



HAL
open science

Gestion participative de la diversité cultivée et création de mélanges diversifiés de blé tendre à la ferme

Gaëlle van Frank

► **To cite this version:**

Gaëlle van Frank. Gestion participative de la diversité cultivée et création de mélanges diversifiés de blé tendre à la ferme. Génétique des populations [q-bio.PE]. Université Paris Saclay (COMUE), 2018. Français. NNT : 2018SACLS525 . tel-02301993

HAL Id: tel-02301993

<https://theses.hal.science/tel-02301993v1>

Submitted on 1 Oct 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.

Gestion participative de la diversité cultivée et création de mélanges diversifiés de blé tendre à la ferme

Thèse de doctorat de l'Université Paris-Saclay
préparée à l'Université Paris-Sud

Ecole doctorale n°567 Sciences du végétal : du gène à l'écosystème (SDV)
Spécialité de doctorat : sciences agronomiques

Thèse présentée et soutenue à Gif-sur-Yvette, le 6 décembre 2018, par

GAËLLE VAN FRANK

Composition du Jury :

Bruno Colas Professeur, AgroParisTech (ESE)	Président
Michèle Tixier-Boichard Directrice de recherches, INRA (UMR GABI)	Rapporteuse
Philippe Baret Professeur, Université Catholique de Louvain	Rapporteur
Julie Dawson Assistant Professor, University of Wisconsin-Madison	Examinatrice
Abdoul-Aziz Saïdou Chargé de recherches, CIRAD (UMR AGAP)	Examinateur
Isabelle Goldringer Directrice de recherches, INRA (UMR GQE-Le Moulon)	Directrice de thèse
Pierre Rivière Animateur Recherche Collaborative, Réseau Semences Paysannes	Invité

Remerciements

Ces trois années de thèse ont été riches en rencontres et enseignements, et il est grand temps de remercier toutes les personnes qui ont contribué à ce travail et dont le soutien a été précieux.

Tout d'abord un grand merci à Isabelle de m'avoir encadré d'abord en stage puis en thèse, de m'avoir accordé ta confiance pour mener à bien ce projet de thèse, la gestion et l'animation côté recherche de l'expérimentation "mélange" mais aussi du projet de sélection participative dans son ensemble. J'ai énormément appris de ce travail avec toi, sur les aspects scientifiques mais aussi éthique de recherche et réflexions sur notre rôle en tant que chercheuses et citoyennes. J'ai pris beaucoup de plaisir à travailler en lien étroit avec paysan.ne.s et animateur.rice.s, à découvrir la grande diversité des blés et j'espère à l'avenir continuer à travailler avec les acteurs de terrain sur la gestion de l'agrobiodiversité. Je tiens à remercier aussi chaleureusement Pierre Rivière qui a suivi de très près mes travaux, tu as toujours montré beaucoup d'engouement et proposé plein d'idées ce qui était très motivant. Bien sûr tout ce travail n'aurait pu être fait sans les paysan.ne.s et animateur.rice.s du projet. Merci pour votre implication notamment dans l'essai mélange qui n'était pas toujours évident à mettre en place et qui a demandé beaucoup de travail, pour votre accueil toujours chaleureux, les discussions très intéressantes que nous avons eu dans les champs, lors de rencontres ou de réunions de travail, et d'avoir partagé votre passion pour ce travail de sélection et gestion de la diversité cultivée.

Je tiens à remercier les membres de mon jury de thèse d'avoir pris le temps de lire et évaluer mon travail, la discussion lors de la soutenance a été très enrichissante : Michèle Tixier-Boichard, Philippe Baret, Julie Dawson, Bruno Colas, Aziz Saïdou et Pierre Rivière. Merci à tous les membres de mon comité de thèse pour vos conseils et retours lors des deux comités : Olivier David, Elise Demeulenaere, Timothée Flutre, Edwin Nuijten, Emmanuelle Porcher et Pierre Rivière.

J'ai eu la chance d'effectuer ces trois années dans une équipe dynamique et conviviale. Un grand merci à tous les membres de l'équipe DEAP, notamment Isabelle et Jérôme Enjalbert qui ont su la diriger avec tact, écoute et bonne humeur. Merci à Julie Borg et Baptiste Rouger, mes voisins de bureau avec qui j'ai pu partager les joies de l'arrachage de cheveux sur R, les préparations de cadeaux de dernière minute et un soutien mutuel, ainsi que Emma Forst, Emmanuelle Blanc et Christophe Lecarpentier mes voisins du 2^e étage. Merci à Rémi Perronne pour sa pro- et ré-activité qui m'ont permis d'avancer très rapidement en fin de thèse sur la programmation des scénarios d'adoption de peuplements hétérogènes, ainsi que pour le partage de sa passion pour son travail. Merci enfin à Kader Naino Jika et Florence Dubs. Merci à tous pour toutes les belles découvertes

humaines, scientifiques et culinaires, pour les multiples goûters, sorties collectives en conférences, marquages de mâles stériles au champ agrémentés d'exercices de génétique et d'énigmes, curling et batailles de boules de neige.

Merci à toutes les personnes qui m'ont aidée dans différents aspects du travail de thèse : Olivier David de m'avoir initiée aux statistiques Bayésiennes, de ton aide précieuse avec les simulations et ta gentillesse ; Yannick de Oliveira de ta patience lors de ma prise en main de SHiNeMaS ; Harry Belcram, Fabrice Dumas et Matthieu Falque de votre aide sur les deux projets de génotypage, mon initiation à l'extraction d'ADN ainsi qu'à l'interprétation des résultats de génotypage ; Adrien Falce de ton aide avec l'utilisation du cluster. Merci à Sophie Pin, Pauline L'hote, Alexandre Duclouet et Samuel Joseph pour toute l'aide apportée à l'organisation des sorties, aux notations au champ et en salle technique, l'encadrement des mains-d'œuvres et la saisie des données, sans qui ce travail de terrain n'aurait pas pu être mené à bien, ainsi qu'à tous ceux qui nous ont donné un coup de main dans les champs : Isabelle, Emma, Julie, Jérôme, Kader, Alexandre, Maxime, Bintou, Pierre, Paul, Jonathan, Michel et Jérémie. J'ai eu le plaisir d'encadrer quelques stagiaires, avec qui j'ai pu aussi beaucoup apprendre et qui ont tous contribué à la bonne ambiance au 2e étage : merci à Michel Turbet-Delof, Jonathan Locqueville, Florian Vigroux, Paul Dutartre et Alexandre Protat.

Un grand merci à tous les membres de la chorale Achor, chanter et subir les pitreries du chef avec vous toutes les semaines m'ont permis de décompresser et de rester plus ou moins zen tout au long de cette thèse. Merci en particulier à Jean-Paul et tes acrobaties légendaires, Jeanne mon âme-soeur musicale, Camille pour ta présidence sans faille et tes infusions maison, Marc pour un nouvel an inoubliable et Jean-Christophe pour ton éternelle bonne humeur.

La thèse m'a permis de garder la ligne, grâce à la team des sportifs du Moulon et la grande diversité des activités testées : gym, aquagym, tennis, patinage plus ou moins artistique, course à pied, curling, ... Merci à Alice, Julie, Emmanuelle, Emma, Zeineb, Natalia, Xavier et Frédéric. Un merci spécial à Yves qui m'a aidé à garder le sourire en période de rédaction ! 😊

Merci à tous les mouloniens que j'ai pu côtoyer pendant ces trois années et qui contribuent à la bonne ambiance qui règne au Moulon notamment avec l'organisation des soirées crêpes, les barbeucs, et le Secret Santa, nouvelle tradition qui je l'espère saura perdurer ! Ces rencontres ont permis de nouer des liens d'amitié durables, merci à tous les membre du mamita (et papito) club pour tous les bons moments passés ensemble et votre soutien : Julie, Emma, Guillaume, Pauline, Laura et Sandra.

Enfin, je remercie infiniment ma famille et surtout mes parents qui m'ont toujours soutenue et accompagnée dans mes choix.

Liste des abréviations

AB	Agriculture Biologique
ACP	Analyse en Composantes Principales
ANOVA	Analyse de variance
AMOVA	Analyse de variance sur des données moléculaires
CBD	Convention sur la Diversité Biologique
CCP	Population composite. Composite Cross Population en anglais
CGIAR	Consultative Group for International Agricultural Research
COV	Certificat d'Obtention Végétale
CTPS	Comité Technique Permanent de la Sélection
CVO	Cotisation Volontaire Obligatoire
DEAP	Diversité Évolution et Adaptation des Populations
DHS	Distinction, Homogénéité et Stabilité
FAO	Organisation des Nations Unies pour l'alimentation et l'agriculture. Food and Agriculture Organization of the United Nations en anglais
GNIS	Groupement National Interprofessionnel des Semences et plants
GQE	Génétique Quantitative et Évolution
IFOAM	organisation internationale des mouvements de l'agriculture biologique. International Federation of Organic Agriculture Movements en anglais.
INRA	Institut National de la Recherche Agronomique
LLSD	Distance dernière feuille base de l'épi : Last Leaf Spike Distance en anglais.
MCMC	Markov Chain Monte Carlo
OSSI	Open-Source Seed Initiative
PBI	Programme Biologique International
RSP	Réseau Semences Paysannes
SNP	Single Nucleotide Polymorphism
SSR	Simple Sequence Repeats
UMR	Unité Mixte de Recherche
VAT	Valeur Agronomique et Technologique

Sommaire

1	Introduction générale	3
1.1	Érosion de la diversité cultivée au siècle dernier	5
1.2	Stratégies de conservation de cette biodiversité	10
1.3	Remise en question du modèle agricole dominant et approches alternatives	14
1.4	Réappropriation de la gestion de la diversité cultivée par les paysans	22
1.5	Problématiques et plan de la thèse	27
2	Évaluation de pratiques de sélection de mélanges à la ferme	31
2.1	Contexte	33
2.2	Expérimentation : impact de pratiques de sélection sur le comportement de mélanges diversifiés à la ferme	46
2.3	Discussion et retours sur les essais	66
3	Sélection à la ferme et adaptation locale	75
3.1	Contexte	77
3.2	Impacts de la sélection naturelle sur l'évolution des populations à la ferme	81
3.3	Réponse à la sélection massale dans un programme de sélection participative	87
3.4	Adaptation et stabilité des populations paysannes	95
3.5	Conclusion et perspectives	113
4	Contribution des peuplements hétérogènes à la diversité génétique cultivée à l'échelle du paysage	115
4.1	Contexte	117
4.2	Diversité génétique des populations issues de sélection participative	119
4.3	Étude prospective de l'impact de l'adoption de peuplements hétérogènes sur la diversité génétique à l'échelle du paysage	127

4.4	Discussion et perspectives	146
5	Influence des dispositifs expérimentaux sur les estimations par les modèles Bayésiens pour l'évaluation à la ferme des populations	151
5.1	Résumé	153
5.2	Article	154
6	Discussion générale	173
6.1	Articulation des différents travaux de la thèse	175
6.2	Apports de ce travail aux réflexions autour de la gestion collective de la diversité cultivée	176
6.3	Apport de ce travail pour le collectif du groupe blé	182
6.4	Évolution de mon positionnement de recherche au cours de la thèse	184
7	Conclusion et perspectives	187
7.1	Conclusion	189
7.2	Perspectives	190
	Bibliographie	193
	Annexes	213
A	Guide d'entretien	215
B	Principes de l'inférence Bayésienne	218
C	Inférence bayésienne de la sélection naturelle par des données phénotypiques temporelles	219
D	Résultats du projet EcoAgri	247
E	Marqueurs SNP	249

Chapitre 1

Introduction générale

1.1 Érosion de la diversité cultivée au siècle dernier

1.1.1 Diversité génétique et vulnérabilité des systèmes

Traditionnellement l'agriculture s'appuie sur une large gamme d'espèces et variétés domestiquées, souvent cultivées en association au sein d'une même parcelle. Il est estimé qu'environ 7000 espèces ont été cultivées ou collectées pour l'alimentation humaine au fil de l'histoire (FAO, 1996b). Or aujourd'hui, d'après les données FAOSTAT, sur 160 cultures recensées, en 2016 six cultures occupent 50% des surfaces récoltées : blé, maïs, riz, orge, sorgho et mil. En Europe cette situation est encore plus frappante puisque 66% des surfaces récoltées sont semées avec quatre cultures : blé, orge, tournesol et maïs. De plus, la composition en espèces des productions agricoles s'est largement homogénéisée entre pays à l'échelle mondiale ces 50 dernières années (Khoury et al., 2014). D'après la FAO (1996b), 90% des apports de calories dans l'alimentation humaine provient de 30 espèces végétales. Pour la plupart des productions agricoles les parcelles sont semées avec des variétés d'une seule espèce et homogènes génétiquement.

Plusieurs facteurs peuvent expliquer cette chute de diversité cultivée, un des plus importants étant la transition au *XX^{ème}* siècle d'une agriculture traditionnelle vers une agriculture productive au sortir de la seconde guerre mondiale. Ce modèle agricole moderne tend à reproduire un modèle industriel fordiste, fournissant avec moins d'actifs une plus grande quantité de produits standardisés (Bonneuil et Thomas, 2009). L'augmentation de la productivité agricole s'est faite par la mécanisation des fermes permettant à un agriculteur de gérer de plus grandes surfaces en moins de temps, et l'usage d'intrants chimiques (pesticides, herbicides et engrais) assurant la protection des plantes et l'apport de nutriments pour atteindre des rendements plus élevés. Parallèlement à cela ont été sélectionnées et diffusées des variétés adaptées à ce système de culture, notamment des variétés de céréales à pailles courtes permettant de valoriser l'azote dans la production des grains plutôt que dans la paille, et l'homogénéité dans la maturation facilitant la récolte mécanique. Ce changement de modèle s'accompagne de la constitution et de la réglementation d'un marché et d'une filière des semences pour les espèces agricoles majeures, avec notamment la mise en place de catalogues variétaux restreignant le droit à la commercialisation des semences aux variétés homogènes. Les agriculteurs sont alors incités, plutôt qu'à produire leurs propres semences, à acheter des semences sélectionnées, homogènes, produites par quelques multinationales dominant le marché semencier et de l'agrochimie (Howard, 2009). Ceci a abouti à des agroécosystèmes très simplifiés dans lesquels les rendements accrus sont rendus possible grâce à l'utilisation de variétés à haut potentiel de rendement protégées des agresseurs par des pesticides et nourries par l'apport d'engrais minéraux leur permettant de réaliser leur potentiel (Malézieux, 2012). Ce modèle est

ensuite exporté dans les pays en développement dans le but d'éradiquer la faim dans le monde, c'est la "Révolution Verte" (Cornilleau et Joly, 2014).

L'homogénéisation génétique au sein des variétés se fait par la production de variétés lignées pures, d'hybrides ou de clones selon le système de reproduction de l'espèce. Le remplacement des variétés-populations hétérogènes cultivées auparavant par des variétés homogènes a largement contribué à l'érosion de la diversité génétique des espèces cultivées (Brush et al., 2000; FAO, 2010). En effet, on constate pour plusieurs espèces une variabilité génétique plus importante dans les variétés de pays qu'au sein des variétés sélectionnées après la seconde guerre mondiale, par exemple pour l'orge (Russell et al., 2000), le blé dur (Autrique et al., 1996), le blé tendre (Bonnin et al., 2014), le maïs (Reif et al., 2005) ou encore le riz (Thomson et al., 2007). En 1972 un rapport de l'Académie Nationale des Sciences des États-Unis révèle que dès 1950 environ 80% des surfaces Étasuniennes semées en maïs sont des variétés hybrides, pour la plupart ayant un fond génétique commun (National Research Council, 1972). En 2015, 80% des 1.5 milliard d'hectares agricoles étaient alloués à des monocultures, tandis que 14 espèces animales apportaient 90% des protéines animales (Altieri et al., 2015).

Rapidement se pose le problème de la vulnérabilité de ces systèmes, principalement face aux épidémies et invasions de ravageurs. Dès 1972, il est reconnu que cette vulnérabilité est liée à la faible variabilité génétique (Pistorius, 1997). En effet, pour la plupart des variétés sélectionnées, les résistances aux pathogènes sont monogéniques, c'est-à-dire contrôlées par un seul gène, la plante étant soit sensible soit résistante, la virulence du pathogène dépendant elle-aussi d'un gène qui répond au gène de résistance. Ainsi, la culture sur de grandes surfaces de variétés possédant ce type de résistance exerce de fortes pressions de sélection sur les pathogènes, rendant ces résistances peu durables car rapidement contournées (de Vallavieille-Pope, 2004). Plusieurs cas de famines à travers le monde ont été causés par des pertes de rendement dues à des épidémies, facilitées par la réduction de la diversité cultivée, ceci malgré la hausse de l'utilisation de pesticides (Altieri et al., 2015).

Ces systèmes sont aussi vulnérables aux changements climatiques, or les modèles prévoient dans le futur de plus grandes variabilités inter-annuelles du climat et une augmentation des fréquences d'événements extrêmes (Coumou et al., 2013) tels les sécheresses et les inondations. Cette plus grande variabilité climatique devrait causer de plus grandes variations de rendement pour les cultures les plus importantes (Murray-Tortarolo et al., 2018; Porter et Semenov, 2005; Ray et al., 2015), et ainsi mettre en danger la sécurité alimentaire mondiale. Des exemples récents illustrent cette vulnérabilité, avec la sécheresse de 2012 ayant affecté la production aux États-Unis avec une perte de 30% de rendements pour le maïs, celle de 2010 faisant perdre à la Russie le quart de ses

récoltes de blé ou encore les inondations au Pakistan en 2011 ayant détruit 2.4 million d'hectares de culture (Altieri et al., 2015).

Dans la suite on s'intéresse à l'évolution de la diversité cultivée du blé tendre en France, qui représente la première céréale cultivée et est ainsi prédominante dans les paysages agricoles français.

1.1.2 Histoire de la sélection du blé tendre en France et évolution de la diversité cultivée au siècle dernier

Le blé tendre est une graminée d'importance majeure car c'est la première céréale cultivée dans le monde en terme de surface, devant le maïs et le riz. En France il est semé sur plus de 5 millions d'hectares, ce qui représente 54% des surfaces en céréale (contre 15% pour le maïs) (Ministère de l'agriculture et de l'alimentation - agreste, 2017). Le blé est autogame (avec une allogamie résiduelle d'environ 5%), et la grande majorité des variétés cultivées aujourd'hui sont des lignées pures, c'est-à-dire des plantes homozygotes homogènes génétiquement.

Le cas de l'évolution de la diversité cultivée du blé en France a été étudié par Bonnin *et al.* (2014), en utilisant différents indicateurs de diversité permettant de mettre en parallèle la perte de diversité observée avec les évolutions des pratiques agricoles, semencières et législatives. La figure 1.1 (Goffaux et al., 2011) présente l'évolution de différents indicateurs de la diversité cultivée au cours du $XX^{\text{ème}}$ siècle : le nombre de variétés cultivées, H^* intégrant les différences génétiques entre variétés et leur répartition sur le territoire, et H_t^* prenant en compte une information supplémentaire : la diversité intra-variétale. Trois périodes contrastées ont été identifiées.

La première phase, couvrant la période 1912-1970, voit une diminution importante de la diversité cultivée en blé, par une homogénéisation des plantes à l'intérieur des variétés (forte diminution pour l'indicateur H_t^*) mais aussi par une plus grande ressemblance génétique entre variétés (diminution de l'indicateur H^* à partir de 1950). Si les paysans historiquement sélectionnaient leurs variétés-populations au champ, par une sélection basée sur le phénotype des plantes (massale), cette sélection se professionnalise peu à peu à partir de la seconde moitié du $XIX^{\text{ème}}$ siècle. Dès les années 1880, des maisons de sélection telles que Vilmorin ou Clause créent des variétés à partir de croisements suivis de sélection généalogique, consistant à évaluer séparément les descendants de ces croisements. Les variétés issues de ces sélections sont plus homogènes que les variétés de pays, et rencontrent du succès auprès des agriculteurs. La professionnalisation va se poursuivre au $XX^{\text{ème}}$ siècle, le marché des semences s'organise et des moyens de protection des innovations variétales sont mis en place, avec notamment la création d'un "catalogue des espèces et variétés cultivées

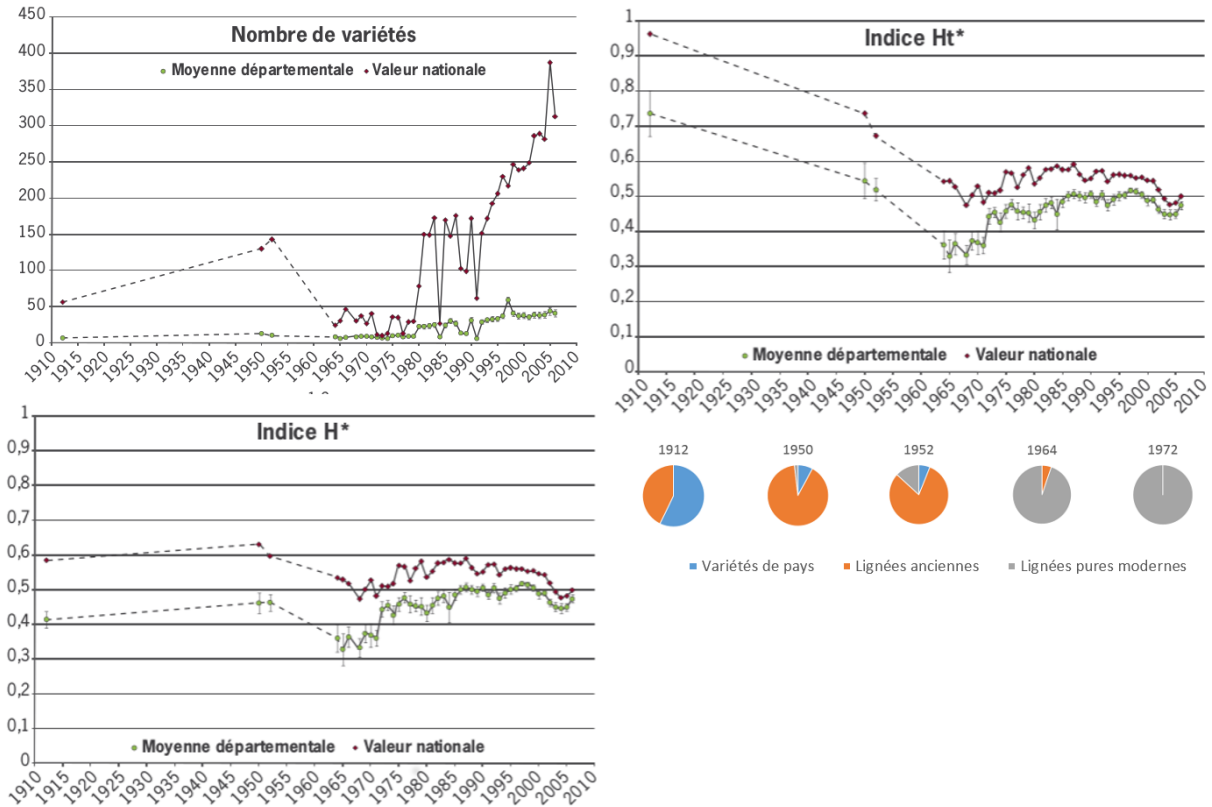


FIGURE 1.1 – Variation temporelles aux échelles nationales et départementales du (i) nombre de variétés cultivées, (ii) indice H^* (éloignement génétique moyen de deux grains choisis au hasard dans deux champs différents), (iii) H_t^* (éloignement génétique moyen de deux grains pris au hasard dans le territoire, c-a-d dans deux champs différents ou dans le même champ) et (iv) proportion de chaque type de variétés cultivées dans le territoire Français (Bonnin et al., 2014; Goffaux et al., 2011).

en France" en 1933 pour le blé tendre, la création du Groupement national interprofessionnel des semences (Gnis) en 1941, chargé d'organiser l'interprofession des semences, et la création du CTPS (Comité Technique Permanent de la Sélection des plantes cultivées) marquant la réglementation du métier de sélectionneur, notamment en rendant obligatoire la possession d'une carte professionnelle délivrée par le Gnis (Bonneuil et Thomas, 2009). L'un des effets de l'instauration des critères de Distinction, Homogénéité et Stabilité (DHS) pour l'inscription des variétés au catalogue sera d'en éliminer progressivement les variétés de pays : à partir de 1961 ces dernières en seront exclues. A cette époque le modèle privilégié consiste à mettre en culture peu de variétés très productives, et d'artificialiser les conditions de culture par l'apport d'intrants de synthèse (engrais, pesticides) afin que ces variétés puissent réaliser leur potentiel. On assiste donc à une uniformisation et une réglementation du marché, contraignant les agriculteurs à adopter des variétés lignées pures hautement productives. Ceci contribue à une forte diminution de la diversité intra-variétale et du nombre de variétés cultivées sur le territoire, les variétés élites couvrant la majorité des surfaces en blé. L'ajout des critères VAT (Valeur Agronomique et Technologique) en 1952 contribue à cette "course au progrès génétique" (Bonneuil et Thomas, 2009), en n'acceptant l'inscription au catalogue que de variétés supérieures aux meilleures variétés déjà présentes sur le marché. Le rendement est alors un des critères principaux dans l'évaluation variétale. La tendance est alors d'utiliser les variétés élites comme géniteurs des nouvelles variétés (Roussel et al., 2004), ce qui contribue à une diminution de la diversité inter-variétale. On constate sur la figure 1.1 qu'en 1970 tous les indicateurs sont au plus bas, et que les lignées pures modernes couvrent la quasi totalité de la surface cultivée en blé.

La seconde phase, s'étendant de 1970 à fin 1980, voit une légère augmentation de la diversité cultivée. Si les décennies précédentes ont vu la sélection se focaliser sur des rendements élevés et une qualité boulangère forte pour correspondre aux procédés industriels de fabrication du pain (notamment la force *W* qui est un critère éliminatoire pour l'inscription au catalogue), plusieurs critiques à ce système montent dans les années 1970 suite à la controverse sur l'huile de colza (Bonneuil et Thomas, 2009). Les critères de qualité à l'inscription sont alors relaxés, prenant en compte la différenciation des qualités des variétés selon leur utilisation (boulangerie, biscuiterie, alimentation animale). De nouveaux cultivars aux qualités différentes auparavant non utilisés entrent alors dans les schémas de sélection, diversifiant la base génétique des variétés inscrites au catalogue à cette période. Cette diversification des variétés utilisées dans les schémas de sélection correspond aussi à une facilitation de l'accès aux ressources génétiques, car c'est dans les années 1970 que sont créés les réseaux de centres de collections de ces ressources génétiques (voir partie 1.2).

La dernière phase étudiée, de 1988 à 2006, montre, malgré une augmentation importante du nombre de variétés cultivées, une diminution de la diversité inter-variétale, due au fait de l'ap-

parentement plus important des variétés cultivées, à quoi s'ajoute une plus grande homogénéité spatiale au niveau national. Ceci peut être expliqué par une importante simplification et standardisation des systèmes de culture, ainsi qu'à un accès restreint des agriculteurs à la diversité variétale. Perronne *et al.* (2017) mettent en évidence lors de cette dernière phase des évolutions contrastées selon les départements, avec dans les départements du nord de la France une augmentation du nombre de variétés cultivées et une répartition spatiale plus équilibrée mais une diminution de la diversité génétique, suggérant une plus grande similarité entre variétés, et à l'inverse dans les départements du sud une richesse variétale et une homogénéité spatiale restant stable tandis que la diversité génétique évolue de manière complexe.

Le problème de la perte de la diversité génétique et de ses impacts sur la sécurité alimentaire future s'est posé assez tôt au cours du *XX^{ème}* siècle. Différentes stratégies de gestion de cette diversité ont été identifiées au sein des institutions internationales, et mises en place.

1.2 Stratégies de conservation de cette biodiversité

Les premières inquiétudes face au constat de la perte de la diversité génétique, et des problèmes que cela poserait pour les améliorations variétales futures, apparaissent fin des années 1950 (Pistorius, 1997). C'est lors de différentes réunions et congrès de la FAO qu'est discuté, avec les sélectionneurs publics et privés, le besoin de conserver les ressources génétiques (la priorité étant donnée aux variétés de pays et aux espèces sauvages apparentées des cultures), et de les rendre accessibles et échangeables, par le biais d'un réseau international de centres de conservation des ressources génétiques (Bonneuil et Fenzi, 2011; Pistorius, 1997). Lors de ces rencontres sont discutées les bases scientifiques de la conservation des ressources génétiques et les plans d'action futurs. Deux stratégies sont identifiées et discutées. La première, la gestion *ex-situ*, est définie comme la conservation statique, hors de leur milieu, le plus souvent dans des chambres froides ou des vergers conservatoires, de plantes ou d'organes à partir desquels peuvent être régénérées des plantes. La seconde est la gestion *in-situ*, c'est-à-dire la conservation dynamique des plantes dans leur écosystème.

1.2.1 Approche ex-situ : conservation statique en banques de gènes

Le besoin de conserver les ressources génétiques provient à l'origine d'une vision utilitariste de la diversité : on s'inquiète de ne plus avoir accès aux gènes qui permettront l'amélioration des variétés élités dans le futur. L'érosion génétique est vue comme un effet secondaire indésirable, mais inévitable, de la Révolution Verte, les variétés élités productives remplaçant les variétés de pays, processus qui permettra d'éradiquer la faim dans le monde (Bonneuil et Fenzi, 2011; Pisto-

rius, 1997). Il s'agit alors de prélever la variabilité présente dans les variétés de pays et les espèces sauvages apparentées et de la stocker, sur le long terme, pour qu'elle soit facilement accessible aux sélectionneurs et puisse leur permettre dans le futur de créer de nouvelles variétés. Dans cette vision, les communautés paysannes ne sont plus reconnues comme productrices de diversité mais comme simples utilisatrices de la diversité existante qui, d'après Bustarret alors directeur de l'INRA, a été créée au cours du temps par la sélection naturelle (Bonneuil et Thomas, 2009; Bustarret, 1944).

Le moyen le plus économique et le plus sûr identifié à l'époque pour conserver les gènes est de stocker cette diversité dans des centres de ressources génétiques, appelés "banques de gènes". Il ressort des discussions que ce mode de conservation permet de maintenir les collections dans des conditions contrôlées, de les évaluer facilement et de rendre les gènes accessibles rapidement pour les sélectionneurs. Plusieurs inconvénients de ce système de conservation sont identifiés. Tout d'abord, un problème méthodologique se pose pour obtenir un échantillonnage représentatif de la variabilité de populations hétérogènes. Ensuite, le fait de stocker les ressources dans des frigos "gèle" leur évolution, ne leur permettant plus de s'adapter aux évolutions continues des pressions biotiques et abiotiques. De plus ce système engendre des pertes de diversité. En effet, la capacité germinative des graines stockées diminue au cours du temps, à des vitesses qui peuvent être hétérogènes dans des populations. Les gestionnaires des banques définissent un seuil de taux de germination en-deçà duquel le stock doit être régénéré (Anishetty et al., 1999). Il existe donc un risque de perdre des allèles par perte de la capacité germinative des graines qui les portent. De plus, lors de la régénération s'exerce sur les plantes une sélection dans un environnement différent de celui d'origine de la population, ce qui peut aussi induire une érosion de la diversité d'autant que cette régénération se fait en semant un nombre limité de graines (Parzies, 2000), ce qui va induire une dérive importante (Soengas et al., 2009). Une étude sur la diversité intra-population de deux variétés de pays d'orge conservées durant différentes périodes en banques de gènes a montré qu'en moyenne la population avait perdu 11% de diversité génétique à chaque cycle de régénération (tous les 5 ans environ), et que la diversité génétique totale sur l'ensemble des banques avait aussi diminué (Parzies, 2000). Enfin il est mis en avant le fait que les sélectionneurs vont très peu puiser dans les collections existantes, préférant utiliser le matériel élite qu'ils ont en leur possession pour leurs croisements (Pistorius, 1997). Malgré ces oppositions, et bien qu'il soit reconnu que les deux approches sont nécessaires et complémentaires (Hammer et al., 2003; Jensen et al., 2012), c'est l'approche *ex-situ* de la conservation qui est privilégiée.

En 1971 est créé un réseau d'instituts de recherche, le CGIAR, Consultative Group for International Research. Celui-ci s'oriente, en matière de ressources génétiques, sur la prospection des espèces cultivées et sauvages apparentées, sur leur valeur économique et leur conservation *ex-situ*

(Bonneuil et Fenzi, 2011). En 2016 le CGIAR regroupe 15 instituts, gérant 35 collections *ex-situ* comprenant 757 767 accessions (CGIAR, 2016). Le réseau de banques comprend aussi des banques nationales, gérées au niveau régional et national par des gouvernements, universités, jardins botaniques, ONG, paysans et d'autres acteurs publiques et privés. D'après les chiffres de la FAO, en 2010 1750 banques de gènes conservaient 7.4 millions d'accessions, dont entre 25 et 30% sont distincts, le reste étant dupliqué dans différentes collections (FAO, 2010).

Ce mode de conservation de la diversité génétique pose plusieurs questions, notamment sociales, éthiques et politiques. En effet dans les années 1970 des interrogations montent sur les rapports de force entre pays du Sud, d'où les ressources génétiques sont originaires, et pays du Nord, conservant et utilisant ces ressources. Il est mis en avant que le contrôle des ressources génétiques est un enjeu majeur, profitant aux pays développés et aux entreprises de biotechnologie sans qu'un partage équitable des profits ne soit fait avec les pays et paysans ayant fourni ces ressources (Pistorius, 1997). Par la suite, d'autres considérations environnementales s'ajoutant aux débats, la balance entre conservation *ex-situ* et *in-situ* est remise en question. Si la conservation *ex-situ* a permis de conserver des ressources qui auraient sans cela disparu, cette seule stratégie ne permet pas de conserver la diversité génétique dans sa globalité, et une stratégie complémentaire de gestion des ressources dans leur milieu est nécessaire (Bellon et al., 2017).

1.2.2 Approche *in-situ* : gestion dynamique au champ

La conservation *in-situ* se fait dans l'agroécosystème d'origine de la ressource, dans les champs des paysans ou dans des centres de conservation et réserves naturelles. Ce système de gestion permet de maintenir les populations en constante évolution, étant soumises en permanence aux différentes forces évolutives et pouvant ainsi s'adapter aux conditions changeantes de leurs milieux (modifications de climat et des pressions biotiques, changement de pratiques). En effet, le fait que des populations de grande taille évoluent permet à de nouvelles variations génétiques d'émerger et aux allèles rares potentiellement intéressants de se maintenir voire d'augmenter en fréquence (Bellon et al., 2017). Cette approche n'est au départ pas favorisée pour plusieurs raisons (Pistorius, 1997). Économiques d'abord, car ce mode de conservation, lorsqu'il repose sur le maintien par des équipes techniques dans des zones protégées, est plus cher que le stockage dans des banques de gènes et nécessite plus de main d'œuvre. Politiques ensuite, car le bon fonctionnement des centres de conservation dans les centres d'origine de la diversité est dépendant de la bonne volonté des gouvernements locaux. Scientifiques enfin, car il manque des concepts sur la conservation de stocks de gènes dans les écosystèmes et le maintien de la diversité génétique dans le champ, tandis que les protocoles de conservation au froid sont prêts à l'emploi (Wood et Lenne, 1997). De plus, éviter

la dérive nécessite de conserver des populations de grande taille.

Si les questions de conservation des ressources génétiques sont dans un premier temps discutées dans les sphères de la FAO et des sélectionneurs privés et publics, les acteurs s'impliquant dans les débats se diversifient par la suite, apportant des problématiques environnementales, sociales et éthiques. D'autres institutions internationales s'intéressent aux ressources génétiques, telles que le Programme Biologique International (PBI) qui apporte une vision écologique de la gestion de ces ressources : ces dernières doivent être gérées de manière à concilier la demande économique et maintenir les processus permettant leur renouvellement à long terme (Bonneuil et Fenzi, 2011). Deux crises agricoles majeures aux États-Unis dans les années 1970 apportent à la question de l'érosion des ressources génétiques une dimension environnementale, mettant en lumière la corrélation entre diversité génétique et vulnérabilité des systèmes (National Research Council, 1972). Émerge alors le terme de "biodiversité", vision moins utilitariste de la diversité génétique et englobant les aspects sociaux, éthiques et environnementaux.

La reconnaissance par les institutions internationales de l'importance et la valeur de la conservation de la biodiversité agricole *in-situ* est actée par la signature de la Convention sur la Diversité Biologique (CBD) en 1992 :

Notant (...) que la conservation de la diversité biologique exige essentiellement la conservation *in situ* des écosystèmes (...) ainsi que le maintien et la reconstitution des populations viables d'espèces dans leur milieu naturel.

les conditions de la conservation *in situ* étant définies comme

la conservation des écosystèmes et des habitats naturels et le maintien et la reconstitution de populations viables d'espèces dans leur milieu naturel et, dans le cas des espèces domestiquées et cultivées, dans le milieu où se sont développés leurs caractères distinctifs.

avec notamment l'article 8j, dans lequel les pays signataires s'engagent à

respecte[r], préserve[r] et [maintenir] les connaissances, innovations et pratiques des communautés autochtones et locales qui incarnent des modes de vie traditionnels présentant un intérêt pour la conservation et l'utilisation durable de la diversité biologique et en favorise l'application sur une plus grande échelle.

Malgré le fait que la conservation *ex-situ* reçoive une grande partie des financements, des programmes de conservation *in-situ* sont mis en place, mais sans grand succès (Pistorius, 1997). Les raisons invoquées sont une certaine vulnérabilité politique, la gestion *in-situ* requérant l'action des gouvernements nationaux pouvant avoir eux-même des intérêts en contradiction avec la notion

d'échange gratuit de ces ressources, ainsi qu'un manque de références scientifiques et techniques sur ce mode de gestion de la diversité génétique. De plus, pour pouvoir mettre en place des programmes de conservation *in-situ* dans les champs des paysans il est nécessaire que ces programmes soient liés à des programmes de développement rural, inscrits dans le développement de systèmes agricoles durables répondant aux contraintes de ces paysans (Altieri et Merrick, 1987). A partir d'exemples, Altieri propose qu'un tel programme englobe l'utilisation et la promotion des savoirs et techniques indigènes ainsi que des ressources locales, et se base sur la participation active des acteurs locaux. Ceci questionne les leviers d'action des institutions internationales, et met l'accent sur le rôle des ONG dans le renforcement des réseaux d'échanges locaux de semences déjà existants.

Les deux stratégies de conservation des ressources génétiques étant complémentaires, le meilleur moyen identifié pour éviter l'érosion de la diversité génétique est d'un côté de maintenir les collections dans des banques de gènes, accessibles aux paysans, et d'un autre côté d'étendre la culture de ces variétés à de multiples environnements en maintenant un réseau de sous-populations à la ferme avec des échanges entre paysans (Enjalbert et al., 2011). Deux études centrées sur la population *Rouge de Bordeaux*, variété de pays ayant été conservée à la fois en banque de gène et dans les champs des paysans, révèlent que les populations ayant évolué dans les champs sont bien plus hétérogènes génétiquement que les populations provenant de la banque de gènes (Demeulenaere et al., 2008; Thomas et al., 2012). La structure génétique des populations conservées *in-situ* est expliquée par de nombreux échanges et une grande diversité de pratiques, démontrant le besoin de prendre en considération les réseaux d'acteurs dans les programmes de conservation *in-situ* (Samberg et al., 2013).

La mise en place et la dominance de ce système de gestion *ex-situ* se sont faites dans un contexte de prédominance d'un modèle agricole productiviste, qui est depuis quelques décennies remis en question à la fois par le monde agricole et la société civile. Des systèmes de production alternatifs émergent, avec l'ambition de produire durablement des produits de qualité.

1.3 Remise en question du modèle agricole dominant et approches alternatives

Si au sortir de la seconde guerre mondiale, la Révolution Verte, par le progrès génétique, la mécanisation de l'agriculture et l'application systématique d'intrants chimiques (engrais, pesticides), a permis un accroissement important de la productivité, elle l'a fait au détriment de la sauvegarde de l'environnement et de l'autonomie des paysans. Ces dernières décennies ont vu émerger des mou-

vements citoyens dénonçant ce système productiviste et se développer des approches alternatives à cette agriculture.

1.3.1 Un système productiviste non durable

De nombreuses études font état des impacts du modèle agricole productiviste sur la santé (résidus de pesticides dans les aliments, pollution des eaux, moindre qualité nutritionnelle des variétés modernes (Davis, 2009)) et l'environnement (Vitousek et al., 1997) (érosion et dégradation des sols (Pimentel et al., 1995), pollution des eaux de surface et souterraines (Carpenter et al., 1998), émissions importantes de gaz à effet de serre (Robertson, 2000), forte consommation énergétique, érosion de la biodiversité par l'assèchement zones humides, la disparition des haies et les impacts importants des pratiques intensives sur les mammifères, oiseaux et amphibiens). Les changements climatiques des 30 dernières années ont impacté le rendement avec une diminution observée notamment pour le blé et le maïs (de 3.8 et 5.5% respectivement (Lobell et al., 2011)). Si les impacts futurs de ces changements sur la productivité seront contrastés selon les régions, on s'attend à une augmentation de la fréquence des événements extrêmes engendrant des pertes de rendement (Altieri et al., 2015). Or, le système dominant est peu résilient et a peu de capacité à faire face aux changements climatiques, étant donné qu'il repose sur des cultures pures (une espèce, un seul génotype) excluant des possibilités de compensation de sensibilité d'une variété à un stress biotique ou abiotique par une autre variété semée dans la même parcelle, et que le développement d'une nouvelle variété adaptée à un nouvel environnement biotique et abiotique nécessite plusieurs années. Ce système a aussi des impacts sociaux importants, avec par exemple la forte volatilité des marchés qui cause des graves crises alimentaires par de fortes augmentations des prix agricoles (Tangermann, 2011), ou encore le fort endettement des agriculteurs par leur mise en concurrence et la logique industrielle d'économie d'échelle atteinte grâce à l'agrandissement et la mécanisation.

Au-delà de ces aspects, de fortes critiques sont dirigées contre une législation trop contraignante concernant les semences, notamment le fait que pour pouvoir être commercialisée une variété doit être inscrite au catalogue, excluant du marché les variétés hétérogènes. En France jusqu'en 2016 les échanges de semences étaient interdits hors du cadre de la recherche, limitant les paysans dans la gestion de la diversité à la ferme. La séparation du travail au *XX^{ème}* siècle entre sélectionneurs, multiplicateurs et producteurs ainsi que la mise en place de ces règles ont mené à la dépendance des agriculteurs vis-à-vis de ce système semencier pour la production des semences, entraînant de fait la perte de leur souveraineté semencière. Cette souveraineté comprend 4 dimensions (Kloppenburger, 2014) : le droit de reproduire et ressemer ses semences, le droit d'échanger des semences, le droit d'utiliser des variétés existantes pour sélectionner de nouvelles variétés et le droit de parti-

ciper à l'établissement de la réglementation sur les semences. Aujourd'hui le marché des semences, base de l'alimentation, est dominé par quelques multinationales qui dominent aussi le marché de l'agrochimie (Howard, 2009), avec 55% du marché contrôlé par 3 entreprises (ETC Group, 2017).

Face aux enjeux sociaux et environnementaux auxquels fait face le modèle agricole dominant, des approches alternatives voient le jour visant à promouvoir une agriculture durable et équitable.

1.3.2 Propositions de pratiques alternatives

L'agroécologie est l'une des approches fondamentales en réponse au système conventionnel. Elle est à la fois définie comme un ensemble de pratiques agricoles, une discipline scientifique et un mouvement social (Wezel et Soldat, 2009), et promeut un modèle d'équité et de justice sociale avec comme enjeu clé la sécurité alimentaires pour les populations. Les conditions pour une sécurité alimentaire ont été définies lors du sommet mondial de l'alimentation de 1996 de la FAO (FAO, 1996a) telles que

tous les êtres humains ont, à tout moment, un accès physique et économique à une nourriture suffisante, saine et nutritive leur permettant de satisfaire leurs besoins et préférences alimentaires pour mener une vie saine et active.

On trouve dans cette définition des enjeux de disponibilité et d'accès permanent à une alimentation de qualité.

Du côté scientifique, l'agroécologie a tout d'abord été définie par Gliessman (Tomich et al., 2011) comme *"l'application des concepts et principes écologiques à la création et la gestion de systèmes alimentaires durables"*, connectant les disciplines agronomiques et écologiques. Une vision plus large en a été donnée par Francis (2003), la définissant comme *"l'écologie du système alimentaire dans son ensemble, incluant les dimensions écologiques, économiques et sociales"*. Concrètement, au champ, l'agroécologie se décline sous la forme de pratiques extrêmement diverses, telles que les associations culturales, la permaculture ou l'utilisation des régulations biologiques. Ces pratiques s'appuient sur les flux à l'intérieur des systèmes et sur les régulations qui s'y exercent, pour remplacer les intrants externes (Tomich et al., 2011) : par exemple favoriser les auxiliaires de culture plutôt que d'utiliser des pesticides, favoriser le recyclage des ressources en apportant du fumier ou en incorporant des légumineuses dans la rotation plutôt que d'apporter des engrais azotés. Aux cinq principes "historiques" de l'agroécologie centrés sur les aspects agronomiques et écologiques (optimiser et équilibrer les flux de nutriments, minimiser l'usage d'intrants externes, maximiser l'usage des ressources renouvelables, favoriser la diversité génétique et promouvoir les processus et services écosystémiques), Stassart *et al.* (2012) proposent des principes supplémentaires socio-économiques qui sont de favoriser la "construction de dispositifs de recherche partici-

patifs", de "créer des connaissances et des capacités collectives d'adaptation" et de "valoriser les savoirs et pratiques locaux". Ces nouveaux principes permettent d'inclure dans cette transition la diversité des acteurs, de les impliquer aussi bien dans la définition des problèmes que dans la recherche et la mise en place de solutions. Cette vision rejoint celle de Østergård *et al.* (2009), pour qui la transition vers un système agricole durable basé sur les principes de l'agroécologie nécessite d'inclure dans le processus de transition tous les citoyens.

L'agriculture biologique (AB) peut être vue comme une forme d'agroécologie. D'après l'IFOAM, l'agriculture biologique se définit 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.

Aujourd'hui l'agriculture biologique est l'un des labels les plus connus pour une agriculture alternative ; il représentait en 2016 en France environ 5% de la SAU^a. Des études (Stolze *et al.*, 2000; Gomiero *et al.*, 2011) font état des impacts positifs de l'agriculture biologique sur le fonctionnement des écosystèmes, la diversité floristique et faunistique (Bengtsson *et al.*, 2005; Mader, 2002) par la non utilisation des pesticides et engrais et une plus grande diversité des habitats, sur la fertilité et la stabilité des sols (Mader, 2002) par des plus grandes quantités de matière organique et une plus grande activité biologique, et une plus grande capacité à contrôler l'érosion.

Au-delà de la dénonciation des pratiques conventionnelles et de leurs impacts environnementaux et sociaux négatifs, certains agriculteurs revendiquent leur droit à une autonomie sur la production et l'utilisation des ressources, notamment des semences (Da Via, 2012). Cette autonomie permet une indépendance vis-à-vis de l'industrie agrochimique, des firmes semencières, ainsi qu'une diversification des pratiques et un plus grand contrôle de leurs moyens de production. Plusieurs réseaux axés sur les semences et la conservation de l'agrobiodiversité ont vu le jour ces dernières décennies, tels que le Réseau Semences Paysannes (RSP) en France, Red de Semillas en Espagne ou encore Rete Semi Rurali en Italie, permettant à ces groupes d'acquérir une visibilité et une reconnaissance politique. Ces agriculteurs se revendiquent "paysans", par opposition au terme "d'exploitants agricoles", reflétant l'attachement aux traditions et aux savoirs locaux plutôt qu'à la rationalité et l'optimisation industrielle (Demeulenaere, 2014). Ainsi ces paysans forment une "communauté de pratiques" autour des semences paysannes (Demeulenaere et Bonneuil, 2011), dont une définition

a. <http://www.agencebio.org/la-bio-en-france>

est donnée par le RSP^b en 2013 comme des

semences issues d'une population ou d'un ensemble de populations dynamiques reproductibles par le cultivateur, sélectionnées et multipliées avec des méthodes non transgressives de la cellule végétale et à la portée du cultivateur final, dans les champs, les jardins, les vergers conduits en agricultures paysanne, biologique ou biodynamique. Ces semences sont renouvelées par multiplications successives en pollinisation libre et/ou sélection massale, sans auto-fécondation forcée sur plusieurs générations. Elles sont librement échangeables dans le respect des droits d'usage définis par les collectifs qui les font vivre.

Toutes ces pratiques alternatives s'appuient sur la mobilisation de la diversité cultivée et sauvage à différentes échelles, à la fois spatiales et temporelles.

1.3.3 Mobiliser la diversité pour une production durable

La diversité est reconnue comme un levier majeur pour une production plus durable, conférant une meilleure résilience aux agroécosystèmes par un meilleur contrôle des ravageurs, maladies et adventices, ainsi que par sa capacité à tamponner la variabilité climatique (Altieri et Nicholls, 2013). Il en résulte un besoin réduit en intrants, une meilleure conservation des ressources, une meilleure fertilité des sols et une plus grande stabilité de la production (Østergård et al., 2009). La diversification peut se faire à différentes échelles spatiales et temporelles.

A l'échelle du paysage, il est possible d'optimiser la mosaïque paysagère afin de contrôler les pathogènes, en combinant des résistances différentes sur différentes parcelles ou en cultivant une plus grande diversité d'espèces sur le territoire (Papaïx et al., 2011, 2014). Il est aussi possible de réfléchir l'aménagement des zones non agricoles et la connectivité du paysage afin de créer des habitats favorables aux auxiliaires des cultures et d'assurer une meilleure diffusion de ces derniers sur l'ensemble des parcelles agricoles. De la même façon, la diversification des cultures à l'échelle de la ferme permet de limiter la propagation des pathogènes, mais aussi de diversifier les services écosystémiques rendus par les cultures et de diversifier les sources de revenu.

A l'échelle de la parcelle la diversification des rotations dans le temps permet aussi un contrôle des pathogènes, par exemple par l'utilisation de crucifères telles la moutarde permettant un biocontrôle, ou par interruption du cycle des ravageurs par une culture non-hôte, et cette diversification assure aussi une meilleure fertilité des sols par l'insertion de légumineuses. De plus, une bonne gestion de la rotation permet d'éviter de laisser le sol nu pendant l'interculture, limitant ainsi la lixiviation des nitrates et la pollution des eaux souterraines. La diversification peut aussi se faire

b. www.semencespaysannes.org

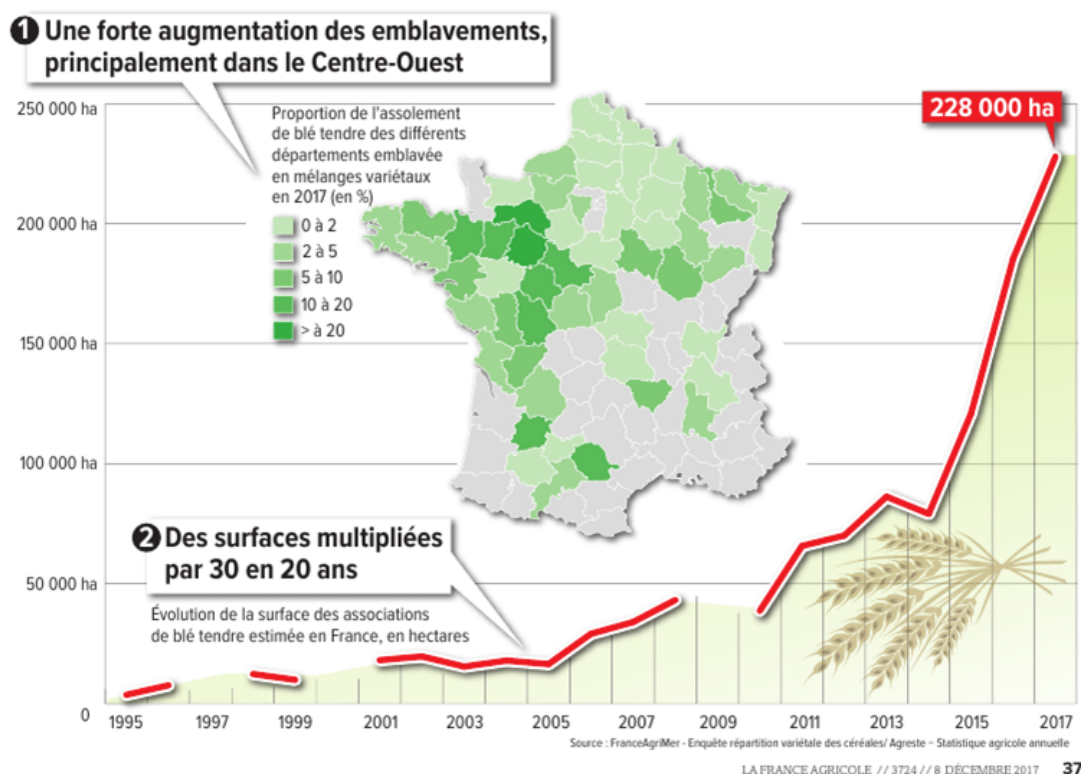


FIGURE 1.2 – Évolution des surfaces de blé semées en mélange sur les deux dernières décennies. La France Agricole, 2017.

au cours d'un même cycle de culture, en associant des cultures d'espèces différentes sur une même parcelle ou encore par l'agroforesterie.

Au niveau intra-espèce il est possible de mélanger des variétés différentes ou de cultiver des populations hétérogènes. L'utilisation de mélanges variétaux est une stratégie simple à mettre en place, permettant aux agriculteurs de diversifier leurs parcelles tout en facilitant leur gestion. En effet, par rapport à la culture de plusieurs variétés en pur, le stockage est simplifié car il n'est plus nécessaire de gérer plusieurs lots dans des silos différents, ni de différencier la gestion des différentes parcelles. Au-delà de la simplicité de gestion, les mélanges variétaux présentent des intérêts en terme de stabilité de production, de contrôle des maladies et de fourniture de services écosystémiques. Ces différents bénéfices seront détaillés dans la partie 2.1. Perronne *et al.* ont montré que les mélanges de variétés de blé connaissent un regain d'intérêt auprès des agriculteurs français, les surfaces semées en mélange ayant été multipliées par 20 en 30 ans (figure 1.2).

Il est aussi possible de cultiver des variétés-populations hétérogènes, pouvant provenir de différentes origines et présentant divers degrés de diversité (figure 1.3 et tableau 1.1). Tout d'abord les variétés de pays, sélectionnées par des générations de paysans avant la professionnalisation de la sélection variétale, peuvent être trouvées conservées dans les banques de gènes ou toujours cultivées chez les paysans. Ces variétés, assez hétérogènes lorsqu'elles étaient cultivées, peuvent

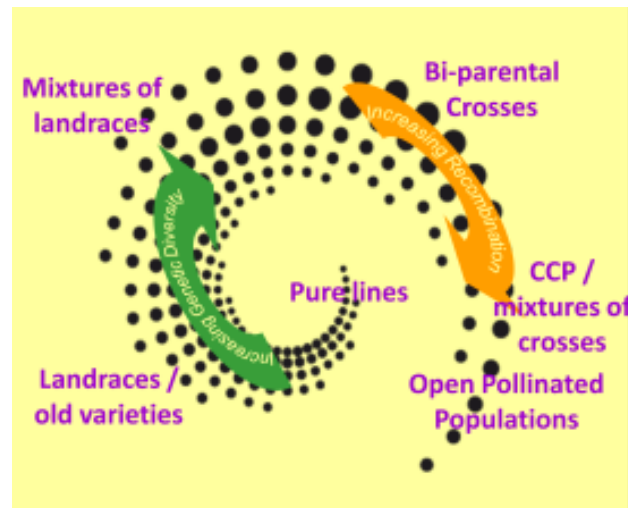


FIGURE 1.3 – Méthodes de mobilisation et création de diversité, www.diversifood.eu

avoir perdu de leur diversité par les processus d'échantillonnage et de régénération présentés dans la partie 1.2 si elles ont été conservées dans des banques de gènes. Ensuite il existe des variétés plus homogènes mais moins que les lignées pures commerciales : les variétés dites anciennes, issues des premiers programmes de sélection à partir des variétés de pays à la fin du $XIX^{\text{ème}}$ - début du $XX^{\text{ème}}$ siècle. Enfin, on peut créer des variétés-populations en croisant des plantes de variétés différentes, ou encore en mélangeant des variétés et/ou des croisements. Ainsi, un mélange de variétés peut être considéré comme une population si celui-ci est semé d'une année sur l'autre et non recomposé à partir de ces composantes de base tous les ans. Dans le cas d'espèces autogames il est aussi possible de maintenir une population ayant un gène de stérilité mâle, permettant de forcer l'allofécondation. Il s'agit alors de récolter ces mâles stériles pour créer la génération suivante qui sera issue uniquement d'allofécondation. Dans la suite de ce document, on appellera indifféremment *population* ou *variété-population* une population hétérogène qui peut être une variété de pays, variété ancienne, une population issue de croisement ou un mélange.

Cependant le système semencier créé et développé dans le cadre d'une agriculture productiviste n'est pas adapté à ces modes de production émergents.

1.3.4 Inadéquation du système semencier aux pratiques agroécologiques

Les systèmes non standardisés par des intrants chimiques présentent une hétérogénéité environnementale plus importante que les systèmes conventionnels. Face à cette hétérogénéité les variétés inscrites au catalogue sont peu adaptées car du fait des critères d'inscription elles sont homogènes et ont été sélectionnées dans des conditions optimales, et n'ont de fait pas la capacité de s'adapt-

Tableau 1.1 – Différents types de variétés et populations de blé.

Type de variété cultivée	Définition
Variété commerciale	Variété inscrite au catalogue officiel, généralement lignée pure ou hybride F1 donc homogène génétiquement.
Variété ancienne	Variété issue de sélection à partir de variétés de pays après 1850. Plus hétérogène que les variétés commerciales.
Variété de pays	Variété cultivée et sélectionnée à la ferme principalement avant 1850 dont le niveau de variabilité intra-population peut varier selon le mode de conservation (<i>ex situ</i> ou <i>in situ</i>).
Population issue de croisement	Descendance d'un croisement bi-parental, ces populations peuvent être très hétérogènes.
Mélange	Mélange de variétés de tous types.
Composite Cross Population (CCP)	Mélange des descendance de plusieurs croisements entre plusieurs parents. Forte hétérogénéité.
Variété paysanne	Population issue de semences paysannes, sélectionnée et multipliée par les paysans à la ferme (définition personnelle).
Variété issue de sélection participative	Variété paysanne issue du travail collectif dans le cadre d'un projet de sélection participative.

ter à des conditions particulières ou plus difficiles. Si les sélectionneurs développent des variétés pour l'agriculture biologique, seules les dernières étapes de la sélection se font dans un système biologique. Ainsi, certains traits qui seraient intéressants en agriculture biologique mais qui n'ont pas de valeur en système conventionnel ne sont pas sélectionnés dans les premières étapes de la sélection : par exemple des plantes hautes pour mieux concurrencer les adventices ou ayant une plus grande efficacité d'utilisation de l'azote organique (Lammerts van Bueren et al., 2011, 2002).

Si les mouvements tels l'agroécologie et l'agriculture biologique prônent une plus grande autonomie des fermes, nous avons vu que le système semencier tend à empêcher les agriculteurs de semer leurs propres semences, par la commercialisation d'hybrides ou l'obligation de payer une redevance sur les semences de fermes faites à partir de semences commerciales (Contribution Volontaire Obligatoire sur le blé tendre depuis 2001, étendu à 20 autres espèces depuis 2011). Avant 2016 les échanges de semences de variétés non inscrites au catalogue étaient interdits hors cadre particuliers (recherche par exemple ou au sein des GIEE depuis la Loi de modernisation agricole de 2011). La loi biodiversité de 2016 reconnaît désormais le droit aux agriculteurs d'échanger leurs semences dans le cadre de l'entraide agricole pour des variétés non protégées par un Certificat d'Obtention Végétale (COV). Les semences, en tant que produit et moyen de production, sont un enjeu clé pour la redéfinition des systèmes alimentaires, et pour atteindre la souveraineté alimentaire. Kloppenburg (2010) propose ainsi la notion de *souveraineté semencière*, dont la réappropriation est une composante majeure de cette souveraineté alimentaire. Des initiatives "open-source", sur le même modèle que les logiciels open-source, ont émergé dans le but de rendre accessible les variétés tout en empêchant leur appropriation par les firmes semencières. Un exemple est donné par

l'OSSI (Open Source Seed Initiative) aux États-Unis, visant à encourager les échanges de variétés en développant une licence "open-source" préservant le droit à l'utilisation des variétés pour la sélection et le droit des paysans à resemer leurs récoltes (Kloppenburger, 2010). Cependant ces licences open-source ne protègent pas contre l'appropriation par le brevet, et il faudrait créer un espace légal pour ces "communs protégés", variétés librement échangeables et utilisables mais non appropriables (Kloppenburger, 2014).

Face à un système dominant ayant montré ses limites environnementales, sanitaires, sociales et sociétales, des alternatives émergent telles que l'agroécologie, visant à atteindre des objectifs de justice sociale, d'autonomie ainsi que de souveraineté alimentaire et semencière. Pour réaliser ces ambitions il est nécessaire que les paysans se réapproprient leurs moyens de production et notamment la gestion de leurs semences.

1.4 Réappropriation de la gestion de la diversité cultivée par les paysans

La gestion in-situ correspond à la gestion de la diversité cultivée dans les conditions où elle s'est développée (CBD 1992), c'est-à-dire dans les champs des paysans, selon leurs pratiques et intégrée dans leurs systèmes de production. Les populations cultivées peuvent ainsi évoluer avec les modifications du climat, de l'environnement et des pratiques. Les systèmes de sélection décentralisée à la ferme et de gestion dynamique sont des exemples de modes de gestion *in situ* de la diversité cultivée.

1.4.1 Sélection décentralisée et gestion dynamique de la diversité génétique

Une approche alternative à la sélection centralisée en station vise à prendre en compte la diversité des contextes en sélection des plantes : c'est la sélection décentralisée. Avec la sélection centralisée on fait l'hypothèse que les environnements dans lesquels seront cultivées les plantes sont peu différents de l'environnement dans lequel elles ont été sélectionnées : les plantes sont sélectionnées pour des caractères dans un environnement dans le but d'améliorer ces caractères dans d'autres environnements. On parle alors de sélection indirecte. Ce type de sélection vise donc à développer un nombre limité de variétés élites adaptées à une aire géographique large mais pour des environnements de culture standardisés par les modes de production intensifs (intrants, irrigation, simplification...). On considère que la valeur d'un caractère phénotypique se décompose en un effet génétique (G), un effet environnemental (E) et un effet d'interaction entre le génotype et

l'environnement (G x E). La sélection indirecte consiste à minimiser les interactions G x E puisqu'on standardise à la fois les variétés (G) et les environnements (E). Mais ces interactions peuvent être importantes si l'on sort des environnements standardisés, et l'on peut obtenir des classements différents entre variétés testées dans des environnements productifs et des environnements limitants ou stressants par exemple (Ceccarelli et al., 1992; Murphy et al., 2007).

A l'inverse, la sélection décentralisée vise à développer une grande gamme de variétés adaptées à des environnements particuliers, prenant ainsi en compte les interactions G x E (Ceccarelli, 1989; Desclaux et al., 2008). Certaines études montrent une meilleure efficacité de la sélection indirecte dans des systèmes conventionnels plutôt que dans des systèmes biologiques (Annicchiarico et al., 2010) : l'hétérogénéité environnementale entraîne des héritabilités et corrélations génétiques plus faible au sein des systèmes biologiques qu'entre systèmes biologiques et conventionnels, rendant négligeables les interactions Génotype x Système de production. Cependant d'autres études, utilisant des approches en modélisation (Simmonds, 1991) et expérimentales (Annicchiarico, 2007; Murphy et al., 2007), montrent qu'une sélection directe de populations possédant les traits appropriés, dans l'environnement auquel est destinée la plante (pratiques et conditions pédo-climatiques), permet d'obtenir des variétés plus adaptées à cet environnement qu'une sélection indirecte dans un autre environnement. C'est d'autant plus le cas lorsque l'environnement est particulièrement stressant (Atlin et al., 2001; Ceccarelli, 1989). Il s'agit ici d'exploiter les interactions Génotype x Environnement en sélectionnant la résultante de ces interactions plutôt qu'en sélectionnant uniquement sur l'effet génotype. Par exemple, une variété sélectionnée pour un haut potentiel de rendement ne possédant pas les traits de résistance à la sécheresse ne pourra pas exprimer son potentiel dans des environnements arides. Aussi dans ces environnements il sera plus intéressant de sélectionner des variétés résistantes à la sécheresse présentant un rendement stable au cours des années, bien qu'elles aient un potentiel de rendement moindre.

Afin de développer une large gamme de variétés adaptées à des environnements particuliers il est nécessaire de maintenir une diversité génétique dans laquelle puiser et sélectionner. Nous l'avons vu dans la partie 1.2, il existe deux stratégies de conservation de la diversité, *ex-situ* en banque de gènes et *in-situ*. La gestion dynamique des populations fait partie de cette dernière catégorie. Elle consiste à cultiver des populations hétérogènes génétiquement, soumises aux mécanismes de pression évolutives, maintenant un réservoir de variabilité leur permettant de s'adapter aux changements de leur environnement (Enjalbert et al., 2011; Goldringer et al., 2001). Elle s'appuie sur la notion de métapopulation (Hanski et Gilpin, 1991), désignant un ensemble de populations évoluant sur plusieurs générations indépendamment les unes des autres dans leur environnement. Ces populations peuvent être connectées par des migrations et sont sujettes à des événements d'extinction et de recolonisation. Bien que la diversité génétique au sein des populations diminue

au cours des générations, du fait de la sélection et de la dérive, la diversité globale à l'échelle de la métapopulation se maintient (Goldringer, 2006). Mise en place en station de recherche afin d'étudier la capacité d'adaptation des populations, cette gestion dynamique est aussi pratiquée par des réseaux de paysans cultivant des variétés de pays, variétés anciennes et populations récemment développées (issues de croisements, de mélanges et/ou de sélection). Les populations évoluent au cours de leur culture dans les fermes, et ce sont les échanges entre paysans qui permettent les flux entre environnements. Dans ce système, les paysans sont acteurs dans la gestion de la diversité des plantes cultivées, et certains vont au-delà en reprenant en main le travail de sélection de populations à la ferme.

1.4.2 Partenariats paysans-chercheurs pour le développement de variétés paysannes

Face au constat qu'une sélection directe dans l'environnement de culture est potentiellement plus intéressante qu'une sélection indirecte en station, et que les variétés commercialisées ne sont pas toujours adaptées aux environnements et pratiques des agriculteurs, des partenariats paysans-chercheurs se sont mis en place pour développer des variétés paysannes à la ferme. Ceux-ci répondent à la contestation du fonctionnement *top-down* du système semencier, de la division du travail entre sélectionneurs-innovateurs, multiplicateurs et usagers (Bonneuil et Thomas, 2009). Cette division, en tandem avec la réglementation sur les semences et la mise en concurrence des agriculteurs engrangeant une course vers des rendements toujours plus élevés, rend les agriculteurs dépendants de la filière pour l'approvisionnement de leurs semences. Si certains produisent leurs semences de ferme (surtout dans le cas d'espèces autogames), ils doivent payer la CVO, Contribution Volontaire Obligatoire.

Ces programmes collaboratifs sont classiquement appelés *programmes de sélection participative*, et associent paysans, chercheurs, mais aussi consommateurs, transformateurs, sélectionneurs, ... D'après Sperling *et al.* (2001), on peut distinguer et classifier différents types de projets selon le degré de participation des différents acteurs : consultatif (où la participation se fait par échange uniquement d'information, par exemple consulter les agriculteurs pour définir leurs besoins), collaboratif (partage des tâches entre chercheurs et agriculteurs-sélectionneurs, mais pas d'implication des agriculteurs dans la définition des objectifs du projet) et collégial (partage des responsabilités entre acteurs, décisions prises en concertation). De la même manière on peut distinguer les projets initiés par les agriculteurs, dans lesquels les scientifiques viennent en appui du travail de sélection à la ferme, des projets initiés par les organismes de recherche en lien avec le système semencier formel ; ceux qui se font en station de recherche et les projets décentralisés dans

les fermes. Contrairement aux objectifs des programmes de sélection conventionnels, le but de la sélection participative n'est plus le progrès génétique mais d'atteindre les besoins et objectifs des paysans et des consommateurs (Desclaux et al., 2010), qui sont très diversifiés et ne peuvent tous être pris en compte dans le système conventionnel.

La sélection participative décentralisée dans les fermes présente divers intérêts (Newton et al., 2010), notamment le meilleur ciblage des conditions environnementales locales puisque la sélection se fait dans les champs des paysans ; un meilleur ciblage des besoins des utilisateurs et donc une définition des critères de sélection importants ; une meilleure adoption des variétés développées (Ashby et Lilja, 2004) et un maintien voire une augmentation de la diversité génétique cultivée (Alves et al., 2017). En effet, la sélection se fait pour des environnements et des pratiques particuliers, avec des critères pouvant être différents, aussi une large gamme de variétés est développée à travers ces programmes. De plus, les variétés travaillées sont des variétés-populations, c'est-à-dire des variétés hétérogènes génétiquement et phénotypiquement, ayant de fait une capacité d'adaptation aux conditions de culture et servant de pool génétique large pour la sélection massale.

Il a été montré, dans le cadre d'un projet de sélection participative sur l'orge (Ceccarelli et al., 2001), que les paysans sélectionnent globalement une plus grande diversité de variétés qu'un sélectionneur, car tandis que ce dernier sélectionne pour une performance globale sur l'ensemble des lieux, les paysans sélectionnent les variétés adaptées à chaque lieu. Ceccarelli *et al.* (2001) ont ainsi montré que les variétés sélectionnées par les paysans n'étaient pas moins productives que celles sélectionnées par le sélectionneur, mais que dans chaque lieu les paysans avaient été capables d'identifier et de sélectionner les variétés les plus productives. Ce type de programme permet aux paysans et communautés locales de reprendre un certain contrôle sur la gestion et la création de la diversité (Morris et Bellon, 2004). Ainsi ce type de sélection permet de concilier adaptation locale, performances accrues, autonomie semencière et maintien voire déploiement de la diversité cultivée. De plus, plusieurs indicateurs révèlent une plus grande efficacité de la sélection participative en comparaison avec le système conventionnel (Ashby et Lilja, 2004; Ceccarelli, 2015; Witcombe et al., 2003) : meilleur taux d'adoption, réponse à la sélection plus importante et plus rapide, et plus grand ratio bénéfices/coût.

Si historiquement les projets de sélection participative ont vu le jour dans les pays en développement avec des paysans pauvres ou dans des environnements difficiles, depuis, de nombreux projets ont été mis en place dans les pays développés, principalement dans le cadre de la sélection pour l'agriculture biologique (Chable et Berthelot, 2006; Dawson et al., 2008; Ghaouti et al., 2008; Shelton et Tracy, 2016).

