduit à une augmentation de ces corrélations. Ceci peut notamment s'expliquer par le fait que bien que des SMA non nulles aient été détectées au niveau des clusters sur les données de 2015, ce modèle n'était pas significativement supérieur au Modèle 1. L'utilisation de ce modèle permet toutefois de modéliser l'aptitude au mélange en tenant compte de l'appartenance aux clusters des génotypes.

Le Modèle Producteur-Associés était aussi performant que le modèle reposant sur les effets des génotypes en pur pour prédire les rendements des mélanges en micro-parcelles en 2017. Par contre, pour les mélanges observés en 2016, le Modèle Producteur-Associés était moins performant, et la corrélation entre les mélanges observés et les mélanges prédits était de 0.35 sur la base du Modèle Producteur-Associés alors qu'elle était de 0.59 sur la base des effets des génotypes en pur en pépinière. Ceci est en fait surtout observé pour la prédiction des nouveaux mélanges (par rapport au plan de mélanges de 2015) où la corrélation entre mélanges observés et mélanges prédits valait 0.19 sur la base du Modèle Producteur-Associés, contre 0.51 sur la base des effets des génotypes en pur, or ce sont aussi ces mélanges qui sont moins bien corrélés entre années (0.55 pour les nouveaux mélanges, contre 0.68 pour les mélanges répétés). Ceci pourrait s'expliquer par le fait que les mélanges de validation aient été sélectionnés pour leurs valeurs prédites extrêmes sur la base des différents modèles, notamment pour les nouveaux mélanges qui permettent d'explorer une gamme de valeurs plus large. Le décrochage du Modèle Producteur-Associés pour prédire les mélanges de validation en 2016 peut s'expliquer, par le fait que les rendements étaient beaucoup plus faibles en 2016 qu'en 2015, ce qui a pu modifier l'amplitude ou l'impact des effets d'interactions entre génotypes par rapport à l'année 2015 utilisée pour la prédiction des rendements.

Ceci s'observe aussi dans une moindre mesure avec les modèles GMA-SMA, on remarque ainsi que la corrélation entre mélanges observés et mélange prédits avec le Modèle 1 était plus faible en 2016 qu'en 2017 (0.74 contre 0.86), surtout pour les nouveaux mélanges (0.66 pour les nouveaux mélanges et 0.81 pour les mélanges communs en 2016, contre 0.83 et 0.90 respectivement en 2017), mais les modèles GMA-SMA restent très performants pour la prédiction des rendements des mélanges. La GMA serait

plus robuste pour les prédictions interannuelles que les effets Producteurs et Associés, peut-être grâce à sa forte corrélation avec les effets des géotypes en pur (0.88 pour les GMA prédites avec le Modèle 1, Section I.2.1.A) pour lesquels il n'avait pas été détecté d'interactions avec les effets des années en pépinière (Section I.3.1).

Comme l'année 2016 est particulièrement marquée par des rendements faibles par rapport aux autres années, il pourrait être intéressant de vérifier si les effets Producteurs et Associés estimés en 2016 permettent d'améliorer la corrélation entre les mélanges observés et les mélanges prédits puisque ce sont les effets estimés avec les mêmes conditions environnementales à l'échelle du site du Moulon. Dans le cadre de prédictions interannuelles, il est aussi possible d'utiliser les effets Producteurs et Associés estimés sur le dispositif monorang en 2014 car les rendements étaient moins importants qu'en 2015 sur ce dispositif, et parce que les effets Producteurs et Associés estimés en 2014 étaient plus fortement corrélés aux effets Producteurs et Associés estimés en 2016 qu'avec ceux estimés en 2015. En revanche, dans le cas où on ne veut pas introduire d'*a priori* sur les conditions de l'année, il est aussi envisageable d'utiliser les effets Producteurs et Associés estimés sur plusieurs années de monorang afin de lisser les effets des conditions environnementales pour la prédiction.

Enfin, il faut souligner le fait que l'intérêt du Modèle Producteur-Associés réside essentiellement dans la décomposition de l'aptitude au mélange entre ces deux types d'effets pour caractériser les géotypes et moins pour prédire les performances des mélanges.





PARTIE II :  
IDÉOTYPAGE PARTICIPATIF POUR  
LA CONCEPTION DE MÉLANGES  
VARIÉTAUX ADAPTÉS À  
L'AGRICULTURE BIOLOGIQUE





## INTRODUCTION ET ANNONCE DU PLAN DE LA PARTIE II

### Contexte de production en agriculture biologique

#### *Définition et fondements de l'agriculture biologique d'après l'IFOAM*

L'agriculture biologique est aujourd'hui considérée comme un précurseur du mouvement de l'agroécologie et constitue une alternative au modèle de production intensif dit conventionnel. Elle peut représenter une solution viable et durable pour faire face aux enjeux globaux actuels (Caplat 2012).

L'agriculture biologique s'est développée au début du XXe siècle par les travaux fondateurs de Steiner sur le concept de l'agriculture biodynamique, et de Muller intégrant la dimension socioéconomique des agroécosystèmes. L'agriculture biologique est actuellement définie au niveau international par l'IFOAM (International Federation of Organic Agriculture Movements) comme « *un système de production qui maintient et améliore la santé des sols, des écosystèmes et des personnes. Elle s'appuie sur des processus écologiques, la biodiversité et des cycles adaptés aux conditions locales, plutôt que sur l'utilisation d'intrants ayant des effets adverses. L'agriculture biologique allie tradition, innovation et science au bénéfice de l'environnement commun et promeut des relations justes et une bonne qualité de vie pour tous ceux qui y sont impliqués.* » (IFOAM 2005a).

D'après l'IFOAM (IFOAM 2005b), elle est basée sur quatre principes fondateurs :

1. *Le principe de santé : « L'agriculture biologique devrait soutenir et améliorer la santé des sols, des plantes, des animaux, des hommes et de la planète, comme étant une et indivisible. »*
2. *Le principe d'écologie : « L'agriculture biologique devrait être basée sur les cycles et les systèmes écologiques vivants, s'accorder avec eux, les imiter et les aider à se maintenir. »*
3. *Le principe d'équité : « L'agriculture biologique devrait se construire sur des relations qui assurent l'équité par rapport à l'environnement commun et aux opportunités de la vie. »*
4. *Le principe de précaution : « L'agriculture biologique devrait être conduite de manière prudente et responsable afin de protéger la santé et le bien-être des générations actuelles et futures ainsi que l'environnement. »*

#### *Diversité de conceptions et de pratiques*

La définition de l'IFOAM a une portée internationale et l'agriculture biologique comprend en fait une diversité de conceptions qui varient selon les pays, les mouvements et les acteurs (institutions, ONG,...). Si certains praticiens ont une conception proche de celle des pionniers, définissant l'agriculture biologique comme une agriculture paysanne reposant en partie sur les principes de la biodynamie (Nature et Progrès notamment en France), d'autres considèrent une agriculture biologique industrielle et standardisée (Sylvander 1997). Et l'attrait pour l'agriculture biologique résulte parfois moins de convictions dans les quatre principes fondateurs de l'IFOAM que d'opportunismes envers un marché en expansion porté par une forte demande sociétale (Chable et Serpolay 2016) : les ventes de produits issus de l'agriculture biologique ont par exemple augmenté de 14 % de 2014 à 2015 (en valeur d'achats



de produits Bio, Agence BIO 2016).

L'agriculture biologique est essentiellement certifiée en France par un label « AB » qui repose sur un cahier des charges stipulant notamment depuis 1981 que la production ne doit pas utiliser d'engrais ni de produits phytosanitaires de synthèse. Le cahier des charges s'est ensuite enrichi pour intégrer la non-utilisation des OGM, le recyclage des matières organiques, la rotation des cultures et la lutte biologique contre les ravageurs, et est harmonisé au niveau de la communauté européenne. Les surfaces en AB ou en cours de conversion en France augmentent (+17 % en 2016 par rapport à 2015) mais la part des surfaces totales en AB reste modeste, elle a dépassé le seuil de 5 % en 2016 (en % de la SAU, Agence BIO 2016).

Le mode de culture biologique repose donc sur des leviers agronomiques pour la production plutôt que des leviers chimiques, et l'adoption de systèmes de culture raisonnés à l'échelle de la ferme. Ainsi, la fertilisation repose sur la rotation des cultures, avec en particulier la culture de légumineuses en culture ou en interculture, et par l'apport de fertilisants organiques (engrais verts, compostes, effluents d'élevage). Le labour est souvent pratiqué en AB, à la fois pour l'enfouissement des pailles et fumiers, et pour maintenir la fertilité et l'activité biologique des sols. La gestion des adventices repose également sur des leviers techniques comme le travail du sol et le désherbage mécanique, mais aussi sur la diversification des cultures dans les rotations. Ainsi l'alternance de cultures de printemps et d'hiver rompt le cycle des adventices, et certaines cultures sont choisies pour leurs effets allélopathiques forts. Enfin un dernier levier génétique consiste à utiliser des variétés capables de concurrencer les adventices. En l'absence de pesticides, le contrôle des maladies consiste essentiellement en des stratégies de prévention par l'utilisation de variétés résistantes, par les rotations (longues), et par l'ajustement des itinéraires culturaux comme le positionnement de la date de semis. L'agriculture biologique nécessite donc une bonne connaissance des conditions de culture et des différents leviers mobilisables (ITAB 2017). Enfin, les aléas climatiques qui s'ajoutent à ces conditions de culture augmentent la nécessité de limiter les risques et le besoin de résilience pour garantir la stabilité des productions.

### *L'agriculture biologique repose aussi sur la diversité génétique*

Les agriculteurs sont confrontés à de nombreux facteurs limitants et il est essentiel d'avoir accès à des variétés adaptées à leurs environnements et leurs pratiques. Pour cela, ils peuvent choisir d'utiliser des variétés élites (récentes) adaptées à l'agriculture biologique (Wolfe et al. 2008). Cependant la gamme de variétés françaises développées pour l'agriculture biologique est très limitée, même si elle progresse : la variété qui domine les emblavements depuis de nombreuses années en AB est Renan, variété rustique INRA inscrite en 1989. Les agriculteurs se tournent aussi vers des variétés biologiques développées en Suisse, en Autriche ou en Allemagne, et vers des variétés anciennes pour rechercher des morphologies ou des qualités différentes (ITAB 2017). Enfin un certain nombre d'agriculteurs, face aux mauvaises performances des variétés récentes sur leurs fermes, se sont engagés dans une démarche de sélection participative, décentralisée, afin d'adapter des variétés populations selon leurs propres critères (Pierre Rivière et al. 2014).

L'utilisation de mélanges de variétés, quelle que soit leur nature, apporte une dimension supplémentaire

à la personnalisation du choix variétal et à son adaptation contexte de production, aux contraintes et aux besoins de chacun (Finckh et Wolfe 2017). Les mélanges peuvent d'ailleurs être intéressants dans des environnements limitants (Borg et al. 2018), comme en AB (Kaut et al. 2009; Döring et al. 2015; Newton, Guy, et Preedy 2017) où la culture de mélanges se répand (FranceAgriMer 2014). Mais du fait de la frilosité de nombreux acteurs de la filière sur l'utilisation de mélanges variétaux, peu d'informations sont aujourd'hui disponibles pour aider les agriculteurs à optimiser la conception de leurs mélanges par l'association de variétés complémentaires tout en limitant la compétition entre les composants des mélanges.

## Démarche mise en œuvre dans le projet PICRI

### *Description de la méthode de co-conception d'idéotypes de mélanges*

La conception de mélanges est similaire au travail d'idéotypage habituellement réalisé en amont d'un programme de sélection pour définir les objectifs pour le développement d'une nouvelle variété. Un idéotype est défini comme « *une combinaison optimale de caractères morphologiques et physiologiques ou de leurs déterminants génétiques conférant à un matériel végétal une adéquation satisfaisante à un environnement, à un mode de production et d'utilisation donné* » (Durel et Gauffreteau 2014). Le concept d'idéotype peut donc être transposé à la conception d'idéotypes de mélanges d'espèces ou de variétés, en travaillant sur l'optimisation des caractères à associer en mélange, en particulier par une approche de co-conception (Hazard et al. 2016). Dans le cadre du projet Wheatamix, une méthode de co-conception d'idéotypes a ainsi été développée afin d'identifier des règles d'association pour la conception de mélanges de variétés de blé adaptés au contexte de production du bassin parisien, et d'évaluer les performances de mélanges pour fournir des références aux acteurs de terrain sur les règles évaluées (Borg, Enjalbert, et Gauffreteau 2015). C'est ainsi près de 30 agriculteurs, essentiellement en agriculture conventionnelle, mais le plus souvent engagés dans des démarches de réduction d'intrants, coordonnés par cinq chambres d'agriculture et une FDGEDA (Fédération Départementale des Groupes d'Etudes et de Développement Agricole), qui ont participé à cet exercice d'idéotypage avec de nombreux chercheurs dans le projet Wheatamix. La dimension participative de la démarche est importante pour garantir la réussite de la co-construction entre chercheurs et acteurs de terrain (agriculteurs, conseillers), l'adéquation avec le contexte de production (comme soulignée dans la définition d'un idéotype) et renforcer l'autonomie des acteurs dans le choix des variétés à associer.

La démarche développée repose sur plusieurs phases (Figure 24).

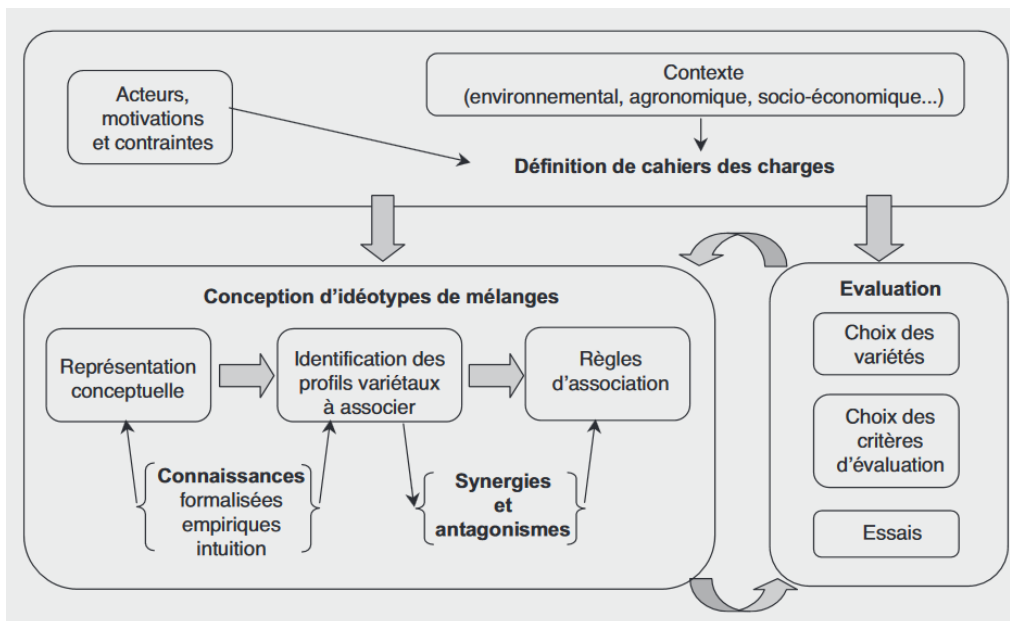


Figure 24 : Démarche de conception d'idéotypes de mélanges

Source : Hazard et al. 2016 (adapté de Durel et Gauffreteau 2014)

Les trois étapes sont décrites ci-après, à partir des travaux réalisés dans le projet Wheatamix :

1) La phase de définition des cahiers des charges s'appuie sur une enquête auprès des agriculteurs et des conseillers de chambre d'agriculture, pour recenser à une échelle régionale/départementale les objectifs de production en blé tendre d'hiver, les principaux débouchés et les contraintes associées (qualité par exemple). L'accent est également mis sur la description du contexte de production : importance du blé dans les productions, principaux stress et contraintes biotiques/abiotiques (stress hydrique, maladies, gel, ...), et pratiques agronomiques mises en œuvre.

2) La conception d'idéotypes de mélanges s'appuie sur différents acteurs lors d'ateliers de conception. Deux phases peuvent être distinguées dans ces ateliers :

Un premier travail consiste à concevoir des règles d'association. Pour cela, des échanges de connaissances entre scientifiques, conseillers agricoles et agriculteurs permettent de discuter des facteurs limitants principaux à lever dans chaque contexte de production, des leviers techniques mis en place et des connaissances scientifiques disponibles, afin de préciser les performances variétales requises, puis de discuter des caractéristiques variétales (traits) à associer en tenant compte des synergies et antagonismes connus ou attendus. Ce travail permet d'identifier ou de proposer des règles d'association sur lesquelles s'appuyer pour concevoir des mélanges. Cette méthode d'animation des ateliers de conception s'inspire de la méthode C-K (pour Concepts et Knowledge) de conception innovante (Hatchuel et Weil 2009).

Dans Wheatamix, ce travail a débuté par une synthèse bibliographique, suivi d'un atelier pour échanger sur ces connaissances entre scientifiques du projet. Cet atelier visait l'identification des stratégies à mobiliser pour chaque objectif hiérarchisé du cahier des charges, et des caractéristiques variétales sous-jacentes à ces stratégies. A ce stade, les synergies et antagonismes possibles entre stratégies ou caractéristiques variétales sont identifiées, et des règles d'association sont proposées en tenant compte du cahier des charges.

Un second atelier a impliqué les conseillers et les agriculteurs, et visait à discuter et aborder les différentes stratégies et règles d'association, ainsi que d'identifier la faisabilité technique des règles proposées, en considérant les pratiques des agriculteurs. La phase de conception tient ainsi compte des pratiques des agriculteurs et des leviers techniques (conduites culturales) qui peuvent être mobilisés en parallèle du levier génétique. Notons que si ces leviers techniques ont été inventoriés, ils n'ont pas fait l'objet de re-conception dans Wheatamix. Du fait du lien étroit entre pratiques culturales et adaptation génétique, la co-conception des leviers techniques et des variétés/mélanges variétaux s'impose lorsqu'on questionne le système de culture.

Dans une seconde étape, des mélanges variétaux sont conçus à partir des variétés disponibles en mobilisant les règles d'association proposées et ce par chaque agriculteur, en respectant ses pratiques, son cahier des charges et ses contraintes. Il s'agit ici de construire au mieux, avec les variétés disponibles, des mélanges qui se rapprochent des idéotypes conçus pour le contexte local de production.

3) Enfin ces mélanges sont évalués pour leurs performances agronomiques en conditions de culture réelles, en comparant les performances des mélanges avec la moyenne des performances des variétés pures qui les composent. Les critères d'évaluation sont définis avec le groupe pour tenir compte des objectifs décrits dans les cahiers des charges pour les mélanges (Barot et al. 2017). Cette évaluation peut également être basée sur la comparaison du mélange à une variété de référence, choisie par l'agriculteur, afin d'alléger le dispositif.

Dans la théorie de l'idéotypage, l'évaluation permet de questionner les idéotypes conçus et les règles d'assemblage, donnant lieu à la répétition des cycles de conception/évaluation, dans une boucle de rétroaction (Borg, Enjalbert, et Gauffreteau 2015).

### *Mise en œuvre de la méthode dans le projet PICRI*

La méthode d'idéotypage mise au point dans le projet Wheatamix a été appliquée au projet PICRI et adaptée au contexte de l'agriculture biologique en Ile-de-France par un partenariat avec le GAB Ile-de-France. Les objectifs étaient i) d'explicitier les objectifs attendus des mélanges à travers la définition de cahiers des charges, ii) de déterminer des caractéristiques variétales à associer pour favoriser les complémentarités et synergies entre variétés en tenant compte des pratiques des agriculteurs, iii) de concevoir des mélanges avec les agriculteurs et les animateurs du GAB IDF qui soient adaptés à leur terroir, et iv) d'évaluer à la ferme les performances de ces mélanges. La démarche a été mise en œuvre avec un groupe de sept agriculteurs du GAB (Damien Bignon, Franck Chevallier, Thierry Legris, Olivier Ranke, Jonathan Sébille, Emmanuel Vandame et Rick Vandooren) et avec le soutien des deux animateurs successifs chargés de mission en grandes cultures biologiques au GAB (Pierre-Nicolas Grisel et Bastien Paix). Le projet s'est déroulé en plusieurs étapes (Figure 25) : enquêtes auprès des agriculteurs, synthèse bibliographique, puis animation de cinq ateliers d'idéotypage (Figure 26) et suivi des essais à la ferme en parallèle.

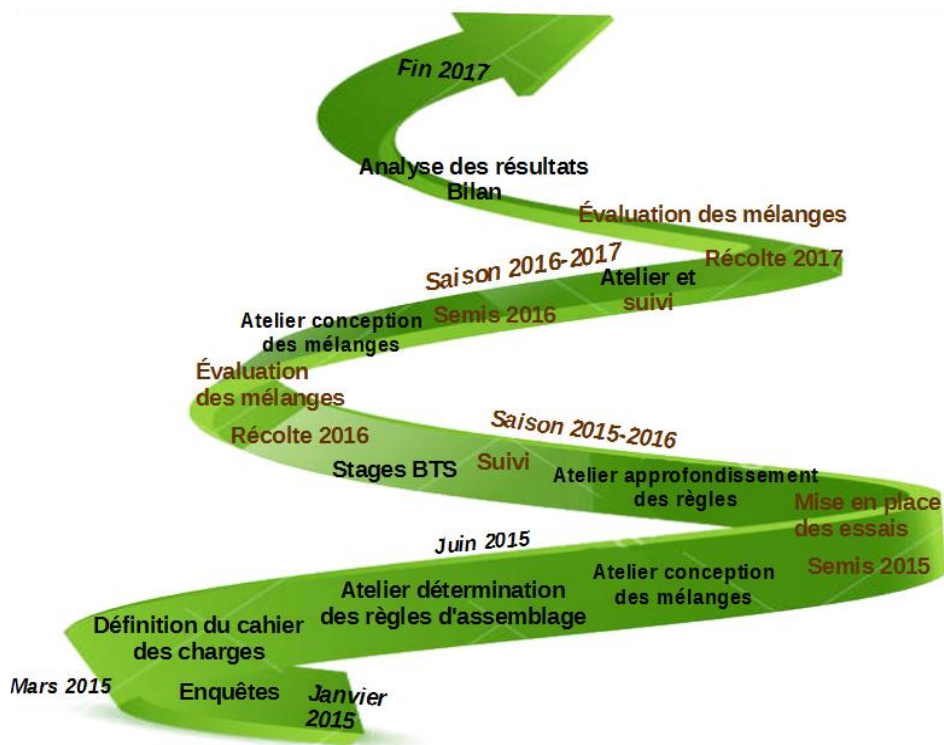


Figure 25 : Déroulement de la conception d'idéotypes dans le projet PICRI (2015-2017)



Figure 26 : Atelier de conception d'idéotypes de mélanges variétaux pour l'agriculture biologique

Les deux chapitres suivants portent sur la mise en œuvre et les résultats associés à la conception d'idéotypes dans le cadre du projet PICRI. Le chapitre II.1 contient la synthèse bibliographique que j'ai réalisée afin de préparer les ateliers de conception d'idéotypes de mélanges de variétés de blé adaptés à l'agriculture biologique. Le chapitre II.2 porte sur la mise en œuvre de la démarche complète d'idéotypage participatif décrite ci-dessus, structurée en deux parties. Une première partie synthétise la co-conception des mélanges des agriculteurs à partir des résultats d'enquête auprès d'eux, des règles d'association discutées lors des ateliers de conception d'idéotypes et des ateliers de conception des mélanges (Section II.2.A). Une seconde partie présente les principaux résultats de l'évaluation à la ferme des mélanges conçus (Section II.2.B).





# CHAPITRE II.1 SYNTHÈSE DES CARACTÉRISTIQUES VARIÉTALES À ASSOCIER POUR OPTIMISER LA CONCEPTION DE MÉLANGES EN AGRICULTURE BIOLOGIQUE

## Introduction

L'usage des mélanges variétaux a généralement été motivé par leur capacité à limiter le développement de maladies foliaires telles que la rouille jaune. C'est aussi une des raisons pour lesquelles les mélanges présentent un intérêt en conditions de culture biologiques (Costanzo et Bàrberi 2014; Döring et al. 2015; Newton, Guy, et Preedy 2017).

Cependant, alors qu'il est important de prendre en compte les interactions entre plantes de géotypes différents pour favoriser les complémentarités voire les synergies, l'essentiel des connaissances porte sur la combinaison de résistances et le contrôle des maladies. Ainsi peu d'informations sont disponibles sur les conséquences de l'association d'autres traits en mélange sur la productivité ou d'autres services (Borg et al. 2018; Barot et al. 2017), notamment dans le contexte de l'agriculture biologique.

Ce chapitre a pour objectif de synthétiser (sans viser l'exhaustivité) les caractéristiques variétales à associer pour optimiser la performance de mélanges de variétés de blé pour l'AB, à partir des traits identifiés dans la bibliographie comme étant clefs pour atteindre certains objectifs de production. Il n'existe pas toujours de règles d'association proposées, ni d'informations disponibles sur le cas spécifique de l'AB, mais il est tout de même possible de prendre en compte certaines connaissances acquises en agriculture conventionnelle lors de la conception de mélanges.

## Matériel et méthodes

Cette synthèse bibliographique a été réalisée à partir d'articles scientifiques et dans une moindre mesure de documents techniques (recommandations ou synthèses de résultats d'essais publiés par chambres d'agriculture, GAB, ...) pour combiner différents types de connaissances. L'utilisation de documents techniques permet de tenir compte au mieux des pratiques des agriculteurs et des savoirs plus empiriques sur le fonctionnement des mélanges. La synthèse est centrée sur les thèmes importants en agriculture biologique et particulièrement deux contraintes majeures : les stress liés à l'azote et aux adventices. Elle aborde également le contrôle des ravageurs, de la verse, la résistance à la sécheresse ou au froid, et le maintien de la qualité.

## Résultats

### *Généralités sur la conception des mélanges*

Dans la bibliographie, on utilise généralement des mélanges constitués au hasard, ou en combinant



quelques traits (résistance, hauteur) pour lesquels des hypothèses sont testées, car la question de l'optimisation de la constitution des mélanges n'est pas résolue (Borg et al. 2018). Dans la pratique, on réalise souvent des mélanges entre les variétés les plus productives, en tenant compte de la complémentarité des résistances aux maladies et de l'homogénéité des maturités pour garantir des conditions de récolte optimales pour l'ensemble des variétés des mélanges (de Vallavieille-Pope et al. 2004).

Il a également été recommandé de constituer des mélanges entre variétés de hauteurs similaires afin d'éviter la compétition pour la lumière due à des effets d'ombrage des variétés les plus hautes sur les plus courtes (ainsi que faciliter la récolte). De même, des précocités homogènes permettent d'éviter que les variétés tardives ne soient défavorisées pour l'absorption des ressources (Saulas 2008; de Vallavieille-Pope 2004). Peu de résultats sont en revanche disponibles sur les effets de hauteurs ou précocités contrastées entre composants des mélanges, alors que des variétés contrastées dans une certaine mesure pourraient bénéficier d'effets de complémentarité i) pour l'interception de la lumière, ii) pour l'absorption des ressources par les racines, sans nécessairement dégrader les performances (ateliers Wheatamix).

### *Contrôle des maladies*

L'utilisation de mélanges a été particulièrement étudiée pour l'amélioration de la tolérance des couverts au développement de maladies foliaires (Wolfe 2000; Mundt 2002; de Vallavieille-Pope 2004; Finckh 2008; Wolfe et al. 2008). Par exemple, le développement de l'oïdium sur l'orge de printemps en Allemagne a été largement réduit grâce à l'utilisation de mélanges de variétés résistantes avec des variétés sensibles, sans avoir à utiliser de traitements fongicides. L'incidence de la maladie est passée de 50 % à 10 % en sept ans, alors que les autres pays européens contenaient la maladie par de nombreux traitements fongicides (Wolfe et al. 1992). En Chine, des variétés de riz gluant très sensibles à la pyriculariose, mais présentant par ailleurs des qualités gustatives élevées, ont été cultivées en alternance avec des rangs de variétés hybrides résistantes dans les mêmes parcelles. La sévérité de la maladie a été réduite de 20 % en monoculture à 1 % en association (Zhu et al. 2000). Chez le blé tendre, des effets positifs de mélanges combinant différents gènes de résistance à la rouille jaune (de Vallavieille-Pope 2004) ou à la septoriose (Mundt, Brophy, et Schmitt 1995) ont été aussi observés.

Stratégie : s'appuyer sur des effets de dilution, barrière, de prémunition, de sélection divergente des souches et de compensation

La réduction du développement des maladies foliaires repose sur des mécanismes survenant dans des mélanges de variétés sensibles et de variétés résistantes (de Vallavieille-Pope 2004; Borg et al. 2018), qui ne sont pas spécifiques au contexte de l'AB. En mélange avec des variétés résistantes, la distance entre plantes sensibles est augmentée par rapport celle en monoculture, ce qui réduit la pression des agents pathogènes et la propagation entre plantes voisines par effet de **dilution**. De plus, les plantes résistantes au voisinage des plantes sensibles constituent une **barrière** physique à la diffusion des spores qui ne peuvent pas infecter les plantes résistantes, limitant la propagation de l'épidémie. En outre, les différentes résistances portées par les variétés en mélange favorisent une diversité de

souches, avec différentes avirulences. Cette diversité peut favoriser des effets de vaccination : lorsqu'une plante possède une résistance spécifique donnée, et entre en contact avec des spores portant l'avirulence correspondante, elle déclenche une réponse biochimique de défense et bloque le développement du champignon. L'activation des mécanismes de défense peut avoir un effet systémique, qui procure ensuite un effet de prémunition face aux souches auxquelles la plante aurait été sinon sensible, appelé **résistance induite** (Finckh et al. 2000). Lorsque des agents pathogènes se propagent sur des monocultures lors d'épidémies polycycliques, les souches les plus virulentes sur la variété semée sont sélectionnées, et l'épidémie explose rapidement. À l'inverse, la culture de mélanges limite cet effet car les pressions exercées par les génotypes sensibles et les génotypes combinant différents gènes de résistances conduisent à une **sélection disruptive**, sans provoquer l'explosion d'une souche très agressive en principe. Enfin, lorsqu'une variété sensible est sévèrement atteinte par une maladie, sa production est généralement affectée, mais cette baisse de productivité peut être **compensée** par les plantes voisines qui bénéficient alors de ressources supplémentaires non utilisées par la variété affectée (Stutzel et Aufhammer 1990).

#### *Leviers génétiques*

Il a ainsi été recommandé de privilégier des mélanges composés d'au moins quatre variétés présentant des **différences de résistances** (résistances spécifiques et résistances partielles) pour favoriser la survenue de ces effets, au-delà l'effet sur le développement des maladies étant réduit (Mundt, Brophy, et Schmitt 1995; Saulas 2008; Faraji 2011). Il faut cependant veiller à limiter la proportion de plantes sensibles aux rouilles à 30 % maximum, afin de contenir la pression exercée par les pathogènes sur les plantes sensibles.

La **compensation**, qui peut avoir lieu uniquement entre plantes voisines par l'augmentation du nombre de talles, de la taille ou du poids des épis, peut être favorisée en choisissant des variétés résistantes avec une capacité de tallage et/ou un PMG élevés (Wolfe et al. 2008; Saulas 2008; Faraji 2011; Maurice 2011; Trotin et Minette 2013). Afin d'étaler les risques de développement de maladies aux périodes de sensibilité des variétés et de favoriser les compensations, il peut être envisagé d'**étaler les précocités** des variétés en mélange (Borg et al. 2018).