1.4.3 Présentation du projet de sélection participative du blé tendre en France

En France depuis 2006 des paysan.ne.s et animateur.trice.s du Réseau Semences Paysannes^c travaillent en collaboration avec l'équipe Diversité, Évolution et Adaptation des Populations (DEAP) de l'UMR GQE Le Moulon sur un projet de sélection participative du blé tendre. Des paysan.ne.s "pionnier.e.s" travaillaient précédemment sur des variétés de pays et des variétés anciennes, et c'est lors d'une rencontre à Auzeville en 2003 que leurs initiatives individuelles ont convergé, avec la création du Réseau Semences Paysannes et le début du partenariat avec Isabelle Goldringer, chercheuse à l'UMR GQE Le Moulon. En 2006 Jean-François Berthelot, paysan-boulangier dans le Lot-et-Garonne, a réalisé sur sa ferme avec l'aide de l'équipe DEAP, 90 croisements à partir de variétés de pays, variétés anciennes et variétés modernes de Suisse et d'Allemagne créées pour l'AB. Multipliées sur sa ferme entre 2006 et 2008, ces populations ont ensuite été distribuées à d'autres paysan.ne.s partout en France. La plupart des paysan.ne.s participant au projet ne sont pas satisfait.e.s avec les variétés commerciales lignées pures qui ne correspondent pas à leurs pratiques et à leurs besoins, et souhaitent retrouver leur autonomie semencière face à l'appropriation du vivant. Pour eux.elles la semence est à la base de l'alimentation et se trouve au cœur du métier de paysan.ne, aussi il est essentiel de se "réappropriier les choix et savoir-faire liés au travail technique de la semence" (Demeulenaere et Bonneuil, 2010).

Les objectifs de ce projet sont :

- la création de variétés-populations hétérogènes adaptées aux pratiques et besoins de chacun.ne ;
- la réappropriation de la sélection et du savoir-faire paysan ;
- le développement de stratégies de préservation de la diversité cultivée via la gestion dynamique à la ferme et la sélection paysanne ;
- la participation d'acteurs pour l'innovation collective.

Les paysan.ne.s participant au projet observent, évaluent et sélectionnent des variétés de pays, anciennes, issues de croisements et de mélanges. Les photographies présentées figure 1.4, prises lors d'une visite organisée par un paysan partenaire dans sa collection, illustrent la diversité phénotypique (hauteur de paille, couleur et morphologie des épis) que l'on peut trouver au sein de ces variétés. L'équipe de recherche effectue sur ces populations des mesures, analyse les données récoltées et renvoie aux paysan.ne.s des résultats leur permettant de comparer les populations entre elles et de constater les effets de leurs sélections sur le comportement des populations. Une thèse a été

c. Réseau de plus de 70 associations impliquées dans des initiatives de promotion et de défense de la biodiversité cultivée et des savoir-faire associés. <http://www.semencespaysannes.org/>

menée sur le projet en 2010-2013 par Pierre Rivière, qui a co-construit avec les paysan.ne.s et animateur.trice.s une méthodologie de la sélection à la ferme (Rivière et al., 2013), avec notamment la conception de dispositifs expérimentaux originaux, le développement de modèles statistiques Bayésiens pour l'analyse des données issues de ces dispositifs et le développement d'une base de données.

L'évaluation de populations testées par les paysan.ne.s se fait chaque année, et à cela s'ajoutent des projets spécifiques visant à répondre à des questions émergeant de discussions et d'observations des paysan.ne.s et animateur.trice.s dans les champs. En 2013-2015 un projet financé par la Fondation de France, nommé "EcoAgri", visait à évaluer des populations issues de ce programme de sélection participative, en les comparant à des variétés commerciales utilisées en AB. Il y a eu des analyses agronomiques, nutritionnelles, sensorielles et génétiques. Depuis 2015 une évaluation des pratiques de sélection pour les mélanges est en cours dans le cadre de cette thèse.

1.5 Problématiques et plan de la thèse

Nous avons vu que la mobilisation de la diversité cultivée à différentes échelles est un levier important pour une agriculture durable, et que des paysans, transformateurs, citoyens consommateurs et chercheurs promeuvent une gestion dynamique à la ferme de variétés diversifiées. En France, de nombreux.se.s paysan.ne.s cultivent et sélectionnent à la ferme des variétés-populations diversifiées, notamment des mélanges. Des connaissances ont été développées dans le cadre du projet de sélection participative du blé français sur la méthodologie de la sélection participative, et de nombreuses données ont été récoltées permettant de décrire les pratiques paysannes de sélection et leurs impacts sur les populations. Les objectifs de cette thèse sont d'étudier les impacts des pratiques de gestion collective et de sélection paysanne sur la diversité cultivée du blé et l'adaptation des populations, en analysant d'une part les données accumulées précédemment dans le projet et les méthodes développées, et d'autre part en co-construisant avec les paysan.ne.s une expérimentation de sélection participative de mélanges de populations de blé. Elle vise à proposer des adaptations éventuelles des pratiques de sélection participative existantes et d'appuyer la mise en place de nouveaux projets.

Les paysan.ne.s sont de plus en plus nombreux.se.s à cultiver des mélanges variétaux, mais peu de références sont produites sur la manière d'assembler des variétés en mélange et de sélectionner à la ferme des mélanges adaptés. Le deuxième chapitre de cette thèse présente une évaluation de plusieurs pratiques de sélection de mélanges à la ferme par une expérimentation co-construite avec les paysan.ne.s du groupe blé du RSP. Dans un premier temps un recensement des pratiques paysannes de création, sélection et gestion des mélanges a été fait, permettant d'identifier les questionnements des paysan.ne.s, les connaissances manquantes et de mettre en place collectivement



FIGURE 1.4 – Collection chez un paysan en Rhône-Alpes, photographies prises lors d’une visite organisée en 2017 : collection et mélange créé sur la ferme.

un protocole d'expérimentation. Dans un second temps l'expérimentation a été mise en place par une douzaine de paysan.ne.s entre 2015 et 2018 dans le but d'évaluer les impacts des pratiques de sélection identifiées précédemment sur le comportement des mélanges.

Les paysan.ne.s cultivent des populations hétérogènes et des mélanges pour leur capacité à tamponner les stress biotiques et abiotiques mais aussi pour leur capacité d'adaptation à l'environnement et aux pratiques. En effet, des populations cultivées dans différents environnements subissent des forces de sélection naturelle et paysanne différentes, pouvant mener à leur adaptation aux conditions locales de culture. Le troisième chapitre s'intéresse à l'étude de la sélection naturelle à l'œuvre dans des environnements où évoluent des populations hétérogènes, et comment cette sélection divergente, combinée à une sélection paysanne, contribue à l'adaptation des populations à leur environnement et à leur stabilité dans le temps.

Dans le cadre du projet de sélection participative français les paysan.ne.s mettent en culture une grande diversité de populations, et on peut s'attendre à ce que la culture à plus grande échelle de ce type de population impacte la diversité génétique cultivée du blé à l'échelle du paysage. De plus, ces dernières années les mélanges variétaux ont connu un regain d'intérêt de la part des agriculteur.trice.s, et ceci a potentiellement impacté la diversité cultivée du blé à différentes échelles spatiales. Le quatrième chapitre étudie la contribution potentielle de l'adoption de populations diversifiées à la diversité génétique cultivée à l'échelle du paysage, par des approches de simulations de scénarii.

Plusieurs outils ont été développés précédemment pour des projets de sélection décentralisée et participative, notamment des dispositifs expérimentaux répondant aux contraintes des différents partenaires et des modèles statistiques permettant l'analyse des données issues de ces dispositifs. Le travail présenté dans le cinquième chapitre vise à déterminer les impacts de ces dispositifs expérimentaux sur l'ajustement et la précision des estimations données par les modèles statistiques utilisés, et à donner des recommandations pour des projets de sélection décentralisée qui utiliseraient les modèles statistiques développés dans le cadre de ce projet.

Enfin, un dernier chapitre discute des différents résultats obtenus, de leur intégration dans les réflexions autour de la gestion collective de la diversité cultivées et celles du groupe blé autour du projet de sélection participative.

Chapitre 2

Évaluation de pratiques de sélection de mélanges à la ferme

Nous l'avons vu dans le chapitre 1, les paysan.ne.s impliqué.e.s dans le projet de sélection participative mobilisent la diversité au champ par la culture de populations hétérogènes. Beaucoup sont intéressé.e.s par les bénéfices apportés par les mélanges de variétés ou populations et en cultivent pour leur production, cependant de nombreuses questions persistent sur la manière de créer les mélanges, de les gérer et les sélectionner. Le travail présenté dans ce chapitre vise à évaluer des pratiques de sélection à la ferme de mélanges de populations de blé adaptés aux contextes et aux attentes des paysan.ne.s. Une première partie présente des éléments de synthèse sur les bénéfices des mélanges variétaux, ainsi que les résultats d'une enquête réalisée la première année de ma thèse visant à identifier et décrire les pratiques de création, de gestion et de sélection des mélanges par les paysan.ne.s. Sont aussi présentés les outils et méthodes développés précédemment dans le projet français de sélection participative blé, qui ont été mobilisés dans cette expérimentation. La deuxième partie présente l'expérimentation mise en place avec une partie des paysan.ne.s du groupe blé du RSP et les résultats obtenus. Enfin, une dernière partie discute des résultats, de la manière dont a été perçue l'étude par les paysan.ne.s et des impacts de cette dernière sur leurs pratiques de sélection.

2.1 Contexte

2.1.1 Intérêts de la diversité intra-spécifique

Comme nous l'avons vu dans le premier chapitre, les mélanges variétaux sont une pratique simple à mettre en place pour introduire la diversité dans les champs. De plus cette pratique peut constituer un substitut agroécologique à l'utilisation d'intrants grâce aux complémentarités entre variétés permettant une plus grande résistance aux maladies et une meilleure utilisation des ressources. Les mélanges variétaux fournissent également d'autres services écosystémiques.

2.1.1.1 Productivité et stabilité

L'intérêt des scientifiques pour les bénéfices apportés par les mélanges variétaux en terme de rendement s'est accru au cours des années 1990-2010 (Borg et al., 2017). Des méta-analyses montrent que le gain moyen en rendement d'un mélange par rapport au rendement moyen de ses composantes en pur (appelé souvent overyielding) est positif, entre 2 et 3% (Borg et al., 2017; Kiær et al., 2009; Reiss et Drinkwater, 2017), et est généralement plus élevé dans des conditions défavorables (fortes pressions de maladies, environnements stressants), ce qui est en accord avec l'hypothèse du gradient de stress (Lortie et Callaway, 2006) qui stipule que les bénéfices des mélanges sont plus importants lorsque les stress auxquels ils sont soumis sont de forte amplitude. De plus, l'hétérogénéité génétique confère une plus grande stabilité de la production (Döring et al., 2015; Kiær et al., 2012; Newton et al., 2009), les mélanges répondant mieux aux stress abiotiques susceptibles d'engendrer des pertes de récolte importantes, grâce à des phénomènes de compensation des variétés impactées par les variétés moins sensibles à ces stress. Ces résultats rejoignent des études faites en écologie sur des associations d'espèces notamment dans les prairies, où la productivité des écosystèmes augmente et est plus stable lorsque la diversité en espèces est plus grande (Tilman et al., 1996; Gross et al., 2014), ou lorsque la diversité fonctionnelle augmente (Roscher et al., 2013). Plusieurs phénomènes peuvent expliquer cet impact positif de la biodiversité sur la productivité : les effets de complémentarité, de facilitation, et de sélection (Barot et al., 2017; Loreau et Hector, 2001). L'effet de complémentarité correspond au fait que des espèces ou variétés différentes utilisent des ressources provenant de niches différentes, réduisant ainsi la compétition pour une ressource sur une niche particulière et optimisant l'utilisation des ressources sur les différentes niches (Faraji, 2011). Les effets de facilitation permettent d'augmenter la productivité lorsque des interactions positives existent entre espèces ou variétés différentes en association, par exemple l'effet tuteur d'une variété courte pour une variété sensible à la verse. Quant à l'effet de sélection, il correspond au fait qu'une communauté diversifiée a une probabilité plus grande de contenir une ou plusieurs variétés ou espèces plus productives que les autres dans le milieu dans

lequel se trouve la communauté, ce qui va augmenter la productivité globale par rapport à une variété ou espèce moyennement productive seule. Or la variabilité climatique inter-annuelle est telle qu'il est difficile de prévoir lors du semis quelle variété sera la plus adaptée aux conditions de l'année. Aussi, semer un mélange diversifié permet de mettre à contribution cet effet de sélection, en augmentant la probabilité de semer une variété adaptée aux conditions de l'année.

2.1.1.2 Résistance aux maladies

L'effet positif du mélange sur le rendement et sa stabilité peut aussi s'expliquer en partie par une meilleure résistance aux maladies (illustrée sur la figure 2.1). Si la pratique des mélanges connaît un regain d'intérêt aujourd'hui parmi les praticiens, elle était déjà identifiée comme un levier de résistance aux maladies dans les années 1970, et a été largement étudiée par les phytopathologistes (de Vallavieille-Pope, 2004; Finckh et al., 2000; Mundt, 2002; Wolfe, 1985) dans les années 1980-2000 (Borg et al., 2017). Quelques cas d'utilisation à grande échelle ont démontré des bénéfices des mélanges : en Allemagne dans les années 1984-1991, l'utilisation de mélanges de variétés sensibles avec des variétés résistantes d'orge à l'oïdium a permis une réduction de l'incidence de la maladie sans utilisation de fongicides (Wolfe et al., 1992), et en Chine l'utilisation de variétés de riz sensibles à la pyriculariose en association avec des variétés hybrides résistantes, a permis une réduction de 94% de la maladie comparé avec des monocultures de la variété sensible, menant à l'arrêt de l'utilisation de fongicides après deux années d'expérimentation (Zhu et al., 2000). Plusieurs phénomènes expliquent cette plus grande résistance des mélanges (Finckh et al., 2000). Tout d'abord il existe un effet de dilution limitant la propagation de la maladie, les plantes sensibles étant physiquement plus éloignées en mélange qu'en monoculture. Ensuite, les plantes sensibles sont protégées de l'arrivée des spores grâce à un effet barrière des plantes résistantes voisines qui vont limiter leur dispersion dans le couvert. L'infection d'une plante par une souche avirulente va induire une activation des mécanismes de défense, préparant ainsi la plante à l'infection par d'autres souches qui pourront être virulentes : c'est l'effet de résistance induite. Enfin, dans un couvert homogène la pression de sélection s'exerçant sur les pathogènes est forte et la propagation d'une souche virulente peut être rapide. A l'inverse, dans un couvert hétérogène la pression de sélection est moindre et plusieurs souches peuvent coexister, entraînant une compétition entre races de pathogène pouvant réduire la sévérité de la maladie.

2.1.1.3 Effets sur la qualité et la biodiversité associée

Des études ont montré qu'il y avait un impact positif (Faraji, 2011; Jackson et Wennig, 1997; Mille et al., 2006) ou nul (Osman, 2006; Swanton et al., 2006) de la pratique des mélanges sur la qualité de la production. Mélanger des variétés sensibles et résistantes à la verse peut permettre de limiter les risques de verse de la variété sensible (Jackson et Wennig, 1997; Faraji, 2011), limitant

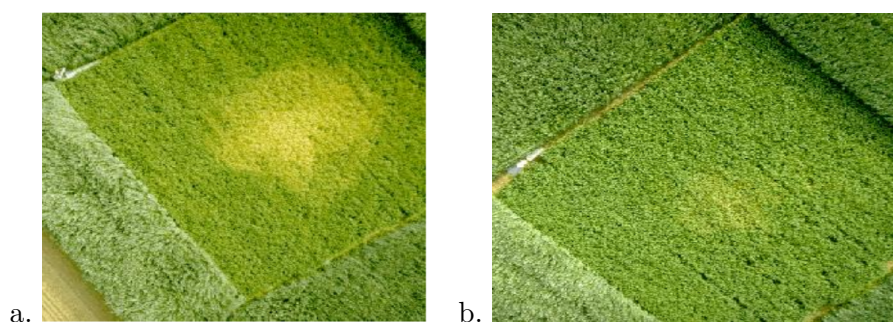


FIGURE 2.1 – Vue aérienne de foyers de rouille jaune en micro-parcelles a. d’une variété sensible et b. d’un mélange de variétés sensibles et résistantes (de Vallavieille-Pope 2004).

ainsi les difficultés lors de la récolte, et préservant le rendement et la qualité des grains. De plus, diversifier les variétés au sein de la parcelle peut avoir des impacts positifs sur la biodiversité associée (Bailey et al., 2009; Chateil et al., 2013; Wimp et al., 2004), par une diversification des niches écologiques ou des sources de nourriture pour cette faune (Bangert et al., 2005).

2.1.2 Diversité des pratiques de création de mélanges

Plusieurs approches peuvent être envisagées lorsque l’on veut créer et gérer des mélanges. Une méthode fréquemment utilisée est de mélanger des variétés commerciales, lignées pures, et reformer un mélange chaque année. Généralement les agriculteur.trice.s mélangent un petit nombre de variétés, les conseiller.ère.s préconisant de choisir des variétés à maturité proche et de hauteurs similaires. L’approche dite par idéotypage vise à ce que chaque agriculteur.trice crée un ou des mélanges adaptés à son contexte de production, en identifiant ses besoins et ses contraintes puis en recherchant des variétés qui conviendraient à ces contraintes et seraient compatibles en mélange, sachant qu’il y a peu de règles d’associations qui aient été formalisées et diffusées auprès des acteurs de terrain. Cela pose certaines difficultés, car l’agriculteur.trice doit alors soit acheter des semences tous les ans pour reformer le mélange, soit maintenir des composantes en pur ce qui complexifie la gestion des différentes parcelles et le stockage séparé des variétés. Avec ce type de mélange on n’obtient pas à la récolte les variétés en proportions identiques à ce qui a été mélangé mais on s’assure que le mélange semé reste identique tous les ans, et on a la possibilité de changer aisément de mélange d’une année sur l’autre puisqu’il suffit d’acheter de nouvelles semences.

Une autre approche consiste à créer un mélange qui sera ressemé au fil des années, offrant la possibilité à celui-ci de s’adapter au contexte pédo-climatique et aux pratiques de l’agriculteur.trice. Ces mélanges peuvent être composés de variétés commerciales, mais contrairement à la stratégie précédente, ils ne nécessitent pas de maintenir des variétés en pur pour reformer le mélange tous les ans ou de devoir racheter des semences chaque année. Les composantes peuvent aussi être des populations ayant été testées séparément par les paysan.ne.s, sélectionnées et mélangées ensuite avec d’autres populations intéressantes sur leurs fermes. C’est à ce dernier type de mélanges que

nous allons nous intéresser dans la suite de ce chapitre.

2.1.3 Recensement des pratiques paysannes de création, gestion et sélection de mélanges à la ferme

Les paysan.ne.s partenaires du projet de sélection participative sélectionnent depuis une quinzaine d'années pour les plus anciens des populations adaptées à leurs pratiques et leurs besoins. Cependant une pratique courante en production est de mélanger ces populations, et l'intérêt des paysan.ne.s pour la création et la sélection de mélanges adaptés a été identifié lors de discussions pendant des visites de fermes ou des réunions. Afin de comprendre les pratiques et les interrogations des paysan.ne.s concernant la création, la gestion et la sélection de mélanges à la ferme, j'ai réalisé une série d'entretiens semi-directifs au début de la thèse. Le but de ces entretiens était de me familiariser avec ces pratiques et d'identifier des interrogations auxquelles une expérimentation pourrait répondre.

2.1.3.1 Méthode

15 entretiens ont été réalisés avec des paysan.ne.s qui, pour la plupart, mettent en place à la ferme des essais de sélection participative. Un questionnaire, présenté dans l'annexe A, a été préparé en amont, se déclinant en deux parties. La première vise à comprendre le contexte de la ferme ainsi que les objectifs du/de la paysan.ne, et son intérêt pour les variétés paysannes. La deuxième porte sur les mélanges de variétés ou populations de blé : comprendre ce qui intéresse le/la paysan.ne dans la culture des mélanges, quels sont ses objectifs, comment sont choisies les composantes, comment les mélanges sont gérés d'une année sur l'autre et comment ils sont sélectionnés.

2.1.3.2 Synthèse des entretiens

Parmi les quinze paysan.ne.s interrogé.e.s, cinq vendent leur récolte directement, cinq autres transforment et vendent la farine, tandis que les cinq dernier.e.s sont aussi boulanger.e.s et vendent le pain. Ces entretiens ayant été réalisés dans le but de comprendre les attentes et besoins en recherche des paysan.ne.s et non pas de faire une analyse descriptive des stratégies de chacun, les éléments de contexte ne sont pas décrits dans cette synthèse mais ont servi à mieux comprendre les attentes des paysan.ne.s. Dans la suite, entre parenthèses est indiqué le nombre de paysan.ne.s ayant mentionné le sujet lors de l'entretien.

Intérêt pour les variétés paysannes Les paysan.ne.s interrogé.e.s sont tous et toutes intéressé.e.s par les variétés paysannes, ne font pas forcément partie du groupe blé mais sont membres d'associations du RSP, et certain.ne.s sélectionnent des variétés à la ferme. Leur intérêt pour ces

variétés vient du constat que les variétés commerciales ne sont pas satisfaisantes en terme de qualité (2), de stabilité de rendement dans le temps (2), d'adaptation à des contextes difficiles (1) et notamment à l'agriculture biologique (4). A l'inverse, les variétés populations sont plus adaptées à l'agriculture biologique (5) par leur meilleure concurrence vis-à-vis des adventices et leur plus grande rusticité. De plus elles ont la capacité de s'adapter aux terroirs (3) et permettent une autonomie semencière (6) par la possibilité de se réappropriier la sélection (3).

"Pour moi c'était évident que le point d'entrée du système de culture c'était les semences en fait. (...) Dans une optique que demain les ressources en énergie elles vont se raréfier, il faut trouver des systèmes où tu passes peu de temps, tu dépenses peu d'énergie, donc pour moi la clé, la porte d'entrée c'est vraiment la sélection sur les plantes... trouver des plantes qui soient capables de se débrouiller. Donc moi ce que j'ai trouvé très intéressant sur les variétés anciennes de blé c'est ce côté au niveau végétatif on a un développement plus important que les variétés modernes, ça monte du coup par rapport à la compétition sur les adventices c'est vraiment intéressant. "

Concernant les variétés de pays, certain.ne.s sont attaché.e.s à leur valeur culturelle, patrimoniale et historiques (2), tandis que d'autres y voient surtout des aspects de qualité organoleptique (3) et de santé notamment avec la question du gluten (2).

"C'est déjà de pouvoir travailler avec (...) l'héritage génétique d'un travail paysan."

Plusieur.e.s paysan.ne.s sont aussi intéressé.e.s par les pailles hautes (3), à la fois pour la production de paille pour l'élevage mais aussi pour des questions de fertilité des sols. Enfin, les aspects esthétiques ont aussi leur importance (5).

"Il y a le côté poétique, d'avoir des jolis blés dans les champs"

"Ça m'a parlé tout de suite, ça a été un peu une révélation de voir ces blés dans les champs, ces tailles gigantesques, ces couleurs magnifiques. Voilà, ça a été le coup de foudre quoi. A la fois ça m'a plu tout de suite et à la fois ce que je faisais ça ne me satisfaisait pas donc ça n'a pas été long."

Cependant il faut réapprendre à cultiver ces variétés, qui posent quelques problèmes notamment de résistance à la verse, et trouver des systèmes de culture qui soient adaptés, comme l'illustre cette citation d'un paysan qui a commencé à cultiver des variétés anciennes et des mélanges assez récemment :

"C'est vraiment le critère fondamental quoi la tenue à la verse, parce que en fait ça joue trop sur la qualité meunière, le blé couché il est récolté plus sale, il y a de la terre dedans, j'ai du mal à trier et d'autre part il y a une espèce de micro-climat d'humidité qui est pas favorable à la qualité du grain (...) Voilà la tenue à la verse

c'est important et dans les blés anciens c'est quand même un problème. (...) Après on a voilà un autre critère c'est l'aspect rendement et nutrition de la plante, comment elle valorise les ressources du sol (...) Même si les potentiels de rendement restent pour moi insatisfaisants, tu vois sur une bonne année j'ai fait 20qx. Ben, ça me satisfait pas. (...) Du coup la stratégie que je développe, là on est plus sur la sélection blé-blé, mais un petit peu comment on peut travailler sur le système de culture. Les différents leviers que j'ai commencé à identifier, c'est les sursemis de trèfle (...) du coup je suis parti la-dessus."

Au niveau de la transformation il est aussi nécessaire de s'adapter, à la fois à la mouture et puis en panification, comme l'illustrent ces deux citations :

"C'est une grosse problématique en blés anciens parce qu'on a moins d'extraction, c'est plus difficile à bien extraire en blés anciens on a des farines plus grasses, on a plus de mal à gratter l'assise protéique en fait."

"On a des blés qui sont à la base difficiles à panifier, et d'une année sur l'autre on a quand même des variations assez importantes [de la qualité boulangère]. (...) On a aussi des outils pour s'adapter, on travaille à la main, on maîtrise toutes les étapes, on arrive toujours à sortir un pain."

Intérêt pour les mélanges Les paysan.ne.s intéressé.e.s par les mélanges ont connaissance des bénéfices présentés dans la partie précédente, et les observent dans leurs champs. La majorité des paysan.ne.s interrogé.e.s ont mentionné leur intérêt pour une plus grande stabilité de rendement et la réduction des risques face aux aléas (11).

"En fait ce qu'on observe aussi, c'est quand on a des mélanges très diversifiés, on limite aussi le rendement, la productivité, on est sur une moyenne, parce qu'il y a toujours une partie qui va pas se plaire cette année là. C'est l'intérêt de garder de la diversité, on limite les crêtes, les extrêmes. Les bonnes années on est un peu pénalisés, mais les mauvaises années on s'en sort quand même. Et ça je l'ai vraiment observé. On se prend jamais des grosses claques, comme on peut avoir avec les variétés modernes, j'ai connu avant, il y a des années où tu peux avoir vraiment zéro. Tu peux même pas faire de la farine avec."

Le mélange donne aussi la possibilité de combiner des variétés ayant des caractéristiques différentes, qu'il serait impossible de trouver toutes réunies dans une seule variété : meilleure résistance aux maladies et à la verse, hauteur de paille, bons rendements, qualités agronomique et de transformation boulangère. De plus, il peut être difficile de choisir une population parmi une multitude ayant chacune des qualités, aussi composer un mélange permet d'éviter ce choix (8).

"L'automne rouge barbu verse facilement, beaucoup plus facilement, il n'a pas une paille épaisse, et le blanc des Flandres non plus, et donc mon idée était de mettre le C42 et le Gentile Rosso qui ont des pailles plus solides, et le C50 que je trouvais assez solide. (...) Le blanc des Flandres (...) il a un super taux de protéine."

Enfin, quatre ont mentionné une plus grande facilité de gestion, car moins de matériel est nécessaire pour gérer un mélange que pour plusieurs variétés en pur qui nécessitent un stockage séparé des semences et de prendre le temps de nettoyer les machines pour éviter les contaminations entre lots.

Stratégies de création et de gestion des mélanges Sur la base des entretiens réalisés deux grandes stratégies ont pu être identifiées. La première consiste à créer d'emblée des mélanges très diversifiés, contenant plus d'une dizaine de variétés, et/ou de rajouter des variétés au cours des années (9). Les paysan.ne.s créant des mélanges très diversifiés sont intéressé.e.s par la capacité d'adaptation des population hétérogènes, et ne s'inquiètent pas que les proportions des différentes composantes évoluent au fil des ans. Créer des mélanges diversifiés est aussi un moyen de cultiver un grand nombre de variétés sans devoir choisir entre elles, et d'arriver rapidement à avoir la quantité de semences nécessaire pour semer des surfaces importantes sans devoir passer par plusieurs années de multiplication.

L'autre stratégie consiste à mélanger un nombre plus restreint de variétés, les raisons différant selon les objectifs de chacun.e. Par exemple, trois paysan.ne.s ont choisi les composantes pour allier certains critères comme rendement et taux de protéine (2) ou encore rendement et qualités organoleptiques (1). Un autre a une contrainte forte de verse et mélange les quelques variétés qui sont résistantes, tandis qu'un paysan-boulangier préfère mélanger peu de variétés pour conserver une typicité de goût dans le pain. Ainsi les paysan.ne.s-boulangier.e.s identifient un antagonisme entre diversité au champ et typicité dans le goût du pain :

"Sur des mélanges avec une grosse diversité ce qu'on retrouve au champ au niveau d'homogénéité de rendement, de stabilité on le retrouve au niveau du goût, on a des pains qui ont des arômes assez équilibrés, avec pas des choses très fortes qui ressortent mais des arômes plus complexes et plus équilibrés et des qualités boulangères moyennes, ça s'équilibre."

"Je pense qu'agronomiquement [6 variétés] c'est pas beaucoup, mais je pense que gustativement ça peut être un souci, si tu veux garder un peu une identité, il faut quand même pas trop trop de diversité, c'est comme quand tu fais un plat avec trop d'ingrédients... Il faut quand même une note principale quoi. Comme dans un plat. Enfin je sais pas si c'est très antinomique avec l'agronomie, ce serait dommage. L'agronomie

demanderait peut-être plus de diversité... mais voilà le côté intérêt gustatif demanderait peut-être un peu moins."

Sélection des mélanges Seul un des paysan.ne.s interrogé.e.s a mené un travail de sélection lors de la création et la multiplication de son mélange. Les autres n'ont pas fait ce travail à la création, mais certain.ne.s effectuent sur leur mélange en production une sélection négative ou bien intègrent des bouquets d'épis sélectionnés dans leurs semences pour l'année suivante. Quelques paysan.ne.s ont extrait de leurs mélanges des types d'épis qui déviaient par rapport aux composantes de base, provenant de croisements spontanés, pour les multiplier séparément. Un paysan a effectué une sélection de plantes plus résistantes à la verse dans son mélange en production ; celui-ci est aujourd'hui en multiplication mais ce paysan déclare manquer de recul pour pouvoir comparer ses deux mélanges. A l'inverse, un paysan a mentionné une étape de "rafraichissement" de son mélange, c'est-à-dire re-sélectionner les variétés de base au sein du mélange. Ces différentes pratiques révèlent deux conceptions différentes de la sélection en mélange, l'une plutôt *stabilisatrice*, visant à conserver un mélange modérément diversifié avec une certaine stabilité de la composition, et une autre que l'on pourrait qualifier d'*évolutive*, prenant avantage du brassage s'opérant au sein des mélanges pour sélectionner de nouveaux génotypes. On peut faire le parallèle avec ce que Demeulenaere et Bonneuil (2010) identifient comme deux conceptions en tension dans la vision de la variété ancienne : en tant que patrimoine culturel à préserver d'un côté et comme variabilité offrant un potentiel d'adaptation de l'autre.

Questionnements sur les mélanges Ces entretiens ont fait ressortir plusieurs questionnements concernant les mélanges. Tout d'abord, concernant la diversité à introduire dans un mélange, vaut-il mieux choisir un nombre restreint de composantes complémentaires ou bien mélanger le tout-venant et laisser le mélange évoluer ? A-t-on besoin d'aller vers des mélanges ou bien la diversité présente dans une population issue de croisements est-elle suffisante pour obtenir un peuplement adapté ? Comment et sur quels critères sélectionner au sein d'un mélange ? Vaut-il mieux sélectionner et multiplier sur de bonnes terres ou à l'inverse sur les terrains les plus difficiles sur lesquels la pression de sélection sera plus forte et l'adaptation plus rapide ?

Lors des entretiens les questionnements ont été plutôt formulés sous la forme "vaut-il mieux ceci ou cela", cependant ce qui ressort des discussions et des interrogations sur les liens avec la recherche est que les paysan.ne.s n'attendent pas forcément de la recherche une réponse tranchée mais plutôt des éléments de compréhension leur permettant de faire leurs propres choix.

"Ce qui me tiendrait à cœur c'est qu'on avance (...) pour donner aux paysans des clefs de compréhension, et des trucs assez simples pour qu'ils fassent leurs propres choix

dans une grande diversité de possibles. Y compris aussi sur les variétés disponibles, sur la sélection possible. Peut-être qu'on va voir que finalement il y a 3 ou 4 voies de sélection pour aboutir à des résultats pas très éloignés mais avec des avantages et des inconvénients (...) en termes de temps que ça prend ou d'affinité des paysans. (...) C'est de garder l'esprit de diversité à la fois dans les variétés et puis les approches, méthodes et tout et de mettre à disposition, de vulgariser toute cette diversité."

Ces entretiens ont permis de recenser quelques pratiques concernant les mélanges et d'identifier certains questionnements. Les questions à travailler en priorité et le type d'approche à mobiliser ont été proposés aux paysan.ne.s intéressés et discutés et déterminés avec eux. L'expérimentation mise en place pour répondre à ces questions sur les pratiques de sélection pour des mélanges adaptés s'est appuyée largement sur les outils et méthodes développés précédemment dans le cadre du projet de sélection participative blé et notamment pendant la thèse de Pierre Rivière (2013). En effet, si le dispositif a été co-construit avec les paysans, les dispositifs expérimentaux à la ferme ont été adaptés à partir de ceux utilisés "en routine" dans le projet, les analyses des données ont été faites en partie grâce aux modèles statistiques développés précédemment et la gestion des données s'est faite de la même manière que pour les autres données issues de la sélection participative. La partie suivante présente les outils développés précédemment dans le projet et qui seront utilisés pour l'analyse de l'essai "mélanges".



FIGURE 2.2 – Photographie des collections chez RAB en 2017.

2.1.4 Mobiliser et sélectionner la diversité au champ par une approche participative et décentralisée

2.1.4.1 Dispositifs expérimentaux

Les dispositifs expérimentaux mis en place par les paysan.ne.s à la ferme ont été co-construits dans le but de répondre aux contraintes de chacun.e. En effet, pour les chercheur.e.s il est essentiel de mettre en place des répétitions afin de pouvoir réaliser des tests statistiques et des estimations au sein de chaque ferme et sur l'ensemble des fermes. A l'inverse, les paysan.ne.s n'ont pas toujours le matériel adéquat pour gérer des essais avec beaucoup de parcelles et ils/elles préfèrent tester plus de populations dans l'espace et le temps disponible plutôt que de répéter toutes les populations dans chaque essai et entre essais. Aussi le dispositif résultant des discussions est un dispositif léger avec quelques témoins répétés tandis que les paysan.ne.s choisissent les autres populations à semer sur leur ferme. Deux types de dispositifs sont proposés (figure 2.3) : les fermes régionales et les fermes satellites. Les fermes régionales, accueillant beaucoup de populations, mettent en place deux blocs avec quatre témoins répétés dans chaque bloc. Le dispositif ferme satellite, plus léger, est composé d'un bloc avec un témoin répété deux fois.

Savoysone	pop1	pop2	pop3
pop4	pop5	C21	pop6
pop7	C14	pop8	pop9
pop10	pop11	pop12	Renan

a.

pop13	C21	pop14	pop15
Renan	pop16	pop17	pop18
pop19	pop20	pop21	Savoysone
pop22	pop23	C14	pop24

b.

Savoysone	pop1
pop2	pop3
pop4	pop5
pop6	pop7
pop8	Savoysone

FIGURE 2.3 – Exemple de dispositif ferme régionale (a) et satellite (b). Les témoins sont indiqués sur fond gris.

Les données résultant de ce dispositif sont très déséquilibrées, avec plus de 95% de données manquantes, car les populations sont peu répétées à la fois dans chaque ferme mais aussi au sein du réseau de fermes (Rivière et al., 2013).

2.1.4.2 Organisation collective et notations effectuées

L'organisation collective du projet sélection participative du groupe blé est représentée figure 2.4 (Rivière, 2014). Une première réunion est organisée à l'automne afin de discuter des essais de la saison passée, des résultats et du semis à venir. Au cours de l'année les paysan.ne.s remplissent quatre types de fiche selon la saison (tableau 2.1). Ces notations sont utiles pour la compréhension des résultats de l'année et pour avoir une vision globale de l'évolution des notations pour les

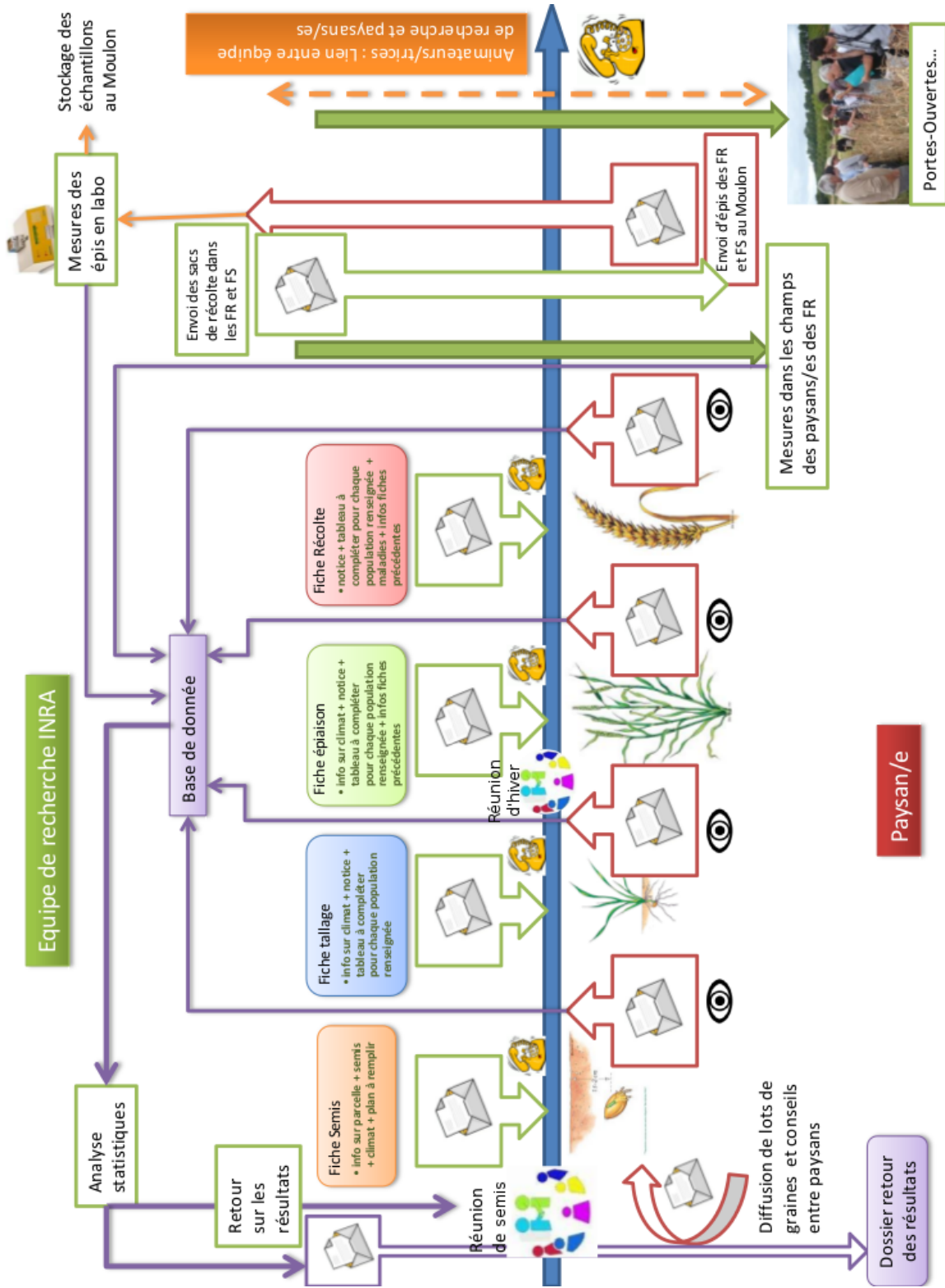


FIGURE 2.4 – Organisation et interactions au cours de l'année (adapté de Rivière 2014(Rivière, 2014))

différentes populations afin de les comparer. En hiver est organisée une seconde réunion pour discuter de divers points de la vie du collectif et des projets de recherche (interprétation des résultats des projets en cours ou terminés, nouveaux projets en préparation,...). Avant la récolte l'équipe de recherche se déplace sur certaines fermes pour effectuer différentes mesures individuelles de hauteur. Parfois organisées en même temps que les journées portes ouvertes sur les fermes, ces visites sont l'occasion de discuter plus longuement avec les paysan.ne.s de leurs essais. Lors de la récolte les paysan.ne.s mettent de côté des épis pris au hasard dans chacune des populations, ainsi que des épis sélectionnés si ils/elles le souhaitent. Ces épis sont envoyés à l'UMR GQE-Le Moulon afin de poursuivre les notations : poids, couleur, courbure des épis, présence de barbes sur les épis, poids de mille grains, taux de protéines. L'ensemble des données est ensuite analysé et un dossier retour comprenant un récapitulatif des notations faites par le/la paysan.ne ainsi que les résultats des analyses statistiques de leurs essais est envoyé à chaque paysan.ne.

Tableau 2.1 – Notations effectuées par les paysan.ne.s au cours du cycle de culture

Période	Notations globales	Notation des populations
Automne	plan de semis, conditions de semis, climat	
Sortie d'hiver	climat	note globale, densité, port au tallage
Printemps, à épiaison	climat, incidents sur la culture	note globale, tallage, vigueur, couleur, adventices, épiaison et maladies
A maturité, avant et après récolte	climat, incidents sur la culture	note globale, biomasse, courbure des épis, couleur, présence de barbe, hétérogénéité, verse, hauteur, poids récolté

2.1.4.3 Gestion des données

Les données récoltées sont gérées dans une base de données qui a été développée dans le projet par Y. de Oliveira en collaboration avec P. Rivière et l'équipe DEAP : SHiNeMaS (Seed History and Network Management System)^a. L'intérêt de cette base est de pouvoir suivre l'historique des lots de graines : diffusion entre paysans, reproduction, sélection, croisement, mélange. Les notations des paysan.ne.s ainsi que les mesures effectuées par l'équipe de recherche y sont consignées, et un package R a été développé par P. Rivière pour extraire les données de cette base : `shinemas2R`^b.

a. www.moulon.inra.fr/index.php/fr/equipestransversales/181

b. github.com/priviere/shinemas2R

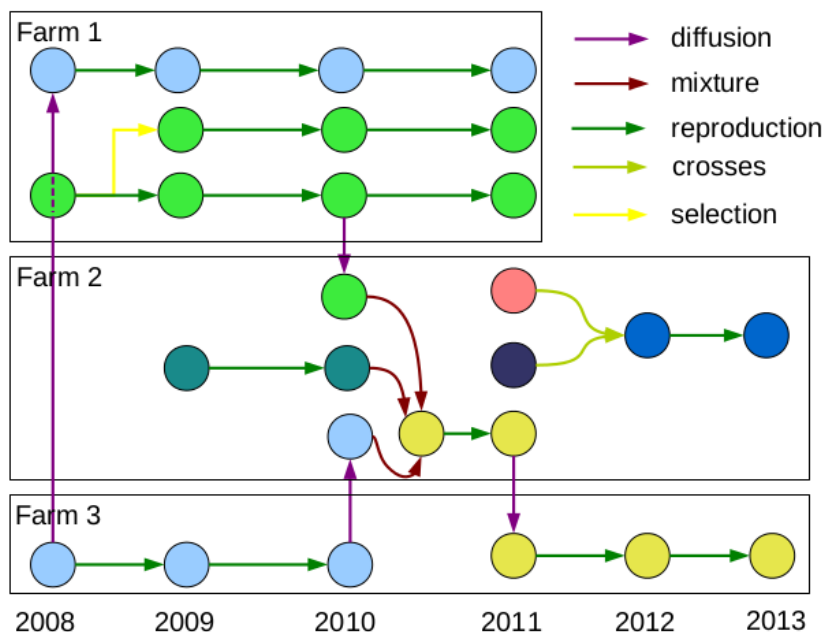


FIGURE 2.5 – Modélisation des relations entre lots de semences dans SHiNeMaS. Les lots de semences sont représentés par les ronds, les couleurs correspondent à des populations différentes. Les flèches représentent les relations entre lots de semence (diffusion, reproduction, mélange, croisement, sélection) (Rivière, 2014).

2.1.4.4 Modèles bayésiens

Les données issues des dispositifs expérimentaux étant très déséquilibrées, leur analyse par des méthodes fréquentistes rencontre des limites importantes (forte instabilité des estimations et des comparaisons), et des modèles Bayésiens ont été développés en collaboration avec O. David (INRA Jouy-en-Josas, UR MaIAGE) afin de mener deux types d'analyses :

- comparer les populations au sein de chaque ferme, pour permettre d'éclairer les choix des paysan.ne.s dans leur sélection entre populations et d'évaluer l'impact de la sélection massale sur le comportement des populations ;
- estimer les effets génétiques moyens des populations et leur sensibilité aux environnements, ainsi que les effets des fermes. Ceci permet de donner des indications aux paysan.ne.s qui souhaiteraient trouver de nouvelles populations à tester.

Les principes de l'inférence bayésienne sont présentés dans l'annexe B. Pour l'essai "mélange", seul le modèle estimant les effets génétiques des populations au sein des fermes a été utilisé. En effet, étant donné que chaque paysan.ne a créé son propre mélange et que le but de l'analyse est de comparer des pratiques de sélection et non les différents mélanges créés entre eux, l'analyse se fait au sein de chaque ferme et non à l'échelle du réseau de fermes.

Le modèle permet d'estimer l'effet de la population, l'effet bloc et la variance environnementale au sein de chaque environnement, ce dernier étant défini comme étant une ferme une année donnée.

Les variances environnementales au sein de chaque environnement sont estimées en prenant en compte l'ensemble des données sur les différents environnements, en faisant l'hypothèse que ces variances sont issues d'une même loi de distribution gamma inverse. L'intérêt de ce type d'approche est que malgré le faible nombre de répétitions disponibles pour estimer la variance environnementale dans chaque environnement, ces dernières peuvent être estimées grâce à l'information disponible sur l'ensemble des environnements.

Le modèle s'écrit ainsi :

$$Y_{ijk} = \alpha_{ij} + \beta_{jk} + \varepsilon_{ijk}; \quad \varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma_j^2) \quad (2.1)$$

Avec Y_{ijk} la valeur phénotypique moyenne pour le caractère étudié, mesurée sur la population i dans l'environnement j et le bloc k ; α_{ij} est l'effet de la population i dans l'environnement j ; β_{jk} est l'effet du bloc k dans l'environnement j , avec $\sum_{k=1}^K \beta_{jk} = 0$; ε_{ijk} est l'erreur résiduelle, suivant une loi normale centrée sur 0 de variance σ_j^2 spécifique à l'environnement j . Les priors des paramètres α_{ij} et β_{jk} sont des distributions vagues.

La variance environnementale pour chaque environnement vient d'une distribution commune :

$$\sigma_j^2 \sim 1/\text{Gamma}(\nu, \rho)$$

où $1/\text{Gamma}$ est la distribution Gamma inverse et ν and ρ sont des hyperparamètres inconnus.

2.2 Expérimentation : impact de pratiques de sélection sur le comportement de mélanges diversifiés à la ferme

2.2.1 Présentation de l'essai

L'enquête ayant révélé un besoin d'information concernant l'impact des pratiques de sélection sur le comportement des mélanges, c'est à cette question que nous avons voulu répondre avec cet essai. De précédents résultats nous orientent vers plusieurs hypothèses :

- Il a été montré que la sélection massale pouvait avoir un impact positif et significatif sur plusieurs caractères d'intérêt (poids de mille grains, poids et longueur de l'épi notamment (Rivière et al., 2015)), aussi on s'attend à obtenir un mélange plus performant en mélangeant des semences issues de sélections faites dans les composantes qu'en mélangeant des populations sans sélection massale préalable ;
- Par ailleurs, on sait que l'on ne peut prédire le comportement d'une plante en mélange

Expérimentation : impact de pratiques de sélection sur le comportement de mélanges diversifiés à la ferme

à partir de son comportement en culture pure, aussi il pourrait être plus intéressant de sélectionner directement dans le mélange les plantes qui se comportent bien en interaction. En effet on risquerait, en sélectionnant dans les composantes avant de mélanger, d'éliminer des plantes qui pourraient se révéler plus performantes que les autres au sein du mélange.

- Enfin, étant donné les précédents résultats montrant des impacts positifs de la sélection massale dans les populations, on s'attend à observer une valeur ajoutée aux pratiques de sélection massale sur les mélanges par rapport au mélange évoluant sans cette sélection.

A partir des discussions avec les paysan.ne.s et animateur.trice.s, trois pratiques de sélection ont été identifiées, testées et comparées au mélange évoluant sans sélection massale (correspondant à la modalité 4 dans la figure 2.6) :

- Deux années de sélection massale dans les composantes avant de mélanger (Modalité 1) ;
- Une année de sélection massale dans les composantes, former le mélange à partir de ces sélections puis une année de sélection massale dans ce mélange nouvellement créé (Modalité 2) ;
- Deux années de sélection massale à partir du mélange initial (Modalité 3).

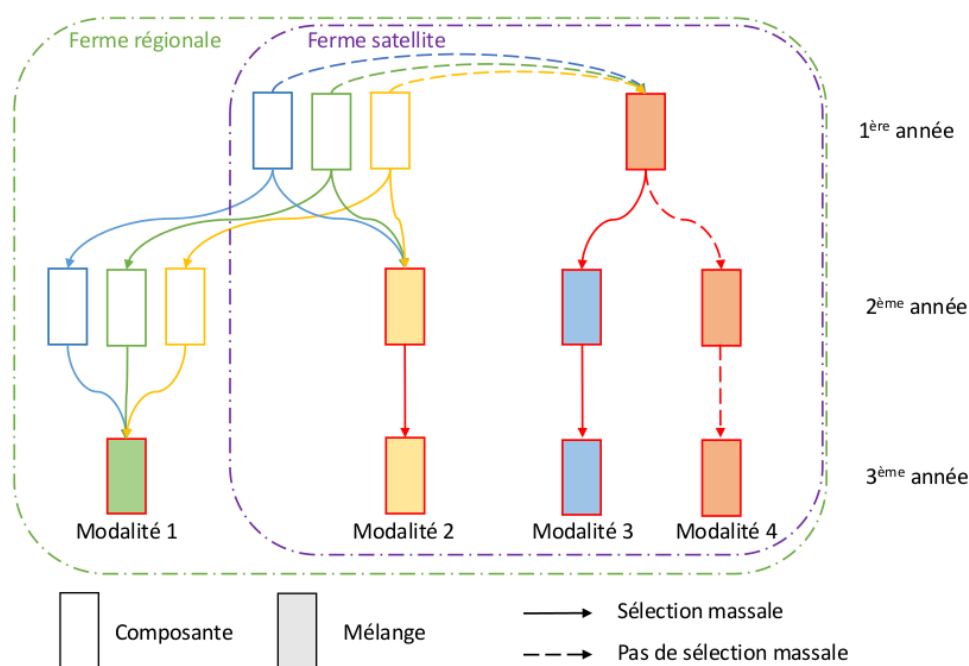


FIGURE 2.6 – Schéma du dispositif sur 3 ans : les rectangles représentent les parcelles (plein : mélange ; vide : composante) et les flèches, une sélection massale (trait plein) ou une multiplication sans sélection massale (trait pointillé). Les fermes satellites mettent en place les modalités 2, 3 et 4 tandis que les fermes régionales mettent en place l'ensemble des modalités.

2.2.2 Matériel et Méthodes

2.2.2.1 Dispositif expérimental

Le dispositif mis en place est adapté de celui utilisé en routine dans le projet : la première année les paysan.ne.s sèment le témoin ainsi que le(s) mélange(s) répété(s) deux fois tandis que les composantes ne sont pas répétées. Les années suivantes le dispositif peut être différent selon le dispositif choisi par le.la paysan.ne (voir figure 2.6) :

- *Dispositif ferme régionale* : dans ce dispositif le.la paysan.ne met en place l'ensemble des quatre modalités. Ainsi, la deuxième année sont semés sans répétition le mélange issu de la sélection dans le mélange (modalité 3), le mélange issu des sélections dans les composantes (modalité 2) et les composantes sélectionnées (modalité 1), tandis que le mélange non sélectionné (modalité 4) et le témoin sont répétés deux fois. La dernière année sont semées les trois versions sélectionnées du mélange ainsi que deux répétitions du mélange non sélectionné et du témoin.
- *Dispositif ferme satellite* : dans ce dispositif, plus léger que le précédent, la première modalité de sélection n'est pas testée, permettant de réduire le nombre de parcelles semées d'autant que du nombre de composantes présentes dans le mélange. Ainsi la deuxième année, sont semés sans répétition le mélange issu de la sélection dans le mélange (modalité 3) et le mélange issu des sélections dans les composantes (modalité 2), tandis le mélange non sélectionné (modalité 4) ainsi que le témoin sont répétés deux fois. La dernière année sont semées les deux versions sélectionnées du mélange, ainsi que deux répétitions du mélange non sélectionné et du témoin.

A la récolte, nous avons mesuré les épis sélectionnés par les paysan.ne.s ainsi que des épis pris au hasard dans la population. Afin de ne pas induire de biais sur le choix des épis pris au hasard, les paysan.ne.s prennent au hasard une plante en partant du bas du pied, puis c'est le brin maître de cette plante qui est prélevé.

2.2.2.2 Fermes participant au projet et mélanges créés

La première année 15 paysan.ne.s, de France et de Belgique, ont débuté le projet (voir tableau 2.2 et figure 2.7a). La seconde année cinq n'ont pas ressemé l'essai, principalement par manque de temps à l'automne, tandis qu'une nouvelle paysanne s'est jointe au projet. En moyenne 1.75 mélanges ont été testés par ferme.

Chaque paysan.ne était libre du choix des composantes assemblées en mélange, ainsi que de leur nombre. Le but était que chacun crée un mélange adapté à ses propres besoins et objectifs, susceptible d'être ensuite cultivé à plus grande échelle après ce travail de sélection. Dans la création

Tableau 2.2 – Nombre de fermes participant au projet.

	2015-2016	2016-2017	2017-2018
Nombre de fermes	15	11	11
Nombre de nouvelles fermes	15	1	0

de ces mélanges les objectifs des paysan.ne.s étaient divers. Par exemple un des mélanges, créé pour résister à la verse et nommé *mélange antiverse*, a été assemblé à partir de populations ayant résisté à la verse les deux années lors desquelles le paysan avait observé une verse importante dans sa collection. D'autres ont choisi les populations qu'ils préféraient dans leur collection les années précédentes, ou alors des populations avec des qualités particulières pour allier par exemple rendement et qualité. Sur les deux premières années du projet, 28 mélanges ont été créés (voir figure 2.7b), avec une grande variabilité en nombre de composantes (de deux à 15 composantes, en moyenne quatre composantes).

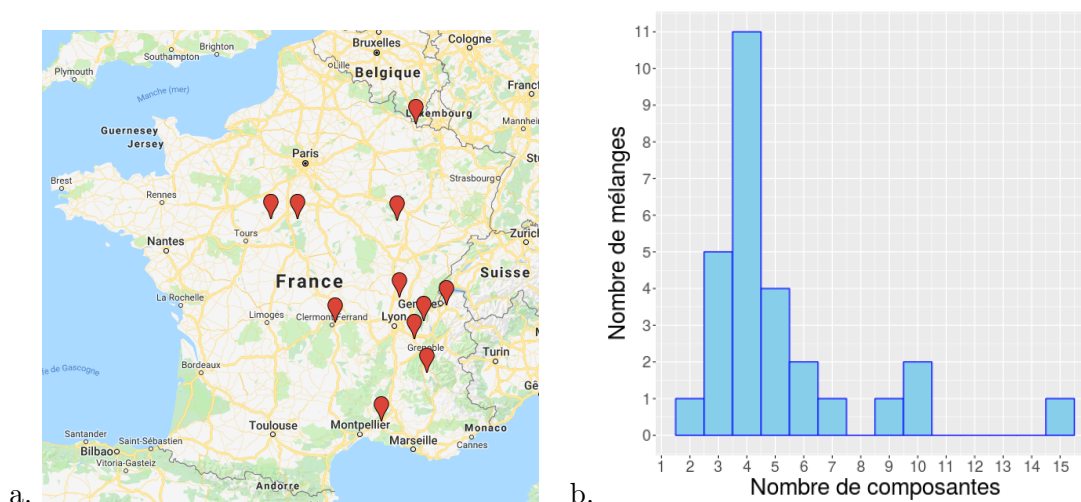


FIGURE 2.7 – Localisation des fermes ayant participé au projet les trois années (a) et répartition du nombre de composantes des mélanges créés dans le cadre de ce projet (b).

2.2.2.3 Organisation au cours de l'année

Une fois les composantes choisies, les plans de semis ont été réfléchis en concertation entre paysan.ne.s, animateur.trice.s et équipe de recherche. L'organisation et les échanges au cours de l'année ont ensuite suivi le schéma présenté partie 2.1.4 avec des notations effectuées par les paysan.ne.s au champ pendant l'année de culture, des mesures effectuées par l'équipe de recherche au champ avant récolte et en salle technique sur les épis récoltés.

Tableau 2.3 – Variables mesurées par l’équipe de recherche sur les épis ou sur les plantes et méthode associée (adapté de Rivière *et al.* (2015)).

variable	méthode
couleur ^{i,1}	couleur de l’épi de 0 (blanc) à 2 (rouge ou très foncé). Les valeurs possibles sont 0, 0.5, 1, 1.5 et 2.
barbes ^{i,1}	présence de barbes sur les épis : 0 (pas de barbes) ou 1 (barbu).
courbe ^{i,1}	courbe de l’épi à maturité de 0 (épi droit) à 2 (épi faisant une rotation à 180°). Les valeurs possibles sont 0, 0.5, 1, 1.5 et 2.
hauteur ^{g,i,1}	hauteur de la plante du sol au sommet de l’épi (sans les barbes) en mm.
LLSD ^{i,1}	distance de la feuille drapeau à la base de l’épi en mm.
longueur de l’épi ^{i,1}	longueur de l’épi en mm.
poids de l’épi ^{i,2}	poids de l’épi en g.
taux de protéine ^{g,2}	% de protéine dans le grain mesuré avec la technologie NIRS (spectrométrie infrarouge) à l’INRA de Montpellier sur grain entier.
pmg ^{g,2}	poids de mille grains en g.

^g : mesure globale.

ⁱ : mesure individuelle sur 25 à 35 plantes.

¹ : mesure à la ferme.

² : mesure en salle technique sur un échantillon d’épis envoyé par les paysans.

2.2.2.4 Caractères mesurés

Deux types de mesure sont faites : des mesures individuelles sur 25 à 35 plantes et épis selon la taille des micro-parcelles, et des mesures globales sur les grains issus de ces échantillons après battage. Le tableau 2.3 présente les variables ayant été mesurées et les méthodes employées. Certaines mesures sont faites juste avant la récolte au champ (mesures de hauteur de plante, de longueur d’épis et de distance entre dernière feuille et base de l’épi (LLSD)), tandis que les autres sont faites après la récolte sur des échantillons d’épis envoyés à l’équipe de recherche. Les échantillons issus de toutes les micro-parcelles semées ont été mesurés en salle technique, en revanche les mesures effectuées au champ n’ont été faites que sur un sous-échantillon de fermes, l’équipe de recherche n’ayant pas la capacité de se déplacer sur l’ensemble des fermes pour effectuer ces mesures à maturité avant la récolte. Lorsque ces mesures au champ ont pu être faites, les épis ont été étiquetés et numérotés, et dans la mesure du possible ce sont ces épis qui ont été ensuite mesurés en salle technique. Quant aux rendements, ils ont été estimés à partir des poids mesurés par les paysans des grains après la récolte.

2.2.2.5 Analyse des données

Les données issues des notations et des mesures ont été stockées dans la base de données SHiNeMaS. Les analyses suivantes ont été faites sur le logiciel R (R Core Team, 2017), grâce à l’utilisation de deux packages au développement desquels j’ai pu contribuer : `shinemas2R`^c,

c. github.com/priviere/shinemas2R

qui permet de récupérer les données depuis la base de donnée ShiNeMaS, et PPBstats^d, qui permet d'analyser les données avec les modèles Bayésiens. J'ai aussi contribué au développement du package PPBformations^e en programmant des fonctions spécifiques à l'analyse des résultats du projet "mélange" et la génération de dossiers retours spécifiques à ce projet.

Estimation et comparaison des valeurs moyennes des populations Pour les analyses présentées par la suite sur les caractères quantitatifs, l'ensemble des données du projet de sélection participative ont été utilisées afin d'estimer les effets génétiques moyens des populations étudiées, par l'utilisation du modèle Bayésien présenté partie 2.1.4.4. Une fois ces effets génétiques estimés il est possible de comparer les populations entre elles au sein de chaque ferme en comparant les distributions de ces effets tel que présenté par Rivière (2013). La probabilité que les deux distributions soient égales est donnée par la proportion d'éléments identiques entre les deux chaînes de Markov.

Pour les caractères semi-quantitatifs (couleur et courbure de l'épi, présence de barbe) des tests de Student de comparaison de moyenne dans le cas de données normalement distribuées, ou non-paramétriques de Wilcoxon dans le cas contraire, ont été utilisés.

Estimation de la variance intra-population Afin d'estimer la variance intra-population un modèle bayésien a été développé, analysant chaque population dans chacune des fermes. Le modèle s'écrit ainsi :

$$Y_{ijkl} = \mu_{ijk} + \varepsilon_{ijkl}; \quad \varepsilon_{ijkl} \sim N(0, \sigma_{ijk}^2) \quad (2.2)$$

Avec Y_{ijkl} la valeur phénotypique pour le caractère étudié, mesurée sur l'individu l de la population i dans l'environnement j et la répétition k ; μ_{ijk} est l'effet de la population i dans l'environnement j et la répétition k ; ε_{ijkl} est l'erreur résiduelle, suivant une loi normale centrée sur 0 de variance σ_{ij}^2 spécifique à la population i et l'environnement j , correspondant à la variabilité intra-population.

Le prior du paramètre μ_{ijk} est une distribution normale vague, tandis que celui de la variance intra-population est une loi gamma inverse vague :

$$\sigma_{ij}^2 = \frac{1}{\tau_{ij}}$$

avec

$$\tau_{ij} \sim G(10^{-6}, 10^{-6})$$

Explication de la valeur du mélange à partir de la moyenne des composantes Pour chaque caractère mesuré un modèle de régression linéaire est utilisé afin de caractériser la relation

d. github.com/priviere/PPBstats

e. github.com/gaelleVF/PPBformations

entre le comportement du mélange et le comportement moyen des composantes.

Différence moyenne entre mélange et moyenne des composantes Pour chaque mélange et pour chaque caractère est calculée la différence normalisée entre la valeur du mélange et la valeur moyenne pondérée de ses composantes, comme suit :

$$\Delta_n = \frac{\hat{Y}_n - \sum_{j=1}^J p_j \hat{Y}_j}{\sum_{j=1}^J p_j \hat{Y}_j} \quad (2.3)$$

avec \hat{Y} l'estimation de l'effet génétique moyen de la population dans la ferme pour un caractère donné, n le mélange testé, $j=1...J$ les composantes du mélange testé et p_j la proportion de la composante j dans le mélange.

La différence moyenne pour chaque caractère, permettant de déterminer s'il y a globalement un gain ou non à semer un mélange par rapport à la moyenne des composantes, est calculé ainsi :

$$\bar{\Delta} = \frac{1}{N} \sum_{n=1}^N \Delta_n \quad (2.4)$$

avec $n=1...N$ les différents mélanges testés.

Un test de Student ou non paramétrique de Wilcoxon dans le cas de données non normalement distribuées est ensuite réalisé pour tester l'écart de la différence moyenne à zéro.

Différentiel de sélection, réponse à la sélection et réponse à la pratique de sélection

Les paysan.ne.s ayant envoyé des échantillons d'épis sélectionnés et d'épis pris au hasard dans la parcelle, il est possible de calculer, pour chaque événement de sélection, un *différentiel de sélection*, défini comme la différence normalisée entre la valeur moyenne estimée du bouquet de sélection et la valeur moyenne estimée des épis pris au hasard.

$$DS_i = \frac{\hat{Y}_{i'} - \hat{Y}_i}{\hat{Y}_i} \quad (2.5)$$

avec \hat{Y} la valeur moyenne estimée de la population, i l'échantillon récolté au hasard et i' l'échantillon sélectionné par le la paysan.ne. On peut aussi calculer un différentiel de sélection moyen sur un ensemble d'événements de sélection :

$$DS = \frac{1}{I} \sum_{i=1}^I DS_i \quad (2.6)$$

avec $i=1...I$ les populations ayant été sélectionnées. On teste la différence entre le différentiel de sélection moyen et un différentiel de sélection nul par un test de Student ou un test non

paramétrique de Wilcoxon dans le cas de données non normalement distribuées. Dans le cas des données semi-quantitatives (couleur, présence de barbes et courbure de l'épi), le différentiel est normalisé par la valeur moyenne de l'échelle de notation étant donné que les valeurs des épis pris au hasard peuvent être nulles.

L'année suivant l'événement de sélection il est possible d'analyser l'impact de cette sélection sur le comportement de la population en semant une micro-parcelle des grains sélectionnés et une micro-parcelle des grains récoltés sans sélection massale. Le calcul de la réponse à la sélection se fait de la même manière que le différentiel de sélection, en soustrayant la valeur estimée de la population issue de la sélection et la valeur moyenne estimée de la population non sélectionnée. De la même façon que pour le différentiel de sélection on peut calculer une réponse moyenne à la sélection en prenant en compte l'ensemble des comparaisons.

Afin d'analyser l'impact des pratiques de sélection sur le comportement des mélanges on compare chaque mélange issu d'une pratique de sélection au mélange qui évolue sans sélection massale (modalité 4 sur la figure 2.6). Dans la suite on appelle cela la *réponse à la pratique de sélection*.

2.2.3 Résultats

Cet essai permet de répondre à différentes questions. Nous nous sommes d'abord demandés quelles étaient les plus-values à cultiver des mélanges plutôt que des variétés pures ; quels caractères étaient principalement sélectionnés par les paysan.ne.s lors de la création ou de la gestion des mélanges ; si la sélection pratiquée était la même dans un mélange et dans ses composantes. Puis, lors de la culture de mélanges, nous avons étudié l'intérêt de pratiquer une sélection par rapport à laisser le mélange évoluer sans intervention et les impacts des différentes pratiques de sélection sur le comportement des mélanges et leur variabilité.

2.2.3.1 Quels sont les bénéfices de la culture en mélange ?

Connaissant le comportement des mélanges et le comportement moyen de leurs composantes, j'ai examiné la relation entre ces deux variables. La figure 2.8 présente, pour chaque caractère, la relation entre la valeur du mélange et la valeur moyenne des composantes, ainsi que la droite de régression (bleue) et la bissectrice (pointillé rouge). On remarque pour tous les caractères une corrélation assez importante, avec un coefficient de détermination variant de 0.63 pour le LLSD à 0.91 pour le rendement, avec tout de même une variabilité importante autour de la droite de régression. La droite de régression apparaît presque toujours au même niveau ou au-dessus de la bissectrice indiquant la supériorité des mélanges sauf pour le poids de mille grains. De plus la droite de régression présente une pente parfois inférieure à 1 (0.95 pour le poids de l'épi, 0.94 pour la hauteur, 0.6 pour LLSD, 0.91 pour le nombre moyen de grains par épi et 0.84 pour le rendement)

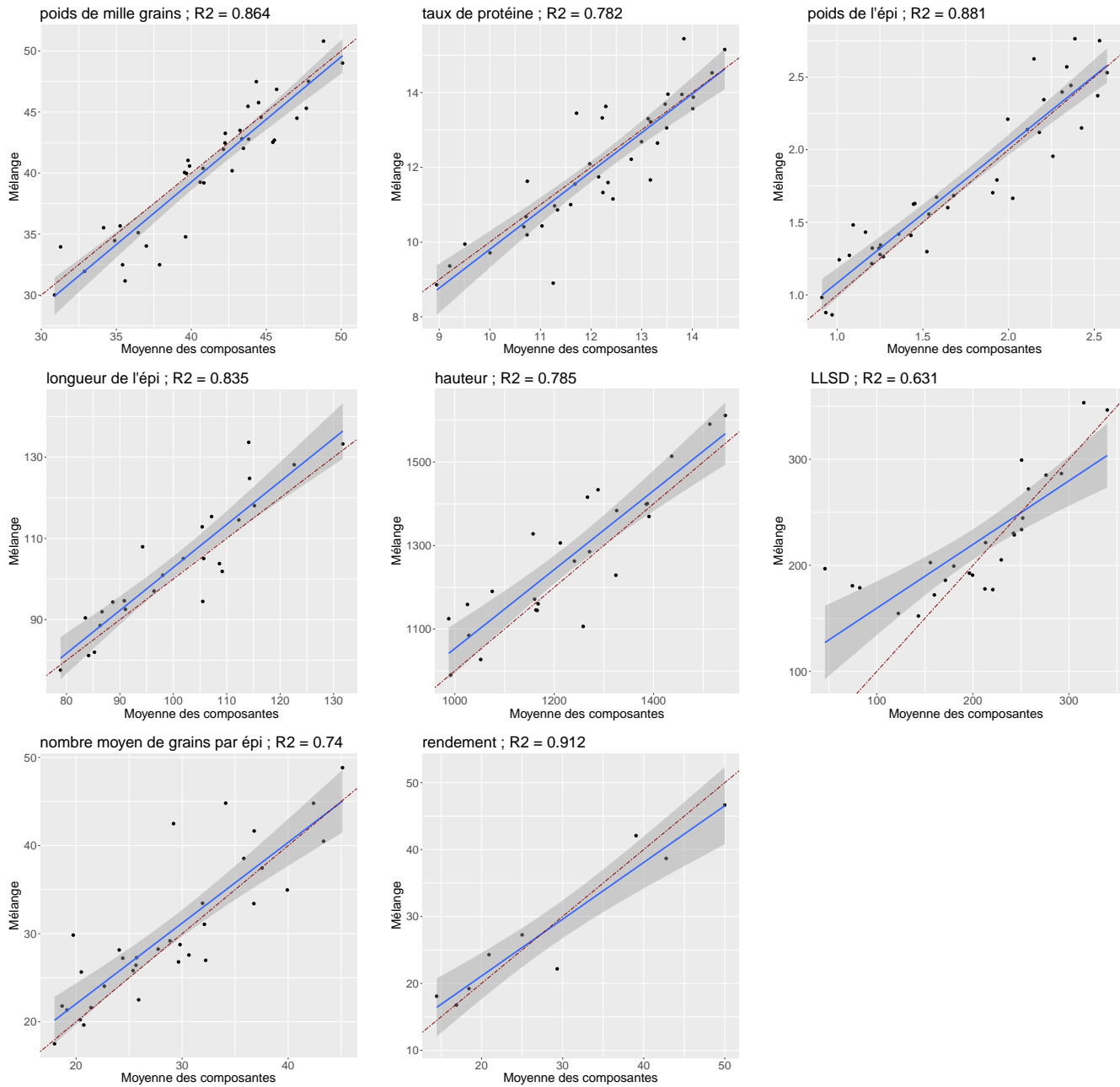


FIGURE 2.8 – Comportement des mélanges en fonction du comportement moyen de leurs composantes. Le trait bleu représente la droite de régression tandis que la ligne rouge correspond à la droite 1 :1.

ce qui traduit le fait que les mélanges avec des composantes de valeur moyenne ou faible présentent les plus forts avantages. Pour le LLSD on note en particulier trois cas pour lesquels la valeur du mélange est bien supérieure à la valeur moyenne de ses composantes, ce qui décale la droite de régression par rapport à la bissectrice. Il s'agit de trois mélanges d'un paysan chez qui il y a eu beaucoup de verse cette année-la, toutes les composantes étaient fortement versées tandis que les mélanges étaient restés plus droits. Il y a eu un décalage de développement des composantes par rapport aux plantes en mélange, qui a fait que les épis sont sortis de la gaine plus rapidement en mélange. Les mesures ayant été faites précocement par rapport à la récolte, la grande différence de LLSD entre mélange et composantes s'explique par ce phénomène.