L'**architecture aérienne** du couvert est rarement prise en compte mais peut aussi limiter la propagation des spores, par exemple en réduisant la propagation vers les étages foliaires supérieurs et les épis par l'utilisation de variétés hautes (Wolfe et al. 2008) avec une tige et un pédoncule longs, des épis bien dégainés au-dessus de la feuille drapeau et peu compacts (Lammerts van Bueren, Struik, et Jacobsen 2002). On peut privilégier des ports plus étalés pour les variétés résistantes et des ports plus érigés pour les variétés sensibles. Il a également été suggéré d'utiliser des variétés avec des hauteurs différentes pour augmenter l'aération du couvert (AgroBio Poitou-Charentes, s. d.; Trotin et Minette 2013). Enfin, des travaux récents couplant hauteur et architecture aérienne ont montré que le développement de la septoriose pouvait être réduit par l'association de variétés courtes sensibles et de variétés hautes résistantes (Vidal, Boixel, et al. 2017; Vidal, Lusley, et al. 2017).

## Leviers techniques

De manière non spécifique à la culture de mélanges, la **diversification des rotations** constitue un levier intéressant de prévention qui est particulièrement recommandé en AB (Wolfe et al. 2008).

Pour favoriser les stratégies envisagées, les leviers génétiques proposés peuvent être associés à une **densité de semis réduite**, permettant d'augmenter la distance entre plantes et l'aération du couvert (Mille et al. 2006; Wolfe et al. 2008). Il est aussi possible de prévenir le développement de maladies transmises par des insectes (comme les virus tels que la Jaunisse Nanisante de l'Orge (JNO) qui peut aussi toucher le blé) par la mise en place d'abris ou de plantes à fleurs pour attirer les prédateurs naturels de ces vecteurs (Lammerts van Bueren, Struik, et Jacobsen 2002).

## Limiter les impacts d'une nutrition azotée limitée

En AB, la fertilisation azotée est essentiellement apportée avant l'implantation de la culture et est raisonnée à l'échelle de la rotation par des fumures et des cultures de légumineuses. Les cultures de blé doivent parfois faire face à une disponibilité limitée en azote (car les apports sont plus limités qu'en conventionnel). Bien que la question de l'intérêt des mélanges variétaux pour faire face à ces conditions ait été peu étudiée en AB, certaines stratégies peuvent être proposées afin d'améliorer la teneur en protéines tout en maintenant le rendement en mélange. Trois stratégies sont proposées ici (Figure 27).

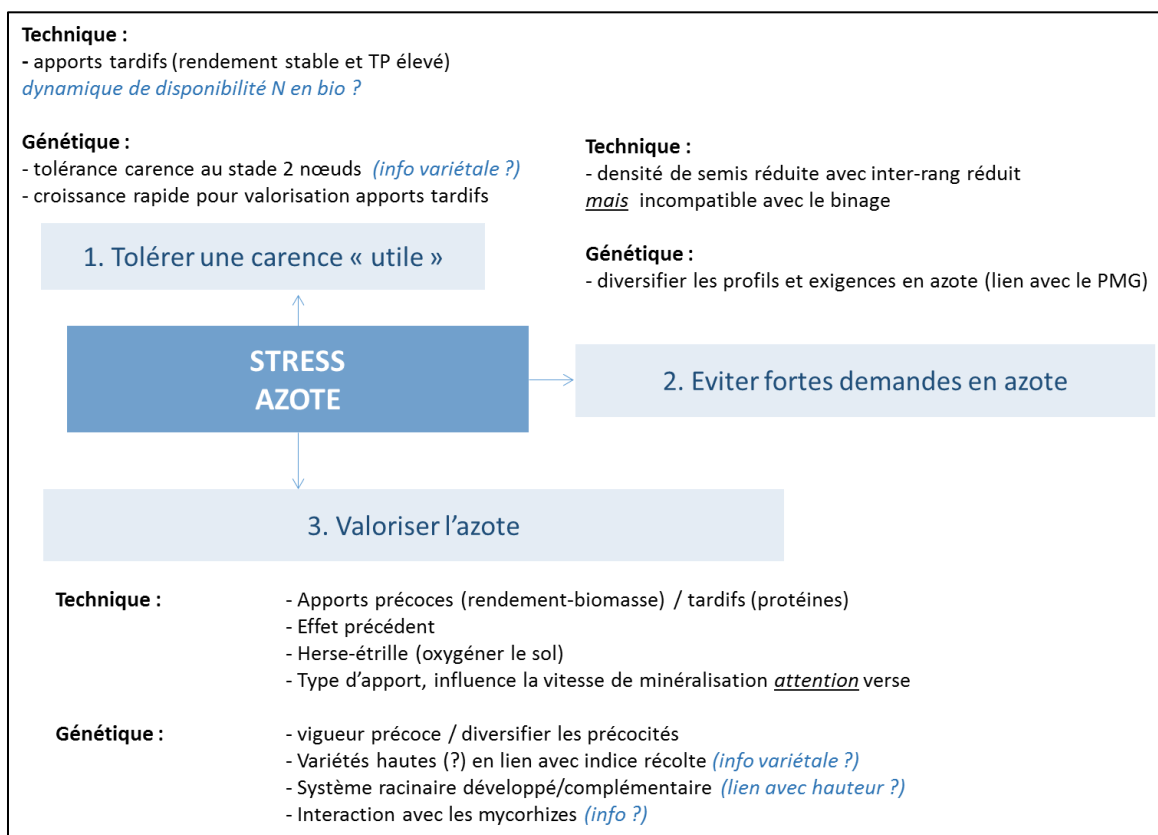


Figure 27 : Stratégies et leviers génétiques et techniques proposés pour limiter les impacts d'un stress azoté ou de conditions limitantes en azote

Source : adapté d'après Julie Borg (communication personnelle)

### Stratégie 1 : tolérer une carence azotée précoce « utile »

Cette stratégie repose notamment sur les travaux de Clémence Ravier menés en agriculture conventionnelle et en culture pure, mais certains principes peuvent être transposés aux mélanges en AB. Le principe de cette stratégie est d'accepter une carence précoce tolérable, sans impact sur le rendement (par une compensation du nombre de grains réduits par un remplissage plus important) mais qui favorise la teneur en protéines (TP) (Ravier et al. 2017). Une carence en azote qui survient en phase tardive du cycle (relativement proche de la floraison) n'aura pas nécessairement d'impact négatif sur le rendement, mais s'accompagne systématiquement d'une baisse de la teneur en protéine. En revanche, il a été montré que les **carences précoces** (autour du stade deux nœuds) sont mieux tolérées, et sont même qualifiées d'« utiles » car elles réduisent la vitesse de croissance et d'absorption pendant le mois précédent la floraison, rendant la culture plus sobre et plus efficiente pour une valorisation de l'azote disponible plus tardivement. En effet, la mobilisation de l'azote (CAU Coefficient Apparent d'Utilisation) dépend de la croissance du couvert et celle-ci est modérée en phase précoce (stade deux nœuds) en cas de carence, puis le CAU est plus fort lors de la montaison et jusqu'à épiaison, quand la vitesse de croissance du couvert est élevée et l'azote disponible (Limaux et al. 1999).

#### *Leviers génétiques*

Des **variétés tolérantes à la carence précoce** (stade deux nœuds) doivent être identifiées pour mobiliser au mieux cette stratégie. Or cette information ne fait pas partie des informations habituellement disponibles pour décrire les caractéristiques variétales.

En revanche, les vitesses de croissance précoce et tardive sont parfois indiquées dans la description des variétés pour l'agriculture biologique (par exemple dans le référentiel de l'ITAB), ce qui permettrait d'identifier les **variétés à fort CAU** (vitesse de croissance et CAU étant positivement corrélés) à introduire en mélange pour mobiliser cette stratégie.

#### *Levier technique*

La mise en œuvre de cette stratégie repose aussi sur des **apports tardifs** (avant épiaison) en agriculture conventionnelle (Ravier et al. 2017), ceci peut se traduire en agriculture biologique par des apports permettant une minéralisation compatible avec la période de besoins accrus de la culture.

### Stratégie 2 : éviter une forte demande en azote de la culture

Cette stratégie repose sur un étalement des demandes entre plantes dans le temps et dans l'espace, ainsi qu'en termes d'intensité des demandes en azote.

#### *Levier génétique*

L'utilisation de **variétés aux profils diversifiés** (profils rendement, protéines ou compromis rendement-protéines) et leurs exigences en azote pourrait permettre de bénéficier d'effets de complémentarité par une différenciation de niche pour la valorisation des ressources, et ainsi réduire la demande en azote exercée sur la culture. On remarque toutefois qu'il existe une plus forte variabilité des exigences en azote après floraison qu'avant, ce qui dépend du profil des variétés et de leur PMG (Lammerts van Bueren, Struik, et Jacobsen 2002; Wolfe et al. 2008).

### *Levier technique*

La demande de la culture en azote peut aussi être réduite par une **densité de semis** plus faible ou un **arrangement spatial** plus équilibré (réduire la densité sur le rang, qui est élevée en AB pour lutter contre les adventices, en réduisant l'inter-rang pour maintenir une densité constante) (Wolfe et al. 2008).

Stratégie 3 : valorisation de l'azote

### *Leviers génétiques*

L'utilisation de variétés aux **précocités diversifiées** (Lammerts van Bueren, Struik, et Jacobsen 2002; Faraji 2011) permettrait de s'assurer que certaines variétés du mélange bénéficient de l'azote disponible au bon moment (la disponibilité de l'azote étant dépendante de la minéralisation qui dépend elle-même des conditions climatiques).

La **vigueur précoce** étant associée à la croissance précoce, les variétés vigoureuses au départ bénéficieraient d'une meilleure aptitude à valoriser l'azote (Lammerts van Bueren, Struik, et Jacobsen 2002 ; Wolfe et al. 2008), mais ceci peut impliquer un antagonisme avec la mise en œuvre de la Stratégie 1.

Les **variétés hautes et à fort développement végétatif** bénéficient d'une forte réserve d'azote remobilisable, tandis que le gène de nanisme favorise l'indice de récolte (c'est-à-dire la proportion de biomasse récoltée par rapport à la biomasse totale des plantes) car le poids des grains est important par rapport à la biomasse végétative (Asif et al. 2014). Ainsi, il a été proposé que les variétés hautes et avec des feuilles supplémentaires pouvaient utiliser les protéines des feuilles (comme la rubisco) comme réservoir d'azote supplémentaire et le transférer vers les grains lorsque les ressources sont limitées ou plus tardivement (Denison, Kiers, et West 2003). La mobilisation de ce levier nécessite de disposer d'une information sur la hauteur des variétés (ce qui ne pose pas de problème), mais aussi sur l'indice de récolte ou une indication sur l'importance du développement végétatif qui n'est pas toujours décrit.

Comme pour la stratégie précédente, l'utilisation de variétés aux **profils et précocités variés** améliore l'utilisation des ressources.

Le **système racinaire** est aussi important pour garantir une absorption de l'azote élevée, et l'utilisation de variétés aux ports racinaires variés pourrait permettre une meilleure exploration du sol et une meilleure absorption des ressources disponibles (Wilson 1988b). De plus, l'utilisation de variétés sélectionnées pour l'agriculture biologique devrait garantir une activité racinaire adaptée à ces conditions de culture. Enfin, les variétés sélectionnées en conditions biologiques seraient plus aptes à interagir avec les micro-organismes du sol afin de former des symbioses mycorhiziennes et augmenter la capacité à valoriser les ressources du milieu (Lammerts van Bueren, Struik, et Jacobsen 2002). Cependant, ceci nécessite un phénotypage au niveau racinaire qui peut être lourd à mettre en place et il est actuellement difficile d'obtenir des informations variétales sur ces différents points.

### *Leviers techniques*

La quantité d'azote disponible pour la culture de blé dépend essentiellement du précédent plutôt que des apports de fertilisants sur la culture (Glachant et Aubert 2015). Ainsi, la fertilisation doit être raisonnée à l'échelle de la **rotation**, en favorisant des précédents intéressants pour la culture de blé qui

est relativement exigeante en azote (Glachant et Aubert 2015), ce en nourrissant préalablement le sol.

La quantité d'azote disponible dépend aussi de la **minéralisation** qui a lieu principalement au printemps et qui est soumise aux variations climatiques (des printemps chauds et humides favorisant la minéralisation). Ainsi, le type d'apport doit être raisonné en fonction de la durée de minéralisation (les fumiers et composts nécessitant une minéralisation lente, et les farines, plumes, sang, fientes et purins étant minéralisés plus rapidement). La date d'apport dépend en conséquence du type d'apport et des conditions de minéralisation. Il convient toutefois de veiller au risque de verse suite à une minéralisation rapide, de l'intérêt des apports en termes de gains attendus en rendement ou en teneur en protéines par rapport à leur coût. Enfin, les apports précoces (à montaison) sont généralement minéralisés avant floraison et valorisés en rendement et biomasse, alors que les apports plus tardifs (fin montaison, gonflement) sont davantage valorisés en teneur en protéines (Ravier et al. 2017).

Il est également connu que la quantité d'azote disponible pouvait être augmentée suite à un passage de **herse-étrille** qui a pour effet d'oxygéner le sol, et contribuerait à l'équivalent d'un apport de 30 U d'azote (Glachant et Aubert 2015).

### Gestion des adventices

Le contrôle des adventices en AB repose sur des mesures préventives pour empêcher leur installation et sur la compétitivité des variétés (Figure 28).

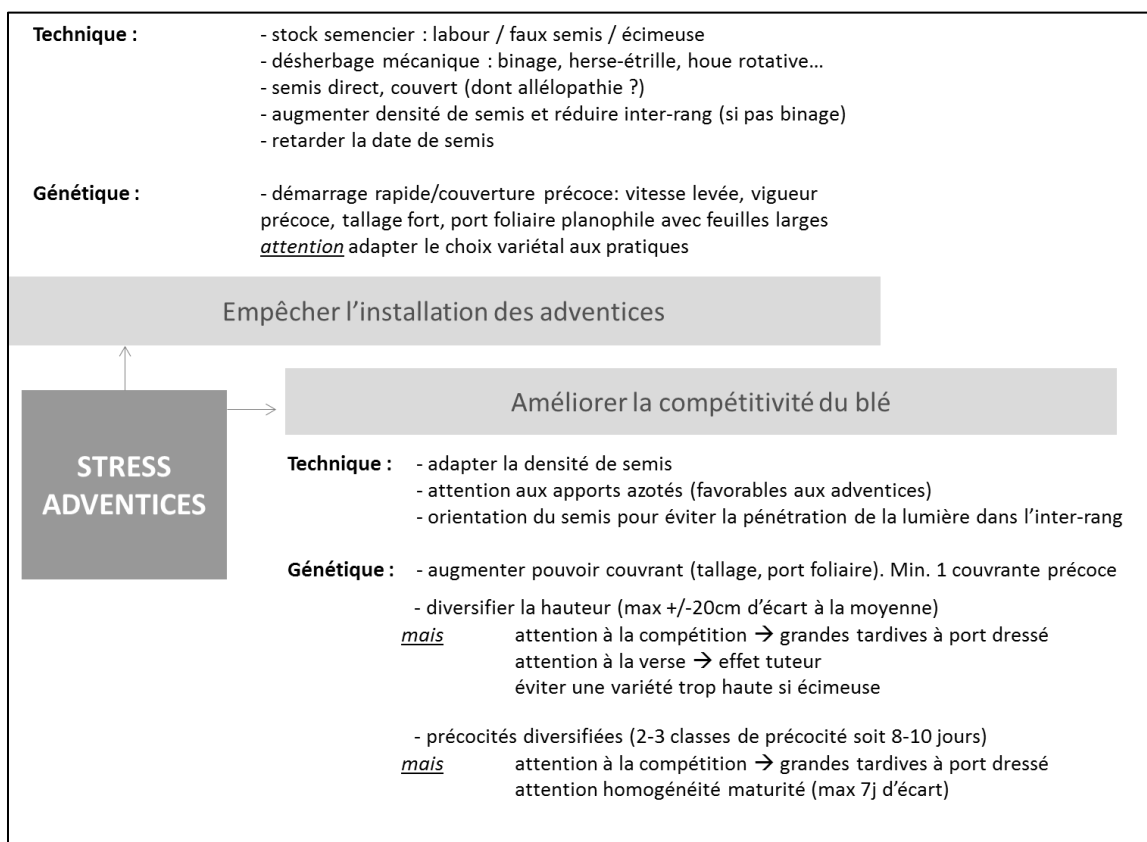


Figure 28 : Stratégies et leviers génétiques et techniques proposés pour la gestion des adventices

Source : adapté d'après Julie Borg (communication personnelle)

### Stratégie 1 : empêcher l'installation des adventices

Cette stratégie consiste à limiter la production de graines d'adventices, leur présence dans l'horizon superficiel de la culture, leur germination, puis leur développement jusqu'au tallage du blé.

#### *Leviers techniques*

La gestion des adventices débute par des méthodes préventives pour gérer le **stock semencier** avec par exemple le labour pour enfouir les semences et les empêcher de germer, ou au contraire les faux-semis pour faire germer les semences puis détruire les pousses avant d'installer la culture de blé (Bàrberi 2002). La pratique de l'écimage permet aussi de prévenir la production de graines pour certaines espèces qui peuvent dépasser du couvert (folle avoine, ...) ou pour limiter la dispersion des graines. Enfin le raisonnement des rotations, en favorisant l'alternance de cultures de printemps et d'hiver, et d'espèces très couvrantes avec d'autres moins compétitives, rompt le cycle des adventices, contribue à réduire le risque de développement de certaines espèces en particulier (Murphy et Lemerle 2006) et constitue un levier particulièrement intéressant en AB où une approche systémique ou holistique est privilégiée (Bàrberi 2002).

Le second levier technique repose sur la **prévention de la levée des adventices** par l'utilisation de semis directs ou de semis sous couvert (Bàrberi 2002; Costanzo et Bàrberi 2014) pour créer des conditions défavorable au développement précoce des adventices (avec des effets allélopathiques possibles, Masiunas 1998; Bàrberi 2002; Bertholdsson 2005), l'augmentation de la densité de semis, et le retardement de la date de semis pour éviter la levée des adventices à leur période optimale de levée (Wolfe et al. 2008; Bernicot et al. 2011). On remarque cependant que l'augmentation des densités de semis favorise aussi le développement de maladies.

Si la levée n'a pas pu être empêchée, le désherbage mécanique peut être utilisé pour déraciner les adventices et **éviter leur installation** durable (binage, herse-étrille, houe rotative, ...) (Bàrberi 2002; Murphy et Lemerle 2006) mais il requière souvent un inter-rang suffisant (Lammerts van Bueren, Struik, et Jacobsen 2002).

#### *Leviers génétiques*

Les traits associés à un **démarrage rapide** de la culture sont favorisés : une forte vitesse de levée (Bàrberi 2002; Bertholdsson 2005), une vigueur précoce (associée à la surface précoce des feuilles et à la longueur du coléoptile, Spielmeyer et al. 2007), ou une couverture précoce pour que le blé puisse s'installer avant les adventices et les concurrencer tôt (Lammerts van Bueren, Struik, et Jacobsen 2002; Wolfe et al. 2008; Murphy et Lemerle 2006; Asif et al. 2014). Il faut par contre rappeler que la vitesse et la vigueur à la levée ne dépendent pas uniquement du génotype, mais aussi de la qualité des semences et des conditions de levée. Ces conditions de levée sont d'ailleurs variables au sein des essais en AB, alors que la densité et la vigueur expliquent un tiers à la moitié du pouvoir concurrentiel (Bernicot et al. 2011). Les mélanges permettent également de compenser des problèmes à la levée (Guilhou 2014). Par contre, la croissance précoce est antagoniste avec la stratégie 1 proposée pour favoriser la teneur en protéines par le maintien d'une croissance modérée en début de cycle.

Le pouvoir couvrant peut ensuite empêcher l'installation des adventices par la compétition précoce pour les ressources telles que la lumière. On préfère donc utiliser des variétés avec une **capacité de tallage**

importante (Korres et Froud-Williams 2002), un **port foliaire** planophile et des feuilles larges (Asif et al. 2014; CA Pays de la Loire 2014).

Le choix de variétés à planter doit aussi tenir compte des pratiques culturales associées. Ainsi, si un désherbage mécanique est prévu, il convient de choisir des **variétés adaptées** : enracinement suffisant, tenue de nœuds pour la résistance à la herse, port relativement dressé pour éviter les blessures (mais celui-ci peut être compensé par des feuilles larges à la sortie de l'hiver et pendant la montaison, Asif et al. 2014)

Stratégie 2 : améliorer la compétitivité du blé face aux adventices, favoriser les ressources pour la culture

Pour cette seconde stratégie, complémentaire et généralement combinée à la première, il s'agit de favoriser la domination du blé par rapport à ses principales compétitrices dans la parcelle.

#### *Leviers techniques*

La **densité de semis** évoquée précédemment peut favoriser la culture de blé face aux adventices. De plus, il a été montré que l'**orientation des rangs** pouvait réduire le développement des adventices par la compétition pour la lumière en utilisant des semis orientés est-ouest et éviter à la lumière d'atteindre le sol et par une possible augmentation du PAR (Photosynthetically Active Radiation) pour la culture (Borger, Hashem, et Powles 2016). Il a ainsi été montré que cette orientation avait réduit la biomasse d'adventices de 51 % et augmenté le rendement du blé de 24 % par rapport à l'orientation nord-sud (Borger, Hashem, et Pathan 2010).

Le développement des adventices peut être indirectement favorisé lorsque les **apports en azote** sont importants (dose d'azote supérieure à 100 U/ha ou en présence d'espèces nitrophiles, Bàrberi 2002; Bernicot et al. 2011; Glachant et Aubert 2015). Certaines espèces se développent également plus facilement que le blé lors des printemps froids et humides où la minéralisation est plus faible.

#### *Leviers génétiques*

Les leviers génétiques mobilisables doivent concourir à deux objectifs : favoriser la tolérance et/ou la suppression. La *tolérance* est définie comme la capacité d'un génotype à supporter la présence d'adventices sans que ses performances ne soient affectées. La *suppression* traduit l'effet du génotype sur la croissance et la productivité des adventices associées (Goldberg et Werner 1983). La tolérance et la suppression sont relativement corrélées chez le blé tendre (Bernicot et al. 2011) et il existe une variabilité génétique plus forte pour la suppression que pour la tolérance qui semble plus dépendante du milieu (D. Lemerle et al. 1996; Andrew, Storkey, et Sparkes 2015).

Le **pouvoir couvrant** des génotypes de blé peut être augmenté par une capacité de tallage élevée (Lemerle et al. 2001; Korres et Froud-Williams 2002), des ports foliaires diversifiés (en termes d'angles d'insertion des talles et des feuilles et de rigidité des feuilles, pour augmenter l'absorption de la lumière et favoriser l'aération du couvert, ce qui a également un effet positif sur la prévention du développement des maladies), des feuilles larges et une biomasse végétative importante (Lazzaro, Costanzo, et Bàrberi 2017), et des hauteurs élevées (Lemerle et al. 1996; Pakeman et al. 2015) ou diversifiées (Lazzaro, Costanzo, et Bàrberi 2017). Les hauteurs diversifiées (soit des écarts de  $\pm 20$  cm par rapport à la hauteur



moyenne du couvert) permettent également de modifier le microclimat et de mieux absorber la lumière aux différents étages foliaires (Lammerts van Bueren, Struik, et Jacobsen 2002; Bernicot et al. 2011; Dawson et Goldringer 2012; Wolfe et al. 2008). Afin d'éviter les effets d'ombrage par les variétés les plus hautes, on peut privilégier des variétés hautes et plutôt dressées ou à feuilles étroites (la hauteur et la couverture du sol ne sont pas corrélées, Bernicot et al. 2011), ou plus tardives ; et éviter de choisir une variété moins productive et très haute (Lopez et Mundt 2000). En cas d'utilisation d'une écimeuse, il vaut mieux éviter d'avoir une variété nettement plus haute que les autres au sein du mélange, qui amènerait à rehausser la hauteur de coupe et à faire chuter l'efficacité de coupe sur les adventices qui dépassent du couvert (raygrass par exemple).

Le pouvoir couvrant est aussi augmenté par l'utilisation de variétés précoces et présentant une bonne vigueur au printemps (mars-avril). Les **précocités** à montaison peuvent aussi être diversifiées (Bernicot et al. 2011; Faraji 2011), on tolère des écarts de précocité de deux ou trois classes sur les notes d'Arvalis, de l'ITAB ou d'autres sources de description des caractéristiques variétales (ateliers d'idéotypage Wheatamix), ce qui représente 8-10 jours, afin d'étaler les périodes de compétitivité du couvert pour l'absorption des ressources et limiter la compétition entre variétés au sein du couvert, tout en concurrençant les adventices le long du cycle. Il faut cependant veiller à ne pas risquer de désavantager les variétés plus tardives, en choisissant des variétés précoces plus courtes et à port dressé ou à feuilles plus étroites pour éviter qu'elles ne produisent un effet d'ombrage sur les tardives. Il convient enfin de maintenir une homogénéité des **maturités** pour tous les composants des mélanges.

L'**enracinement** profond favorise également la compétitivité face aux adventices, pour les ressources souterraines (Lammerts van Bueren, Struik, et Jacobsen 2002), mais cette information est difficile à obtenir au niveau variétal.

Le **type de variétés** peut aussi être considéré. Il a été montré que certaines variétés anciennes sélectionnées dans des conditions de culture sans intrants chimiques présentaient des performances intéressantes en AB notamment pour leur compétitivité face aux adventices (Lazzaro, Costanzo, et Bàrberi 2017). Il faut cependant veiller à ce que les variétés associées ne conduisent pas à des interactions négatives entre elles. Il a par exemple été démontré que des landraces en mélange avec des variétés modernes étaient plus compétitives à cause de leur développement végétatif plus important, menant à des pertes de rendement pour la variété moderne (Fang et al 2011).

Enfin, si très peu d'études ont démontré l'intérêt des mélanges pour la réduction de la biomasse des adventices (Kiær, Skovgaard, et Østergaard 2009), en particulier par une plus grande occupation de l'espace des niches chez l'orge (Pakeman et al. 2015), il a été montré que l'utilisation de mélanges permettait une amélioration de la production, de la qualité et de la compétitivité face aux adventices lorsque ces trois services étaient considérés conjointement (Lazzaro, Costanzo, et Bàrberi 2017).

## *Contrôle des ravageurs*

Stratégie : répulsion

### *Leviers génétiques*

Le contrôle des ravageurs peut être favorisé par l'utilisation de **mélanges** (Tooker et Frank 2012; Chateil et al. 2013) qui favorise la présence d'auxiliaires par la diversité des habitats fournis en mélange (différenciation de niche). Il a également été conseillé d'introduire des **variétés barbues** au sein des mélanges pour diminuer la propagation des pucerons par exemple (AgroBio Poitou-Charentes, s. d.) ou pour réduire les risques de dégâts occasionnés par des sangliers (Trotin et Minette 2013).

### *Levier technique*

La présence d'auxiliaires des cultures peut être favorisée par la mise en place d'abris et de **zones refuges** (Lammerts van Bueren, Struik, et Jacobsen 2002), ou apportée dans les parcelles dans des programmes de lutte biologique.

## *Résistance à la verse*

Stratégie : facilitation

### *Leviers techniques*

La verse est notamment favorisée par une densité de semis élevée, un niveau élevé d'azote disponible, des hauteurs de paille élevées et des vents forts, il est donc également possible de travailler sur ces différents facteurs bien connus pour réduire les risques (Pinthus 1974), mais il semblerait que l'utilisation de mélanges soit particulièrement efficace.

### *Levier génétique*

Une meilleure résistance à la verse a été observée pour des **mélanges** comportant des variétés sensibles et des variétés résistantes par rapport à la moyenne des notes de verse en pur. Ceci résulte d'un effet de facilitation de la part des variétés résistantes jouant le rôle de tuteur pour les variétés sensibles (Jackson et Wennig 1997; Faraji 2011; Dawson et Goldringer 2012; Trotin et Minette 2013).

## *Tolérance au froid, à la sécheresse*

Stratégie 1 : évitement

### *Leviers génétiques*

Afin d'éviter les risques importants de dégâts liés au gel ou à la sécheresse, il est préconisé d'étaler les **précocités** des variétés en mélange (Faraji 2011). Mais il faut toujours veiller à maintenir l'homogénéité des maturités comme mentionné précédemment. Il peut également être intéressant de privilégier la précocité pour les variétés sensibles à la sécheresse, pour prévenir les risques de sécheresse en fin de cycle.

Comme cité plus haut, l'utilisation de **couverts denses** modifie le microclimat ce qui participe à maintenir une certaine humidité dans le couvert et à réduire l'évaporation par le sol (Faraji 2011).

Stratégie 2 : compensation

#### *Leviers génétiques*

Lors des ateliers d'idéotypage dans le cadre des projets Wheatamix et PICRI, il a été proposé d'associer des variétés sensibles avec des variétés résistantes qui puissent **compenser sur les différentes composantes du rendement** (une forte capacité de tallage, nombre de grains élevés ou PMG élevé) afin de pouvoir observer des compensations de stress survenant à différents moments dans le cycle de la culture et obtenir une meilleure résilience de la part des mélanges, en particulier dans des environnements limitants (Newton, Begg, et Swanston 2009; Kiær, Skovgaard, et Østergård 2012). Ainsi la perte en densité de plantes liée au gel peut être assez aisément compensée par le tallage. Par contre, un échaudage ou autre stress de fin de cycle offre beaucoup moins de leviers de compensation.

#### *Maintien de la qualité*

Stratégie 1 : associer des variétés aux profils variés

#### *Leviers génétiques*

Les expérimentations réalisées en mélange en AB associent souvent des **variétés aux profils variés**, en combinant des variétés productives telles qu'Atlass, avec des variétés au profil intéressant en qualité (teneur en protéines élevée, caractéristiques appréciées pour la panification), et des variétés présentant un bon compromis entre ces deux profils telles que Renan (Wolfe et al. 2008; Maurice 2011; CA Lorraine 2012a, 2012b). Il est également possible d'axer la composition des mélanges vers un type de profils plutôt qu'un autre (Guilhou 2014). Les mélanges permettent aussi d'introduire une variété présentant certains défauts qui la rendent vulnérable en culture pure (sensibilité à une maladie, ...) mais un profil intéressant pour la qualité (AgroBio Poitou-Charentes, s. d.; Guilhou 2014; Barot et al. 2017). Il est par contre déconseillé d'introduire des variétés productives en proportions trop importantes en mélange. Pour s'assurer d'utiliser des proportions garantissant une qualité suffisante, on peut s'inspirer des proportions recommandées pour les mélanges après récolte (Aubert et Glachant 2006), bien que les proportions ne soient contrôlées qu'au semis. Le fait que les proportions des composants à la récolte ne soient pas totalement prédictibles peut par contre constituer un frein à l'acceptation des mélanges par certains opérateurs dans des filières spécialisées pour lesquelles la qualité est standardisée (Barot et al. 2017).

Il a longtemps été préconisé de maintenir une homogénéité des précocités, notamment au stade épi 1 cm pour éviter le démarrage plus rapide d'une variété par rapport aux autres, ce qui pourrait déséquilibrer la productivité et la qualité du mélange (Saulas 2008), mais l'**étalement des précocités** permet d'étaler les risques et peut conduire à des overyieldings de l'ordre de 3.3 % (Borg et al. 2018) bien que l'effet de l'hétérogénéité des phénologies ait été peu étudié.

Stratégie 2 : éviter une dégradation de la qualité à la récolte

### *Levier génétique*

Comme mentionné plus haut, il est par contre essentiel de maintenir l'**homogénéité des maturités** (environ une semaine d'écart est tolérée, voire dix jours) pour réduire les risques de germination sur pied d'un composant (la variété la plus précoce et/ou la plus sensible) qui pourraient dégrader la qualité du mélange (CA Lorraine 2012b).