Dans le tableau 2.4 sont reportés, pour chaque caractère étudié, le nombre de mélanges testés et les résultats de la comparaison des mélanges avec (i) la moyenne de leurs composantes, (ii) leur composante ayant la valeur la plus basse pour le caractère testé et (iii) leur composante ayant la valeur la plus haute pour ce même caractère. Les calculs n'ont été faits que sur les mélanges pour lesquels toutes les composantes ont été mesurées. Sont intégrés les résultats de la première année car chaque paysan.ne a semé le mélange nouvellement créé et toutes ses composantes, ainsi que les résultats de la deuxième année pour les paysan.ne.s qui ont semé les composantes sélectionnées (modalité 1) en plus du mélange issu des sélections faites dans les composantes (modalité 2). Le nombre de mélange testé varie selon le caractère étudié pour différentes raisons. Pour les mesures de hauteur, de longueur d'épi et de LLSD nous n'avons des résultats que pour les populations ayant été mesurées aux champs. Concernant les échantillons manquants pour le taux de protéine, ils ont été reçu trop tardivement et n'ont pas pu être analysés. Enfin, les valeurs de poids total battu pour certaines composantes manquaient donc le calcul du nombre moyen de grains par épi n'a pas pu être fait systématiquement. Quant aux mesures de rendement, peu de données ont été collectées car la première année d'essai a été difficile climatiquement et les paysan.ne.s n'ont pas toujours récolté la totalité des micro-parcelles, notamment ce qui a fortement versé.

On constate que pour la plupart des caractères, excepté le poids de mille grains et taux de protéine, la majorité des mélanges présentent une valeur supérieure à la valeur moyenne de leurs composantes (entre 60% des mélanges pour LLSD et 75% pour la longueur de l'épi et la hauteur). Pour la plupart des caractères mesurés on a un intérêt à avoir plutôt une valeur élevée, excepté pour la hauteur totale de la plante pour laquelle il y aurait un risque plus élevé de verse. Le fait que les mélanges soient globalement supérieurs à la moyenne de leurs composantes pour la plupart des caractères est donc intéressant, notamment pour le poids de l'épi et le nombre moyen de grains par épi qui sont des composantes du rendement. De la même façon il y a très peu de cas pour lesquels le mélange est inférieur à la composante la plus basse (0 à 13% des mélanges selon les caractères étudiés). Aussi, le paysan prend moins de risque à semer un mélange plutôt qu'une unique composante ne connaissant pas à l'avance les conditions de culture de l'année.

Le tableau 2.5 présente, pour chacun des caractères, les valeurs moyennes sur l'ensemble des fermes des composantes et des mélanges, les différences moyennes entre mélanges et moyenne de leurs composantes ($\bar{\Delta}$) pour chaque caractère, ainsi que la corrélation entre les différences Δ et (i) le nombre de composantes dans le mélange; (ii) la variabilité présente au sein des composantes pour le même caractère. On remarque des différences moyennes positives et significatives pour tous les caractères exceptés le poids de mille grains et taux de protéine, pour lesquels la valeur est négative mais significative uniquement pour le poids de mille grains. En compétition en mélange les plantes produisent donc une masse plus importante de grains mais plus petits. On notera que les plantes sont plus hautes en mélange et que l'allongement ne se fait pas de façon uniforme mais que le pédoncule semble y contribuer plus particulièrement (mesure LLSD). On ne détecte qu'une corrélation significative et positive : la différence sur la hauteur associée à une plus grande variabilité des composantes pour ce caractère. On peut émettre l'hypothèse que dans les mélanges très hétérogènes, les plantes plus grandes et plus compétitives ont pris le dessus sur les plantes plus courtes, augmentant ainsi la hauteur moyenne du couvert par rapport à la hauteur moyenne des composantes en pur. On constate pour le rendement une différence moyenne positive malgré une valeur moyenne des mélanges inférieure à celle des composantes, ce qui s'explique par le fait que la différence Δ est calculée sur chacun des mélanges puis ces valeurs sont moyennées pour donner la différence moyenne, tandis que les valeurs moyennes pour les composantes et les mélanges sont calculées sur l'ensemble des fermes (ayant des potentiels productifs différents) et que les mélanges n'ont pas tous le même nombre de composantes.

Les corrélations entre différence Δ et variabilité des composantes pour le caractère de hauteur ne sont pas significatives sauf légèrement pour le rendement, avec une corrélation de -0.67 ($n = 9$, $p = 0.05$). Les mélanges qui présentent trop de compétition à cause d'une grande variabilité de la hauteur ne sont donc pas les plus productifs. Concernant le poids de mille grains et le nombre moyen de grains par épi les corrélations entre différence Δ et variabilité des composantes pour le caractère de hauteur sont très faibles et non significatives. On n'observe pas non plus de corrélations significatives entre différence de rendement et variabilité dans les composantes pour les caractères composantes du rendement : 0.33 ($n = 9$, $p = 0.39$) et -0.42 ($n = 9$, $p = 0.25$) pour le poids de mille grains et nombre moyen de grains par épi respectivement.

	poids de mille grains	poids de l'épi	longueur de l'épi	hauteur	LLSD	taux de protéine	nombre estimé de grains par épi	rendement
Nombre de mélanges	33	33	20	20	20	31	27	9
mélanges > moyenne	13 - 39.4%	22 - 66.7%	15 - 75%	15 - 75%	12 - 60%	13 - 41.9%	18 - 66.7%	5 - 55.6%
des composantes	(0)	(1)	(3)	(4)	(5)	(5)	(3)	(0)
mélanges < composante la plus basse	2 - 6.1%	0 - 0%	1 - 5%	1 - 5%	0 - 0%	4 - 12.9%	1 - 3.7%	0 - 0%
mélanges > composante la plus haute	1 - 3%	5 - 15.2%	2 - 10%	1 - 5%	3 - 15%	5 - 16.1%	3 - 11.1%	1 - 11.1%

Tableau 2.4 – Comparaison des mélanges avec leurs composantes respectives par caractère sur le réseau. Pour les comparaisons sont indiqués en premier lieu le nombre de mélanges concernés ainsi que la proportion que cela représente par rapport au nombre de mélanges testés. Pour la comparaison du mélange à la moyenne des composantes est indiqué entre parenthèse le nombre de cas pour lesquels la valeur du mélange est significativement supérieure à la valeur moyenne des composantes (risque de se tromper inférieur à 5%).

	pois de mille grains	pois de l'épi	longueur de l'épi	hauteur	LLSD	taux de protéine	nombre estimé de grains par épi	rendement
Moyenne des composantes	40.08	1.61	100.64	1227.76	197.43	12.22	27.26	28.54
Moyenne des mélanges	39.32	1.69	104.46	1279.41	218.17	12.12	29.11	28.35
Différence moyenne $\bar{\Delta}$	-1.96% * (+/-5.5%)	+5.34% ** (+/-11%)	+3.75% * (+/-5.9%)	+4.42% ** (+/-6%)	+31.83% . (+/-80.6%)	-0.87% (+/-7.3%)	+7.37% * (+/-15.7%)	+2.28% (+/-14.7%)
Corrélation gain ~	+0.08	-0.13	+0.14	-0.07	-0.1	+0.2	-0.21	+0.22
Nombre de composantes								
Corrélation gain ~	-0.02	-0.2	+0.06	+0.48 *	-0.18	+0.02	-0.11	-0.07
variabilité dans les composantes								

Tableau 2.5 – Moyenne sur l'ensemble des fermes des valeurs des composantes et des mélanges, comparaison des mélanges avec leurs composantes respectives par caractère sur le réseau, ainsi que les corrélations, par caractère, entre différence Δ et (i) le nombre de composantes du mélange et (ii) la variabilité présente dans les composantes. Pour les différences moyennes sont indiquées les moyennes des distributions et leurs écart-types.

2.2.3.2 Quels caractères sont sélectionnés par les paysan.ne.s ?

La figure 2.9 présente les distributions des différentiels de sélection sur les deux années (saisons 2015-2016 et 2016-2017), séparément pour les sélections faites dans les composantes (modalités 1 et 2 la première année du protocole et modalité 1 la seconde année) et dans les mélanges (modalité 3 la première année et modalités 2 et 3 la seconde année). On observe un différentiel de sélection moyen important pour le poids de l'épi et le nombre moyen de grains par épi, de respectivement 24.1% et 22.1% sur l'ensemble des modalités. Le poids de mille grains présente un différentiel de sélection moyen significatif et positif sur l'ensemble des modalités de 2.5%.

En revanche pour le taux de protéine le différentiel de sélection moyen n'est pas significativement différent de zéro (0.6% en moyenne). Ce résultat indique toutefois qu'alors que les épis sélectionnés sont plus lourds avec plus de grains, la teneur en protéines est maintenue malgré l'effet de dilution que l'on pourrait attendre.

Globalement on observe des sélections qui vont dans le même sens dans les composantes et dans les mélanges pour les caractères quantitatifs : respectivement 2.2 et 3.4% pour le poids de mille grains, 25.0 et 21.5% pour le poids de l'épi, 22.7 et 18.2% pour le nombre moyen de grains par épi. On pourrait s'attendre à ce que les paysan.ne.s sélectionnent de façon différente dans les composantes et dans les mélanges. Le but final du protocole étant de créer un mélange, les discussions avec les paysan.ne.s ont montré qu'il.elle.s n'avaient pas sélectionné différemment car les objectifs de ces sélections étaient les mêmes. On observe des différentiels de sélection très importants pour le poids de l'épi et le nombre moyen de grains par épi, ce qui peut s'expliquer par le fait que ce sont des caractères assez visibles au champ et qui contribuent à la productivité de la plante. De ce fait ce sont des caractères largement sélectionnés par les paysan.ne.s. Il peut s'agir aussi bien d'un choix des plus gros épis que d'éliminer les petits, comme le montre la figure 2.10 : certaines distributions sont décalées vers des épis plus lourds, tandis que d'autres sont tronquées du côté des petits épis.

Pour les caractères semi-quantitatifs on observe des différentiels de sélection moyens positifs significatifs pour les composantes, vers des épis plus foncés, plus barbus et plus courbés, différences que l'on ne retrouve pas significatives dans les mélanges. Contrairement aux caractères quantitatifs, et bien que l'on ait des différentiels de sélection moyens significativement supérieurs à zéro pour la couleur, la présence de barbe et la courbure de l'épi, on constate que les différentiels de sélection individuels significatifs sont soit négatifs, soit positifs. Pour ces caractères on a donc une sélection massale divergente, certain.e.s paysan.ne.s préférant les plantes à épis plus foncés, d'autres plus clairs, plus ou moins barbus et plus ou moins courbés. Les paysan.ne.s peuvent aussi vouloir sélectionner différemment selon les populations afin de conserver leur typicité, par exemple vouloir éliminer des épis trop foncés dans une variété de pays typiquement claire. On constate

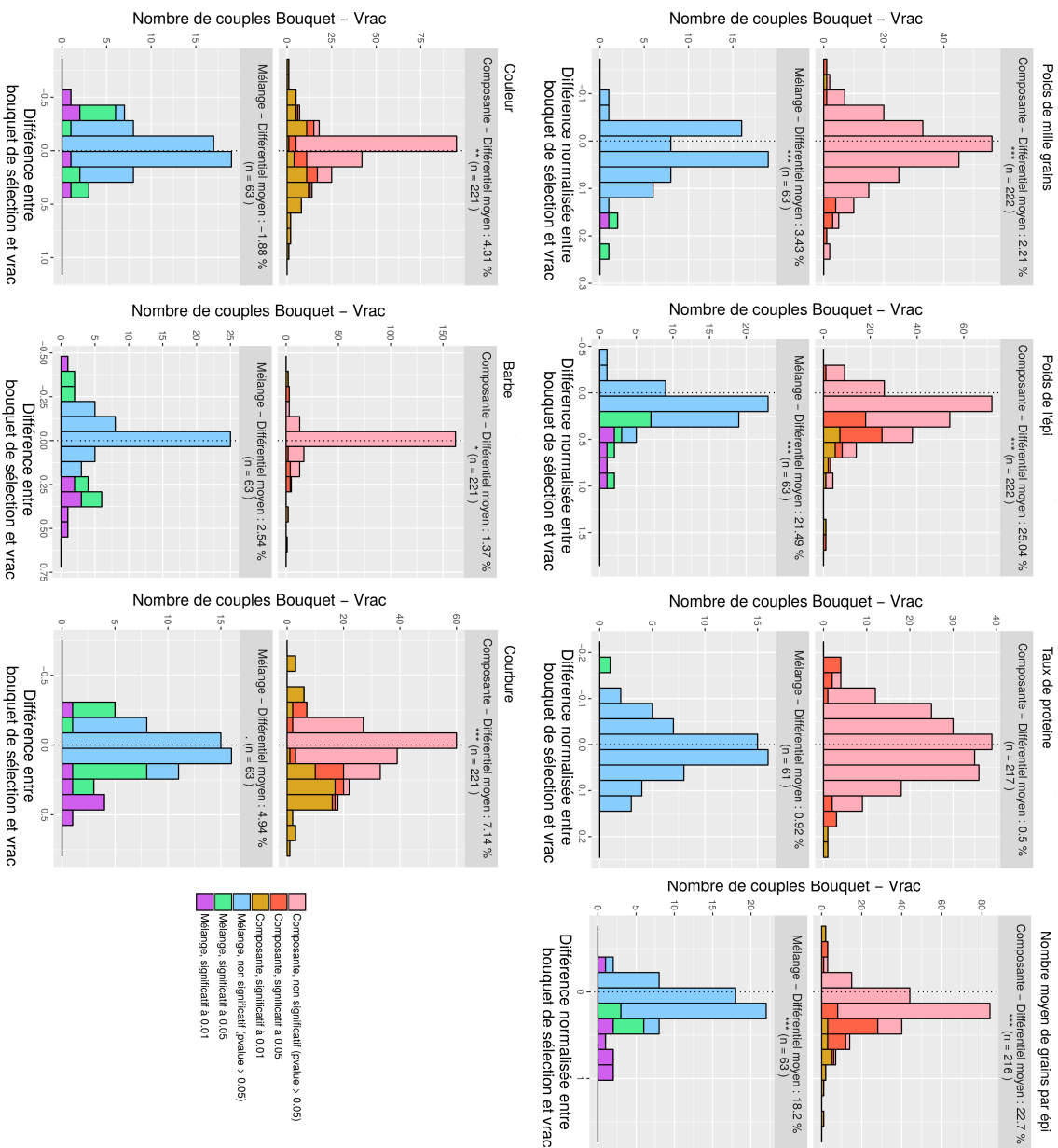


FIGURE 2.9 – Distribution des différentiels de sélection séparés par type (composante et mélange) des sélections faites en 2016 et 2017.

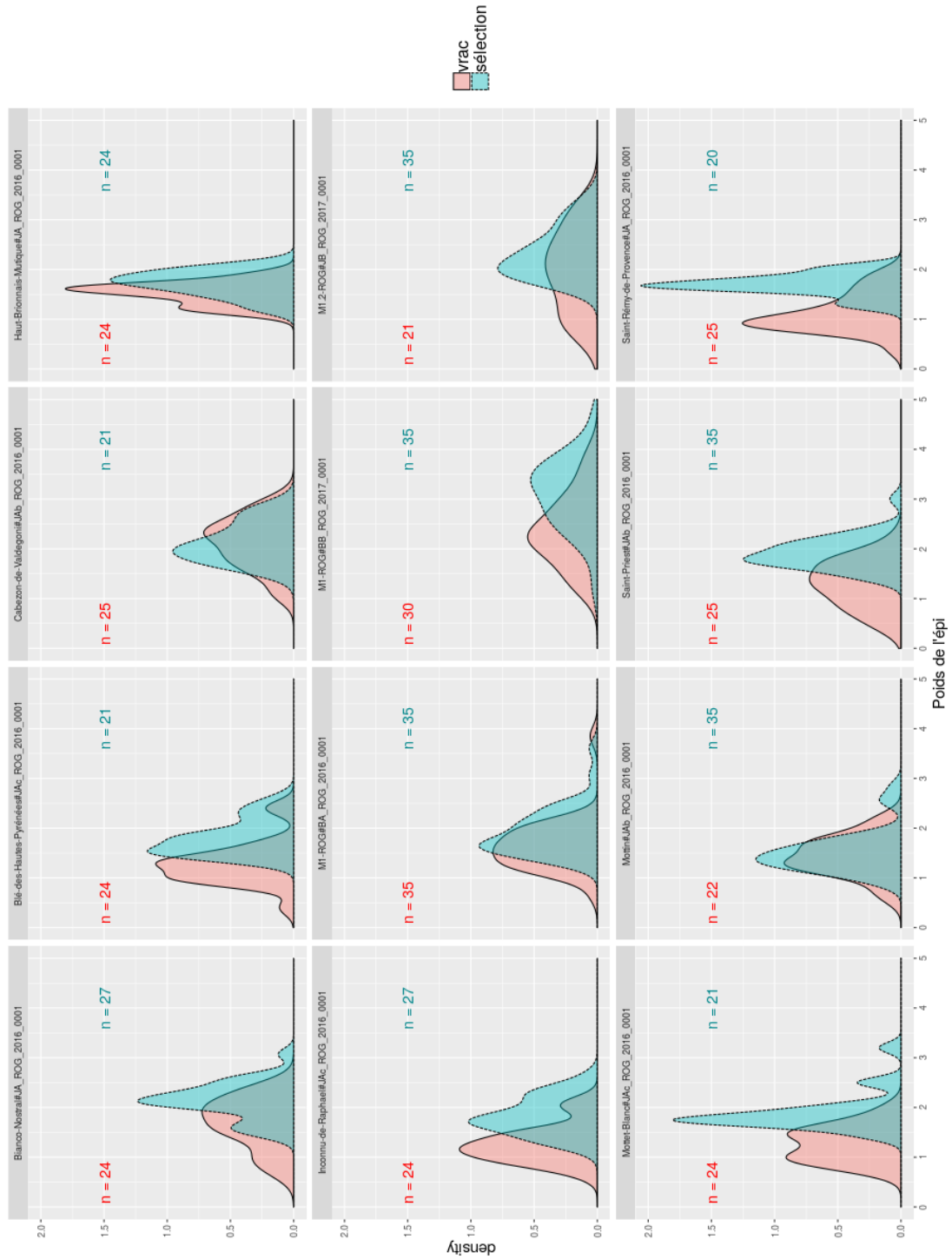


FIGURE 2.10 – Distribution des poids des épis pris au hasard (rouge) et des épis sélectionnés (bleu) pour plusieurs populations chez un même paysan.

Tableau 2.6 – Nombre de différentiels de sélections significatifs, négatifs et positifs.

	couleur		barbe		courbure		nombre total DS calculés
	nombre DS significativement < 0	nombre DS significativement > 0	nombre DS significativement < 0	nombre DS significativement > 0	nombre DS significativement < 0	nombre DS significativement > 0	
	Composantes	32	50	4	13	18	
Mélanges	8	6	5	12	6	16	63
Total	40	56	9	25	24	79	284

dans le tableau 2.6 que parmi les différentiels de sélection significatifs les différentiels positifs sont majoritaires : on a plus de sélections significatives vers des épis plus foncés, présentant des barbes et plus courbés. Certain.e.s paysan.ne.s justifient leur préférence pour des épis foncés pour leur plus haute teneur en caroténoïdes, et se disent que le pain issu de ces blés sera plus riche en ces éléments. Quant aux barbes, elles sont une extension de la surface photosynthétique de l'épi contribuant ainsi au remplissage des grains (Rebetzke et al., 2016), et rendent aussi les épis moins appétants pour les animaux sauvages. Enfin, des épis courbés présentent l'intérêt d'un plus grand ruissellement de l'eau et donc d'un meilleur séchage avant la récolte.

2.2.3.3 Quels sont les impacts des pratiques de sélection sur le comportement des mélanges ?

Dans le tableau 2.7 sont présentés, pour chaque modalité de sélection, le différentiel de sélection moyen (DS) et la réponse à la sélection moyenne (RS) ou la réponse à la pratique de sélection moyenne (RP) correspondante.

- Pour la modalité 1 (voir figure 2.6) le différentiel de sélection correspond aux sélections faites dans les composantes en vue de semer ces sélections en pur. Lorsque le.la paysan.ne a aussi semé l'année suivante la population non sélectionnée, il est possible de calculer la réponse à la sélection. En troisième année il sera possible de calculer une réponse à la pratique de sélection en comparant le mélange issu de deux années de sélection massale dans les composantes avec le mélange issu de deux années de culture sans sélection massale.
- Pour la modalité 2 le différentiel de sélection correspond aux sélections faites dans les composantes en vue de mélanger ces sélections. La réponse à la pratique de sélection correspond à la comparaison entre le mélange issu de ces sélections et le mélange non sélectionné (correspondant à la modalité 4).
- Pour la modalité 3 le différentiel de sélection correspond aux sélections faites dans le mélange la première année, et la réponse à la sélection est la comparaison entre le mélange sélectionné et le mélange non sélectionné, la deuxième année.

Les résultats présentés ici sont ceux de la deuxième année d'essai, c'est-à-dire qu'il n'y a eu qu'une seule année de sélection (voir figure 2.6). En dernière année seront disponibles les réponses à la pratique de sélection de la modalité 1 (deux années de sélection dans les composantes avant de mélanger), et une année supplémentaire de sélection dans les mélanges des modalités 2 et 3 (correspondant à une année de sélection dans les composantes avant de mélanger puis une année de sélection dans le mélange, et à deux années de sélection dans le mélange initial).

On constate que les caractères sélectionnés principalement par les paysan.ne.s ne donnent pas tous une réponse significative l'année suivante : alors que les différentiels de sélection moyens en 2016 pour le poids de mille grains, le poids de l'épi et le nombre moyen de grains par épi sont positifs et significatifs pour quasiment toutes les modalités de sélection, seuls les deux derniers caractères présentent des réponses à la sélection ou aux pratiques de sélection significatives (entre 4.9% et 14%). Malgré le fait qu'on ne détecte pas d'impact significatif de la sélection sur le poids de mille grains, on observe tout de même une tendance positive (1.8%, 1.5% et 1.8% respectivement pour les modalités 1, 2 et 3). Ces tendances pourront être confirmées ou non la dernière année.

On remarque que les pratiques de sélection impactent globalement les mélanges dans le même sens lorsqu'il y a une réponse significative, mais les réponses sont plus marquées pour la modalité 3 de sélection : 14% et 10.1% de gain pour le poids de l'épi et le nombre moyen de grains par épi respectivement, contre 7.8% et 4.9% de gain pour la modalité 2. En revanche si l'on compare les réponses aux pratiques de sélection moyennes des deux modalités de sélection on n'observe pas de différence significative (tableau 2.8). La réponse moins importante dans le cas de la sélection dans les composantes peut s'expliquer par le fait que la sélection est contrainte dans chacune des composantes et que ces sélections sont mélangées selon des proportions identiques à celles de la composition de base du mélange, tandis que pour la sélection dans le mélange le.la paysan.ne peut réduire la proportion de certaines composantes dans le mélange, jusqu'à en éliminer certaines ne se comportant pas bien en mélange. Ainsi, si il.elle sélectionne fortement sur certaines critères, comme cela semble être le cas ici avec le poids de l'épi et le nombre moyen de grains par épi, il est possible que certaines composantes moins bonnes sur ces critères se retrouvent en moindre proportion dans le mélange sélectionné, donnant ainsi une réponse à la sélection plus importante pour cette modalité de sélection que pour la modalité 2.

Les réponses des variables semi-quantitatives semblent différentes quand l'on compare la sélection dans les composantes (modalité 1) et la sélection dans le mélange (modalité 3), la seconde semblant donner des réponses plus importantes pour la couleur et la courbure des épis, bien que ces tendances ne soient pas significatives. On peut faire l'hypothèse que la plus faible variabilité dans les composantes empêche une sélection trop intense sur ces critères, notamment s'il s'agit de variétés de pays.

Le tableau 2.8 présente la comparaison de la variabilité phénotypique intra-population entre les modalités de sélection et le mélange non sélectionné, et entre les deux modalités de sélection. Pour certains mélanges la version non sélectionnée n'avait pas été semée, ce qui explique que l'on ait plus de données de comparaison entre les deux modalités de sélection que de données de réponse aux pratiques de sélection. On constate que les mélanges sélectionnés ne présentent globalement pas de perte de variabilité par rapport à leur version non sélectionnée. On peut imaginer que le mélange non sélectionné a pu perdre en diversité sur l'année de culture, les plantes les moins adaptées à la culture en mélange ayant baissé en fréquence, ou que la sélection paysanne, notamment pour la modalité de sélection dans le mélange, n'a pas engendré de perte de diversité sur ces caractères. En comparant la variabilité présente dans les mélanges issus des deux pratiques de sélection on constate que les mélanges issus des sélections dans les composantes (modalité 2) sont en moyenne plus hétérogènes que les mélanges sélectionnés (modalité 3), avec un gain significatif de 13% pour le poids de l'épi et non significatif mais élevé pour la longueur de l'épi de 9%. Il semble donc que l'on conserve une plus grande variabilité phénotypique en mélangeant des sélections faites dans les composantes plutôt qu'en sélectionnant dans le mélange. On peut expliquer ceci par le fait qu'en sélectionnant dans les composantes pour mélanger on conserve la variabilité inter-population existante, tandis que le mélange ayant évolué pendant une année de culture, certaines composantes moins compétitives que d'autres ont pu se retrouver désavantagées en mélange et ne pas être sélectionnées dans le mélange par le paysan.ne. En mélange si le paysan.ne n'est pas attentif à sélectionner la diversité présente à la base il y a un risque de perdre cette diversité dans le processus. A contrario, il sera sans doute plus facile de sélectionner efficacement pour éliminer les petits épis dans les mélanges qu'en amont dans les composantes.

Caractère	Global		Modalité 1 (Composantes)		Modalité 2		Modalité 3	
	DS		DS	RS	DS	RP	DS	RS
poids de mille grains	2.59% *** (n=149)		1.24% (n=45)	1.84% (n=21)	2.71% *** (n=83)	1.47% (n=9)	4.99% *** (n=21)	1.82% (n=9)
poids de l'épi	27.84% *** (n=149)		30.60% *** (n=45)	5.38% (n=21)	27.94% *** (n=83)	7.85% . (n=9)	21.54% *** (n=21)	14.04% ** (n=9)
longueur de l'épi				1.97% (n=7)		2.85% * (n=8)		4.21% (n=8)
hauteur				0.14% (n=7)		-0.41% (n=8)		0.31% (n=8)
LSD				-4.59% (n=7)		0.06% (n=8)		0.26% (n=8)
taux de protéine	0.61% (n=145)		0.76% (n=41)	1.20% (n=17)	0.20% (n=83)	4.50% . (n=9)	1.95% (n=21)	2.59% (n=9)
nombre moyen de grains par épi	24.08% *** (n=143)		14.46% ** (n=39)	5.07% . (n=19)	30.51% *** (n=83)	4.86% . (n=9)	16.56% ** (n=21)	10.14% ** (n=9)
rendement				-5.84% (n=13)		-13.58% (n=4)		-7.13% (n=4)
couleur	2.44% (n=149)		0.37% (n=45)	1.61% (n=21)	5.20% . (n=83)	-10.21% (n=8)	-4.00% (n=21)	-12.63% (n=9)
barbe	1.43% (n=143)		1.61% * (n=45)	1.09% (n=21)	0.63% (n=79)	15.50% (n=8)	4.32% (n=19)	-1.69% (n=8)
courbure	6.94% *** (n=149)		11.35% ** (n=45)	-7.03% * (n=21)	4.58% (n=83)	1.07% (n=9)	6.81% (n=21)	12.70% . (n=9)

Tableau 2.7 – **Différentiel de sélection** (DS, données 2016), **réponse à la sélection** (RS, données 2017) et **réponse à la pratique de sélection** (RP, données 2017). La valeur indiquée est le gain en pourcentage du bouquet de sélection par rapport au vrac pour DS, et de la modalité de sélection du mélange par rapport au mélange non sélectionné pour RP. Entre parenthèses est indiquée la significativité du test de différence entre gain moyen et gain nul.

Tableau 2.8 – Comparaison (i) du comportement des mélanges issus de chacune des deux modalités de sélection (M3 vs M2), et (ii) de la variabilité intra-population présente au sein de chacune des deux modalités de sélection avec le mélange non sélectionné (M2 et M3) et entre les mélanges issus des deux modalités de sélection.

Caractère	Comportement M3 vs M2	Variabilité au sein des mélanges		
		M2	M3	M3 vs M2
poids de mille grains	-0.33% (n=14)			
poids de l'épi	0.07% (n=14)	20.38% (n=9)	2.31% (n=9)	-13.07% * (n=14)
longueur de l'épi	-0.63% (n=10)	6.03% (n=8)	-5.07% (n=8)	-9.24% (n=10)
hauteur	0.66% (n=10)	16.80% (n=8)	12.13% (n=8)	-3.14% (n=10)
LLSD	3.38% (n=10)	1.23% (n=8)	7.53% (n=8)	7.44% (n=10)
taux de protéine	-1.89% (n=14)			
nombre moyen de grains par épi	5.86% (n=14)			
couleur	-13.52% (n=14)			
barbe	11.06% (n=13)			
courbure	-5.92% (n=14)			

2.3 Discussion et retours sur les essais

2.3.1 Synthèse des résultats de ces essais

Cet essai a permis d'apporter des éléments de réponse à certaines questions posées par les paysan.ne.s, animateur.trice.s et l'équipe de recherche. Nous avons vu que les mélanges se comportaient globalement mieux que la moyenne de leurs composantes pour la plupart des caractères mesurés (sauf le poids de mille grains et la hauteur) et que très peu de mélanges se comportaient moins bien que leur composante la plus basse, ce qui confirme la réduction du risque lié au choix d'une variété qui se comporterait mal une année donnée, par la culture d'un mélange. Les paysan.ne.s sélectionnent globalement des épis plus lourds que la moyenne de la population, présentant plus de grains et des grains plus gros. Concernant les caractéristiques morphologiques des épis les objectifs de sélection des paysan.ne.s impliquée.s sont apparus contrastés. L'expérimentation a montré également que tous les choix faits lors de la sélection étaient globalement les mêmes dans les composantes et dans les mélanges. Une analyse plus globale prenant en considération l'ensemble des données disponibles dans le projet de sélection participative français est présentée dans le chapitre suivant.

On a pu constater dès la première année de sélection des différences de comportement entre les mélanges issus de sélections dans les composantes et les mélanges sélectionnés eux-mêmes, les premiers présentant une réponse plus faible à la sélection mais permettant de conserver une plus grande variabilité que les seconds. Les résultats des pratiques de sélection sont globalement positifs pour les paysan.ne.s : augmentation significative du poids des épis et du nombre moyen de grains par épi, et tendances à une augmentation du poids de mille grains et du taux de protéine. Ces

résultats sont cohérents avec des études précédentes sur les réponses des populations à la sélection massale (Rivière et al., 2015). Cet effet de la sélection sur le taux de protéine, non significatif mais positif pour l'ensemble des modalités de sélection, est étonnant car ce caractère ne peut pas être évalué à l'oeil au champ. Une étude a trouvé que le taux de protéine était plus élevé dans des épis sélectionnés pour une coloration plus intense, mais cette différence ne se retrouvait pas dans la descendance (Crowley et al., 2013). Quant au rendement, sur le peu de données disponibles pour estimer les effets de la sélection on observe plutôt une baisse non significative par rapport aux mélanges non sélectionnés. Plus de données seraient nécessaires pour juger correctement de cet effet, mais surtout il sera nécessaire de comparer les mélanges sur des surfaces plus importantes pour pouvoir estimer correctement leurs rendements.

Cet essai a été mis en place suite à des discussions avec les paysan.ne.s et animateur.trice.s, et visait donc à répondre directement à des préoccupations de terrain. En cela la question posée était assez novatrice, car bien que beaucoup d'études se soient intéressées aux mélanges variétaux aucune n'a abordé les pratiques de sélection "in situ" de ces mélanges.

En effet, on peut faire un parallèle avec les approches dites d'"Evolutionary Breeding", consistant à créer une population fortement hétérogène (mélanges ou CPP, la seconde différant de la première par le fait que les composantes sont croisées et ce sont les descendances hybrides qui sont mélangées) puis de laisser cette population évoluer en sélection naturelle ou en sélection artificielle (Jain, 1961; Suneson, 1956). Ce type d'approche a aussi été développé dans l'équipe DEAP sous le terme de "gestion dynamique" (dynamic management) avec un focus plus important sur la dimension meta-populations évoluant dans différents milieux (Enjalbert et al., 2011) et un objectif de maintien de la diversité cultivée. Cette méthode peut être utilisée pour isoler ensuite des lignées particulièrement performantes (Phillips et Wolfe, 2005), ou pour créer des populations hétérogènes à la ferme. Il a été montré qu'il était nécessaire de sélectionner artificiellement ces populations afin de maintenir certains caractères d'intérêt agronomique, comme par exemple limiter la hauteur et conserver des grains de grande taille (Enjalbert et al., 2011; Mak et Harvey, 1982). Cependant la question de l'impact d'une sélection massale avant et après la création des mélanges n'avait jamais été adressée. Les questions étudiées portaient surtout sur le choix des variétés (Döring et al., 2011) et de l'intérêt des CCP par rapport à des mélanges des mêmes composantes (Döring et al., 2015).

2.3.2 Présentation des résultats au groupe

Afin de présenter les résultats aux paysan.ne.s participant à l'essai et à l'ensemble du groupe blé, j'ai généré des dossiers retours spécifiques à l'essai "mélanges". Ces dossiers comprennent trois parties. La première présente les objectifs de l'essai et les questions auxquelles le dossier tentait de

répondre (correspondant aux grandes questions présentées dans la partie 2.2.3). La seconde présente les résultats obtenus sur la ferme du/de la paysan.ne depuis le début du projet : comparaison entre le mélange et ses composantes, ainsi qu'entre les mélanges résultant des différentes pratiques de sélection. La figure 2.11 présente des exemples de ces graphiques. Enfin, une dernière partie présente les résultats globaux sur l'ensemble des fermes tels que présentés dans la partie 2.2.3 avec des éléments d'interprétation pour les résultats chiffrés et les graphiques.

Lors de la réunion d'hiver 2018 il est ressorti des discussions que l'ajout des éléments d'interprétation permettait de mieux comprendre et s'appropriier les résultats par rapport aux dossiers retours "routine", dans lequel des résultats de comparaison des populations sur la ferme du.de la paysan.ne sont présentés mais sans éléments d'interprétation étant donné que les dossiers sont générés automatiquement par un programme informatique. Néanmoins les graphiques et tableaux présentés, bien qu'accompagnés d'éléments d'interprétation, ne sont pas toujours aisés à comprendre et il apparaît nécessaire de discuter plus ces résultats avec le groupe et de mieux les vulgariser pour pouvoir les communiquer dans le groupe mais aussi au sein des collectifs à des personnes moins familières du projet de sélection participative.

L'aspect communication des résultats dans un programme de recherche participative n'est pas toujours aisée. En effet, la présentation des résultats de la recherche doit être simple à comprendre et il nous paraissait que des graphiques seraient un support adapté, mais il se trouve que souvent les paysan.ne.s préfèrent avoir des données chiffrées, ce qui est plus complexe à synthétiser dans un dossier retour succinct. Les paysan.ne.s sont aussi demandeur.se.s d'interprétations de ces résultats chiffrés, mais tout en ayant accès aux données brutes lorsque les résultats présentés sont déjà une "digestion" des données afin d'avoir la possibilité de se faire sa propre interprétation des résultats. Nous avons identifié qu'il serait fructueux d'organiser plus de discussions sur des résultats individuels, par exemple lors de réunions collectives au niveau local afin que chacun puisse s'appropriier les résultats sur sa ferme et discuter des résultats des autres en préparation des semis. Étant donné le nombre de paysan.ne.s participant au projet dans différentes associations, il n'est pas possible pour l'équipe de recherche d'animer cette étape sur la courte période entre la finalisation des analyses (fin septembre) et les semis (octobre-novembre). Le rôle des animateurs en tant qu'intermédiaires facilitant les échanges des connaissances produites (Ortolani et al., 2017) apparaît ici essentiel, cependant un effort reste à faire dans la formation et l'accompagnement de ces animateurs et des groupes pour la diffusion, l'appropriation des résultats de la recherche et la production de connaissances localement, ce qui implique également de résoudre le problème du financement de leur investissement dans ce travail.

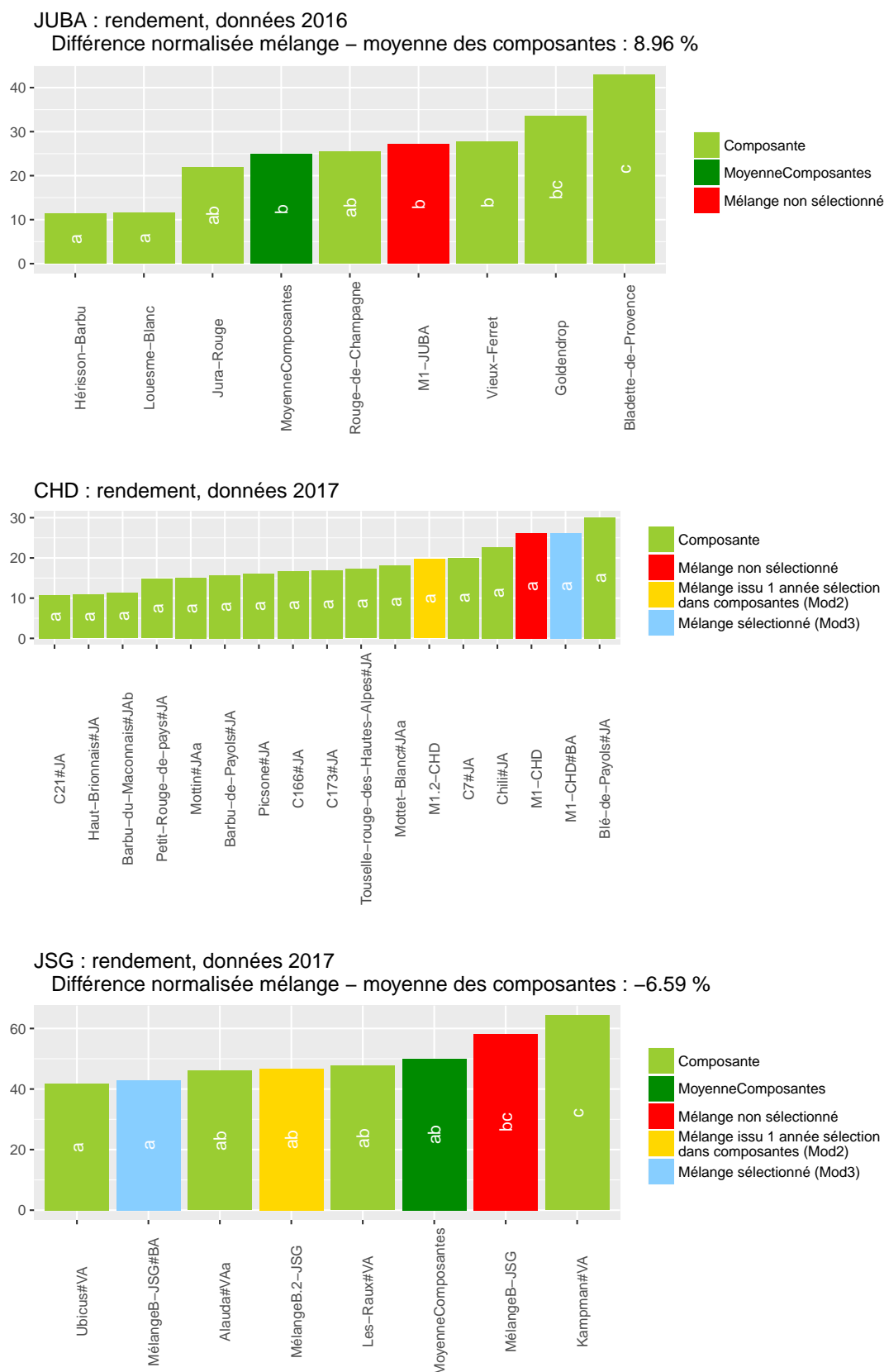


FIGURE 2.11 – Exemples de graphique présentant les résultats dans le dossier retour "mélanges". Comparaison du rendement de mélanges avec la moyenne de leurs composantes et avec les mélanges issus des deux pratiques de sélection (modalités 2 et 3). Les lettres représentent les groupes de significativité, deux populations présentant au moins une lettre en commun n'étant pas significativement différentes.

2.3.3 Retours des paysans sur leurs essais et le protocole

Pour ce projet le protocole était plus complexe et contraignant que ce qui avait été fait précédemment dans le projet de sélection participative car il y avait des exigences importantes sur les sélections à faire tandis que dans d'autres projets les paysan.ne.s sont généralement libres de faire des sélections ou pas. Le protocole était par contre flexible sur les choix initiaux dans la composition des mélanges, mais aussi sur l'avancée du projet. En effet, certains paysan.ne.s ont souhaité pouvoir ajouter des composantes à leur mélange et le protocole a donc été adapté au cas par cas tout en conservant la trame générale (ie. les différentes modalités de sélection). Malgré la complexité du protocole ce qui ressort globalement des retours est qu'il est intéressant d'avoir des résultats synthétisés des différents essais et chiffrés sur les effets des différentes pratiques de sélection. La plupart des paysan.ne.s ont annoncé vouloir continuer à cultiver leurs mélanges créés dans le cadre de cet essai, en multiplication afin de pouvoir évaluer plus finement leur comportement, éventuellement ajouter ces mélanges dans leurs mélanges en production ou bien remplacer le mélange qu'ils ont en production.

Au-delà des résultats chiffrés, cette expérience a aussi permis de constater des différences importantes dans la facilité à mettre en oeuvre la sélection dans les mélanges et dans des populations plus homogènes. En effet, certain.e.s paysan.ne.s trouvent cela plus rapide de sélectionner dans un mélange que dans une population plus homogène :

"Dans les composantes on a moins de diversité visuelle (...) C'est une sélection où il y a plus de part d'aléatoire, les pieds sont plus semblables, la variabilité saute moins aux yeux. (...) Dans un mélange diversifié il y a des choses qui sautent aux yeux tout de suite donc je vais prendre ceux-là, alors que dans l'autre, il y a plus de trucs qui vont être pris (...) C'est pas du pif mais il y a moins de choses qui sautent aux yeux donc peut-être une sélection moins forte.

Pour d'autres, l'envie de conserver l'ensemble de la diversité présente dans le mélange rend plus compliquée la sélection dans un mélange que dans une population plus homogène :

"Moi je trouve ça hyper dur de sélectionner dans un mélange. Parce qu'il y a plein de biais que je m'impose, j'essaie de conserver un peu de tout... alors je vais commencer à regarder, compter le nombre d'épis qui ont ce faciès-là, compter le nombre d'épis qui ont ce faciès-là et de pas aller instinctivement vers ceux que j'ai envie de prendre. D'être dans un truc où il faut que je m'impose d'essayer de conserver un peu tout. Du coup je me sens moins libre dans ma sélection."

Les résultats obtenus sur les réponses aux pratiques de sélection pour les deux modalités permettent d'éclairer cette difficulté. En effet, les paysan.ne.s qui ne voient pas de problèmes particuliers à

sélectionner dans un mélange, peuvent voir que cette approche apportait une réponse plus rapide à la sélection, tandis que ceux qui redoutent de perdre de la diversité peuvent se concentrer sur la sélection dans les composantes avant de mélanger ce qui permet de conserver une plus grande variabilité. La plupart des paysan.ne.s ont plutôt cherché à conserver la diversité lorsqu'ils.elles ont sélectionné dans leur(s) mélange(s).

Cette expérimentation est aussi une étape dans le projet de sélection participative global, qui apporte son lot de questionnements et d'ouvertures :

"J'ai toujours énormément de mal à noter mes mélanges. Quand il faut noter un blé, je commence à avoir l'habitude et je commence à savoir faire, quoi regarder ... et quand c'est des mélanges je suis toujours emmerdé, toujours, toujours, toujours."

Ainsi il apparaît nécessaire de poursuivre ce travail sur les mélanges de populations, de rediscuter plus finement avec les paysan.ne.s et animateur.trice.s des spécificités de la culture des mélanges par rapport aux populations plus homogènes et éventuellement d'adapter les protocoles de notation et outils utilisés dans le cadre du projet de sélection participative.

2.3.4 Impacts de l'essai et des résultats sur les pratiques paysannes

La première série d'entretiens avait permis d'identifier que certain.ne.s paysan.ne.s avaient déjà testé quelques pratiques à la ferme, mais pour la majorité des mélanges utilisés en production aucun travail de sélection intra-population ou intra-mélange n'avait été fait au moment de la création et au début de la multiplication. Il avait été identifié que des connaissances manquaient quant à l'impact des pratiques de sélection au moment de la création des mélanges, et ce projet a permis d'apporter des résultats quantitatifs à ce qui avait pu être observé ou intuité. Cependant la sélection est un travail de plusieurs années et il s'avère qu'un protocole sur trois ans (ie. deux années de sélection) ne permet pas d'avoir assez de recul pour pouvoir tirer des conclusions claires au champ en terme de comparaison des modalités, d'autant plus qu'au moment de rédiger ces lignes les analyses des données de la seconde année de sélection ne sont pas encore finalisées, seul le comportement au champ a pu être observé par les paysan.ne.s. De plus, pour les paysan.ne.s il est souvent difficile de se faire une idée du comportement d'un mélange en micro-parcelles car les surfaces sont trop petites et ne sont pas toujours menées avec les mêmes pratiques qu'en champ. Ainsi il faudrait une année supplémentaire de multiplication afin de pouvoir tirer des conclusions claires.

Il ressort de ces essais que les deux pratiques de sélection ont chacune des effets spécifiques, la

sélection dans les composantes avant de mélanger permettant de conserver plus de diversité mais la sélection dans le mélange permettant d'obtenir plus rapidement une évolution. Des contraintes spécifiques à chacun peuvent faire préférer l'une ou l'autre de ces pratiques au-delà de ces considérations. Par exemple pour un paysan, obtenir rapidement des quantités suffisantes est un enjeu important, pouvant lui faire préférer la sélection dans les composantes à la sélection dans le mélange :

"Après j'ai l'impression que pour sélectionner, l'option sélectionner en pur, mélanger puis multiplier, c'est peut-être des bonnes options aussi en fait. Parce que si tu sais que tu veux mélanger 20 blés, peut-être il y a moyen de prendre 150 épis sur les 20 composantes, mélanger ça et t'as déjà de quoi lancer une multiplication."

Enfin, plusieurs paysan.ne.s se sont dit remotivé.e.s pour poursuivre le travail collectif de sélection à la ferme grâce à la dynamique autour de cet essai de sélection pour les mélanges. En effet, les paysan.ne.s ne participent pas systématiquement aux réunions au niveau national (de semis et d'hiver) et n'ont pas toujours l'occasion de discuter des essais de sélection participative qu'ils mettent en place chez eux notamment s'ils sont isolés des autres géographiquement. Aussi le suivi plus approfondi qui a été fait dans ce projet, notamment les visites de fermes pour effectuer les mesures qui sont une opportunité de discuter individuellement, et les présentations faites au sein des collectifs locaux qui sont une occasion de discuter ces résultats, ont permis de relancer une certaine dynamique au sein du projet de sélection participative.

"C'est un projet qui me tient beaucoup à cœur, qui me parle beaucoup, qui me plaît beaucoup, qui est important pour moi. Après, mon implication elle était dans le travail chez moi. Le lien avec le groupe, du fait que je suis tout seul que je suis en train de m'installer (...) je suis pas très disponible. (...) J'ai toujours grand plaisir à voir l'équipe [de recherche] passer tous les ans."

2.3.5 Perspectives

Les résultats de ce protocole ont permis de détecter des différences sur une année de sélection, mais ne préjugent pas de l'évolution de ces mélanges par la suite. En effet, on peut se demander si les différences observées vont se maintenir : la diversité que l'on est parvenu à mieux conserver avec la sélection dans les composantes avant de mélanger va-t-elle se conserver par la suite ? Ou bien va-t-on se retrouver avec le même niveau de diversité que dans la modalité de sélection dans le mélange car la diversité perdue dans cette modalité est en fait celle qui n'est pas adaptée dans le mélange ?

L'étape suivant la sélection lors des premières années de création du mélange est la multiplication, puis la culture sur de plus grandes surfaces pour la production. A-t-on besoin de continuer

à sélectionner une fois le mélange en production ? Dans un peuplement hétérogène il existe des trade-offs entre performance individuelle et performance de la population (Weiner et al., 2017), puisque la compétition entre génotypes va favoriser les individus les plus compétitifs mais qui ne seront pas forcément les plus productifs. En effet, les ressources de ces individus seront allouées à la production de biomasse végétative (par exemple aérienne pour la compétition pour la lumière, racinaire pour les ressources du sol) et non à la production de grains. La question est donc de savoir si la sélection naturelle va favoriser des plantes productives ou non. Des éléments de réponse à cette dernière question sont apportés dans le chapitre suivant. S'il est nécessaire de poursuivre la sélection au fil des années, quelles pratiques de sélection seront plus efficaces ? A-t-on besoin de sélectionner tous les ans, sachant que l'on risque de perdre une diversité qui pourrait être utile à l'adaptation à des conditions climatiques changeantes (Döring et al., 2011) ? On a vu lors des premiers entretiens qu'il y avait beaucoup de pratiques différentes : sélections de bouquets d'épis ajoutés au lot de semences, sélection négative dans le champ destiné à la semence, sélection d'épis hors-type, ajout dans la semence de nouvelles composantes sélectionnées ou non, etc.

Nous avons vu que les essais en micro-parcelles n'étaient pas les plus adaptés pour observer des différences, notamment pour des mélanges très hétérogènes, d'autant plus que ces essais ne sont pas toujours menés avec le même itinéraire technique que les champs en production (semis sous couvert, association d'espèces, ...). Il serait intéressant d'intégrer aux réflexions la description voire l'analyse des pratiques culturales de chacun.

Chapitre 3

Sélection à la ferme et adaptation locale

Les populations hétérogènes cultivées à la ferme et ressemées d'année en année subissent différentes pressions évolutives : sélection naturelle, mutation, dérive, migration ainsi que la sélection artificielle exercée par les paysan.ne.s, la sélection massale. Le projet de sélection participative blé a permis d'accumuler de nombreuses données qui nous permettent d'étudier les différentes pressions de sélection exercées sur les populations dans des environnements différents, et de quantifier leur adaptation locale. La première partie de ce chapitre présente des éléments d'introduction aux forces de sélection et leurs conséquences notamment l'adaptation locale. Ensuite, différentes approches sont présentées ; elles ont été appliquées à des jeux de données issus du projet de sélection participative. Elles ont permis de caractériser (i) la sélection naturelle s'exerçant sur les caractères phénotypiques dans les différentes fermes, (ii) les impacts de la sélection massale sur le comportement des populations et (iii) l'adaptation des populations sélectionnées à la ferme à leur environnement ainsi que leur stabilité au cours des années.

3.1 Contexte

3.1.1 Sélection naturelle et ses impacts sur la distribution des caractères

Des populations naturelles se maintenant pendant plusieurs générations dans des habitats vont évoluer, par l'action des différentes forces que sont la sélection naturelle, la dérive, la mutation et la migration. On s'intéresse ici à la sélection naturelle. Celle-ci tend à favoriser les génotypes ayant la plus grande valeur sélective dans leurs conditions environnementales. La valeur sélective (ou fitness) peut être définie comme le nombre moyen de descendants (qui atteignent la maturité sexuelle) d'un génotype, et est donc liée à la capacité de reproduction de celui-ci. En théorie, pour un trait héritable, selon l'optimum ou les optima de sélection et la distribution initiale du trait dans la population, la sélection peut avoir différents effets (figure 3.1). Elle peut être stabilisatrice autour d'un optimum si la distribution des valeurs du trait dans la population contient déjà cette valeur, ce qui a pour effet de réduire la variance du trait dans la population autour de l'optimum. Si la sélection tend à maximiser (ou minimiser) la valeur d'un trait, ou si l'optimum est en périphérie ou en-dehors de la distribution du trait, la sélection va favoriser les individus dont la valeur de trait est en périphérie de la distribution, ce qui aura pour effet de décaler cette dernière et de réduire la variance du trait. Enfin, une sélection diversifiante (au moins deux optima contrastés) va augmenter la variance du trait dans la population et à terme se traduire en une distribution multimodale.

Pour un caractère donné, la valeur de trait conférant une valeur sélective maximale dépend des conditions environnementales. Si ces dernières changent au fil du temps cette valeur peut être modifiée. Ainsi dans un environnement changeant la variance génétique du trait peut rester stable voire augmenter même si la sélection est stabilisatrice (Bell, 2010; Bürger et Krall, 2004; Zhang, 2012).

3.1.2 Sélection divergente entre environnements

Selon l'environnement, l'optimum de sélection peut être différent, et la sélection peut s'exercer avec plus ou moins de force sur les populations. Ainsi, déplacée dans des habitats contrastés, une même population de départ peut évoluer différemment, car les forces de sélection seront différentes d'un habitat à un autre et certaines forces évolutives, comme la dérive, sont stochastiques. Lorsque les optima pour un caractère sont différents selon les habitats, on parlera de sélection divergente, qui mène à la différenciation génétique des populations évoluant dans ces habitats.

Si la diversité aux échelles locales peut diminuer à cause de la sélection naturelle et de la dé-

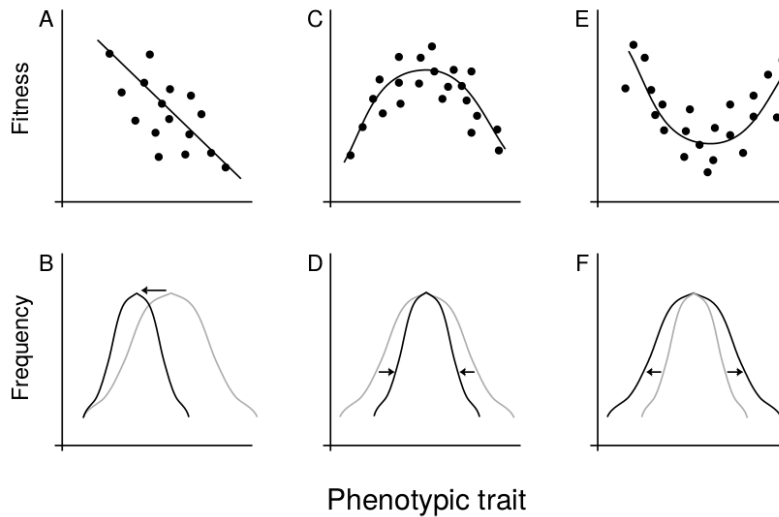


FIGURE 3.1 – Fonction de valeur sélective (fitness) en haut et effet de chaque type de sélection sur la distribution du trait en bas. A et B représentent une sélection directionnelle négative, C et D une sélection stabilisatrice et E et F une sélection diversifiante. La courbe grise représente la distribution du trait avant sélection tandis que la courbe noire représente cette distribution après sélection. D’après Conner et Hartl (2004).

rive génétique, la diversité à l’échelle de la méta-population se maintient grâce à cette sélection divergente (Goldringer, 2006; Thomas et al., 2012). La sélection naturelle favorise les génotypes ayant une meilleure valeur sélective dans un milieu donné. Si cette force de sélection est prévalente par rapport aux autres alors les populations évoluant dans un milieu devraient s’adapter à ce dernier. Si de plus la sélection naturelle est divergente, alors une population évoluant dans un milieu donné sera plus adaptée à ce milieu que des populations provenant d’autres milieux : c’est l’adaptation locale. Le milieu est caractérisé par des conditions pédo-climatiques mais aussi par la présence d’autres organismes vivants tels que les pathogènes, bioagresseurs, auxiliaires, et concurrents y compris au sein de la population elle-même, c’est-à-dire les plantes voisines qui sont en compétition pour les ressources. L’adaptation locale inclut donc aussi la capacité des plantes à interagir avec les plantes voisines de façon avantageuse pour soi, comme par exemple une forte aptitude à la compétition dans une population dense.

3.1.3 Sélection et adaptation locale

L’adaptation peut désigner le processus menant à la différenciation phénotypique de populations de même origine cultivées dans des environnements différents (Houle, 1992). Elle peut aussi désigner le résultat de ce processus, c’est à dire le fait qu’une population adaptée à un environnement donné présente une valeur sélective plus importante dans cet environnement que des populations issues d’autres environnements (Kawecki et Ebert, 2004). L’un des intérêts de la diversité intra-population est que la variabilité génétique confère à ces populations hétérogènes une capacité d’adaptation aux environnements et aux pratiques (Houle, 1992). Dans une population hétérogène, les génotypes les

moins adaptés à l'environnement vont moins bien se reproduire que les plus adaptés et diminuer en fréquence, laissant la place aux génotypes les plus adaptés. Si la variabilité présente dans la population de départ est faible et qu'il n'existe que des génotypes ayant une valeur sélective faible alors la population ne pourra pas s'adapter localement. L'adaptation locale peut donc être limitée par une trop faible variabilité génétique présente dans la variété. Il existe d'autres limites telles que la présence d'un fort taux de migration d'un environnement à l'autre limitant la différenciation des populations entre environnements (Kawecki et Ebert, 2004), ou encore par une trop forte variation des forces de sélection, comme par exemple une variabilité inter-annuelle importante du climat (Galloway et Fenster, 2000) qui va selon les années favoriser des génotypes différents. Dans ce dernier cas la variance génétique de la valeur sélective dans la population va se maintenir voire augmenter, mais la valeur sélective moyenne sera réduite (Bürger et Krall, 2004; Zhang, 2012). On s'attend à détecter plus facilement de l'adaptation locale lorsque les populations proviennent d'environnements très différenciés (Becker et al., 2006; Hereford et Winn, 2008), avec l'hypothèse qu'il y a un coût à l'adaptation, conférant à la population adaptée un désavantage dans des environnements contrastés par rapport à son environnement d'origine (Agren et al., 2013).

3.1.4 Détection et caractérisation de la sélection naturelle

La caractérisation des forces de sélection naturelle peut se faire par la mesure des traits phénotypiques, sur une ou plusieurs générations. Le but est alors de déterminer quels traits phénotypiques impactent la valeur sélective des individus et avec quelle intensité ceux-ci sont sélectionnés. Sur une génération tout d'abord, une approche largement utilisée proposée par Lande et Arnold (1983) consiste à effectuer une régression multiple de la valeur sélective sur les traits mesurés avant et après un épisode de sélection, les coefficients partiels de régression représentant la sélection directe s'exerçant chacun des caractères. Un autre type d'approche consiste à échantillonner les populations sur plusieurs générations, permettant de caractériser les forces de sélection et leur évolution sur un temps long (Allard, 1988; Grant, 2002). Ce type d'échantillonnage peut aussi permettre de détecter une sélection divergente dans différents environnements (Goldringer, 2006). Des modèles d'étude de séries temporelles de données phénotypiques ne supposant pas une constance de la variance génétique ont été développés mais ne sont pas simples à utiliser car il est difficile de distinguer la sélection des effets de dérive, environnementaux et de mutation (Cavalli-Sforza et Feldman, 1976; Débarre et al., 2014; Lande et Porcher, 2015). L'utilisation de modèles Bayésiens pourrait permettre une analyse plus fine de ces données, car ce type d'approche permet de mesurer plus précisément les incertitudes et d'estimer simultanément tous les paramètres dans un même modèle (O'Hara et al., 2008).

Caractériser les pressions de sélection naturelle s'exerçant sur les populations nécessite d'être capable de dissocier celles-ci des effets de la dérive, la migration, la mutation et la plasticité phénotypique. Contrairement à la dérive et la migration qui impactent le génome dans son ensemble, la sélection naturelle impacte le génome de manière plus localisée en réduisant la diversité au niveau des gènes soumis à cette sélection mais aussi souvent dans leur voisinage par des effets d'entraînement ou de balayage sélectif (Raquin et al., 2008; Rhoné et al., 2007; Smith et Haigh, 1974), tandis que la mutation tend à augmenter la diversité sur des zones restreintes du génome par l'apparition de nouveaux allèles. Les méthodes classiques en génomique de détection de la sélection divergente sur des populations à un temps t se basent sur ce fait, en comparant la différenciation de gènes "candidats" potentiellement liés à des caractères impliqués dans l'adaptation à l'environnement (e.g. la précocité chez le blé (Goldringer, 2006; Mouradov et al., 2002)) à la différenciation de zones "neutres" sur l'ensemble du génome : si la différenciation est plus grande sur les marqueurs des zones candidates on conclura qu'il y a eu un effet de la sélection naturelle sur la différenciation entre populations (Goldringer, 2004; Vitalis et al., 2001). La même approche peut être utilisée sur des caractères phénotypiques, en comparant la différenciation entre caractères potentiellement adaptatifs et zones neutres du génome (Porcher et al., 2004; Rhoné et al., 2010).

Les approches présentées ci-dessus visent à caractériser la sélection naturelle et détecter une sélection divergente entre environnements. Elles n'apportent pas d'information sur les impacts de cette sélection sur l'adaptation des populations à leurs habitats. Les méthodes de détection de l'adaptation locale au sein de métapopulations naturelles reposent principalement sur des expériences de transplantation de populations de leur habitat d'origine à d'autres habitats (Becker et al., 2006; Hereford et Winn, 2008; Leimu et Fischer, 2008) ou dans des "jardins communs", environnements similaires aux habitats d'origine des populations focales (Galloway et Fenster, 2000; Peterson et al., 2016). L'adaptation locale est détectée lorsque les populations natives se comportent mieux dans leur habitat que les populations migrantes, ou quand les populations se comportent mieux dans leur habitat d'origine que dans d'autres environnements (Blanquart et al., 2013; Kawecki et Ebert, 2004).

Dans le cadre de la sélection à la ferme, il serait utile de pouvoir caractériser les forces de sélection s'exerçant dans des environnements contrastés afin de comprendre comment elles contribuent à la diversité à l'échelle de la métapopulation. On aimerait également savoir si la différenciation que l'on peut observer entre certaines populations conduit à une adaptation locale que l'on peut détecter. Est-ce qu'une population développée dans une ferme se comporte mieux sur place qu'une population venant d'ailleurs ? La sélection paysanne contribue aussi à l'adaptation des populations, mais dans quelle mesure ? Quels sont les impacts de la sélection massale sur le comportement des

populations? C'est à ces questions que ce chapitre apporte des éléments de réponse. Dans un premier temps des données extraites de l'ensemble des données accumulées depuis le début du projet de sélection participative sont utilisées pour caractériser la sélection naturelle s'exerçant sur les populations hétérogènes évoluant dans des environnements contrastés ainsi que la sélection massale effectuée par les paysan.ne.s. Dans une seconde analyse, des données issues d'un projet particulier au sein du groupe blé, visant à évaluer des variétés issues de sélection participative, sont utilisées pour analyser l'adaptation de ces populations aux environnements dans lesquels elles sont été développées et leur stabilité dans le temps.

3.2 Impacts de la sélection naturelle sur l'évolution des populations à la ferme

Un modèle statistique Bayésien a été développé par Olivier David (INRA MaIAGE, Jouy-en-Josas) et Charles Ladmiral (2016), dans le but de caractériser les forces de sélection naturelle s'exerçant sur des populations évoluant dans des environnements contrastés. Le modèle considère un trait présentant de la variabilité génétique au sein de différentes populations cultivées dans plusieurs environnements, et soumis à des effets environnementaux, la mutation et la sélection naturelle. Le but de l'analyse par le modèle est d'inférer, si elle existe et pour chaque environnement, la force de sélection s'exerçant sur les populations, et un éventuel optimum de sélection. Ce modèle a été utilisé pour caractériser les forces et optimum de sélection dans différentes fermes du projet de sélection participative français, ce qui a fait l'objet du stage de master 2 de Michel Turbet-Delof (2018).

3.2.1 Modèle d'évolution des caractères phénotypiques soumis à la sélection naturelle

Le modèle est présenté dans l'annexe C ; il a fait l'objet d'un article presque finalisé pour la soumission. On considère un trait z impactant la valeur sélective, soumis à sélection et affecté par des effets environnementaux et la mutation. On fait l'hypothèse que les générations ne se chevauchent pas, que la reproduction est autogame ou asexuée, que les populations sont d'assez grande taille pour pouvoir négliger la dérive et que les populations sont isolées, c'est-à-dire que l'on néglige la migration. Deux générations sont séparées par une phase de reproduction qui, pour simplifier, a été décomposée séquentiellement en une phase de sélection, une phase de mutation et une phase de croissance (figure 3.2). La sélection s'exerçant pendant la première phase est supposée stabilisatrice, caractérisée par un phénotype optimal μ_F et une force de sélection τ_F . Le modèle permet de détecter aussi une sélection directionnelle, correspondant aux cas où le phénotype

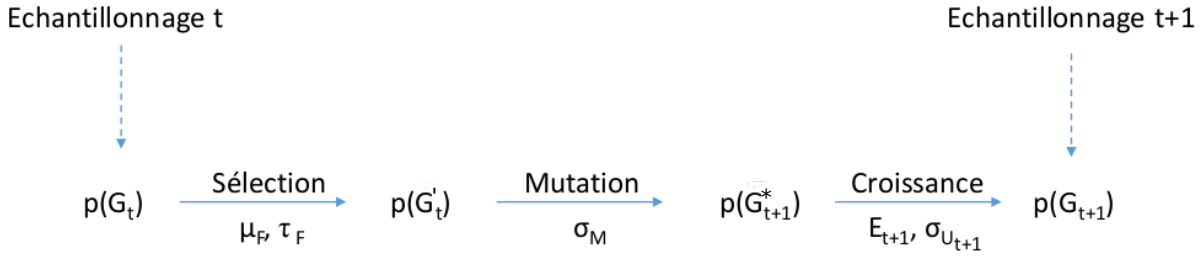


FIGURE 3.2 – Représentation schématique du modèle. Les distributions des effets génétiques au temps t sont notées $p(G_t)$ et $p(G'_t)$ avant et après sélection respectivement. Les distributions des effets génétiques à la génération $t+1$ sont $p(G^*_{t+1})$ et $p(G_{t+1})$ après mutation et après croissance respectivement. D'après David et al. (in prep.).

optimal est éloigné du phénotype moyen de la population. Cette phase va décaler l'effet génétique de la population vers le phénotype optimal et réduire la variance du trait en fonction de la force de sélection. Les effets génétiques sont ensuite soumis à la mutation pouvant déplacer la valeur du phénotype selon une variance σ_M^2 . La distribution du phénotype après la phase de mutation correspond à celle des descendants, qui va ensuite subir une phase de croissance durant laquelle les effets environnementaux vont affecter le trait. Les effets environnementaux sont décomposés en un effet global E_{t+1} (commun à tous les individus d'une même population, de variance σ_E^2) et un effet local (à l'échelle de l'individu) de variance $\sigma_{U_{t+1}}^2$. Le phénotype moyen est alors la somme des effets génétiques et environnementaux globaux, tandis que la variance de ce phénotype est la somme des variances génétiques et des effets environnementaux locaux selon les equations 3.1.

$$\mu_{Z_{t+1}} = \mu_{G_{t+1}} + E_{t+1}, \quad \sigma_{Z_{t+1}}^2 = \sigma_{G_{t+1}}^2 + \sigma_{U_{t+1}}^2 \quad (3.1)$$

Les priors et equations sont présentés en détail dans l'annexe C.

Le modèle détecte de la sélection quand les évolutions des phénotypes des différentes populations dans une même ferme convergent vers une direction commune et quand la variance du trait au sein des différentes populations diminue. Par l'utilisation de ce modèle on cherche à estimer l'optimum de sélection μ_F et la force de sélection τ_F dans chacune des fermes.

3.2.2 Données exploitées

Les jeux de données utilisés sont issus des données du projet sélection participative Blé INRA / RSP en France accumulées depuis le début du projet. Ont été extraites les fermes sur lesquelles des données étaient disponibles pour des populations ayant été cultivées durant au moins trois années consécutives et n'ayant pas subi de sélection massale. L'analyse a été faite sur les caractères pour lesquels des données individuelles étaient disponibles : la hauteur de la plante, le poids et la longueur de l'épi. Le tableau 3.1 présente, pour chaque caractère étudié et chaque ferme, le

nombre de populations étudiées ainsi que le nombre moyen d'années consécutives d'évolution de ces populations sur chaque ferme.

Tableau 3.1 – Données exploitées pour l'utilisation du modèle pour chacun des caractères : nombre de populations étudiées (P) et nombre moyen d'années consécutives de culture (A) sur chacune des fermes.

Ferme	Hauteur		Poids de l'épi		Longueur de l'épi	
	A	P	A	P	A	P
CHD	4.5	11.0	4.0	9.0	3.8	12.0
FLM	4.8	12.0	3.0	12.0	4.0	12.0
FRC	4.7	18.0	5.7	18.0	3.9	16.0
JFB	3.0	6.0	3.0	4.0	3.0	6.0
JSG	3.8	16.0	3.8	16.0	3.2	14.0
OLR	4.8	12.0	3.0	8.0	3.9	11.0
RAB	4.6	11.0	4.2	11.0	3.8	10.0
HEA			3.0	3.0		
FLP			3.0	7.0		
MAV			3.0	6.0		
ROW			3.4	7.0		
STP			3.0	5.0		

3.2.3 Résultats

Hauteur des plantes On observe sur la figure 3.3 que les optima de sélection (a) ainsi que les forces de sélection (b, force de sélection normalisée, i.e. multipliée par la moyenne générale) sont contrastés selon les fermes. La force de sélection est différente de zéro pour quatre des sept fermes. Celle-ci est particulièrement importante chez JFB, mais ces résultats sont à prendre avec précaution car sur cette ferme seulement trois années de données étaient disponibles pour six populations (tableau 3.1), donc les résultats sont moins fiables, ce qui est illustré par un grand intervalle de confiance. Sur les trois fermes restantes présentant une force de sélection positive, on observe un optimum supérieur à la valeur moyenne des populations pour deux fermes, et inférieur pour une ferme. On peut expliquer une sélection vers des plantes plus hautes par des effets de compétition pour la lumière, les plantes plus hautes étant plus compétitives que les plantes plus basses. Au fil des générations les plantes plus hautes vont mieux se reproduire que les plus basses, faisant augmenter la valeur génétique de la population. Ces résultats ont déjà été observés dans d'autres études (Enjalbert et al., 2011). A l'inverse, une sélection pour des plantes plus basses pourrait trouver son origine dans des pratiques culturales et/ou des conditions environnementales minimisant la compétition, par exemple un semis peu dense ou des terres peu fertiles.

On constate que la variance des effets environnementaux globaux (σ_E) est supérieure à la variance intra-population moyenne sur chacune des fermes (θ). Pour ce caractère la variabilité intra-population est moins importante que les effets dûs principalement à la ferme, et à l'année. Ces résultats ont pu être observés dans un projet précédent (présenté partie 3.4), une analyse de

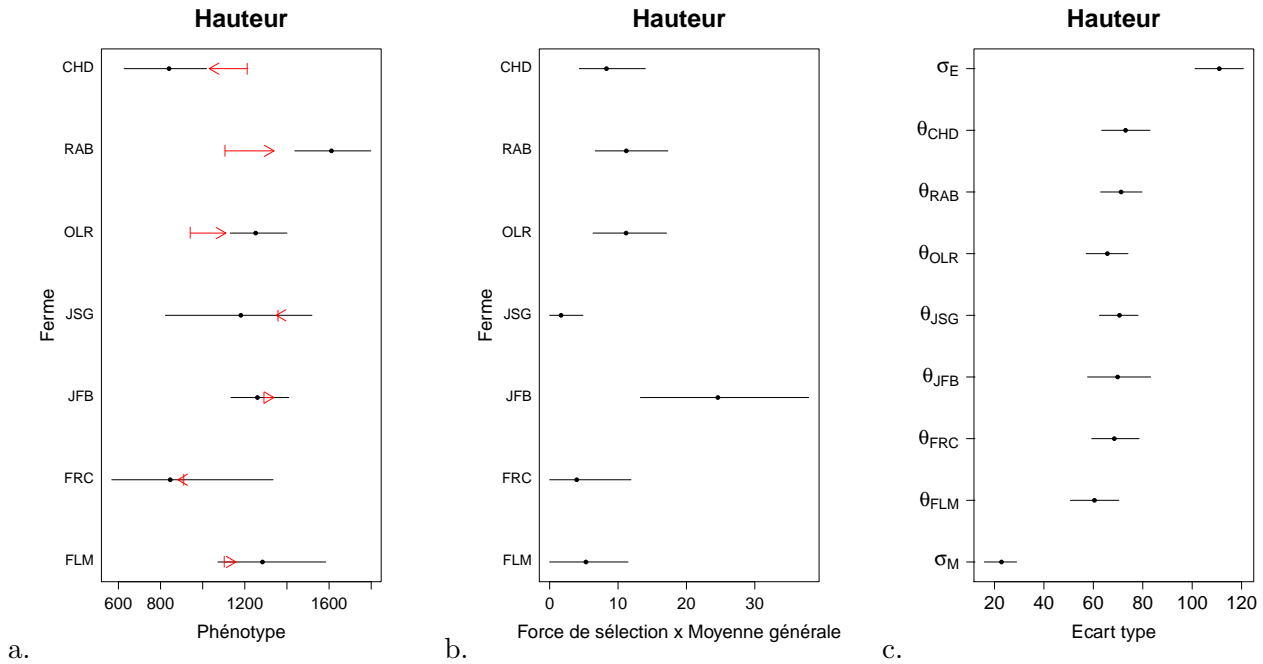


FIGURE 3.3 – Estimations du modèle pour la hauteur : a. phénotype optimal par ferme (●), intervalle de confiance à 95% et évolution de l’effet génétique moyen (flèche rouge); b. Force de sélection estimée (●) et intervalle de confiance à 95% par ferme; c. écart-types estimés (●) et intervalles de confiance des effets environnementaux et de la mutation.

variance montrant que la variance expliquée par la résiduelle (correspondant à la variance intra-population et inter-parcelles non expliquée par l’effet bloc) ne représentait que 12 à 20% de la variance totale observée tandis que les effets *Ferme* et l’interaction *Ferme* × *Année* expliquaient une part importante de la variance (figure 3.4). On observe un écart-type associé à la mutation assez important bien qu’il soit plus faible que celui associé aux effets environnementaux. On peut supposer que ce paramètre intègre d’autres mécanismes augmentant la variabilité génétique, tels que l’allofécondation, la recombinaison et la ségrégation ou des mécanismes épigénétiques.

Poids de l’épi De la même façon que pour la hauteur, on observe figure 3.5 que les optima de sélection sont différents selon les fermes, mais ici souvent en dessous des valeurs moyennes des populations. Les forces de sélection sont significativement supérieures à zéro pour la plupart des fermes (10 sur 12). Sur la ferme HEA, on observe une force de sélection importante et un optimum de sélection inférieur à la valeur des populations tandis que les populations évoluent plutôt vers des épis plus gros. Cependant l’évolution est très faible avec seulement trois années de mesure, ce qui rend les résultats pour cette ferme moins fiables, illustré par un large intervalle de confiance sur la force de sélection. Cette sélection en général orientée vers des épis plus légers peut s’expliquer aussi par la compétition, les plantes plus hautes étant plus compétitives mais pas forcément les plus productives dans l’absolu. La corrélation entre les évolutions de l’effet génétique moyen pour les deux caractères est grande (0.67) mais non significative ($p=0.097$, $n=7$). Ainsi on n’observe

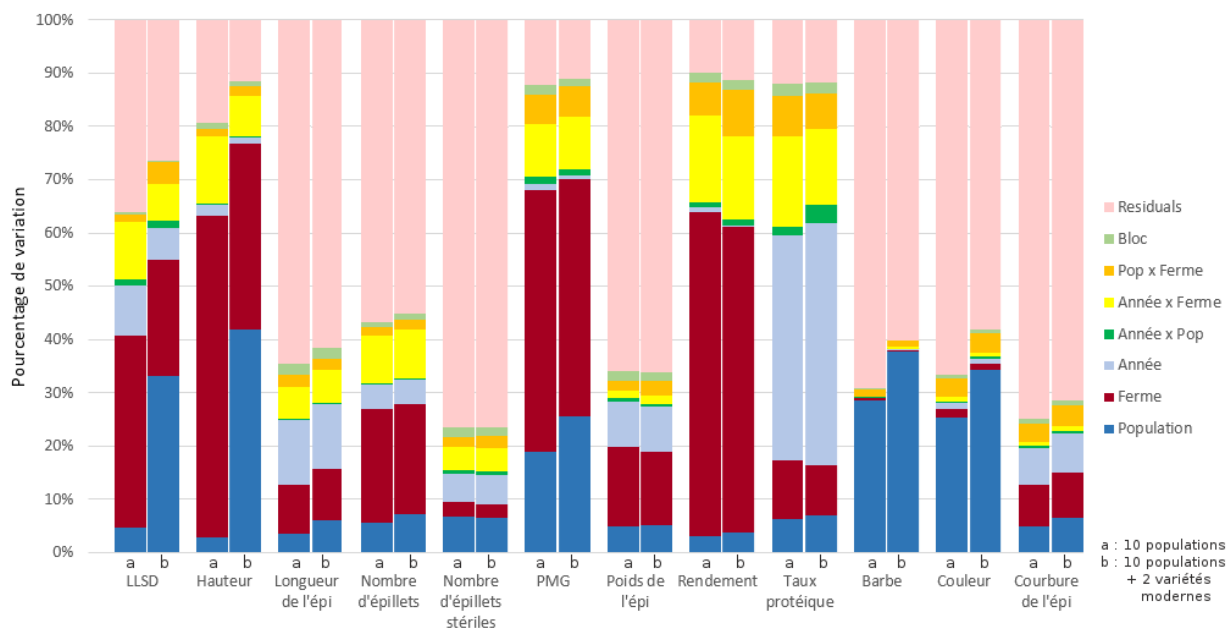


FIGURE 3.4 – Décomposition de la variance observée pour 12 traits sur 10 populations paysannes et deux variétés commerciales, testées sur 6 fermes deux années sur des dispositifs en deux blocs complets (voir partie 3.4). a. Les dix variétés populations issues de sélection participative et b. deux variétés commerciales ajoutées à ces dix variétés-populations.

pas systématiquement une évolution vers des épis plus légers lorsque la hauteur des populations augmente.

Pour ce caractère on observe que la variance environnementale est du même ordre de grandeur voire légèrement inférieure à la variabilité intra-population, ce qui de nouveau rejoint des résultats précédents qui montraient que la résiduelle représentait environ 66% de la variance totale (figure 3.4). On a donc autant de variation intra-population sur le poids de l'épi que de variation inter-années, inter-fermes et inter-populations.

Longueur de l'épi Pour ce caractère on observe les mêmes tendances que pour le poids de l'épi, les mêmes fermes présentant des forces de sélection supérieures à zéro présentant aussi des évolutions similaires au poids de l'épi. Ceci est cohérent étant donné que le poids de l'épi est corrélé positivement à sa longueur.

Discussion L'utilisation de ce modèle a permis de détecter de la sélection pour trois traits dans différents environnements. Cependant ces résultats sont uniquement préliminaires car le modèle, bien qu'ayant été validé par simulation sur un environnement, reste à être validé par simulations sur plusieurs environnements. Le modèle développé permet la détection d'une sélection stabilisatrice ou directionnelle constante au cours des années, mais pas les cas pour lesquels l'optimum de sélection serait fluctuant. Dans le cas où la fluctuation est importante on a vu que ceci conduirait plutôt à un maintien voire une augmentation de la variance génétique du caractère, aussi dans ce

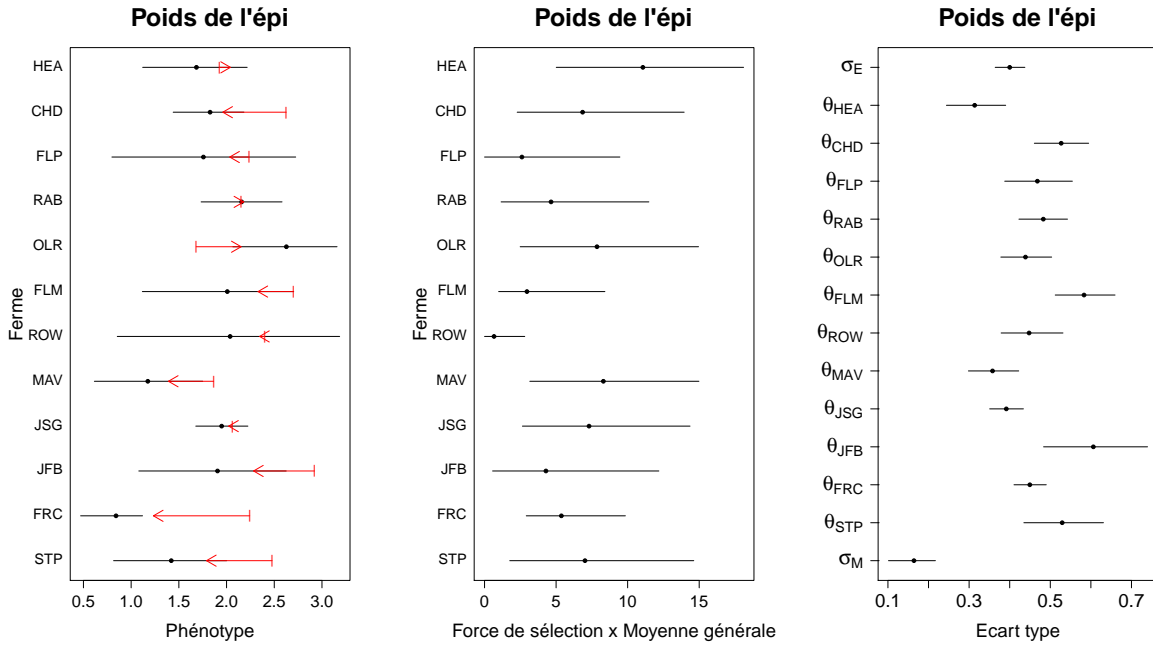


FIGURE 3.5 – Estimations du modèle pour le poids de l'épi : a. phénotype optimal par ferme (●), intervalle de confiance à 95% et évolution de l'effet génétique moyen (flèche rouge) ; b. Force de sélection estimée (●) et intervalle de confiance à 95% par ferme ; c. écart-types estimés (●) et intervalles de confiance des effets environnementaux et de la mutation.

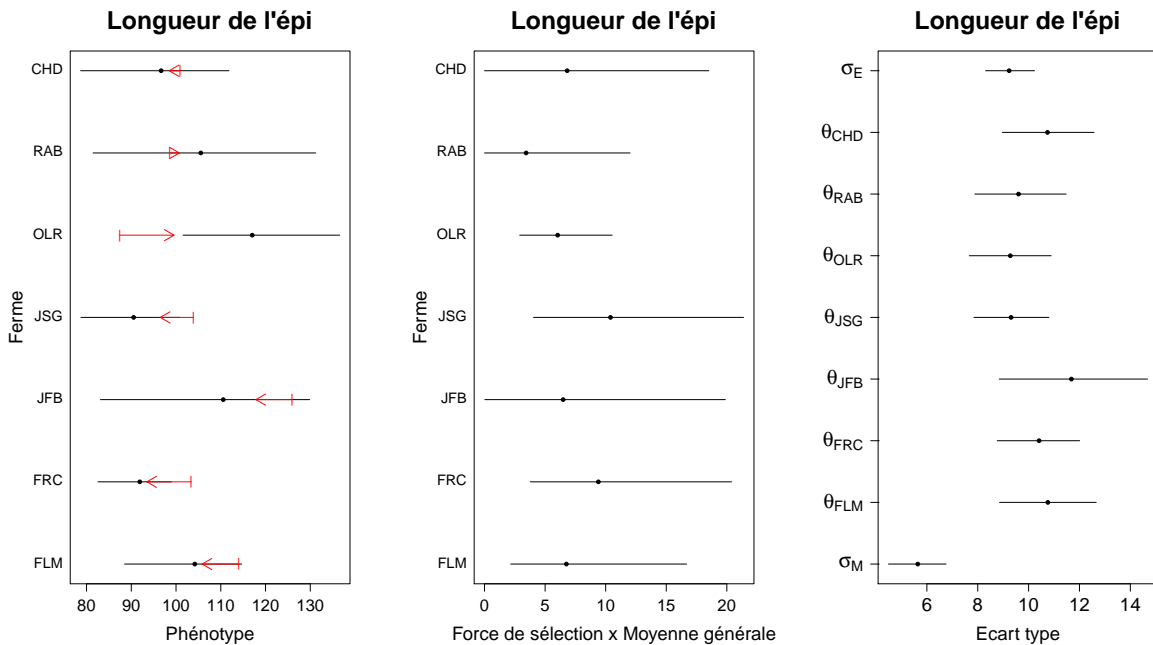


FIGURE 3.6 – Estimations du modèle pour la longueur de l'épi : a. phénotype optimal par ferme (●), intervalle de confiance à 95% et évolution de l'effet génétique moyen (flèche rouge) ; b. Force de sélection estimée (●) et intervalle de confiance à 95% par ferme ; c. écart-types estimés (●) et intervalles de confiance des effets environnementaux et de la mutation.

cas le modèle détectera une force de sélection non différente de zéro. Si la fluctuation est de faible amplitude et peu fréquente alors il est probable que cet effet se retrouve dans l'effet environnemental global et que le modèle détecte tout de même une sélection stabilisatrice ou directionnelle globale si elle existe. On s'attendrait à ce que la sélection naturelle favorise les plantes produisant des épis plus lourds, contenant plus de grains ou bien des grains plus gros, étant donné que cela contribue à un plus grand nombre de descendants et à une meilleure vigueur de ceux-ci respectivement. Or, on observe que ce n'est pas le cas pour la plupart des fermes. Cela pourrait venir de trade-offs entre traits sous sélection, un autre trait négativement corrélé pouvant être sélectionné positivement (Hereford et al., 2004; Lande et Arnold, 1983). Bien que le modèle ne soit pas tout à fait validé les résultats sont cohérents avec une autre étude réalisée sur des populations issues de croisements, diffusées et cultivées dans différentes fermes et sur lesquelles des données phénotypiques et génotypiques ont été récoltées. Les résultats (non publiés), semblent montrer que pour certaines populations la différenciation entre fermes pour la hauteur (Q_{ST}) est plus importante que la différenciation génotypique des zones neutres (F_{ST}), indiquant une sélection divergente. A l'inverse pour le poids de l'épi, pour la plupart des populations la différenciation phénotypique est inférieure à la différenciation génétique neutre, indiquant une sélection similaire dans les différents environnements, ce que l'on retrouve ici avec une sélection naturelle tendant à réduire le poids des épis dans la majorité des fermes. Si les populations évoluant sous sélection naturelle ont effectivement tendance à augmenter en hauteur et à produire des épis plus légers, alors il sera nécessaire d'effectuer un travail de sélection massale pour conserver la productivité et éviter que les plantes prennent trop de hauteur. En effet, nous avons vu dans le chapitre 2 que si les paysan.ne.s sont intéressé.e.s par les pailles hautes il.elle.s essaient néanmoins de limiter cette hauteur pour limiter la verse.

Après la rédaction de ce manuscrit le modèle a été validé par simulation sur différents environnements et certains priors ont été modifiés suite à la détection de faux positifs sur la force de sélection. Les résultats obtenus sont plus modérés : on ne détecte plus de sélection sur la hauteur tandis que moins de fermes présentent une sélection significative sur le poids des épis. Le modèle ainsi que les résultats sont présentés en annexe C.

3.3 Réponse à la sélection massale dans un programme de sélection participative

Dans le projet de sélection participative, les paysan.ne.s intéressé.e.s ont mis en place les essais pour analyser les différentiels de sélection et les réponses à la sélection tels que présentés dans le

chapitre 2. Dans le chapitre précédent j'ai présenté des résultats sur les données provenant de l'essai sur la sélection pour les mélanges, or les paysan.ne.s ont effectué des sélections massales en dehors de cet essai sur différents types de populations. Dans la partie qui suit, les données de l'ensemble du projet de sélection participative ont été analysées, ce qui a fait l'objet du stage de master 2 de Jonathan Locqueville (2018), afin d'avoir une vision globale de la manière de sélectionner des paysan.ne.s mais aussi des particularités : diversité de pratiques chez les paysan.ne.s et diversité de pratiques selon le type de population sélectionnée.

3.3.1 Matériel et méthodes

Les différentiels de sélection ont été calculés comme la différence entre la moyenne du bouquet de sélection et la moyenne du vrac, et la réponse à la sélection comme la différence entre la moyenne de la population sélectionnée et la moyenne de la population non sélectionnée. Certains résultats sont présentés en pourcentage, qui correspondent pour les caractères quantitatifs au différentiel de sélection (ou réponse à la sélection) divisé par la moyenne du vrac (ou de la population non sélectionnée), tandis que pour les caractères semi-quantitatifs cela correspond au différentiel de sélection (ou réponse à la sélection) divisé par la valeur moyenne de l'échelle de notation car la valeur moyenne du vrac (ou de la population non sélectionnée) pouvait être égale à zéro. Les variances dans les populations et les bouquets ont été estimées en utilisant le modèle 2.2 décrit dans le chapitre 2.

Les tests de comparaison de moyenne effectués sont des tests non paramétriques de Wilcoxon. Les résultats chiffrés sont présentés pour l'ensemble des caractères mesurés, tandis que les graphiques ne sont présentés que pour certains caractères qui m'ont semblé pertinents à présenter.

3.3.2 Quelles réponses à la sélection ont été observées dans le programme de sélection participative ?

Les paysan.ne.s sélectionnent au champ principalement des caractères visibles de productivité ou bien de vigueur globale de la plante qui résultent de son comportement global sur son cycle de développement (Rivière et al., 2015). On constate sur le tableau 3.2 que plusieurs caractères sont fortement sélectionnés : le poids de l'épi et le nombre moyen de grains par épi avec des différentiels de sélection de 28 et 23% respectivement. Cependant on constate que le poids de mille grains et le taux de protéine sont aussi sélectionnés positivement alors que le premier est plus difficile à voir au champ que le poids des épis ou le nombre de grains par épi, et le second est impossible à visualiser au champ. On n'observe donc pas d'effet de dilution du taux de protéine avec l'augmentation du nombre moyen de grains par épi ou de la taille des grains dans les épis sélectionnés par les paysan.ne.s. On observe aussi que, bien que l'on ait une sélection divergente sur les caractères

semi-quantitatifs (voir partie 2.2.3.2), en moyenne les paysan.ne.s sélectionnent plutôt des épis plus foncés et plus courbés.

Les réponses à la sélection sont globalement moins élevées que les différentiels de sélection : seuls le poids et la longueur de l'épi, ainsi que le nombre moyen de grains par épi présentent des réponses significatives et positives. On constate figure 3.7 que pour le poids de l'épi la plupart des populations sélectionnées pour des épis plus lourds présentent des épis plus lourds que la population non sélectionnée (réponse à la sélection positive), tandis que pour le poids de mille grains et le taux de protéine les réponses sont plus contrastées, on observe une corrélation moins forte entre différentiel et réponse à la sélection. Il semble que ces réponses positives sur le poids de l'épi et le nombre de grains soient associées à un certain gain au niveau du rendement en grain. En effet, les populations sélectionnées ont tendance à être plus productives que leurs versions non sélectionnées puisque l'on observe une réponse à la sélection positive pour le rendement, bien que non significativement différente de zéro en moyenne, la taille d'échantillon faible contribuant à une moindre puissance du test de comparaison. Concernant les caractères semi-quantitatifs, bien que les épis soient sélectionnés plus foncés et plus courbés, on n'observe pas de réponse à la sélection significative.

Tableau 3.2 – Différentiel de sélection et réponse à la sélection moyens

	Différentiel	Réponse
Poids de mille grains	4.25% *** (n=471)	1.79% (n=103)
Poids de l'épi	27.64% *** (n=467)	10.36% *** (n=105)
Longueur de l'épi	13.82% *** (n=63)	2.49% * (n=37)
Taux de protéine	1.51% *** (n=385)	0.39% (n=78)
Nombre moyen de grains par épi	22.91% *** (398)	13.71% ** (n=78)
Hauteur	-	1.65% (n=60)
Rendement	-	29.22% (n=23)
Couleur	3.60% ** (n=550)	2.22% (n=99)
Barbe	1.30% (n=552)	2.34% (n=99)
Courbure	7.17% *** (n=531)	4.15% (n=97)

3.3.3 Les différentiels et réponses sont-ils différents selon le type de population sélectionnée ?

Je me suis ensuite demandé si les paysan.ne.s avaient des pratiques de sélection différentes selon le type de population sélectionnée : variétés de pays ou anciennes, variétés modernes lignées pures, populations issues de croisement ou mélanges. La figure 3.7 ne montre pas de structuration dans les différentiels et/ou réponses pour l'ensemble des caractères en fonction du type de population, mais seulement une partie des données est illustrée puisque ne sont représentés que les cas pour lesquels étaient mesurés à la fois les différentiels et les réponses à la sélection.

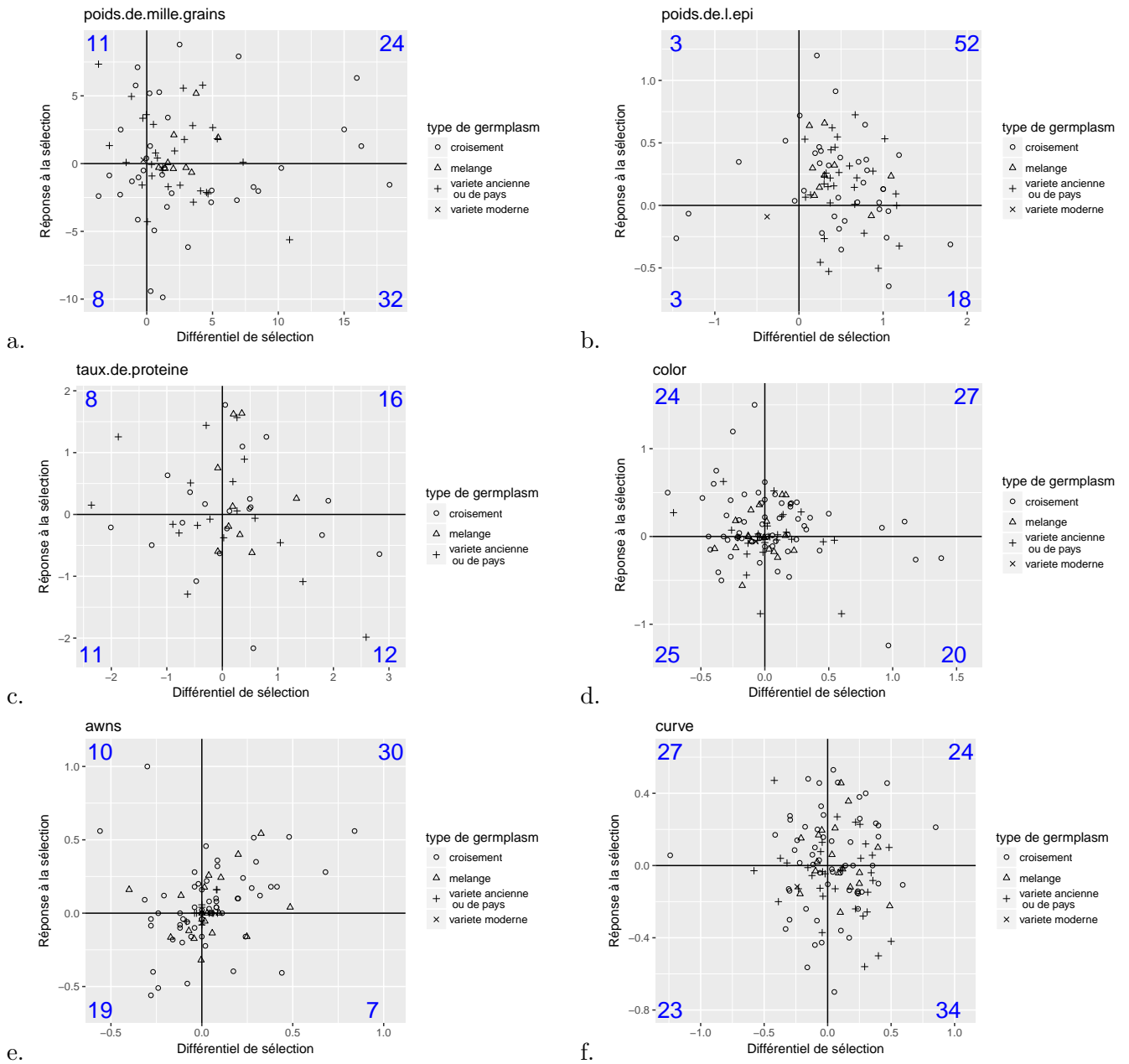


FIGURE 3.7 – Relation entre différentiel de sélection et réponse à la sélection pour a. le poids de mille grains, b. le poids de l'épi, c. le taux de protéine, d. la couleur, e. la présence de barbe et f. la courbure de l'épi, en fonction du type de population sélectionnée.

Tableau 3.3 – Différentiels de sélection moyens pour les différents caractères mesurés selon le type de population sélectionnée.

type de population	poids de mille grains	poids de l'épi	nombre moyen de grains par épi
croisement	4.85% *** (n=180)	29.93% *** (n=178)	27.19% *** (n=141)
mélange	1.75% ** (n=80)	20.23% *** (n=82)	13.82% *** (n=74)
variété de pays ou ancienne	4.8% *** (n=196)	29.86% *** (n=192)	22.82% *** (n=168)
variété moderne	3.08% * (n=15)	12.82% . (n=15)	28.51% *** (n=15)

type de population	longueur de l'épi	taux de protéine
croisement	12.67% *** (n=55)	3.25% ** (n=124)
mélange	-	1.35% * (n=72)
variété de pays ou ancienne	21.1% ** (n=8)	0.22% (n=175)
variété moderne	-	3% (n=14)

type de population	couleur	barbes	courbure
croisement	4.28% . (n=214)	2.92% (n=216)	9.76% *** (n=196)
mélange	0.22% (n=95)	3.95% (n=95)	5.49% * (n=95)
variété de pays ou ancienne	3.69% * (n=231)	2.01% ** (n=231)	5.9% *** (n=230)
variété moderne	3.69% (n=18)	6.04% (n=18)	13.96% * (n=18)

Le tableau 3.3 présente les différentiels de sélection moyens selon les quatre types de populations mentionnés ci-dessus, pour l'ensemble des caractères mesurés. On observe pour les différents caractères que les tendances sont les mêmes dans tous les types de variétés, avec des différentiels moyens positifs. On n'observe pas de différences pour les variables quantitatives entre les sélections dans les croisements et sélections dans les variétés de pays et anciennes excepté pour le taux de protéine et la longueur de l'épi (pour laquelle peu de données étaient disponibles), par contre le différentiel moyen pour les mélanges est sensiblement plus faible même s'il reste significatif. Cela peut illustrer ce qui a été discuté dans le chapitre 2 : la sélection peut être moins intense dans les mélanges du fait que les paysan.ne.s vont plutôt chercher à conserver la diversité présente dans ce mélange. Quant aux caractères morphologiques des épis, les différentiels sont significatifs et positifs pour tous les types de populations pour la courbure, et pour les variétés de pays et anciennes pour la couleur et la présence de barbes. Ainsi, les paysan.ne.s ont tendance à sélectionner des épis plus courbés dans tous les types de populations, et à sélectionner plus fortement dans les variétés de pays et anciennes des épis plus colorés et plus barbus. Pour la courbure la sélection semble être plus intense dans les croisements que dans les mélanges et les variétés anciennes ou de pays. Ici encore une plus faible intensité dans les mélanges peut s'expliquer par un souci de conservation de la diversité, et dans les variétés anciennes et de pays par une plus faible variabilité dans ce type de populations que dans les croisements.

3.3.4 Quelle diversité des pratiques de sélection paysanne ?

La figure 3.8 présente les différentiels de sélection en fonction des valeurs moyennes des populations chez six paysans pour le poids de mille grains, le poids de l'épi et la courbure de l'épi. On constate pour les deux premiers caractères que bien que la stratégie dominante soit plutôt de conserver les épis les plus gros et présentant de plus gros grains, certaines sélections vont plutôt dans le sens d'épis plus légers pour quelques populations chez deux paysans (FRC et JSG), ces épis présentant peut-être d'autres caractéristiques intéressantes telles que la couleur pour FRC (cf thèse de P. Rivière (2014)) et la résistance à la verse pour JSG (mais cela reste à vérifier). De plus pour le poids de l'épi, la sélection semble d'autant plus forte vers les gros épis que la population présente de petits épis. Concernant la courbure, certains sélectionnent majoritairement les épis plus courbés comme RAB et JSG, tandis que d'autres sélectionnent tantôt des épis plus courbés, tantôt des moins courbés. Pour plusieurs paysans les sélections sont plus intenses lorsque la population présente des épis droits (notés 0) ou très courbés (notés 2), peut-être dans le but de diversifier la population sur ce caractère.

3.3.5 Quels impacts de la sélection massale sur la variabilité des caractères ?

On observe dans le tableau 3.4 que bien que les paysan.ne.s sélectionnent beaucoup sur le poids de l'épi, en moyenne l'échantillon d'épis sélectionnés ne présente pas de réduction de variance par rapport à l'échantillon d'épis pris au hasard, et que la population résultante est même plus variable que la population non sélectionnée. On peut expliquer cela par le fait que les paysan.ne.s vont sélectionner à la fois des épis extrêmes, très lourds, mais aussi des épis moyens les plus fréquents dans la population, tendant à rééquilibrer la répartition de ces valeurs de trait et augmenter la variance dans le bouquet sélectionné mais aussi dans la population résultant de cette sélection.

De plus, les plantes présentant des épis plus lourds que les autres peuvent provenir de croisements, l'effet d'hétérosis leur conférant plus de vigueur par rapport au reste de la population (Gyawali et al., 1968). La plus grande variabilité dans la population résultant de la sélection pourrait alors s'expliquer par une ségrégation de ces nouveaux croisements. Ceci serait plus probable dans le cas des croisements et des mélanges, présentant une plus grande variabilité que les variétés anciennes et de pays. Mais ce n'est pas ce que l'on observe dans le tableau 3.5 qui présente les différences de variabilité pour les différents caractères selon le type de population sélectionnée (croisement, mélange, variété ancienne et de pays). En effet, on constate que le gain en variabilité pour le poids de l'épi dans les descendances après sélection est plus important dans les croisements et les variétés de pays et anciennes que dans les mélanges.

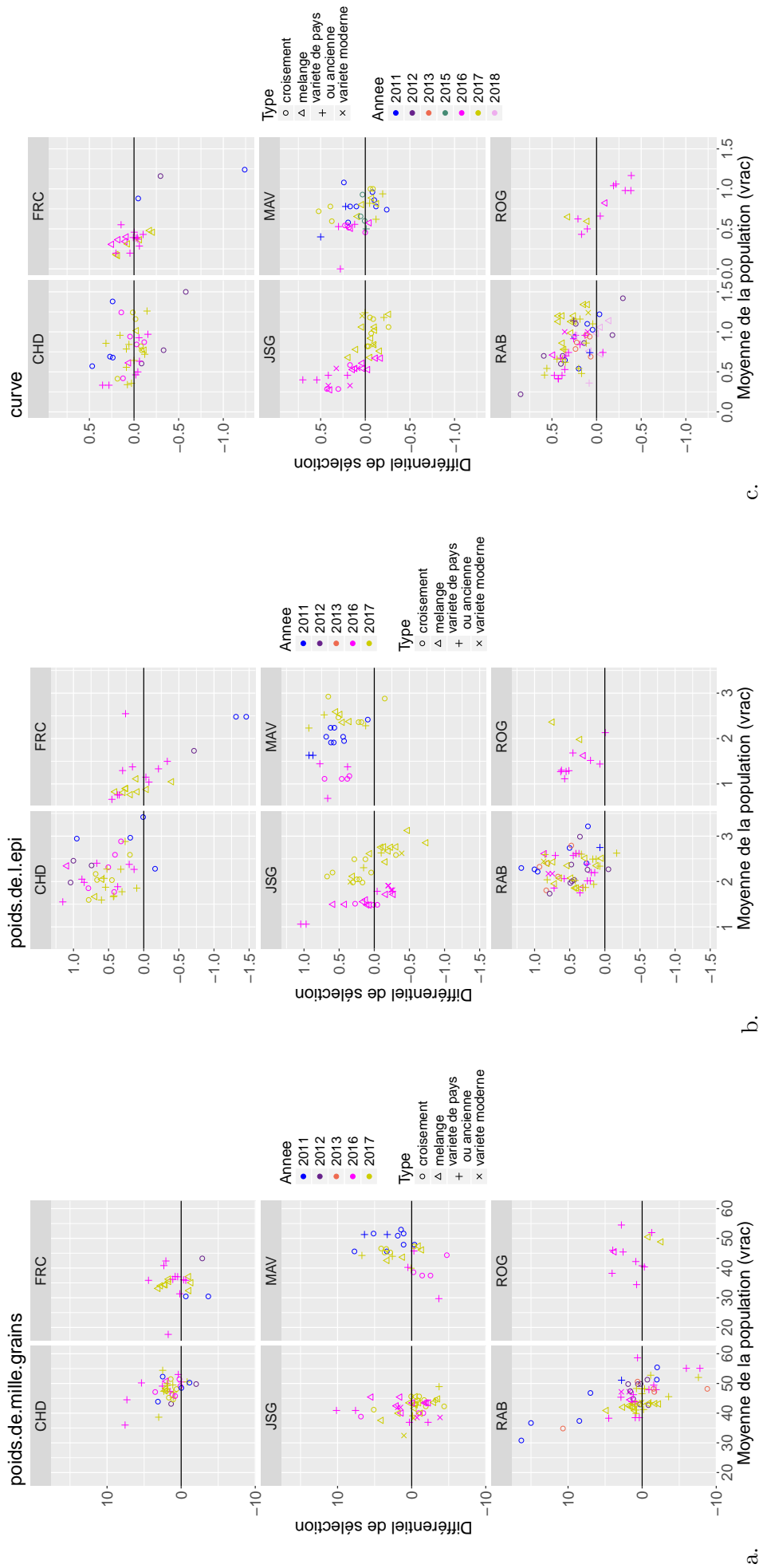


FIGURE 3.8 – Différentiels de sélection en fonction de la moyenne de la population pour 6 paysans différents pour a. le poids de mille grains, b. le poids de l'épi et c. la courbure de l'épi.

A l'inverse pour les variables semi-quantitatives le bouquet sélectionné est généralement moins variable que les épis pris au hasard pour la courbure de l'épi et la présence de barbes, perte que l'on ne retrouve significative dans les populations issues de sélection que pour la présence de barbes pour les variétés anciennes et de pays. On observe ici encore que les sélections dans les mélanges conservent plus de variabilité que les sélections dans les autres types de populations pour la couleur et la présence de barbes.

Tableau 3.4 – Différence relative des variances intra-population pour d'un côté le bouquet d'épis sélectionnés vs le vrac (B-V), et de l'autre la population issue de sélection vs la population non sélectionnée (S-NS).

	B-V	S-NS
Poids de l'épi	2.23% (n=484)	9.24% ** (n=97)
Couleur	-0.53% (n=549)	-1.18% (n=121)
Barbe	-0.99% *** (n=551)	-1.63% * (n=121)
Courbure	-1.94% *** (n=530)	-0.62% (n=116)

Tableau 3.5 – Différence relative des variances intra-population pour d'un côté le bouquet d'épis sélectionnés vs le vrac (B-V), et de l'autre la population issue de sélection vs la population non sélectionnée (S-NS) selon les différents types de populations.

		croisement	mélange	variété de pays ou ancienne
Poids de l'épi	B-V	2.55% (n=171)	1.02% (n=94)	2.08% . (n=203)
	S-NS	9.96% * (n=59)	2.17% (n=9)	9.95% * (n=29)
Couleur	B-V	-0.014 . (n=218)	0.0041 (n=87)	-0.0033 (n=226)
	S-NS	-0.019 (n=74)	0.047 (n=9)	-0.012 . (n=37)
Barbes	B-V	-0.017 * (n=220)	0.0048 (n=87)	-0.008 *** (n=226)
	S-NS	-0.017 (n=75)	-0.0025 (n=9)	-0.019 ** (n=36)
Courbure	B-V	-0.016 (n=200)	-0.018 * (n=87)	-0.022 *** (n=225)
	S-NS	-0.0064 (n=69)	-0.0085 (n=9)	-0.0008 (n=37)

3.3.6 Discussion

Nous avons vu que la sélection paysanne privilégiait les plantes les plus productives, présentant des épis plus gros avec plus de grains et des grains plutôt plus gros tout en maintenant le taux de protéine. Ces résultats sont cohérents avec ceux obtenus dans l'essai de sélection pour les mélanges présentés dans le chapitre 2. La sélection d'épis contenant un taux de protéine plus important pourrait être dû à une sélection vers des épis plus colorés (Crowley et al., 2013) puisque l'on a vu que le différentiel de sélection sur ce dernier caractère est positif et significatif, ou bien à une élimination des plantes chétives présentant des petits épis peu remplis qui eux peuvent être échantillonnés aléatoirement dans la population. Les caractères morphologiques sont aussi sélectionnés vers des épis plus colorés et plus courbés, on l'a vu dans le chapitre 2 sans doute pour leur teneur présumée plus grande en caroténoïdes et en certains minéraux, et leur meilleur séchage

avant la récolte par un plus grand ruissellement de l'eau de pluie. Certains caractères, comme de poids de l'épi et le nombre moyen de grains par épi sont plus héréditaires que d'autres, mais malgré cela on observe des réponses allant dans le même sens que le différentiel de sélection pour tous les caractères bien que la réponse à la sélection ne soit pas toujours significative.

On pourrait s'attendre à une plus grande intensité de sélection dans les mélanges car leur variabilité offre aux paysan.ne.s plus de possibilité pour sélectionner les plus belles plantes mais ce n'est pas le cas. Les paysan.ne.s cherchent plutôt à conserver la diversité des composantes des mélanges, ce que l'on a mis en évidence avec des différentiels de sélection un peu moins important dans les mélanges par rapport aux autres types de populations et une conservation de la variabilité dans les bouquets de sélection. En effet, les variétés composant les mélanges ont souvent été choisies pour certaines qualités (production, boulangère, esthétique) que les paysan.ne.s vont chercher à conserver. A l'inverse dans une variété il.elle.s peuvent plutôt vouloir conserver la typicité de la variété et sélectionner plus fortement vers le type recherché sans craindre trop de perdre la diversité dans ce type de population. Ainsi la sélection paysanne dans ces dernières peut faire perdre en variabilité pour les caractères morphologiques des épis, en revanche nous avons vu que sur le poids des épis la sélection n'induit pas de perte de variabilité. Il serait intéressant d'analyser plus finement les pratiques de sélection des paysan.ne.s selon les différents types de populations sélectionnées : est-ce plutôt une sélection par troncature en éliminant une partie de la population ou bien un décalage de la distribution ?

3.4 Adaptation et stabilité des populations paysannes

3.4.1 Présentation du projet *EcoAgri*

Le projet de sélection participative ayant démarré depuis plus de 10 ans, plusieurs paysan.ne.s ont développé sur leur ferme des populations, dont certaines sont utilisées aujourd'hui en production. Leurs pratiques étant très diversifiées, à la fois dans la sélection (nous l'avons vu dans le chapitre 2) et dans la création des populations (croisements entre différents types de variétés, sélection dans des variétés ou des populations issues de croisement, mélanges de variétés, de croisements, ...), les populations développées à la ferme sont également très diversifiées et présentent des niveaux de diversité intra-population variés. En 2013-2015 a été mené un projet visant à évaluer les premières populations issues du travail paysan de sélection, à la fois pour leur comportement agronomique mais aussi leurs qualités nutritionnelles, sensorielles et leur diversité génétique. Les populations ont été comparées à deux variétés commerciales lignées pures. En plus de qualités nutritionnelles et sensorielles spécifiques, les populations issues de sélection participative ont montré un potentiel agronomique de production soit dans des conditions d'AB plutôt favorables, soit dans

des conditions plutôt limitantes. Les résultats agronomiques et nutritionnels sont présentés dans l'annexe D. Étant donné que ces populations ont à la fois été soumises à des pressions de sélection naturelle différentes entre fermes (cf partie 3.2) et qu'elles ont été sélectionnées par les paysan.ne.s qui les ont développées sur la base de structures génétiques très différentes, nous avons souhaité les caractériser plus finement et cherché si elles présentaient une certaine adaptation locale et une plus grande stabilité que les variétés commerciales lignées pures. Dans la section qui suit, j'ai donc cherché si l'on pouvait détecter une adaptation de ces populations à leurs environnements d'origine et si ces populations étaient plus stables dans le temps que des variétés commerciales.

3.4.1.1 Populations étudiées

Pour la mise en place de l'essai dit "*EcoAgri*" en 2013, cinq paysans ont proposé dix populations d'origines et de compositions diverses : une variété ancienne ayant été cultivée pendant plusieurs générations à la ferme, une sélection dans une variété de pays, une population issue de croisement, plusieurs mélanges plus ou moins complexes de variétés de pays et/ou de croisements (tableau 3.6). Ont aussi été testées deux variétés commerciales fréquemment utilisées en agriculture biologique : Renan et Hendrix. Quatre des cinq paysans ont accueilli l'essai chez eux, ainsi que deux paysans supplémentaires n'ayant pas proposé de populations (tableau 3.7).

3.4.1.2 Description des essais et mesures effectuées

Les essais ont été mis en place lors des saisons 2013-2014 et 2014-2015, sur les six fermes présentées dans le tableau 3.7 avec un dispositif à deux blocs complets (ou trois sur la ferme JSG), chaque variété et population étant présente une fois dans chaque bloc.

Les mesures effectuées sont présentées dans le tableau 3.8. Elles ont été effectuées sur 25 épis par parcelle pour les mesures prises individuellement, et sur l'ensemble du grain battu pour chaque parcelle pour les mesures globales (poids de mille grains, taux de protéine, rendement).

3.4.2 Adaptation locale des populations sélectionnées à la ferme

Dans cette partie, j'ai recherché des indices d'adaptation locale en appliquant les analyses des dispositifs de transplantations réciproques aux populations qui ont été cultivées à la fois dans leur ferme d'origine (situation de sympatrie) et dans cinq autres fermes (situation d'allopatrie), dans des environnements contrastés. Ainsi j'ai tenté de détecter de l'adaptation locale en comparant le comportement des populations originaires de la ferme et celles importées sur la ferme (test "Migrant vs Résident" (Kawecki et Ebert, 2004)), mais aussi en comparant le comportement des populations dans leur ferme d'origine avec leur comportement dans les autres fermes (test "Home vs "Away" (Kawecki et Ebert, 2004)). Ces deux analyses permettent de tester deux aspects complémentaires

Tableau 3.6 – Populations proposées par les paysans et leur composition

Variété	Paysan / Obten- teur	Type
Saint-Priest	FLM	Issue d'une variété suédoise (Progress)
Rouge du Roc	JFB	Population issue d'une sélection massale dans Rouge de Bordeaux
Savoysone	RAB	Population issue d'un croisement entre 2 variétés de pays
Pop dynamique 2	FLM	Mélange de 3 variétés de pays et 2 variétés récentes
Mélange 5 bourguignon	BER	Mélange de 11 variétés de pays
Mélange 1 13 pops	BER	Mélange de 13 populations issues de croisements
Mélange du Sud-Ouest	JFB	Mélange d'environ 18 variétés de pays
Rocaloex	RAB	Mélange de 11 populations issues de croisements
Japhabelle	JFB	Mélange de 25 populations issues de croisements
Dauphibois	CHD	Mélange de 26 populations et croisements
Renan	INRA	Variété commerciale inscrite en 1989
Hendrix	INRA	Variété commerciale inscrite en 2013

Tableau 3.7 – Paysans ayant proposé des populations et ayant mis en place les essais

Paysan	Proposition de variété	Participation aux essais
BER	X	
CHD	X	X
FLM	X	X
FRC		X
JFB	X	X
JSG		X
RAB	X	X

Tableau 3.8 – Variables mesurées par l'équipe de recherche sur les épis ou sur les plantes et méthode associée.

variable	méthode
Couleur ^{i,1}	Couleur de l'épi de 0 (blanc) à 2 (rouge ou très foncé). Les valeurs possibles sont 0, 0.5, 1, 1.5 et 2.
barbes ^{i,1}	présence de barbes sur les épis de 0 (pas de barbes) à 2 (très barbues). Les valeurs possibles sont 0, 0.5, 1, 1.5 et 2.
courbe ^{i,1}	courbe de l'épi à maturité de 0 (épi droit) à 2 (épi faisant une rotation à 180°). Les valeurs possibles sont 0, 0.5, 1, 1.5 et 2.
hauteur ^{g,i,1}	hauteur de la plante du sol au sommet de l'épi (sans les barbes) en mm.
LLSD ^{i,1}	distance de la feuille drapeau à la base de l'épi en mm.
longueur de l'épi ^{i,1}	longueur de l'épi en mm.
nb d'épillets ^{i,2}	nombre d'épillets.
nb d'épillets stériles ^{i,2}	somme d'épillets stériles sur un épi.
poids de l'épi ^{i,2}	poids de l'épi en g.
protéine ^{g,2}	% de protéine dans le grain mesuré avec la technologie NIRS (spectrométrie infrarouge) à l'INRA de Clermont Ferrand sur grain entier.
pmg ^{g,2}	poids de mille grains en g.
rendement ^{g,1}	rendement en qx/ha.

^g : mesure globale.

ⁱ : mesure individuelle sur 25 plantes.

¹ : mesure à la ferme.

² : mesure à la station de recherche sur un échantillon d'épi envoyé par les paysans.

de l'adaptation locale, le premier cherchant à détecter une supériorité des populations locales sur les populations migrantes tandis que le second cherche à détecter un meilleur comportement de la population dans sa ferme d'origine plutôt que dans d'autres environnements. Ce type d'analyse est classiquement fait sur des traits directement liés à la valeur sélective, comme la fécondité ou le taux de survie (Hereford, 2009). Ici nous devons nous contenter de composantes du rendement, liées à la productivité du peuplement : longueur et poids de l'épi, nombre d'épillets, proportion d'épillets stériles, poids de mille grains et rendement. On étudie aussi le taux de protéine, caractère lié à la qualité qui pourrait aussi être lié à la vigueur des descendants dans les premiers stades de développement (Evans et Bhatt, 1977).

3.4.2.1 Modèles

Migrant-Résident On cherche à savoir si, dans un environnement donné, les populations ayant été développées dans cet environnement ("Résidentes") sont plus adaptées que celles provenant d'autres fermes ("Migrantes"). La prise en compte dans le modèle des effets principaux des populations et des environnements permet de s'affranchir de ces effets et de ne détecter que des avantages

relatifs qui seraient liés au statut de "Résident". Pour cela, on utilise le modèle d'ANOVA suivant :

$$\begin{aligned}
 Y_{ijklm} = & \mu + env_j + pop_i + annee_l + MR_{k_{ij}} + (env \times annee)_{jl} + (MR \times env)_{k_{ij}j} \\
 & + rep(env \times annee)_{mjl} + (MR \times env \times annee)_{k_{ij}jl} + R_{ijklm}
 \end{aligned}
 \tag{3.2}$$

avec Y_{ijklm} la valeur phénotypique de la population i dans la ferme j , l'année l et la répétition m , env_j l'effet de l'environnement j , pop_i l'effet de la population i , $annee_l$ l'effet de l'année l , $MR_{k_{ij}}$ le statut migrant ("M") ou résident ("R") de la population i dans l'environnement j .

La comparaison des valeurs mesurées pour toutes les populations et toutes les fermes en situation de sympatrie et en situation d'allopatricité (mesurée ici par l'effet MR) donne une mesure globale de l'adaptation locale (Blanquart et al., 2013). L'interaction $(MR \times env)_{k_{ij}j}$ renseigne sur des spécificités d'adaptation propres à chaque ferme et la triple interaction détecte si cette adaptation est spécifique de l'année.

Home vs Away Une deuxième manière d'étudier l'adaptation des populations à leur environnement d'origine est de comparer leur comportement sur leur ferme d'origine avec leur comportement sur les autres fermes : si le premier est supérieur au second alors la population est plus adaptée à son environnement d'origine qu'aux autres environnements. Le modèle utilisé est le suivant :

$$\begin{aligned}
 Y_{ijklm} = & \mu + env_j + pop_i + annee_l + MR_{k_{ij}} + (env \times annee)_{jl} + (MR \times pop)_{k_{ij}i} \\
 & + rep(env \times annee)_{mjl} + (MR \times pop \times annee)_{k_{ij}l} + R_{ijklm}
 \end{aligned}
 \tag{3.3}$$

avec Y_{ijklm} la valeur phénotypique de la population i dans la ferme j , l'année l et la répétition m , env_j l'effet de l'environnement j , pop_i l'effet de la population i , $annee_l$ l'effet de l'année l , $MR_{k_{ij}}$ le statut migrant ("M") ou résident ("R") de la population i dans l'environnement j .

De la même façon que pour le modèle précédent, l'effet MR teste pour une adaptation globale des populations à leur ferme d'origine. Ici l'interaction $(MR \times pop)_{k_{ij}i}$ renseigne sur les spécificités d'adaptations propres à chaque population et la triple interaction détecte si cette adaptation est spécifique de l'année.

3.4.2.2 Résultats

On constate sur les tableaux 3.9 et 3.10 que seuls deux caractères présentent un effet MR significatif : la proportion d'épillets stériles et le taux de protéine. Ces deux caractères présentent aussi des interactions entre effet MR et *environnement* ou *population* significatifs. Sur la figure 3.9 on peut observer que les résidents présentent plus d'épillets stériles que les migrants, ce qui

Tableau 3.9 – Résultats du modèle Migrant-Résident

	Df	longueur de l'épi (mm)		poids de l'épi (g)		nombre d'épillets	
		Sum Sq	F value	Sum Sq	F value	Sum Sq	F value
env	3	75850.5	111.42 ***	116.3	97.89 ***	2085.3	151.19 ***
pop	7	35836.1	22.56 ***	50.9	18.36 ***	1849.9	57.48 ***
annee	1	66707.2	293.96 ***	113.5	286.65 ***	8.3	1.81
MR	1	297	1.31	0.1	0.23	8.3	1.82
env :annee	3	69552.6	102.17 ***	20.3	17.11 ***	357.1	25.89 ***
env :MR	3	2578.8	3.79 *	2.6	2.16 .	13.4	0.97
env :annee :block	8	18186.1	10.02 ***	21.1	6.67 ***	165.6	4.5 ***
env :annee :MR	4	3718.8	4.1 **	9.6	6.05 ***	26	1.42
Residuals	3100	703478.4		1219.4		14160.1	

	Df	% épillets stériles		pmg (g)	
		Sum Sq	F value	Sum Sq	F value
env	3	0.3	23.15 ***	189.8	15.81 ***
pop	7	1.2	39.48 ***	604.7	21.58 ***
annee	1	1.8	405.72 ***	158.1	39.5 ***
MR	1	0	9.56 **	5.7	1.42
env :annee	3	0.4	26.91 ***	100	8.32 ***
env :MR	3	0.1	4.8 **	3	0.25
env :annee :block	8	0.2	6.29 ***	59.8	1.87 .
env :annee :MR	4	0.1	5.87 ***	14.2	0.89
Residuals	3100	13.4		380.4	

	Df	taux protéique (%)		rendement	
		Sum Sq	F value	Sum Sq	F value
env	3	48.9	44.85 ***	5485.3	96.82 ***
pop	7	31.6	12.42 ***	400.6	3.03 **
annee	1	152.4	419.4 ***	870.7	46.11 ***
MR	1	2.8	7.58 **	0.4	0.02
env :annee	3	82.5	75.66 ***	2717.9	47.97 ***
env :MR	3	3.3	3.06 *	95.4	1.68
env :annee :block	8	4.3	1.48	249	1.65
env :annee :MR	4	1.2	0.82	81.3	1.08
Residuals	3100	34.2		1680.7	

Tableau 3.10 – Résultats du modèle Home vs Away

	Df	longueur de l'épi (mm)		poids de l'épi (g)		nombre d'épillets	
		Sum Sq	F value	Sum Sq	F value	Sum Sq	F value
env	3	75850.5	112.65 ***	116.3	101.03 ***	2085.3	151.94 ***
pop	7	35836.1	22.81 ***	50.9	18.95 ***	1849.9	57.77 ***
annee	1	66707.2	297.21 ***	113.5	295.84 ***	8.3	1.81
MR	1	297	1.32	0.1	0.24	8.3	1.82
env :annee	3	69552.6	103.29 ***	20.3	17.66 ***	357.1	26.02 ***
pop :MR	7	5048.4	3.21 **	15.4	5.72 ***	59.7	1.86 .
env :annee :block	8	18223.1	10.15 ***	21.1	6.89 ***	165.4	4.52 ***
pop :annee :MR	15	12269.9	3.64 ***	40.4	7.02 ***	118.5	1.73 *
Residuals	3085	692420.7		1175.8		14021.4	

	Df	% épillets stériles		pmg (g)	
		Sum Sq	F value	Sum Sq	F value
env	3	0.3	23.52 ***	189.8	17.85 ***
pop	7	1.2	40.1 ***	604.7	24.37 ***
annee	1	1.8	412.1 ***	158.1	44.61 ***
MR	1	0	9.71 **	5.7	1.61
env :annee	3	0.4	27.33 ***	100	9.4 ***
pop :MR	7	0.1	3.78 ***	7.8	0.31
env :annee :block	8	0.2	6.38 ***	59.8	2.11 *
pop :annee :MR	15	0.3	5.03 ***	106.2	2 *
Residuals	3085	13.1		283.6	

	Df	taux protéique (%)		rendement	
		Sum Sq	F value	Sum Sq	F value
env	3	48.9	45.27 ***	5485.3	111.27 ***
pop	7	31.6	12.54 ***	400.6	3.48 **
annee	1	152.4	423.35 ***	870.7	52.98 ***
MR	1	2.8	7.65 **	0.4	0.02
env :annee	3	82.5	76.38 ***	2717.9	55.13 ***
pop :MR	7	6.2	2.47 *	170.9	1.49
env :annee :block	8	4.3	1.5	248.9	1.89 .
pop :annee :MR	15	4	0.75	470.7	1.91 *
Residuals	3085	28.4		1216	

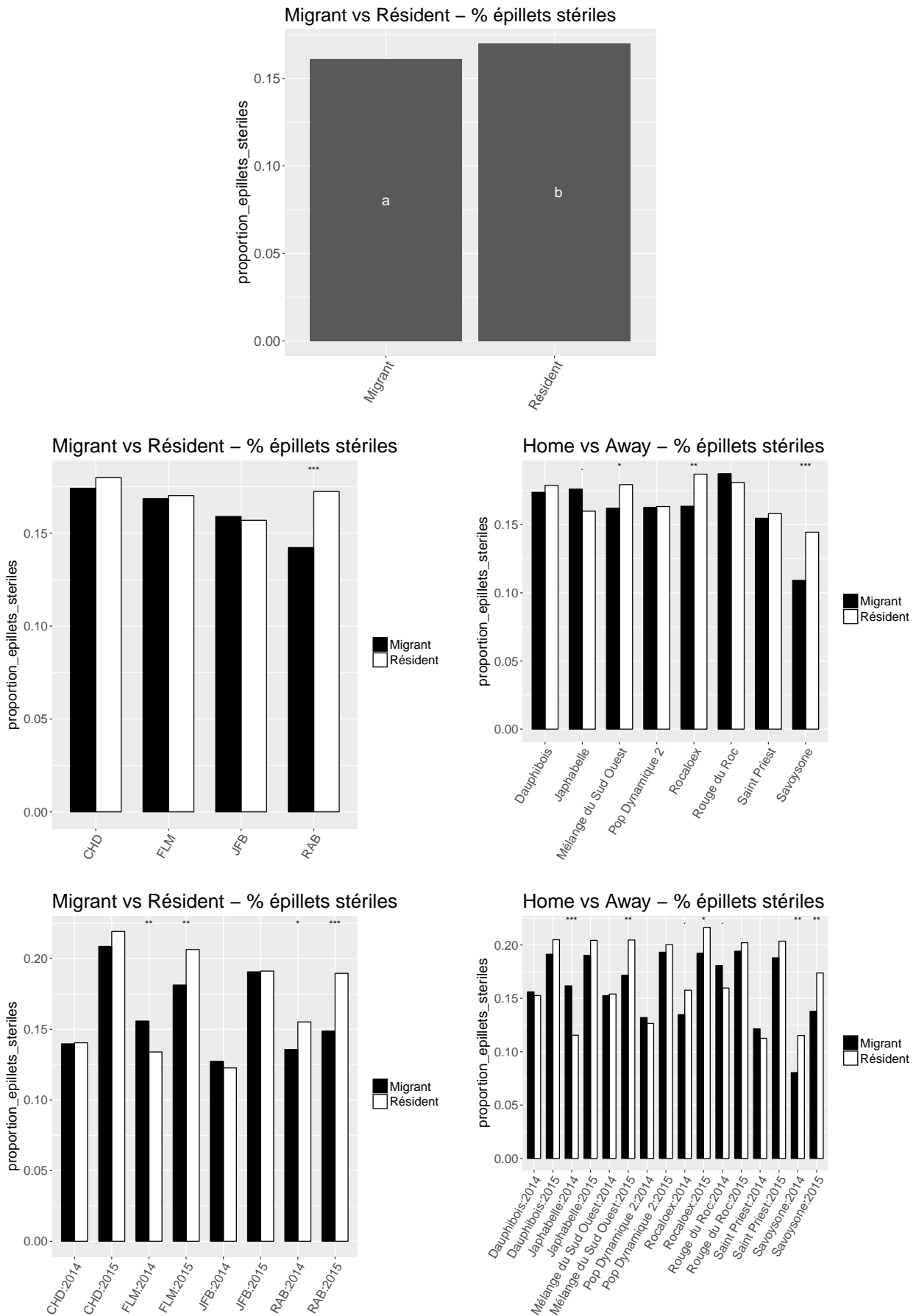


FIGURE 3.9 – Résultats des modèles Migrant-Résident et Home-Away pour la poportion d'épillets stériles : valeurs moyennes calculées par la méthode des moindres carrés (lsmeans) pour les effets intégrant le statut migrant ou résident (effet principal, interactions d'ordre 1 et 2).

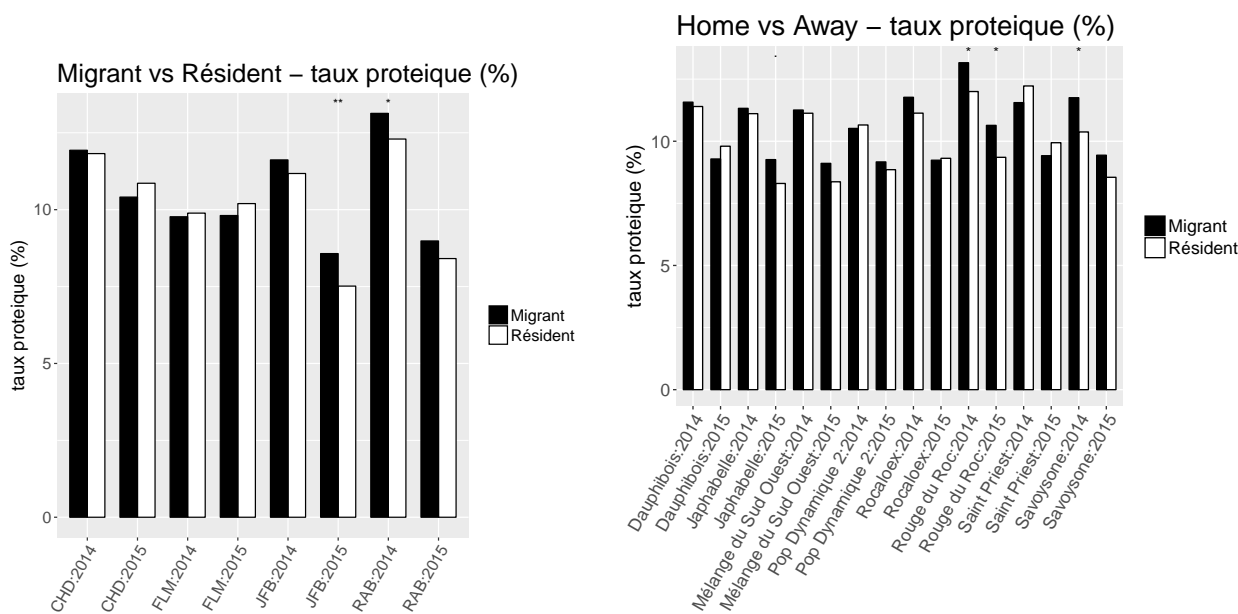


FIGURE 3.10 – Résultats des modèles Migrant vs Résident et Home vs Away pour le taux de protéine (interactions d'ordre 2).

est dû principalement à une ferme, RAB, pour laquelle on observe ce phénomène les deux années. Pour les autres fermes on n'observe pas de tendances significatives et cohérentes les deux années, voire il y a une inversion de la tendance chez FLM. Les populations cultivées chez elles présentent plus d'épillets stériles que lorsqu'elles sont cultivées dans les autres fermes, effet dû principalement à quelques populations : Savoysone en 2014 et 2015, Mélange du Sud-Ouest en 2015 et Rocaloex en 2015. A l'inverse, Japhabelle en 2014 présente moins d'épillets stériles sur sa ferme d'origine que sur les autres fermes.

De la même façon concernant le taux de protéine, les migrants contiennent un peu plus de protéine que les résidents. La teneur plus élevée en protéine est significative dans des cas particuliers, lorsque l'on compare les migrants aux résidents chez JFB en 2015 et RAB en 2014 (figure 3.10). Pour le modèle Home vs Away deux populations ont une teneur en protéine moins élevée dans leur ferme d'origine : Savoysone (origine RAB) et Rouge du Roc (origine JFB).

Pour la longueur de l'épi, le poids de l'épi, le poids de mille grains et le rendement, certaines interactions d'ordre 1 ou d'ordre 2 sont significatives mais sans effet principal du statut migrant ou résident. Pour le rendement, seule l'interaction d'ordre 3 dans le modèle "Home vs Away" est significative.

Les résultats pour le poids de l'épi et le rendement sont présentés sur les figures 3.11 et 3.12. Sur la ferme de JFB, les populations résidentes présentent de plus gros épis que les migrantes, mais les effets migrants et résidents restent contrastés selon les années pour les autres fermes. Dans le modèle Home vs Away, la population Rouge du Roc présente un poids de l'épi nettement plus fort

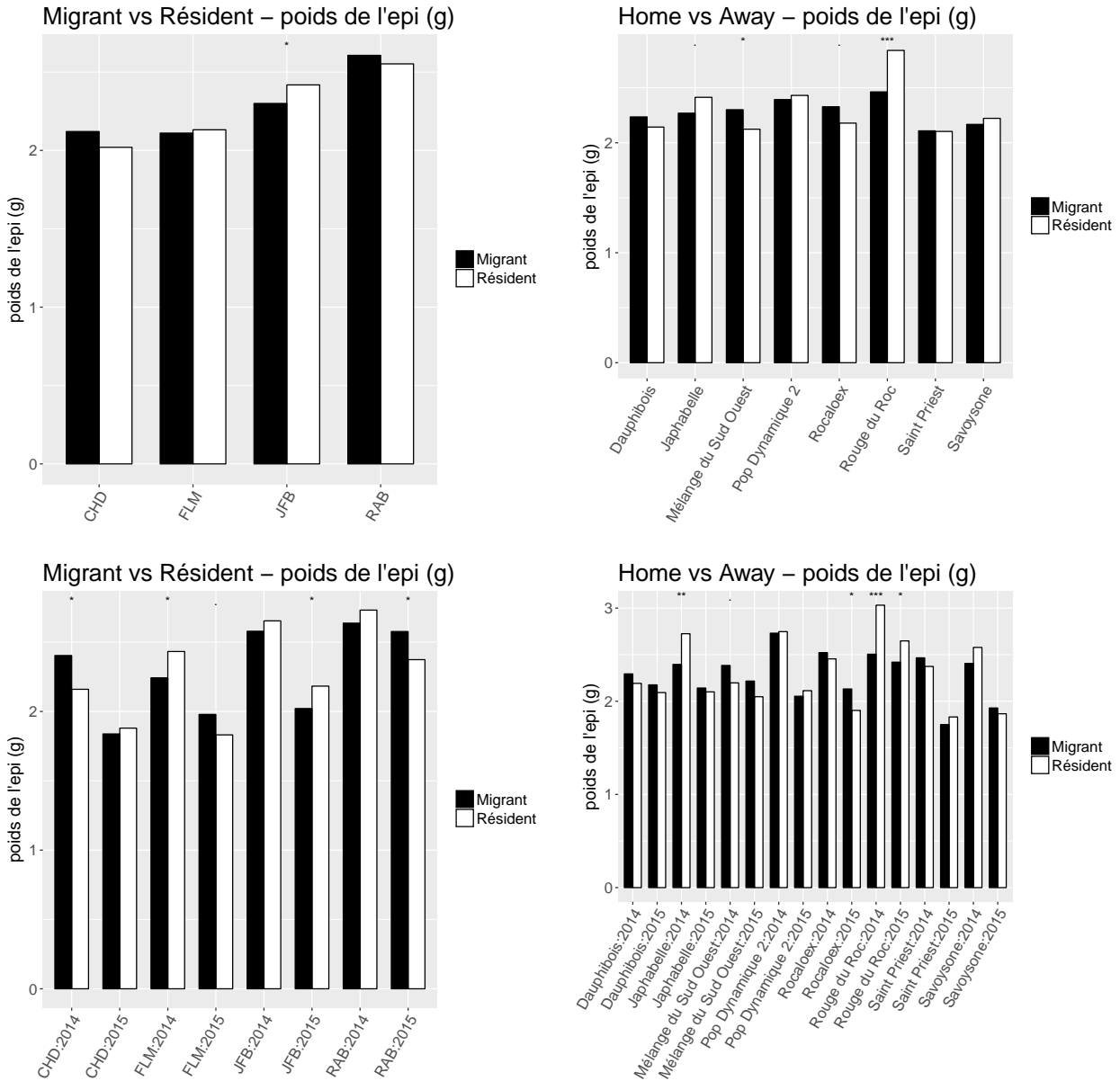


FIGURE 3.11 – Résultats des modèles Migrant-Résident et Home-Away pour le poids de l'épi : valeurs moyennes calculées par la méthode des moindres carrés (lsmeans) pour les effets intégrant le statut migrant ou résident (interactions d'ordre 1 et 2).

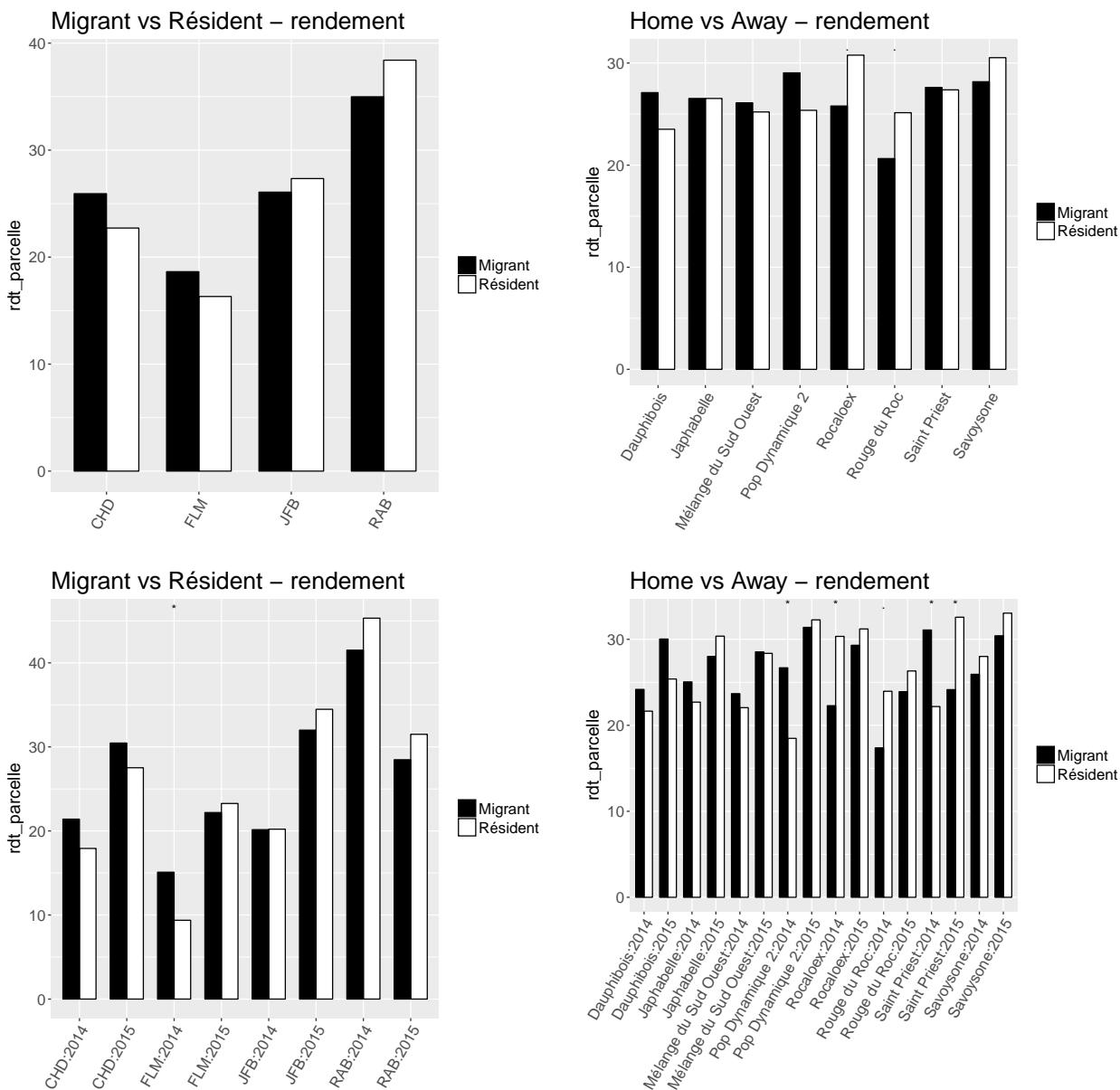


FIGURE 3.12 – Résultats des modèles Migrant-Résident et Home-Away pour le rendement : valeurs moyennes calculées par la méthode des moindres carrés (lsmeans) pour les effets intégrant le statut migrant ou résident (interactions d'ordre 1 et 2).

lorsqu'elle est cultivée dans sa ferme d'origine les deux années et c'est vrai aussi pour la variété Japhabelle en 2014 ; les résultats pour les autres populations sont légers et plutôt dans le sens d'un avantage pour les populations cultivées à l'extérieur plutôt que chez elles. Pour le rendement on ne constate qu'une différence significative pour le modèle Migrant-Résident chez FLM en 2014, avec les migrants présentant un rendement plus élevé. Dans les autres fermes d'autres années ce sont des résultats contrastés. Quant au modèle Home vs Away, selon les populations et les années les différences significatives donnent la supériorité tantôt aux résidents, tantôt aux migrants. La population Rouge du Roc semble confirmer sa performance du poids de l'épi pour le rendement sur sa ferme d'origine.

Ainsi, mis à part quelques résultats marginaux, ces résultats hétérogènes selon les années, les fermes et les populations, ne permettent pas de détecter d'adaptation locale au niveau de ces variétés issues de sélection participative.