## Discussion et perspectives

### *Des leviers génétiques et techniques proposés mais des manques de connaissances sur le fonctionnement des mélanges en AB*

L'intérêt des mélanges a beaucoup été étudié dans une perspective de réduction du développement des maladies, tandis que les connaissances sont plus limitées pour d'autres objectifs associés à l'utilisation de mélanges (Borg et al. 2018). Ceci est particulièrement vrai en AB, où les caractéristiques variétales recherchées pour atteindre certains objectifs comme le contrôle des adventices sont bien identifiées en culture pure, mais les références sur les résultats en mélange sont encore rares, bien que de récentes études aient commencé à investiguer les traits fonctionnels à associer en mélange en relation avec les processus écologiques sous-jacents chez l'orge (Pakeman et al. 2015). Cette approche « trait-based » pourrait contribuer à identifier des règles d'association pour la conception de mélanges variétaux (Barot et al. 2017).

Cette synthèse bibliographique avait ainsi pour objectif de recenser les connaissances sur les caractéristiques variétales mobilisables pour concevoir des mélanges adaptés aux besoins de l'agriculture biologique, en lien avec les pratiques culturales associées. Ce travail a également conduit à identifier les manques de connaissances qui pourraient être approfondies pour optimiser la conception de mélanges, en particulier concernant l'architecture et l'activité racinaire (pour lesquelles des traits clefs pourraient être impliqués dans les interactions plante-plante) et la validité de certains leviers proposés en AB.

### *La nécessité de valider les règles d'association par des expérimentations dédiées*

La conception de règles d'association à partir des leviers génétiques identifiés n'est pas toujours évidente, et mon travail devrait être encore approfondi. Les règles d'association proposées doivent également être compatibles avec les conditions réelles de culture et notamment les pratiques des agriculteurs. L'analyse d'une partie de la littérature technique a aussi permis de compléter ces connaissances par des règles plus empiriques émanant des observations de terrain pour élargir l'espace des règles conçues, mais ces règles n'ont généralement pas été validées par des expérimentations spécifiques.

La validité des règles d'association doit aussi être confirmée par la littérature scientifique ou technique reposant sur des résultats expérimentaux permettant de valider ou infirmer ces règles sur un nombre suffisant de mélanges pour les objectifs visés (Barot et al. 2017). En effet, ceci requière un effort de phénotypage important pour valider les traits clefs impliqués dans les interactions plante-plante en mélange et pouvoir disposer d'une base de données pour ces traits qui ne sont pas nécessairement inclus dans les bases de données courantes pour caractériser les variétés en pur, et qui peut être complété par une approche de simulation par modélisation (Barot et al. 2017; Lecarpentier 2017). Cette base de données devrait être ensuite facilement utilisable par les agriculteurs et associée à des informations accessibles et actualisées pour qu'ils puissent être autonomes dans la conception de leurs mélanges adaptés à leurs besoins.

### *Propositions supplémentaires issues des ateliers de co-conception d'idéotypes*

Il est enfin essentiel de prendre en compte les retours des agriculteurs pour garantir la cohérence des leviers proposés avec leurs besoins et contextes, et d'intégrer leurs propositions supplémentaires à la conception d'idéotypes. Ainsi, les leviers présentés dans ce chapitre ont servi de base aux discussions lors des ateliers de co-conception et ont été enrichis suite aux retours des participants. Les agriculteurs ont ainsi en plus proposé de limiter la proportion de variétés très productives mais de qualité inférieure telles qu'Atlass à 30% afin de réduire le risque de dégradation de la qualité du mélange en particulier pour certains débouchés avec un objectif de panification.

Il a également été proposé d'associer en mélange des variétés issues d'un obtenteur commun pour réduire les risques de dominance de certains composants sur les autres, en s'appuyant sur l'hypothèse de sélection de parentèle qui conduit à réduire la compétition entre composants apparentés.





## CHAPITRE II.2 CO-CONCEPTION D'IDÉOTYPES DE MÉLANGES ADAPTÉS AUX CONTEXTES DE PRODUCTION DES AGRICULTEURS DU GAB-IDF ET ÉVALUATION À LA FERME

### Introduction

Le chapitre précédent a présenté les éléments de bibliographie scientifique et technique mobilisés pendant les ateliers de co-conception d'idéotypes. Ce chapitre a pour objectif de décrire i) le contexte de production du groupe d'agriculteurs participant au projet PICRI, et ii) la conception de leurs mélanges pour ce contexte, à partir des règles d'association présentées précédemment et des caractéristiques des principales variétés utilisées en AB. Ces mélanges ont ensuite été évalués à la ferme sur deux années. Les résultats agronomiques des essais sont présentés, et sont discutés en lien avec les retours des agriculteurs.

### A. Conception d'idéotypes de mélanges de variétés adaptés au contexte local des agriculteurs

#### *Description du contexte de production*

A la fin de 2016, 5.3 % des fermes d'Ile-de-France étaient engagées en AB, soit 2.3 % des surfaces agricoles utiles de l'IDF (GAB IDF 2017). La part des surfaces en AB pour la grande culture était de 1.6% en IDF en 2016, et la grande culture représentait 57.4 % de surfaces en AB en IDF de cette année-là (GAB IDF 2017). Les départements de la grande couronne sont en majorité dédiés aux grandes cultures (Figure 29), avec toutefois une part supérieure de surfaces de cultures dédiées à l'élevage dans le Val d'Oise. Ces données indiquent que malgré une prédominance des exploitations en grandes cultures dans la région, ce type d'exploitation a moins adopté le mode de production AB que les fermes pratiquant l'élevage, le maraîchage ou l'arboriculture.



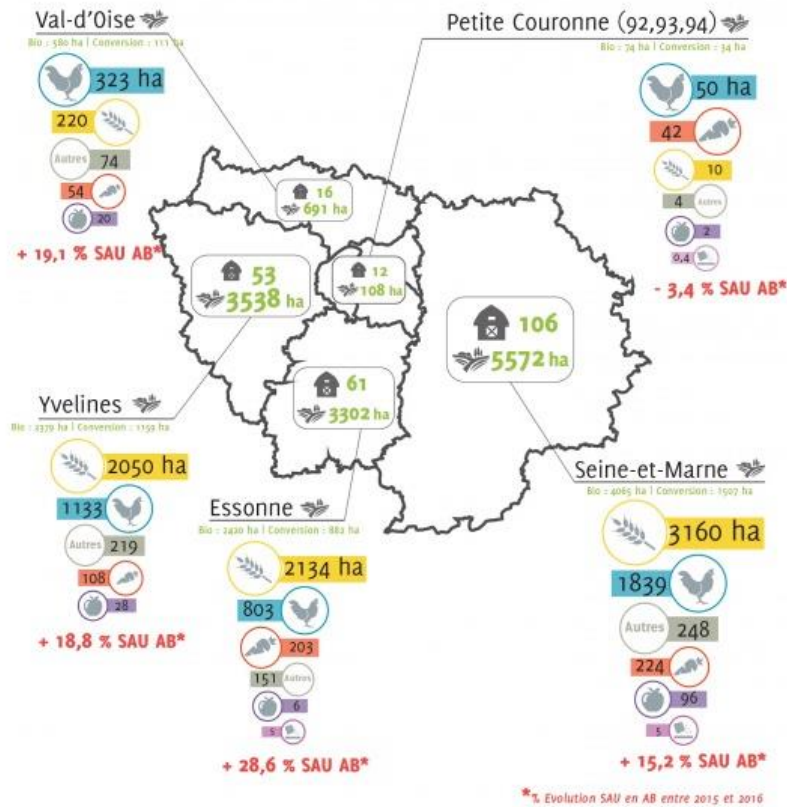


Figure 29 : Surfaces engagées en AB selon le type de productions par département en Ile-de-France en 2016

Source : GAB IDF (Observatoire régional de l'agriculture biologique en Ile-de-France)

Au début de ma thèse, j'ai réalisé une enquête auprès des agriculteurs du projet afin de décrire leurs contextes de production et leurs objectifs et contraintes pour la production de blé, et plus particulièrement pour les mélanges variétaux. Les résultats ont ensuite été complétés avec les informations échangées lors des ateliers ou des visites sur le terrain.

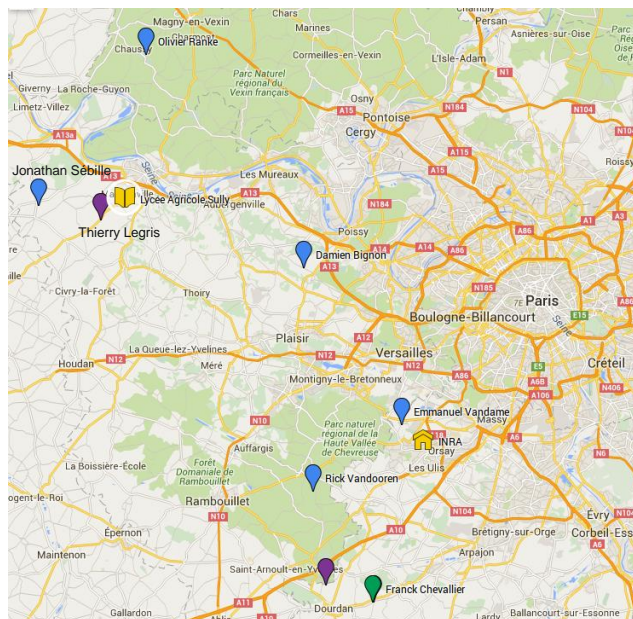


Figure 30 : Carte représentant la localisation des fermes participant au projet PICRI

L'agriculteur le plus au sud (Franck Chevallier) avait implanté un essai chez un agriculteur voisin associé (en violet).

Le groupe comporte sept agriculteurs de l'ouest de l'Île-de-France (IDF) et membres du GAB IDF. Les fermes des agriculteurs participants étaient réparties sur l'ouest de l'IDF (Figure 30).

Les agriculteurs ont des contextes de production relativement similaires, avec par exemple des sols globalement limono-argileux avec limons battants (bien que certains aient également des parcelles à texture limono-sableuse). Les principaux stress rencontrés sur la culture de blé sont des températures basses au printemps qui limitent la minéralisation à la sortie de l'hiver, des pressions maladies modérées par rapport à la pression observée en conventionnel (essentiellement la rouille jaune, et parfois la septoriose pour certains), et la présence d'adventices (principalement gérées par un désherbage mécanique, reposant sur le binage avec une densité de semis élevée sur le rang et des inter-rangs importants, et l'utilisation de variétés couvrantes).

Les débouchés du groupe pour la production de blé sont essentiellement la panification (sur la ferme pour deux agriculteurs, ou la vente de la production à des coopératives AB ou à des meuniers en tant que blé panifiable), et un agriculteur (Olivier Ranke) utilise aussi la production de paille pour son élevage bovin.

La majorité des agriculteurs cultivent principalement la variété Renan, mais la plupart cherchent à diversifier les variétés utilisées, en testant régulièrement d'autres variétés sur leurs fermes. Renan reste cependant la référence pour l'instant pour sa rusticité par rapport aux maladies notamment, et son compromis intéressant pour son rendement correct et sa teneur en protéines assez élevée. Les objectifs de production sont donc essentiellement d'atteindre le rendement moyen obtenu pour Renan (40-50qx/ha) et 11.5 % en teneur en protéines. Un des agriculteurs (Emmanuel Vandame), qui fabrique du pain à la ferme, a également mentionné le fait que Renan était une variété assez dure à moudre (type hard à medium-hard) et souhaite faciliter l'écrasement des grains en l'associant à d'autres variétés plus tendres.

### *Conception des mélanges*

Les attentes associées à la culture de mélanges par rapport aux variétés habituellement cultivées sont globalement :

- stabiliser les rendements (voire les augmenter), obtenir des rendements au moins égaux à ceux de Renan
- obtenir une qualité suffisante pour la panification (teneur en protéines >11.5 % notamment)
- améliorer la résistance aux maladies (principalement la rouille jaune)
- améliorer la résistance à la verse et pouvoir utiliser des variétés assez hautes
- obtenir une compétitivité suffisante face aux adventices
- tamponner les aléas climatiques
- diversifier les variétés utilisées sur la ferme et pouvoir utiliser des variétés qui n'auraient pas été implantées en pur.

Les mélanges variétaux ont ensuite été conçus lors d'ateliers spécifiques (un atelier par an) afin de répondre au cahier des charges (objectifs et contraintes) et au contexte local de chaque agriculteur

(Tableau 17). Pour la co-conception de ces mélanges, nous nous sommes appuyés sur les règles d'association discutées lors des ateliers précédents, les caractéristiques variétales en pur, et les connaissances et retours d'expérience des agriculteurs sur les variétés en pur et les mélange qu'ils avaient déjà cultivés et observés sur leurs fermes. Pour faciliter les échanges pendant les discussions sur la conception des mélanges, j'ai également réalisé une base de données des principales variétés de blé tendre d'hiver utilisées en AB d'après les référentiels de l'ITAB comportant les fiches de description des variétés et la synthèse des résultats d'observation de ces variétés sur les essais ITAB, ainsi que des résultats d'essais dans la région, et de fiches descriptives des obtenteurs pour certaines variétés suisses, allemandes ou autrichiennes pour lesquelles peu de références sont disponibles sur des essais en France. Enfin, Charlotte Glachant, conseillère en grandes culture en AB à la Chambre d'Agriculture de Seine et Marne, et Alexandre Pichard, technicien chez Agri Obtentions, ont été invités au premier atelier de conception des mélanges pour leur expertise sur la gamme de variétés cultivées en AB dans la région. Certains agriculteurs qui cultivaient déjà des mélanges dont ils étaient satisfaits ont parfois choisi d'évaluer ces mélanges (Thierry Legris a conservé son mélange, et Jonathan Sébille, son voisin qui cultivait le même mélange, a choisi d'évaluer une variante). Les mélanges ont parfois été adaptés par les agriculteurs lors de la deuxième année d'essais.



Agriculteur	Damien Bignon	Franck Chevallier	Emmanuel Vandame	Olivier Ranke	Rick Vandooren	Jonathan Sébille	Thierry Legris
<i>autres activités sur la ferme</i>	<i>poules pondeuses</i>	<i>multiplication de semences</i>	<i>panification</i>	<i>élevage bovin, moulin</i>	<i>panification</i>		
Stress	- excès d'eau parfois - stress azoté - maladies : rouilles, carie, ergot - adventices	- terres hétérogènes - sols froids - stress azoté - rouille jaune	- limons battants froids - maladies - adventices	- printemps froid - stress azoté - maladies : rouille jaune, rouille brune, oïdium	- adventices - maladies : rouille jaune, rouille brune - cerfs et biches	- échaudage (chaleur en fin de cycle) - adventices	- risque compaction des sols et échaudage quand hivers très humides - septoriose
Objectifs	- protéines (vente meunier pour panification) - Résistance (R). maladies - pouvoir couvrant - R. verse	- rendement (marges) - protéines (vente coopérative pour panification) - R. maladies - pouvoir couvrant	- rendement (marges) - compenser la dureté de Renan pour la mouture - protéines - R. maladies - pouvoir couvrant	- stabiliser la production - rendement - hauteur de paille (élevage)	- panification - rendement - R. maladies - diversifier les variétés en AB	- rendement - protéines	- rendement - panification - R. maladies - pouvoir couvrant
Règles d'association des variétés et contraintes pour la conception	- Adventices : ports variés - Maladies : précocités homogènes (pour limiter la compétition entre variétés), R fusariose	- Adventices : uniquement ports étalés - Maladies : précocités homogènes, uniquement résistantes - Sangliers et ravageurs : Au moins une barbue	- Adventices : vigueur au printemps - Maladies : précocités homogènes	- Adventices : pouvoir couvrant, hauteur de paille, au moins une variété très haute, obtenteur commun - Elevage : au moins une variété très haute	- Maladies : uniquement variétés résistantes - Adventices : pouvoir couvrant (port, longueur des feuilles), vigueur au départ - Ecimeuse : hauteur inférieure ou égale à Renan	- Adventices : pouvoir couvrant - Rendement et qualité : Maintenir Atlass en proportion raisonnable	- Adventices et maladies : variétés aux comportements et ports complémentaires - Rendement et qualité : Maintenir Atlass en proportion raisonnable Ecimeuse (fin tallage/début montaison)
Mélanges choisis	<u>Années 2016 et 2017:</u>  <b>Renan, Atlass, Élément, Titlis</b>	<u>Année 2016:</u>  <b>Renan, Atlass, Élément, Titlis</b>	<u>Année 2016:</u>  <b>Renan, Atlass, Élément, Titlis</b>  <u>Année 2017:</u>  <b>Renan, Energo, Élément, Titlis</b>	<u>Années 2016 et 2017:</u>  <b>Capo, Energo, Élément, Titlis</b>	<u>Années 2016 et 2017:</u>  <b>Renan, Ghayta, Venezia</b>	<u>Année 2016</u>  <i>Mélange 1 :</i> <b>67% Renan, 33% Atlass</b> <i>Mélange 2 :</i> <b>Renan, Atlass, Skerzzo, Hendrix</b>	<u>Année 2016:</u>  <b>50% Renan, 25% Atlass, 25% Skerzzo</b>  <u>Année 2017:</u>  <b>50% Renan, 25% Atlass, 25% Hendrix</b>

Tableau 17 : Cahiers des charges spécifiques des agriculteurs et mélanges choisis

Agriculteur	Variété	Classe	Rdmt	Prot	RB	RJ	Septo	Fusa	Germ	Préc mont	Préc épi	Ht	Verse	Concurrence adventives	Hauteur, port, tallage
Damien, Franck, Emmanuel (année 2016)	Renan	BAF	95,7	-	8	7	-	-	6	1	6	4	7	correcte, fin	port étalé, tallage correct
	Atlass	BP	117	6	6	9	7	-	6	4	6	3,5	6	peu compétitive	courte, port dressé
	Element	BAF	95	-	7	6	6,5	6			6,5	6	6	compétitive, fin	haute
	Titlis	BAF			8	8	5			3	5	5,5	5,5		
Emmanuel (année 2017)	Renan	BAF	95,7	-	8	7	-	-	6	1	6	4	7	correcte, fin	port étalé, tallage correct
	Energ	BAF		15,3%	6	7	7	6		6,5	6,5	6,5	6		haute
	Element	BAF	95	-	7	6	6,5	6			6,5	6	6	compétitive, fin	haute
	Titlis	BAF			8	8	5			3	5	5,5	5,5		
Olivier	Capo				8,5	7,5	7	6	6		6,5	6,5		fort pouvoir couvrant	vigueur au départ
	Energ	BAF		15,3%	6	7	7	6		6,5	6,5	6,5	6		haute
	Element	BAF	95	-	7	6	6,5	6			6,5	6	6	compétitive, fin	haute
	Titlis	BAF			8	8	5			3	5	5,5	5,5		
Rick	Renan	BAF	95,7	-	8	7	-	-	6	1	6	4	7	correcte, fin	port étalé, tallage correct
	Ghayta	BAF	>100		8	6	7	5	4	2	6	3,5	7		
	Venezio	BPS			8	7	7	5,5	5	3	6,5	3,5	6		
Jonathan Mélange 1	Renan	BAF	95,7	-	8	7	-	-	6	1	6	4	7	correcte, fin	port étalé, tallage correct
	Atlass	BP	117	6	6	9	7	-	6	4	6	3,5	6	peu compétitive	courte, port dressé
Jonathan Mélange 2	Renan	BAF	95,7	-	8	7	-	-	6	1	6	4	7	correcte, fin	port étalé, tallage correct
	Atlass	BP	117	6	6	9	7	-	6	4	6	3,5	6	peu compétitive	courte, port dressé
	Skerzzo	BPS	101,1	-	7	7	7	6	4	-	6	4	7	couvrante sortie hiver	Étalée mais faible tallage
	Hendrix	BPS	108,2	-	7	6	7	5	4	-	6	3,5	6	couverture moyenne	hauteur moyenne
Thierry (année 2016)	Renan	BAF	95,7	-	8	7	-	-	6	1	6	4	7	correcte, fin	port étalé, tallage correct
	Atlass	BP	117	6	6	9	7	-	6	4	6	3,5	6	peu compétitive	courte, port dressé
	Skerzzo	BPS	101,1	-	7	7	7	6	4	-	6	4	7	couvrante sortie hiver	Étalée mais faible tallage
Thierry (année 2017)	Renan	BAF	95,7	-	8	7	-	-	6	1	6	4	7	correcte, fin	port étalé, tallage correct
	Atlass	BP	117	6	6	9	7	-	6	4	6	3,5	6	peu compétitive	courte, port dressé
	Hendrix	BPS	108,2	-	7	6	7	5	4	-	6	3,5	6	couverture moyenne	hauteur moyenne

Tableau 18: Caractéristiques des mélanges des agriculteurs

Noms des colonnes : « Rdmt » = rendement, « Prot » = protéines, « RB »=rouille brune, « RJ » = rouille jaune, « Septo » = septoriose, « Fusa » = fusariose, « Germ » = germination sur pied, « Préc mont » = précocité montaison, « Préc épi » = précocité épiaison, « Ht » = hauteur. Les échelles vont de 1 (faible/sensible) à 9 (élevé/résistant). BP : blé panifiable, BPS : blé panifiable supérieur, BAF : blé améliorant de force.

Damien a choisi son mélange en tenant compte des règles d'associations et aussi pour les caractéristiques de certaines variétés (Tableau 18). Ainsi, il a choisi Renan pour sa rusticité et son intérêt pour la qualité, Elément pour sa hauteur et sa qualité, Titlis pour sa teneur en protéines et son rendement correct (Titlis avait été cultivée depuis plusieurs années par Olivier). La première année d'essais (2015-2016), Franck et Emmanuel ont finalement décidé d'évaluer le même mélange que Damien. Emmanuel a ensuite préféré adapter son mélange la seconde année (2016-2017) en remplaçant Atlass par Energ, qui est une variété assez productive et avec un profil intéressant pour la qualité.

Olivier a choisi d'associer Capo et Titlis car il avait observé ces deux variétés comme intéressantes en mélange (sur des années précédentes sur sa ferme). Il a introduit Energ car il était satisfait de son pouvoir couvrant, Titlis car il avait observé qu'il contrôlait bien le vulpin et Elément pour sa hauteur de paille. Titlis est une variété suisse et Capo, Elément et Energ sont autrichiennes. Nous avons aussi veillé à vérifier la cohérence entre le choix des variétés et les règles proposées aux ateliers précédents pour la conception des mélanges.

Rick préférerait utiliser un mélange à trois variétés, et a donc choisi d'assembler Ghayta et Venezia à la variété de référence Renan. Face à la pression rouille jaune, il a ainsi choisi des variétés toutes résistantes. Rick a également choisi Ghayta et Venezia pour leur profil intéressant pour maximiser à la

fois le rendement et la teneur en protéines.

Jonathan a voulu évaluer un mélange proche de celui qu'il cultivait habituellement (Mélange 1, Tableau 18), ainsi qu'une version enrichie par des variétés qu'il avait observées sur sa ferme en proportions égales.

Enfin, Thierry a choisi de remplacer Skerzzo par Hendrix la deuxième année d'essai car il avait observé que cette variété s'était bien comportée en pur sur sa ferme.

## B. Evaluation des mélanges à la ferme

### *Introduction*

Les mélanges conçus ont ensuite été implantés dans des essais à la ferme sur deux années. Chaque agriculteur a ainsi pu observer son mélange en conditions réelles de culture, et l'évaluer sur ses performances agronomiques et son adéquation avec le contexte de production pour lequel il avait été conçu. Un essai complémentaire a également permis d'évaluer les mélanges sur un site commun.

### *Matériel et méthodes*

#### *Description des essais en bandes*

L'objectif des essais était de pouvoir comparer les performances des mélanges avec les performances théoriques correspondantes (calculées comme la moyenne des performances des variétés en pur qui composent les mélanges). Ceci nécessitait donc d'évaluer le mélange de chaque agriculteur sur sa ferme et toutes les variétés en pur composant le mélange. Afin de simplifier la réalisation des essais par les agriculteurs, il a été proposé d'utiliser des essais en bandes (Figure 31), comme ceux mis en place l'année précédente dans le cadre du travail d'idéotypage du projet Wheatamix. Chaque modalité (mélange ou variété pure) est évaluée sur une bande d'une ou deux largeur(s) de passage de semoir (environ 10-12 m de large) et sur une longueur suffisante (au moins 150 m). Nous avons également souhaité ajouter une bande supplémentaire pour avoir une répétition d'une des variétés aux extrémités de l'essai (souvent Renan qui est la variété de référence en AB), afin d'avoir une estimation de l'hétérogénéité environnementale sur la parcelle dans le sens de la largeur des bandes. Enfin, nous avons réalisé les mesures sur trois blocs découpés dans le sens de la longueur des bandes, pour avoir des répétitions des mesures, (sauf pour la récolte puisque ce n'était pas toujours possible pour les agriculteurs de faire plusieurs pesées par bande).



Figure 31 : Représentation schématique des essais en bandes

Les recommandations pour constituer les mélanges en tenant compte des PMG des différentes variétés, pour que les composants des mélanges soient en proportions égales sur le nombre de grains (plutôt que sur le poids), n'ont pas toujours pu être respectées.

#### *Implantation des essais*

L'implantation des essais a parfois été compliquée pour certains agriculteurs par manque de temps, la période des semis correspondant à un pic de la charge de travail pour les céréaliers. La répétition d'une des variétés n'a donc pas toujours été réalisée. Dans certains cas, il a fallu proposer un dispositif qui permette un compromis entre les besoins pour les dispositifs expérimentaux nécessaires (pour les



analyses statistiques) et la faisabilité de l'implantation de l'essai pour les agriculteurs. Dans ce cas, nous avons donc proposé un type d'essai simplifié ne comprenant qu'une bande de mélange et une bande de Renan. En effet, Renan est souvent considérée comme la variété de référence pour le groupe d'agriculteurs (sauf sur une ferme où cette variété n'était pas implantée car elle ne faisait pas partie de la composition du mélange) et joue ainsi le rôle de témoin.

Les essais ont été menés sur deux années (2015-2016 et 2016-2017), sauf pour certains agriculteurs qui n'ont pas pu reconduire l'essai la seconde année (Tableau 19) par manque de temps pour s'investir dans le projet.

	Damien Bignon	Franck Chevallier	Emmanuel Vandame	Olivier Ranke	Rick Vandooren	Jonathan Sébille	Thierry Legris
2015-2016	Essai complet	Essai complet	Essai complet	Essai complet	Essai complet	Essai complet	Essai simplifié
2016-2017	Essai complet	Pas d'essai	Essai complet	Essai complet	Essai simplifié	Pas d'essai	Essai simplifié

Tableau 19 : Type d'essais réalisés par chaque agriculteur sur les deux années d'expérimentation

Les essais ont été menés par les agriculteurs, avec les mêmes itinéraires techniques que pour leurs parcelles de blé sur le reste de leurs fermes.

La première année (2015-2016), les essais à la ferme ont été complétés par un essai AB en micro-parcelles géré par Agri Obtentions chez Franck Chevallier qui accueille régulièrement des essais d'évaluation variétale. Les mélanges de 2015-2016 (sauf ceux de Jonathan Sébille) ainsi que les variétés pures qui les composent ont été intégrés dans un petit essai en complément de l'essai d'évaluation variétale de l'ITAB. Ils sont évalués sur des micro-parcelles de 15 m<sup>2</sup>, avec deux répétitions.

#### *Suivi des essais*

Les suivis des essais en cours de saison ont été réalisés par l'équipe DEAP du Moulon, des étudiants en première année de BTS en productions végétales du lycée agricole Sully à Magnanville (partenaire du PICRI), et par Bastien Paix, animateur grandes cultures du GAB IDF et responsable de la mise en œuvre du partenariat dans le cadre du projet. Le suivi effectué a visé à caractériser le développement végétatif des parcelles et les pressions adventices et maladies.

Le pouvoir couvrant, qui représente la surface de sol couverte par la culture, a été noté à l'aide d'une échelle de notation élaborée par l'ITAB (Annexe II.2.1). Les notations ont été effectuées sur les trois blocs par bande. Etant donnée la lourdeur des notations et afin réduire l'effet notateur, les notations ont été réalisées à plusieurs et différents binômes de notateurs se sont répartis sur les essais et sur les blocs. Toutefois, le premier bloc du premier essai a été noté par tous les notateurs afin de s'accorder sur l'échelle de notation et d'harmoniser les notes attribuées. Trois passages ont été effectués en 2016 (stade épi 1cm, stade deux nœuds et à épiaison) alors que seule la notation au stade deux nœuds a été réalisée en 2017 (car c'était le stade le plus discriminant entre bandes).

Des prélèvements de biomasses aériennes du blé et des adventices ont été effectués sur des cadrats de 50 cm x 50 cm avant floraison. Les plantes de blé et les adventices ont été prélevées au champ sur

chaque bloc de chaque bande. Les adventices ont été identifiées (de l'espèce à la famille). Les plantes ont ensuite été séchées à l'étuve à 70°C pendant 48h puis pesées (biomasse de matière sèche). Le ratio de la biomasse du blé sur la biomasse totale du blé et des adventices a été calculé pour chaque prélèvement.

La présence et l'intensité des symptômes des principales maladies (rouille jaune, rouille brune, septoriose) ont été notées lors de deux passages chaque année pour quantifier l'importance des maladies sur la parcelle et sur les différentes bandes, et leur évolution dans le temps. Les notateurs s'étaient entraînés sur le didacticiel [QuantiPest](#)<sup>1</sup>. L'année 2015-2016 a été particulièrement marquée par le développement de la jaunisse nanisante de l'orge (JNO, pourtant peu fréquente en général) suite à des conditions favorables au développement des pucerons à l'automne. Des notations ont donc également été effectuées pour évaluer l'importance du développement de cette maladie à l'échelle de la parcelle et noter les éventuelles différences entre bandes.

Le rendement a été mesuré par les agriculteurs sur chaque bande et des échantillons ont été prélevés pour mesurer la teneur en protéines.

#### *Enquête de satisfaction auprès des agriculteurs*

Des entretiens téléphoniques ont été réalisés auprès des agriculteurs à la fin de chaque année d'essais par des stagiaires de première année de BTS en productions végétales (Julien Lorrette en 2016 et Chloé Chevallier en 2017). Ils ont permis de recueillir les retours des agriculteurs sur le déroulement des essais, leurs observations sur le comportement des variétés et des mélanges, et évaluer leur satisfaction quant aux performances des mélanges sur leurs propres critères d'évaluation, en plus des performances agronomiques des mélanges.

## *Résultats*

### *Essais 2015-2016*

La culture précédente avant le blé en 2015-2016 était de la luzerne pour les essais chez Damien Bignon (DAB), Rick Vandooren (RIV) et sur l'essai d'Agri Obtentions (AO), de la féverole chez Franck Chevallier (FRC) et chez Emmanuel Vandame (EMV), et un mélange de pois fourrager et de triticale chez Jonathan Sébille (JOS) et Thierry Legris (THL).

### *Rendement*

Les rendements moyens sur les essais pour la récolte 2016 étaient globalement très faibles, du fait de la saison catastrophique, mais toutefois contrastés entre sites (Figure 32), et étaient notamment plus élevés pour les essais d'Agri Obtentions (AO) et d'Olivier Ranke (OLR).

---

<sup>1</sup> [https://www6.inra.fr/quantipest\\_fr/Didacticiels/Quantification/Ble/Sensibilite-varietale-du-ble-aux-maladies-foliaires](https://www6.inra.fr/quantipest_fr/Didacticiels/Quantification/Ble/Sensibilite-varietale-du-ble-aux-maladies-foliaires)

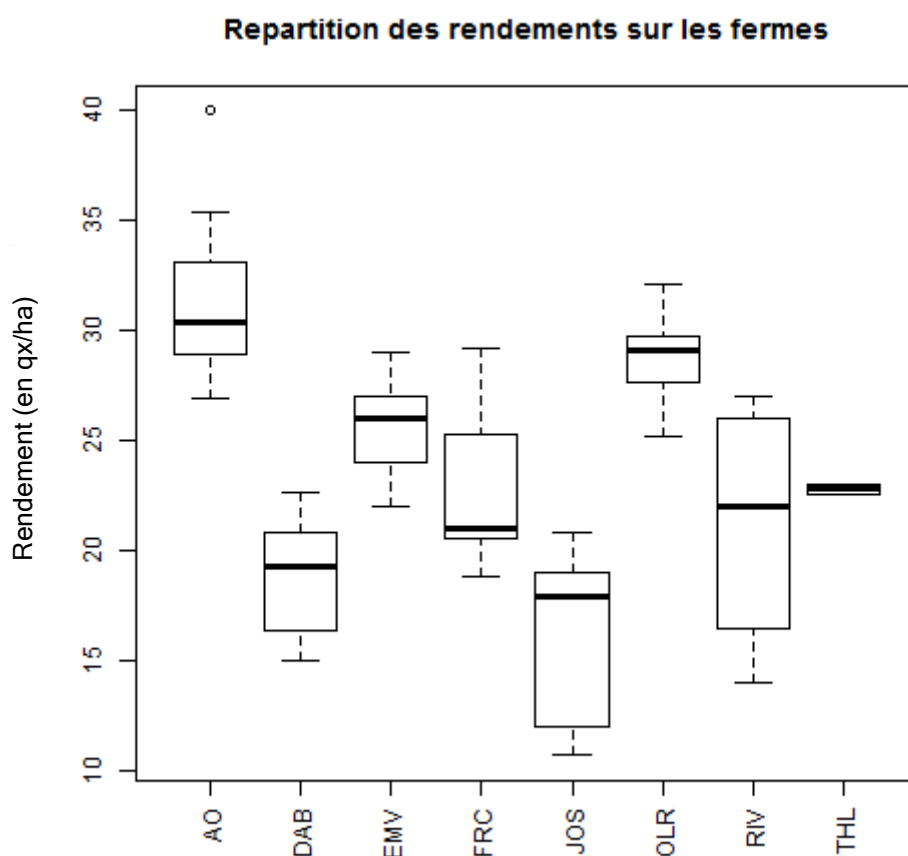
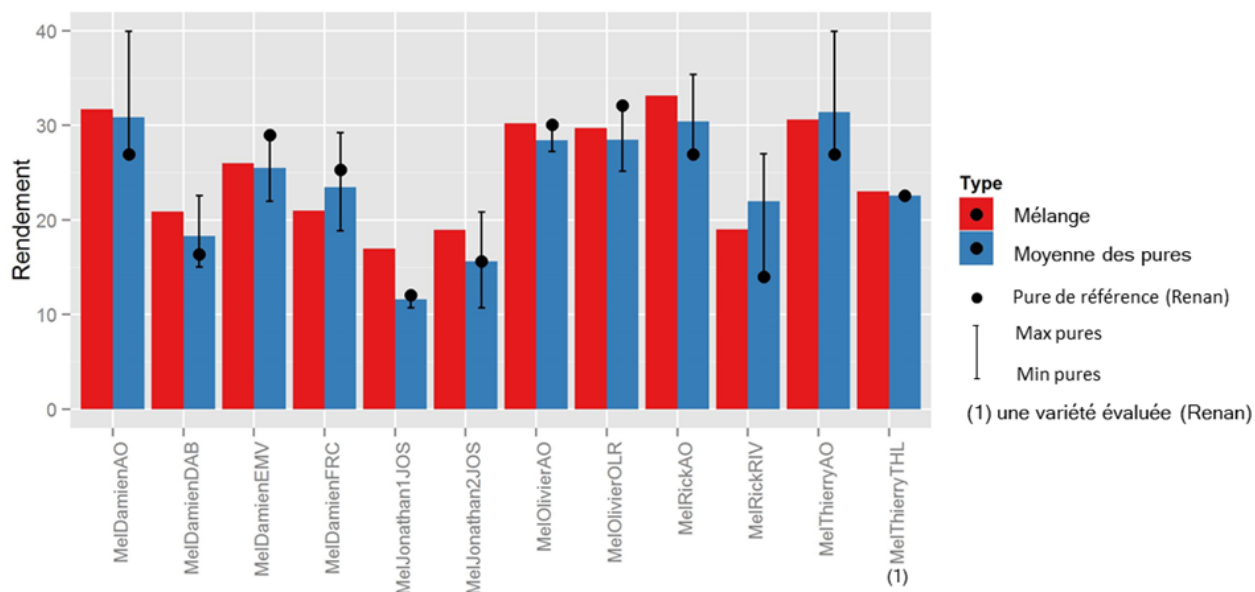


Figure 32 : Rendements moyens sur les fermes pour les essais en 2016 (box plot)

Les lettres majuscules correspondent aux sites (deux premières lettres du prénom et première lettre du nom de l'agriculteur pour la ferme correspondante, ou AO pour l'essai mené par Agri Obtentions chez Franck en 2015-2016). L'essai THL comportait seulement deux observations.

Aucun des mélanges n'a obtenu un rendement meilleur ou pire que ses composantes observées en pure sur le même site (Figure 33, Tableau 20), sauf pour le mélange 1 de Jonathan. Ce mélange (66.7 % Renan, 33.3 % Atlass) a obtenu un rendement supérieur à la meilleure variété en culture pure entrant dans la composition du mélange (overyielding transgressif), notamment du fait du rendement de la variété Atlass plus modéré que sur les autres essais (Tableau 20).



	FRC	DAB	EMV	AO		OLR	AO
Renan	25,29	16,35	29	26,96	Energo	32,10	30,07
Atlass	29,21	22,60	24	39,97	Capo	25,15	27,22
Titlis	18,85	15,02	22	27,54	Titlis	27,65	27,54
Elément	20,56	19,29	27	28,93	Elément	29,09	28,93
<b>Moyenne pures</b>	<b>23,48</b>	<b>18,32</b>	<b>26</b>	<b>30,85</b>	<b>Moyenne pures</b>	<b>28,50</b>	<b>28,44</b>
Mélange	21,01	20,87	26,00	31,71	Mélange	29,74	30,20
<b>Over-yielding</b>	<b>-2,47</b>	<b>2,55</b>	<b>0,50</b>	<b>0,86</b>	<b>Over-yielding</b>	<b>1,25</b>	<b>1,76</b>

	RIV	AO	JOS	Mélange JOS1	Mélange JOS2	THL	Mélange THL	AO
Renan	14	26,96	12,03	67%	25%	22,580	50%	26,96
Ghayta	25	28,91	10,72	33%	25%	NA	25%	39,97
Venezio	27	35,39	18,98		25%	NA	25%	31,85
<b>Moyenne pures</b>	<b>22</b>	<b>30,39</b>	<b>Moyenne pures</b>	<b>11,594</b>	<b>15,648</b>		NA	<b>31,43</b>
Mélange	19	33,13	Mélange	16,97	18,93		23,04	30,62
<b>Over-yielding</b>	<b>-3</b>	<b>2,74</b>	<b>Over-yielding</b>	<b>5,38</b>	<b>3,28</b>		NA	<b>-0,82</b>

Tableau 20 : Valeurs des rendements observés pour chaque variété et mélanges sur les essais en 2016 et valeur des overyieldings (OY)

Le mélange 1 de Jonathan a obtenu un OY transgressif élevé (5.38 qx/ha) et les autres OY étaient plus faibles (Tableau 20). On observe deux cas d'OY négatif (underyielding) chez les agriculteurs (chez Franck et chez Rick), sans que ces contreperformances se répètent sur les autres sites d'observation

de ces deux mélanges (AO et agriculteurs).

Chez Damien, l'OY est supérieur à la différence observée entre les deux bandes répétées de la variété Renan (1.77qx/ha) donc à l'hétérogénéité environnementale sur la largeur de la parcelle. Le mélange de Franck a obtenu un underyielding inférieur à 5% de la valeur moyenne des pures (- 10.6 %) tandis que le même mélange évalué chez Damien (sur la ferme pour laquelle il avait initialement été conçu) a obtenu un OY intéressant (13.9 %). Le mélange d'Olivier a obtenu un OY de 4.4 % sur sa ferme et de 6.2 % sur l'essai d'Agri Obtentions. Le mélange de Rick a obtenu un underyielding de -13.64 % sur sa ferme, sur l'essai AO l'OY était de 3.7 %. Les mélanges de Jonathan présentent des OY particulièrement importants par rapport à la moyenne des variétés composant ces mélanges évaluées en pur 46.4 % pour le mélange 1 et 21.0 % pour le mélange 2, ce qui semble s'expliquer par une contre-performance de la variété Atlass sur sa ferme.

Les OY étaient majoritairement compris entre 0 et +3 qx/ha, et la moyenne des OY (1.28 qx/ha, soit 7.15%) était légèrement inférieure à celle obtenue pour les mélanges du projet Wheatamix (1.87 qx/ha soit 4.59%) en conventionnel (majoritairement bas intrants).

#### Teneur en protéines

On observe en revanche moins de différences entre les mélanges et les variétés pures correspondantes pour la teneur en protéines (Figure 34). Les teneurs en protéines étaient très élevées sur l'essai de Rick compte-tenu des profils des variétés qu'il avait choisies (profils GPD<sup>1</sup> telles que Ghayta et Venezia) et des faibles rendements sur son essai en 2016.

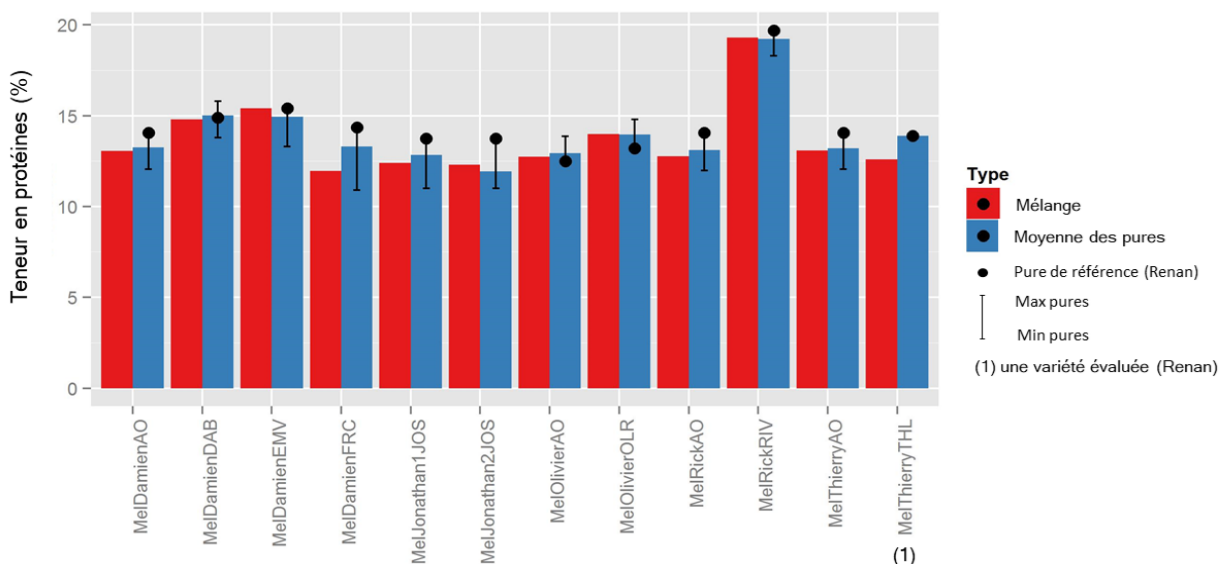


Figure 34 : Teneur en protéines des mélanges et de la moyenne des variétés pures sur les essais à la ferme

La variété de référence pour le mélange d'Olivier est Energo.

<sup>1</sup> GPD+ : Grain Protein Deviation, représente l'écart à la droite de régression entre la teneur en protéines et le rendement. Plus une variété a un GPD élevé, plus elle a la capacité d'obtenir une teneur en protéines élevée à rendement constant par rapport aux autres variétés.

Les mélanges ont globalement obtenu des valeurs proches de la moyenne des variétés pures, sauf pour le mélange de Franck. Renan obtient souvent la meilleure valeur de teneur en protéines parmi les variétés pures composant les mélanges. Compte-tenu des faibles rendements observés en 2016, les teneurs en protéines étaient élevées et toutes supérieures au seuil de 11.5 % (sauf pour Atlass chez Franck et Jonathan, qui n'est pas classée parmi les variétés panifiables).

#### *Pouvoir couvrant*

Les notes de pouvoir couvrant au stade épi 1 cm étaient très proches entre variétés. Les notations effectuées à épiaison étaient très proches de celles effectuées au stade deux nœuds (courant montaison). Nous présentons donc uniquement les notes au stade deux nœuds (Figure 35).

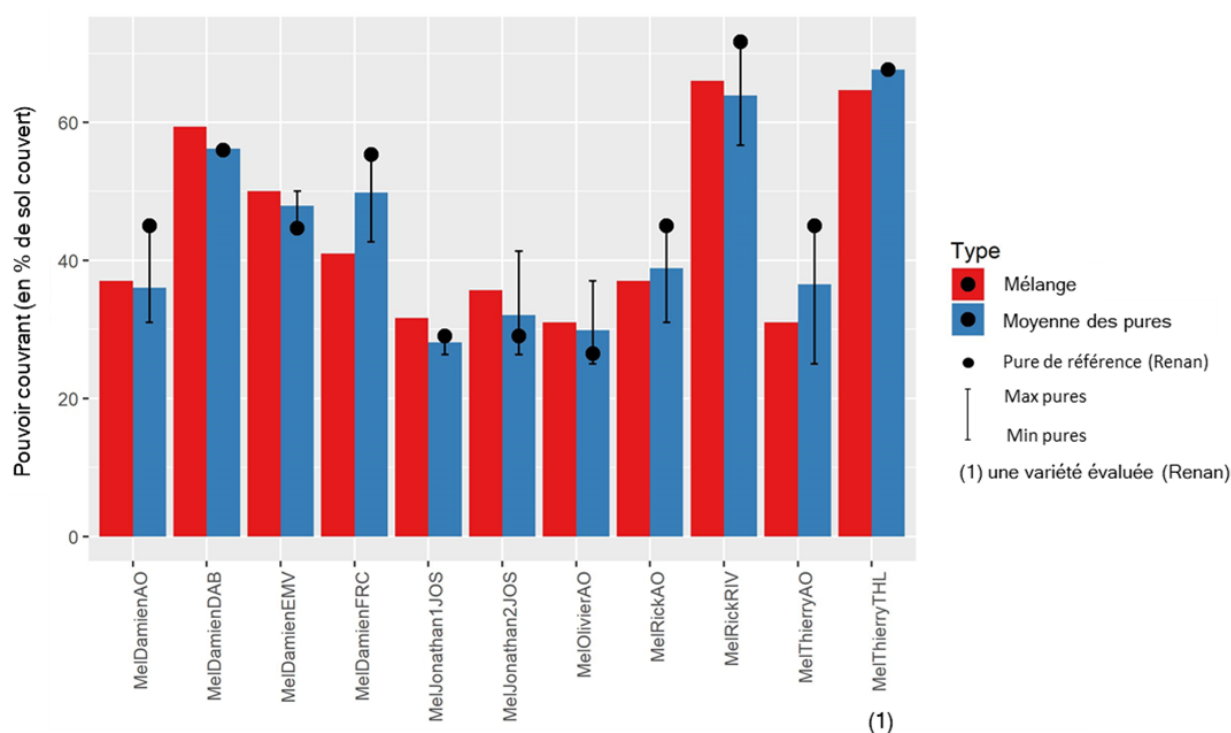


Figure 35 : Notes de pouvoir couvrant au stade deux nœuds (en % de sol couvert) en 2016

Les mélanges ont obtenu des notes globalement proches de la moyenne des variétés pures correspondantes, sauf pour le mélange de Damien chez Franck qui avait la note la plus basse sur son essai. La variété Renan était particulièrement couvrante sur l'essai d'Agri Obtentions et sur l'essai de Franck ce qui confirme son intérêt pour l'AB.

#### *Compétition face aux adventices*

La compétitivité du blé face au développement des adventices a aussi été évaluée sur les prélèvements de biomasses sur les essais chez les agriculteurs. Les mélanges obtiennent des ratios de biomasse de blé sur la biomasse totale prélevée (blé et adventices) au moins aussi élevés que les ratios moyens sur les variétés pures composant les mélanges (Figure 36). Notons que la variété Renan a le plus faible ratio dans 5 fermes sur 7 (en comparaison aux pures et mélanges sur chaque site).

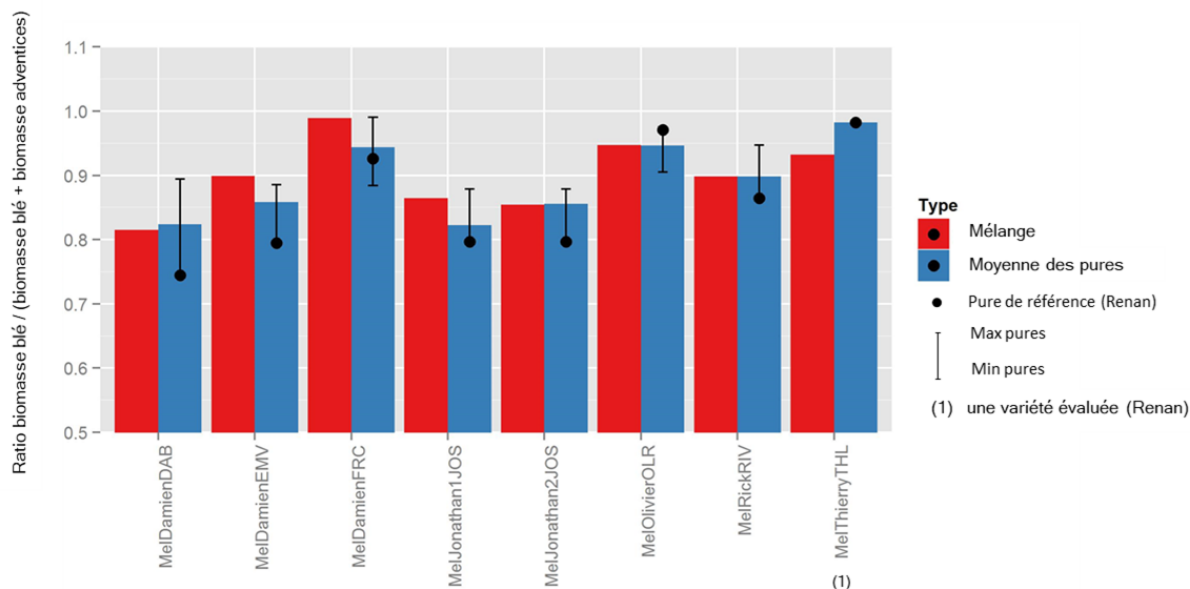


Figure 36 : Ratios de la biomasse de blé sur la biomasse totale par prélèvement pour les mélanges et les variétés évaluées en pur en 2016

Essais 2016-2017

Les précédents étaient des cultures de lentilles pour l'essai de Damien, de féverole pour l'essai de Rick, un mélange de pois et de tritcale pour l'essai de Thierry et une prairie (2 ans) pour celui d'Olivier.

### Rendement

Les rendements obtenus en 2017 étaient plus élevés qu'en 2016. Ils sont plus faibles sur la ferme d'Olivier par rapport aux autres fermes (Figure 37).

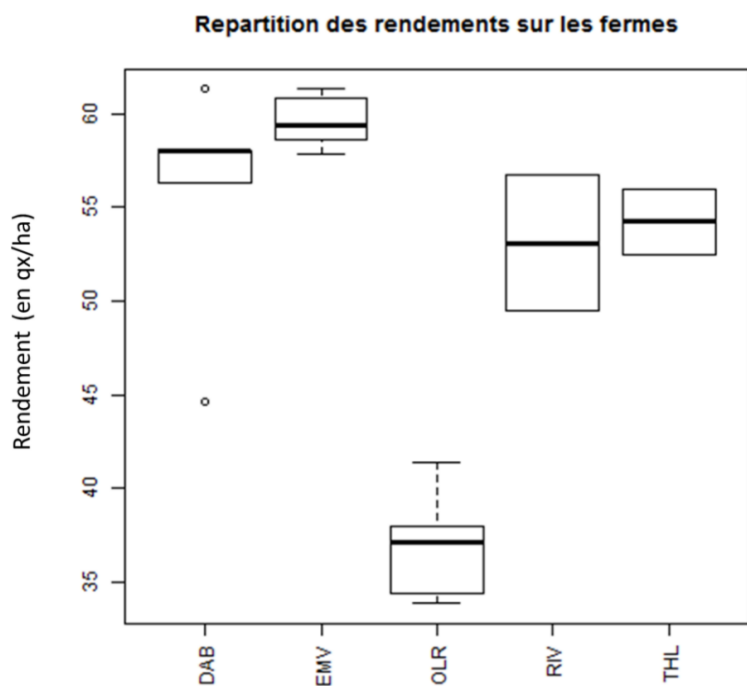


Figure 37 : Rendements sur les différentes fermes en 2017 (boxplot)

En 2017, les mélanges ont obtenu des rendements au moins égaux à ceux des variétés en pur qui les composent (Figure 38).

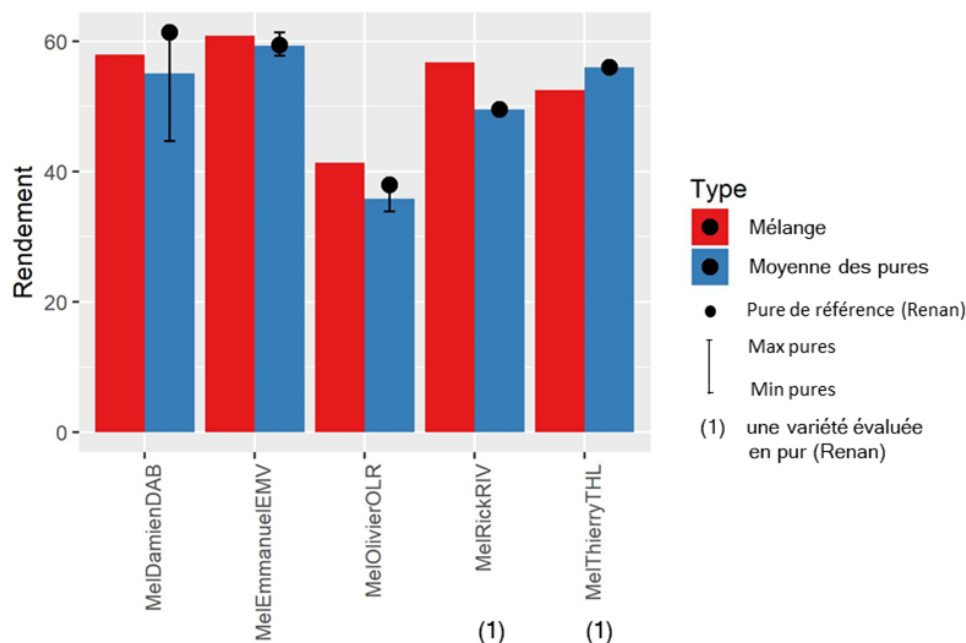


Figure 38 : Rendements observés sur les mélanges et les variétés en culture pure pour la récolte 2017

La variété de référence pour le mélange d'Oliver est Energo (même mélange qu'en 2016).

On remarque toutefois qu'une variété a obtenu un rendement inférieur sur l'essai de Damien, il s'agit de Titlis (44.6 qx/ha). Les deux répétitions de la variété Renan sur cet essai avaient la même valeur de rendement, indiquant qu'aucune hétérogénéité entre les bandes dans la largeur de la parcelle n'a été détectée. Les overyieldings étaient de 2.9 qx/ha pour le mélange de Damien, soit 5.3 % du rendement de la moyenne des variétés correspondantes en culture pure, 1.5 qx/ha pour le mélange d'Emmanuel (2.6 %) et 5.5 qx/ha pour le mélange d'Olivier (15.5 %). Globalement, l'OY moyen sur ces essais était de 7.8% (alors qu'il était de 0.27% sur les essais du projet Wheatamix en conventionnel). Sur les deux essais simplifiés avec une unique variété de référence, le mélange a été très supérieur à Renan chez Rick, alors qu'il était légèrement inférieur chez Thierry.

#### *Teneur en protéines*

La teneur en protéines des mélanges (Figure 39) était inférieure à la moyenne des variétés pures pour les mélanges de Rick et Thierry et inférieure à celle de la variété Renan pour ces deux mélanges ainsi que celui d'Emmanuel, ce qui pourrait s'expliquer en partie par les différences de rendement (dilution de la teneur en protéines par le rendement). La variété qui obtient une teneur en protéines nettement inférieure sur l'essai de Damien est Atlass (8.6 %) à cause de son faible potentiel pour la qualité (profil productif).



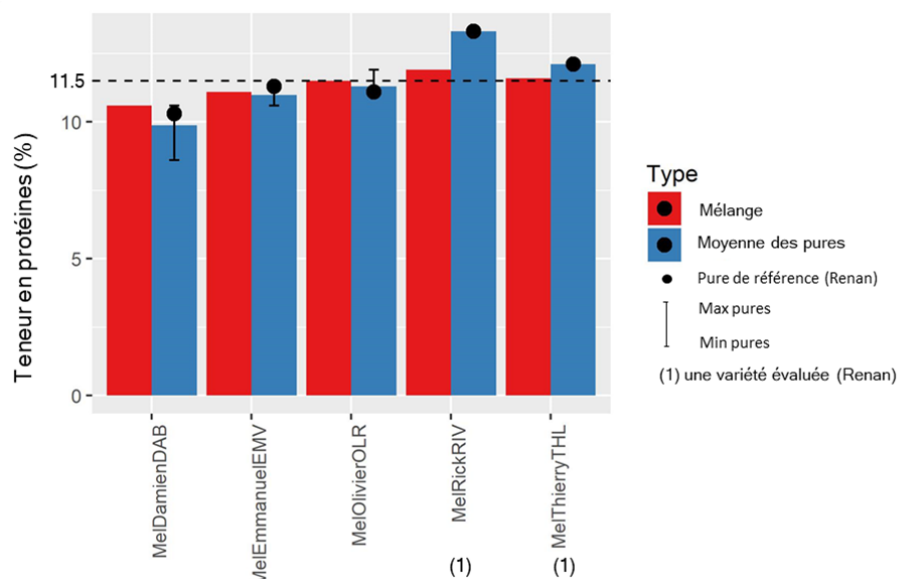


Figure 39 : Teneur en protéines des mélanges et des moyennes des variétés correspondantes en culture pure en 2017

Elle atteignait toutefois le seuil de 11.5 % pour les mélanges d'Olivier, Rick (variétés aux profils GPD+) et Thierry. En revanche, pour les mélanges de Damien et d'Emmanuel, la teneur en protéines des mélanges était inférieure à 11.5 %, bien qu'elle fût au moins égale à celle de la moyenne des pures (et supérieure à Renan dans deux cas sur trois).

Pour comparer les mélanges à la moyenne des variétés pures, nous avons également réalisé des mélanges des échantillons issus de la récolte (en proportions égales) afin d'évaluer si leur teneur en protéines était égale à celle des mélanges au champ (où les proportions ont pu varier par rapport au semis). La teneur en protéine des mélanges au champ était supérieure ou légèrement supérieure à la teneur en protéines des mélanges ainsi constitués après la récolte (10.6 % pour le mélange au champ contre 10.1 % pour le mélange post-récolte de Damien, 11.1 % contre 10.9 % pour le mélange d'Emmanuel, et 11.5 % contre 11.3 % pour le mélange d'Olivier).

#### *Pouvoir couvrant*

Comme en 2016, le pouvoir couvrant (en proportion de sol couvert) était plus élevé sur les fermes de Rick et Thierry en 2017 (Figure 40) en raison de leurs sols qu'ils qualifient de plus « poussants ». Sur l'essai d'Emmanuel, la variété Élément a obtenu une proportion de sol couvert inférieure à celle des autres variétés (45.7 %) malgré sa hauteur. La variété Renan était parmi les variétés les plus couvrantes sur tous les essais. On observe de manière générale peu de différences entre les mélanges et les moyennes des variétés pures correspondantes.

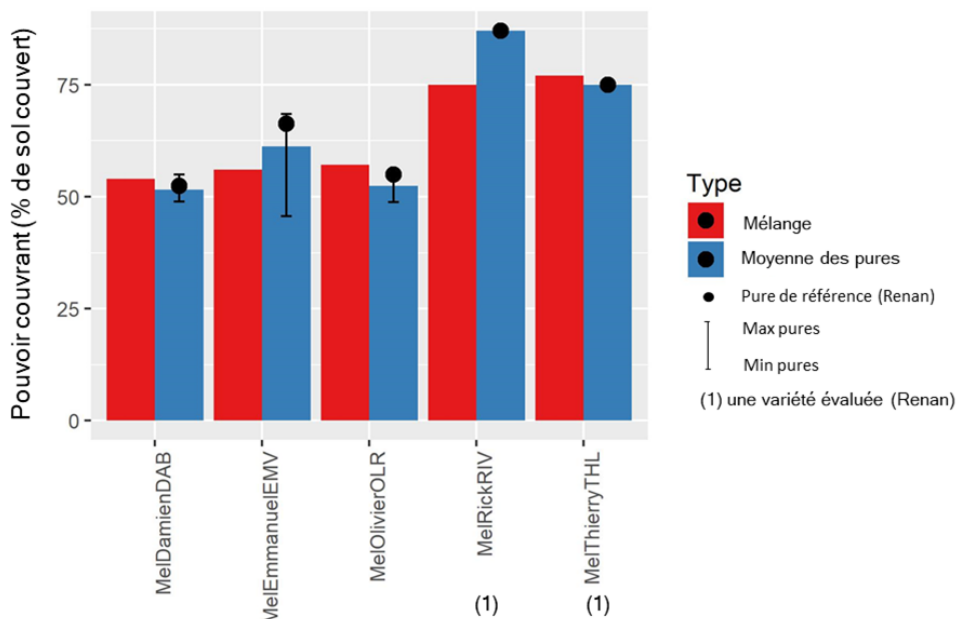


Figure 40 : Pouvoir couvrant des mélanges et des moyennes des variétés pures correspondantes en 2017.

#### Compétition face aux adventices

Les biomasses des adventices relativement aux biomasses en blé étaient plus élevées sur les essais de Rick et de Thierry (ratios de biomasse du blé sur la biomasse totale avant floraison plus faibles, Figure 41). Comme pour le pouvoir couvrant, le mélange de Rick a obtenu un ratio inférieur à celui observé pour la variété Renan, mais ceci ne semble pas s'être traduit par un impact négatif sur le rendement (Figure 38). Les mélanges ont obtenu des valeurs très proches des moyennes calculées sur les variétés pures correspondantes, mais les biomasses d'adventices sur ces fermes étaient faibles.

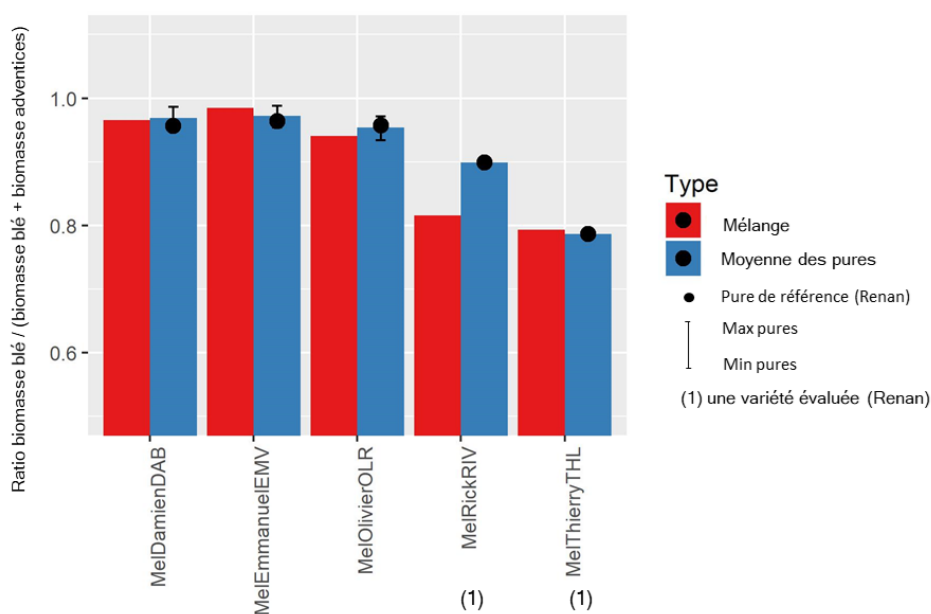


Figure 41 : Ratios de la biomasse de blé sur la biomasse totale par prélèvement pour les mélanges et les variétés en pur en 2017

## *Discussion*

L'objectif des essais était de valider l'adéquation des mélanges aux contextes et objectifs de chacun des agriculteurs. En effet, les essais n'étaient pas conçus pour observer des mélanges permettant de valider des règles d'association. Pour cela, il aurait fallu mettre en place un essai analytique pour évaluer un plus grand nombre de mélanges, respectant et ne respectant pas chaque règle pour pouvoir les valider ou non. Ce type d'essai correspondrait à une approche centrée sur les règles d'association, alors que l'objectif ici était bien de concevoir des mélanges adaptés au terroir de chaque agriculteur.