On s'attend à une adaptation plus importante quand on compare des populations venant d'environnements très divergents (Hereford et Winn, 2008). Or la partie précédente a montré que l'on peut détecter des optima de sélection contrastés sur différentes fermes. J'ai ainsi essayé de regrouper les environnements pour lesquels on avait estimé des valeurs d'optima de sélection proches pour le poids de l'épi et ré-analyser les données avec l'approche précédente. Les résultats indiquent que l'effet principal *MR* n'est pas significatif ($F = 0.24$, $p = 0.62$) tandis que les interactions d'ordre 1 et 2 sont faiblement significatives ($F = 2.26$, $p = 0.079$ pour l'interaction *MR* × *environnement* et $F = 2.01$, $p = 0.09$ pour l'interaction *MR* × *environnement* × *année*). On constate sur la figure 3.13 que si les résidents présentent des épis plus lourds que les migrants dans le groupe 1, cet effet n'est significatif qu'une année tandis que dans le groupe 2 en 2015 ce sont les migrants qui présentent des épis significativement plus lourds. Concernant la longueur de l'épi il a été trop difficile de former des groupes avec ces quatre fermes car les optima de sélection sont contrastés (97mm pour CHD, 104 et 105mm pour FLM et RAB, 110 pour JFB).

3.4.2.3 Discussion

Ces analyses n'ont pas permis la détection d'adaptation locale parmi ces populations issues de sélection participative. Ceci peut s'expliquer par plusieurs phénomènes. Tout d'abord, les populations étudiées sont relativement récentes, le plupart des mélanges ayant été créés après 2008 et le croisement Savoysone ayant été fait en 2009, et ont ainsi eu peu d'années d'évolution dans leur ferme pour pouvoir s'adapter, contrairement aux populations naturelles étudiées classiquement avec ce type d'approches. On peut noter tout de même que la population qui présente les signaux les plus forts d'adaptation locale pour le poids de l'épi est l'une des plus anciennes, Rouge du Roc, sélectionnée initialement en 2001 par JFB au sein de la variété Rouge de Bordeaux, elle-même

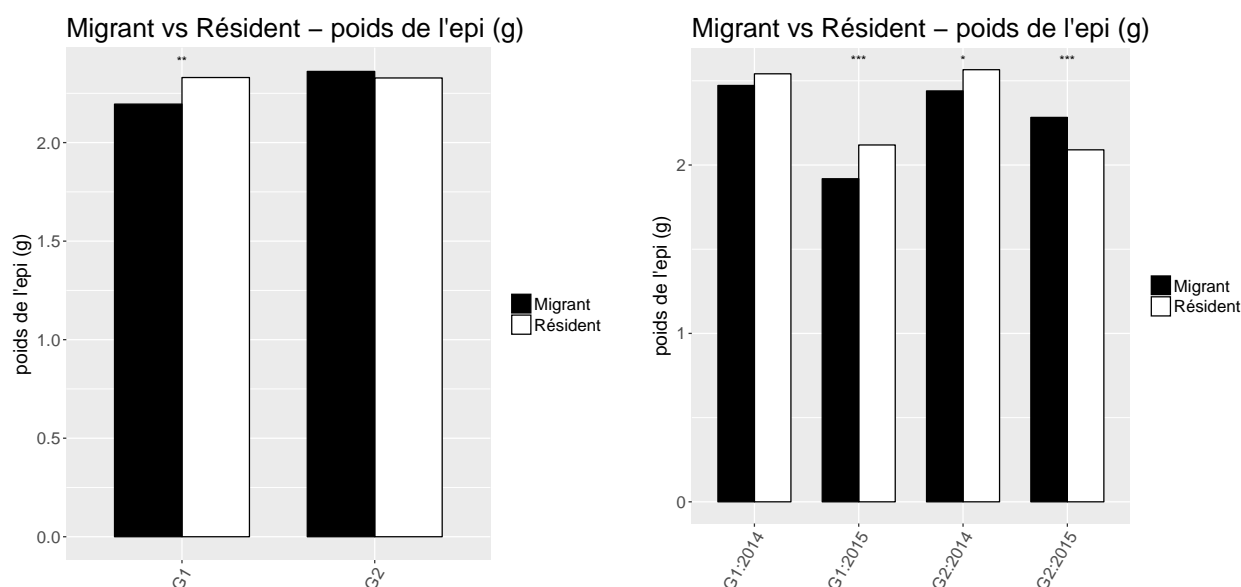


FIGURE 3.13 – Résultats des modèles Migrant-Résident pour le poids de l'épi en groupant les environnements proches (G1 : CHD et JFB ; G2 : FLM et RAB) : valeurs moyennes calculées par la méthode des moindres carrés (lsmeans) pour les effets intégrant le statut migrant ou résident (interactions d'ordre 1 et 2).

cultivée chez lui depuis 1998 (Thomas et al., 2012).

Il se peut aussi que le coût de l'adaptation soit faible ici, ce qui limiterait le désavantage des migrants par rapport aux résidents (Hereford, 2009). On a vu que l'adaptation était corrélée aux différences entre habitats (Hereford et Winn, 2008), mais le groupement des environnements en fonction de leur optimum de sélection pour le poids de l'épi n'a pas permis de mieux détecter d'adaptation. Il est possible que le différentiel de pression de sélection ne soit pas si contrasté que ça entre les deux groupes créés, d'autant que l'on a peu d'environnements pour pousser cette analyse plus loin. On peut aussi souligner le fait que l'analyse a porté sur des caractères liés à la valeur sélective mais qui n'étaient pas une mesure directe de celle-ci. Aussi il est possible que des trade-offs entre traits aient limité leur maximisation.

L'analyse de l'adaptation dans un cadre agricole est plus complexe que dans le cas de populations naturelles. Ici les quatre fermes présentent des environnements pédo-climatique très contrastés mais, contrairement à un milieu naturel où les populations évoluent sans intervention humaine, pour des peuplements cultivés, les pratiques agricoles ont un effet important sur leur évolution. Or, les paysan.ne.s du Réseau Semences Paysannes ont des pratiques qui peuvent être assez similaires entre elles, car il.elle.s ont des mêmes démarches et discutent beaucoup entre eux des pratiques les plus adaptées pour la culture des variétés paysannes. En particulier, l'ensemble des fermes ont des pratiques adaptées à agriculture biologique donc les populations ne reçoivent aucun intrant de synthèse, les paysan.ne.s cultivent une diversité importante d'espèces et les fermes présentent des paysages diversifiés (haies, bois, agroforesterie,...). Aussi les populations sélectionnées chez

un.e paysan.ne peuvent être également adaptées à la culture chez un.e autre si les pratiques sont proches. Ainsi, contrairement aux expériences de transplantation classiques ayant porté sur des environnements très contrastés choisis pour pouvoir détecter cette adaptation, ici les environnements et pratiques n'étaient peut-être pas assez contrastées pour pouvoir détecter une adaptation locale qui se détecterait mieux à de plus grandes échelles spatiales (Becker et al., 2006). Il est aussi possible que la variabilité climatique ait modéré l'adaptation locale si cette variabilité était supérieure à la variabilité spatiale entre les environnements étudiés (Galloway et Fenster, 2000). Finalement, les populations étudiées ont été sélectionnées avec des modalités très différentes (sélection massale au sein d'une variété ancienne, population issue d'un ou plusieurs croisements, population issues de mélanges plus ou moins complexes,... cf tableau 3.6) et ces fortes différences dans leur composition et diversité intrinsèque conduisent certainement à des adaptations et capacités adaptatives très variées. On notera également que la population Rouge du Roc qui présente quelques signes d'adaptation locale est l'une des populations sans doute les moins diversifiées étant issue d'une sélection massale d'une plante différente dans une variété de pays. Cette variété, assez diffusée parmi les paysan.ne.s cultivateur.trice.s de blé du RSP, est connue pour être adaptée à des conditions assez particulières telles que des petites terres avec peu de risque de verse. C'est peut-être le cas le plus proche d'une adaptation locale et à certaines conditions de culture.

Par ailleurs, le fait que les populations migrantes ne se comportent pas forcément moins bien que les populations résidentes peut aussi montrer la flexibilité de ces populations paysannes (Crispo, 2008), qui dépendra plus de leur diversité intrinsèque que de leur adaptation locale.

Ces résultats montrent le potentiel adaptatif assez large de ces populations et l'intérêt des échanges de ces populations entre fermes du réseau, puisque leurs création, sélection et évolution dans leur ferme d'origine n'engendre pas à court terme de forte adaptation locale, certaines étant même plus performantes dans d'autres fermes que leur ferme d'origine. Ainsi, ces échanges permettent de faire profiter au collectif des fruits du travail commun réalisé dans ce projet de sélection participative.

Les paysans recherchent l'adaptation locale, d'où leur intérêt pour des populations hétérogènes qui ont la capacité de s'adapter au milieu (Demeulenaere et Bonneuil, 2011). Cependant cette notion d'adaptation n'est pas toujours pour eux synonyme de meilleure productivité mais plutôt de stabilité au fil des ans, permettant d'éviter les "*grosses gamelles*" (CHD 2016) certaines années.

3.4.3 Stabilité dans le temps des populations sélectionnées à la ferme

Dans la partie qui suit, j'ai comparé les populations issues de sélection participative aux variétés commerciales afin de voir s'il existait des différences en terme de stabilité au cours des années dans chaque ferme. L'hypothèse est que les populations hétérogènes sont plus stables que les lignées pures car la diversité génétique confère une capacité à tamponner les stress biotiques et abiotiques.

3.4.3.1 Matériel et Méthodes

Pour vérifier cela, l'analyse a été faite indépendamment pour chaque variété avec le modèle suivant (package R `lme4`) :

$$Y_{ijk} = Année_i + Ferme_j + (Ferme \times Année)_{ij} + \epsilon_{ijk} \quad (3.4)$$

avec Y_{ijk} la valeur phénotypique de la population étudiée, $Année_i$ l'effet de l'année i , $Ferme_j$ l'effet de la ferme j et $(Ferme \times Année)_{ij}$ l'effet d'interaction entre ferme j et année i , et la répétition k . Tous les effets sont aléatoires.

Les variances correspondant à chaque facteur ont été estimées, et j'ai calculé le coefficient de variation en divisant l'écart-type par la valeur moyenne du caractère de la variété sur l'ensemble des fermes les deux années. La comparaison du coefficient de variation de chaque facteur avec celui de la résiduelle permet d'estimer l'importance du facteur sur la variation du trait.

3.4.3.2 Résultats

Le tableau 3.11 présente les résultats de l'analyse par le modèle pour l'ensemble des caractères étudiés. Pour chaque variété sont présentés les coefficients de variation dûs à chaque facteur ainsi que de la résiduelle. Les coefficients de variation des facteurs ayant un effet significatif à 5% sont en gras tandis que ceux significatif à 10% sont en italique. On constate que l'ensemble des caractères présente une interaction $Ferme \times Année$ significative pour une grande majorité des variétés et populations, et que pour certains caractères et certaines variétés les effets principaux $Année$ et/ou $Ferme$ sont aussi significatifs. Le poids de l'épi est sensible à la fois aux effets $Ferme$ et $Année$, tandis que la hauteur et le poids de mille grains sont plus sensibles à l'effet $Ferme$ et la longueur de l'épi, la proportion d'épillets stériles et le taux de protéine sont sensibles plutôt à l'effet $Année$.

On observe que, contrairement à ce que l'on pourrait attendre, les coefficients de variation résiduelle moyens, correspondant à la variabilité intra-parcelle (génétique et environnementale) et entre parcelles, sont rarement plus faibles pour les variétés lignées pures que pour les variétés-populations paysannes, alors que ces variétés sont génétiquement homogènes. Pour LLSD, le poids

Tableau 3.11 – Coefficients de variation pour chaque facteur : A : Année; F : Ferme; AF : interaction Année x Ferme; Res : Résiduelle. VP : variété paysanne issue de sélection participative; LP : lignée pure. Gras : facteur significatif à 5%, Italique : facteur significatif à 10%. ^a : données individuelles; ^b : donnée globale

	hauteur ^a				LLSD ^a				longueur de l'épi ^a			
	A	F	AF	Res	A	F	AF	Res	A	F	AF	Res
Dauphibois	0.000	<i>0.140</i>	0.100	0.099	0.112	0.205	0.152	0.252	0.065	0.041	0.075	0.171
Japhabelle	0.000	<i>0.139</i>	0.101	0.087	0.089	0.166	0.180	0.223	<i>0.083</i>	0.056	0.061	0.154
Mélange-1	0.000	0.148	0.118	0.089	0.087	0.209	0.166	0.247	0.075	0.023	0.103	0.172
Mélange-5	0.044	0.173	0.090	0.082	0.195	0.185	0.176	0.240	<i>0.078</i>	0.049	0.055	0.145
Mélange-SO	0.000	0.148	0.121	0.086	0.104	0.211	0.169	0.244	0.077	0.033	0.093	0.145
Pop-Dyn-2	0.000	<i>0.131</i>	0.093	0.076	0.000	0.132	0.195	0.266	0.106	0.052	0.057	0.146
Rocaloex	0.000	0.150	0.086	0.091	0.133	<i>0.239</i>	0.144	0.237	0.080	0.039	0.071	0.182
Rouge-du-Roc	0.000	0.143	0.127	0.074	0.152	0.170	0.195	0.162	0.048	0.000	0.096	0.143
Saint-Priest	0.018	0.137	0.081	0.072	0.092	0.188	0.194	0.149	0.104	0.050	0.061	0.128
Savoysone	0.037	0.147	0.112	0.078	0.180	<i>0.241</i>	0.144	0.176	<i>0.133</i>	0.000	0.099	0.149
Hendrix	0.000	0.138	0.125	0.075	0.000	0.160	0.170	0.285	<i>0.118</i>	0.083	0.078	0.118
Renan	0.000	0.119	0.140	0.083	0.000	0.196	0.214	0.256	0.063	0.000	0.108	0.148
Moyenne VP	0.010	0.146	0.103	0.083	0.114	0.195	0.172	0.220	0.085	0.034	0.077	0.154
Moyenne LP	0.000	0.128	0.132	0.079	0.000	0.178	0.192	0.270	0.090	0.042	0.093	0.133

	poids de l'épi ^a				nombre d'épillets ^a				% épillets stériles ^a			
	A	F	AF	Res	A	F	AF	Res	A	F	AF	Res
Dauphibois	0.075	<i>0.132</i>	0.086	0.321	0.011	0.038	0.072	0.111	0.115	0.060	0.124	0.396
Japhabelle	0.156	0.102	0.091	0.305	0.030	<i>0.073</i>	0.045	0.116	0.180	0.000	0.106	0.385
Mélange-1	0.108	0.142	0.140	0.312	0.000	0.070	0.073	0.114	<i>0.184</i>	0.036	0.172	0.386
Mélange-5	0.129	0.143	0.111	0.277	0.000	0.084	0.069	0.116	0.138	0.000	0.074	0.386
Mélange-SO	0.091	0.138	0.127	0.295	0.022	0.058	0.069	0.116	<i>0.147</i>	0.083	0.117	0.395
Pop-Dyn-2	0.194	0.163	<i>0.052</i>	0.287	0.044	0.050	0.068	0.106	0.200	0.039	0.114	0.374
Rocaloex	0.144	0.165	0.035	0.315	0.036	0.048	0.070	0.121	<i>0.149</i>	0.000	0.139	0.435
Rouge-du-Roc	0.082	0.152	0.123	0.301	0.041	0.000	0.089	0.089	0.115	0.016	0.120	0.333
Saint-Priest	0.219	0.180	<i>0.049</i>	0.267	0.043	0.049	0.053	0.075	0.246	0.000	0.143	0.402
Savoysone	0.222	0.192	0.060	0.265	0.032	0.071	0.072	0.098	0.327	0.000	0.222	0.557
Hendrix	<i>0.155</i>	0.140	0.086	0.323	0.014	0.055	0.067	0.092	0.259	0.127	0.143	0.359
Renan	0.135	0.167	0.143	0.298	0.041	0.012	0.092	0.102	0.131	0.000	0.261	0.465
Moyenne VP	0.142	0.151	0.087	0.294	0.026	0.054	0.068	0.106	0.180	0.023	0.133	0.405
Moyenne LP	0.145	0.154	0.114	0.310	0.028	0.034	0.080	0.097	0.195	0.064	0.202	0.412

	pmg ^b				taux protéique ^b				rendement ^b			
	A	F	AF	Res	A	F	AF	Res	A	F	AF	Res
Dauphibois	0.031	0.042	0.062	0.042	<i>0.155</i>	0.069	<i>0.097</i>	0.072	0.000	0.223	0.236	0.133
Japhabelle	0.000	0.043	0.063	0.031	<i>0.142</i>	0.000	0.105	0.053	0.000	0.204	0.326	0.162
Mélange-1	0.000	0.065	0.065	0.031	<i>0.120</i>	0.000	0.103	0.040	0.152	0.208	0.242	0.258
Mélange-5	0.012	0.076	0.053	0.034	0.101	0.000	0.100	0.061	0.063	0.286	0.162	0.207
Mélange-SO	0.025	<i>0.075</i>	0.038	0.039	0.173	0.000	<i>0.089</i>	0.081	0.000	0.235	0.255	0.113
Pop-Dyn-2	0.003	0.085	0.000	0.034	0.088	0.000	<i>0.096</i>	0.076	0.000	0.216	0.343	0.175
Rocaloex	0.006	0.066	0.046	0.032	0.162	0.000	0.100	0.054	0.000	0.205	0.308	0.113
Rouge-du-Roc	0.000	0.060	0.050	0.060	<i>0.139</i>	0.051	0.096	0.065	0.000	0.266	0.226	0.243
Saint-Priest	0.011	0.073	0.019	0.036	0.135	0.000	0.095	0.053	0.000	0.183	0.272	0.150
Savoysone	0.000	0.083	0.016	0.036	<i>0.174</i>	0.000	0.113	0.052	0.000	0.257	0.246	0.142
Hendrix	0.000	0.055	0.068	0.041	0.249	0.000	0.123	0.058	0.000	0.337	0.404	0.261
Renan	0.000	<i>0.059</i>	0.035	0.031	0.247	0.000	0.073	0.047	0.000	0.395	0.302	0.254
Moyenne VP	0.009	0.067	0.041	0.038	0.139	0.012	0.099	0.061	0.022	0.228	0.262	0.170
Moyenne LP	0.000	0.057	0.052	0.036	0.248	0.000	0.098	0.052	0.000	0.366	0.353	0.258

de l'épi, la proportion d'épillets stériles ou le rendement, le coefficient de variation résiduelle des variétés lignées pures est même plus élevé que pour les variétés paysannes. Ceci peut s'expliquer par une moindre plasticité à l'échelle du peuplement de ces variétés lignées pures, qui les rend moins à même de tamponner des hétérogénéités environnementales.

Afin d'étudier la stabilité des populations dans le temps au sein de chaque ferme on s'intéresse à l'effet *Année* ainsi qu'à l'interaction *Ferme* \times *Année*. En effet, un effet *Année* significatif induisant un fort coefficient de variation signifie que le comportement de la variété est instable d'une année sur l'autre, de façon homogène sur l'ensemble des fermes, alors qu'une interaction *Ferme* \times *Année* significative signifie que les variations du comportement de la variété d'une année sur l'autre ne sont pas identiques sur les différentes fermes. Un coefficient de variation faible indique que la variété est relativement stable autour de sa valeur moyenne en comparaison à une variété présentant un coefficient de variation plus élevé.

Afin d'étudier l'effet des différents facteurs, j'ai considéré les traits pour lesquels les coefficients de variations associés à au moins l'un des facteurs étaient plus grands que ceux associés à la résiduelle, c'est-à-dire que le facteur entraîne une plus grande variabilité que celle observée au sein de la ferme due à l'hétérogénéité des variétés et à l'hétérogénéité environnementale. C'est le cas pour la hauteur de la plante, le poids de mille grains, le taux de protéine et le rendement (tableau 3.11). On constate que ce sont des facteurs différents qui influencent majoritairement la variation de ces caractères.

En effet, pour la hauteur et le poids de mille grains en moyenne la *Ferme* puis l'interaction *Ferme* \times *Année* sont les facteurs les plus importants. On observe pour le poids de mille grains que certaines variétés paysannes sont très stables au sein de chaque ferme d'une année sur l'autre (figure 3.14 a), par exemple Pop-dynamique 2, Saint-Priest ou Savoysone. En moyenne, si l'on considère la somme des effets *Année* et *Ferme* \times *Année* la stabilité des variétés commerciales est très proche de celle des populations paysannes sur ces deux caractères.

Pour le taux de protéine le facteur le plus influent est l'*Année* puis l'interaction *Ferme* \times *Année*, avec cette fois-ci des variétés lignées pures quasiment deux fois plus sensibles en moyenne à l'effet *Année* que les variétés populations, et tout aussi sensibles à l'interaction *Ferme* \times *Année* que ces dernières. En prenant en compte ces deux facteurs, les variétés commerciales sont donc moins stables que les variétés paysannes en terme de taux de protéine dans chacune des fermes.

Enfin, le rendement est très influencé par l'interaction *Ferme* \times *Année*, avec des variétés commerciales bien plus fluctuantes d'une année sur l'autre sur une même ferme que les variétés populations, comme illustré sur la figure 3.14 b. On remarque tout de même certaines différences de stabilité entre les variétés paysannes, les mélanges les plus diversifiés n'étant pas forcément les plus

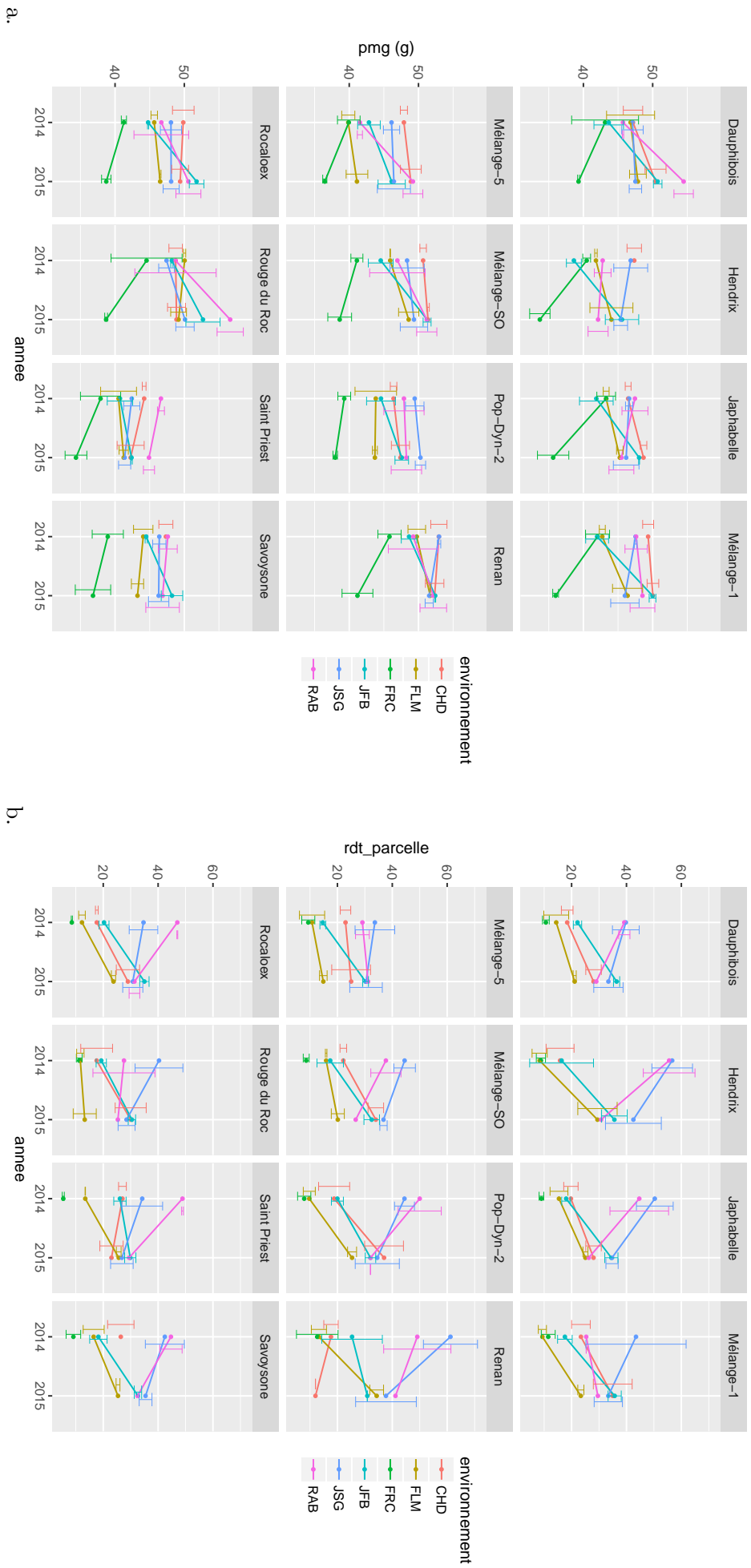


FIGURE 3.14 – Poids de mille grains (a) et rendement (b) de chacune des variétés sur les six fermes les deux années.

stables. En effet si on prend l'exemple de Japhabelle (mélange d'une vingtaine de croisements) ou Pop-dynamique 2 (mélange de 5 variétés), on constate que ces populations présentent un rendement moins stable que Rouge-du-Roc, sélection initiale d'une plante dans une population donc bien moins diversifiée.

3.4.3.3 Discussion

Ces analyses ont permis de montrer que les populations paysannes étaient plus stables dans le temps sur une même ferme que les variétés commerciales pour certains caractères d'intérêt pour les paysans (rendement, taux de protéine). Ces résultats sont en accord avec d'autres études ayant comparé la stabilité de rendement de variétés commerciales et de CCP (Döring et al., 2015; Phillips et Wolfe, 2005) ou de mélanges variétaux (Kiær et al., 2012; Döring et al., 2015; Reiss et Drinkwater, 2017). Cependant on remarque une certaine variabilité entre les populations paysannes, les mélanges les plus diversifiés n'étant pas forcément les plus stables.

Pour le rendement, on notera que les variétés lignées pures sont également nettement plus variables que les variétés paysannes au sein de chaque ferme et entre fermes, ce qui traduit peut-être là un manque d'adaptation de ces variétés aux conditions agroécologiques des six fermes. Ainsi, bien que n'ayant pas détecté d'adaptation locale à la ferme d'origine pour les variétés issues de sélection participative, il y aurait peut-être une adaptation plus globale comparativement aux lignées pures commerciales.

Il faut néanmoins nuancer ces résultats car l'analyse n'a porté que sur deux variétés commerciales, il est donc difficile d'avoir une vision de la variabilité pour ce groupe. Les études théoriques de la sélection dans des environnements changeants montrent qu'il est intéressant d'avoir une grande variabilité génétique pour les traits affectant la valeur sélective d'une population dans des cas de fluctuations stochastiques de grande magnitude de l'environnement et dans le cas de changements directionnels (Bürger et Krall, 2004). En effet, cette variabilité génétique permet de conserver une capacité d'adaptation à de nouvelles forces de sélection. Or, nous l'avons vu dans le chapitre 1, les modèles climatiques prédisent une augmentation des températures moyennes globalement, ainsi que des fréquences des événements extrêmes (Coumou et al., 2013). Face à ces changements, adopter des populations avec une plus grande variabilité génétique pourrait permettre d'éviter des pertes de rendement.

3.5 Conclusion et perspectives

Nous avons pu détecter de la sélection naturelle pour plusieurs caractères assez différente selon les fermes dans le réseau de sélection participative, mais aussi montré que la sélection massale était diversifiée selon les paysan.ne.s tout en présentant une bonne efficacité pour plusieurs caractères

liés à la productivité ou à la morphologie des épis sans effets négatifs notables sur les autres caractères étudiés tels que la teneur en protéines par exemple. Ces deux phénomènes concourent au maintien et à la création de diversité génétique d'intérêt globalement à l'échelle de la méta-population. Si la sélection naturelle ne semble pas toujours faire évoluer les populations dans le sens voulu (augmentation de la hauteur, diminution du poids et de la longueur des épis), cela souligne l'importance de la sélection massale paysanne afin de maintenir les populations à un certain niveau agronomique et les améliorer sur des critères propres à chacun (Mak et Harvey, 1982; Phillips et Wolfe, 2005). Le fait que les populations évoluent différemment dans les fermes et ne soient pas forcément plus adaptées à leur ferme d'origine qu'à d'autres montre qu'elles ont un intérêt plus large, qui est renforcé par leur meilleure stabilité dans le temps. Cela appuie l'importance des échanges de semences et d'information entre paysan.ne.s permettant de faire profiter au collectif du travail de chacun. A ces deux arguments s'ajoute le fait que la migration permet d'augmenter la variabilité génétique des populations, ce qui leur permet de conserver une capacité d'adaptation dans des environnements changeants (Blanquart et al., 2013). Ceci s'illustre avec la dernière analyse de ce chapitre qui a démontré l'intérêt de la diversité intra-population pour la stabilité de leur comportement dans le temps, notamment en terme de rendement et de qualité. Le protocole utilisé n'était pas tout à fait adapté pour l'étude de l'adaptation locale dans le cadre de peuplements cultivés car les pratiques agricoles ont sans doute un impact sur cette adaptation en plus des effets de l'environnement pédo-climatique. Ainsi, si l'on voulait analyser plus finement l'adaptation dans le programme il faudrait intégrer une caractérisation des pratiques culturelles et des modes de création et sélection des populations étudiées et travailler à une échelle de temps plus longue.

Chapitre 4

Contribution des peuplements hétérogènes à la diversité génétique cultivée à l'échelle du paysage

La diversité cultivée du blé a fortement diminué au siècle dernier, par différents processus notamment le remplacement des variétés de pays par des lignées pures, la diminution de la diversité inter-variétés et l'homogénéisation des assolements aux échelles départementales et nationales (cf chapitre 1). Néanmoins ces dernières années on observe un regain d'intérêt des agriculteurs pour les mélanges variétaux, avec en 2018, 8% des surfaces assolées en mélange (figure 4.1), ceux-ci devenant le premier type d'assolement en France en terme de surface. Quant aux paysan.ne.s cultivant des variétés paysannes, il.elle.s cherchent aussi à ré-introduire de la diversité dans les champs, par différentes pratiques (cf chapitres 1 et 2). Le travail présenté dans ce chapitre vise deux objectifs : (i) caractériser la diversité génétique présente entre et au sein des variétés issues de sélection participative et (ii) évaluer les potentiels impacts de l'adoption de ces variétés plus diversifiées ainsi que de mélanges de variétés sur la diversité cultivée à l'échelle du paysage. Pour cela, dix populations issues de sélection participative ont été génotypées, et des scénarii d'adoption croissante de ces différents types de variétés et mélanges ont été simulés dans des assolements réels en utilisant, pour estimer la diversité cultivée à l'échelle de territoires, différents indicateurs. On notera ici que nous proposons d'utiliser les variétés issues de sélection participatives pour représenter les potentielles variétés paysannes qui pour l'instant pour le blé tendre en France sont en train de se développer, mais dont il n'existe pas un pool référencé et accessible.

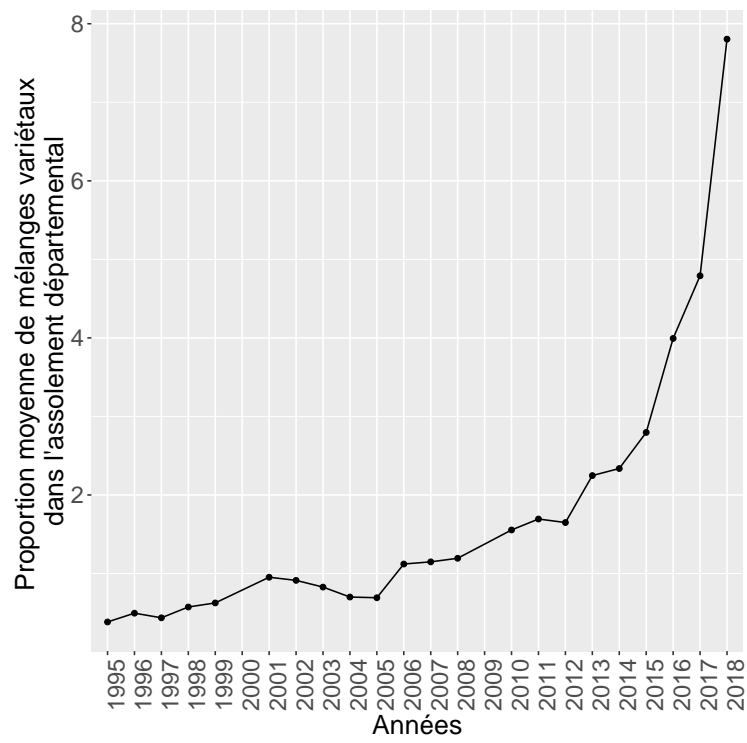


FIGURE 4.1 – Évolution de la proportion moyenne de mélanges assolés sur l'ensemble des départements métropolitains (données FranceAgrimer).

4.1 Contexte

Si la diversité variétale à l'échelle de la parcelle apporte plusieurs bénéfices (cf chapitre 2), elle a aussi un intérêt lorsqu'elle est déployée à l'échelle du paysage (Garrett et Mundt, 1999; Mille et al., 2006; Wolfe, 1985). Par exemple dans le domaine de l'épidémiologie, il a été montré que l'accélération de l'expansion d'une maladie foliaire dispersée par le vent est corrélée positivement avec la sévérité apparente de la maladie, or cette dernière est plus faible sur les mélanges de variétés résistantes et sensibles que sur les cultures pures de variétés sensibles. Sachant que la vitesse d'expansion de ce type de maladies augmente exponentiellement avec la distance au foyer d'infection, l'adoption de mélanges variétaux sur de larges échelles spatiales est plus efficace pour réduire l'expansion des épidémies que sur des échelles réduites (Cowger et al., 2005; Garrett et Mundt, 1999). Fabre *et al.* (2015) ont montré que l'adoption de mélanges diversifiés en terme de gènes de résistance à la fois dans l'espace et dans le temps est efficace pour limiter les épidémies par des effets de dilution, ainsi que pour limiter les contournements, contribuant ainsi à la durabilité de ces sources de résistance.

Il existe différentes manières pour les agriculteurs d'augmenter la diversité intra-parcelle notamment l'adoption de peuplements hétérogènes, comme les mélanges variétaux, les variétés anciennes, de pays ou paysannes (cf tableau 1.1). De nombreuses études ont porté sur l'évaluation de la diversité génétique parmi différents types de variétés, principalement la diversité inter-variétale. Pour les variétés de pays, les études ont porté principalement sur l'évaluation de la diversité génétique entre et au sein de ces variétés et ont trouvé des niveaux de diversité variables (notamment selon leur mode de conservation *in situ* ou *ex situ*, la diversité intra-variétale des variétés maintenues *in-situ* étant plus grande que celle des collections *ex-situ*) (Manzelli et al., 2007; McBenedict et al., 2016; Parzies, 2000; Thomas et al., 2012).

D'autres ont porté sur la comparaison entre des variétés de pays et des lignées modernes (Autrique et al., 1996; Roussel et al., 2004; Thomson et al., 2007) et montré le potentiel de ces variétés comme source de diversité pour les programmes de sélection. D'autres encore ont porté sur l'évaluation de la diversité génétique entre des variétés inscrites par les sélectionneurs. Les résultats de ces études sont contrastés, certaines montrant des augmentations de diversité au cours du 20^{ème} siècle (Christiansen et al., 2002; Singh et al., 2016), des évolutions stables (Donini et al., 2000; Huang et al., 2007; Roussel et al., 2004), des pertes (Le Clerc et al., 2005; Reif et al., 2005) ou encore des évolutions contrastées selon les loci (Fu et al., 2003). Ces études se basent majoritairement sur l'indicateur de diversité génétique de Nei (1973), le nombre moyen d'allèles par locus ou sur des approches de comparaison de variance sur différentes périodes, cependant elles ne prennent pas en compte l'assolement réel de ces variétés et donc ne donnent pas d'information sur la diversité présente dans les paysages agricoles.

Ainsi, peu d'études ont pris en compte la diversité réellement assolée, à la fois en terme de surfaces assolées et de diversité intra-variétale, sur un territoire donné lors du remplacement des variétés de pays par des variétés élite (Bonnin et al., 2014) ou par des variétés issues de sélection participative (Steele et al., 2009). Si Steele *et al.* (2009) donnent des indications quant à la proportion limite de remplacement des variétés de pays par des variétés issues de sélection avant de perdre de la diversité génétique, ce cas est très spécifique (variétés issues d'une sélection par des paysans entre 10 lignées F_5 issues de croisements entre une variété de pays et une variété élite exotique (Joshi et Witcombe, 2003)), et ce type d'étude étant très rare il est impossible de généraliser les résultats. De la même manière, peu d'études ont évalué et pris en compte la diversité génétique intra-populations dans les variétés de pays ou les populations issues de sélection participative (Bonneuil et al., 2012).

Certains indicateurs sont fréquemment utilisés pour étudier la diversité cultivée : nombre de variétés assolées, équitabilité dans l'assolement des variétés ou encore l'indice de diversité de Nei (Bonneuil et al., 2012). Cependant ces indicateurs ne sont pas intégratifs, ce qui explique que les études obtiennent des résultats contrastés selon l'indicateur choisi. Un nouvel indicateur palliant à ce problème, H_T^* , a été proposé par Bonneuil *et al.* (2012) prenant en compte à la fois la richesse variétale, l'équitabilité de répartition de ces variétés, et leur diversité inter- ainsi qu'intra-variétale. Cet indicateur permet d'avoir une vision de la diversité cultivée réellement assolée sur un territoire, et peut être utilisé à la fois de manière descriptive (analyse d'assolements réels, actuels et passés (Bonnin et al., 2014)) et prospective (construction de scénarii).

Sachant que les agriculteur.trice.s cultivent de plus en plus de mélanges et que certain.e.s créent leurs propres populations, on peut se demander si ces pratiques agro-écologiques ont un impact sur la diversité cultivée à l'échelle d'un paysage ou d'un département ou bien à partir de quelle surface elles peuvent avoir un impact. En effet, on peut s'attendre à des niveaux différents de diversité selon les types de variétés mélangées ou les types de populations cultivées. Des photographies de ces différents types de variétés sont présentées sur la figure 4.2 : on constate la grande diversité morphologique des épis des variétés issues de sélection participative par rapport aux variétés de pays et aux lignées anciennes. Afin d'apporter des réponses à ce questionnement, des populations de blé issues de sélection participative ont été caractérisées génétiquement afin d'évaluer les parts respectives de la diversité au sein de ces populations (diversité intra-variétale) et entre les populations (diversité inter-variétale). Ensuite, à partir de données réelles d'assolement de variétés dans différents départements en France et de données de génotypage de ces variétés, des scénarii contrastés de remplacement des monocultures par différents types de populations (mélanges, lignées anciennes, variétés de pays, variétés issues de sélection participative) ont été simulés afin

d'évaluer leurs impacts sur la diversité cultivée.

4.2 Diversité génétique des populations issues de sélection participative

4.2.1 Matériel et Méthodes

Populations étudiées Nous avons caractérisé la diversité génétique des populations déjà étudiées au niveau agronomique et des qualités nutritionnelles et organoleptiques dans le projet Ecoagri (cf partie 3.4). Ces populations, ainsi que certaines de leurs variétés parentes (dans le cas de croisements) ou composantes (dans le cas de mélanges), ont été génotypées. Sont aussi à disposition des données de génotypage de populations issues de croisements et de variétés de pays et anciennes provenant d'un projet précédent réalisé au cours de la thèse de Pierre Rivière (2014). Pour les dix populations issues de sélection participative, 90 individus par population (à raison de 18 individus échantillonnés par ferme lors de l'étude agronomique) ont été génotypés. Pour les variétés commerciales Renan et Hendrix, 30 individus (soit six individus par ferme) ont été génotypés.

Marqueurs Les marqueurs utilisés sont les mêmes que ceux employés dans des projets précédents : 86 SNP avec la méthode KASPAR, dont 52 sont situés dans des zones a priori neutres du génome et 34 dans des gènes candidats associés à la précocité d'épiaison, caractère majeur d'adaptation du blé aux conditions environnementales afin d'assurer une bonne fécondation. Ces marqueurs sont présentés dans l'annexe E. Les analyses ont été effectuées sur les marqueurs polymorphes, soit 50 pour les marqueurs dans les zones neutres et 30 pour ceux des gènes candidats.

Analyses Des analyses descriptives du niveau de diversité présent dans les variétés issues de sélection participative ont été réalisées en utilisant le package R `adegenet`. Pour chaque population ont été calculés, séparément pour les marqueurs dans les zones neutres et dans les gènes candidats, l'indice de diversité de Nei (hétérozygotie attendue, calculée à partir des fréquences alléliques en faisant l'hypothèse d'équilibre de Hardy-Weinberg) qui rend compte de la diversité intra-population, et l'hétérozygotie observée, qui traduit principalement le régime de reproduction. Pour ce dernier seuls les marqueurs polymorphes dans chacune des populations ont été pris en compte dans le calcul. Ensuite, les distances euclidiennes entre individus ou groupes d'individus ont été calculées afin de réaliser des dendrogrammes par la méthode de Ward. Des ACP ont été faites sur l'ensemble des marqueurs afin de visualiser les distances entre individus à la fois entre et au sein des populations. Enfin, un modèle d'AMOVA a été utilisé afin de déterminer les parts de



FIGURE 4.2 – Photographies de différent types de variétés : lignées pures modernes (a. Renan chez RAB), lignées anciennes (b. Dattel chez RAB, c. Chartres chez HEA), variétés de pays (d. Blé hatif de la Saone chez RAB, e. Mottet blanc chez RAB) et variétés paysannes issues de sélection participative (f. Croisement C176 sélectionné chez RAB, g. Mélange antiverse chez RAB).

variabilité génétique entre et intra-populations (Excoffier et Smouse, 1992). Cette dernière analyse a été faite sur les dix populations issues de sélection participative.

L'une des variétés commerciales, Hendrix, attendue homogène car c'est une lignée pure, présentait un individu très différent des autres. Il provenait très clairement d'une contamination par une graine de Renan, puisque l'on peut voir sur le dendrogramme figure 4.3 qu'un des individus Hendrix sur une des fermes est groupé avec les individus Renan (fléché en vert). Pour réaliser les analyses cet individu a été retiré.

4.2.2 Résultats

Indices de diversité génétique Comme attendu, on constate dans le tableau 4.1 que l'on a bien des valeurs de diversité nulles ou très faibles pour les variétés commerciales Renan et Hendrix, à la fois pour les marqueurs neutres et les marqueurs dans les gènes candidats. La valeur non nulle pour H_{eNE} pour Hendrix est due à un individu différent des autres, qui pourrait provenir d'une contamination du lot génotypé par un individu d'une autre variété ou bien d'un individu issu de croisement. Après les variétés commerciales, la diversité de Nei est la plus faible dans les populations issues de variétés anciennes, Rouge du Roc et Saint-Priest, et est nettement plus forte dans les autres populations. Finalement, ce sont les quatre variétés issues de mélanges de plus de dix croisements ou variétés de pays qui apparaissent les plus diversifiées. On remarque que Savoysone, population issue d'un croisement, est aussi diversifiée génétiquement que Mélange-5-bourguignonnes, mélange de 11 variétés de pays bourguignonnes.

Les valeurs de H_{eCA} sont plus faible, ce qui s'explique par le fait que ces zones du génome sont soumises à la sélection naturelle contrairement aux zones neutres. La corrélation entre H_{eNE} et H_{eCA} est importante et significative ($R=0.91$, $p<0.001$). Les valeurs des taux d'hétérozygotie observée sont très faibles, ce qui est attendu puisque le blé est autogame.

Distances génétiques entre individus La figure 4.3 présente les résultats du regroupement des individus selon leur distances génétiques euclidiennes. On constate sur l'une des fermes (figure a.) que les individus des variétés commerciales, identiques génétiquement entre eux, sont bien groupés (mis à part l'individu Renan ayant contaminé un lot de Hendrix). Quant aux populations identifiées comme plus homogènes sur la base de la diversité de Nei, Rouge du Roc et Saint Priest, les individus apparaissent aussi assez regroupés, tandis que les autres populations, pour la plupart des mélanges, sont plus dispersées. Le second dendrogramme présente les résultats du clustering sur les échantillons des populations présentes dans chacune des fermes (un échantillon par ferme, soit cinq échantillons par variété). On observe que les variétés les plus distinctes sont les variétés commerciales qui se regroupent d'un côté et les populations issues de sélection participative de l'autre. Ensuite, les différents échantillons de chaque variété sont assez bien regroupés, sauf le

Tableau 4.1 – Indices de diversité H_e (hétérozygotie attendue) et H_o (hétérozygotie observée) pour chaque population pour les marqueurs situés dans les zones neutres (NE) et les gènes candidats (CA).

Population	nombre d'individus	H_{eNE}	H_{oNE}	H_{eCA}	H_{oCA}
Renan	30	0.000	-	0.000	-
Hendrix	30	0.033	0.000	0.017	0.000
Rouge-du-Roc	90	0.084	0.001	0.062	0.000
Saint-Priest	90	0.129	0.005	0.081	0.007
Mélange-5-bourguignonnes	90	0.283	0.010	0.128	0.004
Savoysone	90	0.290	0.011	0.109	0.010
Pop-Dynamique-2	90	0.361	0.006	0.205	0.006
Mélange-du-Sud-Ouest	90	0.363	0.010	0.233	0.009
Rocaloex	90	0.377	0.002	0.157	0.001
Japhabelle	90	0.388	0.008	0.146	0.004
Mélange1-13 pops	90	0.396	0.007	0.150	0.002
Dauphinois	90	0.402	0.004	0.198	0.002

Mélange 5 bourguignonnes issu de la ferme RAB qui s'éloigne des autres échantillons, de même pour les échantillons Savoysone chez RAB et Rocaloex chez JFB. Les distances faibles entre variétés issues de sélection participative différentes peuvent s'expliquer par la composition des mélanges ou les variétés parentes : Japhabelle et Mélange 1 13 pops partagent dans leur composants certains croisements, de même pour Rocaloex et Dauphinois. Quant à Savoysone, un des parents de ce croisement est très proche génétiquement de trois des composantes du Mélange 5 bourguignonnes.

Représentation graphique des populations et des variétés parentes ou composantes

La figure 4.4 présente les ACP pour quatre populations issues de sélection participative, avec leurs composantes dans le cas des trois mélanges (Pop Dynamique 2, Mélange du Sud-Ouest et Rocaloex), et les parents pour la population issue de croisement (Savoysone). Ces populations présentent des relations contrastées avec leurs parents ou composantes. Pour la première, Pop Dynamique 2, on constate que l'échantillonnage fait dans le mélange est assez représentatif de la diversité des composantes, étant donné que l'on retrouve des individus du mélange proches des individus de chacune des composantes. En revanche l'espace est assez peu exploré par les individus du mélange : il y a eu peu de recombinaison ou nous n'avons pas génotypé d'individus issus de croisements entre les composantes. A l'inverse pour le Mélange du Sud-Ouest certaines composantes ne sont pas représentées dans notre échantillon (Blé du Lot, Blé des Hautes Pyrénées, Rouge de Clervaux, Poncheau). On peut faire l'hypothèse que ces composantes, moins compétitives par rapport aux autres, ont vu leur fréquence baisser dans le mélange. Alors que le mélange Pop Dynamique 2 est composé de peu de composantes qui sont des variétés de pays et plus récentes assez homogènes, le mélange du Sud-Ouest est bien plus hétérogène car composé de plus de variétés, toutes n'ayant pas été génotypées, et a ainsi pu évoluer de manière plus importante. La troisième population, Savoy-

sone, est issue d'un croisement entre deux variétés de pays. Tandis que les individus appartenant à l'un des parents apparaissent très proches génétiquement (Blanc de Saône) et assez éloignés du second parent, les individus de la population explorent l'espace à la fois entre les deux parents mais aussi au-delà. Enfin le dernier mélange Rocaloex, composé de croisements, représente aussi assez bien la diversité de ses composantes. On constate que l'une d'entre elles, C21, se différencie en deux groupes distincts. Ce croisement ayant diffusé dans différentes fermes en génération précoce, il est possible qu'il y ait eu des effet de fondation lors de la diffusion initiale, conduisant à deux sous-populations génétiquement distinctes. En effet, le groupe d'individus formant le nuage dans le quadrant du bas à droite correspond à des lots provenant de chez deux paysans, la population ayant dans un premier temps diffusé chez l'un d'eux puis ce paysan ayant donné un lot à l'autre. A l'inverse, le nuage du quadrant en haut à droite correspond à des lots provenant de chez deux paysans ayant récupéré des lots indépendamment depuis la ferme d'origine du croisement.

Variabilité intra et inter-variétale On constate qu'une grande part de la diversité génétique est due à la variabilité intra-variétale, et que seulement 25% est expliquée par des différences entre les variétés issues de sélection participative (tableau 4.2).

Tableau 4.2 – Résultats de l'AMOVA sur les 10 populations issues de sélection participative

	ddl	Sum. Sq.	%	pvalue
variété	9	2324.9	25.0	<0.001
residuelle	890	6980.9	75.0	<0.001

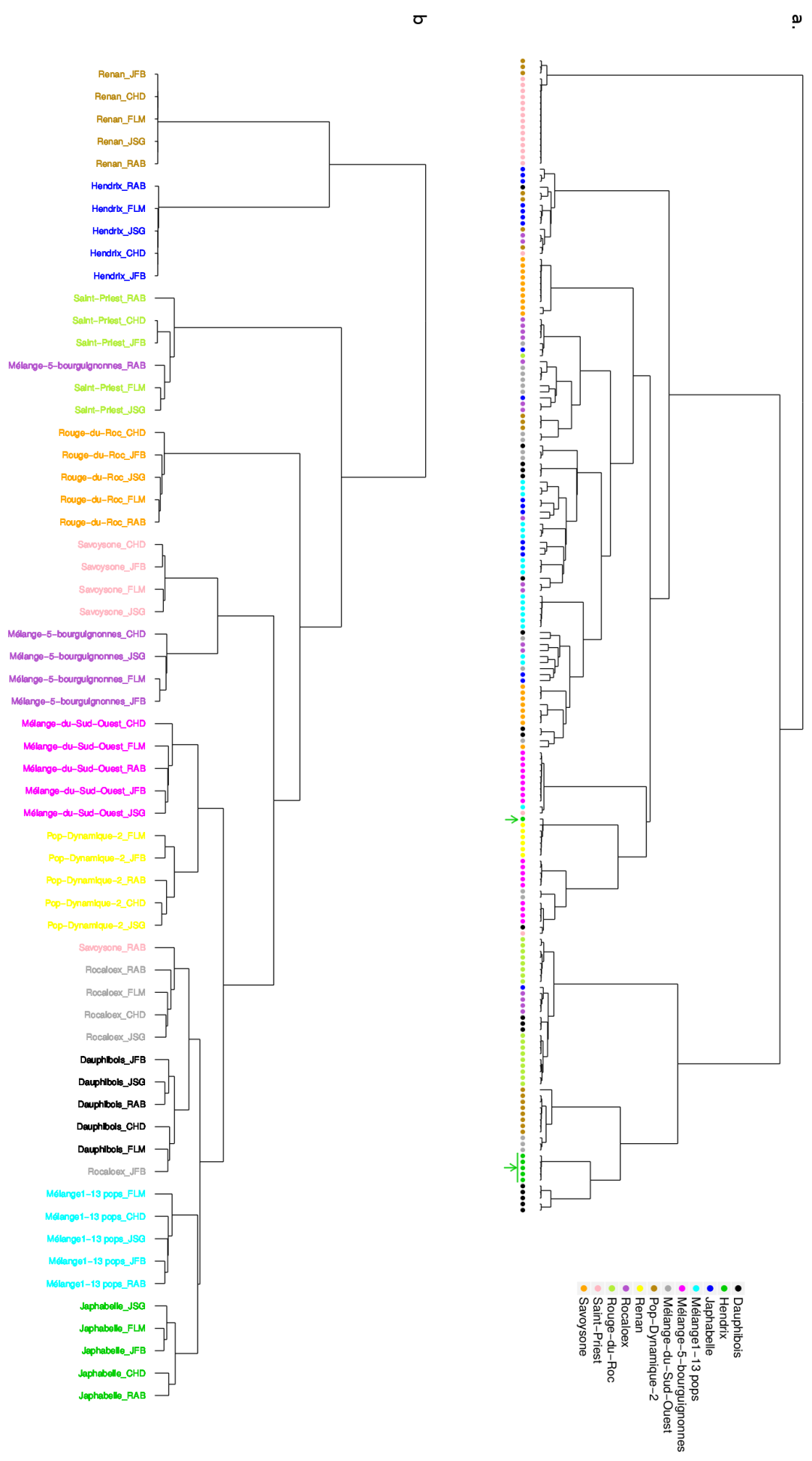


FIGURE 4.3 – Dendrogrammes basés sur les distances génétiques euclidiennes (méthode de clustering de Ward), entre a. populations au sein de l'une des fermes et b. populations dans chacune des fermes. Les flèches vertes pointent vers les individus de la variété commerciale Hendrix.

FIGURE 4.4 – ACP pour quatre populations et leurs composantes (dans le cas de mélanges) ou les parents (dans le cas de croisements). La population est représentée par une croix noire.

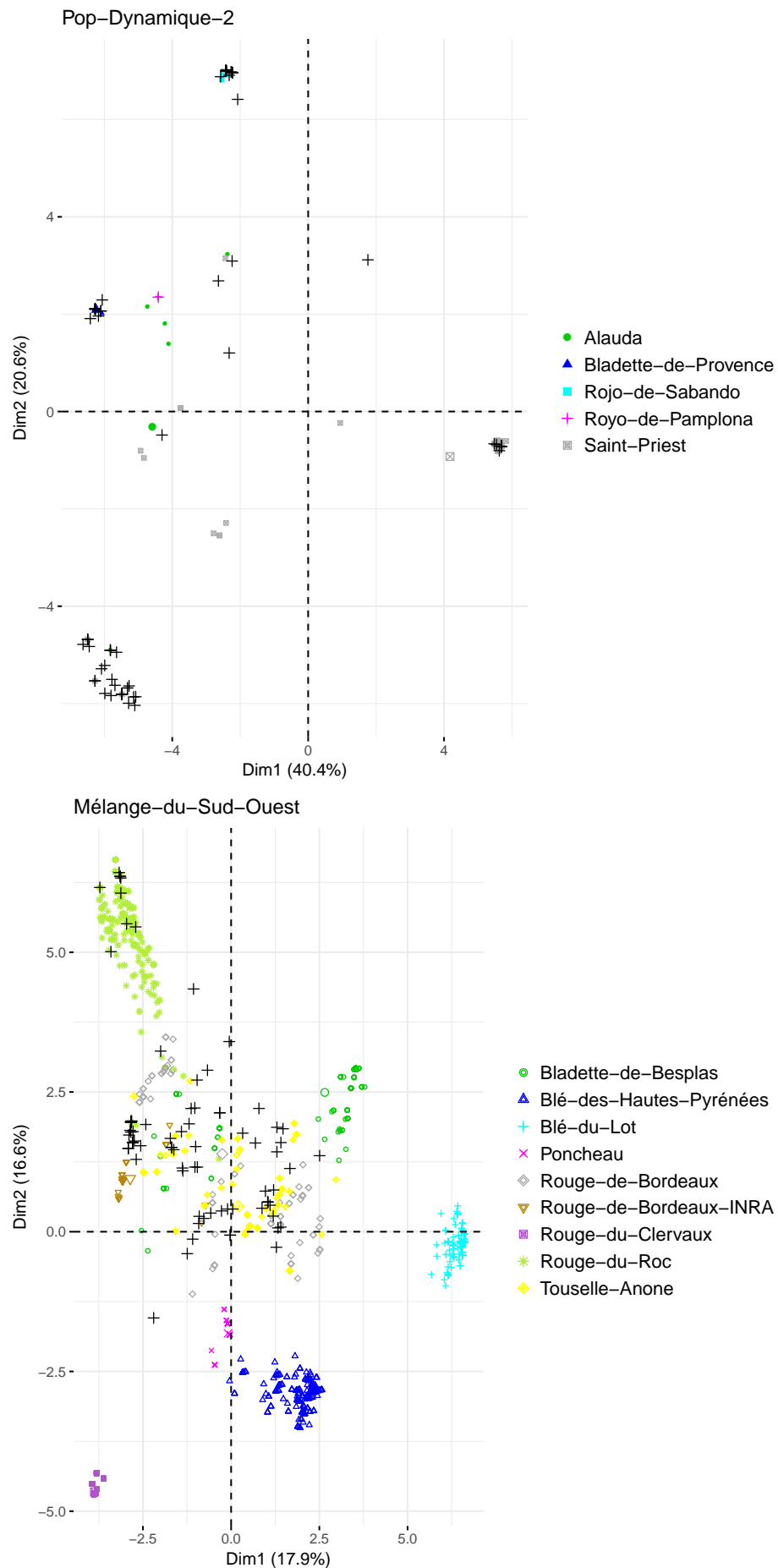
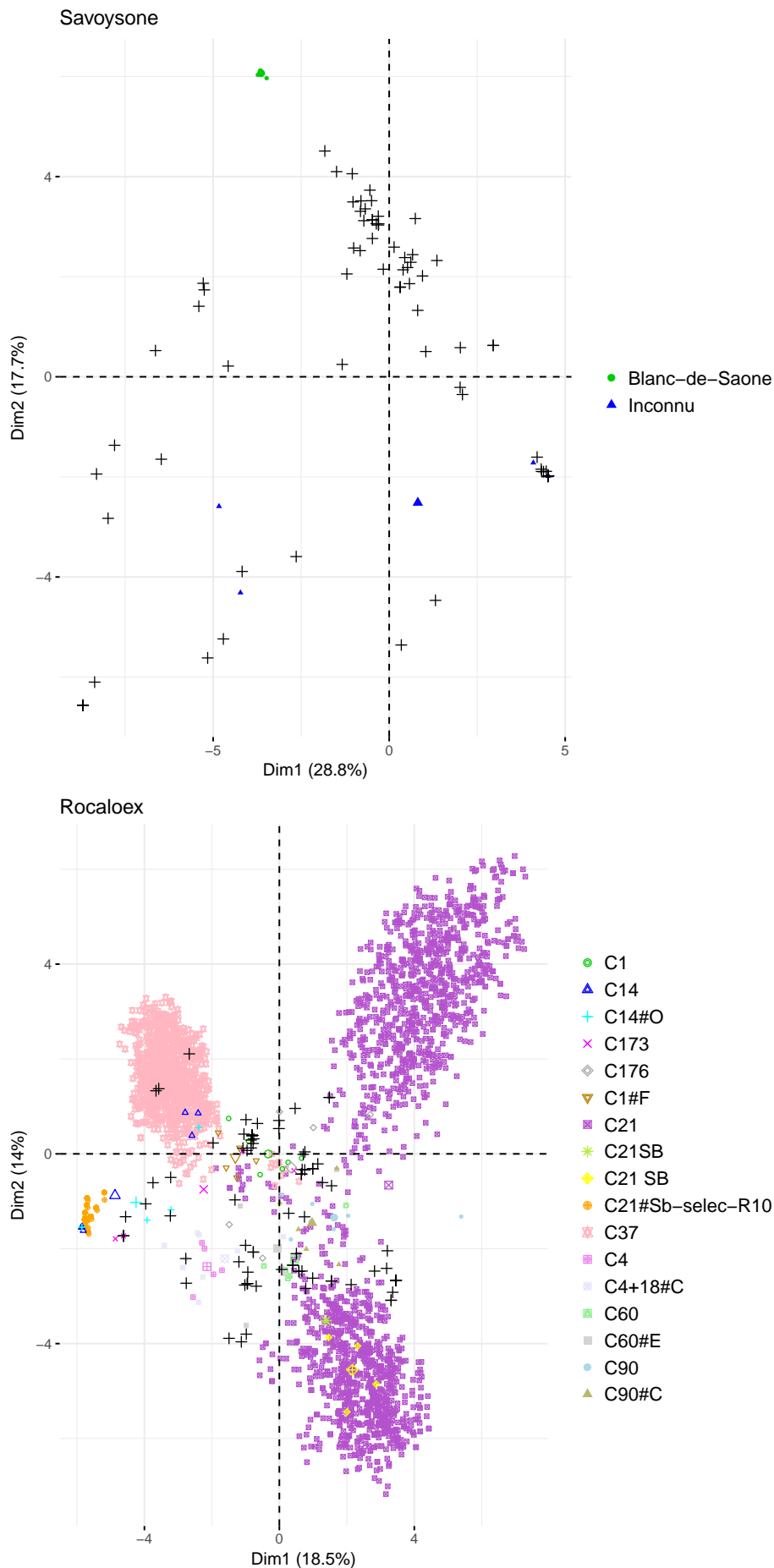


FIGURE 4.4 – ACP pour quatre populations et leurs parents. La population est représentée par une croix noire.



4.3 Étude prospective de l'impact de l'adoption de peuplements hétérogènes sur la diversité génétique à l'échelle du paysage

Nous avons cherché à évaluer la contribution que pourrait avoir l'adoption par un nombre croissant d'agriculteur.trice.s de différentes pratiques agroécologiques (semis de mélanges, de variétés anciennes, de pays et issues de sélection participative). Pour cela, j'ai simulé des scénarii de remplacement en proportions croissantes des variétés réellement assolées dans différents départements français, et étudié leur impact sur la diversité génétique cultivée à partir d'indicateurs à l'échelle du paysage, prenant en compte à la fois le nombre de variétés assolées, l'équitabilité de répartition de ces variétés, ainsi que la diversité inter- et intra-variétale. Dans un second temps, connaissant la proportion de mélanges réellement assolés dans chacun des départements mais pas leur composition, j'ai estimé les niveaux de diversité potentiellement atteints selon la composition des mélanges assolés.

4.3.1 Matériel et méthodes

4.3.1.1 Données utilisées

Répartition variétale Les données de répartition des variétés dans l'assolement sur la période 2006-2018 ont été obtenues via FranceAgrimer, et correspondent à des résultats d'enquêtes (cf Perronne *et al.* (2017) pour une description plus détaillée du protocole d'obtention). Les surfaces assolées sont globalement bien renseignées, avec en moyenne une information disponible pour 97% des surfaces assolées en blé sur 63 départements. Notre étude a porté sur les départements pour lesquels au moins 85% des surfaces assolées l'étaient avec des variétés ayant été génotypées avec le même jeu de marqueurs microsatellites (voir ci-dessous), ce qui correspond à 51 départements.

Génotypage Trente quatre marqueurs SSR (Roussel *et al.*, 2004), déjà utilisés pour caractériser les évolutions de la diversité cultivée du blé en France (Bonneuil *et al.*, 2012; Bonnin *et al.*, 2014; Perronne *et al.*, 2017), ont été utilisés pour génotyper 149 variétés nouvellement assolées entre 2006 et 2015, ainsi que sept variétés de pays et 6 variétés issues de sélection participative parmi celles présentées dans la partie précédente (Dauphinois, Rocaloex, Mélange 1 13 pop, Japhabelle, Savoysonne et Pop dynamique 2). L'objectif était de compléter les données de génotypage obtenues dans les précédents projets sur les variétés assolées jusqu'en 2005 avec les mêmes marqueurs (Bonneuil *et al.*, 2012; Bonnin *et al.*, 2014; Perronne *et al.*, 2017). Seize variétés de référence, déjà génotypées précédemment, ont été utilisées afin d'établir la correspondance entre les résultats de

génotypage de ce projet et les résultats précédents. L'extraction de l'ADN et les PCR ont été faites par Harry Belcram (UMR GQE), le génotypage a été effectué à l'INRA de Clermont-Ferrand par la plateforme de génotypage Gentyane (UMR GDEC) et la lecture de l'ensemble des résultats du séquenceur a été faite en parallèle par Harry Belcram et Fabrice Dumas (UMR GQE). Sur les 34 marqueurs, seulement 28 ont donné des résultats exploitables. En effet, un marqueur a présenté trop de données manquantes et pour cinq autres, il n'a pas été possible d'établir la correspondance entre les génotypages précédents et celui-ci. Pour les variétés issues de sélection participative, plusieurs individus ont été génotypés par variété : dix individus pour Japhabelle et cinq pour les autres. Pour les autres types de variétés, un seul individu par variété a été génotypé, afin de se conformer à la procédure suivie dans les projets précédents. Sur l'ensemble des projets 1178 variétés ont été génotypées, dont 77.7% sont des variétés lignées pures, 12.0% sont des variétés anciennes, 9.8% sont des variétés de pays et 0.5% sont des variétés paysannes issues de sélection participative.

4.3.1.2 Indicateurs de la diversité à l'échelle du paysage et choix des départements étudiés

Indicateurs Le premier indicateur, proposé par Nei (1973), renseigne sur la diversité allélique inter-variétale, en prenant en considération le nombre d'allèles présents et leurs fréquences dans l'échantillon. Il est calculé ainsi

$$H = \frac{1}{J} \sum_{j=1}^J (1 - \sum_{i=1}^I p_{ij}^2) \quad (4.1)$$

avec p_{ij} la fréquence de l'allèle j au locus i , tel que

$$p_{ij} = \frac{1}{K} \sum_{k=1}^K G_{ijkl} \times \beta_{kl}$$

avec $G_{ijkl} = 0.5$ si un des allèles de la variété k de la plante l au locus i est j , $G_{ijkl} = 1$ si les deux allèles sont j et $G_{ijkl} = 0$ sinon, et avec β_{kl} le coefficient de pondération individuel calculé ainsi :

$$\beta_{kl} = \frac{1}{L}$$

avec l la plante génotypée parmi les L individus de la variété k . On a donc

$$\sum_{l=1}^L \beta_{kl} = 1$$

Afin de ne pas biaiser les calculs en présence de données manquantes, les fréquences utilisées sont les fréquences relatives,

$$p_{ijrel} = \frac{p_{ij}}{\sum_{i=1}^I p_{ij}}$$

telles que

$$\sum_{i=1}^I p_{ij_{rel}} = 1$$

On définit H_{rel} l'indicateur de Nei modifié pour prendre en compte cette pondération :

$$H_{rel} = \frac{1}{J} \sum_{j=1}^J (1 - \sum_{i=1}^I p_{ij_{rel}}^2) \quad (4.2)$$

Cet indicateur est utilisé dans le calcul des deux indicateurs suivants mais ne sera pas analysé en tant que tel, étant donné qu'il ne prend pas en compte les surfaces assolées des variétés.

H^* est un indicateur proposé par Bonneuil et al. (2012) afin de prendre en compte dans le calcul de l'indicateur de diversité de Nei les surfaces assolées des variétés. Dans nos calculs les surfaces assolées correspondent aux surfaces relatives occupées par chacune des variétés par rapport à la surface assolée totale. Cette pondération permet de mieux caractériser la diversité dans une aire de répartition donnée, et de minimiser les biais d'estimation lorsque des données sont manquantes. On définit $p_{ij_{rel}}^*$ la fréquence relative de l'allèle j au locus i pondéré par les surfaces relatives de chacune des variétés telle que

$$p_{ij_{rel}}^* = \frac{p_{ij}^*}{\sum_{i=1}^I p_{ij}^*}$$

avec

$$p_{ij}^* = \sum_{k=1}^K \alpha_{k_{rel}} \times G_{ijkl} \times \beta_{kl}$$

avec $\alpha_{k_{rel}}$ la surface relative de la variété k telle que

$$\alpha_{k_{rel}} = \frac{\alpha_k}{\sum_{k=1}^K \alpha_k}$$

L'indicateur H_{rel}^* est alors calculé ainsi :

$$H_{rel}^* = \frac{1}{J} \sum_{j=1}^J (1 - \sum_{i=1}^I p_{ij_{rel}}^{*2}) \quad (4.3)$$

Enfin, un indicateur prenant en compte la diversité allélique intra-variétale a été proposé par Bonneuil et al. (2012) : H_T^* . La diversité intra-variétale des variétés anciennes et de pays ayant peu été étudiée, celle-ci est prise en compte par un coefficient moyen G_{ST} . G_{ST} est la part de variabilité totale due à la variabilité entre variétés. Son estimation a été faite par type de variété à partir de la littérature.

En considérant les surfaces relatives des variétés, le calcul se fait ainsi :

$$H_{T_{rel}}^* = \frac{H_{rel}^*}{G_{ST_{VP}} \times \%VP + G_{ST_{LA}} \times \%LA + G_{ST_{LP}} \times \%LP + G_{ST_{VSP}} \times \%VSP} \quad (4.4)$$

avec %VP, %LA, %LP et %VSP la proportion de variétés de pays (VP), de lignées anciennes (LA), de lignées pures modernes (LP) et de variétés paysannes issues de sélection participative (VSP) et

$$\%VP + \%LA + \%LP + \%VSP = 1$$

Comme dans les études précédentes (Bonneuil et al, Bonnin et al, Perrone et al) on a pris : $G_{ST_{LP}} = 1$, $G_{ST_{LA}} = 0.94$, $G_{ST_{VP}} = 0.4$ et pour les variétés issues de sélection participative, cette valeur a été réestimée à 0.25 (cf tableau 4.2).

Dans les analyses, par souci d'alléger les notations, les deux indicateurs ont été notés H^* et H_T^* alors qu'ils prennent bien en compte les surfaces relatives des variétés. Le premier est plus conservatif car il ne prend pas en compte cette diversité intra-populations ainsi aucune hypothèse n'est faite sur la diversité intra-variétale des variétés anciennes, de pays et issues de sélection participative. Il sous-estime donc la diversité cultivée. En revanche, dans le calcul de l'indicateur H_T^* , lorsque plusieurs individus d'une même population ont été génotypés la diversité intra-variétés est prise en compte à la fois dans le calcul de H^* et via le coefficient G_{ST} du dénominateur. Afin d'éviter de surestimer la diversité des variétés issues de sélection participative par rapport aux variétés de pays et lignées anciennes dans le calcul de H_T^* , pour lesquelles un seul individu par variété a été génotypé, pour chaque scénario et chaque variété issue de sélection participative un individu fictif a été créé en attribuant à chaque locus, soit l'allèle le plus fréquent dans la population, soit aléatoirement un des allèles présents si les fréquences des allèles étaient identiques.