### *Interprétations des résultats d'essais*

En 2016, année catastrophique pour le blé au niveau national, les rendements plus élevés sur l'essai d'Olivier par rapport aux autres essais peuvent s'expliquer par l'absence de JNO (grâce à un semis très tardif), et à un essai globalement très sain concernant le développement de maladies. L'overyielding obtenu pour le mélange de Damien sur sa ferme peut s'expliquer par un développement important de JNO sur les variétés Elément (note de 60 % à floraison) et Titlis (70 %), alors que le mélange était moins touché (20 %). Cependant, on n'observe pas d'avantage aussi marqué pour le même mélange (note de 60 %) sur l'essai d'Emmanuel (avec Elément à 55 % et Titlis à 65 %). Il faut toutefois mentionner le fait qu'Emmanuel avait eu un problème de réglage de son semoir au semis en 2015, alternant des rangs très denses avec des rangs peu denses (de manière homogène sur l'ensemble des bandes), ce qui a pu favoriser le déplacement des pucerons entre plantes en automne. Les overyieldings obtenus sur l'essai de Jonathan sont probablement dus à des effets de compensation des faibles rendements de la variété Atlass, au profil pourtant très productif, mais sur laquelle des symptômes importants de JNO ont été observés (70 %). Des symptômes de septoriose ont enfin été observés sur la variété Titlis sur plusieurs essais (Emmanuel, Franck) en 2016. Enfin, de la verse a été observée et notée sur l'essai AO (le 12 juillet 216). Les quatre mélanges évalués sur l'essai ont tous obtenu une réduction de la note de verse d'un point par rapport à la moyenne des variétés correspondantes notées en culture pure.

Il convient enfin de garder à l'esprit que les agriculteurs avaient qualifié l'année 2016 d'exceptionnelle et ne la considèrent pas comme une année représentative des conditions observées sur leurs fermes. L'année 2017 en revanche était plus normale par rapport aux conditions d'essais. Des symptômes des maladies les plus courantes (rouille jaune et septoriose) ont été observés, en proportions très modérées (jamais plus de 20 % des surfaces de feuilles atteintes les 7 et 8 juin) et certains essais étaient très sains (ferme d'Olivier). Globalement les résultats des essais sont plutôt positifs, même si les deux essais simplifiés ne permettent pas de conclure sur le comportement des mélanges par rapport aux performances attendues sur la moyenne des variétés pures sur ces fermes.

### *Satisfaction des agriculteurs par rapport à leurs mélanges*

Les mélanges de Damien et d'Olivier ont obtenu des overyieldings intéressants les deux années d'essais (5.3 % en 2016 et 13.9 % en 2017 pour le mélange de Damien, 15.5 % en 2016 et 4.4 % en 2017 pour celui d'Olivier) malgré des conditions très contrastées. Sur l'ensemble des deux années d'essais PICRI, les mélanges ont obtenu un OY moyen de 1.56qx/ha, soit +7.3% par rapport à la performance moyenne en pur des variétés composant les mélanges, ce qui semble confirmer l'intérêt des mélanges en AB (en conventionnel, l'OY moyen était de 2.3% pour les essais du projet Wheatamix).

Les agriculteurs ne recherchaient cependant pas nécessairement une maximisation du rendement, mais avant tout une minimisation des risques par la stabilisation des productions pour éviter les accidents. C'est bien ce qui a été observé sur les essais, où l'on n'observe pas de situation avec des pertes importantes (Tableau 21). Des OY positifs et inférieurs à 3 qx/ha ont été plus fréquemment obtenus, et aucune perte supérieure à 3 qx/ha n'a été observée. Ces résultats suggèrent l'intérêt des mélanges pour lisser le risque du choix variétal, notamment en AB.

Fréquence mélanges	Perte > 3 qx/ha	Perte < 3 qx/ha	Gain < 3 qx/ha	Gain > 3 qx/ha
<b>Agriculteurs GAB</b>	<b>0.00 %</b>	<b>21.43 %</b>	<b>57.14 %</b>	<b>21.47 %</b>
Agriculteurs conventionnels	8.37 %	21.94 %	45.08 %	24.60 %

Tableau 21 : Distribution des overyieldings des essais d'idéotypage PICRI en 2016 et 2017 (AB), et Wheatamix en 2015, 2016 et 2017 (conventionnel)

Damien était satisfait de son mélange pour les deux années d'essais, il a notamment observé qu'en 2017 le mélange avait un très bon comportement par rapport au comportement moyen des variétés en pur. Il a aussi mentionné un taux de germination plus faible pour la variété Élément (70%). Thierry a observé que le mélange avait un développement végétatif plus important que celui de la variété Renan. Il a aussi mentionné une verse réduite sur son mélange en comparaison à Renan, mais ceci serait plutôt dû à une terre plus argileuse sur la partie de la parcelle semée avec la variété Renan. Damien et Rick sont satisfaits de leurs mélanges par rapport à leurs attentes et envisagent de semer la moitié de leur sole en blé avec leur mélange (et conserver l'autre moitié avec des variétés en pur). Thierry et Olivier avaient déjà emblavé la plupart de leurs surfaces en mélange depuis plusieurs années, et souhaitent continuer avec les mélanges qu'ils ont évalués sur leurs essais.

Enfin, des critères d'évaluation portant sur d'autres aspects que les performances agronomiques des mélanges doivent être intégrés pour évaluer l'adéquation des mélanges avec les besoins des agriculteurs. Ainsi, Olivier est satisfait de la hauteur de paille obtenue, Rick a évalué positivement son mélange en panification, et Emmanuel pourra bientôt savoir si son mélange lui permettra également d'améliorer la mouture de ses grains pour son fournil (tests actuellement en cours). Concernant la praticité d'utilisation, les mélanges permettent de simplifier le semis puisqu'il n'est pas nécessaire de nettoyer le matériel entre chaque variété. La récolte est aussi simplifiée car le nombre de lots à stocker est réduit. Les agriculteurs ont en revanche cité le temps supplémentaire nécessaire pour constituer leur mélange avant le semis. Ceci est essentiellement dû aux contraintes de l'expérimentation. Dans le projet Wheatamix, les agriculteurs qui cultivent des mélanges nous ont expliqué qu'il était possible de récolter une partie des bandes perpendiculairement au sens de semis pour constituer leur mélange plus facilement. D'autres ont plutôt choisi de semer une partie de la récolte du mélange à la saison suivante pour éviter d'avoir à utiliser un essai spécifique, et laissent leur mélange évoluer dans le temps. La première option permet d'ajuster la constitution du mélange chaque année, tandis que la deuxième permet de se passer de l'implantation des bandes. Finalement, si les mélanges obtiennent globalement

des performances comprises entre les meilleures et les pires variétés sur chaque essai, ils obtiennent un OY moyen de 7.3% (stable sur les deux années d'essais). Cette stabilité du comportement des mélanges constitue un avantage important pour la réduction des risques dus aux stress biotiques ou abiotiques.





# DISCUSSION ET CONCLUSION





## DISCUSSION GÉNÉRALE

Cette section est consacrée à la discussion sur l'ensemble du travail présenté dans ma thèse.

### Modèles et dispositifs pour estimer l'aptitude au mélange

#### *De nouvelles propositions pour les modèles basés sur la GMA et la SMA*

Un des principaux apports de ce travail de thèse à la modélisation de l'aptitude au mélange réside dans la proposition d'intégrer les observations en pur dans l'analyse basée sur les modèles de GMA-SMA (lorsque les composants des mélanges ne sont pas accessibles individuellement, Chapitre I.1, et Section I.2.1.A). Ainsi ce nouveau modèle (Modèle 2) repose sur l'estimation de SMA intra-génotypiques des génotypes en pur, qui correspond à l'écart entre les performances des génotypes en pur avec leurs performances moyennes en mélange. Ce modèle nous paraît plus puissant que les modèles basés sur la TGMA car nous souhaitons utiliser comme référence la performance moyenne en mélange, plutôt que la performance d'un génotype en pur qui est moins intéressante pour le développement de mélanges. Ainsi, nous considérons les observations en pur comme un cas particulier de mélange (intra-génotypique) sans leur donner le statut de référence. Nous pouvons estimer les GMA, les SMA inter-génotypiques et les SMA intra-génotypiques conjointement, tandis que les modèles proposés par Federer (Federer et al. 1982) nécessitaient plusieurs étapes. Si l'on souhaite vraiment conserver l'information des performances des pures (par exemple dans une étude avec un objectif plutôt analytique que pour pouvoir prédire les performances de mélange), on peut calculer l'overyielding moyen (OY, c'est-à-dire la différence entre la performance du mélange et la moyenne de ses composants évalués en pur) pour chaque génotype. Nous avons également proposé une seconde adaptation de ces modèles pour tenir compte des probabilités de voisinages entre plantes selon leur génotype, en développant le Modèle 3 qui permet de prendre en compte les interactions intra-génotypiques en pur *et* en mélange pour estimer les SMA intra-génotypiques. Ce modèle pourrait aussi être utilisé lorsque l'on cherche à optimiser les proportions des composants en mélange.

Ces nouveaux modèles ont été associés à des développements statistiques pour généraliser l'analyse de l'aptitude au mélange à des dispositifs incomplets, permettant notamment d'évaluer des panels larges de génotypes (par exemple pour une étape de screening). Nous avons développé un cadre statistique basé sur des modèles mixtes et la méthode BLUP, qui permet d'estimer les composantes de la variance. L'analyse a été codée dans un programme développé à partir du package *lme4* du logiciel R, disponible en libre accès et offrant la possibilité d'adapter les matrices de design pour analyser des jeux de données de mélanges, quel que soit leur nombre de composants et leurs proportions.

Lorsque les composants des mélanges sont identifiables et peuvent être récoltés individuellement, il est toujours possible d'utiliser les modèles GMA-SMA (Federer et al. 1982) pour estimer la GMA et la SMA des génotypes sans qu'elles ne soient cette fois confondues avec les performances des autres composants des mélanges. Les SMA ainsi estimées peuvent être utilisées pour étudier la « dominance » d'un génotype sur un autre en mélange, par la différence entre les SMA de ces deux composants en mélange.

### *Apports d'autres cadres conceptuels mobilisables pour l'estimation de l'aptitude au mélange*

Bien que la plupart des études sur l'aptitude au mélange repose sur l'estimation de la GMA et de la SMA, il est aussi possible d'utiliser d'autres cadres conceptuels (notamment lorsque les performances individuelles en conditions d'interaction inter-génotypique sont accessibles), en particulier les modèles et indices développés pour l'analyse de la compétition entre plantes.

J'ai ainsi synthétisé et comparé les modèles et dispositifs proposés dans différents cadres conceptuels, et discuté la manière de les mobiliser dans le cadre de l'aptitude au mélange à partir de l'analyse des correspondances entre ces modèles. La modélisation de la compétition reposant sur la distinction entre les effets Producteurs et Associés, équivalents aux effets de tolérance et de suppression pour la compétitivité face aux adventices, est particulièrement pertinente pour l'analyse des mélanges. En effet, bien qu'elle repose sur un cadre « trait-blind » comme l'approche GMA-SMA, elle offre l'opportunité de caractériser le comportement des génotypes sur ces deux paramètres. De plus, les dispositifs monorang – qui peuvent facilement être utilisés avec le modèle Producteur-Associés – sont déjà utilisés en sélection pour évaluer de larges panels sur une surface réduite.

Le modèle Producteur-Associés présente également beaucoup de similarités avec le modèle IGE (Indirect Genetic Effect) bien que ce dernier soit considéré comme un modèle individu-centré. Le modèle IGE offre en outre un cadre statistique particulièrement puissant, parce qu'il repose à la fois sur les composantes de la variance et sur la prise en compte du génotype des individus voisins. Ainsi l'environnement « social » du génotype focal est considéré, ainsi que les allèles portés par ces individus, permettant de tenir compte des distances génétiques entre individus et d'estimer l'effet des gènes. De plus, comme il s'agit d'un modèle « atomique », il est possible d'introduire un terme de pondération sur la distance physique entre plantes. Ceci n'a pu être implémenté dans le modèle Producteur-Associés pour tenir compte du fait que les interactions inter-génotypiques étaient probablement plus faibles que les interactions intra-génotypiques dans le cadre d'un dispositif en monorang (la distance entre rangs, 20 cm, était supérieure à la distance entre plantes sur le rang, 6 cm). Le modèle IGE pourrait enfin constituer un modèle atomique pour développer un cadre unifié qui tienne à la fois compte de la probabilité de voisinage entre plantes et du génotype des individus. Cependant, ce modèle nécessite d'effectuer un semis manuel ou de contrôler / mesurer les distances entre plantes.

### *Estimation de l'aptitude au mélange et prédiction des performances des mélanges sur différents essais*

J'ai eu la chance de pouvoir disposer de nombreux jeux de données pour estimer l'aptitude au mélange pour des panels larges, alors que la plupart des études dans la littérature ont été menées pour des panels très restreints (moins de 10 génotypes). De plus, l'expérimentation multi-sites du projet Wheatamix avec la répétition du dispositif comportant les génotypes en pur et en mélanges de différents ordres constitue un jeu de données particulièrement intéressant pour analyser la stabilité de l'aptitude au mélange selon différents facteurs (deux conduites, quatre sites, deux années).

### *Importance de l'aptitude au mélange selon les variables phénotypiques considérées*

Concernant le rendement et ses composantes, la corrélation entre les performances en mélange et les prédictions sur la base de la moyenne des composants évalués en pur au Moulon en 2015 était très élevée pour le PMG (0.91), qui est une variable très héritable et peu sensible à la compétition entre plantes (Lecarpentier 2017). En revanche, la corrélation était plus faible pour le rendement (0.51) et pour la densité d'épis (0.51). Bien que les modèles incluant la SMA ne fussent pas significativement supérieurs au modèle basé uniquement sur la GMA pour le rendement, le ratio de variance de la SMA sur la variance de la GMA était tout de même de 0.27 (pour le Modèle 3, Section I.2.1.A). Le ratio était encore plus élevé pour la densité d'épis (0.61). La densité d'épis est également la variable réponse pour laquelle de nombreux effets Associés significatifs ont été observés sur les trois années en monorang. Cette variable est particulièrement plastique lorsque les génotypes sont évalués en conditions d'interactions inter-génotypiques (Jackson et Wennig 1997; Cowger et Weisz 2008; Lecarpentier 2017). La teneur en protéines étudiée en 2015 sur le dispositif multi-site a présenté des effets de SMA significatifs uniquement sur le site de Rennes, avec des effets plus marqués en conduite N- qu'en conduite N+ (Section I.2.1.C).

### *Stabilité de l'aptitude au mélange*

Il peut être intéressant d'observer, sur un essai donné, la distribution des SMA par génotype et de rechercher s'il existe des génotypes aux SMA plus stables sur l'ensemble des mélanges comportant ce génotype. Nous avons ainsi pu identifier les génotypes Renan et Midas qui présentaient cette propriété pour l'essai au Moulon en 2015 (Section I.2.1.A). En même temps, il peut être intéressant d'identifier des génotypes capables de présenter des SMA élevées en mélange.

La stabilité de l'aptitude au mélange sur plusieurs années (ou conditions environnementales) est également intéressante. En pépinière, les variables avec des effets Associés significatifs variaient selon les années, et nous avons observé globalement moins d'effets en 2016 (année caractérisée par des niveaux de production plus faibles). Les effets Producteurs étaient positivement corrélés entre années, alors que les effets Associés l'étaient peu entre années (notamment entre l'année 2015 et chacune des deux autres années). Enfin nous avons identifié des génotypes présentant de bonnes performances à la fois en pépinière et en micro-parcelles au Moulon en 2015, tel que Boregar.

Les valeurs de GMA prédites étaient très corrélées entre années (tous sites confondus), avec une corrélation plus élevée en N+ qu'en N-. Les corrélations des GMA entre sites étaient également élevées, même si certains génotypes ont obtenu des GMA assez variables entre sites (comme observé par Gallandt et al. (2001)). Enfin, la corrélation des GMA entre conduites était également élevée, montrant que les GMA sont relativement robustes aux conditions environnementales, même pour l'année 2016 où de nombreux facteurs limitants auraient pu impacter les GMA prédites. Trois variétés développées pour l'agriculture biologique ont obtenu une GMA moyenne sur l'ensemble des essais, plus élevée en conduite N- qu'en N+, témoignant de leur tolérance à la réduction des intrants. Newton et al (2017) avaient aussi observé que certains génotypes plus performants en mélange étaient pourtant les moins productifs en conventionnel. Nous avons enfin identifié des génotypes présentant des GMA stables sur l'ensemble du dispositif multi-site tels que Trémie, Skerzozo, Midas, A22, Renan et Ritter. L'importance

de la SMA pour le rendement était plus variable selon les années, les sites et les conduites, mais était significative pour presque tous les essais (site x conduite) en 2016.

### *Prédiction des performances des mélanges entre essais*

L'utilisation de l'aptitude au mélange permet d'améliorer fortement la prédiction des performances des mélanges par rapport aux prédictions sur la base de la moyenne des performances des génotypes composant les mélanges, évalués en culture pure, notamment sur l'essai du Moulon en 2015 (même si cette différence est moins marquée pour certains essais comme Clermont-Ferrand en N+ en 2015).

Sur les essais en micro-parcelles, les prédictions des performances des mélanges du Moulon en 2015 est très satisfaisante sur la base des GMA-SMA estimées sur le même dispositif (corrélation de 0.81 avec le Modèle 1). La prédiction des mélanges de validation (2016 et 2017 au Moulon) sur la base des mélanges de 2015 du même site est également très satisfaisante, même si la corrélation entre les mélanges observés et les mélanges prédits est légèrement inférieure pour les mélanges de 2016 par rapport à celle obtenue pour les mélanges de 2017 (0.74 contre 0.86), ce qui peut s'expliquer par le caractère atypique de l'année 2016. A titre de comparaison, la corrélation avec la prédiction sur la base des moyennes des pures évaluées en 2015 était de 0.63 en 2016 et 0.73 en 2017. La corrélation entre les mélanges observés à Clermont-Ferrand en 2015 et les mélanges prédits sur la base des GMA estimées sur les mélanges du Moulon la même année était aussi élevé (0.78), et ce bien que les mélanges observés comportaient des mélanges binaires et des mélanges d'ordre supérieur contrairement à ceux du dispositif au Moulon qui ne comportaient que des binaires.

Les prédictions des mélanges de validation sur la base du dispositif monorang évalué au Moulon en 2015 étaient peu performantes en 2016, alors que la corrélation était meilleure en 2017 (corrélations de 0.35 et de 0.57 entre les mélanges observés et les mélanges prédits respectivement pour chaque année). Ainsi, en 2017, tout comme en 2015, la corrélation entre les mélanges observés et les mélanges prédits sur la base du monorang est égale à la corrélation obtenue à partir des prédictions sur la base des effets des génotypes en pur dans le dispositif trois-rangs (0.73 en 2017, et 0.61 en 2016, sur la base des pures de 2015). Les rendements étaient particulièrement faibles en 2016 et les effets Associés estimés cette année-là étaient aussi très faibles, ce qui a pu mener à une surestimation des effets Associés pour la prédiction des mélanges de validation. Les GMA étaient fortement corrélées aux effets des génotypes en pur, ce qui a pu expliquer leur meilleure robustesse aux variations inter-annuelles importantes, tandis que les effets Producteurs et Associés étaient très peu corrélés aux effets des génotypes en pur (corrélation entre les TBV et les effets des génotypes en pur de 0.33 en 2015). Il faut toutefois noter que pour une comparaison plus équitable en termes de surfaces mobilisées, il faudrait faire six répétitions du dispositif monorang, (soit 12 voisinages) afin d'atteindre le même nombre de rangs que deux répétitions de trois rangs. Les prédictions pourraient aussi être améliorées en utilisant les effets Producteurs et Associés estimés sur plusieurs années. Enfin, l'intérêt du Modèle Producteur-Associés réside moins dans sa capacité à pouvoir mieux prédire les performances en mélange (surtout pour des années contrastées) par rapport aux prédictions sur la base du dispositif trois-rangs, mais plutôt dans sa modélisation complémentaire de l'aptitude au mélange entre deux paramètres permettant de caractériser le comportement des génotypes en interaction inter-génotypique.

Approches « trait-based » : distances entre génotypes, liens avec les clusters et traits à considérer

### *Relation entre distances entre génotypes et maximisation de la SMA en mélange*

La SMA pour le rendement était légèrement négativement corrélée à la distance génétique entre génotypes (-0.19), indiquant que les SMA les plus élevées étaient obtenues entre génotypes génétiquement similaires. Ceci est cohérent avec le fait que les SMA les plus élevées aient été obtenues pour des combinaisons intra-cluster. La valeur absolue de la SMA pour le rendement était légèrement négativement corrélée à la distance phénotypique (-0.25), les SMA les plus extrêmes étant également observées entre génotypes similaires. Il faut toutefois noter que ces corrélations sont faibles et peuvent en partie être expliquées par le fait que ces analyses aient été réalisées en incluant les cultures pures, comportant certains génotypes très productifs en pur et d'autres très peu productifs (le panel étant très diversifié). Cette analyse exploratoire n'a pas permis de conclure quant à une stratégie à favoriser pour maximiser la SMA, mais appelle à identifier des traits phénotypiques pour lesquels des valeurs contrastées sont souhaitables, et ceux pour lesquels il faut privilégier une certaine homogénéité pour éviter des contre-performances en mélange.

### *Utilisation des clusters pour identifier des traits d'intérêt*

L'analyse des SMA prédites au niveau des combinaisons de clusters constitue une première approche vers l'identification de traits ou de syndromes de traits favorables pour maximiser la SMA en mélange. Lorsqu'on remplace les combinaisons de génotypes par les combinaisons de clusters pour modéliser la SMA, nous obtenons des SMA prédites au niveau des clusters non nulles, indiquant la pertinence des clusters définis *a priori* pour la modélisation de l'aptitude au mélange. Nous avons d'abord confirmé le fait que les meilleures SMA pour le rendement étaient obtenues pour des combinaisons intra-clusters, mais nous avons aussi identifié les combinaisons de clusters à éviter d'associer, comportant notamment des génotypes agressifs ou hauts. Les mélanges entre génotypes du Cluster 2 (variétés élites ou développées pour l'agriculture biologique (AB)) avec des génotypes du Cluster 4 (variétés élites) en mélange obtiennent des SMA élevées. Le Cluster 2, notamment caractérisé par des génotypes de type agressif en termes de capacité de tallage, peut donc être associé à des génotypes du Cluster 4 présentant une bonne capacité à explorer le sol et exploiter les nutriments du sol. Ces indications sur les performances des combinaisons de clusters offrent des indices intéressants à approfondir pour l'identification de règles d'association.

Sans hypothèses fortes sur les traits à intégrer dans l'analyse des mélanges, il est donc possible d'identifier des clusters qui présenteraient un avantage (statistique) à être associés. L'utilisation des SMA prédites pour les combinaisons de clusters ne semble en outre pas dégrader la précision de la prédiction des performances des mélanges, et permet de prédire de nouveaux mélanges non évalués dans le dispositif utilisé pour estimer les GMA-SMA.

Pour identifier les traits clefs pour la conception des mélanges, nous avons mené une étude exploratoire (au cours du stage M2 de Maxime Dairon) pour rechercher les traits associés à l'aptitude au mélange

de manière plus générale (GMA, effets Producteurs et Associés). Nous avons identifié certains traits associés à la GMA pour le rendement (par ordre d'importance : proportion de sol recouverte par les feuilles en décembre, résistance à la rouille jaune, nombre de racines à six semaines, nombre d'épis par plante et masse surfacique de la feuille drapeau). Ces traits pourraient être intégrés dans la modélisation de l'aptitude au mélange, en distinguant les traits à considérer comme des variables réponses et les traits à intégrer comme covariables explicatives d'une partie de ces réponses. En complément, il est aussi possible d'identifier les traits fonctionnels intéressants à partir de l'analyse des mélanges obtenant les meilleures performances (ou les plus faibles). Finckh et Mundt (1992) ont ainsi proposé d'analyser les performances des mélanges en lien avec leur composition en traits clefs et d'expliquer les effets des mélanges par des processus écologiques majeurs, approche qui pourrait être mise en œuvre sur nos différents jeux de données.

### *Vers l'identification de règles d'association pour la conception d'idéotypes de mélanges*

De manière complémentaire, nous avons réalisé une synthèse de la littérature (Chapitre II.1) pour identifier les traits clefs à considérer pour la conception d'idéotypes de mélanges performants. La littérature scientifique sur les mélanges de variétés s'est surtout concentrée sur l'amélioration de la résistance aux maladies par l'utilisation de variétés aux résistances complémentaires, tout en maintenant une certaine homogénéité des hauteurs et des phénologies. Le projet Wheatamix, grâce à une méthode de conception originale reposant sur une approche participative, a ainsi nettement fait progresser la prise en compte d'autres traits pour la conception d'idéotypes de mélanges variétaux. Il a aussi permis d'identifier des stratégies à mobiliser en mélange, sur la base d'hypothèses sur le fonctionnement des interactions entre plantes en mélange.

Les règles d'association ainsi proposées pourraient être validées ou infirmées par la mise en place d'essais spécifiques permettant d'analyser plus finement les mécanismes écophysologiques sous-jacents. De manière plus ciblée, pour investiguer le rôle de traits majeurs sur les performances des mélanges et pour valider les règles d'association pour les traits séparément, il faudrait utiliser des lignées très proches, voire idéalement des lignées quasi-isogéniques (NILs, Near-Isogenic Lines). Ces lignées permettent de faire varier la gamme de valeur pour un trait cible, « toutes choses égales par ailleurs », dans une expérimentation plus analytique. Cette approche fait toutefois l'hypothèse que les effets des traits sur l'interaction entre plantes sont additifs, ce qui est peu probable. Une approche complémentaire serait de réaliser ce type d'expérience *in silico*, à l'aide de modèles de simulation du développement de couverts hétérogènes qui prendraient notamment en compte la plasticité pour le tallage (Lecarpentier 2017). L'approche par modélisation permettrait alors d'explorer sans les contraintes de lourdeur expérimentale, de larges gammes de variation pour les traits identifiés comme majeurs, séparément ou ensemble.

En AB, la conception des mélanges est rendue complexe par la spécificité des contextes de production et la diversité des leviers à mobiliser. Le travail d'idéotypage a fait ressortir certains traits à considérer pour la conception de mélanges, et la capacité de tallage en fait partie. Le fait que ce trait présente aussi des effets Producteurs, Associés, et des effets de GMA et SMA importants vient renforcer ce résultat et soutenir la stratégie consistant à introduire des variétés à capacité de tallage élevée en mélange.

Cependant, les densités de semis élevées sur le rang, utilisées par les agriculteurs du projet PICRI (pour pouvoir biner les parcelles afin de lutter contre le développement des adventices), ne permettent pas une plasticité importante sur ce caractère, ce qui pourrait limiter les effets des mélanges. Ceci pose la question cruciale en AB de l'interaction entre les leviers génétiques mobilisables en mélange et les leviers techniques utilisés pour répondre aux objectifs des agriculteurs. Lors des ateliers, l'importance de certaines caractéristiques variétales a été révélée, notamment pour deux enjeux majeurs que représentent les stress azotés et la compétition exercée par les adventices sur la culture, en tenant compte des pratiques des agriculteurs dans la conception de stratégies. Cependant, il n'a pas toujours été possible d'aboutir à la proposition de règles, et il reste encore à approfondir certaines connaissances spécifiques du contexte AB pour parvenir à mieux formaliser les règles. Ce travail est en cours dans le projet CASABio (Conception d'ASsociations variétales pour l'Agriculture Biologique) qui prolonge le projet PICRI, pour approfondir la conception et la validation de règles d'association en s'appuyant sur le travail effectué dans cette thèse et sur un nouveau partenariat engagé avec l'ITAB. Dans un second temps, ces règles pourront être intégrées dans un outil à destination des agriculteurs (OEM, Outil d'Evaluation Multicritère), développé dans le projet Wheatamix. Cet outil pourra ensuite être mobilisé pour la conception de mélanges en AB, car même si de nombreuses règles sont communes avec les règles proposées en conventionnel, cet outil doit aussi être adapté aux spécificités de l'AB.

## Intégration de l'aptitude au mélange dans des programmes de sélection

### *Optimisation de dispositifs*

L'estimation de l'aptitude au mélange a ici été réalisée sur des dispositifs incomplets équilibrés (chaque génotype est observé le même nombre de fois). Ces dispositifs peuvent encore être optimisés selon plusieurs objectifs (inclure ou non l'évaluation des génotypes en pur, identifier le nombre optimal d'observations par génotype par rapport à la taille du panel en monorang et en mélange, éventuellement structurer le monorang pour équilibrer le type d'effets de voisinages observés lorsque des groupes sont utilisés, réduire le nombre de mélanges d'ordre supérieur évalués, introduire l'utilisation de testeurs, ...). Cette optimisation des dispositifs doit être réalisée en tenant compte des critères à optimiser et de différents scénarios sur la structuration génétique de l'aptitude au mélange.

### *Proposition pour les programmes de sélection à partir des résultats de la thèse*

Les résultats sur la prédiction des mélanges de validation (Section I.3.2.B) ont montré que les modèles GMA-SMA étaient plus efficaces pour prédire les performances des mélanges par rapport au modèle Producteur-Associés. Ce dernier pourrait plutôt être considéré lors du screening des génotypes en pépinière pour identifier les génotypes présentant une aptitude au mélange intéressante en termes d'effets Producteurs et Associés (sans corriger toutefois par les coûts expérimentaux associés). Ces effets sont relativement peu corrélés entre eux, ce qui ne contraint pas le choix des génotypes du panel initial. Ces effets pourraient être intégrés dans un indice de sélection comportant également la performance des génotypes en pur, puisque celle-ci est peu corrélée à ces effets et semble plus associée à la GMA. La stabilité modérée des effets Associés entre années implique d'une part de revoir



le nombre ou la nature des effets de voisinage observés par génotype pour obtenir des effets moins dépendants du dispositif et plus répétables. D'autre part, elle suggère d'utiliser les effets estimés sur deux années dans ces indices de sélection pour retenir des candidats intéressants pour la sélection ou la conception de mélanges. Enfin ce dispositif monorang, où le poids de la compétition intra-rang/intra-génotypique est prépondérant, pourrait être adapté pour renforcer les effets des compétitions inter-rangs (modulation des densités de semis, modification des distances inter-rangs,...).

Des informations sur les performances individuelles des composants des mélanges donneraient aussi accès à l'appréciation de l'importance relative des différents processus écologiques (effet de sélection, effet de complémentarité) ayant cours au sein de mélanges. Cela pourrait influencer le choix des génotypes parents à considérer pour le démarrage d'un programme et la conception d'idéotypes en favorisant des composants plastiques ou stables et/ou certains types de relations entre composants (complémentarité, synergies, ...).

L'utilisation de groupes de complémentarité peut fortement modifier la structure des schémas de sélection, comme discuté précédemment (Section I.2.2.B). L'intégration des clusters dans les modèles de GMA-SMA a réduit la variance des SMA prédites au niveau des clusters par rapport à celle prédite au niveau des génotypes, jusqu'à une valeur de zéro pour le Modèle 2. Ainsi, les clusters définis *a priori* semblent pertinents car ils ont effectivement permis de transférer une partie de la variance pour la SMA vers la variance de la GMA. Ce point ouvre sur la question de la définition de groupes de complémentarité lorsqu'il n'existe pas de structure du panel sur des traits d'interaction connus, qui permettent d'établir des clusters *a priori* afin d'améliorer l'efficacité de la sélection. Ceci peut également bénéficier des avancées récentes en écologie pour la recherche de groupes de complémentarité (Jaillard et al. 2017), en plus du travail sur les groupes hétérotiques pour les hybrides.

Enfin, la co-conception d'idéotypes de mélanges variétaux adaptés à l'agriculture biologique est particulièrement importante à intégrer dans des programmes de sélection pour le développement de variétés à utiliser en mélange dans ce contexte. Elle permettrait de prendre en compte les règles d'association proposées ainsi que les contraintes des agriculteurs (Chapitres II.1 et II.2) pour garantir l'adéquation des variétés ou mélanges proposé(e)s avec la diversité des contextes de production rencontrés en AB. Les règles peuvent aussi être mobilisées lors du choix des génotypes à utiliser comme testeurs, ou encore pour le choix des critères de sélection. Notons que la définition de règles d'assemblage s'appuie sur une connaissance des caractéristiques variétales (trait-based), alors que la sélection GMA/SMA est un processus trait-blind, et il serait intéressant de réfléchir à concilier ces deux approches. Le déterminisme génétique des traits d'interaction semble une voie à explorer. Il est aussi possible d'intégrer ce partenariat tout au long du processus de sélection en conduisant le programme de manière concertée avec les agriculteurs pour le choix des parents et des croisements, la construction des critères de sélection à considérer et même la réalisation de la sélection des génotypes, à l'image des programmes de sélection participative. La possibilité de sélectionner en bulk pourrait enfin permettre de sélectionner des mélanges grâce à l'observation des plantes directement en interaction entre elles et pouvant exprimer des traits émergents en mélange.

## Approches participatives pour la sélection et la conception de mélanges

Les approches participatives permettent à la fois de mieux prendre en compte la diversité des conceptions de l'agriculture (notamment biologique) et des pratiques des agriculteurs, ainsi que les différentes dimensions de leurs contextes de production (motivations générales des agriculteurs pour leurs fermes, objectifs et stratégies mises en œuvre, composantes sociales et éthiques, ... (Chable et Serpolay 2016)). Ce type d'approche, orienté vers l'action, a notamment pour objectif de mieux intégrer les besoins des acteurs, autant pour sélectionner que pour concevoir et évaluer des mélanges. Il a par exemple été proposé d'adapter les critères d'évaluation des mélanges par rapport à ceux habituellement utilisés pour les variétés évaluées en pur (Hazard et al. 2016). Il a ainsi été mis en évidence dans le projet Wheatamix que les agriculteurs recherchaient avant tout à réduire les risques de contre-performance de leurs mélanges (underyielding), plutôt que d'atteindre des overyieldings maximums. Les critères d'évaluation des mélanges ont été adaptés en conséquence à travers la réalisation d'une analyse de risque pour évaluer le nombre de cas d'underyielding, ou pour comparer les rendements obtenus en mélange à ceux de la variété que l'agriculteur aurait implantée sur sa parcelle, plutôt qu'à la moyenne des rendements des composantes en pur.

### *Adaptation de la démarche d'idéotypage participatif du projet Wheatamix dans le cadre du projet PICRI*

Les ateliers d'idéotypage du projet Wheatamix ont débuté par deux ateliers avec des chercheurs issus de différentes disciplines ainsi que des conseillers des chambres d'agriculture pour faire le point sur l'état des connaissances disponibles et réfléchir à des stratégies mobilisables et des leviers associés. Les règles d'association issues de la bibliographie et celles proposées lors de ces ateliers ont ensuite servi de support pour l'animation des ateliers menés avec les agriculteurs, pour confronter ces connaissances à celles des différents participants. Dans le projet PICRI pour les mélanges pour l'AB, j'ai également mobilisé ces connaissances et élargi la synthèse bibliographique aux conditions de culture en AB, pour initier les échanges avec les agriculteurs du GAB. J'ai ensuite ouvert les ateliers à des chercheurs, techniciens et professionnels travaillant spécifiquement sur l'AB ou sur des questions agronomiques en rapport.

Le PICRI ne comportant pas de technicien impliqué dans le projet, j'ai cherché à intégrer moi-même les connaissances techniques lors de mes recherches bibliographiques et avec les échanges avec agriculteurs lors des ateliers (en particulier leurs observations sur les variétés et les mélanges qu'ils avaient cultivés). L'interaction directe avec les agriculteurs (bien que moins nombreux) m'a également permis de bien comprendre leurs questions et de prendre le temps de construire une certaine relation de confiance indispensable à la réalisation de ce genre de projet et à l'échange de connaissances au sein du groupe. Ainsi, au début du projet, Olivier (qui est éleveur), me faisait part du manque de connaissances sur les méthodes pour améliorer la « sociabilité » des variétés. Son métier d'éleveur lui a certainement offert un certain regard et un vocabulaire sur la recherche de traits sociaux chez les plantes lorsqu'on cherche à étudier les interactions entre individus, qui auraient pu me mettre sur la voie des modèles IGE (d'ailleurs essentiellement utilisés en génétique animale).

*Mise en regard du travail d'idéotypage du projet PICRI et du travail de sélection participative pour les mélanges du groupe « blé » du RSP*

Le travail de sélection participative pour la création de mélanges constitue l'axe 3 du projet PICRI et a été repris par Gaëlle van Frank dans le cadre de sa thèse (2015-2018, Dir. I. Goldringer), menée actuellement au Moulon. Au-delà de la création de mélanges et de la poursuite d'une autonomie, c'est la recherche d'un certain empowerment sur la méthodologie de la sélection à la ferme qui est au cœur du projet mené en collaboration entre des paysans du RSP (Réseau Semences Paysannes), les associations locales et l'équipe DEAP de l'INRA du Moulon. Ce travail repose sur l'évaluation de pratiques paysannes de sélection pour le développement de mélanges (essentiellement de variétés populations) adaptés localement, abordées lors de travaux précédents sur la sélection participative (thèses de Mathieu Thomas 2011; et de Pierre Rivière 2014). Deux stratégies de sélection différentes ont été proposées : i) sélectionner les composants des mélanges séparément et les assembler ensuite, ii) constituer un mélange initial et sélectionner les plantes au sein du mélange. Ces deux stratégies sont déclinées en quatre modalités de sélection (Figure 42), les populations étant comparées pour leur réponse à la sélection sur plusieurs années.

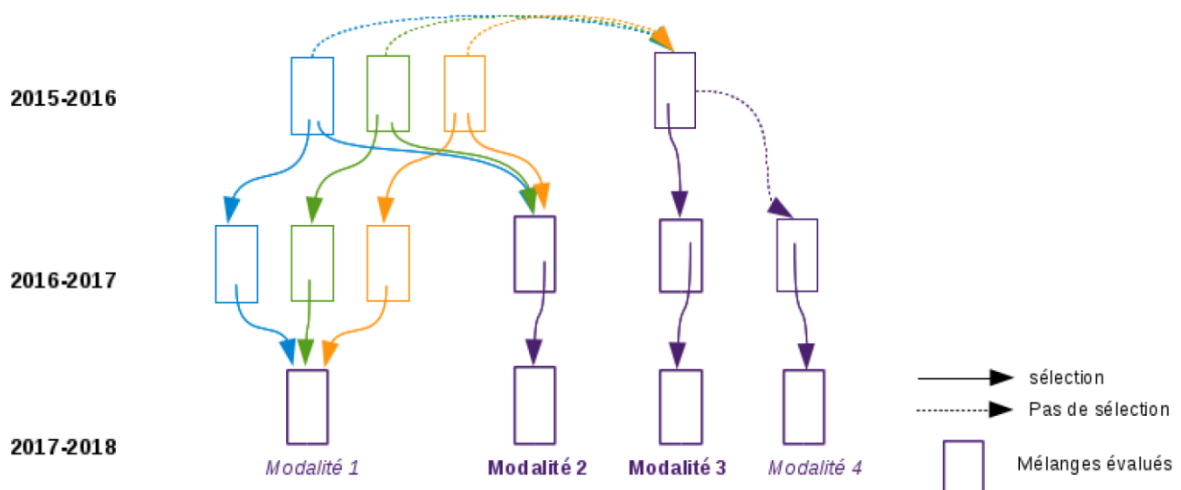


Figure 42 : Modalités de sélection de l'axe 3 du projet PICRI pour le développement d'une méthodologie de sélection à la ferme pour le développement de mélanges

Dans les modalités 1 et 2, les mélanges sont constitués à partir des composants sélectionnés en pur, afin de mieux observer leur comportement propre. Dans la modalité 3 (et la modalité 2 la deuxième année), les sélections sont effectuées dans les mélanges à partir de l'observation du comportement des plantes en interaction, offrant la possibilité d'observer des traits émergents en mélange. La modalité 4 permet d'estimer l'effet de la sélection en mélange après une année de sélection naturelle.

Précisons que les paysans participant au projet « mélange » font partie du groupe de sélection participative sur blé du RSP et ont déjà interagit depuis de nombreuses années avec l'équipe dans ce cadre. Aussi, le groupe est plus ancien et bénéficie d'une expérience commune et d'outils méthodologiques (dispositifs expérimentaux, base de données, fiches de suivi des populations, organisation des mesures au champ sur les sélections, ...) préalablement développés au cours du travail avec l'équipe DEAP (P. Rivière et al. 2013). Ce groupe bénéficie donc d'une dynamique établie et d'un fonctionnement organisé pour la co-construction de ce type de projet, et a été force de proposition sur

les questions à l'origine du projet et sur la construction du projet en amont. A l'inverse, le groupe d'agriculteurs du GAB IDF impliqué dans le travail d'idéotypage, bien que constitué d'agriculteurs se connaissant bien, a initié le travail de recherche participative avec l'INRA dans le cadre du projet PICRI. Le déroulement du projet « mélange » avec le RSP s'est ainsi appuyé sur un fonctionnement bien établi pour le partenariat avec l'équipe DEAP, alors que le fonctionnement du partenariat avec le GAB IDF s'est construit au cours du projet PICRI. Pour ce faire, nous nous sommes appuyés sur les méthodes et outils développés précédemment pour le programme de sélection participative, et dans une moindre mesure sur l'expérience du WP3 dans le projet Wheatamix. Les animateurs des associations locales membres du RSP jouent un rôle fondamental dans la mise en œuvre du programme de sélection participative, et de même, les conseillers des chambres d'agriculture réalisent l'animation et le suivi des essais Wheatamix avec les agriculteurs. Nous avons bénéficié du soutien de l'animateur du GAB pour le démarrage du projet et de sa connaissance des contextes de production, mais celui-ci disposait d'un temps très restreint pour l'animation du projet que nous avons ensuite pris en charge. Ce travail d'animation (suivi des essais le long du cycle de culture, échange d'informations avec les agriculteurs et organisation des réunions) a été facilité par la proximité géographique des fermes des agriculteurs. Finalement, si les agriculteurs étaient relativement peu disponibles pour participer au suivi des essais ou réaliser les entretiens téléphoniques, les visites sur les fermes ont été l'occasion de discussions informelles « en bout de champ » permettant le maintien des échanges et l'élucidation des stratégies associées à leurs pratiques. Dans le groupe du RSP, c'est plutôt l'inverse qui s'observe concernant les échanges avec l'équipe, qui sont plus condensés sur le temps dédié aux visites à la ferme pour réaliser les mesures sur les plantes avant la récolte ou sur des rencontres ponctuelles (réunion des semis, Assemblée générale, ...).

Pour le PICRI, le travail a moins consisté à construire la démarche d'idéotypage ou le dispositif initial qui étaient tous deux déjà formalisés dans le projet Wheatamix, mais plutôt à concevoir des règles d'association et les mélanges des agriculteurs. Nous avons aussi construit un mode de fonctionnement collectif, où les agriculteurs ne participent pas au suivi des essais mais fournissent leurs retours sur la base de leurs observations. De même, le suivi a été défini selon les critères de satisfaction des agriculteurs (développement des maladies, compétitivité face aux adventices). Nous avons aussi adapté le suivi des essais suite aux résultats de la première année, pour pouvoir le rendre moins lourd à assumer par l'équipe (qui a de faibles moyens techniques) et l'animateur du GAB IDF.

Bien que les agriculteurs des deux groupes aient rarement eu l'occasion de se rencontrer dans le cadre de ces projets, nous avons assisté à une certaine porosité entre ces deux projets. Certains agriculteurs du GAB sont aujourd'hui intéressés pour commencer à travailler avec des semences paysannes, et certains paysans du RSP s'intéressent à la question de la conception des mélanges sur la base de traits impliqués dans les interactions entre plantes. Ainsi, il serait intéressant de pouvoir réaliser un atelier commun entre ces deux groupes, pour que les agriculteurs puissent échanger leurs connaissances et leurs points de vue. En effet, les agriculteurs du RSP, étant habitués à cultiver des populations, pourraient avoir des points de vue différents sur les couverts hétérogènes par rapport aux agriculteurs du GAB qui travaillent habituellement avec des lignées pures ou des mélanges de lignées.

### *Evolution de mon positionnement au cours du projet*

Le travail réflexif sur ma posture de recherche me semble essentiel dans le cadre de ce type de projets participatifs. J'ai découvert l'antagonisme qui existe entre la volonté de mener un travail de co-conception (concevoir des mélanges ensemble) et le souhait de maintenir un retrait suffisant pour accompagner les agriculteurs sans exercer une influence trop importante sur leurs choix, ou même parfois d'accepter de ne pas avoir contribué à leurs choix (mélanges conçus par les agriculteurs sans concertation, mais qui résultent tout de même d'un travail de conception de leur part).

Concernant l'animation du travail de conception, j'ai d'abord adopté une posture me plaçant de manière active dans le processus de co-construction. Ainsi, la conception des règles d'assemblage était basée sur un partage de connaissances ou de règles parfois déjà établies et synthétisées par l'équipe de recherche (bibliographie, projet Wheatamix), sur lesquelles les agriculteurs ont été invités à réagir et à échanger leurs connaissances en retour. J'étais donc consciente d'avoir pu orienter la conception d'idéotypes à travers cette phase de partage des connaissances et l'animation des discussions. Dans un second temps, suite à l'appui de l'institut IDEAS (Initiative for DEsign in Agrifood Systems) aux projets Wheatamix et PICRI, j'ai cherché à élargir et approfondir la conception d'idéotypes par la réalisation d'un atelier purement dédié à la conception. J'ai ainsi invité des personnes extérieures identifiées comme expertes sur les thèmes majeurs en agriculture biologique (compétitivité face aux adventices et gestion des stress azotés), avec la volonté de ne pas orienter la réflexion mais de me positionner plus en retrait pour animer les échanges. J'ai par contre été confrontée à la difficulté de l'animation de ce type d'exercice de conception (techniques d'animation : répartition du temps de parole, méthodes pour faciliter l'élicitation, pour gérer les « personnalités difficiles ») et à l'importance d'explicitier des objectifs scientifiques et d'animation lors de ce type d'ateliers.

Enfin, j'ai pu bénéficier de l'appui du deuxième animateur du GAB IDF (Bastien Paix), qui a pu prendre le relais sur l'animation de la dynamique du groupe et du suivi des essais, au moment où j'ai souhaité rééquilibrer l'importance des axes de ma thèse. Ceci a coïncidé avec le besoin de réduire mon implication en termes de temps consacré à l'organisation et à la réalisation du suivi des essais, et à l'animation du groupe.

J'ai aussi bien sûr bénéficié principalement des influences de mes encadrants et du binôme pilotant l'idéotypage de Wheatamix (Julie Borg et Arnaud Gauffreteau) sur leurs manières de mettre en œuvre des démarches participatives avec des groupes différents, et j'ai essayé de mettre en application ce que j'avais appris. Ma thèse s'est aussi nourrie des échanges entre les acteurs du projet Wheatamix issus de différentes disciplines et institutions (académiques ou agricoles). Ceci a probablement contribué à favoriser la mise en relation entre cadres conceptuels issus de l'agronomie, de la génétique quantitative et de l'écologie.

# CONCLUSION ET PERSPECTIVES

## Conclusion générale

Si les proportions de surfaces de blé semées en mélange progressent fortement ces dernières années (Perronne et al. 2017), l'offre variétale ne s'est pas adaptée à la demande de variétés pour cette pratique. Ce travail de thèse propose une synthèse bibliographique des modèles et dispositifs expérimentaux existants qui peuvent être mobilisés pour l'analyse de l'aptitude au mélange. Cette analyse repose sur trois approches : des modèles basés sur la GMA et la SMA estimées sur la performance des mélanges, des modèles basés sur des effets Producteurs et Associés estimés sur chaque génotype en monorang, et des modèles d'analyse des traits et des processus écophysologiques impliqués dans les interactions plante à plante. La première approche nous a mené à proposer une nouvelle modélisation des SMA pour tenir compte des probabilités de voisinage entre plantes selon leur génotype en mélange. Nous avons également développé un cadre statistique permettant d'analyser les GMA et SMA en dispositif incomplet, et ce pour des mélanges binaires avec un plan diallèle ou pour des dispositifs en mélange quel que soit le nombre de composants et leurs proportions.

Nous avons ensuite appliqué les différentes approches à l'analyse d'un panel diversifié sur des dispositifs expérimentaux reposant sur l'analyse de mélanges, ou sur des dispositifs monorang en pépinière. De la variabilité a été observée pour l'aptitude au mélange, et celle-ci s'est avérée particulièrement robuste aux effets de l'année, du site ou de la conduite lorsqu'elle est estimée en mélange. Nous avons également analysé l'aptitude au mélange du panel pour différents traits, et la densité d'épis a été trouvée particulièrement plastique pour les relations inter-génotypiques.

Un travail complémentaire a été mené afin de concevoir des idéotypes de mélanges variétaux adaptés aux conditions de culture en agriculture biologique, en insistant sur la capacité à faire face à des conditions limitantes en azote et à favoriser la compétitivité face aux adventices. Ce travail reposait sur une approche participative ayant mené à la co-conception de mélanges variétaux avec un groupe d'agriculteurs du GAB IDF en adéquation avec leur contexte de production, ainsi qu'à l'évaluation de ces mélanges à la ferme selon des critères définis avec les agriculteurs.

## Perspectives pour les différentes disciplines considérées au cours de la thèse

Les résultats expérimentaux ont démontré l'intérêt d'utiliser des dispositifs incomplets pour la prédiction des GMA et SMA et la prédiction des performances des mélanges. Ces dispositifs peuvent toutefois être optimisés afin d'estimer au mieux les différents paramètres d'aptitude au mélange, tout en tenant compte des contraintes expérimentales pour l'intégration de l'aptitude au mélange dans des programmes de sélection.

Les modèles de génétique quantitative utilisés reposant sur la GMA et la SMA pourraient être adaptés pour intégrer l'appareillage entre génotypes. Ceci permettrait de pouvoir mieux prédire les performances de nouveaux mélanges, mais aussi de rechercher des QTL associés à l'aptitude au mélange (si possible pour des lignées non consciemment sélectionnées pour leurs performances en

culture pure). Les modèles pourraient aussi être adaptés pour prendre en compte la structuration du panel en groupes de complémentarité pour la modélisation de l'aptitude au mélange. Il serait également intéressant de rechercher des groupes de génotypes maximisant l'aptitude au mélange qui pourraient être utilisés en sélection.

Les interactions entre génotypes peuvent aussi être modélisées par des modèles basés sur les IGE, à adapter au cas des mélanges. Ce modèle individu-centré permettrait de bénéficier du formalisme existant pour estimer les effets des allèles portés par les individus en voisinage.

L'analyse de jeux de données sur des composants de mélanges récoltés séparément offrirait l'opportunité d'estimer la contribution individuelle des génotypes aux performances des mélanges, et d'estimer l'importance des effets de sélection et des effets de complémentarité. En plus de fournir une information précise sur le fonctionnement des mélanges, ces modèles définis en écologie pourraient être mis en relation avec les modèles considérés dans la synthèse bibliographique, afin de proposer un cadre d'analyse commun. Ces modèles pourraient aussi être appliqués à l'analyse d'autres variables réponses que les composantes du rendement, comme par exemple des processus écologiques qui sous-tendent des services écosystémiques pour maximiser les services rendus par les mélanges par l'optimisation de leur conception.

L'estimation des effets de sélection et des effets de complémentarité devrait permettre également d'approfondir la validité des hypothèses de sélection de parentèle ou de complémentarité fonctionnelle. La prépondérance d'une hypothèse aurait des implications sur le choix des génotypes à associer en mélange afin de favoriser ces effets et la constitution des panels à utiliser en sélection (en favorisant ou non la variance pour certains traits entre composants, Litrico et Violle 2015).

L'intégration des différents dispositifs et modèles proposés dans des schémas de sélection peut aussi être adaptée en méthodologie de la sélection pour le développement d'associations inter-spécifiques. Ceci peut être réalisé en lien avec la réflexion sur l'optimisation de dispositifs avec par exemple l'utilisation de testeurs.

Les traits associés à l'aptitude au mélange pourront aussi être utilisés dans des schémas de sélection en tant que critères de sélection, ou pour l'analyse des performances en mélange pour identifier des règles d'association. Dans les deux cas, la conception d'idéotypes pourrait bénéficier d'une meilleure compréhension des mécanismes éco-physiologiques sous-jacents aux interactions entre plantes en mélange.

Les traits et règles d'associations identifiés par la co-conception d'idéotype doivent encore être approfondis pour mieux concevoir des mélanges en interaction avec les stratégies techniques et les pratiques des agriculteurs biologiques. Certains traits dont l'implication dans les interactions entre plantes a été démontrée et qui apparaissent centraux, comme la capacité de tallage, doivent être placés au cœur de la conception.

La dynamique engagée par les différents projets participatifs doit être maintenue. Les méthodes utilisées en recherche participative pour favoriser les échanges de connaissances et de retours d'expériences entre acteurs pourraient être encore développées. Elles pourraient s'appuyer sur la création d'espaces de partage autour des mélanges (journées thématiques, forums, ...).

Enfin, les adaptations nécessaires pour la prise en compte de l'aptitude au mélange en sélection pourraient être discutées à la lumière des enquêtes réalisées auprès des acteurs de la sélection dans le cadre du WP3 du projet Wheatamix. Outre la consultation des acteurs par l'entrée sélection/semences, les mélanges peuvent aussi concerner une diversité d'acteurs associés à la culture ou à l'utilisation du blé pour lesquels des points de verrouillage ont en partie été identifiés et pourraient être levés pour accompagner l'essor de la culture de mélanges. Ainsi, d'autres acteurs qui n'ont pas été interrogés dans le cadre des enquêtes du WP3 de Wheatamix ont manifesté leur intérêt pour le développement de mélanges. Par exemple, la CNDSP (Coordination Nationale pour la Défense des Semences Fermières) a fait part d'une demande forte de références sur la conception et l'utilisation de mélanges. Cette association représente une population plus large d'agriculteurs et d'acteurs (comme des trieurs à façon) que les agriculteurs biologiques ou impliqués dans le maintien des semences paysannes. Ceci illustre l'intérêt de ce travail pour différents acteurs de la filière blé en France (de la sélection à la production) et plus largement (autres espèces, agriculture biologique).





# BIBLIOGRAPHIE



**Agence BIO.** 2016. « Chiffres de la bio en France - Agence Française pour le Développement et la Promotion de l'Agriculture Biologique ». 2016. <http://www.agencebio.org/la-bio-en-france>.

**AgroBio Poitou-Charentes.** s. d. « Blé tendre bio fiche technique, mélanges variétaux: interview d'Eric Givelet agriculteur bio ».

**Altieri, M. A.** 1999. « The ecological role of biodiversity in agroecosystems ». *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74 (1-3): 19-31. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(99\)00028-6](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(99)00028-6).

**Andrew, I K S,** J Storkey, et D L Sparkes. 2015. « A Review of the Potential for Competitive Cereal Cultivars as a Tool in Integrated Weed Management ». *Weed Research*. <https://doi.org/10.1111/wre.12137>.

**Asif, M.,** Mu. Iqbal, H Randhawa, et D. Spaner. 2014. *Managing and Breeding Wheat for Organic Systems: Enhancing Competitiveness Against Weeds*. Springer Science & Business Media.

**Aubert, C.,** et C. Glachant. 2006. « BREV'BIO grandes cultures ». <http://www.ile-de-france.chambagri.fr/pro77/rep-agronomie/bio/bioplaine/brevbio17.pdf>.

**Azais, J. M.** 1987. « Designs of Experiments for Studying Intergenotypic Competition ». *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)* 49 (3): 334-45.

**Baker, R. J.,** et K. G. Briggs. 1984. « Comparison of Grain Yield of Uniblends and Biblends of 10 Spring Barley Cultivars ». *Crop Science* 24 (1): 85. <https://doi.org/10.2135/cropsci1984.0011183X002400010019x>.

**Bàrberi, P.** 2002. « Weed Management in Organic Agriculture: Are We Addressing the Right Issues? » *Weed Research* 42 (3): 177-93. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.2002.00277.x>.

**Barot, S.,** V. Allard, A. Cantarel, J. Enjalbert, A. Gauffreteau, I. Goldringer, J.-C. Lata, X. Le Roux, A. Niboyet, et E. Porcher. 2017. « Designing Mixtures of Varieties for Multifunctional Agriculture with the Help of Ecology. A Review ». *Agronomy for Sustainable Development* 37 (2): 13. <https://doi.org/10.1007/s13593-017-0418-x>.

**Bates, D.,** M. Mächler, B. Bolker, et S. Walker. 2015. « Fitting Linear Mixed-Effects Models using lme4 ». *arXiv:1406.5823 [stat]*, *Journal of Statistical Software*, 67 (1). <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.

**Bernardo, R.,** 1996 « Best linear unbiased prediction of maize single-cross performance ». *Crop Science*, 36(1): 50-56.

**Bernicot, M.-H.,** L. Fontaine, B. Rolland, C. Aubert, L. Bonnefoy, L. Bonin, J. Daucourt, et al. 2011. « Des variétés rustiques concurrentes des adventices pour l'agriculture durable, en particulier l'agriculture biologique ». colloque FSOV. <http://docplayer.fr/67161895-Des-varietes-rustiques-concurrentes-des-adventices-pour-l-agriculture-durable-en-particulier-l-agriculture-biologique.html>.

**Bertholdsson, N.-O.** 2005. « Early Vigour and Allelopathy - Two Useful Traits for Enhanced Barley and Wheat Competitiveness against Weeds ». *Weed Research* 45 (2): 94-102. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2004.00442.x>.

**Beukert, U.,** Z. Li, G. Liu, Y. Zhao, N. Ramachandra, V. Mirdita, F. Pita, K. Pillen, et J. C. Reif. 2017. « Genome-Based Identification of Heterotic Patterns in Rice ». *Rice* 10 (mai): 22. <https://doi.org/10.1186/s12284-017-0163-4>.

**Bijma, P.** 2014. « The Quantitative Genetics of Indirect Genetic Effects: A Selective Review of Modelling Issues ». *Heredity*, *Heredity* 112 (1): 61-69. <https://doi.org/10.1038/hdy.2013.15>.

**Boeven, P. H. G.,** C. Friedrich H. Longin, et T. Würschum. 2016. « A Unified Framework for Hybrid Breeding and the Establishment of Heterotic Groups in Wheat ». *Theoretical and Applied Genetics* 129 (6): 1231-45. <https://doi.org/10.1007/s00122-016-2699-x>.

**Bonneuil, C.,** R. Goffaux, I. Bonnin, P. Montalent, C. Hamon, F. Balfourier, et I. Goldringer. 2012. « A

New Integrative Indicator to Assess Crop Genetic Diversity ». *Ecological Indicators* 23: 280-89. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.04.002>.

**Bonneuil, C.**, et F. Thomas. 2012. *Semences : une histoire politique: Amélioration des plantes, agriculture et alimentation en France depuis la Seconde Guerre mondiale*. ECLM.

**Borg, J.**, J. Enjalbert, et A. Gauffreteau. 2015. « Concevoir des associations variétales de blé par l'idéotypage participatif ». Présentation à un colloque présenté à Colloque présentant les méthodes et résultats du projet Climagie (métaprogramme ACCAF), Poitiers, France, novembre. <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01237191>.

**Borg, J.**, L. P. Kiær, C. Lecarpentier, I. Goldringer, A. Gauffreteau, S. Saint-Jean, S. Barot, et J. Enjalbert. 2018. « Unfolding the potential of wheat cultivar mixtures: A meta-analysis perspective and identification of knowledge gaps ». *Field Crops Research*, 221: 298-313. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.09.006>.

**Borger, C. P. D.**, Abul Hashem, et Shahab Pathan. 2010. « Manipulating Crop Row Orientation to Suppress Weeds and Increase Crop Yield ». *Weed Science* 58 (2): 174-78. <https://doi.org/10.1614/WS-09-094.1>.

**Borger, C. P. D.**, A Hashem, et S B Powles. 2016. « Manipulating Crop Row Orientation and Crop Density to Suppress *Lolium Rigidum* ». *Weed Research* 56 (1): 22-30. <https://doi.org/10.1111/wre.12180>.

**Brabant, P.**, A. Morin, E. Picard, et M.-N. Mistou. 1989. « Comparaison de trois dispositifs expérimentaux utilisés pour estimer le rendement chez le blé tendre d'hiver (*Triticum aestivum* L.). Conséquence pour la sélection précoce ». *Agronomie* 9 (10): 949-55.

**Brooker, R. W.**, A. J. Karley, A. C. Newton, R. J. Pakeman, et C. Schöb. 2016. « Facilitation and Sustainable Agriculture: A Mechanistic Approach to Reconciling Crop Production and Conservation ». *Functional Ecology* 30 (1): 98-107. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12496>.

**CA Lorraine**. 2012a. « Acquérir des références techniques en Agriculture Biologique - Grandes Cultures ». Chambre d'Agriculture de Lorraine. [http://www.meuse.chambagri.fr/fileadmin/documents/site\\_1/internet/Bio/20112012\\_ExpeAB\\_8pages.pdf](http://www.meuse.chambagri.fr/fileadmin/documents/site_1/internet/Bio/20112012_ExpeAB_8pages.pdf).

—. 2012b. « Synthèse des essais AB lorrains, campagne 2011-2012 ».

**CA Pays de la Loire**. 2014. « Acquérir des références techniques en grandes cultures biologiques : Synthèse régionale des expérimentations ».

**Callaway, M. B.** 1992. « A compendium of crop varietal tolerance to weeds ». *American Journal of Alternative Agriculture* 7 (4): 169-80. <https://doi.org/10.1017/S088918930000477X>.

**Caplat, J.** 2012. *L'agriculture biologique pour nourrir l'humanité*. Actes Sud. Domaine du possible. <https://www.actes-sud.fr/catalogue/agriculture/lagriculture-biologique-pour-nourrir-lhumanite>.

**Cappa, E. P.**, et R. J. C. Cantet. 2008. « Direct and Competition Additive Effects in Tree Breeding: Bayesian Estimation From an Individual Tree Mixed Model ». *Silvae Genetica* 57 (1-6): 45-56. <https://doi.org/10.1515/sg-2008-0008>.

**Cardinale, B. J.**, K. Gross, K. Fritschie, P. Flombaum, J. W. Fox, C. Rixen, J. van Ruijven, P. B. Reich, M. Scherer-Lorenzen, et B. J. Wilsey. 2013. « Biodiversity Simultaneously Enhances the Production and Stability of Community Biomass, but the Effects Are Independent ». *Ecology* 94 (8): 1697-1707. <https://doi.org/10.1890/12-1334.1>.