Évolution de l'indicateur H_T^* et choix des départements français Les départements présentant des évolutions similaires des indicateurs H^* et H_T^* sur la période 2006-2015 ont été regroupés afin de pouvoir choisir quelques départements bien représentatifs de la variabilité des tendances et pour lesquels une description plus approfondie des résultats sera faite. Pour effectuer ces regroupements une ACP suivie d'une méthode de clustering a été effectuée. Neuf groupes ont été identifiés suivant les choix méthodologiques de Perronne *et al.* (2017), contenant des départements aux évolutions similaires (figure 4.5). Les résultats obtenus pour les indicateurs H^* et H_T^* sont quasiment identiques étant donné que sur cette période la grande majorité des surfaces assolées le sont en variétés lignées pures. On observe différents cas de figure : des augmentations de l'indicateur selon différents patterns (groupes 2, 7 et 8), stagnation à différents niveaux de

Étude prospective de l'impact de l'adoption de peuplements hétérogènes sur la diversité génétique à l'échelle du paysage

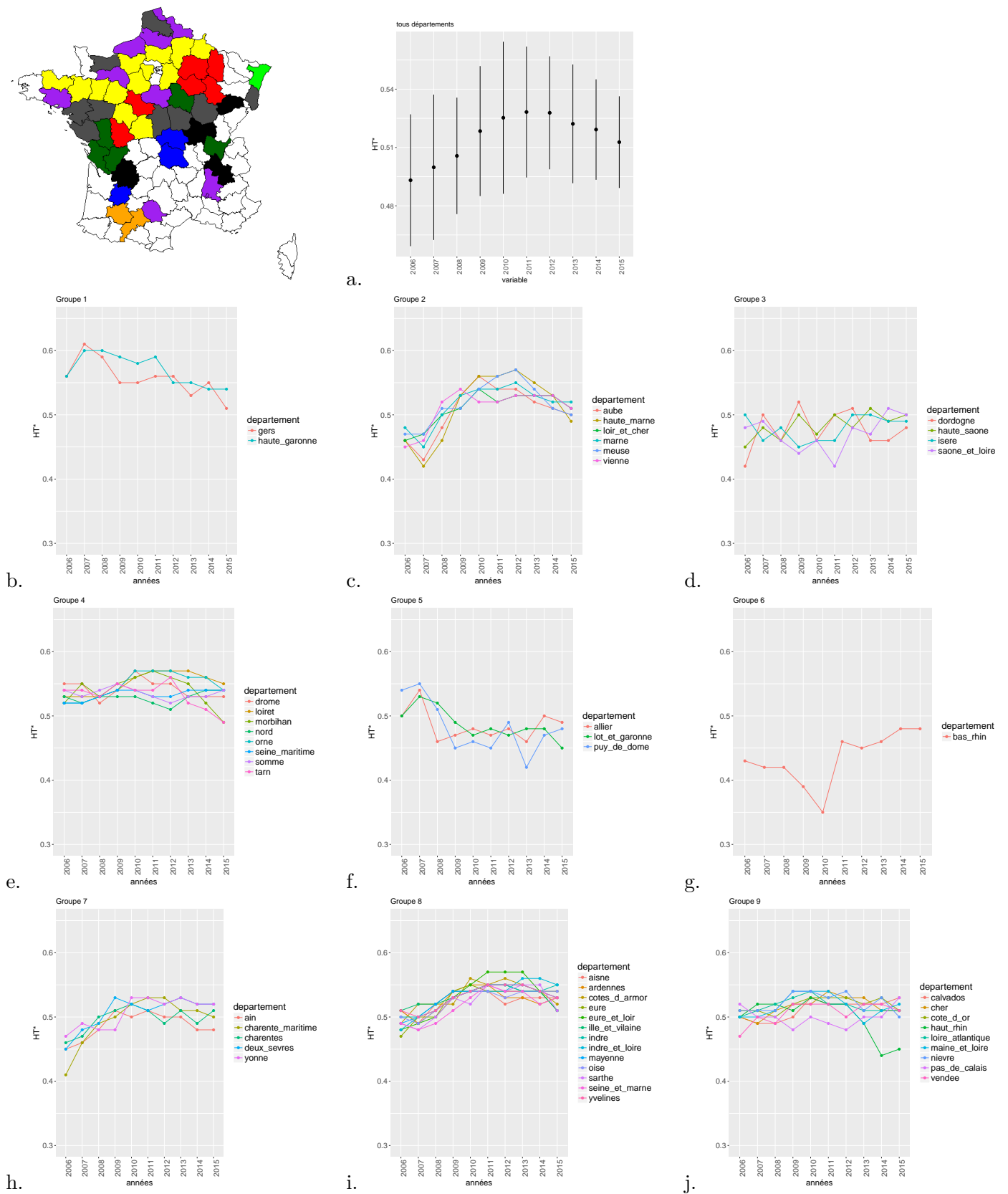


FIGURE 4.5 – Évolution de l'indicateur H_T^* sur la période 2006-2015 pour tous les départements (a) et les 9 groupes de départements présentés par des couleurs différentes sur la carte.



FIGURE 4.6 – Évolution des indicateurs H_T^* , N_2 et de richesse variétale sur la période 2006-2015 pour les quatre départements choisis pour présenter des évolutions contrastées.

diversité (groupes 3, 4 et 9), diminution plus ou moins rapide de l'indice (groupes 1 et 5), et dynamique plus complexe (groupe 6). La tendance générale sur l'ensemble des départements est une augmentation de la diversité en début de période puis une diminution à partir de 2012.

Parmi les groupes présentant des évolutions contrastées quatre départements ont été choisis : le Gers, la Haute Marne, la Seine Maritime et la Vendée. Sur la figure 4.6 sont présentées les évolutions de trois indicateurs pour ces départements sur la période 2006-2015 : H_T^* , N_2 et la richesse variétale. La richesse variétale correspond au nombre de variétés assolées l'année donnée, tandis que N_2 est une mesure de l'équitabilité de répartition des variétés une année donnée, calculée ainsi :

$$N_2 = \frac{1}{\sum_{k=1}^K \alpha_{k_{rel}}^2}$$

avec α_k la surface assolée de la variété k et

$$\alpha_{k_{rel}} = \frac{\alpha_k}{\sum_{k=1}^K \alpha_k}$$

Plus N_2 est grand et plus l'équitabilité de répartition entre les variétés est grande. Les départements ont été choisis pour représenter les spécificités d'évolution des quatre groupes identifiés, et pour lesquels une grande partie de l'assolement est caractérisée avec des variétés pour lesquelles les données de génotypage étaient disponibles.

Ces quatre départements présentent des évolutions contrastées mais aussi des diversités initiales très différentes. On constate que, bien que l'on ait une plus grande richesse variétale et une plus grande équitabilité de répartition dans tous les autres départements, le Gers présente une diversité initiale plus importante : les variétés assolées en 2006 doivent donc être plus éloignées

génétiquement entre elles que celles des autres départements. On observe que les départements présentent aussi des évolutions contrastées en terme de nombre de variétés assolées et d'équitabilité de répartition de ces variétés.

4.3.1.3 Création des scénarii

La mise en place de la méthodologie pour la création des scénarii a été discutée avec Rémi Perronne, qui a travaillé précédemment sur la description de l'évolution de la diversité cultivée en France sur la période 1980-2006 en utilisant le même type de données de répartition des variétés et de géotypage (Perronne et al., 2017).

Remplacement des variétés assolées Chaque année, dans chaque département, une part fixée de chaque variété a été remplacée par le peuplement diversifié à l'étude dans le scénario (voir ci-dessous). Les variétés assolées ont donc été remplacées proportionnellement aux surfaces qu'elles occupaient, c'est-à-dire qu'un remplacement de 10% entraîne une diminution des surfaces assolées de chaque variété à hauteur de 10%. Les proportions de remplacement étaient croissantes au cours des années sur la période 2006-2015, avec une incrémentation de 5% de surface supplémentaire par an. Les assolements de référence pour lesquels les remplacements ont été effectués étaient ceux observés de 2006 à 2015.

Différents types de scénarii Les peuplements diversifiés introduits ont été les suivants : lignées anciennes (*LA*), variétés de pays (*VP*), variétés issues de sélection participative (*VSP*) et des mélanges (de ces différents types mais aussi de variétés lignées pures modernes). Le but de l'étude était de représenter des scénarii réalistes, notamment en modélisant l'adoption progressive des différents types de peuplements diversifiés (variétés et mélanges).

Ces derniers étaient de différents types (voir tableau 4.3). Dans le cas de l'introduction de mélanges, le nombre de mélanges créés et assolés pouvait être soit faible (*low*, scénario "conventionnel" dans lequel les conseiller.e.s agricoles proposent un petit nombre de mélanges aux agriculteur.trice.s), soit important (*high*, scénario "idéotypage" dans lequel chaque agriculteur.trice compose son propre mélange selon ses objectifs et contraintes). Ensuite, le choix des variétés parmi les variétés assolées l'année donnée s'est fait de différentes façons.

Dans le scénario *dominant*, j'ai considéré que les agriculteur.trice.s mélangeaient préférentiellement les variétés les plus assolées dans le département, ainsi les composantes étaient choisies parmi les variétés les plus assolées qui représentaient 75% de l'assolement. Si ceci ne permettait pas de conserver assez de variétés pour pouvoir créer les mélanges (c'est-à-dire moins de 5 variétés), alors les 10 variétés les plus assolées étaient conservées. A l'inverse, le scénario *rare* tirait les composantes parmi les variétés les plus minoritaires dans l'assolement, représentant jusqu'à 10%

de la sole. De la même manière que pour le scénario *dominant*, si le processus ne permettait pas de conserver assez de variétés alors les 10 variétés les plus minoritaires formaient les composantes possibles. Un troisième scénario consiste à choisir aléatoirement les variétés à mélanger dans l'assolement (*random*). Enfin, un dernier scénario (*outside*), considère que les agriculteur.trice.s peuvent aussi chercher à mélanger certaines variétés présentes dans les départements voisins non proposées par leur coopérative. Ce scénario permet d'introduire dans l'assolement des variétés provenant d'autres départements, à hauteur de 30 à 50% des composantes du mélange. Les autres variétés à mélanger étaient choisies aléatoirement dans l'assolement. Pour ces différents scénarii toutes les variétés étaient mélangées en proportions identiques. Six autres scénarii consistent à introduire dans l'assolement des variétés lignées anciennes, de pays ou issues de sélection participative, en pur ou en mélange. Lors du remplacement par des variétés de pays ou des lignées anciennes, que ce soit en pur ou en mélange, les variétés à introduire étaient choisies et fixées au nombre de six au début du scénario afin de ne pas introduire de biais par rapport aux variétés issues de sélection participative pour lesquelles seules six variétés ont été génotypées.

Une fois les variétés remplacées dans l'assolement, différents indicateurs de la diversité cultivée ont été calculés. Pour chaque scénario, dix répétitions ont été faites car il y a une part d'aléatoire dans le remplacement des variétés : le nombre de variétés ou mélanges à introduire ainsi que les variétés et composantes des mélanges étaient tirés parmi des listes de possibles.

4.3.1.4 Analyse des données

Analyse de l'impact de la création de mélanges Par construction le remplacement de variétés par des mélanges de ces variétés dans des proportions identiques à celles de leur assolement doit donner les mêmes valeurs des indicateurs H^* et H_T^* . En effet, l'estimation se fait à l'échelle de l'assolement et non de la parcelle et les fréquences sont pondérées par les surfaces assolées de chacune des variétés. Afin de vérifier cela, 100 échantillons de variétés ont été pris au hasard, en choisissant entre 1 et 5 variétés de chaque type (variétés lignées pures, lignées anciennes, variétés de pays, variétés issues de sélection participative), et ont été réparties sur le territoire aléatoirement. Dix scénarios ont ensuite été créés, en créant un mélange d'une partie de ces variétés au hasard (un mélange par scénario). Chaque variété mélangée a été assolée uniquement en mélange et non plus en monoculture, et en conservant la même proportion de surface pour chacune des variétés en mélange que leur proportion en monoculture. Les indicateurs ont été calculés, et la différence entre l'indicateur en scénario mélange et le scénario 100% monoculture a été faite pour les deux indicateurs.

Impact du choix méthodologique de la création d'individus fictifs pour les variétés issues de sélection participative Afin d'évaluer l'impact de la création d'un individu fictif sur l'évaluation de la diversité apportée par l'adoption de variétés issues de sélection participative, 500 scénarii ont été créés en assolant cinq variétés prises au hasard en proportions identiques (quatre variétés lignées pures et une variété issue de sélection participative). Pour chacun de ces scénarii l'indicateur H^* , n'intégrant pas le coefficient G_{ST} , a été calculé en conservant l'ensemble des individus génotypés tandis que l'indicateur H_T^* a été calculé après avoir créé l'individu fictif pour la variété issue de sélection participative. Pour chaque scénario la différence entre les valeurs de H_T^* et H^* a été calculée.

Analyse des scénarii de remplacement des monocultures Une fois les indicateurs calculés pour chacun des scénarii, plusieurs types d'analyses ont été faites. J'ai cherché dans un premier temps à caractériser l'impact de l'adoption des pratiques agroécologiques (introduction de peuplements diversifiés) par un nombre croissant d'agriculteur.trice.s sur la diversité cultivée. Pour chaque scénario et chaque proportion de remplacement les valeurs moyennes et les écart-types des indicateurs sur les 10 répétitions ont été calculés.

Dans un second temps j'ai cherché à déterminer quelle surface il serait nécessaire de remplacer par un peuplement diversifié des types définis plus hauts pour atteindre un certain gain de diversité, i.e. quelle stratégie permet d'atteindre un objectif de gain de diversité en remplaçant un minimum de surface. Pour cela, pour chaque scénario et chaque proportion de remplacement, le gain moyen sur les 10 répétitions a été comparé à la valeur du seuil fixé par un test de Student. Pour chaque scénario la valeur retenue de surface permettant d'atteindre le seuil est celle pour laquelle (i) la valeur du gain est significativement supérieure au seuil en moyenne sur les dix répétitions et (ii) les gains moyens pour tous les taux de remplacement supérieurs sont aussi significativement supérieurs au seuil.

Enfin, nous disposons des données de répartition des variétés et des proportions de mélanges assolés, sans précision sur leur composition variétale. Nous l'avons vu en 2018 ces mélanges représentent 8% de la sole métropolitaine. On peut se demander quel impact cet assolement de mélanges a pu avoir sur la diversité génétique selon le type de mélanges assolés. Pour étudier cela, des scénarii ont été créés sur la période 2010-2016, de la même façon que précédemment mais cette fois seules les surfaces réellement assolées par des mélanges sont remplacées par des mélanges fictifs. Quatre départements ont été choisis, présentant des évolutions contrastées de l'évolution de la proportion de mélanges assolés entre 2010 et 2016 : l'Allier, le Loir et cher, l'Orne et la Sarthe.

Tableau 4.3 – Options possibles dans la création des scénarios

Type de remplacement	Variétés remplaçantes	Options	Options de composition	Caractéristiques
Pas de remplacement (<i>Monoculture</i>)				Assolement existant
Remplacement proportionnel	Mélange (<i>MIX</i>)	Nombre de mélanges	Faible (<i>low</i>)	Entre 1 et 5 mélanges introduits dans le département
		Variétés à mélanger	Important (<i>high</i>)	La moitié du nombre de variétés assolées
			aléatoire (<i>random</i>)	Variétés prises aléatoirement dans l'assolement, mélangées en proportions égales
			dominantes (<i>domin</i>)	Variétés dominantes dans l'assolement (représentant soit 75% de la sole, soit les 10 premières variétés si moins de 5 variétés dans les 75%), mélangées en proportions égales
			minoritaires (<i>rare</i>)	Variétés minoritaires dans l'assolement (représentant soit 10% de la sole, soit les 10 dernières variétés si moins de 5 variétés dans les 10%), mélangées en proportions égales
			extérieures (<i>outside</i>)	Une partie des variétés provient d'autres départements (30 à 50%) mélangées en proportions égales
			Lignées anciennes (<i>LA</i>)	Variétés lignées anciennes : tirage parmi 6 variétés (en priorité celles assolées) mélangées en proportions égales
			Variétés de pays (<i>VP</i>)	Variétés de pays : tirage parmi 6 variétés (en priorité celles assolées) mélangées en proportions égales
			Variétés issues de sélection participative (<i>VSP</i>)	Variétés issues de sélection participative : tirage parmi les 6 variétés génotypées mélangées en proportions égales
	Lignées anciennes (<i>LA</i>)			Tirage parmi 6 variétés
	Variétés de pays (<i>VP</i>)			Tirage parmi 6 variétés
	Variétés issues de sélection participative (<i>VSP</i>)			Tirage parmi les 6 variétés génotypées

4.3.2 Résultats

4.3.2.1 Évaluation des conséquences des choix méthodologiques

Création de mélanges Les résultats sont donnés tableau 4.4. On constate qu'en n'étudiant que des variétés pour lesquelles les données pour les 28 marqueurs sont renseignées, les différences des valeurs de H^* et H_T^* entre scénario en mélange et scénario en monoculture correspondant étaient extrêmement faibles, quasiment nulles et très stables. L'analyse sur l'ensemble des variétés montre que l'on peut avoir quelques différences mais celles-ci sont très faibles (de l'ordre de 10^{-4} à 10^{-3} avec un écart-type de l'ordre de 10^{-3} à 10^{-2}). Ceci est dû à la correction qui est faite lorsque des données sont manquantes pour certains marqueurs et certaines variétés. Dans le cas où ce sont des monocultures, pour chacun des locus étudiés les variétés présentant des données manquantes sont écartées de l'analyse et la somme des proportions des autres variétés est ramenée à un. Lorsque les variétés présentant des données manquantes sont constitutives d'un mélange, ce sont les pondérations appliquées à chacune des composantes du mélange qui sont modifiées pour que la somme des poids des individus soit égale à un, alors que les autres variétés non mélangées ne sont pas impactées. Toutefois on constate que ces différences sont proches de zéro et que l'écart-type est faible, ainsi cet effet n'apporte pas un biais important dans l'analyse de la diversité.

Tableau 4.4 – Différence moyenne entre scénario en mélange et scénario en monoculture pour les deux indicateurs. Entre parenthèses sont indiqués les écart-types.

	H^*	H_T^*
Avec données	-3.6×10^{-4}	-6.5×10^{-3}
manquantes	$(\pm 2.5 \times 10^{-3})$	$(\pm 1.9 \times 10^{-2})$
Sans données	-4.7×10^{-18}	-4.0×10^{-18}
manquantes	$(\pm 6.7 \times 10^{-17})$	$(\pm 1.3 \times 10^{-16})$

Création d'un individu fictif pour les variétés issues de sélection participative On observe sur le tableau 4.5 que la différence moyenne entre les valeurs des indicateurs H_T^* et H^* , le premier calculé en ayant créé l'individu fictif et le second en ayant conservé l'ensemble des individus génotypés, est positive pour toutes les populations et représente, pour un taux de remplacement de 20%, entre 3 et 10% de la valeur moyenne de l'indicateur calculé sur la base des assolements existants dans les départements (figure 4.5). La diversité apportée par ces variétés issues de sélection participative est sous-estimée lorsque l'on prend en compte l'ensemble des individus sans faire d'hypothèse sur la variabilité intra-variétale par rapport au calcul se basant sur un individu fictif et en utilisant le coefficient G_{ST} . En effet, seulement cinq individus ont été génotypés par population, sauf pour Japhabelle pour laquelle dix individus ont été génotypés, aussi la diversité intra-variétale prise en compte dans le calcul de H^* est sous-estimée. A l'inverse, le coefficient G_{ST} pour ces populations a été estimé sur la base de 90 individus par population et est plus représentatif de

Tableau 4.5 – Différence moyenne entre H_T^* calculé avec un individu fictif et H^* calculé avec l'ensemble des individus géotypés, avec 20% et 40% de surface assolée avec une variété issue de sélection participative.

Variété	$H_T^* - H^*$	
	20%	40%
Dauphinois	0.030	0.033
Mélange 1	0.032	0.046
Pop dynamique 2	0.042	0.070
Rocaloex	0.026	0.038
Savoysone	0.056	0.099
Japhabelle	0.019	0.022

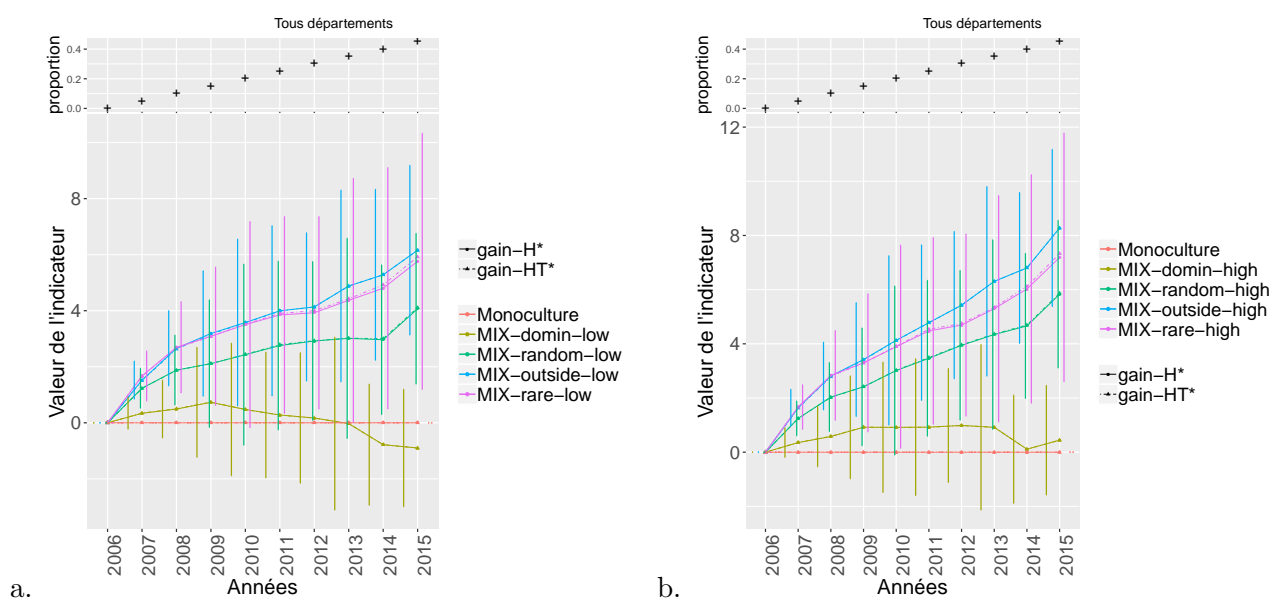


FIGURE 4.7 – Évolution des indicateurs H^* et H_T^* sur la période 2006-2015 lors du remplacement des variétés assolées par des mélanges de variétés dominantes (*domin*), minoritaires (*rare*), prises aléatoirement (*random*) et prises dans d'autres départements à hauteur de 30 à 50% (*outside*). Le nombre de mélanges assolés peut être faible (a. *low*) ou important (b. *high*). La proportion de remplacement, représentée par une croix noire, augmente de 5% par an. Gains moyens par rapport au scénario *Monoculture* sur l'ensemble des 51 départements.

cette variabilité, bien qu'il sous- ou sur-estime, selon les populations, la diversité intra-variétale dans le calcul de H_T^* .

4.3.2.2 Comment évolue la diversité cultivée lors de l'adoption de différentes pratiques agro-écologiques (introduction de peuplements diversifiés) ?

Adoption de mélanges de variétés assolées dans le département ou en France La figure 4.7 présente l'évolution des gains ou pertes en diversité par rapport à l'assolement réel pour les indicateurs H^* et H_T^* obtenus suite au remplacement en proportions croissantes des variétés assolées par des mélanges de lignées pures modernes. La figure (a) représente le scénario "conventionnel" avec peu de mélanges assolés et la figure (b) le scénario "idéotypage" avec un grand nombre de mélanges assolés.

Étude prospective de l'impact de l'adoption de peuplements hétérogènes sur la diversité génétique à l'échelle du paysage

On observe dans les deux types de scénario des évolutions assez similaires de la diversité cultivée : le remplacement par des variétés dominantes dans l'assolement ne permet de gagner que très peu de diversité voire d'en perdre dans certains départements, tandis que l'adoption de mélanges de variétés choisies aléatoirement permet d'augmenter la diversité jusqu'à 4 à 5% pour 45% de surface remplacée. Les gains sont encore plus importants avec l'adoption de mélanges contenant des variétés minoritaires (*rare*) ou intégrant des variétés étrangères (*outside*) puisqu'ils permettent d'atteindre jusqu'à 8% de gain avec 45% de surfaces remplacées dans le scénario "idéotypage". Le gain pour le remplacement par des variétés choisies aléatoirement s'explique par une plus grande équitabilité de répartition des variétés sur l'assolement. Mélanger des variétés minoritaires et importées permet d'introduire une nouvelle diversité et/ou d'augmenter la fréquence d'allèles rares dans le département, induisant un gain plus important de diversité.

Dans le scénario conventionnel, on constate tout d'abord qu'un remplacement par des mélanges de variétés dominantes entraîne en moyenne un gain faible (au maximum de 1%) lorsque la proportion de remplacement est faible, puis une faible perte (jusqu'à -1%) lors de remplacements en fortes proportions. Ceci est dû au fait que remplacer les variétés dominantes par des mélanges de variétés dominantes tend à homogénéiser la répartition de ces variétés puisqu'elles sont mélangées en proportions identiques mais sur des surfaces de plus en plus importantes. Ainsi, si la répartition est très déséquilibrée en monoculture on va tout d'abord gagner en diversité en mélangeant grâce à une plus grande équitabilité de répartition de ces variétés. Lorsqu'on arrive à de fortes proportions de remplacement, la plus grande équitabilité des surfaces des variétés dominantes ne compense plus la perte de diversité due à la réduction de la sole des variétés minoritaires, faisant ainsi chuter la diversité cultivée.

Les gains obtenus sont plus importants dans le scénario "idéotypage". Ceci s'explique par le fait qu'avec un nombre plus grand de mélanges assolés la diversité des composantes assolées en mélanges est plus importante, ce qui induit une plus grande équitabilité de répartition de ces variétés dans l'assolement. Dans ce scénario en moyenne sur les 51 départements on n'observe pas de perte de diversité dans le cas d'assolement de mélanges des variétés dominantes, néanmoins on constate tout de même des écart-types importants indiquant des pertes dans certains départements.

Le tableau 4.6 présente la proportion de départements pour lesquels le remplacement des variétés assolées provoque une perte de diversité sur l'indicateur H_T^* . De fortes proportions de départements perdent de la diversité avec le remplacement par des mélanges de variétés dominantes, tandis que cette proportion reste inférieure à 10% dans les scénarii de remplacement par des variétés choisies aléatoirement et parmi les variétés minoritaires, et est nulle dans le cas d'importation de variétés d'autres départements. On constate qu'avec le scénario mélanges de variétés dominantes dans le contexte "conventionnel" la majorité des départements perdent en diversité à partir de 20%

Contribution des peuplements hétérogènes à la diversité génétique cultivée à l'échelle du paysage

Tableau 4.6 – Proportion (%) de départements pour lesquels le remplacement des variétés assolées provoque une perte de diversité (H_T^*). - indique qu'aucun département ne présente de perte de diversité.

Type de scénario		Proportion de remplacement								
		5%	10%	15%	20%	25%	30%	35%	40%	45%
MIX-domin	high	27.45	33.33	31.37	45.10	39.22	29.41	49.02	64.71	49.02
	low	25.49	39.22	43.14	64.71	56.86	56.86	64.71	76.47	68.63
MIX-random	high	-	-	-	-	1.96	-	-	-	-
	low	-	-	1.96	7.84	9.80	9.80	7.84	7.84	3.92
MIX-rare	high	1.96	-	-	3.92	5.88	1.96	3.92	3.92	3.92
	low	1.96	-	5.88	7.84	7.84	9.80	9.80	9.80	11.76
MIX-outside	high	-	-	-	-	-	-	-	-	-
	low	-	-	-	-	-	-	-	-	-

de surfaces remplacées. Dans le scénario "idéotypage" la proportion de départements perdant en diversité est plus faible mais reste tout de même importante.

Globalement on observe une tendance positive monotone de l'évolution de la diversité avec l'augmentation de la proportion de remplacement, mais les résultats sont contrastés selon les départements puisqu'on observe des écart-types très importants. Ceci est dû au fait que les niveaux de diversité des assolements réels de ces départements, ainsi que leurs évolutions, sont contrastés. La figure 4.8 présente les mêmes scénarii pour les quatre départements choisis, avec le scénario "idéotypage" que nous avons retenu car il est apparu le plus favorable. Les moyennes et écart-types sont calculés sur les 10 répétitions. On constate globalement que le gain en diversité pour un même taux de remplacement est dépendant de la diversité de l'assolement en monoculture : plus cette dernière est élevée et moins le gain obtenu sera important, ce que l'on observe en comparant les résultats de la Seine maritime et de la Vendée présentant des évolutions assez stables de diversité en monoculture mais avec des niveaux de diversité différents, et la Haute Marne qui présente des niveaux de diversité en monoculture élevés sur la période 2010-2013.

A contrario dans le Gers on observe que le remplacement des variétés par des mélanges permet rapidement des gains importants de diversité malgré des niveaux de diversité élevés. Nous avons vu que ce département présentait une faible équitabilité de répartition de ces variétés sur l'ensemble de la période (figure 4.6), aussi l'assolement de mélanges permet de gagner en diversité par une plus grande équitabilité de répartition des variétés. Ceci explique aussi le fait que le Gers soit le seul département pour lequel le scénario de remplacement par des mélanges de variétés dominantes permet de gagner en diversité. Pour les quatre départements on observe globalement les mêmes tendances que celles présentées sur l'ensemble de départements, avec les mélanges de variétés minoritaires et importées permettant de gagner plus en diversité par rapport aux monocultures que les mélanges de variétés choisies aléatoirement. Ces scénarii permettent presque de maintenir la diversité initiale dans un contexte de chute de la diversité en monoculture (Gers et Haute Marne).

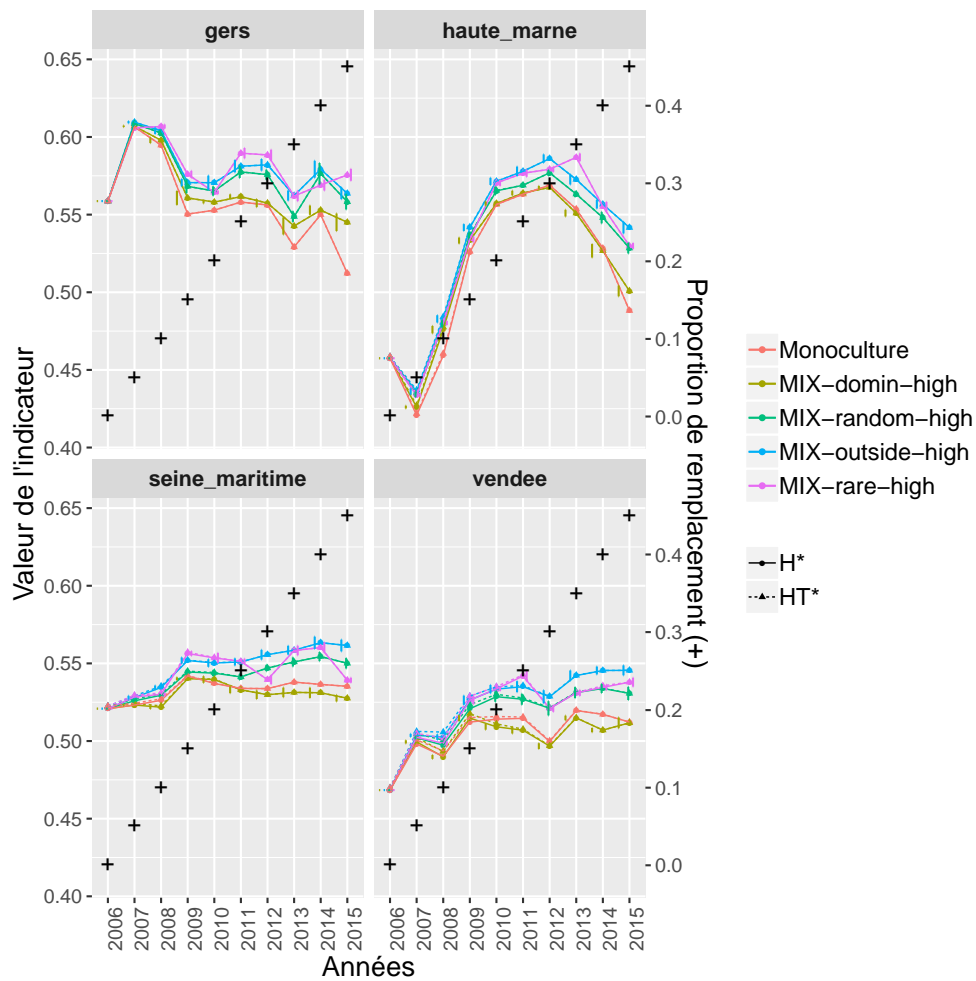


FIGURE 4.8 – Évolution des indicateurs H^* et H_T^* sur la période 2006-2015 lors du remplacement des variétés assolées par des mélanges de variétés dominantes (*domin*), minoritaires (*rare*), prises aléatoirement (*random*) et prises dans d'autres départements à hauteur de 30 à 50% (*outside*). La proportion de remplacement, représentée par une croix noire, augmente de 5% par an. Gains moyens sur les 10 répétitions pour les quatre départements choisis, avec un scénario "idéotype".

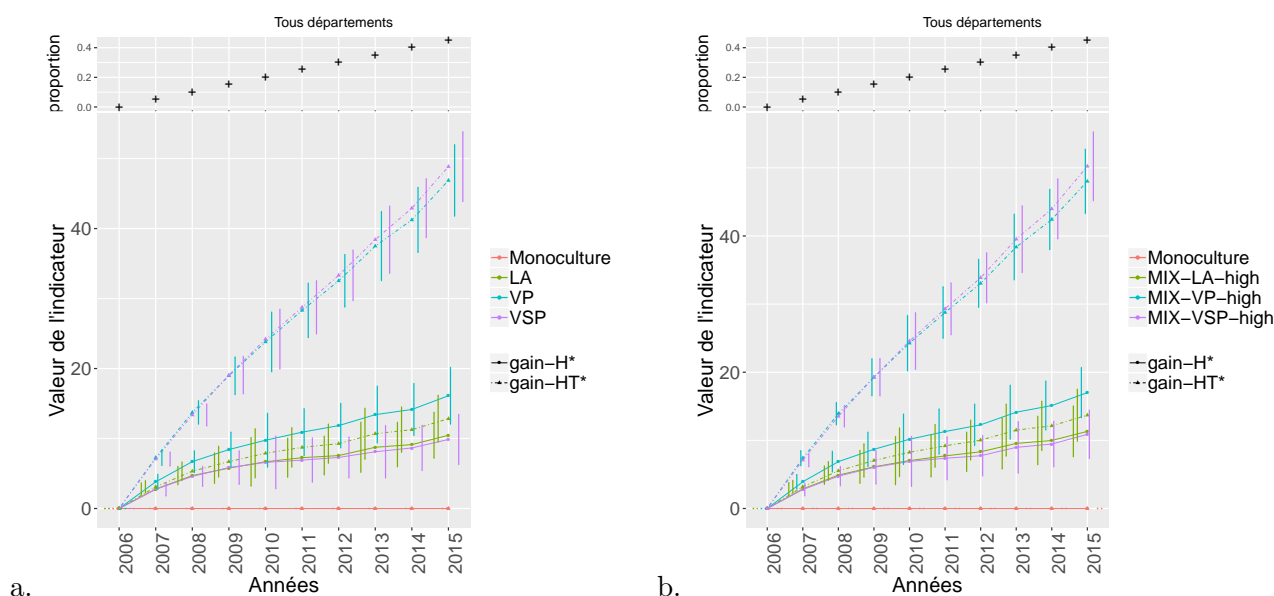


FIGURE 4.9 – Évolution des indicateurs H^* et H_T^* sur la période 2006-2015 lors du remplacement des variétés assolées par a. des variétés lignées anciennes (LA), des variétés de pays (VP) et des variétés issues de sélection participative (VSP), ainsi que par b. des mélanges de ces différents types de variétés (MIX) dans un scénario "idéotypage". La proportion de remplacement, représentée par une croix noire, augmente de 5% par an. Gains moyens sur l'ensemble des 51 départements.

Assolement de variétés anciennes, de pays et issues de sélection participative La figure 4.9 présente l'évolution des gains ou pertes de diversité relativement à l'assolement réel, constitué majoritairement de lignées pures, pour les indicateurs H^* et H_T^* obtenus par le remplacement des variétés assolées par des variétés hétérogènes (lignées anciennes, variétés de pays et issues de sélection participative). On observe que lorsque l'on ne prend pas en compte la diversité intra-variétale (H^*) le remplacement par des lignées anciennes ou des variétés issues de sélection participative en pur permet de gagner environ 10% sur cet indicateur à 45% de remplacement, tandis qu'avec des variétés de pays on monte à environ 16%. La diversité apportée par les variétés issues de sélection participative a sans doute été sous-estimée car lors de la création de l'individu fictif les allèles les moins fréquents ont été éliminés. On constate que lorsque l'on ajoute la diversité intra-variétale (H_T^*) les variétés issues de sélection participative permettent un gain de diversité aussi important que les variétés de pays. Le remplacement par des mélanges de ces types de variétés n'apporte que très peu de diversité supplémentaire par rapport à l'assolement de ces variétés en pur. Ceci s'explique par le fait que pour ne pas biaiser les calculs en faveur des variétés de pays et des lignées anciennes uniquement six variétés sont assolées pour chacun des scénarii et des répétitions, ainsi la même surface de ces 6 variétés en mélange ou en pur est assolée globalement. Le gain est très léger en mélange car l'équitabilité de répartition de ces variétés est plus grande en mélange qu'en pur.

Au niveau des départements, on observe sur la figure 4.10 que, contrairement au remplacement par des mélanges de variétés assolées, le remplacement par des variétés hétérogènes semble entraîner

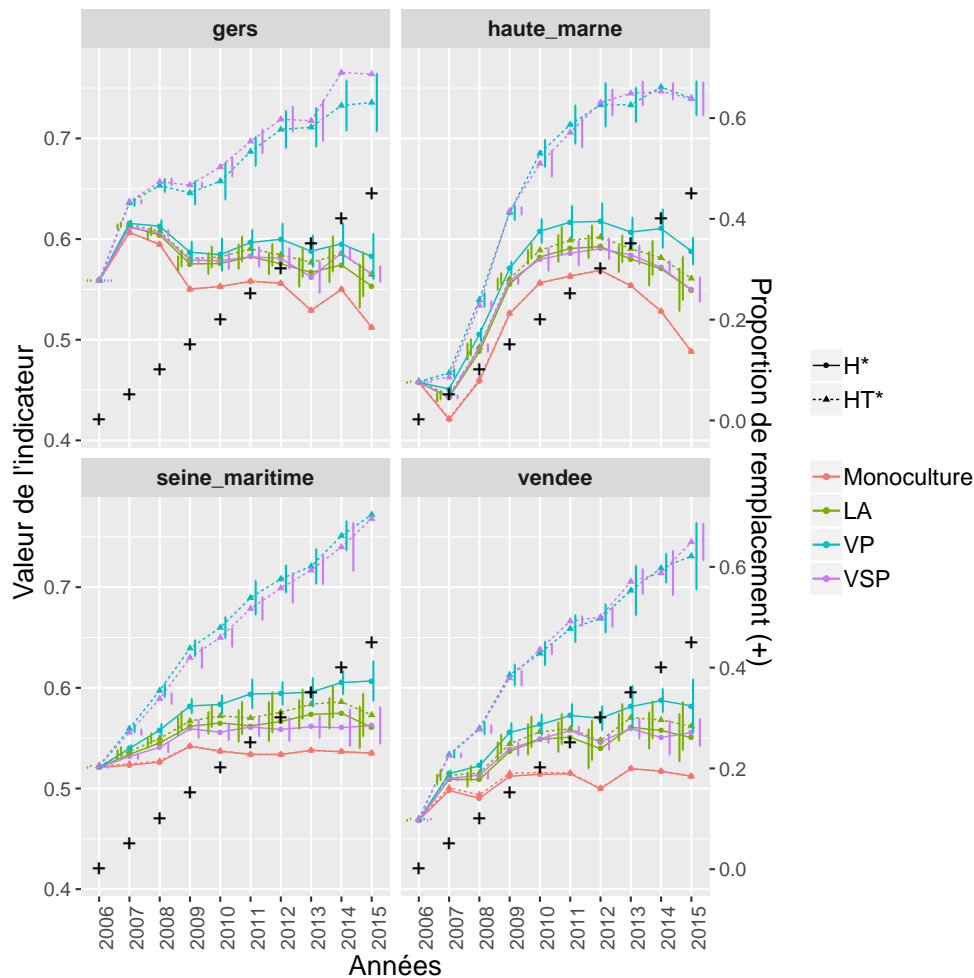


FIGURE 4.10 – Évolution des indicateurs H^* et H_T^* sur la période 2006-2015 lors du remplacement des variétés assolées par des variétés lignées anciennes (*LA*), des variétés de pays (*VP*) et des variétés issues de sélection participative (*VSP*). La proportion de remplacement, représentée par une croix noire, augmente de 5% par an. Gains moyens sur les 10 répétitions pour les quatre départements choisis.

le même gain de diversité pour un même taux de remplacement, et ceci quel que soit le niveau de diversité de l'assolement réel. Ceci est sans doute dû au fait que les variétés nouvellement assolées sont plus éloignées des variétés réellement assolées dans ces scénarii, donc apportent la même diversité allélique quelle que soit la diversité de l'assolement réel. Dans tous les départements, si l'on ne prend pas en compte la diversité intra-variétale, l'introduction de variétés anciennes, de pays ou issues de sélection participative permet une nette augmentation de la diversité cultivée par rapport à l'état actuel, les variétés de pays étant les plus efficaces, alors que si l'on prend en compte la diversité intra-variétale, c'est l'introduction de variétés de pays et de variétés issues de sélection participative qui permet un gain majeur. Si le remplacement par des variétés lignées anciennes ne permet pas de compenser tout à fait la perte de diversité dans le Gers, le remplacement par des variétés de pays et des variétés issues de sélection participative la compense largement quand on prend en compte la diversité intra-variétale.

4.3.2.3 Quelles stratégies permettent de gagner rapidement en diversité ?

Les résultats sur l'estimation des surfaces cultivées en peuplements diversifiés à introduire pour dépasser les seuils de 10% et 20% de gain de diversité sont présentés dans le tableau 4.7.

Introduction de mélanges de variétés lignées pures On remarque tout d'abord que les résultats pour les deux indicateurs sont très similaires, puisque les assolements réels sont très majoritairement composés de variétés lignées pures. On observe que peu de départements atteignent un gain de 10%, la surface moyenne nécessaire pour atteindre cet objectif dans ces départements est élevée (35 à 42%), et aucun de ces scénarii ne permet d'atteindre l'objectif de 20% de gain. Le remplacement en deçà de 45% de l'assolement par des mélanges de variétés dominantes quel que soit le scénario ("conventionnel" ou "idéotypage") ou prises au hasard avec le scénario "conventionnel" ne permet d'atteindre le seuil de 10% dans aucun des départements. Ce seuil est atteint avec des mélanges de variétés prises au hasard dans le scénario "idéotypage" dans trois départements. L'un de ces départements, le Puy de dome, atteint même ce seuil très rapidement, dès 20% de surfaces remplacées. Ceci s'explique par le fait que ce département présente des valeurs faibles de N_2 en monoculture (5.4 en moyenne sur la période), aussi mélanger aléatoirement les variétés permet de mieux les répartir sur le territoire, permettant de gagner rapidement en diversité. Introduire un faible nombre de mélanges (scénario "conventionnel") en important quelques variétés d'autres départements ne permet de dépasser le seuil que dans un département.

En revanche introduire dans l'assolement un grand nombre de mélanges intégrant des variétés extérieures ou introduire des mélanges de variétés minoritaires permet de dépasser le seuil lorsque l'on atteint environ 39% de surface remplacées dans 8 à 11 départements. Cependant, ces stratégies ne permettent jamais d'atteindre le seuil de 20% de gain de diversité cultivée. Etant donné le faible nombre de départements atteignant le seuil et la surface importante nécessaire pour l'atteindre (autour de 35-42%), on peut déduire que ces stratégies ne seraient pas le bon choix si l'on se fixait un objectif d'augmentation de 10% de la diversité cultivée.

Introduire des variétés anciennes, de pays et issues de sélection participative En étudiant l'indicateur H^* on constate que remplacer les variétés assolées par des variétés de pays et des variétés issues de sélection participative est une meilleure stratégie pour augmenter rapidement la diversité cultivée : on atteint le seuil de 10% dans plus de départements qu'avec les mélanges de variétés lignées pures, et avec un peu moins de surface de remplacement. En prenant en compte la diversité intra-populations (H_T^*) on atteint avec les variétés de pays et les variétés issues de sélection participative le seuil de 10% dans tous les départements avec des surfaces de remplacement proches de 10%, et le seuil de 20% autour de 20% de surfaces remplacées, toujours dans tous les départements.

Étude prospective de l'impact de l'adoption de peuplements hétérogènes sur la diversité génétique à l'échelle du paysage

Tableau 4.7 – Surfaces nécessaires à remplacer par chacun des types de peuplements hétérogènes pour atteindre les seuils d'augmentation des indicateurs de 10 et 20 %. Le premier chiffre correspond à la surface moyenne nécessaire (moyenne sur 51 départements) puis ensuite est donné l'écart-type. Entre parenthèses est indiqué le nombre de départements pour lesquels il y a eu dépassement significatif du seuil sur la période (pour les autres il faudrait plus de 45% de remplacement pour dépasser le seuil).

type de variété	Nombre de mélanges	seuil	<i>gain</i>	H^*	<i>gain</i>	H_T^*
MIX-domin	low	10				
	high	10				
MIX-random	low	10				
	high	10	35 ± 26.46	(3)	37.5 ± 23.8	(4)
MIX-rare	low	10	41.67 ± 8.16	(6)	40 ± 10.96	(6)
	high	10	38 ± 22.22	(10)	38.64 ± 21.48	(11)
MIX-outside	low	10	40	(1)	40	(1)
	high	10	38.12 ± 18.46	(8)	38.12 ± 18.46	(8)
LA		10	36 ± 18.74	(10)	38.8 ± 20.68	(25)
VP		10	34.62 ± 20.82	(39)	10 ± 2	(51)
VSP		10	38.93 ± 17.18	(14)	10 ± 0	(51)
MIX-LA	low	10	34.38 ± 25.88	(8)	36.43 ± 21.94	(21)
	high	10	37.94 ± 20.64	(17)	36.43 ± 18.64	(28)
MIX-VP	low	10	32.03 ± 20.74	(37)	10 ± 2.82	(51)
	high	10	31.02 ± 20.2	(49)	10 ± 2	(51)
MIX-VSP	low	10	38.12 ± 20.62	(16)	10 ± 0	(51)
	high	10	38 ± 20	(25)	10 ± 0	(51)
MIX-domin	low	20				
	high	20				
MIX-random	low	20				
	high	20				
MIX-rare	low	20				
	high	20				
MIX-outside	low	20				
	high	20				
LA		20				
VP		20	43.33 ± 5.78	(3)	20.59 ± 6.22	(51)
VSP		20			20.29 ± 5.8	(51)
MIX-LA	low	20				
	high	20			42.5 ± 7.08	(2)
MIX-VP	low	20	42.5 ± 7.08	(2)	20.69 ± 6.34	(51)
	high	20	43.33 ± 5.78	(3)	20 ± 6	(51)
MIX-VSP	low	20			19.51 ± 4.12	(51)
	high	20			19.22 ± 3.68	(51)

La stratégie de remplacer les variétés assolées par des variétés de pays et/ou des variétés issues de sélection participative est donc incontestablement plus efficace pour atteindre des objectifs d'augmentation de la diversité cultivée de 10 ou 20%.

4.3.2.4 Simulons la diversité cultivée dans des départements avec forte présence de mélanges variétaux

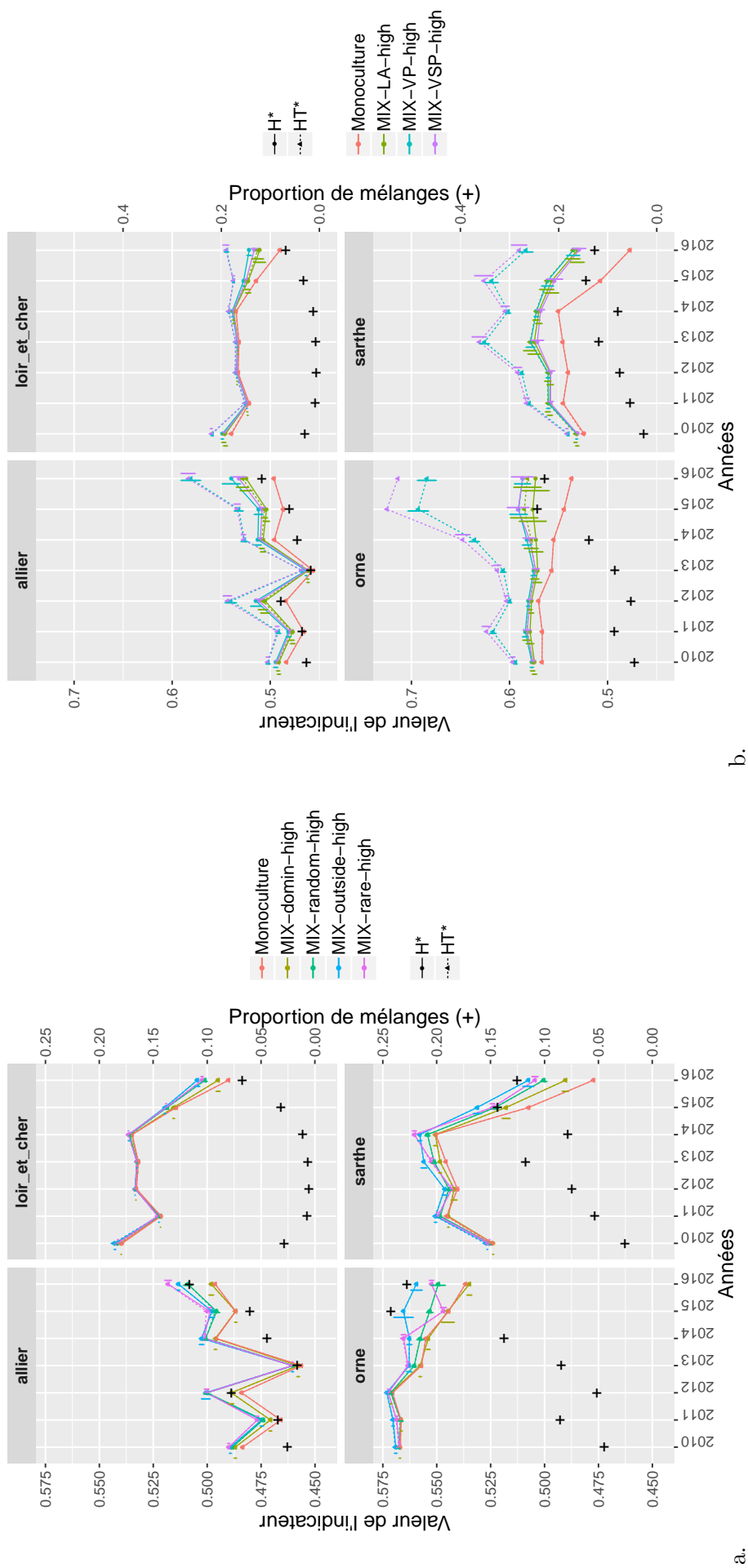
Les proportions de mélanges dans les assolements des quatre départements choisis sont présentées figure 4.11, ainsi que les résultats de l'estimation des indicateurs lors de la simulation de différents types de mélanges pour composer ces surfaces (a. mélanges de lignées pures modernes et b. mélanges de lignées anciennes, de variétés de pays ou de variétés issues de sélection participative). On constate que dans l'Allier, où la diversité est globalement assez faible, l'assolement même en faible proportion (autour de 5%) de variétés choisies au hasard, minoritaires ou extérieures aurait permis des gains en diversité. Les résultats sont plus mitigés dans les départements où la diversité en monoculture est plus élevée. Dans les départements où l'indicateur H_T^* dépasse 0.5, introduire au minimum 8 à 10% de mélanges de variétés minoritaires ou importées permet de gagner en diversité, et de compenser les pertes en diversité certaines années, notamment ici en fin de période. Avec des mélanges de variétés de pays ou de variétés issues de sélection participative on compense largement les pertes, et on gagne en diversité même lorsque les mélanges représentent une faible proportion de l'assolement.

4.4 Discussion et perspectives

4.4.1 Synthèse des résultats

4.4.1.1 Résultats globaux

Cette étude a permis de mettre en évidence les potentiels impacts de l'adoption de pratiques agroécologiques de culture de peuplements hétérogènes de blé sur la diversité cultivée à l'échelle du paysage. Cette approche prospective originale par rapport à ce qui se trouve dans la littérature est rendue possible par un jeu de données très complet à la fois au niveau des données de répartition variétale et des données de géotypage. La culture de mélanges de variétés dominantes ne permet globalement pas de gagner en diversité, et peut potentiellement en faire perdre, d'autant plus si la stratégie mise en place à l'échelle du paysage est d'assoler un faible nombre de mélanges différents. Mélanger des variétés minoritaires, au hasard ou importées pourrait permettre un gain en diversité, d'autant plus fort que la diversité en monoculture est faible. En revanche cette stratégie est peu efficace si l'objectif est d'atteindre 10% de gain de diversité, puisque cet objectif est atteint



a.

b.

FIGURE 4.11 – Valeurs des indicateurs lors du remplacement des mélanges réellement assolés en entre 2010 et 2016 par des mélanges de différents types dans quatre départements. Les croix présentent les proportions des mélanges assolés chaque année. Moyennes et écarts-types sur les 10 répétitions.

dans peu de départements à partir d'environ 40% de surface remplacée. A l'inverse, remplacer ces variétés assolées par des variétés de pays ou des variétés issues de sélection participative est une stratégie plus efficace puisqu'elle permet d'atteindre les objectifs de 10% et 20% avec beaucoup moins de surface à remplacer. Ce remplacement, même en faible proportion, permet des gains en diversité importants. Il serait intéressant d'obtenir des informations des surfaces assolées avec ces types de variétés, par exemple au niveau des paysans du RSP, afin d'évaluer l'impact des pratiques réelles sur la diversité à une échelle plus large que celle de la ferme.

Ces pratiques agro-écologiques pourraient se développer dans le futur grâce à l'évolution récente de la réglementation. En effet, en France un arrêté de juin 2018 autorise la commercialisation de mélanges d'espèces et de variétés qui répondent avant mélange à la réglementation, c'est-à-dire inscrites au catalogue. Si les mélanges sont déjà assez répandus dans l'assolement aujourd'hui, cette nouvelle réglementation pourrait contribuer à une adoption encore plus large des mélanges variétaux. De plus, le nouveau règlement européen pour l'agriculture biologique prévoit d'autoriser la commercialisation de "matériel hétérogène biologique" afin de répondre aux problématiques de manque de semences adaptées à l'agriculture biologique, ce qui pourrait contribuer à l'assolement de peuplements hétérogènes comme les CCP.

4.4.1.2 Introduction de variétés de pays et issues de sélection participative

Un des objectifs de cette étude était d'évaluer l'impact potentiel de l'adoption de variétés de pays et issues de sélection participative sur la diversité cultivée à l'échelle du paysage. Le fait que nous n'ayons des données de génotypage que pour six variétés issues de sélection participative m'a amené à opérer certains choix méthodologiques afin de ne pas biaiser les résultats. Tout d'abord j'ai restreint le nombre de variétés de pays et anciennes pouvant être assolées à six, sous-estimant ainsi la diversité potentiellement apportée par ces variétés dont le fond génétique, notamment pour les variétés de pays, est assez éloigné de celui des variétés commerciales majoritairement assolées. En effet, la diversité apportée par ces variétés hétérogènes est due à la fois à cette diversité intra-variétale, mais aussi à la différenciation génétique entre les variétés assolées. L'évaluation de cette perte de diversité due à ce choix pourrait être faite en comparant ces scénarii de remplacement par des variétés anciennes ou de pays avec des scénarii dans lesquels le choix de ces variétés n'est pas restreint à six.

Un autre choix méthodologique dû à la structure des données a été de créer un individu fictif pour les variétés issues de sélection participative dont la composition allélique correspondait aux allèles les plus fréquents dans chacune des populations, ceci afin de pouvoir effectuer la comparaison avec les variétés anciennes et de pays pour lesquelles seul un individu par variété avait été génotypé.

Nous avons vu que cela induisait des différences dans les estimations du niveau de diversité, avec potentiellement une sur-estimation pour certaines populations moins diversifiées que d'autres avec l'utilisation de l'indicateur H_T^* et la création d'individus fictifs. L'idéal aurait été d'avoir des données de génotypage pour un nombre important d'individus pour ces variétés issues de sélection participative mais aussi plusieurs individus pour les variétés anciennes et de pays.

De la même façon que pour les variétés de pays et anciennes, le fait de n'avoir que six variétés issues de sélection participative a sans doute conduit à sous-estimer la diversité potentiellement apportée par ces variétés. Ici les variétés génotypées étaient principalement des mélanges, dont trois mélanges de croisements, un mélange de variétés anciennes, un mélange à la fois de croisements et de variétés anciennes, et une population issue d'un croisement bi-parental. Or ces différents types ne représentent pas toute la diversité des pratiques de création de population à la ferme, et on peut imaginer que si chaque agriculteur.trice crée sa propre population alors la diversité apportée par ces variétés serait encore plus importante. Les mélanges étant composés de variétés ou croisement dont certains étaient communs à plusieurs mélanges, il est possible que dans cette étude la diversité inter-variétale ait été sous-estimée à la fois au sein des variétés issues de sélection participative mais aussi entre variétés issues de sélection participative et les variétés assolées en monoculture, sous-estimant ainsi la diversité apportée par les variétés issues de sélection participative.

4.4.2 Choix méthodologiques dans la création des scénarii

J'ai fait des choix méthodologiques pour la création des scénarii, notamment la création des mélanges, en m'inspirant des connaissances acquises dans le projet ANR Wheatamix^a et sur la base de discussions avec des chercheurs impliqués dans le travail d'idéotypage de mélanges (Hazard et al., 2016) dans le but d'être le plus réaliste possible mais aussi de représenter des situations très contrastées, voire extrêmes telles que les scénarios de remplacement par des mélanges de variétés dominantes et des mélanges de variétés minoritaires. Par exemple, il est dans la réalité peu probable que les agriculteur.trice.s remplacent les variétés minoritaires qu'il.elle.s cultivent par un ou des mélanges de variétés dominantes. En effet, les agriculteur.trice.s cultivant des variétés minoritaires le font pour une raison (ex : qualité particulière de cette variété), et on peut penser qu'il.elle.s attachent de l'importance à ces spécificités. Les agriculteur.trice.s cultivant des mélanges vont souvent incorporer une ou des variétés qu'il.elle.s n'auraient pas cultivé en monoculture (par exemple des variétés hautes présentant par ailleurs d'autres qualités, qui seront mieux tenues dans le mélange par des variétés basses). Aussi, les scénarii les plus représentatifs de la réalité seraient le remplacement par des mélanges dont une partie des variétés est importées ou des mélanges de variétés choisies aléatoirement dans l'assolement (A. Gauffreteau, communication personnelle). Un scénario hybride pourrait être réalisé, en mélangeant à la fois des variétés dominantes et

a. www6.inra.fr/wheatamix/

minoritaires.

On sait par ailleurs que certain.ne.s agriculteur.trice.s qui font des mélanges multiplient une année les variétés qu'ils vont mélanger les années suivantes. Dans ce contexte les variétés mélangées ne seraient plus les variétés assolées l'année donnée mais celles assolées les années précédentes, ajoutant de la diversité si elles ne sont plus assolées l'année donnée en monoculture. De la même façon, il est probable que si chaque agriculteur.trice composait son propre mélange alors il y aurait plus de mélanges assolés dans le scénario "idéotypage" que le nombre retenu actuellement qui est limité à la moitié du nombre de variétés assolées dans le département. Il serait intéressant d'avoir la donnée du nombre d'agriculteur.trice.s et de la surface moyenne des parcelles assolées en blé par exploitation de chaque département afin de créer un nombre de mélanges adéquat. Une autre stratégie pourrait être de refaire tourner une simulation en créant un plus grand nombre de mélanges afin d'évaluer l'impact sur les gains en diversité. Si cet impact était important alors il serait nécessaire d'assoler un nombre plus réaliste de mélanges dans ce scénario. Quant au scénario "conventionnel", il est assez réaliste car bien qu'aujourd'hui il y ait peu de conseil auprès des agriculteur.trice.s sur les mélanges, certaines initiatives peuvent pousser les agriculteur.trice.s à semer les mêmes mélanges. C'est le cas par exemple de l'entreprise Soufflet, qui a contractualisé avec des agriculteur.trice.s la fourniture d'un mélange de composition unique. Or, on a vu qu'assoler un faible nombre de mélanges de variétés lignées pures peut potentiellement entraîner une perte de diversité. Aussi, il est important de communiquer le fait que si le but d'assoler des mélanges est d'augmenter la diversité à une échelle plus large que celle de l'exploitation, il ne s'agit pas uniquement de faire des mélanges mais aussi de réfléchir à leur composition.

Le choix a été fait d'étudier l'impact d'une proportion croissante d'introduction de peuplements diversifiés dans des assolements existants afin de se projeter pour chaque département dans la réalité des tendances existantes et de représenter ainsi les conséquences éventuelles qu'auraient eu des mesures d'incitation à ces cultures dans la période concernée. Cependant, cela conduit à une confusion d'effet entre la variation du taux de remplacement et l'évolution de l'indicateur dans les départements indépendamment de tout changement de pratiques. Une approche plus analytique sera d'étudier globalement, sur toutes les années et tous les départements, l'impact de l'adoption de proportions fixées de mélanges et de variétés anciennes, de pays et issues de sélection participative, afin de s'affranchir des effets des années, les assolements en monoculture étant fixés.

Chapitre 5

Influence des dispositifs expérimentaux sur les estimations par les modèles Bayésiens pour l'évaluation à la ferme des populations

Dans le cadre du projet de sélection participative blé français de nombreux outils et méthodes ont été développés, parmi lesquels des dispositifs expérimentaux originaux et des modèles Bayésiens permettant l'analyse des données issues de ces dispositifs. L'objectif de ce chapitre, présenté sous la forme d'un article scientifique étant en cours de review pour le journal *Euphytica*, est de déterminer les impacts des paramètres du dispositif expérimental (par exemple le nombre de fermes dans le réseau, le nombre de fermes régionales, le nombre de témoins répétés, etc.) sur les estimations données par deux des modèles développés. Le but est d'un côté d'améliorer le dispositif utilisé dans notre projet et d'un autre de donner des recommandations pour un projet qui utiliserait ces dispositifs et modèles d'analyse. Ce travail a été réalisé avec l'aide d'Alexandre Protat lors de son stage de master 1 (2016).

5.1 Résumé

Ces dernières décennies de nombreux projets de sélection participative ont vu le jour à travers le monde. Ce type de projet permet de développer des variétés adaptées à la diversité des conditions agro-environnementales et aux besoins, pratiques et objectifs des agriculteur.trice.s. Cependant des difficultés méthodologiques émergent à la mise en place d'expérimentations à la ferme, l'une d'entre elle étant l'implémentation d'un dispositif expérimental répondant aux contraintes et objectifs des agriculteur.trice.s tout en permettant une analyse statistique des données. Ici nous prenons l'exemple du projet de sélection participative sur le blé tendre en France, dans lequel des paysan.ne.s et animateur.trice.s du Réseau Semences Paysannes ainsi qu'une équipe de chercheurs de l'INRA ont co-construit un dispositif expérimental qui répondent à leurs besoins, mais est très déséquilibré et a nécessité le développement de modèles Bayésiens afin de pouvoir analyser les données. Ces modèles permettent de comparer les populations à la ferme et sur le réseau de ferme, de comparer les fermes entre elles ainsi que d'analyser la sensibilité des populations aux environnements. Par une approche de simulations informatiques j'ai analysé les effets des caractéristiques du dispositif expérimental sur le comportement de deux des modèles Bayésiens afin d'identifier l'échelle de valeurs la plus appropriée et donner des recommandations pour des dispositifs décentralisés. J'ai analysé les estimations obtenues par les modèles sur des jeux de données simulés différant par les valeurs des paramètres du dispositif expérimental (nombre de fermes sur le réseau, nombre de témoins répétés, nombre de répétitions des témoins, ...). Tandis que les modèles estiment correctement les effets populations au sein des fermes même lorsqu'il y a peu de témoins répétés, semer des répétitions des populations intéressantes permet d'augmenter la puissance du test de comparaison pour ces populations et donc de mieux détecter des différences significatives. Comme attendu, les effets populations et sensibilité de ces populations aux environnements sont impactés principalement par le nombre de répétitions de ces populations sur le réseau. Aussi, si le but de l'expérimentation est de caractériser le comportement des populations dans différentes conditions environnementales alors il est préférable de répéter ces populations dans différents environnements.

Ces résultats permettent de proposer des améliorations du dispositif dans le cadre du projet de sélection participative blé français ainsi que de faire des recommandations pour un nouveau projet débutant. Dans le cadre de notre projet, nous proposerons aux paysan.ne.s de semer des répétitions des populations qui les intéressent afin d'avoir plus de puissance pour détecter des différences significatives entre populations au sein de leur ferme. Les résultats ont montré qu'il n'était pas nécessaire d'avoir des témoins communs pour obtenir des estimations correctes des effets population au sein des fermes par le premier modèle, malgré tout la présence des mêmes populations dans différentes fermes est nécessaire pour pouvoir estimer leurs sensibilités aux environnements avec le second modèle. Il est intéressant d'avoir des populations communes, au moins à l'échelle régionale,

afin que les paysan.ne.s puisse s'y référer lorsqu'il.elle.s visitent d'autres fermes ou s'intéressent aux résultats d'autres essais. Dans le cas d'un nouveau projet débutant avec peu de fermes il est possible de mettre en place l'expérimentation sur plusieurs années afin de multiplier le nombre d'environnements (combinaison ferme x année) et ainsi améliorer les estimations des variances environnementales ainsi que de effets population sur le réseau de fermes et la sensibilité de ces populations aux environnements.

5.2 Article

Influence of experimental design on decentralized, on-farm evaluation of populations: a simulation study

Gaëlle van Frank · Isabelle Goldringer · Pierre Rivière · Olivier David

Received: date / Accepted: date

Abstract Participatory Plant Breeding (PPB) has received much attention in recent decades for its ability to develop varieties adapted to the diversity of farm conditions and to farmers' needs and practices. Specific methodological issues arise when working with on-farm experiments, one being the implementation of an experimental design that matches farmers' constraints and objectives, while allowing for accurate statistical analyses of the data. We took the example of a French PPB case on bread wheat, in which farmers, facilitators and researchers have co-constructed an experimental design that meets their needs, but is very unbalanced and required the development of Bayesian statistical models to compare populations on-farm, over environments and analyze their sensitivity to environments. Through a simulation study, we investigated the effects of different characteristics of the experimental design on the behavior of two of these Bayesian models to identify the range of values that are most appropriate and give recommendations for decentralized experiments. We analyzed the estimates obtained by the models using different simulated datasets that differed by the values of the experimental design's parameters. While within-environment population effects were well estimated even with few replicated controls, replicating populations of interest rather than controls within environments and includ-

ing enough environments provided more power to detect significant differences. Population effects and sensitivities over environments were mainly impacted by the number of replications of populations across environments, therefore effort should be made to repeat populations in more environments if the aim is to characterize their behavior under various environmental conditions.

Keywords Bayesian modeling · Experimental design · On-farm trials · Participatory Plant Breeding · Simulation

1 Introduction

Increasing diversity within cropping systems is identified as one of the key strategies in designing a sustainable agriculture (Altieri et al, 2015). Diversification can be done at different spatial and time scales, one of the options being to increase inter-specific and intra-specific diversity at the landscape and field levels which has been shown to reduce crop vulnerability to pests and diseases and increase resilience against climatic variability (Altieri and Koohafkan, 2013; Østergård et al, 2009; Finckh et al, 2000; de Vallavieille-Pope, 2004). Varietal diversity can be increased by breeding for a wide range of varieties adapted to diverse environments and practices, tackling the diversity of farmers' needs.

Unlike centralized breeding, which aims at developing a few elite varieties adapted to a large geographic scale where the growing environments are standardized, decentralized breeding goal is to develop a large number of varieties adapted to specific environments, taking advantage of Genotype x Environment interactions (Ceccarelli, 1989; Desclaux et al, 2008). Some studies found a higher efficiency of indirect selection for organic systems in conventional systems (Annicchiarico et al, 2010), due to lower heritabilities and genetic correlations within heterogeneous environments. Conversely, modeling (Simmonds, 1991) and experimental stud-

Gaëlle van Frank and Isabelle Goldringer
GQE– Le Moulon, INRA, Université Paris-Sud, CNRS, AgroParis-Tech, Université Paris-Saclay,
91190, Gif-sur-Yvette, France
E-mail: gaelle.van-frank@inra.fr

Pierre Rivière
Réseau Semences Paysannes
47190, Aiguillon, France

Olivier David
MaIAGE, INRA, Université Paris-Saclay,
78350, Jouy-en-Josas, France

ies (Annicchiarico, 2007; Murphy et al, 2007) have shown that a direct selection of populations presenting appropriate traits for the target environment is more efficient at selecting adapted varieties than indirect selection in another environment. It is especially of relevance for organic farming, in which the traits interesting for farmers are not the same as the ones varieties are bred for for conventional farming (Lammerts van Bueren et al, 2002, 2011).

Considering that selecting directly in the target environments might be more efficient to obtain adapted varieties than indirect selection on-station, and that involving farmers in the breeding process can lead to the development of varieties more adapted to their needs (Witcombe and Yadavendra, 2014), many Participatory Plant Breeding (PPB) projects have started in the last decades. A PPB project follows the same main stages as conventional breeding projects, namely the generation of variability, selection within this variability and testing of the new cultivars, with the differences that the trials are set on farmers' fields and that the decisions are made jointly between partners (Ceccarelli and Grando, 2007). The degree of participation of the different partners can vary along a continuum, from a consultative role in which information is only gathered from partners and the project is breeder-led, to a collegial organization in which the responsibilities are shared between partners and the project is usually led by farmers (Sperling et al, 2001). Conventional breeding for wheat develops pure line varieties, that are homogeneous to fit to the requirements for the registration to national catalogs in order to be able to sell the seeds. Conversely, PPB projects aims at developing varieties that have the capacity to adapt to farmers' environments and practices, therefore the peasants' varieties developed through PPB projects are often heterogeneous. Some studies have shown that participatory breeding is more efficient at developing varieties adopted by farmers than conventional breeding, since farmers carry out the breeding knowing their environment, practices and the traits relevant to breed for in their particular conditions (Ceccarelli, 2015; Witcombe et al, 2003).

A PPB project on bread wheat was set up in France in 2005, involving a farmers' network (Réseau Semences Paysannes, RSP), and a research team at INRA (Diversity, Evolution and Adaptation of Populations, DEAP). The aims of this project are to create populations adapted to each farmer's practices and environmental conditions, develop methods and tools for collective on-farm management and selection of cultivated diversity and reinforce farmers' autonomy in terms of seed management and selection (Rivière et al, 2013). New populations obtained from crosses among landraces, old varieties and more recent varieties bred for organic farming have been evaluated and selected on farm over years. This on-farm experiments called for the co-construction of an experimental design that would fit both researchers' and farm-

ers' requirements. Indeed, while variety replication is essential for researchers to analyze the data (Kempton et al, 2012), farmers do not always have suited equipment, space or time to manage large trials, and prefer testing more varieties instead of replicating a few of them in their trials. During the early years, an experimental design was co-designed to fit these constraints, with a few controls replicated in each farm while the rest of the populations was chosen by each farmer and is not replicated (Fig. 1).

The data obtained from this experiment were very unbalanced since many populations were not replicated within each farm and also across the farms network. In order to analyze such data, hierarchical Bayesian models can be used in order to (i) compare populations within each farm (Rivière et al, 2015) and (ii) compare populations across environments and assess their sensitivity to environments (Lian and de los Campos, 2016; Rivière, 2014). Assessing the influence of the design on the quality of estimates has not been studied for these recent models. Such a study is complex due to the large number of design parameters that can be tested and because the criteria used to compare designs cannot be calculated explicitly in most cases for such models. However this can be done using a computer simulation based approach.

Computer simulation is a powerful descriptive tool used to analyze complex systems and support decision making and process design (Müller, 2005; Saltelli et al, 2008; Sun et al, 2011; Tekin and Sabuncuoglu, 2004). It is particularly of relevance when having to determine optimal values for multiple parameters. Carson et Maria (1997) defined a *simulation experiment* as "a test or a series of tests in which meaningful changes are made to the input variables of a simulation model so that we may observe and identify the reasons for changes in the output variable(s)", and *simulation optimization* as "the process of finding the best input values from among all possibilities without explicitly evaluating each possibility". Such methods can be applied in the field of plant breeding to plan the different selection phases (Sun et al, 2011), or evaluate the efficiency of different experimental designs regarding selection gains (Kleinknecht et al, 2016), and precision of estimates (Azaïs et al, 1998; Rincent et al, 2017).

We chose to implement a simulation study to find out which parameters of the experimental design influence the most estimates given by two Bayesian models used for analyzing on-farm PPB trials. The aim here was not to determine the best design (Silvey, 1980), since setting-up on-farm trials requires taking farmers' management constraints into account, which might be different depending on the context of each farmer, but to decipher the impact of each design parameter on the estimates from the models. As such, this study can be categorized as a *simulation experiment*.

a

Savoysone	pop1	pop2	pop3
pop4	pop5	C21	pop6
pop7	C14	pop8	pop9
pop10	pop11	pop12	Renan

pop13	C21	pop14	pop15
Renan	pop16	pop17	pop18
pop19	pop20	pop21	Savoysone
pop22	pop23	C14	pop24

b

Savoysone	pop1
pop2	pop3
pop4	pop5
pop6	pop7
pop8	Savoysone

Fig. 1 Examples of experimental designs in regional (a) and satellite (b) farms (Rivière et al, 2015). Replicated controls are represented in grey boxes. "pop" stands for population.