**Chable, V.**, et E. Serpelay. 2016. « Recherche multi-acteurs et transdisciplinaire pour des systèmes alimentaires bio et locaux ». Text. Ref: TIP695WEB - « Éco-conception et innovation responsable ». 10 janvier 2016. <https://www.techniques-ingenieur.fr/base-documentaire/innovation-th10/ingenierie-et-responsabilites-42598210/recherche-multi-acteurs-et-transdisciplinaire-pour-des-systemes->

alimentaires-bio-et-locaux-ag103/.

**Chalbi, N.** 1967. « La compétition entre géotypes et ses effets sur les caractères quantitatifs de la Luzerne ». *Annales d'Amélioration des Plantes* 17 (1): 67-82.

**Chateil, C.**, I. Goldringer, L. Tarallo, C. Kerbirou, I. Le Viol, J.-F. Ponge, S. Salmon, S. Gachet, et E. Porcher. 2013. « Crop Genetic Diversity Benefits Farmland Biodiversity in Cultivated Fields ». *Agriculture, Ecosystems & Environment* 171: 25-32. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.03.004>.

**Cheplick, G. P.**, et K. H. Kane. 2004. « Genetic Relatedness and Competition in *Triplasis purpurea* (Poaceae): Resource Partitioning or Kin Selection? » *International Journal of Plant Sciences* 165 (4): 623-30. <https://doi.org/10.1086/386556>.

**Cheres, M. T.**, J. F. Miller, J. M. Crane, et S. J. Knapp. 2000. « Genetic Distance as a Predictor of Heterosis and Hybrid Performance within and between Heterotic Groups in Sunflower ». *Theoretical and Applied Genetics* 100 (6): 889-94. <https://doi.org/10.1007/s001220051366>.

**Costanzo, A.**, et P. Bàrberi. 2014. « Functional Agrobiodiversity and Agroecosystem Services in Sustainable Wheat Production. A Review ». *Agronomy for Sustainable Development* 34 (2): 327-48. <https://doi.org/10.1007/s13593-013-0178-1>.

**Cowger, C.**, et R. Weisz. 2008. « Winter Wheat Blends (Mixtures) Produce a Yield Advantage in North Carolina ». *Agronomy Journal* 100 (1): 169-77. <https://doi.org/10.2134/agronj2007.0128>.

**Creissen, H. E.**, T. H. Jorgensen, et J. K. M. Brown. 2013. « Stabilization of Yield in Plant Genotype Mixtures through Compensation Rather than Complementation ». *Annals of Botany* 112 (7): 1439-47. <https://doi.org/10.1093/aob/mct209>.

**Creissen, H.E.**, T. H. Jorgensen, et J. K. M. Brown. 2016. « Increased yield stability of field-grown winter barley (*Hordeum vulgare* L.) varietal mixtures through ecological processes ». *Crop Protection* 85: 1-8.

**Darwinkel, A.** 1978. « Patterns of Tillering and Grain Production of Winter Wheat at a Wide Range of Plant Densities ». *Netherlands Journal of Agricultural Science*. <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=NL19790378597>.

**Dawson, J. C.**, et I. Goldringer. 2012. « Breeding for genetically diverse populations: variety mixtures and evolutionary populations ». *Organic Crop Breeding*, 77-98.

**De Schutter, O.** 2011. « Agroécologie et droit à l'alimentation », Rapport présenté à la 16ème session du Conseil des droits de l'homme de l'ONU ».

**Denison, R. F.**, E. T. Kiers, et S. A. West. 2003. « Darwinian Agriculture: When Can Humans Find Solutions Beyond the Reach of Natural Selection? » *The Quarterly Review of Biology* 78 (2): 145-68. <https://doi.org/10.1086/374951>.

**Donald, C. M.** 1968. « The Breeding of Crop Ideotypes ». *Euphytica* 17 (3): 385-403. <https://doi.org/10.1007/BF00056241>.

**Döring, T. F.**, P. Annicchiarico, S. Clarke, Z. Haigh, H. E. Jones, H. Pearce, J. Snape, J. Zhan, et M. S. Wolfe. 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 (novembre): 235-45. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.08.009>.

**Dudley, S. A.**, et A. L. File. 2007. « Kin Recognition in an Annual Plant ». *Biology Letters* 3 (4): 435-38. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2007.0232>.

**Dufumier, M.** 2012. *Famine au Sud, Malbouffe au Nord*. NiL éditions. [http://www.nil-editions.fr/site/famine\\_au\\_sud\\_malbouffe\\_au\\_nord\\_&100&9782841115235.html](http://www.nil-editions.fr/site/famine_au_sud_malbouffe_au_nord_&100&9782841115235.html).

**Durel, C.-E.**, et A. Gauffreteau. 2014. « Une démarche théorique de conception d'idéotypes ». In *La*

*conception d'idéotypes : de la pratique à la théorie*, Conception d'idéotypes de plantes pour une agriculture durable. Collection Ecole-chercheurs INRA, FormaSciences, FPN, INRA-CIRAD, 73-79. Debaeke & Quillot-Turion. <http://docplayer.fr/67377632-La-conception-d-ideotypes-de-la-pratique-a-la-theorie.html>.

**Falconer, D. S.**, T. F. Mackay, et R. Frankham. 1996. *Introduction to quantitative genetics*. 4th edn. Vol. 12. Trends in Genetics 7.

**FAO**. 2010. *The Second Report on the State of the World's Plant Genetic Resources for Food and Agriculture*. Rome: FAO.

**Faraji, Z.** 2011. « Wheat Cultivar Blends: A Step Forward to Sustainable Agriculture ». *African Journal of Agricultural Research* 6 (33): 6780-89. <https://doi.org/10.5897/AJARX11.047>.

**Federer, W. T.** 1979. « Statistical Designs and Response Models for Mixtures of Cultivars ». *Agronomy Journal* 71 (5): 701. <https://doi.org/10.2134/agronj1979.00021962007100050003x>.

**Federer, W. T.**, J. C. Connigale, J. N. Rutger, et A. Wijesinha. 1982. « Statistical Analyses of Yields from Uniblends and Biblends of Eight Dry Bean Cultivars ». *Crop Science* 22 (1): 111. <https://doi.org/10.2135/cropsci1982.0011183X002200010026x>.

**Federer, W. T.** 1993. *Statistical Design and Analysis for Intercropping Experiments: Volume 1: Two Crops*. Springer Science & Business Media.

———. 1999. *Statistical Design and Analysis for Intercropping Experiments: Volume 2, Three Or More Crops*. Springer Science & Business Media.

**File, A. L.**, G. P. Murphy, et S. A. Dudley. 2012. « Fitness Consequences of Plants Growing with Siblings: Reconciling Kin Selection, Niche Partitioning and Competitive Ability ». *Proc. R. Soc. B* 279 (1727): 209-18. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1995>.

**Finckh, M. R.**, et C. C. Mundt. 1992. « Stripe Rust, Yield, and Plant Competition in Wheat Cultivar Mixtures ». *Phytopathology* 82 (9): 905-913.

**Finckh, M. R.**, E. S. Gacek, H. Goyeau, C. Lannou, U. Merz, C. C. Mundt, L. Munk, et al. 2000. « Cereal variety and species mixtures in practice, with emphasis on disease resistance ». *Agronomie* 20 (7): 25. <https://doi.org/10.1051/agro:2000177>.

**Finckh, M. R.** 2008. « Integration of Breeding and Technology into Diversification Strategies for Disease Control in Modern Agriculture ». *European Journal of Plant Pathology* 121: 399-409. <https://doi.org/10.1007/s10658-008-9273-6>.

**Finckh, M. R.**, et M. S. Wolfe. 2017. « Biodiversity Enhancement ». In *Plant Diseases and Their Management in Organic Agriculture*, 153-74. IPM. The American Phytopathological Society. <https://doi.org/10.1094/9780890544785.013>.

**Fischer, R. A.** 1978. « Are your results confounded by intergenotypic competition? » <https://publications.csiro.au/rpr/pub?list=BRO&pid=procite:82bc2a68-e0cb-49ab-a399-b731438a377c>.

**Forst, E.**, J. Enjalbert, V. Allard, C. Ambroise, I. Krissaane, T. Mary-Huard, S. Robin and I. Goldringer. "A generalized statistical framework to assess mixing ability from incomplete mixing designs using binary or higher order variety mixtures and application to wheat." *Submitted*.

**Foucteau, V.**, P. Brabant, H. Monod, O. David, et I. Goldringer. 2000. « Correction Models for Intergenotypic Competition in Winter Wheat ». *Agronomie* 20 (8): 943-53. <https://doi.org/10.1051/agro:2000170>.

**FranceAgriMer**. 2014. « Variétés et rendements biologiques Récolte 2013 ». Données et bilans.

**Fustec, J.**, P. Gayraud, et JP Coutard. 2008. *Intérêt des mélanges et associations en agriculture biologique*. Fourrages.

- GAB IDF.** 2017. « Observatoire régional de l'agriculture biologique en Ile-de-France, Edition 2017 (chiffres clés fin 2016) ».
- Gallais, A.** 1970. « Modèle pour l'analyse des relations d'associations binaires ». *Biométrie-Praximétrie* XI (2-3): 51-80.
- . 1977. « Possibilités de sélection en vue des associations à deux constituants ». *Le Sélectionneur Français* 24: 41-44.
- Gallandt, E. R.,** S. M. Dofing, P. E. Reisenauer, et E. Donaldson. 2001. « Diallel Analysis of Cultivar Mixtures in Winter Wheat ». *Crop Science* 41 (3): 792-796. <https://doi.org/10.2135/cropsci2001.413792x>.
- Gardner, C. O.,** et S. A. Eberhart. 1966. « Analysis and Interpretation of the Variety Cross Diallel and Related Populations ». *Biometrics* 22 (3): 439-52. <https://doi.org/10.2307/2528181>.
- Garretsen, F.,** et M. Keuls. 1973. « Analysis of genetic variation in an incomplete diallel cross ». *Biometrics Proc. Eucarpia Conf. (Hannover)*: 24-35.
- Gizlice, Z.,** T. E. Carter, J. W. Burton, et T. H. Emigh. 1989. « Partitioning of Blending Ability Using Two-Way Blends and Component Lines of Soybean ». *Crop Science* 29 (4): 885. <https://doi.org/10.2135/cropsci1989.0011183X002900040008x>.
- Glachant, C.,** et Claude A. 2015. « Gestion de l'azote sur blé biologique en Ile-de-France ». Présentation à un colloque présenté à 12emes rencontres de la fertilisation raisonnée, Lyon, novembre 18.
- Gleeson, A. C.,** et C. A. McGilchrist. 1978. « Analysis of plant competition data from an incomplete mixture diallel experiment ». *The Journal of Agricultural Science* 91 (2): 419-26. <https://doi.org/10.1017/S0021859600046517>.
- Goffaux, R.,** I. Goldringer, C. Bonneuil, P. Montalent, et I. Bonnin. 2011. « Quels indicateurs pour suivre la diversité génétique des plantes cultivées ? Le cas du blé tendre cultivé en France depuis un siècle ». Rapport FRB, Série Expertise et Synthèse.
- Goldberg, D. E.,** et P. A. Werner. 1983. « Equivalence of Competitors in Plant Communities: A Null Hypothesis and a Field Experimental Approach ». *American Journal of Botany* 70 (7): 1098-1104. <https://doi.org/10.2307/2442821>.
- Goldberg, D. E.** 1990. « Components of Resource Competition in Plant Communities. » *Components of Resource Competition in Plant Communities.*, 27-49.
- Goldberg, D. E.,** et K. Landa. 1991. « Competitive Effect and Response: Hierarchies and Correlated Traits in the Early Stages of Competition ». *Journal of Ecology* 79 (4): 1013-30. <https://doi.org/10.2307/2261095>.
- Goldringer, I.,** P. Brabant, et R.A. Kempton. 1994. « Adjustment for Competition between Genotypes in Single-Row-Plot Trials of Winter-Wheat (*Triticum Aestivum*) ». *Plant Breeding* 112 (4): 294-300. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.1994.tb00687.x>.
- Griffing, B.** 1956. « Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems ». *Australian Journal of Biological Sciences*, n° 9: 463-93.
- . 1967. « Selection in Reference to Biological Groups I. Individual and Group Selection Applied to Populations of Unordered Groups ». *Australian Journal of Biological Sciences* 20 (1): 127-140.
- . 1981. « A theory of natural selection incorporating interaction among individuals. I. The modeling process ». *Journal of Theoretical Biology* 89 (4): 635-58. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(81\)90033-3](https://doi.org/10.1016/0022-5193(81)90033-3).
- . 1989. « Genetic Analysis of Plant Mixtures. » *Genetics* 122 (4): 943-56.



- Guilhou, R.** 2014. « Résultats des essais céréales biologiques menés en Nord-Pas de Calais ». CA Nord-Pas de Calais.
- Hamblin, J.**, et M. J. de O. Zimmermann. 1986. « Breeding Common Bean for Yield in Mixtures ». In *Plant Breeding Reviews*, édité par Jules Janick, 245-72. John Wiley & Sons, Inc. <https://doi.org/10.1002/9781118061015.ch8>.
- Hanson, W. D.**, C. A. Brim, et K. Hinson. 1961. « Design and Analysis of Competition Studies with an Application to Field Plot Competition in the Soybean ». *Crop Science* 1 (4): 255-58.
- Hatchuel, A.**, et B. Weil. 2009. « C-K Design Theory: An Advanced Formulation ». *Research in Engineering Design* 19 (4): 181. <https://doi.org/10.1007/s00163-008-0043-4>.
- Hazard, L.**, A. Gauffreteau, J. Borg, M.-H. Moirez-Charron, M. Deo, J. Enjalbert, V. Goutiers, et E. Gressier. 2016. « L'innovation à l'épreuve d'un climat et d'un monde changeant rapidement : intérêt de la co-conception dans le domaine des semences ». *Fourrages*, n° 225: 39-47.
- Hill, J.** 1996. « Breeding Components for Mixture Performance ». *Euphytica* 92 (1-2): 135-38. <https://doi.org/10.1007/BF00022838>.
- IFOAM.** 2005a. « Definition of Organic Agriculture ». 2005. <https://www.ifoam.bio/fr/organic-landmarks/definition-organic-agriculture>.
- . 2005b. « Principles of Organic Agriculture ». 2005. <https://www.ifoam.bio/fr/organic-landmarks/principles-organic-agriculture>.
- ITAB.** 2017. « Institut Technique de l'Agriculture Biologique ». 2017. <http://itab.asso.fr/activites/grandescultures.php>.
- Jackson, L. F.**, et R. W. Wennig. 1997. « Use of Wheat Cultivar Blends to Improve Grain Yield and Quality and Reduce Disease and Lodging ». *Field Crops Research* 52 (3): 261-269. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(97\)00007-5](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(97)00007-5).
- Jacob, C. E.**, E. N. Johnson, M. F. Dyck, et C. J. Willenborg. 2016. « Evaluating the Competitive Ability of Semileafless Field Pea Cultivars ». *Weed Science* 64 (1): 137-45. <https://doi.org/10.1614/WS-D-15-00113.1>.
- Jaillard, B.**, C. Richon, P. Deleporte, M. Loreau, et C. Violle. 2017. « An a Posteriori Species Clustering for Quantifying the Effects of Species Interactions on Ecosystem Functioning ». *Methods in Ecology and Evolution*, n/a-n/a. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12920>.
- Jensen, N. F.** 1988. « Plant Breeding Methodology. » *Plant Breeding Methodology*. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19891676505>.
- Jensen, N. F.**, et W. T. Federer. 1964. « Adjacent Row Competition in Wheat ». *Crop Science* 4 (6): 641-45. <https://doi.org/10.2135/cropsci1964.0011183X000400060027x>.
- Jensen, N. F.**, et W. Federer T. 1965. « Competing Ability in Wheat ». *Crop Science* 5 (5): 449-52.
- Julier, B.**, G. Louarn, F. Gastal, F. Surault, J.-P. Sampoux, A. Maamouri, et C. Fernandez. 2014. « Les associations graminées - légumineuses prairiales. Comment sélectionner des variétés pour accroître leur productivité et faciliter leur conduite ? » *Innovations Agronomiques* (40), 61-72. (2014). <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=LV2016029360>.
- Katsileros, D. A.**, S. Hadasch, H. P. Piepho, et G. N. Skaracis. 2017. « Evaluating the Competitive Ability of Durum Wheat Varieties ». *Agronomy Journal* 109 (6): 2606-12. <https://doi.org/10.2134/agronj2017.02.0103>.
- Kaut, A. H. E. E.**, H. E. Mason, A. Navabi, J. T. O'Donovan, et D. Spaner. 2009. « Performance and Stability of Performance of Spring Wheat Variety Mixtures in Organic and Conventional Management Systems in Western Canada ». *Journal of Agricultural Science* 147 (2): 141-53.

- Kempton, R. A.** 1982. « Adjustment for competition between varieties in plant breeding trials ». *The Journal of Agricultural Science* 98 (3): 599-611. <https://doi.org/10.1017/S0021859600054381>.
- Kiær, L. P.,** I. M. Skovgaard, et H. Østergaard. 2009. « Grain Yield Increase in Cereal Variety Mixtures: A Meta-Analysis of Field Trials ». *Field Crops Research* 114 (3): 361-373. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2009.09.006>.
- Kiær, L. P.,** I. M. Skovgaard, et H. Østergård. 2012. « Effects of Inter-Varietal Diversity, Biotic Stresses and Environmental Productivity on Grain Yield of Spring Barley Variety Mixtures ». *Euphytica* 185 (1): 123-38. <https://doi.org/10.1007/s10681-012-0640-1>.
- Knott, E. A.,** et C. C. Mundt. 1990. « Mixing Ability Analysis of Wheat Cultivar Mixtures under Diseased and Nondiseased Conditions ». *Theoretical and Applied Genetics* 80 (3): 313-20. <https://doi.org/10.1007/BF00210065>.
- Korres, N E,** et R J Froud-Williams. 2002. « Effects of Winter Wheat Cultivars and Seed Rate on the Biological Characteristics of Naturally Occurring Weed Flora ». *Weed Research* 42 (6): 417-28. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3180.2002.00302.x>.
- Lammerts van Bueren, E. T.,** P. C. Struik, et E. Jacobsen. 2002. « Ecological Concepts in Organic Farming and Their Consequences for an Organic Crop Ideotype ». *NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences* 50 (1): 1-26. [https://doi.org/10.1016/S1573-5214\(02\)80001-X](https://doi.org/10.1016/S1573-5214(02)80001-X).
- Lazzaro, M.,** A. Costanzo, et P. Bàrberi. 2017. « Single vs multiple agroecosystem services provided by common wheat cultivar mixtures: Weed suppression, grain yield and quality ». *Field Crops Research*, octobre. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.10.006>.
- Lecarpentier, C.** 2017. « Plasticité de l'architecture aérienne du blé en réponse à la compétition pour la lumière au sein de cultures pures ou d'associations variétales : Caractérisation expérimentale et développement d'un modèle 3D ». Ecole doctorale Sciences du végétal, Université Paris-Saclay.
- Lemerle, D.,** B. Verbeek, R.d. Cousens, et N E Coombes. 1996. « The Potential for Selecting Wheat Varieties Strongly Competitive against Weeds ». *Weed Research* 36 (6): 505-13. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.1996.tb01679.x>.
- Lemerle, D.,** G. S. Gill, C. E. Murphy, S. R. Walker, R. D. Cousens, S. Mokhtari, S. J. Peltzer, R. Coleman, et D. J. Lockett. 2001. « Genetic Improvement and Agronomy for Enhanced Wheat Competitiveness with Weeds ». *Australian Journal of Agricultural Research* 52 (5): 527-48. <https://doi.org/10.1071/ar00056>.
- Lemerle, D.,** A. Smith, B. Verbeek, E. Koetz, P. Lockley, et P. Martin. 2006. « Incremental Crop Tolerance to Weeds: A Measure for Selecting Competitive Ability in Australian Wheats ». *Euphytica* 149 (1-2): 85-95. <https://doi.org/10.1007/s10681-005-9056-5>.
- Lemerle, D.,** David J. Lockett, P. Lockley, E. Koetz, et H. Wu. 2014. « Competitive Ability of Australian Canola (Brassica Napus) Genotypes for Weed Management ». *Crop and Pasture Science* 65 (12): 1300-1310. <https://doi.org/10.1071/CP14125>.
- Limaux, F.,** S. Recous, J.-M. Meynard, et A. Guckert. 1999. « Relationship between Rate of Crop Growth at Date of Fertiliser N Application and Fate of Fertiliser N Applied to Winter Wheat ». *Plant and Soil* 214 (1-2): 49-59. <https://doi.org/10.1023/A:1004629511235>.
- Litrico, I.,** et C. Violle. 2015. « Diversity in Plant Breeding: A New Conceptual Framework ». *Trends in Plant Science* 20 (10): 604-13. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2015.07.007>.
- Lopez, C. G,** et C. C Mundt. 2000. « Using Mixing Ability Analysis from Two-Way Cultivar Mixtures to Predict the Performance of Cultivars in Complex Mixtures ». *Field Crops Research* 68 (2): 121-32. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(00\)00114-3](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(00)00114-3).
- Loreau, M.,** et Andy Hector. 2001. « Partitioning Selection and Complementarity in Biodiversity

Experiments ». *Nature* 412 (6842): 72-76. <https://doi.org/10.1038/35083573>.

**Lynch, M.**, et B. Walsh. 1998. *Genetics and analysis of quantitative traits*. Vol. 1. Sunderland, MA: Sinauer. <https://pdfs.semanticscholar.org/aa15/68743b58f93ca1cb46bccf7925160ec37635.pdf>.

**Maestre, F. T.**, R. M. Callaway, F. Valladares, et C. J. Lortie. 2009. « Refining the Stress-Gradient Hypothesis for Competition and Facilitation in Plant Communities ». *Journal of Ecology* 97 (2): 199-205. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01476.x>.

**Malézieux, E.**, Y. Crozat, C. Dupraz, M. Laurans, D. Makowski, H. Ozier-Lafontaine, B. Rapidel, S. De Tourdonnet, et M. Valantin-Morison. 2009. « Mixing Plant Species in Cropping Systems: Concepts, Tools and Models. A Review ». *Agronomy for Sustainable Development* 29 (1): 43-62. <https://doi.org/10.1051/agro:2007057>.

**Masiunas, J. B.** 1998. « Production of Vegetables Using Cover Crop and Living Mulches—A Review ». *Journal of Vegetable Crop Production* 4 (1): 11-31. [https://doi.org/10.1300/J068v04n01\\_03](https://doi.org/10.1300/J068v04n01_03).

**Maurice, R.** 2011. « Mélanges des variétés de céréales, pour valoriser les qualités de chacune : 9 années d'essais ». CA Pays de la Loire.

**McGilchrist, C. A.** 1965. « Analysis of Competition Experiments ». *Biometrics* 21 (4): 975-85. <https://doi.org/10.2307/2528258>.

**McGilchrist, C. A.**, et B. R. Trenbath. 1971. « A Revised Analysis of Plant Competition Experiments ». *Biometrics* 27 (3): 659-71. <https://doi.org/10.2307/2528603>.

**Mead, R.**, et R. W. Willey. 1980. « The Concept of a 'Land Equivalent Ratio' and Advantages in Yields from Intercropping ». *Experimental Agriculture* 16 (3): 217-28. <https://doi.org/10.1017/S0014479700010978>.

**Mead, R.**, et J. Riley. 1981. « A Review of Statistical Ideas Relevant to Intercropping Research ». *Journal of the Royal Statistical Society. Series A (General)* 144 (4): 462-509. <https://doi.org/10.2307/2981827>.

**Melchinger, A. E.**, et R. K. Gumber. 1998. « Overview of Heterosis and Heterotic Groups in Agronomic Crops ». *Concepts and Breeding of Heterosis in Crop Plants*: 29-44. <https://doi.org/10.2135/cssaspepub25.c3>.

**Mille, B.**, M. Belhaj Fraj, H. Monod, et C. de Vallavieille-Pope. 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): 163-73. <https://doi.org/10.1007/s10658-005-4036-0>.

**Miranda-Filho, J. B.**, et L. J. Chaves. 1991. « Procedures for Selecting Composites Based on Prediction Methods ». *Theoretical and Applied Genetics* 81 (2): 265-71. <https://doi.org/10.1007/BF00215732>.

**Moore, A. J.**, E. D. Brodie, et J. B. Wolf. 1997. « Interacting Phenotypes and the Evolutionary Process: I. Direct and Indirect Genetic Effects of Social Interactions ». *Evolution* 51 (5): 1352-62. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1997.tb01458.x>.

**Muir, W. M.** 2005. « Incorporation of Competitive Effects in Forest Tree or Animal Breeding Programs ». *Genetics, Genetics* 170, 170 (3, 3): 1247, 1247-59. <https://doi.org/10.1534/genetics.104.035956>, [10.1534/genetics.104.035956](https://doi.org/10.1534/genetics.104.035956).

**Mundt, C. C.**, L. S. Brophy, et M. S. Schmitt. 1995. « Choosing Crop Cultivars and Cultivar Mixtures under Low versus High Disease Pressure: A Case Study with Wheat ». *Crop Protection* 14 (6): 509-515. [https://doi.org/10.1016/0261-2194\(95\)00035-K](https://doi.org/10.1016/0261-2194(95)00035-K).

**Mundt, C. C.** 2002. « Use of Multiline Cultivars and Cultivar Mixture for Disease Management ». *Annual Review of Phytopathology* 40 (1): 381-410. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.40.011402.113723>.

- Munk, L.** 1997. « Variety mixtures: 19 years of experience in Denmark ». Conference paper présenté à Variety mixtures in theory and practice : compiled by working group 2, COST Action 817, INRA Grignon.
- Murphy, C. E.**, et D. Lemerle. 2006. « Continuous Cropping Systems and Weed Selection ». *Euphytica* 148 (1-2): 61-73. <https://doi.org/10.1007/s10681-006-5941-9>.
- Newton, A. C.**, R. P. Ellis, C. A. Hackett, et D. C. Guy. 1997. « The Effect of Component Number on *Rhynchosporium Secalis* Infection and Yield in Mixtures of Winter Barley Cultivars ». *Plant Pathology* 46 (6): 930-38. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3059.1997.d01-83.x>.
- Newton, A. C.**, G. S. Begg, et J. S. Swanston. 2009. « Deployment of Diversity for Enhanced Crop Function ». *Annals of Applied Biology* 154 (3): 309-322. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2008.00303.x>.
- Newton, A. C.**, D. C. Guy, et K. Preedy. 2017. « Wheat cultivar yield response to some organic and conventional farming conditions and the yield potential of mixtures ». *The Journal of Agricultural Science* 155 (7): 1045-60. <https://doi.org/10.1017/S002185961700017X>.
- Okonya, J. S.**, et B. L. Maass. 2014. « Potential of Cowpea Variety Mixtures to Increase Yield Stability in Subsistence Agriculture: Preliminary Results ». *International Journal of Agronomy* 2014 (janvier). <https://doi.org/10.1155/2014/515629>.
- ONU.** 2017. « La population mondiale devrait atteindre 9,8 milliards en 2050 et 11,2 milliards en 2100, selon l'ONU ». Nations Unies-DPI/NMD. Centre d'actualités de l'ONU. 21 juin 2017. <http://www.un.org/apps/news/fr/storyF.asp?NewsID=39703#.Wmi1AXkiG72>.
- Østergård, H.**, K Kristensen, et JW Jensen. 2005. « Stability of Variety Mixtures of Spring Barley ». *Organic Plant Breeding Strategies and the Use of Molecular Markers*. <http://orgprints.org/8152/>.
- Østergård, H.**, M.R. Finckh, L. Fontaine, I. Goldringer, S.P. Hoad, K. Kristensen, E.T. L. van Bueren, F. Mascher, L. Munk, et M.S. Wolfe. 2009. « Time for a Shift in Crop Production: Embracing Complexity through Diversity at All Levels ». *Journal of Agricultural & Food Information* 89 (9): 1439-45. <https://doi.org/10.1002/jsfa.3615>.
- Pakeman, R. J.**, A. J. Karley, A. C. Newton, L. Morcillo, R. W. Brooker, et C. Schöb. 2015. « A trait-based approach to crop-weed interactions ». *European Journal of Agronomy* 70 (octobre): 22-32. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2015.06.010>.
- Park, S. E.**, L. R. Benjamin, et A. R. Watkinson. 2003. « The Theory and Application of Plant Competition Models: an Agronomic Perspective ». *Annals of Botany* 92 (6): 741-48. <https://doi.org/10.1093/aob/mcg204>.
- Perronne, R.**, B. Rolland, C. Mabire, J. Enjalbert, J. Borg, E. Forst, et I. Goldringer. 2017. « Evolution of adoption of variety mixtures and low-input multi-resistant bread wheat varieties since two decades in France: increased use of these agroecological levers ». Poster présenté à Journée annuelle de l'IDEEV, Gif-sur-Yvette, octobre 18.
- Phillips, S. L.**, et M. S. Wolfe. 2005. « Evolutionary plant breeding for low input systems ». *JOURNAL OF AGRICULTURAL SCIENCE-CAMBRIDGE*- 143 (4): 245.
- Piepho, H.-P.**, et J. Möhring. 2007. « Computing Heritability and Selection Response From Unbalanced Plant Breeding Trials ». *Genetics* 177 (3): 1881-88. <https://doi.org/10.1534/genetics.107.074229>.
- Pinthus, M. J.** 1974. « Lodging in Wheat, Barley, and Oats: The Phenomenon, its Causes, and Preventive Measures ». In *Advances in Agronomy*, édité par N. C. Brady, 25:209-63. Academic Press. [https://doi.org/10.1016/S0065-2113\(08\)60782-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2113(08)60782-8).
- Powell, W.**, P. D. S. Caligari, P. H. Goudappel, et W. T. B. Thomas. 1985. « Competitive Effects in Monocultures and Mixtures of Spring Barley (*Hordeum Vulgare*) ». *Theoretical and Applied Genetics*

71 (3): 443-50. <https://doi.org/10.1007/BF00251185>.

**Prieto, I., C. Violle, P. Barre, J.-L. Durand, M. Ghesquiere, et I. Litrico.** 2015. « Complementary effects of species and genetic diversity on productivity and stability of sown grasslands ». *Nature Plants* 1 (4): 15033. <https://doi.org/10.1038/nplants.2015.33>.

**Ravier, C., J.-M. Meynard, J.-P. Cohan, P. Gate, et M.-H. Jeuffroy.** 2017. « Early nitrogen deficiencies favor high yield, grain protein content and N use efficiency in wheat ». *European Journal of Agronomy* 89 (septembre): 16-24. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2017.06.002>.

**Reif, J. C. et A. E. Melchinger.** 2005. « Heterosis and Heterotic Patterns in Maize ». *Maydica (Italy)*. <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=IT2006602230>.

**Reif, J. C., F.-M. Gumpert, S. Fischer, et A. E. Melchinger.** 2007. « Impact of Interpopulation Divergence on Additive and Dominance Variance in Hybrid Populations ». *Genetics* 176 (3): 1931-34. <https://doi.org/10.1534/genetics.107.074146>.

**Reiss, E. R., et L. E. Drinkwater.** 2018. « Cultivar Mixtures: A Meta-Analysis of the Effect of Intraspecific Diversity on Crop Yield ». *Ecological Applications*. <https://doi.org/10.1002/eap.1629>.

**Rivière, P., S. Pin, N. Galic, Y. de Oliveira, O. David, J. C. Dawson, I. Goldringer, et others.** 2013. « Mise en place d'une méthodologie de sélection participative sur le blé tendre en France ». *Innovations Agronomiques* 32: 427-41.

**Riviere, P.** 2014. « Méthodologie de la sélection décentralisée et participative : un exemple sur le blé tendre ». Phd thesis, Université Paris Sud - Paris XI. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-00959369/document>.

**Rivière, P., I. Goldringer, J.-F. Berthelot, N. Galic, S. Pin, P. De Kochko, et J. C. Dawson.** 2014. « Response to Farmer Mass Selection in Early Generation Progeny of Bread Wheat Landrace Crosses ». *Renewable Agriculture and Food Systems* 30 (2): 190-201. <https://doi.org/10.1017/S1742170513000343>.

**Robinson, G. K.** 1991. « That BLUP is a Good Thing: The Estimation of Random Effects », *Statistical Science*, 6 (1): 15-32.

**Sakai, K.-I., et Y. Suzuki.** 1953. « Studies on Competition in Plants : Competition between Diploid and Autotetraploid Plants of Barley ». *Contributions from the National Institute of Genetics, Japan*, n° 59: 11-20.

**Saulas, P.** 2008. Mélanges variétaux - atout rendement, bonus intrants. [http://www.informatique-agricole.org/download/afia-gazette/2008\\_-\\_gazette\\_afia/gaz\\_080717\\_29.htm](http://www.informatique-agricole.org/download/afia-gazette/2008_-_gazette_afia/gaz_080717_29.htm).

**Shull, G. H.** 1908. « The Composition of a Field of Maize ». *Journal of Heredity* os-4 (1): 296-301. <https://doi.org/10.1093/jhered/os-4.1.296>.

**Solomon, K. F., M. T. Labuschagne, et C. D. Viljoen.** 2007. « Estimates of heterosis and association of genetic distance with heterosis in durum wheat under different moisture regimes ». *The Journal of Agricultural Science* 145 (3): 239-48. <https://doi.org/10.1017/S0021859606006551>.

**Spielmeier, W., J. Hyles, P. Joaquim, F. Azanza, D. Bonnett, M. E. Ellis, C. Moore, et R. A. Richards.** 2007. « A QTL on Chromosome 6A in Bread Wheat (*Triticum Aestivum*) Is Associated with Longer Coleoptiles, Greater Seedling Vigour and Final Plant Height ». *Theoretical and Applied Genetics* 115 (1): 59-66. <https://doi.org/10.1007/s00122-007-0540-2>.

**Spitters, C. JT.** 1979. « Competition and Its Consequences for Selection in Barley Breeding ». Wageningen: Centre for Agricultural Publishing and Documentation. <http://library.wur.nl/WebQuery/clc/107801>.

**Sprague, G. F., et L. A. Tatum.** 1942. « General vs. Specific Combining Ability in Single Crosses of

Corn ». *Journal of the American Society of Agronomy* 34 (10): 923-32.

**Stutzel, H.**, et W. Aufhammer. 1990. « The Physiological Causes of Mixing Effects in Cultivar Mixtures - a General Hypothesis ». *Agricultural Systems* 32 (1): 41-53. [https://doi.org/10.1016/0308-521X\(90\)90029-P](https://doi.org/10.1016/0308-521X(90)90029-P).

**Swanton, C. J.**, R Nkoa, et R. E. Blackshaw. 2015. « Experimental Methods for Crop-Weed Competition Studies ». *Weed Science* 63 (sp1): 2-11. <https://doi.org/10.1614/WS-D-13-00062.1>.

**Sylvander, B.** 1997. « Le rôle de la certification dans les changements de régime de coordination : l'agriculture biologique, du réseau à l'industrie ». *Revue d'économie industrielle* 80 (1): 47-66. <https://doi.org/10.3406/rei.1997.1668>.

**Tams, S. H.**, E. Bauer, G. Oettler, A. E. Melchinger, et C.-C. Schön. 2006. « Prospects for Hybrid Breeding in Winter Triticale: II. Relationship between Parental Genetic Distance and Specific Combining Ability ». *Plant Breeding* 125 (4): 331-36. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2006.01218.x>.

**Thépot, S.**, G. Restoux, I. Goldringer, F. Hospital, D. Gouache, I. Mackay, et J. Enjalbert. 2015. « Efficiently Tracking Selection in a Multiparental Population: The Case of Earliness in Wheat ». *Genetics* 199 (2): 609-23. <https://doi.org/10.1534/genetics.114.169995>.

**Thomas, M.** 2011. « Gestion dynamique à la ferme de l'agrobiodiversité: relation entre la structure des populations de blé tendre et les pratiques humaines ». Thèse de doctorat, France: Université Paris Diderot - Paris 7.

**Tilman, D.**, J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie, et E. Siemann. 1997. « The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes ». *Science* 277 (5330): 1300-1302. <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1300>.

**Tooker, J. F.**, et S. D. Frank. 2012. « Genotypically Diverse Cultivar Mixtures for Insect Pest Management and Increased Crop Yields ». *Journal of Applied Ecology* 49 (5): 974-85. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2012.02173.x>.

**Trenbath, B. R.** 1975. « Neighbour Effects in the Genus Avena. III. A Diallel Approach ». *Journal of Applied Ecology* 12 (1): 189-200. <https://doi.org/10.2307/2401728>.

**Trotin, V.**, et S. Minette. 2013. « Mélanger des variétés : exemple du blé tendre d'hiver ».

**Valentine, J.** 1982. « Variation in Monoculture and in Mixture for Grain Yield and Other Characters in Spring Barley ». *Annals of Applied Biology* 101 (1): 127-41. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1982.tb00808.x>.

**Vallavieille-Pope, C. de.** 2004. « Management of Disease Resistance Diversity of Cultivars of a Species in Single Fields: Controlling Epidemics ». *Comptes Rendus Biologies* 327 (7): 611-620. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2003.11.014>.

**Vallavieille-Pope, C. de**, B. Mille, M. Belhaj Fraj, et J.-M. Meynard. 2004. « Intérêt des associations de variétés de blé pour diminuer les fongicides : conséquences sur la filière ». *Le Sélectionneur Français* 54: 45-56.

**Vanloqueren, G.**, et P. V. Baret. 2008. « Why Are Ecological, Low-Input, Multi-Resistant Wheat Cultivars Slow to Develop Commercially? A Belgian Agricultural 'Lock-in' Case Study ». *Ecological Economics* 66 (2-3): 436-46. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2007.10.007>.

**Vidal, T.**, A.-L. Boixel, B. Durand, C. de Vallavieille-Pope, L. Huber, et S. Saint-Jean. 2017. « Reduction of fungal disease spread in cultivar mixtures: Impact of canopy architecture on rain-splash dispersal and on crop microclimate ». *Agricultural and Forest Meteorology* 246 (novembre): 154-61. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.06.014>.

**Vidal, T.**, P. Lusley, M. Leconte, C. de Vallavieille-Pope, L. Huber, et S. Saint-Jean. 2017. « Cultivar

Architecture Modulates Spore Dispersal by Rain Splash: A New Perspective to Reduce Disease Progression in Cultivar Mixtures ». *PLOS ONE* 12 (11): e0187788. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187788>.

**Weigelt, A.**, et P. Jolliffe. 2003. « Indices of Plant Competition ». *Journal of Ecology* 91 (5): 707-20. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2003.00805.x>.

**Willey, R. W.**, et D. S. O. Osiru. 1972. « Studies on mixtures of maize and beans (*Phaseolus vulgaris*) with particular reference to plant population ». *The Journal of Agricultural Science* 79 (3): 517-29. <https://doi.org/10.1017/S0021859600025909>.

**Williams, E.J.** 1962. « The Analysis of Competition Experiments ». *Australian Journal of Biological Sciences* 15 (3): 509-25.

**Williams, A. C.**, et B. C. McCarthy. 2001. « A New Index of Interspecific Competition for Replacement and Additive Designs ». *Ecological Research* 16 (1): 29-40. <https://doi.org/10.1046/j.1440-1703.2001.00368.x>.

**Wilson, J. B.** 1988. « Shoot Competition and Root Competition ». *Journal of Applied Ecology* 25 (1): 279-96. <https://doi.org/10.2307/2403626>.

**Wit, C. T. de**, et J. P. van den Bergh. 1965. « Competition between Herbage Plants ». *Journal of Agricultural Science* 13: 212-21.

**Wolfe, M. S.** 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.**, U. Brändle, B. Koller, E. Limpert, J. M. McDermott, K. Müller, et D. Schaffner. 1992. « Barley mildew in Europe: population biology and host resistance ». *Euphytica* 63 (1-2): 125-139.

**Wolfe, M. S.** 2000. « Crop Strength through Diversity ». *Nature* 406 (6797): 681-82. <https://doi.org/10.1038/35021152>.

**Wolfe, M. S.**, J. P. Baresel, D. Desclaux, I. Goldringer, S. Hoad, G. Kovacs, F. Löschenberger, T. Miedaner, H. Østergård, et E. T. Lammerts van Bueren. 2008. « Developments in Breeding Cereals for Organic Agriculture ». *Euphytica* 163 (3): 323-46. <https://doi.org/10.1007/s10681-008-9690-9>.

**Zhao, Y.**, Z. Li, G. Liu, Y. Jiang, H. P. Maurer, T. Würschum, H.-P. Mock, et al. 2015. « Genome-Based Establishment of a High-Yielding Heterotic Pattern for Hybrid Wheat Breeding ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112 (51): 15624-29. <https://doi.org/10.1073/pnas.1514547112>.

**Zhu, Y.**, H. Chen, J. Fan, Y. Wang, Y. Li, J. Chen, J. Fan, et al. 2000. « Genetic Diversity and Disease Control in Rice ». *Nature* 406 (6797): 718-22. <https://doi.org/10.1038/35021046>.

**Zimmermann, M. J. de O.** 1996. « Breeding for Yield, in Mixtures of Common Beans (*Phaseolus Vulgaris* L.) and Maize (*Zea Mays* L.) ». *Euphytica* 92 (1-2): 129-34. <https://doi.org/10.1007/BF00022837>.

**Zuppinger-Dingley, D.**, B. Schmid, J. S. Petermann, V. Yadav, G. B. De Deyn, et D. F. B. Flynn. 2014. « Selection for Niche Differentiation in Plant Communities Increases Biodiversity Effects ». *Nature* 515 (7525): 108-11. <https://doi.org/10.1038/nature13869>.







# ANNEXES



## ANNEXE I.2.1 : Caractérisation du panel de géotypes sur les traits

Genotype	SRR	RDMC	RGR	RNC	SRL	AvRoot Diam	AbsNO3	AbsNH4	RootNbr	RootAngle	DEA	Surf_F	Msurf_F1	N_F1	GAI_D2_T1	GAI_D2_T6	Agressivite	K_D2_T6	D_epis_D2	densite_e pis	flo	ht	PMG	epis_p1 ante	nbpe	RJ	Septo
Altigo	0,726	86,428	11,426	0,66	199,8562	0,277	11,656	7,707	3,889	155,997	3,022	72,1	5,39	3,52	0,017	1,794	0,604	0,314	327	0,327	16,5	91,5	54,189	6,667	45,158	50	43,75
Apache	0,717	88,26	8,567	0,696	175,1414	0,282	19,816	8,534	3,333	160,501	4,457	50,67	4,74	3,74	0,018	2,252	0,51	0,362	395	0,3605809	14	81,5	42,113	7,303	33,005	2	56,25
Arezo	0,858	69,733	6,581	0,683	248,2675	0,284	20,532	9,938	4,25	143,677	4,303	63,15	4,83	3,52	0,017	1,875	0,452	0,316	383	0,3739731	17	84	45,2	6,828	56,898	0,5	37,5
Boregar	0,842	71,292	6,246	0,737	205,4165	0,289	22,156	13,697	3,5	146,59	3,789	62,73	5,07	4,02	0,017	1,606	0,57	0,416	386	0,300914	21,5	85	48,033	8,552	48,387	8	31,25
Grapeli	0,752	75,841	8,364	0,684	227,3293	0,271	19,318	10,131	3,2	149,807	3,451	72,83	5,6	3,94	0,021	2,203	0,586	0,283	392	0,2946405	21,5	91,5	45,559	8,87	57,404	5	31,25
Midas	0,792	81,773	12,287	0,715	165,2131	0,304	12,813	8,085	3,143	148,334	3,327	71,91	5,04	4,16	0,009	1,717	0,655	0,301	263	0,2668116	22	109,5	48,862	6,571	59,056	25	56,25
Renan	0,688	78,973	9,591	0,79	204,8542	0,256	12,937	7,361	3	140,755	3,503	68,72	4,99	3,99	0,01	2,142	0,677	0,263	338	0,3053583	21,5	91,5	47,789	7,379	43,109	8	12,563
Skerzzo	0,934	91,863	12,402	0,788	154,3098	0,263	10,503	7,201	3	144,409	3,868	61,32	5,31	3,47	0,018	2,126	0,722	0,324	319	0,3207821	22,5	91	41,121	6,63	62,276	5	25
Sogood	1,34	79,746	5,752	0,78	198,2577	0,27	16,115	9,696	3,25	135,707	3,895	61,34	4,68	3,44	0,011	1,854	0,64	0,263	297	0,268125	24,5	86,5	45,776	7,385	53,7	3	62,5
Soissons	0,792	75,769	9,651	0,759	187,3076	0,285	14,696	6,792	3,75	147,329	2,874	48,34	NA	NA	0,019	2,624	0,61	0,22	403	0,370163	15	83	40,948	7,258	52,564	0	50
Tremie	0,776	76,779	11,849	0,69	167,3107	0,274	16,38	6,185	3,875	160,119	3,224	66,19	5,01	3,17	0,022	1,797	0,589	0,188	322	0,3231541	15,5	82	45,804	6,643	58,109	40	62,5
A22	1,322	106,089	11,043	0,63	162,9924	0,331	12,629	7,994	3,8	147,485	3,822	NA	NA	2,95	0,018	2,282	0,556	0,238	332	0,4508642	17,5	103,5	49,675	4,909	53,505	8	62,5
A208	2,576	102,463	14,323	0,543	161,6613	0,319	11,936	9,422	3,889	142,963	3,957	69,4	4,71	3,6	0,024	2,352	0,589	0,213	356	0,4405589	11,5	108	50,386	5,387	47,217	70	75
F236	1,057	91,988	11,872	0,705	189,1709	0,268	4,12	3,508	3,5	142,22	2,77	69,86	4,52	3,24	0,024	2,615	0,562	0,263	354	0,4317073	24,5	116,5	51,61	5,467	44,61	15	27,125
A243	1,361	97,703	13,632	0,638	191,9462	0,249	9,111	5,379	4,75	135,413	3,978	68,61	4,2	3,33	0,08	2,136	0,45	0,202	332	0,2622433	19,5	108	48,396	8,44	42,188	10	62,5
A398	0,579	92,071	9,209	0,658	187,9584	0,284	16,636	6,214	3,3	150,562	4,078	57,12	4,97	3,24	0,024	1,467	0,407	0,268	306	0,2810667	15,5	89	41,709	7,258	36,774	70	37,5
F426	0,75	76,306	11,557	0,663	175,4241	0,297	14,545	5,547	4,6	142,36	3,574	66,17	5,66	3,15	0,026	1,931	0,496	0,272	368	0,3841077	9	93	44,896	6,387	38,222	60	75
Ble autrichien	0,72	83,923	11,687	0,726	191,3487	0,283	14,088	3,533	4,3	134,408	4,026	97,77	4,01	3,79	0,019	1,713	0,515	0,416	371	0,4160748	37,5	150	49,028	5,944	41,32	8	0
Rouge de bordeaux	1,403	92,127	13,941	0,664	206,3041	0,249	15,414	5,985	3,714	148,573	3,871	90,96	4,33	3,69	0,016	2,135	0,53	0,254	325	0,2574257	30	155	51,64	8,417	28,43	30	18,75
Alaude	0,868	67,003	8,72	0,792	230,1813	0,285	12,06	8,52	3,1	146,032	3,206	96,06	4,74	4,14	0,02	1,991	0,601	0,265	288	0,3198354	33	141,5	44,79	5,586	45,024	20	31,25
Hermes	0,894	72,835	9,067	0,74	234,5144	0,284	16,832	3,377	4,111	140,477	3,82	83,56	4,47	3,95	0,028	1,509	0,329	0,295	281	0,3460297	27	134,5	50,342	5,414	44,481	40	50
Ritter	1,049	74,86	7,79	0,836	207,9273	0,285	16,535	6,41068	4,4	141,236	4,346	NA	NA	3,58	0,026	1,883	0,467	0,251	254	0,3503448	27	138,5	46,493	4,833	49,267	50	37,5
Maxi	0,774	82,885	9,604	0,726	177,763	0,278	14,988	5,39238	4,3	142,987	3,293	115,29	5,03	3,64	0,026	1,585	0,403	0,214	275	0,291453	27	140,5	54,087	6,29	38,275	25	37,5
Rouge du roc	2,127	87,176	9,751	0,757	196,9649	0,271	18,779	1,64904	4,75	147,422	4,651	NA	NA	NA	0,022	2,105	0,478	0,379	281	0,4040523	23,5	161,5	50,942	4,636	35,04	20	37,5
Saint_priest	2,887	142,373	12,073	0,692	139,0734	0,269	19,271	10,3646	4,286	134,752	3,903	92,45	4,68	3,97	0,011	1,468	0,427	0,273	349	0,3877778	28,5	142,5	42,041	6	37,165	5	43,75

Source : Wheatamix, WP1.

Les variables sont décrites dans le Tableau 2



ANNEXE I.3.1 : ANOVA sur les trois années de monorang pour le rendement avec les interactions Producteur x Année et Associé x Année

	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)	signif
(Intercept)	4817	1	30.0517	7.996e-08	***
<b>Année</b>	1220	2	3.8048	0.0231775	*
<b>Bloc (dans Année)</b>	5091	9	3.5293	0.0003307	***
<b>PRODUCTEUR</b>	38239	66	3.6148	4.101e-15	***
A160	638	1	3.9783	0.0468554	*
A208	694	1	4.3275	0.0382189	*
A210	655	1	4.0886	0.0439227	*
A22	924	1	5.7667	0.0168465	*
A243	1827	1	11.4007	0.0008154	***
A248	743	1	4.6369	0.0319637	*
A398	447	1	2.7888	0.0958052	.
A446	941	1	5.8727	0.0158769	*
A490	994	1	6.2035	0.0132063	*
Alauda	586	1	3.6589	0.0565738	.
Altigo	345	1	2.1553	0.1429680	.
Apache	1087	1	6.7815	0.0095974	**
Arezzo	1231	1	7.6808	0.0058751	**
Arlequin	632	1	3.9434	0.0478247	*
Atlass	287	1	1.7917	0.1815808	.
Barbu_de_champagne	780	1	4.8674	0.0280084	*
Barok	146	1	0.9102	0.3406984	.
Bermude	30	1	0.1858	0.6667027	.
Bladette_de_provence	110	1	0.6850	0.4084264	.
Ble_autrichien	705	1	4.3997	0.0366522	*
Ble_de_crepuy	182	1	1.1379	0.2868216	.
Boregar	340	1	2.1192	0.1463453	.
Caphorn	379	1	2.3671	0.1248054	.
Capo	33	1	0.2073	0.6491629	.
Element	30	1	0.1843	0.6679355	.
Energo	17	1	0.1079	0.7427943	.
F236	595	1	3.7120	0.0548191	.
F426	842	1	5.2550	0.0224678	*
Fanion	0	1	0.0024	0.9609128	.
Farneur	697	1	4.3512	0.0376968	*
Flamenko	1089	1	6.7963	0.0095197	**
Folklor	76	1	0.4767	0.4903703	.
Ghayta	10	1	0.0636	0.8009858	.
Goeland	471	1	2.9356	0.0875198	.
Goncourt	726	1	4.5291	0.0340122	*
Grapeli	903	1	5.6340	0.0181471	*
Hendrix	6	1	0.0370	0.8475553	.
Hermes	999	1	6.2329	0.0129928	*
Isengrain	959	1	5.9803	0.0149518	*
Karneol	819	1	5.1074	0.0244300	*
Koreli	669	1	4.1728	0.0418166	*
Lyrik	255	1	1.5927	0.2077698	.
Maxi	1176	1	7.3394	0.0070728	**
Maxwell	13	1	0.0823	0.7743065	.
Midas	1194	1	7.4481	0.0066667	**
Noe	195	1	1.2184	0.2704223	.
Odyssee	502	1	3.1299	0.0777266	.
Pakito	591	1	3.6863	0.0556614	.

(suite)	Sum Sq	Df	F value	Pr(>F)	signif
Premio	829	1	5.1744	0.0235180	*
Prince_albert	1372	1	8.5597	0.0036579	**
Quebon	1001	1	6.2474	0.0128882	*
Renan	734	1	4.5810	0.0330097	*
Ritter	159	1	0.9902	0.3203634	
Rouge_de_bordeaux	662	1	4.1273	0.0429403	*
Rouge_du_roc	985	1	6.1470	0.0136267	*
Royo_de_pamplona	833	1	5.1971	0.0232169	*
Rubisko	934	1	5.8265	0.0162921	*
Saint_priest	452	1	2.8181	0.0940882	.
Sixt_sur_aff	717	1	4.4747	0.0350972	*
Skerzzo	639	1	3.9883	0.0465800	*
Sogood	527	1	3.2900	0.0705474	.
Soissons	432	1	2.6967	0.1014431	
Solehio	904	1	5.6411	0.0180745	*
Sy_moisson	620	1	3.8673	0.0500143	.
Titlis	13	1	0.0812	0.7757908	
Tremie	738	1	4.6055	0.0325474	*
Tulip	384	1	2.3931	0.1227591	
Venezio	7	1	0.0410	0.8397492	
<b>PRODUCTEUR x Année</b>	37367	114	2.0450	3.182e-07	***
Annee:A160	395	2	1.2312	0.2931777	
Annee:A208	702	2	2.1904	0.1133793	
Annee:A210	457	2	1.4251	0.2418481	
Annee:A22	787	2	2.4543	0.0873833	.
Annee:A243	1529	2	4.7703	0.0090288	**
Annee:A248	1254	2	3.9113	0.0208831	*
Annee:A398	618	2	1.9281	0.1469409	
Annee:A446	1232	2	3.8427	0.0223326	*
Annee:A490	855	2	2.6671	0.0708419	.
Annee:Alauda	407	2	1.2711	0.2818043	
Annee:Altigo	370	2	1.1552	0.3161789	
Annee:Apache	1858	2	5.7964	0.0033335	**
Annee:Arezzo	1428	2	4.4558	0.0122673	*
Annee:Arlequin	511	2	1.5956	0.2042433	
Annee:Atlass	304	2	0.9473	0.3887751	
Annee:Barbu_de_champagne	778	2	2.4277	0.0897046	.
Annee:Barok	176	2	0.5492	0.5779020	
Annee:Bermude	177	2	0.5516	0.5765305	
Annee:Bladette_de_provence		0	NA	NA	
Annee:Ble_autrichien	864	2	2.6966	0.0688168	.
Annee:Ble_de_crepy	155	2	0.4823	0.6177792	
Annee:Boregar	429	2	1.3389	0.2634416	
Annee:Caphorn	286	2	0.8928	0.4104211	
Annee:Capo		0	NA	NA	
Annee:Element		0	NA	NA	
Annee:Energio		0	NA	NA	
Annee:F236	502	2	1.5670	0.2101143	
Annee:F426	1213	2	3.7844	0.0236456	*
Annee:Fanion	53	2	0.1645	0.8484144	
Annee:Farmeur	393	2	1.2260	0.2946946	
Annee:Flamenko	863	2	2.6919	0.0691364	.
Annee:Folklor	925	2	2.8842	0.0572090	.
Annee:Ghayta		0	NA	NA	
Annee:Goeland	412	1	2.5678	0.1099487	
(Suite)	Sum	Df	F value	Pr(>F)	signif

	Sq				
Annee:Goncourt	564	2	1.7589	0.1737395	
Annee:Grapeli	639	2	1.9922	0.1379138	
Annee:Hendrix		0	NA	NA	
Annee:Hermes	921	2	2.8716	0.0579268	.
Annee:Isengrain	1664	2	5.1909	0.0059971	**
Annee:Karneol	981	2	3.0595	0.0481521	*
Annee:Koreli	417	2	1.3020	0.2732860	
Annee:Lyrrik	292	2	0.9122	0.4025791	
Annee:Maxi	1264	2	3.9430	0.0202456	*
Annee:Maxwell		0	NA	NA	
Annee:Midas	1065	2	3.3227	0.0371799	*
Annee:Noe	168	2	0.5232	0.5930768	
Annee:Odyssee	420	2	1.3117	0.2706596	
Annee:Pakito	969	2	3.0231	0.0499067	*
Annee:Premio	1040	2	3.2444	0.0401502	*
Annee:Prince_albert	1045	2	3.2604	0.0395268	*
Annee:Quebon	1564	2	4.8804	0.0081110	**
Annee:Renan	1067	2	3.3291	0.0369488	*
Annee:Ritter	72	2	0.2253	0.7984263	
Annee:Rouge_de_bordeaux	344	2	1.0724	0.3432891	
Annee:Rouge_du_roc	628	2	1.9595	0.1424499	
Annee:Royo_de_pamplona	697	2	2.1756	0.1150469	
Annee:Rubisko	969	2	3.0213	0.0499926	*
Annee:Saint_priest	810	2	2.5253	0.0814735	.
Annee:Sixt_sur_aff	261	2	0.8127	0.4444700	
Annee:Skerzzo	512	2	1.5977	0.2038191	
Annee:Sogood	1099	2	3.4298	0.0334694	*
Annee:Soissons	478	2	1.4919	0.2263509	
Annee:Solehio	801	2	2.4973	0.0837501	.
Annee:Sy_moisson	706	2	2.2032	0.1119520	
Annee:Titlis		0	NA	NA	
Annee:Tremie	837	2	2.6118	0.0748119	.
Annee:Tulip	448	2	1.3990	0.2482113	
<b>Résiduelle</b>	56900	355			

Codes de significativité: 0 '\*\*\*\*' 0.001 '\*\*\*' 0.01 '\*\*' 0.05 '.' 0.1 '.' 1

Les noms des génotypes indiqués correspondent aux génotypes pour les effets Associés





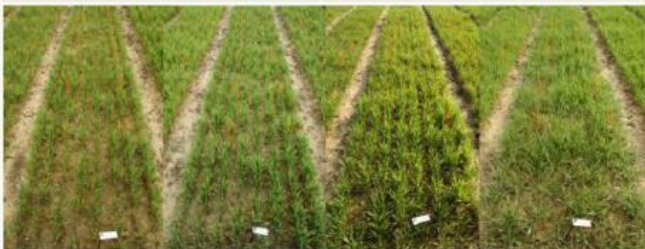


## ANNEXE II.2.1 : Echelle de notation du pouvoir couvrant

Source : Guide de notation de la couverture du sol par le blé tendre, protocole ITAB FSOV adventices 2014

Correspondance entre une notation avec une note de 1 à 9 et un pourcentage de couverture du sol par la culture de blé :

Note	1	2	3	4	5	6	7	8	9
% de couverture du sol	0%	12%	25%	37%	50%	62%	75%	87%	100%

Échelle de notation de la couverture du sol par la culture :

Note / Stade	2	3	4	5	6	7	8
ÉPI 1 CM							
2 NOEUDS							
ÉPIAISON							





**Titre :** Développement de méthodes d'estimation de l'aptitude au mélange pour la prédiction des performances et la sélection de mélanges variétaux chez le blé tendre, et co-conception d'idéotypes de mélanges adaptés à l'agriculture biologique

**Mots clés :** mélanges variétaux, aptitude au mélange, méthodologie de la sélection, idéotypage, agriculture biologique, recherche participative

**Résumé :** Les mélanges de variétés de céréales connaissent un regain d'intérêt récent, mais les méthodes pour évaluer et sélectionner des variétés sur l'aptitude au mélange ainsi que pour la conception des mélanges restent peu développées. Il a été montré que les performances de génotypes en culture pure pouvaient différer significativement de leurs performances en mélange, rendant la prédiction des performances de mélanges difficile. Mais évaluer tous les mélanges possibles entre génotypes devient techniquement impossible pour de larges panels. Ainsi, des méthodes expérimentales et statistiques sont nécessaires pour identifier les génotypes qui présentent les meilleures aptitudes au mélange, et pour prédire les meilleures combinaisons de génotypes, à partir de l'observation d'un nombre limité de mélanges.

Dans une première partie, nous avons d'abord synthétisé les différentes méthodes proposées dans la littérature pour étudier les interactions plante-plante, en distinguant i) celles basées sur les performances des mélanges, permettant d'estimer des Aptitudes Générale et Spécifique au Mélange, ii) celles où les performances de chaque génotype en mélange sont accessibles, permettant d'estimer des effets Producteur et Associé. Nous avons ensuite proposé un cadre statistique basé sur des modèles mixtes pour estimer l'aptitude au mélange dans des dispositifs incomplets. Ces modèles d'Aptitude au Mélange et le modèle Producteur-Associés ont été

appliqués à un panel diversifié de génotypes de blé tendre d'hiver observé dans différents dispositifs expérimentaux, révélant des interactions entre plantes de génotypes différents. Puis, les capacités de ces dispositifs et modèles à prédire les performances de mélanges de validation ont été comparées. Nous avons finalement discuté l'application de ces cadres méthodologiques à l'évaluation de l'aptitude au mélange et la possibilité de les intégrer dans des programmes de sélection.

Dans une seconde partie, nous avons réalisé une synthèse bibliographique pour proposer des règles d'association afin de mieux assembler les traits reliés aux interactions entre variétés, et concevoir des idéotypes de mélanges qui favorisent les complémentarités inter-variétés. Lors d'ateliers participatifs impliquant des agriculteurs biologiques, ces règles ont ensuite été validées, infirmées, ou complétées, puis utilisées pour la conception d'idéotypes de mélanges qui correspondent aux pratiques et aux environnements des agriculteurs. Les mélanges conçus sur la base de ces règles ont ensuite été évalués à la ferme sur des critères agronomiques et sur les besoins spécifiques des agriculteurs. Les deux approches complémentaires de la thèse révèlent la possibilité de développer des mélanges variétaux localement adaptés.

**Title:** Development of methods for estimating mixing ability for prediction of performance and selecting variety mixtures in bread wheat, and co-design of ideotypes of mixtures adapted to organic farming

**Keywords:** variety mixture, mixing ability, breeding methodology, ideotyping, organic agriculture, participatory research

**Abstract:** Cereal variety mixtures have recently known a renewed interest but methods for screening and breeding varieties for mixing ability, or designing mixtures remain poorly developed. It has been shown that the performance in pure stand of a genotype can significantly differ from its performance in mixture, thus making mixture performance difficult to predict. But testing all the possible mixtures turns technically impossible when using large panels of genotypes. Therefore experimental and statistical methods are necessary to identify the genotypes with the best mixing ability, as well as try to predict the best combinations, from the observation of a limited number of mixtures.

In a first part, we have reviewed different methods proposed in the literature to study these plant-to-plant interactions, contrasting i) the ones based on mixture performances, producing General and Specific Mixing Ability estimates, from ii) the ones where the performance of each genotype in the mixture is observed, allowing to estimate Producer and Associate effects. We have then proposed a statistical framework based on mixed models to estimate Mixing Ability in incomplete designs. These Mixing Ability models and the Producer-Associates

model have been applied to a diverse panel of bread winter wheat genotypes observed in different experimental designs, revealing interactions between plants of different genotypes. Then the ability of these designs and models to predict the performance of validation mixtures have been compared. We finally discussed how these methodological frameworks can be applied to screening for mixing ability and the possibility to integrate them in breeding programs.

In a second part, we performed a literature survey to propose assembly rules for better combining traits associated to plant interactions, and designing mixture ideotypes that favor the complementarities between varieties. During participatory workshops involving organic farmers, these rules have been validated, invalidated, adapted or implemented, and then used for designing mixture ideotypes that fit farmers' practices and environments. The designed mixtures based on these rules have been assessed in on-farm trials for agronomic criteria and farmers' specific requirements. The two complementary approaches of this thesis unleash the potential for developing locally adapted cultivar mixtures.