2 Material and methods

The simulations and analyses were done using R software (R Core Team, 2018) and HTCondor for parallelization of the calculations. The study followed three steps : (i) simulating datasets with different experimental designs, (ii) running the two models on these datasets and (iii) analyzing the quality of estimates.

2.1 PPB experimental design

The experimental design that was built using the co-construction approach between farmers, facilitators and researchers was inspired from the "mother and baby" designs (Bellon and Reeves, 2002). Each farmer sowed controls replicated twice, while all the other populations were chosen by each farmer and were not replicated. One control was common to all the farms. The design depended on the type of farms (Fig 1). In the regional farms, two blocks are sown with four controls replicated twice (one on each block). These farms test between 20 and 32 populations. In the satellite farms, only one block is sown with one control replicated twice. These farms test between 5 and 20 populations.

The resulting design is highly unbalanced with few varieties replicated within and among farms. In the following, the term *environment* will denote a farm in a given year and we will use the term *population* to refer to the varieties tested within the experimental design, since in the French wheat PPB project the tested varieties consist mainly in heterogeneous populations. Please note that populations do not have to be heterogeneous in this experimental design and that homogeneous varieties could be used instead.

2.2 Models

Two hierarchical Bayesian models have been developed to analyze data from this type of trials: the first one is used to estimate population and block effects within each farm, while the second one provides information on environment effects and population effects over environments, as well as the sensitivities of populations to environments, as presented by Finlay and Wilkinson (Finlay and Wilkinson, 1963; Lian and de los Campos, 2016).

Model 1 The first model writes (Rivière et al, 2015):

$$Y_{ijk} = \alpha_{ij} + \beta_{jk} + \varepsilon_{ijk}; \quad \varepsilon_{ijk} \sim N(0, \sigma_j^2), \quad (1)$$

where Y_{ijk} is the mean phenotypic value of variable Y for population i in environment j and block k ; α_{ij} is the genotypic effect of population i in environment j ; β_{jk} is the effect of block k in environment j , given that $\sum_{k=1}^K \beta_{jk} = 0$; ε_{ijk} is the residual error, and follows a normal distribution centered on 0 with variance σ_j^2 specific to environment j .

The residual variances on each farm comes from a common distribution:

$$\sigma_j^{-2} \sim \mathcal{G}(\mathbf{v}, \rho)$$

where \mathcal{G} is a gamma distribution and \mathbf{v} and ρ are unknown parameters.

Model 2 This model works on mean values of populations within environments across replicates. The phenotypic value Y_{ij} for a given variable Y , population i and environment j , was modeled as :

$$Y_{ij} = \alpha_i + \lambda_i \theta_j + \varepsilon_{ij}; \quad \varepsilon_{ij} \sim \mathcal{N}(0, \sigma_\varepsilon^2), \quad (2)$$

for $i = 1, \dots, I$ and $j = 1, \dots, J$, where I is the number of populations tested, J is the number of environments, α_i is the main genotypic effect of population i , θ_j is the main effect of environment j , λ_i is the sensitivity of population i to environments and ε_{ij} is the residual error.

Population sensitivity quantifies the stability of population performances over environments (Nabugoomu et al, 1999): the average sensitivity is equal to 1 so that a population with $\lambda_i > 1$ ($\lambda_i < 1$) is more (less) sensitive to environments than a population with the average sensitivity.

Parameters α_i , λ_i and θ_j were assumed to follow normal distributions (Lian and de los Campos, 2016):

$$\alpha_i \sim \mathcal{N}(\mu, \sigma_\alpha^2), \quad \lambda_i \sim \mathcal{N}(1, \sigma_\lambda^2), \quad \theta_j \sim \mathcal{N}(0, \sigma_\theta^2),$$

where μ , σ_α^2 , σ_λ^2 and σ_θ^2 are unknown parameters.

2.3 Simulating datasets

The first step of the simulation study consists in generating experimental designs and in simulating data for each design (Fig. 2). Then the models run on these datasets, and finally indicators of the adjustment and precision of estimates are computed and compared in order to determine the effect of each experimental design parameter on the fit between estimated and simulated values.

Creation of simulation designs The table on the left of Fig. 2 presents the design parameters studied and their range of values. These values were chosen according the reality of farmers' constraints. For example, farmers are not likely to accept replicating a large number of controls (populations they cannot choose), or sowing a large number of replications for any population. The disequilibrium is defined as the proportion of missing data on the population \times environment matrix. All the parameters were crossed so that in the end 11640 combinations were tested. For each combination 10 datasets (replicates) were generated as follows.

Creation of design matrices An experimental design can be summarized by a $I \times J$ matrix, whose element in row i and column j is the number of replicates of population i in environment j . The steps followed to create such a matrix are presented in the upper right table of Fig. 2: the first column presents the steps and the right column the experimental design parameters with constraints.

As the real disequilibrium was not exactly equal to the design parameter value due to the matrix creation method, the real disequilibrium was calculated once the matrix was created. For the analyses datasets were divided into 3 different groups of disequilibrium values (*group_diseq*) depending on the real disequilibrium observed. The same protocol was used to generate the design matrix for both models.

Simulating data Two questions were of interest:

- Which range of values for the parameters of the French wheat PPB experimental design leads to reliable estimates of the population within environment, environment and populations' sensitivities over environments effects with the two models ?
- For a new decentralized-breeding project on wheat or another species, what are the minimal values of the experimental design parameters that would allow to analyze the data using the two Bayesian models ?

Slightly different approaches were used for each question. In the first one, we assume that we have data from previous experiments providing prior information on model parameters. On the contrary for the second question, we assume that little prior information on model parameters is available.

Data for the two models were simulated separately, and values for each effect, variance and hyperparameter were simulated using a different protocol for each approach (Table 1).

In the first approach posterior distributions from the analysis of our real dataset were used to simulate these data. Two variables with contrasting distributions were chosen: thousand kernel weight, with a small variation coefficient (0.14), and spike weight with a higher variation coefficient (0.43).

In the second approach (called weakly informative thereafter) data were simulated using the same distributions as the first approach on thousand kernel weight but with larger variances, except for model 1 in which the hyperparameter ν was set as presented in Rivière et al (2015), and ρ followed a positive normal distribution with mean 0 and variance 100. For the first model, the variance of *block* effects was chosen smaller than that of *population within environment* effect since blocks were expected to have smaller effects than populations. For the simulation of *population within environment* effects the distribution was used twice: first to simulate farm means, and then to simulate population values centered on farm means.

2.4 Analyzing the simulated datasets

Model setting The programmes used to run the models were adapted from the PPBstats¹ package. For both approaches the distributions used for the priors were the same as the ones used to simulate the data, with an exception for the first model, for which the prior distribution of α_{ij} was a normal distribution, with mean the mean value of y_{ij} and with variance the square of that used to simulate the data. We chose a larger variance for this prior because for the simulation the variance was used twice (first to simulate farm means and then to simulate genotype values for each farm).

Running the models The models were run on each dataset. The posterior distributions were estimated using Markov Chain Monte Carlo methods, implemented using R, rjags (Plummer, 2016) and JAGS for Gibbs sampling (Plummer, 2003). We used 1000 iterations for the burn-in, two chains (initial values taken randomly) with 35000 iterations and a thinning interval of 10 so that 3500 samples per chain were used for inference. Each model returned the estimated distributions of each parameter. Chain convergence was assessed using the Gelman-Rubin test and was satisfactory (Gelman and Rubin, 1992).

Quantifying estimation errors Several indicators were calculated to assess the fit between estimates and simulated values (Fig. 2, bottom right table). For each simulated dataset

¹ github.com/priviere/PPBstats

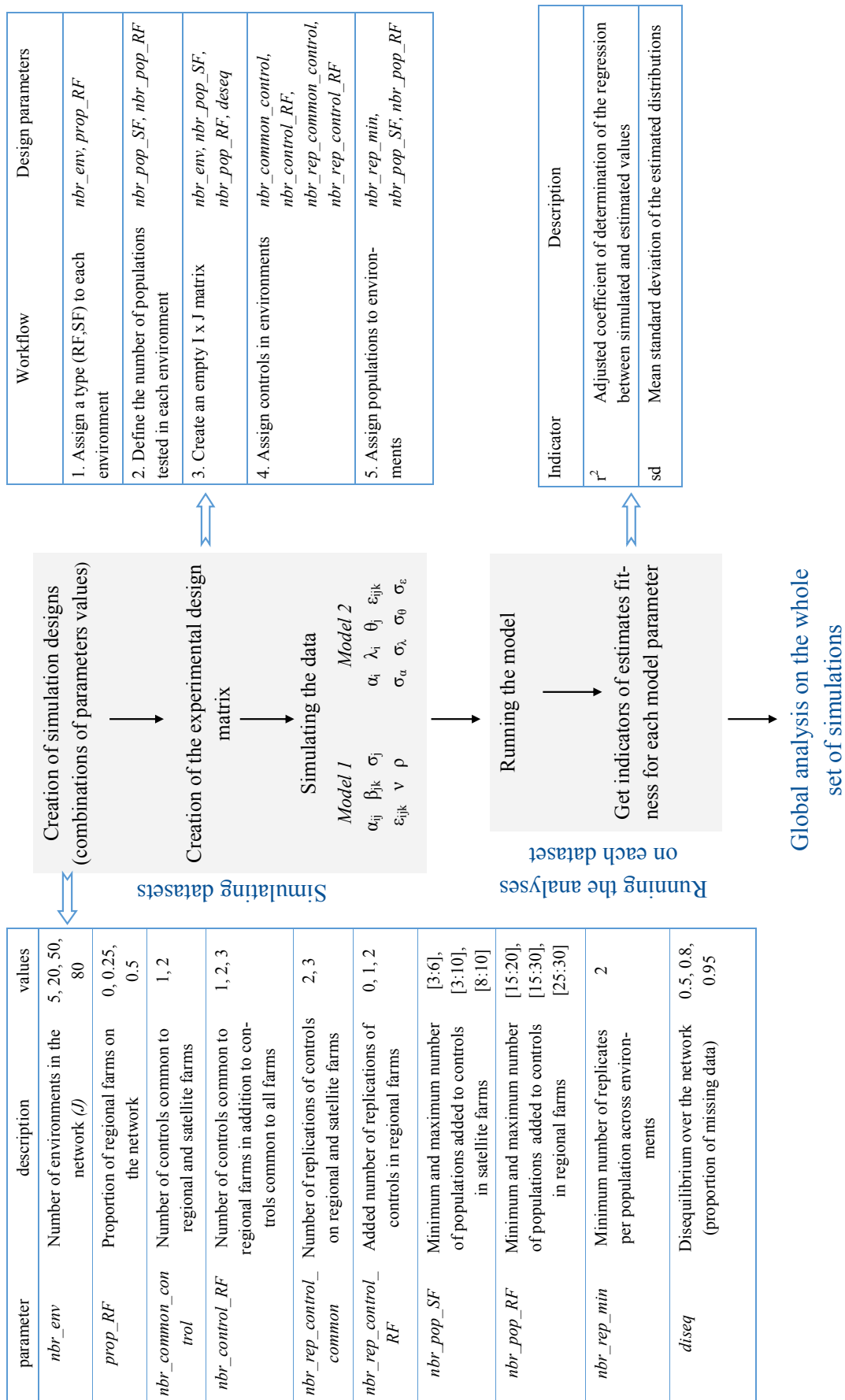


Fig. 2 Workflow of the simulation study

Table 1 Estimated values from our real dataset and distributions used to simulate data for both models and both approaches. \mathcal{N} , \mathcal{G} and \mathcal{U} stands for normal, gamma and uniform distributions respectively. \mathcal{N}^+ is the positive normal distribution and $T(2,10)$ means that the distribution is limited to the interval between 2 and 10.

		First approach		Second approach
		Thousand kernel weight	Spike weight	Weakly informative
Real Posteriors	Mean	43.86	2.016	
	Std. Dev	6.26	0.87	
	Variation coefficient	0.14	0.43	
Simulated data for model 1	α_{ij}	$\mathcal{N}(43.86, 39.29)$	$\mathcal{N}(2.02, 0.76)$	$\mathcal{N}(43.86, 150)$
	β_{jk}	$\mathcal{N}(0, 1.025)$	$\mathcal{N}(0, 0.095)$	$\mathcal{N}(0, 50)$
	ν	$\mathcal{N}(2.29, 13.59)_{T(2,10)}$	$\mathcal{N}(2.72, 0.17)_{T(2,10)}$	$\mathcal{U}(2, 10)$
	ρ	$\mathcal{G}(29.96, 3.55)$	$\mathcal{G}(10.9, 81.15)$	$\mathcal{N}^+(0, 100)$
Simulated data for model 2	μ			$\mathcal{N}^+(43.86, 2500)$
	α_i	$\mathcal{N}^+(43.86, 38.99)$	$\mathcal{N}^+(2.02, 0.76)$	$\mathcal{N}(\mu, \mu^2)$
	σ_α	$\mathcal{N}^+(2.95, 0.024)$	$\mathcal{N}^+(0.31, 0.00031)$	$\mathcal{N}^+(2.95, 0.61)$
	σ_λ	$\mathcal{N}^+(0.20, 0.0017)$	$\mathcal{N}^+(0.19, 0.0020)$	$\mathcal{N}^+(0.20, 0.043)$
	σ_θ	$\mathcal{N}^+(4.86, 0.10)$	$\mathcal{N}^+(0.53, 0.0012)$	$\mathcal{N}^+(4.86, 2.62)$
	σ_ε	$\mathcal{N}^+(3.43, 0.0046)$	$\mathcal{N}^+(0.31, 4.10^{-3})$	$\mathcal{N}^+(3.43, 0.11)$

a regression model was applied to compare estimated and simulated value. The adjustment between estimates and simulated values was assessed using the adjusted determination coefficient of this regression. The precision of estimates was quantified by the mean standard deviation of posterior distributions (Chaloner and Verdinelli, 1995).

2.5 Comparison of designs

Influence of design parameters First we studied how design parameters influenced the quality of the estimates. To do so a type III ANOVA was done on each indicator r^2 and sd , taking as explanatory variables the design parameters. We analyzed the main effects of each factor as well as first order interactions.

Then for each design parameter a sensitivity indice was calculated as follows :

$$\frac{SS_{design\ parameter}}{SST}$$

with SS the sum of squares of each design parameter and SST the sum of squares of all parameters (not taking into account the residuals). Then a Tukey test was done for multiple mean comparisons using a 0.95 confidence level.

First the effect of disequilibrium was investigated without analyzing the simulations containing 5 environments, as with this low number of environments it was impossible to reach high levels of disequilibrium (Fig. 3). Then a second analysis was carried out taking the simulations with 5 environments into account but without the disequilibrium factor.

Finding the factor levels that gave the best/worst estimates

Next we studied how design parameters influenced the proportion of good and poor estimates. For each dataset and each indicator, to study the proportion of poor estimates,

we considered the binary variable equal to 1 if the indicator value was smaller than the first quartile of the results for r^2 (or larger than the last quartile for the good estimates), or larger than the last quartile for sd (or smaller than the first quartile for the good estimates), or equal to 0 otherwise. After checking that the binomial distribution was appropriate (i.e. overdispersion parameter close to 1), a generalized linear model was used on these binary data with a binomial family, then an ANOVA was run, using a χ^2 test, to determine which design parameters influenced most the proportion of good and poor estimates. While the dispersion parameter was close to one for r^2 for all sets of simulations, for sd it was often very low. We chose to run the analysis only on r^2 .

3 Results

3.1 Global results for all sets of simulations

Model 1 The first model estimated *population within environment* effects well, with a determination coefficient of 0.92, 0.95 and 0.99 for thousand kernel weight, spike weight and the weakly informative approach respectively (Table 2). Yet, *block* effects and the residual variances were on average poorly estimated, with for example determination coefficients of 0.57 and 0.38 respectively for thousand kernel weight.

No correlation was detected between r_α^2 and r_σ^2 ($R = 0.048$ and 0.105 for the weakly informative approach and for thousand kernel weight respectively) on the one hand and between r_β^2 and r_σ^2 ($R = 0.183$ and 0.405 for the weakly informative approach and thousand kernel weight respectively) on the other: improving the estimates' adjustment of the residual variance did not imply improving them for *population within environment* and *block* effects.

Table 2 Summary of the results (mean and Std. dev for all indicators). TKW: thousand kernel weight, SW: spike weight.

Model	Indicator	TKW	SW	Weakly informative
Model 1	r^2_{α}	0.92 (± 0.014)	0.95 (± 0.01)	0.99 (± 0.003)
	r^2_{β}	0.57 (± 0.11)	0.54 (± 0.11)	0.99 (± 0.01)
	r^2_{σ}	0.38 (± 0.15)	0.32 (± 0.14)	0.21 (± 0.11)
	sd_{α}	2.28 (± 0.13)	0.24 (± 0.02)	1.25 (± 0.21)
	sd_{β}	0.73 (± 0.071)	0.07 (± 0.01)	0.58 (± 0.14)
	sd_{σ}	0.71 (± 0.094)	0.07 (± 0.01)	0.32 (± 0.08)
Model 2	r^2_{α}	0.72 (± 0.15)	0.75 (± 0.14)	0.69 (± 0.16)
	r^2_{λ}	0.26 (± 0.20)	0.30 (± 0.22)	0.25 (± 0.19)
	r^2_{θ}	0.92 (± 0.04)	0.94 (± 0.03)	0.86 (± 0.08)
	sd_{α}	1.54 (± 0.49)	0.15 (± 0.05)	1.53 (± 0.49)
	sd_{λ}	0.17 (± 0.03)	0.16 (± 0.03)	0.20 (± 0.05)
	sd_{θ}	1.65 (± 0.48)	0.16 (± 0.04)	1.63 (± 0.49)

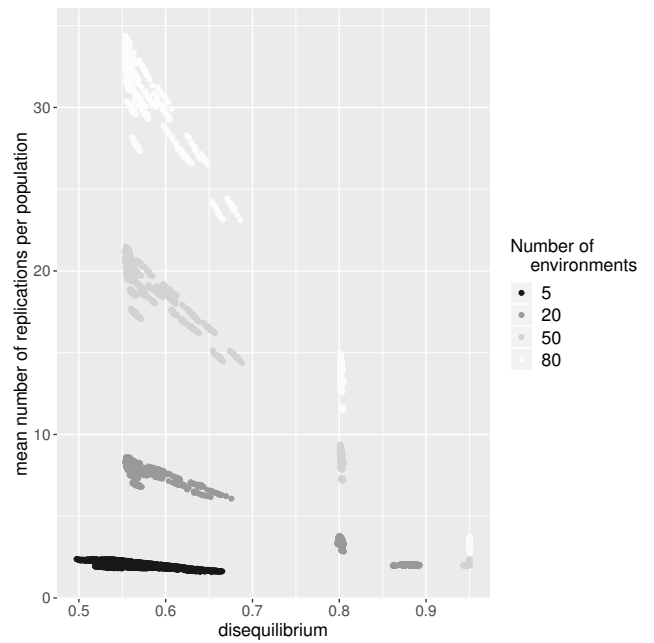
Model 2 The second model was better at estimating *population* and *environment* effects than *sensitivities to environments*, as shown for example with the determination coefficient of 0.72 for *population* effects, 0.92 for *environment* effect and 0.26 for *sensitivities to environments* for thousand kernel weight (Table 2). This may be due to the fact that the model needs the populations to be replicated in several environments to properly estimate *sensitivities*, and for datasets with a high disequilibrium or with few environments populations can not be replicated a lot (Fig. 3). On the other hand few replications were needed to accurately estimate *population* effects. The model overall estimated *environment* effects accurately, with a determination coefficient of 0.92, 0.94 and 0.86 for thousand kernel weight, spike weight and the weakly informative approach respectively. For both approaches correlations between α and λ indicators were high: 0.93 and 0.88 for r^2 and 0.97 and 0.87 for sd , respectively for both SW and TKW, and the weakly informative approach. Estimates of *population* effects and *sensitivities* were better adjusted and more precise when increasing the mean number of replications per population (Fig. 4).

As results were similar for thousand kernel weight and spike weight, in the following only the results for thousand kernel weight and for the weakly informative approach are presented.

3.2 Factors influencing estimates from model 1

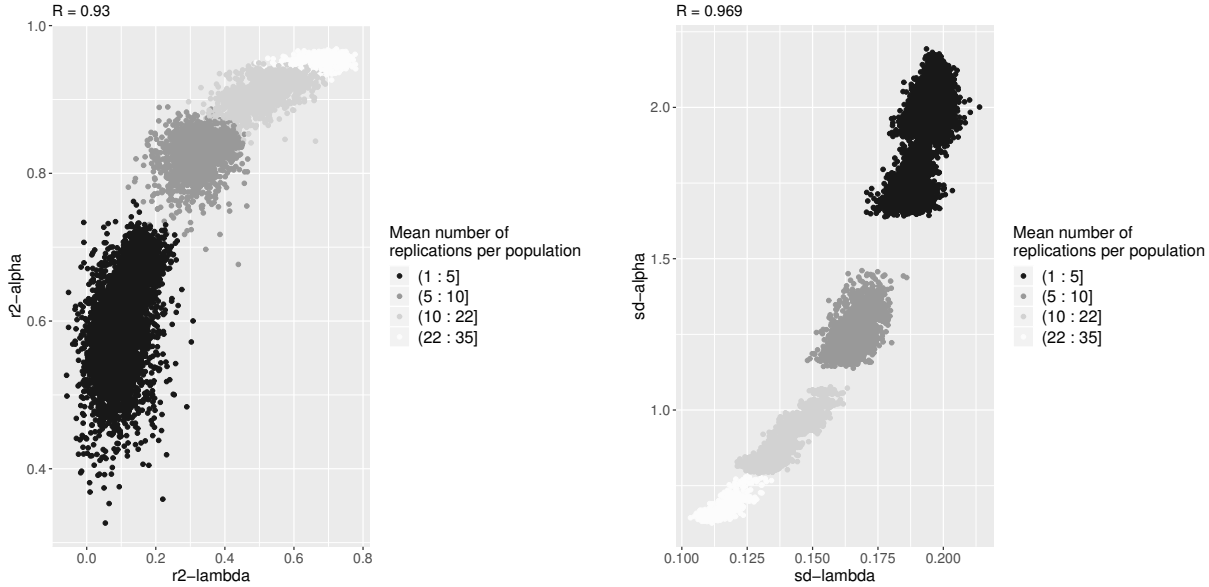
For all sets of simulations the disequilibrium had no significant effect on the indicators, neither as main effect nor in interaction.

For both sets of simulations the impacts of the factors are somewhat similar (Fig. 5). The number of environments has a large positive influence on r^2 for α , β and σ , and on sd_{σ} for the weakly informative approach. While the impacts of the number of environments on r^2_{α} is large compared to other factors, the gain of going from 5 to 80 environments is quite

**Fig. 3** Mean number of replications of populations over environments depending on the number of environments and the observed disequilibrium.

low (0.18% for the weakly informative approach, 1.46% for thousand kernel weight), whereas the gain is much higher for r^2_{σ} (around 36% for both approaches). The next most influential factors on the adjustment of estimates and their precision (r^2 and sd) are: (i) the number of common control influencing positively all indicators, (ii) the number of added controls in regional farms influencing positively the estimates of *block* effects and the precision of *population within environment* estimates and (iii) the number of controls' replications influencing positively the estimates of the residual variance and the *population within environment* estimates' precision. All significant effects are linear or with a plateau as it can be seen for instance for the number of

Fig. 4 Correlations between α and λ adjusted determination coefficients (left) and between standard deviations (right) for model 2 with the thousand kernel weight approach. The colors indicate the mean number of replications per population over the environments.



environments and for the proportion of regional farms on r_{σ}^2 (Fig. 6).

Adding controls in environments (in both regional and satellite farms) increases the number of replicated populations in each farm, which allows a better estimation of residual variances, and a better precision of *block* effects estimates since more data is available for this estimation. Precision in estimating the *population within environment* effects is linked to the number of replications of this population in the environment, as illustrated in Fig. 7: increasing the number of replications of controls in a farm only improves the controls estimates precision while the precision of estimates for unreplicated populations remains steady. Adding controls or increasing the number of replications increases the *population within environment* estimates' precision for the controls, therefore increasing the mean precision of *population within environment* estimates. Conversely, adding non-replicated populations increases the proportion of posteriors presenting larger variances, which explains the negative impacts of increasing the number of populations on regional and satellite farms on sd_{α} .

The proportion of regional farms had a negative impact on the adjustment and precision of *population within environment* estimates, which was particularly detrimental for the increase from 0 to 25% of regional farms, and can be explained by the addition of *block* effects in the model when regional farms are present (Fig. 6). However, this factor had positive impacts on the estimates of the residual variances.

Results also showed a negative effect of the number of controls' replications on the *block* estimates' precision, which can be explained by the fact that adding a replication of con-

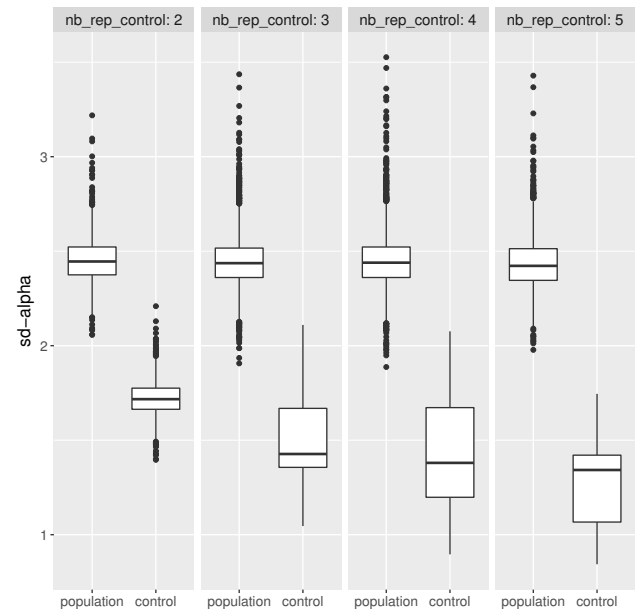


Fig. 7 Influence of the number of replications of controls within farms on the standard deviation of the posterior distributions of population within farm effects for unreplicated populations and replicated controls.

trols in regional farms means adding a block, which makes the estimation of block effects more difficult under the constraint $\sum_{k=1}^K \beta_{jk} = 0$.

Influence of factors on the proportion of poor and good estimates The effects of factors on the proportion of poor and

Fig. 5 Heatmap of the sensitivity analysis for the weakly informative (left) and thousand kernel weight (right) approaches on model 1. The factors having significant influence over the results are highlighted with colors (green: improvement of the indicator with the increase of the factor’s level; red: deterioration of the indicator with the increase of the factor’s level), while the number indicates the % of gain (or loss) of going from the first level of the factor to the last one. Only significant interactions explaining more than 5% of the total variance of all factors and interactions for at least one of the indicators are presented.

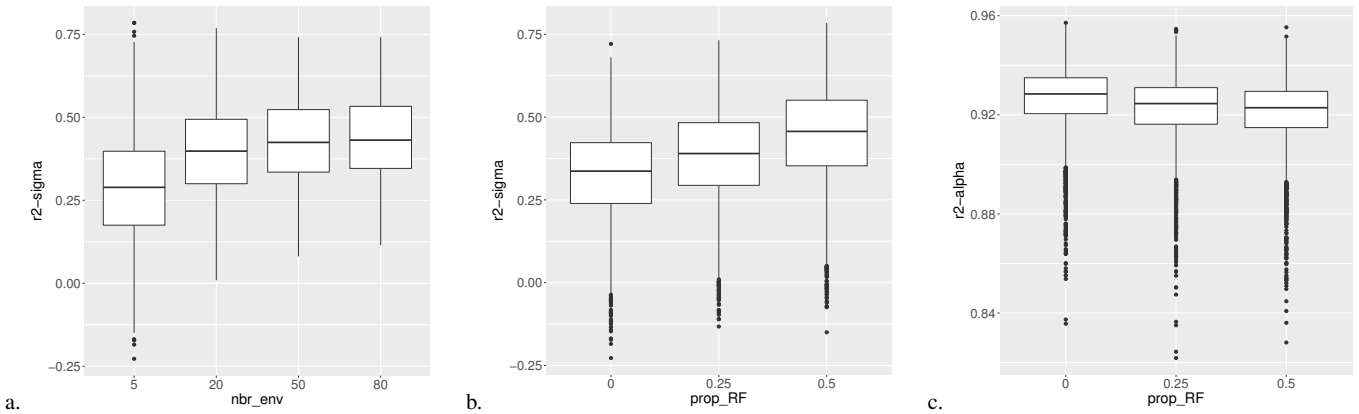
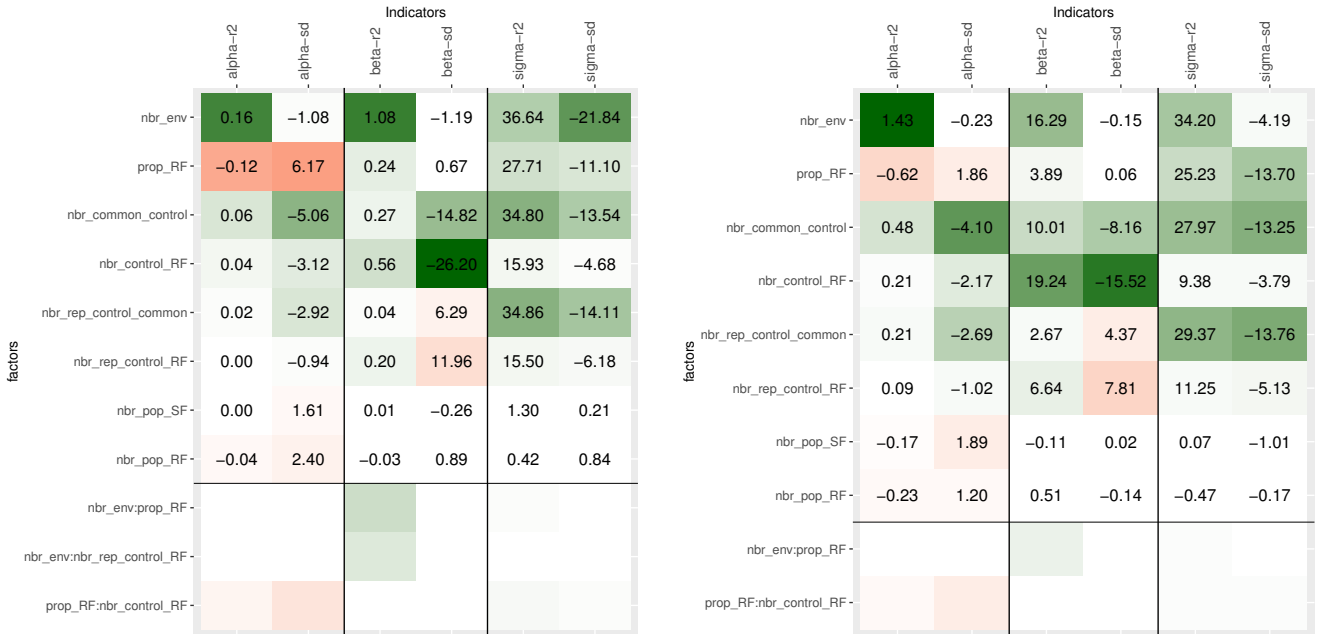


Fig. 6 Boxplot r^2_{σ} depending on a. nr_env and b. prop_RF and c. r^2_{α} depending on prop_RF for the thousand kernel weight approach.

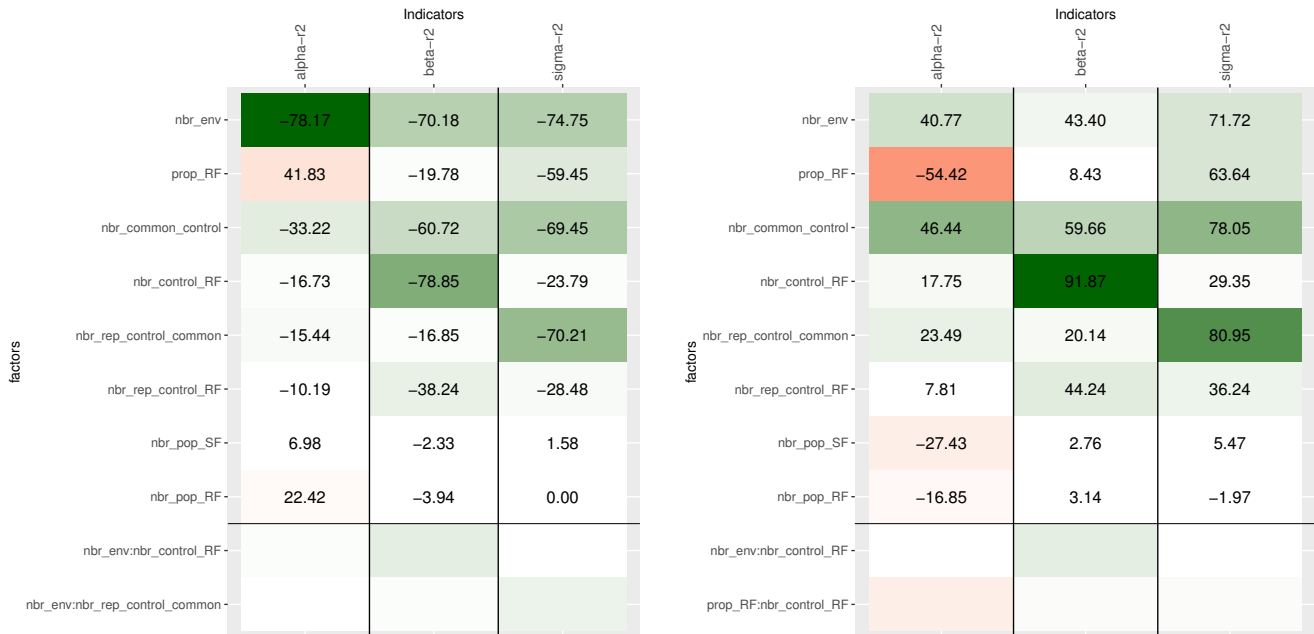
good estimates were similar to their effect on indicators’ means (Fig. 8), as these effects were quite linear. However we noticed that for both approaches the effect of the number of environments was lessened when investigating the proportion of good estimates compared when looking at poor estimates, which indicates that there were equal proportions of well adjusted estimates when having few environments and when having more of them. Thus, the positive effect of the number of environments on the mean values of r^2 is due mainly to some designs for which the model estimates the parameters badly.

3.3 Factors influencing estimates from model 2

Fig. 9 shows the results of the weakly informative approach, first taking into account all combinations without analyzing the disequilibrium effect, then including the disequilibrium in the analysis without the five-environments designs. Results for thousand kernel weight and spike weight approaches were very similar and are not presented here (see supplementary data for thousand kernel weight results).

When the disequilibrium was not taken into account in the model, the most influential factor for almost all indicators was the number of environments. This is due to the fact that *population* effects and *sensitivities to environments* are

Fig. 8 Heatmap of the sensitivity analysis on the glm binomial model for the thousand kernel weight approach on model 1 without the disequilibrium factor, for the proportion of poor estimates (left) and good ones (right). The factors having significant influence over the results are highlighted with colors (green: improvement of the indicator with the increase of the factor’s level; red: deterioration of the indicator with the increase of the factor’s level), while the numbers indicate the % of gain (or loss) of going from the first level of the factor to the last one. Only significant interactions explaining more than 5% of the total variance of all factors and interactions for at least one of the indicators are presented.



better estimated when populations are replicated over environments, and overall we had more replications of populations over the environments when having more environments (Fig. 3). Then comes the proportion of regional farms and the number of populations in satellite farms impacting positively θ estimates’ adjustment, and in a much lesser extent α and λ estimates’ adjustment and precision. The *environment* effect was better estimated when more populations were in each environment. Therefore increasing the number of populations in satellite farms or the proportion of regional farms which have more controls and more populations was beneficial for the estimates of θ .

When taking out designs containing only five environments and adding the disequilibrium into the analysis, the latter had a large negative impact on α and λ estimates, and the positive effect of adding environments was reduced due to the fact that it was the five-environments designs that deteriorated estimates the most. Once again, this is related to the mean number of replications of populations over environments since a higher disequilibrium means a lower number of replicates (Fig. 3). Interactions involving the number of environments and the disequilibrium showed that when there was a low or medium disequilibrium, increasing the number of environments always had a positive impact, while when the disequilibrium was high there were positive effects of going from 50 to 80 environments on r^2_λ and sd_λ but very little effect of going from 20 to 50 environments (Fig. 10).

Again this was related to the mean number of replicates per population over all environments, since with high disequilibrium the 20 and 50 environments cases exhibited the same mean number of replicates per population, while with the 80 environments cases the mean number of replicates per population was a bit higher (Fig. 3).

The number of common controls and controls added in regional farms had very little to no influence on estimates. To see if controls are necessary to get reliable estimates, a second set of simulations was done using the weakly informative approach with no control either in regional farms or satellite farms, while for the other design parameters the tested values were the same as presented in the left table in Fig 2. Results are presented in table S1 in Supplementary Data. When analyzing all the combinations, the indicators showed very few differences, but taking into account only the designs with 5 environments, there was a large effect of the suppression of controls. This can be explained by the fact that when there were five environments, the average number of population replications was very low (Fig 3), so that controls were the only populations that were replicated over the environments and were thus better estimated, which increased the average precision and overall adjustment of the estimates. The effect of suppressing the controls was therefore less obvious when having more environments since the average number of replications per populations was then

Fig. 9 Heatmap of the sensitivity analysis for the weakly informative approach on model 2 without the disequilibrium (left) and without the five-environment designs (right). The factors having significant influence over the results are highlighted with colors (green: improvement of the indicator with the increase of the factor’s level; red: deterioration of the indicator with the increase of the factor’s level), while the numbers indicate the % of gain (or loss) of going from the first level of the factor to the last one. Only significant interactions explaining more than 5% of the total variance of all factors and interactions for at least one of the indicators are presented.

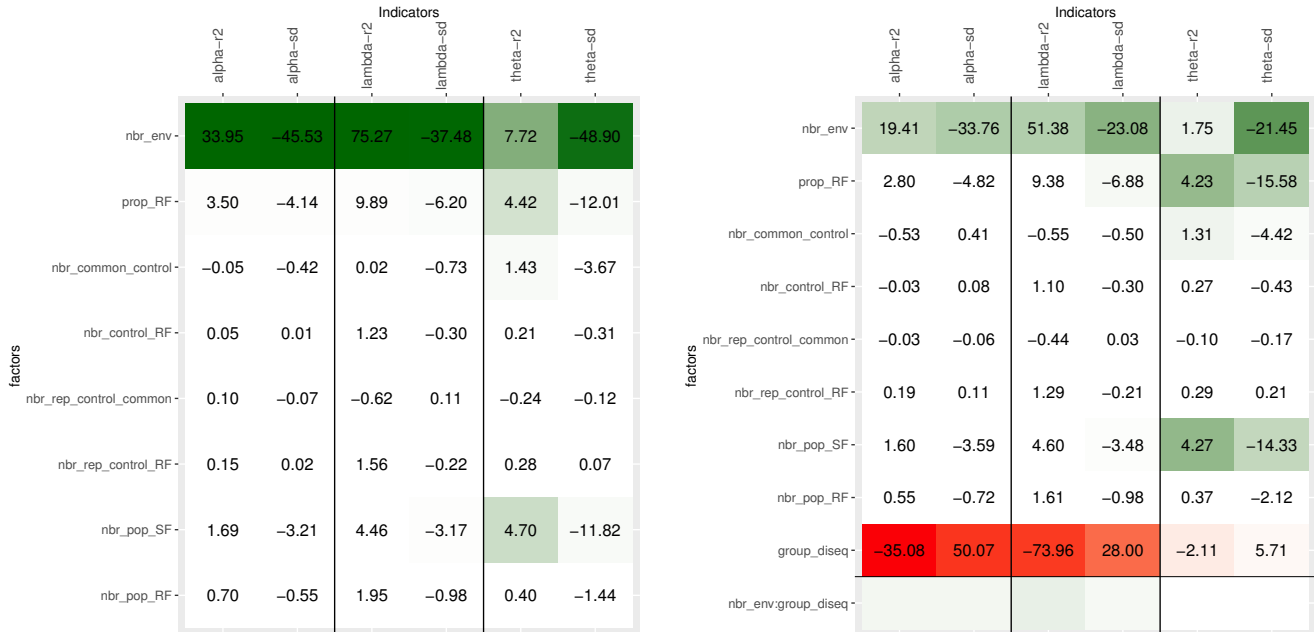
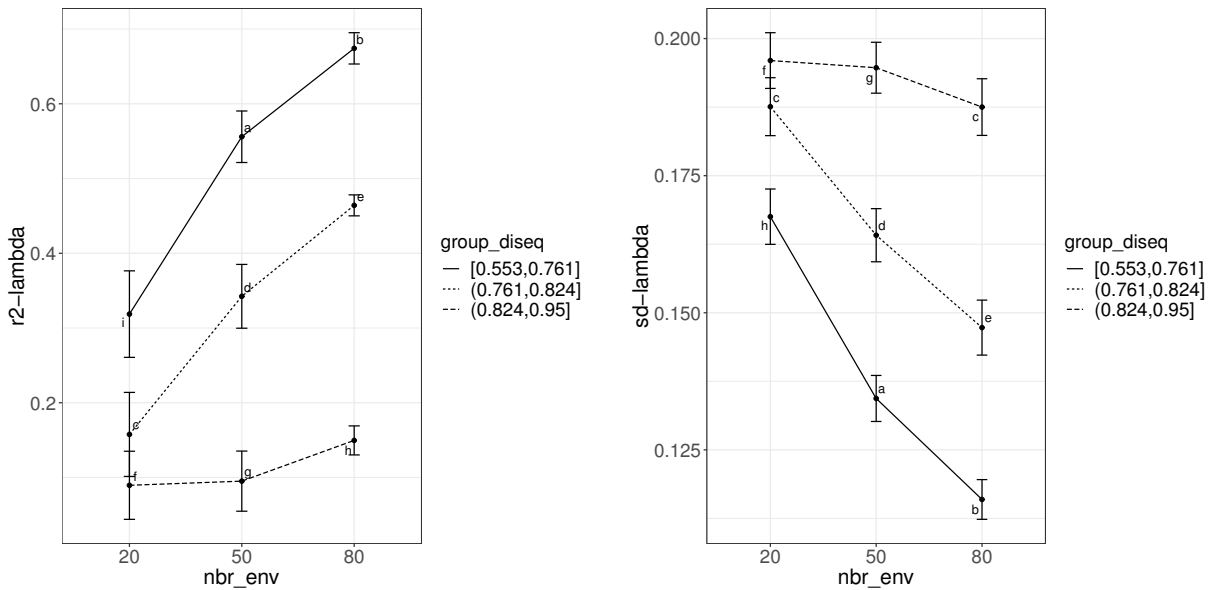


Fig. 10 Significant interaction involving nbr_env and diseq influencing r^2_λ and sd_λ for model 2 on thousand kernel weight approach.



higher, increasing the precision and adjustment of the estimates for all populations.

Influence of factors on the proportion of poor and good estimates The factors had the same relative influence on the proportion of poor and good estimates as on the mean of r^2 for all three indicators (supplementary data).

4 Discussion

The simulating approach was quite convenient as the aim was to test a limited number of scenarios. Here the goal was to identify the effects of the experimental design parameters in restricted scales that have been identified as suitable for a network on-farm implementation. However, when the goal

is to investigate a larger combination space it can quickly be demanding in calculus time and memory. In this case other methods are more appropriate, for example simulation optimization whose objective is to "minimize resources spent while maximizing the information obtained in a simulation experiment" (Carson and Maria, 1997) or fractional factorial designs (Kobilinsky et al, 2017).

4.1 Main factors influencing the two models' estimates

While the models are good at estimating *environment* and *population within environment* effects, adjustment and precision of the other effects can be enhanced by improving the experimental design. For the first model, increasing the number of environments, the number of controls both in regional and satellite farms and the number of controls' replication common to both types of farms improves the estimates of within environment residual variances, while *block* and *population within environment* estimates are more precise when increasing the number of controls in regional farms and in both types of farms respectively. However, while increasing the number of controls increases the mean precision of *population within environment* mean estimates, it increases precision only for these replicated controls.

Improving the estimation of the residual variance helps to compare populations within farms. Although factors improving the estimation of the residual variance did not affect the criterion sd_α in our simulations (Fig. 5), they can increase the power of the analysis to detect differences between populations (supplementary data).

Regarding the second model, while *environment* effects are overall well estimated, the estimations of *population* effects and *sensitivity to environments* are largely influenced by the number of replications of populations over environments.

Fortunately results for both models show very few conflicting impacts of factors on estimates. The proportion of regional farms had a negative impact on the estimation of *population within environment* effects in the first model while it had a positive impact on residual variances estimates in the same model and on the estimates of *environment* effects in the second model. The negative impact in the first model is mainly due to the transition from 0 to 25% of regional farms with the introduction of *block* effects and it might be compensated by the improvement in the residual variances estimates and by using a sufficient number of controls. Another conflicting effect is that the number of populations in satellite farms had a positive impact on the estimate of the *environment* effect in the second model, but a negative impact on the estimate of the *population within environment* effects in the first model. However, this negative impact is due to the fact that when having more populations the proportion of controls, for which estimates are more precise,

decreases, therefore degrading the mean precision of estimates. Therefore we would advise not to constraint farmers on the number of populations to test in their farms and advise them to replicate as many population as they can. All the other factors had a consistent impact for both models or were neutral for one model or the other, which gives the possibility to design experiments optimizing the adjustment and precision of the estimates for both model. This paves the way for precise and adjusted estimation of both the effects of *populations within environments* as well as their general effects and *sensitivities to environments*.

4.2 Recommendations

Based on these results we are able to give some recommendations regarding decentralized experimental designs. However, while it might be relatively easy to implement the best design in decentralized on-station trials, working with on-farm trials requires that farmers take part to the designing of the experiment otherwise they might loose interest in the trial or not be able to manage it correctly if it does not fit their requirements (Ceccarelli, 2012). Constraints that can limit the number of replications per variety or the size of trials can be for example the quantity of seed available per population or the equipment used by farmers to sow, manage and harvest their trials. Therefore we recommend that these results be used as a base for discussion with partners when setting-up the experimental design.

4.2.1 Improving the estimation of the population within environment effect

The objective of the first model is to identify groups of populations that are significantly different (Rivière et al, 2015) based on the traits measured on farms. While the model accurately estimates *population within environment* effects, one can improve the precision of these estimates by replicating populations, enabling the detection of a greater number of differences among them. Instead of increasing the number of controls it could be more interesting for farmers to replicate the populations they like to get better estimates for these populations, and have more power to detect significant differences. If we use this design only to compare populations within environments, it is not even necessary to have a common control to get good estimates of residual variances since the hypothesis is made that all populations react the same way to environmental heterogeneity. Therefore every replicated population is used to estimate the residual variances, regardless of whether these populations are replicated in other environments. For a new project beginning, if the aim is only to compare populations within environments without analyzing the performance of populations across environments then we would suggest replicating populations

chosen by farmers within each farms instead of having common controls.

Cullis et al (2006) have investigated the use of partially-replicated designs (p-rep) in the evaluation of early generation breeding material, not replicating standard varieties but test lines. They found that it was more efficient to use a p-rep design compared to using grid-plot designs. When the genetic variance was low, a bias toward the selection of replicated lines was detected. However these authors recommend to replicate genotypes of interest instead of controls.

We have seen that the number of environments influenced the adjustment of *population within environment*, *block* effects and residual variances, and that these trends plateau when going over 20 environments. In the case of a new project beginning it can be difficult to start with a lot of environments. Since an environment is defined as a combination farm \times year, a solution can be to wait for a second or more years before analyzing the data to get more environments while having few farms each year.

Within our PPB project we already have data from a large number of environments, so in order to improve populations within farms estimates we will propose to farmers to replicate the populations of interest.

4.2.2 Improving the estimation of population effects and sensitivities to environments

As the estimates of *population* effects and *sensitivities to environments* were mainly influenced by the number of replicates of populations over environments, when having very few environments, it is best to increase their number to have the possibility to increase the number of replications of populations. In the case of a new project it can be done by waiting several years before analyzing the data as we have already seen. Moreover, when farmers test populations they usually observe them during several years to see their behavior under contrasted climatic conditions. Therefore when the same farms are involved several years in the experiment, the probability of replicating populations over environments is higher than when having more farms but one year only. In addition, it seems better to test more populations in contrasted environments to increase the estimates' precision of the sensitivities to environments (supplementary data) (David, 1994).

When there are a lot of environments, efforts should be made to repeat populations over environments to get accurate estimates of *population* effects and *sensitivities to environments*. In the case of our PPB project in which data for more than a hundred environments is available, replicating populations would be more efficient than getting more environments. This can be done by offering farmers to test populations that are already in other environments, for example by organizing farm visits so that farmers can see the popula-

tions in the fields, facilitating knowledge sharing about these populations and seeds exchanges. Indeed, the importance of informal seed sector on the diffusion of varieties is well described in developing countries (Aw-Hassan et al, 2008) as well as in developed countries (Coomes et al, 2015), and while organizing meetings permits knowledge and seeds sharing it also builds social cohesion and trust between partners, making the whole participatory process more efficient (Humphries et al, 2015). Moreover interactions between farmers and seed exchanges play a key role in the conservation of agrobiodiversity (Pautasso et al, 2013; Thomas et al, 2011).

Within our PPB project we could also reconsider the number of common controls we used, as they are not necessary for the use of the first model if other populations are replicated within each environment, and they do not influence estimates of *population* effects and *sensitivity of populations to environments* in the second model. However, as common controls also serve as a reference for farmers when they visit other farms or examine the results of other trials, it might be relevant to maintain one common control at least at the regional level.

5 Conclusion

In this study we focused on the analysis of the influence of the experimental design parameters in on-farm, decentralized plant breeding trials, on the estimates of population, population within environment, environment effects and populations' sensitivities to environments coming from two Bayesian models. The aim was to give recommendations for a project that would use these models to analyze the data coming from a very unbalanced trial, as is commonly seen in PPB projects. The highlights are that replicating populations of interest instead of controls within farms and including enough environments in the network help to detect significant differences between populations on-farm, and that if the aim is to analyze the performance of populations across environments and to study their sensitivity to environments then efforts should be made to replicate these populations on several environments.

Acknowledgements We thank all the farmers and facilitators participating to the PPB project, as well as Alexandre Protat for his work on programming the simulations. This project has received funding from the European Union's Horizon 2020 research and innovation programme under grant agreement No 633571 (DIVERSIFOOD).

References

Altieri M, Koohafkan P (2013) Strengthening resilience of farming systems: a prerequisite for sustainable agricultural production. In: Wake up before it is too late: make

- agriculture truly sustainable now for food security in a changing climate, Geneva, pp 56–60
- Altieri MA, Nicholls CI, Henao A, Lana MA (2015) Agroecology and the design of climate change-resilient farming systems. *Agronomy for Sustainable Development* 35(3):869–890, DOI 10.1007/s13593-015-0285-2
- Annicchiarico P (2007) Wide- versus specific-adaptation strategy for lucerne breeding in northern Italy. *Theoretical and Applied Genetics* 114(4):647–657, DOI 10.1007/s00122-006-0465-1
- Annicchiarico P, Chiapparino E, Perenzin M (2010) Response of common wheat varieties to organic and conventional production systems across Italian locations, and implications for selection. *Field Crops Research* 116(3):230–238, DOI 10.1016/j.fcr.2009.12.012
- Aw-Hassan A, Mazid A, Salahieh H (2008) The role of informal farmer-to-farmer seed distribution in diffusion of new barley varieties in Syria. *Experimental Agriculture* 44(03), DOI 10.1017/S001447970800642X
- Azaïs JM, Monod H, Bailey RA (1998) The influence of design on validity and efficiency of neighbour methods. *Biometrics* pp 1374–1387
- Bellon MR, Reeves J (eds) (2002) Quantitative analysis of data from participatory methods in plant breeding. CIM-MYT, Mexico, D.F
- Lammerts van Bueren E, Jones S, Tamm L, Murphy K, Myers J, Leifert C, Messmer M (2011) The need to breed crop varieties suitable for organic farming, using wheat, tomato and broccoli as examples: A review. *NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences* 58(3-4):193–205, DOI 10.1016/j.njas.2010.04.001
- Lammerts van Bueren ET, Struik PC, Jacobsen E (2002) Ecological concepts in organic farming and their consequences for an organic crop ideotype. *NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences* 50(1):1–26, DOI 10.1016/S1573-5214(02)80001-X
- Carson Y, Maria A (1997) Simulation optimization: methods and applications. ACM Press, pp 118–126, DOI 10.1145/268437.268460
- Ceccarelli S (1989) Wide adaptation: How wide? *Euphytica* 40(3):197–205, DOI 10.1007/BF00024512
- Ceccarelli S (2012) Plant breeding with farmers - a technical manual. ICARDA, Aleppo, Syria
- Ceccarelli S (2015) Efficiency of Plant Breeding. *Crop Science* 55(1):87, DOI 10.2135/cropsci2014.02.0158
- Ceccarelli S, Grando S (2007) Decentralized-participatory plant breeding: an example of demand driven research. *Euphytica* 155(3):349–360, DOI 10.1007/s10681-006-9336-8
- Chaloner K, Verdinelli I (1995) Bayesian experimental design: A review. *Statistical Science* 10(3):273–304
- Coomes OT, McGuire SJ, Garine E, Caillon S, McKey D, Demeulenaere E, Jarvis D, Aistara G, Barnaud A, Clouvel P, Emperaire L, Louafi S, Martin P, Massol F, Pautasso M, Violon C, Wencélius J (2015) Farmer seed networks make a limited contribution to agriculture? Four common misconceptions. *Food Policy* 56:41–50, DOI 10.1016/j.foodpol.2015.07.008
- Cullis BR, Smith AB, Coombes NE (2006) On the design of early generation variety trials with correlated data. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 11(4):381–393, DOI 10.1198/108571106X154443, URL <http://link.springer.com/10.1198/108571106X154443>
- David O (1994) Balanced block designs under interactive linear models. *Journal of statistical planning and inference* 39(1):33–41
- Desclaux D, Nolot JM, Chiffolleau Y, Gozé E, Leclerc C (2008) Changes in the concept of genotype x environment interactions to fit agriculture diversification and decentralized participatory plant breeding: pluridisciplinary point of view. *Euphytica* 163(3):533–546, DOI 10.1007/s10681-008-9717-2
- Finckh M, Gacek E, Goyeau H, Lannou C, Merz U, Mundt C, Munk L, Nadziak J, Newton A, de Vallavieille-Pope C, others (2000) Cereal variety and species mixtures in practice, with emphasis on disease resistance. *Agronomie* 20(7):813–837
- Finlay K, Wilkinson G (1963) The analysis of adaptation in a plant-breeding programme. *Australian Journal of Agricultural Research* 14(6):742–754
- Gelman A, Rubin D (1992) Inference from iterative simulation using multiple sequences (with discussion). *Statistical Science* (7):457–511
- Humphries S, Rosas JC, Gómez M, Jiménez J, Sierra F, Gallardo O, Avila C, Barahona M (2015) Synergies at the interface of farmer–scientist partnerships: agricultural innovation through participatory research and plant breeding in Honduras. *Agriculture & Food Security* 4(1), DOI 10.1186/s40066-015-0046-0
- Kempton RA, Fox PN, Cerezo M (2012) Statistical methods for plant variety evaluation. Springer Science & Business Media
- Kleinknecht K, Möhring J, Laidig F, Meyer U, Piepho H (2016) A Simulation-Based Approach for Evaluating the Efficiency of Multienvironment Trial Designs. *Crop Science* 56(5):2237, DOI 10.2135/cropsci2015.07.0405
- Kobilinsky A, Monod H, Bailey RA (2017) Automatic generation of generalised regular factorial designs. *Computational Statistics & Data Analysis* 113:311–329
- Lian L, de los Campos G (2016) Fw: An r package for finlay-wilkinson regression that incorporates genomic/pedigree information and covariance structures between environments. *G3: Genes—Genomes—Genetics* 6(3):589–597, DOI 10.1534/g3.115.026328

- Müller P (2005) Optimal design: Simulation approaches. In: Dey DK, Rao CR (eds) *Handbook of Statistics*, Elsevier, vol 25, pp 509–518
- Murphy KM, Campbell KG, Lyon SR, Jones SS (2007) Evidence of varietal adaptation to organic farming systems. *Field Crops Research* 102(3):172–177, DOI 10.1016/j.fcr.2007.03.011
- Nabugoomu F, Kempton RA, Talbot M (1999) Analysis of Series of Trials Where Varieties Differ in Sensitivity to Locations. *Journal of Agricultural, Biological, and Environmental Statistics* 4(3):310, DOI 10.2307/1400388
- Pautasso M, Aistara G, Barnaud A, Caillon S, Clouvel P, Coomes OT, Delêtre M, Demeulenaere E, De Santis P, Döring T, Eloy L, Emperaire L, Garine E, Goldringer I, Jarvis D, Joly HI, Leclerc C, Louafi S, Martin P, Massol F, McGuire S, McKey D, Padoch C, Soler C, Thomas M, Tramontini S (2013) Seed exchange networks for agrobiodiversity conservation. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 33(1):151–175, DOI 10.1007/s13593-012-0089-6
- Plummer M (2003) Jags: A program for analysis of bayesian graphical models using gibbs sampling
- Plummer M (2016) rjags: Bayesian Graphical Models using MCMC. URL <https://CRAN.R-project.org/package=rjags>
- R Core Team (2018) R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, URL <https://www.R-project.org/>
- Rincent R, Kuhn E, Monod H, Oury FX, Rousset M, Allard V, Le Gouis J (2017) Optimization of multi-environment trials for genomic selection based on crop models. *Theoretical and applied genetics* 130(8):1735–1752
- Rivière P (2014) Méthodologie de la sélection décentralisée et participative : un exemple sur le blé tendre. PhD thesis, Paris-Sud
- Rivière P, Pin S, de Oliviera Y, David O, Dawson J, Warner A, others (2013) Mise en place d'une méthodologie de sélection participative sur le blé tendre en France. *Innovations Agronomiques* 32:427–441
- Rivière P, Dawson JC, Goldringer I, David O (2015) Hierarchical Bayesian Modeling for Flexible Experiments in Decentralized Participatory Plant Breeding. *Crop Science* 55(3):1053, DOI 10.2135/cropsci2014.07.0497
- Saltelli A, Ratto M, Andres T, Campolongo F, Cariboni J, Gatelli D, Saisana M, Tarantola S (2008) *Global sensitivity analysis: the primer*. John Wiley & Sons
- Silvey SD (1980) *Optimal designs: an introduction to the theory for parameter estimation*. London: Chapman and Hall
- Simmonds NW (1991) Selection for local adaptation in a plant breeding programme. *Theoretical and Applied Genetics* 82(3):363–367
- Sperling L, Ashby JA, Smith ME, Weltzien E, McGuire S (2001) A framework for analyzing participatory plant breeding approaches and results. *Euphytica* 122(3):439–450
- Sun X, Peng T, Mumm RH (2011) The role and basics of computer simulation in support of critical decisions in plant breeding. *Molecular Breeding* 28(4):421–436, DOI 10.1007/s11032-011-9630-6
- Tekin E, Sabuncuoglu I (2004) Simulation optimization: A comprehensive review on theory and applications. *IIE Transactions* 36(11):1067–1081, DOI 10.1080/07408170490500654
- Thomas M, Dawson JC, Goldringer I, Bonneuil C (2011) Seed exchanges, a key to analyze crop diversity dynamics in farmer-led on-farm conservation. *Genetic Resources and Crop Evolution* 58(3):321–338, DOI 10.1007/s10722-011-9662-0
- de Vallavieille-Pope C (2004) Management of disease resistance diversity of cultivars of a species in single fields: controlling epidemics. *Comptes Rendus Biologies* 327(7):611–620, DOI 10.1016/j.crv.2003.11.014
- Witcombe J, Yadavendra J (2014) How much evidence is needed before client-oriented breeding (COB) is institutionalised? Evidence from rice and maize in India. *Field Crops Research* 167:143–152, DOI 10.1016/j.fcr.2014.06.022
- Witcombe JR, Joshi A, Goyal SN (2003) Participatory plant breeding in maize: A case study from Gujarat, India. *Euphytica* 130(3):413–422
- Østergård H, Finckh MR, Fontaine L, Goldringer I, Hoad SP, Kristensen K, Lammerts van Bueren ET, Mascher F, Munk L, Wolfe MS (2009) Time for a shift in crop production: embracing complexity through diversity at all levels. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 89(9):1439–1445, DOI 10.1002/jsfa.3615

Supplementary material

Fig. S1 Heatmap of the sensitivity analysis for the thousand kernel weight approach on model 2 without the disequilibrium (top) and without the 5-environment combinations (bottom). The factors having significant influence over the results are highlighted with colors (green: improvement of the indicator with the increase of the factor's level; red: deterioration of the indicator with the increase of the factor's level), while the number indicates the % of gain (or loss) of going from the first level of the factor to the last one.



S1.1 Influence of the number of replications of control populations on the confidence intervals of populations effects

Data simulation. A data set with 30 environments was simulated using model 1 and vague priors. Each environment was a satellite farm, had one control population replicated four times and three unreplicated populations.

Data analysis. The data were analysed using model 1 and vague priors. The analysis was carried out using either the first two replications of the control or all the replications. In each environment, the average length of the 95% confidence intervals of effects for the unreplicated populations was calculated.

Results. The average length of confidence intervals ranged from 4.12 (respectively 3.11) to 4.89 (respectively 4.66) with a mean value of 4.31 (respectively 3.42) over the environments, when the number of replications was equal to 2 (respectively 4). Thus increasing the number of replications of control populations reduced the length of the confidence intervals of population effects.

S1.2 Influence of the number of control populations on the estimates of the second model

Table S1 Indicators' values for all combinations containing controls and combinations without controls, for the whole set of designs and the 5-environment designs for the weakly informative approach.

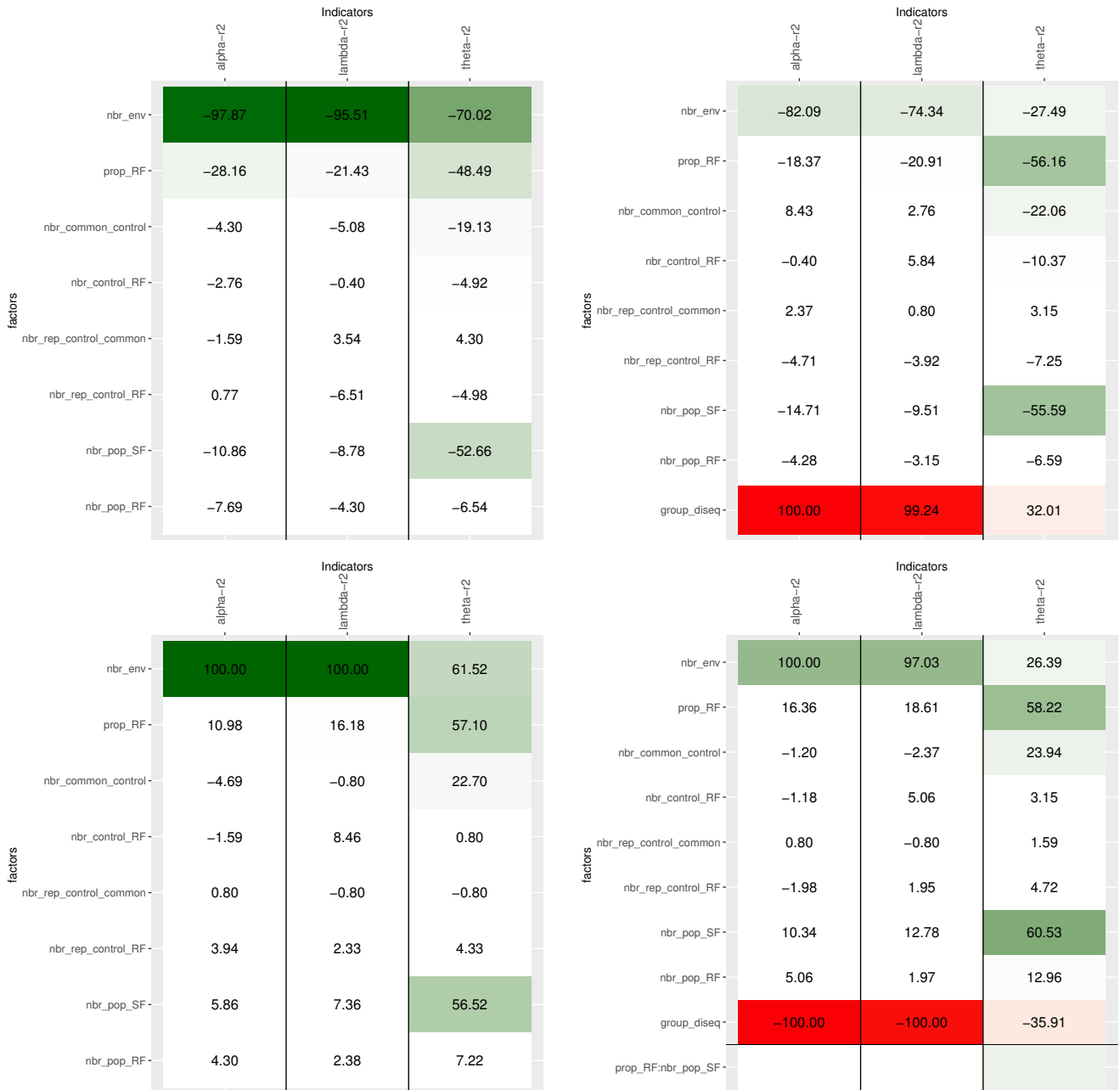
		All		No control	
		Mean	SD	Mean	SD
all combinations	r_{α}^2	0.694	0.162	0.680	0.179
	r_{λ}^2	0.254	0.186	0.243	0.190
	r_{θ}^2	0.861	0.076	0.818	0.102
	sd_{α}	1.531	0.496	1.592	0.560
	sd_{λ}	0.201	0.047	0.207	0.051
	sd_{θ}	1.630	0.495	1.820	0.579
5 environments	r_{α}^2	0.540	0.066	0.484	0.075
	r_{λ}^2	0.100	0.053	0.074	0.060
	r_{θ}^2	0.816	0.094	0.722	0.117
	sd_{α}	2.030	0.086	2.235	0.112
	sd_{λ}	0.256	0.019	0.271	0.017
	sd_{θ}	2.407	0.174	2.702	0.229

S1.3 Relationship between the precision of lambda estimates and the difference among environments

Using results from the weakly informative approach with the second model, we investigated the correlation between lambda estimates' precision and the difference between the environments in which populations are tested. For each design and each population grown in exactly two environments

the difference between θ estimates for these two environments ($\Delta\theta$) was calculated. Then for each design the correlation between $sd\lambda_i$ and $\Delta\theta_i$ was calculated, for i corresponding to populations tested in two environments only. Over the whole set of designs the mean correlation was -0.577 and 73% of the correlations were significant ($p < 0.05$).

Fig. S2 Heatmap of the glm analysis for the weakly informative approach on model 2 without the disequilibrium (left) and without the 5-environment combinations (right), analyzing the worst (upper) and the best (lower) scenarios. The factors having significant influence over the results are highlighted with colors (green: improvement of the indicator with the increase of the factor's level; red: deterioration of the indicator with the increase of the factor's level), while the number indicates the % of gain (or loss) of going from the first level of the factor to the last one.



Chapitre 6

Discussion générale

Ce chapitre vise à discuter l'ensemble du travail réalisé pendant cette thèse, de ses apports à la réflexion autour de la gestion collective de la diversité cultivée mais aussi plus spécifiquement au travail mené par le collectif du groupe blé du Réseau Semences Paysannes. Une partie est consacrée à l'analyse de mon positionnement de recherche au cours de cette thèse dans un dispositif de recherche participative.

6.1 Articulation des différents travaux de la thèse

Ma thèse s'est inscrite dans un projet de recherche participative, approche permettant de mieux prendre en compte les attentes des acteurs, d'ancrer la démarche de recherche dans la réalité de leurs pratiques (Chable et Serpolay, 2016) et de combiner savoirs scientifiques et de terrain afin de construire de nouvelles connaissances (Ashby et Lilja, 2004; Coolsaet, 2016; Hazard et al., 2016). Dans le cadre des expérimentations à la ferme, mon travail s'est inscrit dans une recherche-action visant à co-construire avec les acteurs des connaissances qui leur seront utiles (Casabianca et Albaladejo, 1997), et à produire des connaissances scientifiques reconnues par les chercheurs en génétique et en méthodologie de la sélection. Le projet de sélection participative étant déjà structuré et en cours au début de la thèse, il existait déjà une dynamique, un mode d'organisation du groupe (Rivière, 2014) notamment dans la répartition des tâches paysan.ne.s - animateur.trices - équipe de recherche, et des données disponibles, ce qui m'a permis de pouvoir travailler en parallèle sur l'animation de l'expérimentation à la ferme en profitant de l'organisation existante et sur l'analyse de données diversifiées avec des questions et des méthodes variées. J'ai aussi pu exploiter des données provenant d'autres projets, notamment des données de génotypage très complètes des variétés assolées sur les dernières décennies.

Si les questions et les méthodes étaient assez diverses, ces analyses conservent tout de même une trame commune : comprendre les mécanismes évolutifs en jeu et contribuer à améliorer la gestion collective de la diversité cultivée. Mes travaux sur cet aspect se sont déclinés à différentes échelles. Celle de la ferme tout d'abord avec la sélection de mélanges adaptés, celle du groupe blé du RSP ensuite avec l'étude des impacts de la sélection naturelle et massale sur l'évolution des populations, leur adaptation et leur stabilité ainsi que l'étude de la diversité génétique des populations issues de sélection participative. Enfin, les échelles collective ou territoriale ont été prises en compte avec les questions d'impacts de l'adoption de pratiques agro-écologiques sur la diversité cultivée à l'échelle du paysage et de dispositifs expérimentaux à mettre en œuvre dans le cadre de la sélection décentralisée.

Ces aspects ont pu être étudiés par une approche interdisciplinaire, alliant génétique quantitative, génétique des populations, écologie, statistiques, bioinformatique et sciences sociales. L'interdisciplinarité est essentielle dans des projets de recherche participative (Couix et Hazard, 2013; Galmiche-Tejeda, 2004; Nuijten, 2011). En effet, intégrer différentes disciplines permet de mobiliser les différentes méthodes d'analyse les plus appropriées, et d'éviter des échecs pouvant être dûs à des divergences dans l'approche du système d'étude, les acteurs de terrain ayant une vision systémique de leurs problématiques. L'approche utilisée pour réaliser les entretiens est originale par rapport à ce qui est fait classiquement en sciences sociales (P. Stassart, communication personnelle), car

ceux-ci ont été réalisés à la fois au début du projet pour recenser les pratiques et besoins de connaissances, et en fin de projet afin d’avoir des retours des paysan.ne.s sur leurs essais et en quoi cette expérimentation aurait influencé leurs pratiques. A l’inverse des études sociologiques ou ethnologiques dans lesquelles une unique série d’entretiens longs est réalisée, ici les entretiens étaient assez courts (45 min - 1h30) et n’avaient pas pour but de réaliser une analyse descriptive exhaustive.

Le fait d’avoir des données à disposition a permis de limiter la prise de risque inhérente à la recherche participative (Casabianca et Albaladejo, 1997) : le fait que les paysan.ne.s mettent en place et gèrent les essais chez eux sur la base du volontariat à côté de leur travail de production peut parfois mener à des imprévus (par exemple, plusieurs paysan.ne.s ont abandonné l’essai en fin de première année principalement par manque de temps, d’autant que la première année 2016 a été difficile). Cette imprévisibilité a été compensée par le fait que la thèse ne reposait pas entièrement sur cette expérimentation au champ mais aussi sur des données existantes.

6.2 Apports de ce travail aux réflexions autour de la gestion collective de la diversité cultivée

Ce projet de sélection participative, au-delà de développer des populations et des outils opérationnels à la ferme et pour les associations, permet d’apporter des éléments de compréhension de l’évolution de la diversité cultivée dans le réseau et des effets des pratiques de sélection à différentes échelles. Ceci est permis grâce à un suivi régulier des populations et une gestion des données de l’historique des lots de graines. En ceci il se distingue de bien d’autres projets de sélection et d’évaluation participative dont les objectifs sont de créer des populations adaptables (par exemple des CCP) ou adaptées à des environnements marginaux (Ceccarelli et Grando, 2007; Ceccarelli, 2015; Witcombe et al., 1996) tout en renforçant l’autonomie des paysans (Halewood et al., 2007; Sperling et al., 2001) mais sans forcément contribuer à la réflexion autour de la gestion *in-situ* et collective de l’agrobiodiversité. Les résultats de mon travail de thèse apportent des éléments pour mener cette réflexion. De plus ils contribuent à la construction d’un système semencier valorisant l’agrobiodiversité, cette dernière permettant la reconception de systèmes résilients assurant l’autonomie des paysans et la souveraineté alimentaire (Altieri et al., 2015; Frison et al., 2011; Jackson et al., 2009; Stassart et al., 2012).

6.2.1 Retour sur les principaux résultats

Impacts des pratiques de sélection des mélanges Tout d’abord, l’expérimentation à la ferme a montré que les pratiques de sélection de mélanges que nous avons testées produisaient

des effets différents, les deux approches permettant d'améliorer les performances du mélange, mais l'une, la sélection dans le mélange, conduisant à une amélioration plus rapidement tandis que l'autre, la sélection dans les composantes avant de mélanger, permettant de mieux conserver la diversité des composantes. Ces résultats doivent être confirmés par une année supplémentaire de sélection et de multiplication, mais ils permettront aux paysan.ne.s d'appuyer leurs choix de stratégie de sélection en fonction de leurs objectifs.

Au niveau méthodologique, j'ai pu développer, en collaboration avec O. David, un modèle bayésien simple permettant d'estimer les variances intra-populations. A la base nous souhaitions intégrer cette analyse dans un modèle permettant à la fois d'estimer les effets "population" dans chaque ferme, les effets "population globale" dans le réseau, l'effet "environnement" ainsi que la sensibilité des populations aux environnements. Ce modèle a été développé par O. David mais n'est pas encore utilisé dans notre programme. J'avais tenté d'y intégrer l'analyse de la variance intra-population mais la prise en compte des données individuelles et non des valeurs moyennes augmentait significativement le temps de calcul, et le modèle ne parvenait pas à estimer certains paramètres, pour lesquels les chaînes MCMC ne convergeaient pas. Nous avons donc choisi d'effectuer l'analyse à l'échelle des populations dans chaque ferme, puisque le nombre de mesures individuelles effectuées le permettait et que la prise en compte de la variance intra-population n'améliore pas a priori les estimations des valeurs moyennes dans les modèles déjà utilisés. Ces analyses complémentaires aux estimations des valeurs moyennes permettent aux paysan.ne.s de constater les impacts de leurs pratiques de sélection et de gestion sur la diversité intra-populations, et elles seront ajoutées aux dossiers retours.

Contribution de la sélection naturelle et massale au maintien de la diversité à l'échelle collective Bien que nous n'ayons pas pu détecter d'indices d'adaptation des premières populations issues de sélection participative à leurs fermes d'origine, j'ai montré l'intérêt de la sélection paysanne pour contrecarrer les effets pouvant être négatifs de la sélection naturelle. En effet, celle-ci tend à réduire le poids des épis dans la plupart des fermes étudiées, et à augmenter la hauteur des populations dans certaines fermes. Le poids des épis étant une composante de la valeur sélective (liée au nombre de grains et à leur poids), on s'attendrait à ce que la sélection tende à l'augmenter. Ce phénomène, tout comme la sélection pour des plantes plus hautes, est sans doute lié à la compétition entre plantes dans des populations hétérogènes. En effet, les plantes les plus hautes étant souvent les plus agressives, se reproduisent mieux que les plantes courtes qui captent moins la lumière, mais elles ne sont pas les plus productives car elles mobilisent les ressources pour leur appareil végétatif plus que pour la production de grains. On a vu cependant que la sélection naturelle sur la hauteur des plantes était plus hétérogène avec certaines fermes dans lesquelles l'optimum était vers des plantes plus courtes, ce qui pouvait être dû à des pratiques (densité de

semis) ou des conditions pédo-climatiques (fertilité du sol) moins favorables à la compétition entre plantes.

A l'inverse les paysan.ne.s, bien qu'ayant des stratégies de sélection diversifiées, sélectionnent globalement des plantes présentant des épis productifs (plus lourds, présentant plus de grains plus gros), et les réponses à la sélection pour ces caractères sont positives et significatives. Cette sélection des plantes les plus vigoureuses correspond sans doute à la sélection de plantes qui sont plus adaptées dans le peuplement, qui ne sont pas les plus agressives et supportent la concurrence des plantes environnantes. La sélection paysanne, combinée à des pratiques permettant de limiter la compétition entre plantes, pourrait donc permettre de limiter les impacts négatifs de la sélection naturelle et d'améliorer les performances des populations. Malgré cette sélection paysanne importante, la variabilité intra-population est tout de même conservée pour le poids de l'épi. La sélection sur d'autres caractères, notamment morphologiques, est plus divergente et contribue au maintien de la diversité à l'échelle collective. Les paysan.ne.s sélectionnent aussi des épis présentant un taux de protéine plus important que ceux de l'ensemble de la population. Ce résultat étonnant mériterait d'être étudié de plus près afin d'en déterminer le mécanisme (les hypothèses sont la sélection d'épis plus coloré, ou l'élimination des petits épis mal remplis), car bien que la réponse moyenne à la sélection ne soit pas significativement supérieure à zéro elle est tout de même positive.

Des populations paysannes adaptées à plusieurs environnements Nous n'avons pas pu détecter d'adaptation locale en appliquant un modèle d'analyse des expérimentations de transplantations réciproques. Cela peut s'expliquer par le fait que le dispositif n'était pas complètement adapté au modèle (populations récentes avec des bases génétiques très différentes, peu de populations et de fermes) ou que le principe même de la transplantation réciproque n'était pas adapté à la question. En particulier cette approche ne prend pas en considération dans le dispositif les pratiques agricoles de chaque paysan.ne.s, qui peuvent jouer au même titre, voire plus fortement, que les conditions environnementales locales. Ces pratiques peuvent être assez similaires car les paysan.ne.s du RSP échangent beaucoup sur leurs pratiques. Il faudrait aussi prendre en compte les pratiques de création et de sélection de ces populations paysannes qui peuvent conduire à différentes structures et niveaux de diversité. Néanmoins ce résultat porte l'attention sur l'importance des échanges dans le réseau, à la fois de semences afin de faire profiter au plus grand nombre du travail collectif et contribuer à la conservation de l'agrobiodiversité (Berthaud et al., 2001; Pautasso et al., 2013; Thomas et al., 2011), mais aussi d'informations sur les pratiques de création, sélection et culture de ces populations. La sélection décentralisée peut donc produire des populations qui seront adaptées à différents environnements mais aussi à un ensemble de pratiques, aussi il est nécessaire de construire et développer une "communauté de pratiques" (Demeulenaere et Bonneuil, 2011) et de synthétiser les connaissances scientifiques et empiriques sur les manières

de cultiver ces variétés développées à la ferme.

Bénéfices de l'adoption de peuplements hétérogènes Nous avons vu que les populations hétérogènes issues de sélection participative sont plus stables en production (rendement et qualité) que les variétés commerciales lignées pures, et que leur déploiement même en proportions modérées pourrait contribuer de manière plus importante à la diversité cultivée à l'échelle du paysage que celui de mélanges de variétés commerciales. Adopter des mélanges de variétés commerciales peut permettre d'augmenter légèrement la diversité cultivée dans les cas où sont mélangées des variétés minoritaires dans le paysage ou bien sont importées des variétés non assolées en culture pure. En revanche assoler des mélanges de variétés dominantes dans le paysage peut potentiellement mener à une perte de diversité notamment si ces mélanges remplacent des variétés plus rarement assolées. Déployer dans le paysage des variétés issues de sélection participative ou originales par rapport à l'assolement existant présenterait donc des intérêts en terme de diversité cultivée, par l'apport d'une certaine diversité intra-population mais aussi d'un fond génétique original par rapport à l'assolement existant, et apporter des services comme une protection contre les épidémies, une plus grande stabilité de production ou encore une esthétique paysagère. C'est d'ailleurs une option qui pourrait se développer de façon accélérée suite aux nouvelles options en matière de commercialisation des semences biologiques dans le nouveau règlement européen 2018/848 pour l'agriculture biologique. En effet, il est prévu que les semences de "matériel hétérogène biologique" (correspondant à des populations hétérogènes) soient autorisés à la commercialisation afin de répondre au manque de semences adaptées à l'agriculture biologique.

Méthodologie de la sélection décentralisée et participative Enfin, il y a des possibilités pour simplifier les dispositifs expérimentaux pour les paysan.ne.s tout en gagnant en puissance pour détecter des différences entre populations dans chaque ferme. Ceci pourrait potentiellement inciter des paysan.ne.s réticent.e.s à des protocoles trop stricts ou non adaptés à leurs contraintes à mettre en place des essais sur leurs fermes. Impliquer un plus grand nombre de paysan.ne.s dans la démarche participative et la gestion collective de la diversité permettrait d'un côté un déploiement plus important de cette diversité dans le territoire, et une plus grande répartition du travail de gestion de cette diversité. Nous avons discuté de l'intérêt des mélanges et des pratiques de sélection pour ces mélanges, mais la question se pose alors de savoir de quelle manière conserver les composantes de ces mélanges. En effet, chacun doit-il les conserver en pur afin d'éviter de perdre cette diversité, que l'on pourra difficilement ressortir du mélange en cas de perte de la population ? Ou est-il préférable de répartir les populations dans le réseau et que les paysan.ne.s soient responsables de la conservation de certaines populations ? Dans ce cas un grand nombre de paysan.ne.s seraient nécessaires pour maintenir la diversité de chaque variété-population, chacune

d'entre elle devant être cultivée sur plusieurs fermes pour éviter de perdre la diversité au niveau de la méta-population.

6.2.2 Gestion collective de l'agrobiodiversité et transition agroécologique

L'intégration de différents types de connaissances (scientifiques et de terrain) ainsi que le partage de ces connaissances sont une composante fondamentale de l'agroécologie (Sanderson Bellamy et Ioris, 2017), permettant d'enrichir le processus d'innovation dans les pratiques agricoles. Ainsi la recherche participative, associant les acteurs dans toutes les étapes de la recherche, est identifiée comme un principe méthodologique de l'agroécologie (Stassart et al., 2012), et son application dans le domaine de la sélection variétale devrait permettre de mettre en place un système semencier adapté à l'agroécologie.

Si la sélection participative n'inclut pas systématiquement un acteur de la recherche, les acteurs de terrain pouvant tout à fait mener leur sélection de manière collective sans chercheur, l'intégration de la recherche dans le processus permet aux paysan.ne.s individuellement d'obtenir des résultats plus robustes mais aussi au collectif d'aborder des questions auxquelles il n'aurait pas pu répondre sans la méthodologie appropriée (dispositifs expérimentaux, méthodes d'analyse). Par exemple, l'impact de la sélection naturelle sur l'évolution des caractères n'aurait pas pu être étudié sur un faible nombre d'années et différentes fermes sans la collaboration avec un statisticien et une gestion des données permettant de tracer l'historique des lots de graines. Ces résultats pourront être discutés afin que chacun puisse adopter des pratiques (sélection massale, densité de semis, ...) permettant de limiter cette sélection si elle ne va pas dans le sens désiré. De plus la publication des résultats de ces expériences permet une reconnaissance des institutions et un impact plus important auprès des politiques, nécessaire pour appuyer la transition agroécologique.

Nous avons constaté que les populations issues de sélection participative ne se montrent pas adaptées spécifiquement à leurs fermes d'origine, ce qui a déjà été montré dans d'autres projets (Joshi et al., 2001), pouvant donc convenir à d'autres paysan.ne.s et éviter que chacun doive effectuer tout le travail depuis la base (bien qu'un travail d'évaluation de plusieurs populations soit au départ nécessaire afin de pouvoir choisir la ou les populations les plus adaptées au contexte de la ferme). Ce résultat pourrait inciter des paysan.ne.s à cultiver ce type de variétés si le frein était dans la peur d'effectuer tout ce travail de sélection en partant de rien, et élargir alors l'adoption de ces variétés ce qui permettrait d'augmenter significativement la diversité cultivée à l'échelle du paysage.

Le travail présenté dans cette thèse a apporté des connaissances sur l'évolution des populations en gestion dynamique et collective, soumises à la sélection naturelle et humaine, connaissances qui permettront de définir les pratiques les plus favorables à la gestion de la diversité génétique à la ferme (Enjalbert et al., 2011). En effet, on a vu que la sélection paysanne peut permettre de tempérer les effets potentiellement négatifs de la sélection naturelle et que l'analyse plus précise, par ferme, de cette sélection permettra de définir au niveau local des pratiques de gestion (par exemple des semis moins denses pour limiter la compétition et donc l'augmentation en hauteur des populations). Le fait que l'on n'ait pas détecté d'adaptation locale en terme de production montre l'intérêt des échanges dans le réseau pour le partage des fruits du travail collectif en plus de la conservation de l'agrobiodiversité. Une meilleure caractérisation génétique des impacts de la sélection naturelle (sur des gènes candidats) et massale, travail actuellement en cours, permettra de compléter ces analyses phénotypiques.

Ces résultats ont besoin d'être vulgarisés et partagés afin de pouvoir accompagner cette transition agroécologique. Il existe aussi un réel besoin de capitaliser l'ensemble des connaissances ayant émergé de ce projet collectif mais aussi des expériences au sein des collectifs afin de transmettre ces connaissances au plus grand nombre. En effet les collectifs mettent en place des expérimentations de façon indépendante (avec d'autres équipes de recherche par exemple, ou dans d'autres projets), dont les résultats sont peu mutualisés entre associations du RSP. Ce recensement des connaissances aujourd'hui éparses apparaît nécessaire pour pouvoir les confronter, les intégrer et capitaliser sur les acquis pour construire de nouvelles connaissances et éventuellement de nouvelles questions de recherche, et finalement développer des supports opérationnels pour les rendre plus appropriables par tous. C'est l'objet du projet CoCoDIV (Co-construction et appropriation Collective des connaissances pour la gestion à la ferme de la DIVERsité cultivée), qui a été déposé récemment à l'appel à projet *CO*³, CO-CONstruction des Connaissances.

Enfin, il est nécessaire de réfléchir à un cadre juridique qui intègre ces variétés paysannes, qui ne peuvent pas rentrer dans le système de COV puisqu'elles ne sont pas homogènes, et sans doute qui n'entreront pas non plus dans le cadre du matériel hétérogène biologique du nouveau règlement européen 2018/848 car elles n'ont pas vocation à être commercialisées à large échelle puisque c'est tout autant les connaissances et le processus de développement que les populations elles-mêmes qui constituent l'innovation. Dans le cas du RSP ce cadre juridique sera utilisé plutôt pour protéger ces variétés de la menace de biopiraterie (Moÿ, 2010). En effet, l'idéologie du groupe blé du RSP est plutôt que chacun s'approprie ces variétés et apprenne à les cultiver par l'expérimentation, en fournissant de petites quantités de semences et non en vendant des quantités importantes. Le cadre juridique permettrait alors de trouver un mécanisme permettant aux paysan.ne.s d'échanger

et de diffuser les semences sans risque qu'elles puissent être appropriées par un tiers via un droit de propriété intellectuelle (brevet en particulier). L'outil utilisé aujourd'hui pour contrôler les échanges et diffusions des variétés au sein du groupe blé du RSP est un règlement intérieur. Celui-ci définit notamment l'accès des membres du groupe blé à différents types de variétés (notoirement connues et variétés issues du travail collectif) selon leur ancienneté dans le groupe. Si des initiatives similaires aux logiciels libres voient le jour, comme par exemple aux États-Unis l'Open Source Seed Initiative, ce système pourrait ne pas être adapté aux membres du RSP qui revendiquent le droit de refuser l'accès aux variétés issues du travail collectif à ceux qui n'en seraient pas dignes (Demeulenaere et Bonneuil, 2011), qui en feraient une utilisation qui serait à l'encontre des valeurs du groupe.

6.3 Apport de ce travail pour le collectif du groupe blé

Le fait d'avoir pu analyser des données globales sur le projet de sélection participative a permis de mettre en évidence des effets sur le long terme (adaptation, sélection naturelle) et de refaire des analyses intégrant un plus grand nombre de données par rapport à ce qui avait pu être fait précédemment (Rivière, 2014). Ces analyses répondent aux préoccupations des paysan.ne.s et animateur.trice.s, qui s'interrogent toujours sur les effets de leur sélection sur les populations (notamment leur diversité) et leur adaptation aux contextes de leurs fermes. Ces analyses apportent des éléments de réflexion qui vont potentiellement nous amener à questionner nos pratiques au sein du groupe blé.

Tout d'abord les points intéressants autour du dispositif expérimental, notamment la place des témoins dans les dispositifs, seront rediscutés. Jusqu'à présent le dispositif était tel que le témoin (ou les témoins dans les fermes régionales) devait être répété deux fois, servant principalement pour l'estimation de la variance environnementale. Or ce témoin n'est pas choisi par chaque paysan.ne (même s'il a été choisi de façon collective comme le meilleur compromis), et il n'est pas systématiquement répété dans les essais, empêchant parfois l'analyse des données de ces derniers. Aussi la proposition de répéter au moins une population, pouvant être autre que le témoin, dans chaque essai pourrait donner plus de flexibilité au dispositif et mieux convenir aux paysan.ne.s : par exemple la ou les populations qui intéressent le plus le.la paysan.ne, ou celles pour lesquelles une plus grande quantité de semences est disponible. Il est néanmoins intéressant pour tous ceux qui le souhaitent de conserver le témoin dans chaque ferme, car si les témoins ne sont pas nécessaires pour mieux comparer les populations au sein de chaque ferme ils servent de référence lors des visites de ferme ou si les paysans veulent comparer les résultats sur leurs fermes respectives.

Ensuite, les résultats sur la diversité génétique des populations interrogeront sans doute les paysans.ne. puisqu'on a vu qu'un mélange avait perdu une part de diversité et que la population issue de croisement explorait une diversité génétique très large qui va bien au delà de celle des parents. Cela pourra questionner les pratiques de création (croisement vs mélanges) et de gestion des populations. La plus grande stabilité des populations paysannes par rapport aux variétés commerciales pour le rendement et la teneur en protéine est un élément que les paysan.ne.s ont pu observer sur leur ferme, mais cette analyse globale permet d'appuyer leur discours sur des données chiffrées. Enfin, les paysan.ne.s s'intéressent aux variétés-populations pour leur capacité d'adaptation, or, nous n'avons pas pu détecter avec notre dispositif une adaptation forte des populations à leurs environnements d'origine. C'est sans doute dû au fait que la majorité des populations étudiées étaient assez récentes et que l'on n'a pas pris en compte dans l'analyse les pratiques agricoles et de création et sélection de ces populations. Notons toutefois que quelques signes d'adaptation locale ont été détectés sur la population la plus ancienne, Rouge du Roc, créée par un paysan, JFB, à partir d'une seule plante donc avec une diversité assez resserrée autour d'un phénotype. C'est à approfondir mais il semble que la sélection participative puisse conduire au développement à la fois de populations assez ciblées pour certains contextes, mais surtout de populations très flexibles et adaptables à de nombreuses situations, selon le processus de création et de sélection et l'avancement du processus. Ces analyses appuient l'importance des échanges de semences, et l'intérêt d'analyser et d'échanger sur les pratiques de chacun.

Malheureusement l'ensemble de ces résultats n'ont pas encore pu être discutés avec le groupe car ils ont été finalisés et synthétisés tardivement.

Lors de ma thèse un important travail d'amélioration des outils de communication, indispensables pour le partage et la mutualisation des connaissances dans un projet participatif (Brac de la Perrière et al., 2011; Casabianca et Albaladejo, 1997; Dovers, 2005), notamment du dossier retour, a été réalisé via des enquêtes effectuées par Florian Vigroux et Paul Dutartre lors de leurs stages. Ce travail a permis d'identifier les points d'incompréhension ou de complexité dans la façon de présenter les résultats de leurs essais aux paysan.ne.s. Les dossiers retours ont ainsi pu être améliorés avant les semis à l'automne 2017, mais le travail de réflexion sur ces aspects de communication des résultats se poursuit au sein du groupe, à la fois sur les résultats individuels (dossiers retours qui doivent être complets et compréhensibles mais concis), et les résultats globaux (comment les vulgariser et les diffuser au mieux au sein des collectifs).

J'ai aussi pu contribuer au développement d'outils permettant l'autonomisation des associations sur l'animation du projet de sélection participative. En effet, au début de ma thèse l'organisation était telle que les animateur.trice.s récupéraient les informations auprès des paysan.ne.s, remplis-

saient les fichiers permettant de saisir les données dans la base de données SHiNeMaS mais, cette dernière n'étant alors pas ouverte à l'extérieur du Moulon, c'était à l'équipe de recherche de centraliser toutes ces données et les gérer. L'objectif est que les associations soient autonomes dans la gestion de leurs données et la génération des dossiers retour. Pour cela des packages ont été développés par Pierre Rivière (PPBstats et shinemas2R), et j'ai développé le package PPBformations à partir de programmes initiés par Pierre permettant de générer les dossiers retours, que j'ai améliorés à partir des retours des enquêtes. J'ai aussi intégré les programmes permettant d'analyser les données de l'essai "mélange" et de générer les dossiers retours spécifiques à cet essai. Cette autonomisation requiert la formation des animateur.trice.s à l'utilisation de la base de données mais aussi à la compréhension des analyses et de leurs résultats afin qu'il.elle.s puissent traduire, communiquer et discuter ces résultats sur le terrain (Brac de la Perrière et al., 2011). La difficulté réside dans le fait que les animateur.trice.s sont souvent sur ces postes sur du court ou moyen terme. Ainsi il est nécessaire de mettre en place des offres de formation au niveau du RSP pour pouvoir former rapidement les nouveaux arrivants, car l'animateur a un rôle prépondérant dans la circulation des informations et le partage des savoirs (Brac de la Perrière et al., 2011; Millot et al., 2013). A terme le but est que les associations soient autonomes sur l'animation, le suivi et l'analyse des résultats des essais, et que la place de la recherche soit dans la prise en charge des mesures et des analyses au niveau global, ainsi que dans l'accompagnement et la poursuite de la co-construction sur différents aspects (par exemple nouveaux questionnements nécessitant la mise en place de nouveaux projets et dispositifs ou l'amélioration des outils existants).

6.4 Évolution de mon positionnement de recherche au cours de la thèse

Ayant bénéficié d'outils, de méthodes et d'une organisation déjà existants, mon travail en début de thèse a été moins dans la co-construction que ce qui avait pu être fait précédemment. J'ai tout de même été amenée, de plus en plus au cours de la thèse, à prendre en charge l'animation du groupe participant à l'essai "mélange", et la co-construction s'est faite plus dans l'analyse et la discussion des résultats que dans le développement d'outils opérationnels. Lors de la première année de la thèse le lien entre l'équipe de recherche et les animateur.trice.s et paysan.ne.s se faisait principalement par l'intermédiaire de Sophie Pin, alors technicienne dans l'équipe DEAP. J'ai interagi avec les paysan.ne.s et animateur.trice.s, la première année lors des entretiens ayant permis de nouer un premier contact, puis principalement lors des visites sur les fermes pour effectuer les mesures ainsi que lors des réunions de semis et d'hiver. La réflexion autour de l'autonomisation des collectifs locaux était déjà bien entamée et il était alors prévu d'ouvrir la base de donnée SHiNeMaS aux

animateurs afin qu'ils gèrent eux-même leurs données. Cette ouverture ayant pris du retard, je me suis retrouvée chargée de cette gestion la deuxième année de ma thèse et j'ai alors été amenée à interagir davantage étant alors l'interlocutrice au niveau de l'équipe DEAP, avec les paysan.ne.s et animateur.trice.s participant à l'essai "mélange" mais aussi avec les autres membres du groupe blé n'y participant pas. J'ai alors pu interagir de manière plus individuelle, sur le terrain et par téléphone, pour discuter non seulement des résultats des essais mais aussi des manières d'adapter le protocole aux besoins des paysan.ne.s au cas par cas d'une année sur l'autre.

Un autre facteur a été la diminution de la participation des paysan.ne.s aux réunions nationales, qui a mené à l'annulation de la réunion de semis 2017. Or ces réunions sont importantes car elles permettent de discuter collectivement des essais et de leurs résultats. Afin de présenter mes résultats aux paysan.ne.s et animateur.trice.s, plus formellement (avec support) que lors de visites de fermes dans les champs, je me suis déplacée au niveau des collectifs afin de présenter les résultats de l'essai "mélange" aux groupes locaux, ce qui a permis d'avoir des retours et des idées d'analyses supplémentaires ou d'autres manières de présenter ces résultats, répondant plus aux préoccupations des paysan.ne.s et animateur.trice.s. La co-construction s'est donc faite plutôt dans l'analyse des résultats, à la fois de l'essai "mélange" mais aussi des résultats de l'essai "EcoAgri". En effet, l'idée des analyses d'adaptation et de stabilité a émergé lors de la réunion d'hiver de 2017 en discutant des précédents résultats de l'essai. L'amélioration dans la communication des résultats s'est aussi faite par co-construction lors des stages de Florian Vigroux et Paul Dutartre avec les enquêtes ayant permis l'amélioration des dossiers retours. Les précédentes années un questionnaire était envoyé avec les dossiers afin d'avoir un retour des paysan.ne.s sur ces derniers, mais peu prenaient le temps de les remplir et les renvoyer, ce qui ne permettait pas d'appréhender leurs difficultés de compréhension. La nouvelle version des dossiers retours a été discutée alors de la réunion d'hiver 2018 qui a permis d'identifier de nouveaux points de difficulté et d'améliorations potentielles.

De par le caractère interdisciplinaire de mon sujet de thèse j'ai été amenée à interagir avec des chercheurs et ingénieurs de différentes disciplines : statistiques, sciences sociales et bioinformatique. Les discussions autour de la recherche participative, ses enjeux et difficultés, dans différents contextes (réunions du groupe blé, réunions annuelles du projet européen DIVERSIFOOD, réunions du groupe sur la recherche participative sur les semences et l'agroécologique) ont nourri nos réflexions sur nos pratiques et ont permis l'émergence du projet CoCoDIV.

Chapitre 7

Conclusion et perspectives

7.1 Conclusion

Mon travail de thèse avait pour objectif d'analyser les impacts des pratiques de gestion et de sélection à la ferme et collective sur la diversité cultivée du blé dans la cadre d'un programme de sélection participative. Pour cela des approches variées ont été utilisées ; elles ont permis et permettront de proposer des adaptations de nos pratiques de sélection participative existantes à différentes échelles.

A l'échelle de la ferme tout d'abord une expérimentation collective de sélection pour des mélanges adaptés a montré des impacts différents de diverses pratiques de sélection, résultats qui donneront aux paysans des clés pour orienter leurs choix de pratiques en fonction de leurs objectifs et envies. En effet si les deux pratiques testées ont permis d'améliorer le comportement des mélanges l'une, la sélection dans le mélange, permet une réponse plus rapide à la sélection tandis que l'autre, la sélection dans les composantes avant de mélanger, permet de conserver plus de diversité. L'analyse des impacts de la sélection naturelle et massale a montré pour certains caractères des similitudes en termes de pressions de sélection entre les fermes tandis que pour d'autres caractères les pressions semblaient plus variables, ce qui participe au maintien de la diversité au niveau global. L'analyse de ces résultats pour chaque ferme avec les paysan.ne.s nous amènera à reconsidérer nos pratiques de gestion et de sélection à la ferme. La sélection paysanne permet d'améliorer des caractères d'intérêt sans perdre fortement la diversité intra-population, et les populations issues de cette sélection sont globalement plus stables en production (rendement et qualité) que des variétés lignées pures. Nous n'avons pas détecté d'adaptation locale en production des populations issues de sélection participative sauf marginalement, ce qui montre l'intérêt de ce travail de sélection au-delà de l'environnement dans lequel cette sélection est effectuée et des échanges de semences et d'informations entre paysan.ne.s, tout en donnant quelques pistes pour favoriser plus d'adaptation locale. Concernant les aspects méthodologiques le dispositif expérimental utilisé dans le projet pourra être modifié pour mieux répondre aux contraintes des paysan.ne.s et permettre de mieux détecter les différences entre populations.

Enfin, une étude prospective sur les impacts potentiels de l'adoption de différents peuplements hétérogènes a montré que le gain en diversité génétique était variable selon le type de peuplement, les variétés de pays et populations issues de sélection participative permettant d'atteindre rapidement des gains importants en diversité tandis que des mélanges de variétés lignées pures ne permettaient pas toujours de gagner en diversité.

7.2 Perspectives

D'autres travaux non présentés ici sont en cours, avec notamment des analyses de données génétiques permettant d'étudier l'évolution de populations issues de croisements dans différentes fermes. Ces données nous ont permis de calculer les effectifs efficaces de ces populations, et l'on a constaté des effectifs très faibles notamment lors du croisement et juste après, où l'on a identifié un bottleneck de diversité dû au fait que peu de plantes des variétés parentes sont utilisées pour réaliser ces croisements. Cependant on voit avec le croisement C21 une grande diversité avec des effets fondation lors de la diffusion des descendances du croisement en génération précoce aux différent.e.s paysan.ne.s qui l'ont reçu. Ainsi il sera intéressant d'analyser de façon plus fine les impacts de nos pratiques de création et de circulation de la diversité sur les populations développées.

Le projet de sélection participative a permis de générer de nombreuses données qui ont pu être analysées par des méthodes variées. De plus, les collectifs locaux mettent en place des expérimentations dont les résultats, qui intéresseraient d'autres collectifs, ne sont pas toujours diffusés dans le Réseau Semences Paysannes. Nous avons identifié qu'à présent l'une des priorités était dans l'intégration des connaissances aujourd'hui éparses produites dans les différents collectifs sur divers aspects (agronomiques, nutritionnels, pratiques agricoles notamment), et l'élaboration de représentations synthétiques des connaissances afin de les diffuser sous forme de feuillets ou de livrets opérationnels à la fois dans le RSP mais aussi en dehors des collectifs. A cela s'ajoute le besoin de mettre en place des formations au niveau du RSP afin que les collectifs soient plus autonomes dans différents aspects de la sélection participative : gestion et analyse des données, communication des résultats de la recherche. Enfin, ce projet se base sur la co-conception sur de nombreux aspects méthodologiques, et l'analyse de ces processus de co-construction permettra de prendre du recul par rapport à nos pratiques de recherche participative (Sanderson Bellamy et Ioris, 2017).

Enfin, les paysan.ne.s et animateur.trice.s sont à présent en demande de recensement des pratiques paysannes de culture et de gestion de ces populations et mélanges. Notamment dans le choix de nouvelles populations à cultiver, il serait intéressant de mieux intégrer les notations paysannes et la caractérisation des fermes afin d'effectuer des regroupements de fermes et pouvoir orienter les paysan.ne.s vers des confrère.soeur.s dont la ferme présente des caractéristiques pédo-climatiques proches.

Bibliographie

- J. Agren, C. G. Oakley, J. K. McKay, J. T. Lovell, et D. W. Schemske. Genetic mapping of adaptation reveals fitness tradeoffs in *Arabidopsis thaliana*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(52) :21077–21082, Dec. 2013.
- E. D. Akhunov, A. R. Akhunova, O. D. Anderson, J. A. Anderson, N. Blake, M. T. Clegg, D. Coleman-Derr, E. J. Conley, C. C. Crossman, K. R. Deal, et others. Nucleotide diversity maps reveal variation in diversity among wheat genomes and chromosomes. *BMC genomics*, 11(1) :702, 2010.
- R. W. Allard. Genetic Changes Associated with the Evolution of Adaptedness in Cultivated Plants and Their Wild Progenitors. *Journal of Heredity*, 79(4) :225–238, July 1988.
- M. A. Altieri et L. Merrick. In situ conservation of crop genetic resources through maintenance of traditional farming systems. *Economic Botany*, 41(1) :86–96, 1987.
- M. A. Altieri et C. I. Nicholls. The adaptation and mitigation potential of traditional agriculture in a changing climate. *Climatic Change*, 140(1) :33–45, Aug. 2013.
- M. A. Altieri, C. I. Nicholls, A. Henao, et M. A. Lana. Agroecology and the design of climate change-resilient farming systems. *Agronomy for Sustainable Development*, 35(3) :869–890, July 2015.
- M. L. Alves, M. Belo, B. Carbas, C. Brites, M. Paulo, P. Mendes-Moreira, C. Brites, M. d. R. Bronze, Z. Šatović, et M. C. Vaz Patto. Long term on-farm participatory maize breeding by stratified mass selection retains molecular diversity while improving agronomic performance. *Evolutionary Applications*, Sept. 2017.
- N. M. Anishetty, D. L. Plucknett, N. J. H. Smith, et J. T. Williams. *Banque de gènes et alimentation mondiale*. Quae, 1999. Google-Books-ID : 8cUjCwAAQBAJ.

- P. Annicchiarico. Wide- versus specific-adaptation strategy for lucerne breeding in northern Italy. *Theoretical and Applied Genetics*, 114(4) :647–657, Feb. 2007.
- P. Annicchiarico, E. Chiapparino, et M. Perenzin. Response of common wheat varieties to organic and conventional production systems across Italian locations, and implications for selection. *Field Crops Research*, 116(3) :230–238, Apr. 2010.
- J. A. Ashby et N. Lilja. Participatory research : does it work ? Evidence from participatory plant breeding. Brisbane, Queensland, Australia, 2004.
- G. N. Atlin, M. Cooper, et A. Bjørnstad. A comparison of formal and participatory breeding approaches using selection theory. *Euphytica*, 122(3) :463–475, 2001.
- E. Autrique, M. Nachit, P. Monneveux, S. D. Tanksley, et M. E. Sorrells. Genetic Diversity in Durum Wheat Based on RFLPs, Morphophysiological Traits, and Coefficient of Parentage. *Crop Science*, 36(3) :735–742, 1996.
- J. K. Bailey, J. A. Schweitzer, F. Ubeda, J. Koricheva, C. J. LeRoy, M. D. Madritch, B. J. Rehill, R. K. Bangert, D. G. Fischer, G. J. Allan, et T. G. Whitham. From genes to ecosystems : a synthesis of the effects of plant genetic factors across levels of organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 364(1523) :1607–1616, June 2009.
- R. K. Bangert, R. J. Turek, G. D. Martinsen, G. M. Wimp, J. K. Bailey, et T. G. Whitham. Benefits of Conservation of Plant Genetic Diversity to Arthropod Diversity. *Conservation Biology*, 19(2) :379–390, Apr. 2005.
- S. Barot, V. Allard, A. Cantarel, J. Enjalbert, A. Gauffreteau, I. Goldringer, J.-C. Lata, X. Le Roux, A. Niboyet, et E. Porcher. Designing mixtures of varieties for multifunctional agriculture with the help of ecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 37(2), Apr. 2017.
- J. Beales, A. Turner, S. Griffiths, J. W. Snape, et D. A. Laurie. A Pseudo-Response Regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive Ppd-D1a mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 115(5) :721–733, Aug. 2007.
- U. Becker, G. Colling, P. Dostal, A. Jakobsson, et D. Matthies. Local adaptation in the monocarpic perennial *Carlina vulgaris* at different spatial scales across Europe. *Oecologia*, 150(3) :506–518, Nov. 2006.
- G. Bell. Fluctuating selection : the perpetual renewal of adaptation in variable environments. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 365(1537) :87–97, Jan. 2010.

- M. R. Bellon, E. Dulloo, J. Sardos, I. Thormann, et J. J. Burdon. In-situ conservation - harnessing natural and human derived evolutionary forces to ensure future crop adaptation. *Evolutionary Applications*, July 2017.
- J. Bengtsson, J. Ahnström, et A.-C. Weibull. The effects of organic agriculture on biodiversity and abundance : a meta-analysis : Organic agriculture, biodiversity and abundance. *Journal of Applied Ecology*, 42(2) :261–269, Mar. 2005.
- J. Berthaud, J. Clément, L. Emperaire, D. Louette, F. Pinton, J. Sanou, et G. Second. The role of local-level geneflow in enhancing and maintaining genetic diversity. In *Broadening the genetic bases of crop production*, pages 81–103. CABI Pub. in association with Food and Agriculture Organization of the United Nations and International Plant Genetic Resources Institute, New York, 2001.
- F. Blanquart, O. Kaltz, S. L. Nuismer, et S. Gandon. A practical guide to measuring local adaptation. *Ecology Letters*, 16(9) :1195–1205, Sept. 2013.
- C. Bonneuil et M. Fenzi. Des ressources génétiques à la biodiversité cultivée : La carrière d'un problème public mondial. *Revue d'anthropologie des connaissances*, 5, 2(2) :206, 2011.
- C. Bonneuil et F. Thomas. *Gènes, pouvoirs et profits. Recherche publique et régimes de production des savoirs de Mendel aux OGM*. Fondation pour le progrès de l'Homme, quae edition, 2009.
- C. Bonneuil, R. Goffaux, I. Bonnin, P. Montalent, C. Hamon, F. Balfourier, et I. Goldringer. A new integrative indicator to assess crop genetic diversity. *Ecological Indicators*, 23 :280–289, Dec. 2012.
- I. Bonnin, M. Rousset, D. Madur, P. Sourdille, C. Dupuits, D. Brunel, et I. Goldringer. FT genome A and D polymorphisms are associated with the variation of earliness components in hexaploid wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 116(3) :383–394, Feb. 2008.
- I. Bonnin, C. Bonneuil, R. Goffaux, P. Montalent, et I. Goldringer. Explaining the decrease in the genetic diversity of wheat in France over the 20th century. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 195 :183–192, Oct. 2014.
- J. Borg, L. Kiær, C. Lecarpentier, I. Goldringer, A. Gauffreteau, S. Saint-Jean, S. Barot, et J. Enjalbert. Unfolding the potential of wheat cultivar mixtures : A meta-analysis perspective and identification of knowledge gaps. *Field Crops Research*, Sept. 2017.
- R. Brac de la Perrière, P. De Kochko, C. Neubauer, et B. Storup. Visions paysannes de la recherche dans le contexte de la sélection participative. Comment co-construire et mutualiser les

- connaissances sur les plantes? Technical report, Pour l'Emergence d'une Université du Vivant, Donzy le National, France, 2011.
- S. B. Brush, I. P. G. R. Institute, et I. D. R. C. (Canada), editors. *Genes in the field : on-farm conservation of crop diversity*. International Plant Genetic Resources Institute; International Development Research Centre; Lewis Publishers, Rome, Italy : Ottawa, Canada : Boca Raton, FL, 2000.
- J. Bustarret. Variétés et variations. *Annales Agronomiques*, 14 :336–362, 1944.
- R. Bürger et C. Krall. Quantitative-Genetic Models and Changing Environments. In *Evolutionary conservation biology*, pages 171–187. Cambridge University Press, ferrière r, dieckmann u & couvet d edition, 2004.
- S. R. Carpenter, N. F. Caraco, D. L. Correll, R. W. Howarth, A. N. Sharpley, et V. H. Smith. Nonpoint pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen. *Ecological applications*, 8 (3) :559–568, 1998.
- F. Casabianca et C. Albaladejo. Des multiples légitimités de la recherche-action. *Etudes et Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement*, pages 11–25, 1997.
- L. L. Cavalli-Sforza et M. W. Feldman. Evolution of continuous variation : direct approach through joint distribution of genotypes and phenotypes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 73(5) :1689–1692, May 1976.
- C. R. Cavanagh, S. Chao, S. Wang, B. E. Huang, S. Stephen, S. Kiani, K. Forrest, C. Saintenac, G. L. Brown-Guedira, A. Akhunova, D. See, G. Bai, M. Pumphrey, L. Tomar, D. Wong, S. Kong, M. Reynolds, M. L. da Silva, H. Bockelman, L. Talbert, J. A. Anderson, S. Dreisigacker, S. Baenziger, A. Carter, V. Korzun, P. L. Morrell, J. Dubcovsky, M. K. Morell, M. E. Sorrells, M. J. Hayden, et E. Akhunov. Genome-wide comparative diversity uncovers multiple targets of selection for improvement in hexaploid wheat landraces and cultivars. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(20) :8057–8062, May 2013.
- S. Ceccarelli. Wide adaptation : How wide? *Euphytica*, 40(3) :197–205, Feb. 1989.
- S. Ceccarelli. Efficiency of Plant Breeding. *Crop Science*, 55(1) :87, 2015.
- S. Ceccarelli et S. Grando. Decentralized-participatory plant breeding : an example of demand driven research. *Euphytica*, 155(3) :349–360, Apr. 2007.
- S. Ceccarelli, S. Grando, et J. Hamblin. Relationship between barley grain yield measured in low- and high-yielding environments. *Euphytica*, 64 :49–58, 1992.

- S. Ceccarelli, S. Grando, E. Bailey, A. Amri, M. El-Felah, F. Nassif, S. Rezgui, et A. Yahyaoui. Farmer participation in barley breeding in Syria, Morocco and Tunisia. *Euphytica*, 122(3) : 521–536, 2001.
- CGIAR. Annual report 2016. Genebanks CRP and the Global Crop Diversity Trust. Technical report, 2016.
- V. Chable et J.-F. Berthelot. La sélection participative en France : présentation des expériences en cours pour les agricultures biologiques et paysannes. *Le courrier de l'environnement de l'INRA*, 30 :129–138, 2006.
- V. Chable et E. Serpolay. Recherche multi-acteurs et transdisciplinaire pour des systèmes alimentaires bio et locaux. *Techniques de l'ingénieur*, 2016.
- S. Chao, J. Dubcovsky, J. Dvorak, M.-C. Luo, S. P. Baenziger, R. Matnyazov, D. R. Clark, L. E. Talbert, J. A. Anderson, S. Dreisigacker, K. Glover, J. Chen, K. Campbell, P. L. Bruckner, J. C. Rudd, S. Haley, B. F. Carver, S. Perry, M. E. Sorrells, et E. D. Akhunov. Population- and genome-specific patterns of linkage disequilibrium and SNP variation in spring and winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *BMC Genomics*, 11(1) :727, 2010.
- C. Chateil, I. Goldringer, L. Tarallo, C. Kerbirou, I. Le Viol, J.-F. Ponge, S. Salmon, S. Gachet, et E. Porcher. Crop genetic diversity benefits farmland biodiversity in cultivated fields. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 171 :25–32, May 2013.
- M. J. Christiansen, S. B. Andersen, et R. Ortiz. Diversity changes in an intensively bred wheat germplasm during the 20th century. *Molecular Breeding*, 9 :1–11, 2002.
- J. Conner et D. Hartl. *A primer of ecological genetics*. Sunderland, USA, sinauer associates incorporated edition, 2004.
- B. Coolsaet. Towards an agroecology of knowledges : Recognition, cognitive justice and farmers' autonomy in France. *Journal of Rural Studies*, 47 :165–171, Oct. 2016.
- L. Cornilleau et P.-B. Joly. La révolution verte, un instrument de gouvernement de la « faim dans le monde ». Une histoire de la recherche agricole internationale. In *Le gouvernement des technosciences : Gouverner le progrès et ses dégâts depuis 1945*, pages 171–201. Paris, la découverte edition, 2014.
- N. Couix et L. Hazard. When the future of biodiversity depends on researchers' and stakeholders' thought-styles. *Futures*, 53 :13–21, Sept. 2013.
- D. Coumou, A. Robinson, et S. Rahmstorf. Global increase in record-breaking monthly-mean temperatures. *Climatic Change*, 118(3-4) :771–782, Jan. 2013.

- C. Cowger, L. D. Wallace, et C. C. Mundt. Velocity of Spread of Wheat Stripe Rust Epidemics. *Phytopathology*, 95(9) :972–982, Sept. 2005.
- E. Crispo. Modifying effects of phenotypic plasticity on interactions among natural selection, adaptation and gene flow. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(6) :1460–1469, Nov. 2008.
- O. Crowley, L. Winkler, S. Howlett, T. F. Döring, et M. S. Wolfe. Is mass selection a tool to improve quality in winter wheat composite cross populations? Aston University, Birmingham, 2013.
- E. Da Via. Seed diversity, farmers' rights, and the politics of repeasantization. *International Journal of Sociology of Agriculture and Food*, 19(2) :229–242, 2012.
- O. David, G. van Frank, I. Goldringer, C. Ladmiral, P. Rivière, et M. Turbet Delof. Bayesian inference on natural selection from time series of phenotypic data. page in prep.
- D. R. Davis. Declining Fruit and Vegetable Nutrient Composition : What Is the Evidence? *HortScience*, 44(1) :15–19, Jan. 2009.
- J. C. Dawson, K. M. Murphy, et S. S. Jones. Decentralized selection and participatory approaches in plant breeding for low-input systems. *Euphytica*, 160(2) :143–154, Mar. 2008.
- C. de Vallavieille-Pope. Management of disease resistance diversity of cultivars of a species in single fields : controlling epidemics. *Comptes Rendus Biologies*, 327(7) :611–620, July 2004.
- E. Demeulenaere. A political ontology of seeds : The transformative frictions of a farmers' movement in Europe. *Focaal*, 2014(69) :45–61, 2014.
- E. Demeulenaere et C. Bonneuil. Cultiver la biodiversité. Semences et identité paysanne. In *Les mondes agricoles en politique. De la fin des paysans au retour de la question agricole.*, pages 73–92. Paris, July 2010.
- E. Demeulenaere et C. Bonneuil. Des Semences en partage : construction sociale et identitaire d'un collectif "paysan" autour de pratiques semencières alternatives. *Techniques et culture*, 57 (2) :202–221, 2011.
- E. Demeulenaere, C. Bonneuil, F. Balfourier, A. Basson, J.-F. Berthelot, V. Chesneau, H. Ferté, N. Galic, G. Kastler, J. Koenig, et others. Étude des complémentarités entre gestion dynamique à la ferme et gestion statique en collection. *Actes du BRG*, 7 :117–138, 2008.
- D. Desclaux, J. M. Nolot, Y. Chiffolleau, E. Gozé, et C. Leclerc. Changes in the concept of genotype x environment interactions to fit agriculture diversification and decentralized participatory plant breeding : pluridisciplinary point of view. *Euphytica*, 163(3) :533–546, Oct. 2008.

- D. Desclaux, J. M. Nolot, P. Triboulet, B. Lorentz, et Y. Chiffolleau. Needed complementarity of actors for variety innovation. In *ISDA 2010*, pages 10–p. Cirad-Inra-SupAgro, 2010.
- P. Donini, J. R. Law, R. M. D. Koebner, J. C. Reeves, et R. J. Cooke. Temporal trends in the diversity of UK wheat. *TAG Theoretical and Applied Genetics*, 100(6) :912–917, Apr. 2000.
- S. Dovers. Clarifying the Imperative of Integration Research for Sustainable Environmental Management. *Journal of Research Practice*, 1(2) :1–19, 2005.
- F. Débarre, S. L. Nuismer, et M. Doebeli. Multidimensional (Co)Evolutionary Stability. *The American Naturalist*, 184(2) :158–171, Aug. 2014.
- T. F. Döring, S. Knapp, G. Kovacs, K. Murphy, et M. S. Wolfe. Evolutionary Plant Breeding in Cereals—Into a New Era. *Sustainability*, 3(12) :1944–1971, Oct. 2011.
- T. F. Döring, P. Annicchiarico, S. Clarke, Z. Haigh, H. E. Jones, H. Pearce, J. Snape, J. Zhan, et M. S. Wolfe. Comparative analysis of performance and stability among composite cross populations, variety mixtures and pure lines of winter wheat in organic and conventional cropping systems. *Field Crops Research*, 183 :235–245, Nov. 2015.
- J. Enjalbert, J. C. Dawson, S. Paillard, B. Rhoné, Y. Rousselle, M. Thomas, et I. Goldringer. Dynamic management of crop diversity : From an experimental approach to on-farm conservation. *Comptes Rendus Biologies*, 334(5-6) :458–468, May 2011.
- ETC Group. Who will feed us? The peasant food web vs. the industrial food chain. Technical Report 3rd Edition, 2017.
- L. E. Evans et G. M. Bhatt. Influence of seed size, protein content and cultivar on early seedling vigor in wheat. *Canadian Journal of Plant Science*, 57(3) :929–935, July 1977.
- L. Excoffier et P. E. Smouse. Analysis of Molecular Variance Inferred From Metric Distances Among DNA Haplotypes : Application to Human Mitochondrial DNA Restriction Data. *Genetics*, 131 : 479–491, 1992.
- F. Fabre, E. Rousseau, L. Mailleret, et B. Moury. Epidemiological and evolutionary management of plant resistance : optimizing the deployment of cultivar mixtures in time and space in agricultural landscapes. *Evolutionary Applications*, 8(10) :919–932, Dec. 2015.
- FAO. Déclaration de Rome sur la sécurité alimentaire mondiale, 1996a.
- FAO. The state of the world’s plant genetic resources for food and agriculture. Technical report, Rome, Italy, 1996b.

- FAO, editor. *The second report on the state of the world's plant genetic resources for food and agriculture*. Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, 2010.
- J. Faraji. Wheat cultivar blends : A step forward to sustainable agriculture. *African Journal of Agricultural Research*, 6(33), Dec. 2011.
- M. Finckh, E. Gacek, H. Goyeau, C. Lannou, U. Merz, C. Mundt, L. Munk, J. Nadziak, A. Newton, C. de Vallavieille-Pope, et others. Cereal variety and species mixtures in practice, with emphasis on disease resistance. *Agronomie*, 20(7) :813–837, 2000.
- C. Francis, G. Lieblein, S. Gliessman, T. A. Breland, N. Creamer, R. Harwood, L. Salomonsson, J. Helenius, D. Rickerl, R. Salvador, M. Wiedenhoef, S. Simmons, P. Allen, M. Altieri, C. Flora, et R. Poincelot. Agroecology : The Ecology of Food Systems. *Journal of Sustainable Agriculture*, 22(3) :99–118, July 2003.
- E. A. Frison, J. Cherfas, et T. Hodgkin. Agricultural Biodiversity Is Essential for a Sustainable Improvement in Food and Nutrition Security. *Sustainability*, 3(1) :238–253, Jan. 2011.
- D. Fu, P. Szűcs, L. Yan, M. Helguera, J. S. Skinner, J. von Zitzewitz, P. M. Hayes, et J. Dubcovsky. Large deletions within the first intron in VRN-1 are associated with spring growth habit in barley and wheat. *Molecular Genetics and Genomics*, 273(1) :54–65, Mar. 2005.
- Y.-B. Fu, G. W. Peterson, G. Scoles, B. Rossnagel, D. J. Schoen, et K. W. Richards. Allelic Diversity Changes in 96 Canadian Oat Cultivars Released from 1886 to 2001. *Crop Science*, 43(6) :1989–1995, 2003.
- L. F. Galloway et C. B. Fenster. Population differentiation in an annual legume : local adaptation. *Evolution*, 54(4) :1173–1181, Aug. 2000.
- A. Galmiche-Tejeda. Who is interdisciplinary ? Two views, two goals, professionals and farmers. *Interdisciplinary Science Reviews*, 29(1) :77–95, Mar. 2004.
- K. A. Garrett et C. C. Mundt. Epidemiology in Mixed Host Populations. *Phytopathology*, 89(11) : 984–990, Nov. 1999.
- L. Ghaouti, W. Vogt-Kaute, et W. Link. Development of locally-adapted faba bean cultivars for organic conditions in Germany through a participatory breeding approach : Participatory breeding of faba bean for organic conditions. *Euphytica*, 162(2) :257–268, July 2008.
- R. Goffaux, I. Goldringer, C. Bonneuil, P. Montalent, et I. Bonnin. Quels indicateurs pour suivre la diversité génétique des plantes cultivées ? Technical report, FRB, 2011.

- I. Goldringer. On the Distribution of Temporal Variations in Allele Frequency : Consequences for the Estimation of Effective Population Size and the Detection of Loci Undergoing Selection. *Genetics*, 168(1) :563–568, Sept. 2004.
- I. Goldringer. Rapid Differentiation of Experimental Populations of Wheat for Heading Time in Response to Local Climatic Conditions. *Annals of Botany*, 98(4) :805–817, July 2006.
- I. Goldringer, J. Enjalbert, A.-L. Raquin, et P. Brabant. Strong selection in wheat populations during ten generations of dynamic management. In *Genetics selection evolution*, volume 33, pages S441–S463. EDP Sciences, 2001.
- T. Gomiero, D. Pimentel, et M. G. Paoletti. Environmental impact of different agricultural management practices : Conventional vs. Organic Agriculture. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 30(1-2) :95–124, Jan. 2011.
- P. R. Grant. Unpredictable Evolution in a 30-Year Study of Darwin’s Finches. *Science*, 296(5568) : 707–711, Apr. 2002.
- K. Gross, B. J. Cardinale, J. W. Fox, A. Gonzalez, M. Loreau, H. Wayne Polley, P. B. Reich, et J. van Ruijven. Species Richness and the Temporal Stability of Biomass Production : A New Analysis of Recent Biodiversity Experiments. *The American Naturalist*, 183(1) :1–12, Jan. 2014.
- K. K. Gyawali, C. O. Qualset, et W. T. Yamazaki. Estimates of Heterosis and Combining Ability in Winter Wheat. *Crop Science*, 8(3) :322, 1968.
- M. Halewood, P. Deupmann, B. R. Sthapit, R. Vernoy, et S. Ceccarelli. *Participatory Plant Breeding to Promote Farmer’s Rights*. Bioversity International, 2007.
- K. Hammer, N. Arrowsmith, et T. Gladis. Agrobiodiversity with emphasis on plant genetic resources. *Naturwissenschaften*, 90(6) :241–250, June 2003.
- I. Hanski et M. Gilpin. Metapopulation dynamics : brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42(1-2) :3–16, Jan. 1991.
- L. Hazard, A. Gauffreteau, J. Borg, M. Deo, J. Enjalbert, V. Goutiers, et E. Gressier. 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*, 225 :39–47, 2016.
- J. Hereford. A Quantitative Survey of Local Adaptation and Fitness TradeOffs. *The American Naturalist*, 173(5) :579–588, May 2009.
- J. Hereford et A. A. Winn. Limits to local adaptation in six populations of the annual plant *Diodia teres*. *New Phytologist*, 178(4) :888–896, June 2008.

- J. Hereford, T. F. Hansen, et D. Houle. Comparing strenghts of direction selection : how strong is strong? *Evolution*, 58(10) :2133–2143, Oct. 2004.
- J. A. Higgins, P. C. Bailey, et D. A. Laurie. Comparative Genomics of Flowering Time Pathways Using *Brachypodium distachyon* as a Model for the Temperate Grasses. *PLoS ONE*, 5(4) : e10065, Apr. 2010.
- D. Houle. Comparing Evolvability and Variability of Quantitative Traits. *Genetics*, 130 :195–204, 1992.
- P. H. Howard. Visualizing Consolidation in the Global Seed Industry : 1996–2008. *Sustainability*, 1(4) :1266–1287, Dec. 2009.
- X.-Q. Huang, M. Wolf, M. W. Ganal, S. Orford, R. M. Koebner, et M. S. Röder. Did Modern Plant Breeding Lead to Genetic Erosion in European Winter Wheat Varieties? *Crop Science*, 47(1) :343–349, 2007.
- L. Jackson et R. Wennig. Use of wheat cultivar blends to improve grain yield and quality and reduce disease and lodging. *Field Crops Research*, 52(3) :261–269, June 1997.
- L. Jackson, T. Rosenstock, M. Thomas, J. P. Wright, et A. Symstad. Managed ecosystems : biodiversity and ecosystem functions in landscapes modified by human use. In *Biodiversity, Ecosystem Functioning, and Human Wellbeing*, pages 178–194. Oxford University Press, July 2009. doi : 10.1093/acprof :oso/9780199547951.001.0001.
- S. K. Jain. Studies on the breeding of self-pollinating cereals. *Euphytica*, 10 :315–324, 1961.
- H. R. Jensen, A. Dreiseitl, M. Sadiki, et D. J. Schoen. The Red Queen and the seed bank : pathogen resistance of *ex situ* and *in situ* conserved barley : Crop germplasm and pathogen resistance. *Evolutionary Applications*, 5(4) :353–367, June 2012.
- K. D. Joshi et J. R. Witcombe. The impact of participatory plant breeding (PPB) on landrace diversity : A case study for high-altitude rice in Nepal. *Euphytica*, 134 :117–125, 2003.
- K. D. Joshi, B. R. Sthapit, et J. R. Witcombe. How narrowly adapted are the products of decentralised breeding? The spread of rice varieties from a participatory plant breeding programme in Nepal. *Euphytica*, 122(3) :589–597, 2001.
- T. J. Kawecki et D. Ebert. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, 7(12) :1225–1241, Dec. 2004.
- C. K. Houry, A. D. Bjorkman, H. Dempewolf, J. Ramirez-Villegas, L. Guarino, A. Jarvis, L. H. Rieseberg, et P. C. Struik. Increasing homogeneity in global food supplies and the implications

- for food security. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(11) :4001–4006, Mar. 2014.
- L. Kiær, I. Skovgaard, et H. Østergård. Effects of inter-varietal diversity, biotic stresses and environmental productivity on grain yield of spring barley variety mixtures. *Euphytica*, 185(1) : 123–138, May 2012.
- L. P. Kiær, I. M. Skovgaard, et H. Østergård. Grain yield increase in cereal variety mixtures : A meta-analysis of field trials. *Field Crops Research*, 114(3) :361–373, Dec. 2009.
- J. Kloppenburg. Impeding Dispossession, Enabling Repossession : Biological Open Source and the Recovery of Seed Sovereignty. *Journal of Agrarian Change*, 10(3) :367–388, July 2010.
- J. Kloppenburg. Re-purposing the master’s tools : the open source seed initiative and the struggle for seed sovereignty. *The Journal of Peasant Studies*, 41(6) :1225–1246, Nov. 2014.
- C. Ladmiraal. Modélisation dynamique autour d’un programme de sélection participative et décentralisée. 2016.
- E. Lammerts van Bueren, S. Jones, L. Tamm, K. Murphy, J. Myers, C. Leifert, et M. Messmer. The need to breed crop varieties suitable for organic farming, using wheat, tomato and broccoli as examples : A review. *NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences*, 58(3-4) :193–205, Dec. 2011.
- E. T. Lammerts van Bueren, P. C. Struik, et E. Jacobsen. Ecological concepts in organic farming and their consequences for an organic crop ideotype. *NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences*, 50(1) :1–26, Jan. 2002.
- R. Lande et S. J. Arnold. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution*, 37 (6) :1210–1226, 1983.
- R. Lande et E. Porcher. Maintenance of Quantitative Genetic Variance Under Partial Self-Fertilization, with Implications for Evolution of Selfing. *Genetics*, 200(3) :891–906, July 2015.
- V. Le Clerc, F. Bazante, C. Baril, J. Guiard, et D. Zhang. Assessing temporal changes in genetic diversity of maize varieties using microsatellite markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 110 (2) :294–302, Jan. 2005.
- R. Leimu et M. Fischer. A Meta-Analysis of Local Adaptation in Plants. *PLOS ONE*, 3(12) : e4010, Dec. 2008.
- D. B. Lobell, W. Schlenker, et J. Costa-Roberts. Climate Trends and Global Crop Production Since 1980. *Science*, 333(6042) :616–620, July 2011.

- J. Locqueville. Créer et gérer des mélanges évolutifs de populations de blé tendre à la ferme : une expérimentation collective. 2018.
- M. Loreau et A. Hector. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature*, 412(6842) :72–76, July 2001.
- C. J. Lortie et R. M. Callaway. Re-analysis of meta-analysis : support for the stress-gradient hypothesis. *Journal of Ecology*, 94(1) :7–16, Jan. 2006.
- P. Mader. Soil Fertility and Biodiversity in Organic Farming. *Science*, 296(5573) :1694–1697, May 2002.
- C. Mak et B. L. Harvey. Exploitable genetic variation in a composite bulk population of barley. *Euphytica*, 31(1) :85–92, Mar. 1982.
- E. Malézieux. Designing cropping systems from nature. *Agronomy for Sustainable Development*, 32(1) :15–29, Jan. 2012.
- M. Manzelli, L. Pileri, N. Lacerenza, S. Benedettelli, et V. Vecchio. Genetic diversity assessment in Somali sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) accessions using microsatellite markers. *Biodiversity and Conservation*, 16(6) :1715–1730, June 2007.
- B. McBenedict, P. Chimwamurombe, E. Kwembeya, et G. Maggs-Kölling. Genetic Diversity of Namibian Pennisetum glaucum (L.) R. BR.(Pearl millet) Landraces Analyzed by SSR and Morphological Markers. *The Scientific World Journal*, 2014 :11, 2016.
- B. Mille, M. B. Fraj, H. Monod, et C. de Vallavieille-Pope. Assessing Four-Way Mixtures of Winter Wheat Cultivars from the Performances of their Two-Way and Individual Components. *European Journal of Plant Pathology*, 114(2) :163–173, Feb. 2006.
- G. Millot, C. Neubauer, et B. Storup. La recherche participative comme mode de production de savoirs. un état des lieux des pratiques en France. Technical report, Fondation Sciences Citoyennes, 2013.
- Ministère de l’agriculture et de l’alimentation - agreste. La statistique, l’évaluation et la prospective agricole - Statistique agricole annuelle (SAA), 2017. URL <http://agreste.agriculture.gouv.fr/donnees-de-synthese/statistique-agricole-annuelle-saa/>.
- M. L. Morris et M. R. Bellon. Participatory plant breeding research : Opportunities and challenges for the international crop improvement system. *Euphytica*, 136(1) :21–35, 2004.
- A. Mouradov, F. Cremer, et G. Coupland. Control of Flowering Time : Interacting Pathways as a Basis for Diversity. *The Plant Cell*, 14(suppl 1) :S111–S130, May 2002.

- A.-C. Moÿ. Etude sur le devenir juridique des variétés issues de sélection participative. Technical report, Réseau Semences Paysannes, 2010.
- C. C. Mundt. Use of Multiline Cultivars and Cultivar Mixtures for Disease Management. *Annual Review of Phytopathology*, 40(1) :381–410, 2002.
- K. M. Murphy, K. G. Campbell, S. R. Lyon, et S. S. Jones. Evidence of varietal adaptation to organic farming systems. *Field Crops Research*, 102(3) :172–177, June 2007.
- G. N. Murray-Tortarolo, V. J. Jaramillo, et J. Larsen. Food security and climate change : the case of rainfed maize production in Mexico. *Agricultural and Forest Meteorology*, 253-254 :124–131, May 2018.
- National Research Council. *Genetic Vulnerability of Major Crops*. National Academy of Sciences, Washington, Jan. 1972.
- M. Nei. Analysis of Gene Diversity in Subdivided Populations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 70(12) :3321–3323, 1973.
- A. Newton, G. Begg, et J. Swanston. Deployment of diversity for enhanced crop function. *Annals of Applied Biology*, 154(3) :309–322, June 2009.
- A. C. Newton, T. Akar, J. P. Baresel, P. J. Bebeli, E. Bettencourt, K. V. Bladenopoulos, J. H. Czembor, D. A. Fasoula, A. Katsiotis, K. Koutis, et others. Cereal landraces for sustainable agriculture. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 30(2) :237–269, 2010.
- E. Nuijten. Combining research styles of the natural and social sciences in agricultural research. *NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences*, 57(3-4) :197–205, Feb. 2011.
- L. Ortolani, R. Bocci, P. Bàrberi, S. Howlett, et V. Chable. Changes in Knowledge Management Strategies Can Support Emerging Innovative Actors in Organic Agriculture : The Case of Participatory Plant Breeding in Europe. *Organic Farming*, 3(1), May 2017.
- A. Osman. The effect of growing cultivar mixtures on baking quality of organic spring wheat. In *workshop on Cereal crop diversity : Implications for production and products*, pages 17–22, 2006.
- R. B. O’Hara, J. M. Cano, O. Ovaskainen, C. Teplitsky, et J. S. Alho. Bayesian approaches in evolutionary quantitative genetics. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(4) :949–957, July 2008.
- J. Papaïx, H. Goyeau, P. Du Cheyron, H. Monod, et C. Lannou. Influence of cultivated landscape composition on variety resistance : an assessment based on wheat leaf rust epidemics. *New Phytologist*, 191(4) :1095–1107, Sept. 2011.

- J. Papaïx, S. Touzeau, H. Monod, et C. Lannou. Can epidemic control be achieved by altering landscape connectivity in agricultural systems? *Ecological Modelling*, 284 :35–47, July 2014.
- H. K. Parzies. Genetic diversity of barley landrace accessions (*Hordeum vulgare* ssp. *vulgare*) conserved for different lengths of time in ex situ gene banks. *Heredity*, 84(4) :476, Apr. 2000.
- M. Pautasso, G. Aistara, A. Barnaud, S. Caillon, P. Clouvel, O. T. Coomes, M. Delêtre, E. De-meulenaere, P. De Santis, T. Döring, L. Eloy, L. Empeiraire, E. Garine, I. Goldringer, D. Jarvis, H. I. Joly, C. Leclerc, S. Louafi, P. Martin, F. Massol, S. McGuire, D. McKey, C. Padoch, C. Soler, M. Thomas, et S. Tramontini. Seed exchange networks for agrobiodiversity conservation. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 33(1) :151–175, Jan. 2013.
- R. Perronne, D. Makowski, R. Goffaux, P. Montalent, et I. Goldringer. Temporal evolution of varietal, spatial and genetic diversity of bread wheat between 1980 and 2006 strongly depends upon agricultural regions in France. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 236 :12–20, Jan. 2017.
- M. L. Peterson, K. M. Kay, et A. L. Angert. The scale of local adaptation in *Mimulus guttatus* : comparing life history races, ecotypes, and populations. *New Phytologist*, 211(1) :345–356, July 2016.
- S. L. Phillips et M. S. Wolfe. Evolutionary plant breeding for low input systems. *The Journal of Agricultural Science*, 143(04) :245–254, Sept. 2005.
- D. Pimentel, C. Harvey, P. Resosudarmo, K. Sinclair, D. Kurz, M. McNair, S. Crist, L. Shpritz, L. Fitton, R. Saffouri, et R. Blair. Environmental and Economic Costs of Soil Erosion and Conservation Benefits. *Science*, 267(5201) :1117–1123, 1995.
- R. Pistorius. *Scientists, plants and politics. A history of the plant genetic resources movement*. International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy, 1997.
- E. Porcher, T. Giraud, I. Goldringer, et C. Lavigne. Experimental demonstration of a causal relationship between heterogeneity of selection and genetic differentiation in quantitative traits. *Evolution*, 58(7) :1434–1445, July 2004.
- J. R. Porter et M. A. Semenov. Crop responses to climatic variation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B : Biological Sciences*, 360(1463) :2021–2035, Nov. 2005.
- A. Protat. Optimisation d’un dispositif expérimental dans le cadre d’un programme de sélection décentralisée et participative sur le blé tendre. 2016.
- R Core Team. R : A language and environment for statistical computing, 2017.

- A.-L. Raquin, P. Brabant, B. Rhoné, F. Balfourier, P. Leroy, et I. Goldringer. Soft selective sweep near a gene that increases plant height in wheat : SOFT-SWEEP NEAR RHT-B1. *Molecular Ecology*, 17(3) :741–756, Jan. 2008.
- D. K. Ray, J. S. Gerber, G. K. MacDonald, et P. C. West. Climate variation explains a third of global crop yield variability. *Nature Communications*, 6(1) :1–9, Dec. 2015.
- G. J. Rebetzke, D. G. Bonnett, et M. P. Reynolds. Awns reduce grain number to increase grain size and harvestable yield in irrigated and rainfed spring wheat. *Journal of Experimental Botany*, 67(9) :2573–2586, Apr. 2016.
- J. C. Reif, S. Hamrit, M. Heckenberger, W. Schipprack, H. P. Maurer, M. Bohn, et A. E. Melchinger. Trends in genetic diversity among European maize cultivars and their parental components during the past 50 years. *Theoretical and Applied Genetics*, 111(5) :838–845, Sept. 2005.
- E. R. Reiss et L. E. Drinkwater. Cultivar mixtures : A meta-analysis of the effect of intraspecific diversity on crop yield. *Ecological Applications*, 28(1) :62–77, Sept. 2017.
- B. Rhoné. *Etude des mécanismes génétiques impliqués dans l'adaptation climatique de populations expérimentales de blé tendre*. PhD thesis, AgroParisTech, Paris, 2008.
- B. Rhoné, A.-L. Raquin, et I. Goldringer. Strong linkage disequilibrium near the selected Yr17 resistance gene in a wheat experimental population. *Theoretical and Applied Genetics*, 114(5) :787–802, Feb. 2007.
- B. Rhoné, C. Remoué, N. Galic, I. Goldringer, et I. Bonnin. Insight into the genetic bases of climatic adaptation in experimentally evolving wheat populations. *Molecular Ecology*, 17(3) :930–943, Feb. 2008.
- B. Rhoné, R. Vitalis, I. Goldringer, et I. Bonnin. Evolution of flowering time in experimental wheat populations : a comprehensive approach to detect genetic signatures of natural selection. *Evolution ; International Journal Of Organic Evolution*, 64(7) :2110–2125, July 2010.
- P. Rivière. *Méthodologie de la sélection décentralisée et participative : un exemple sur le blé tendre*. PhD thesis, Paris-Sud, 2014.
- P. Rivière, S. Pin, Y. de Oliviera, O. David, J. Dawson, A. Wanner, et others. Mise en place d'une méthodologie de sélection participative sur le blé tendre en France. *Innovations Agronomiques*, 32 :427–441, 2013.
- P. Rivière, I. Goldringer, J.-F. Berthelot, N. Galic, S. Pin, P. De Kochko, et J. C. Dawson. Response to farmer mass selection in early generation progeny of bread wheat landrace crosses. *Renewable Agriculture and Food Systems*, 30(02) :190–201, Apr. 2015.

- G. P. Robertson. Greenhouse Gases in Intensive Agriculture : Contributions of Individual Gases to the Radiative Forcing of the Atmosphere. *Science*, 289(5486) :1922–1925, Sept. 2000.
- C. Roscher, J. Schumacher, A. Lipowsky, M. Gubsch, A. Weigelt, S. Pompe, O. Kolle, N. Buchmann, B. Schmid, et E.-D. Schulze. A functional trait-based approach to understand community assembly and diversity–productivity relationships over 7 years in experimental grasslands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 15(3) :139–149, June 2013.
- V. Roussel, J. Koenig, M. Beckert, et F. Balfourier. Molecular diversity in French bread wheat accessions related to temporal trends and breeding programmes. *TAG Theoretical and Applied Genetics*, 108(5) :920–930, Mar. 2004.
- J. R. Russell, R. P. Ellis, W. T. B. Thomas, R. Waugh, J. Provan, A. Booth, J. Fuller, P. Lawrence, G. Young, et W. Powell. A retrospective analysis of spring barley germplasm development from ‘foundation genotypes’ to currently successful cultivars. *Molecular Breeding*, 6(6) :553–568, Dec. 2000.
- L. H. Samberg, L. Fishman, et F. W. Allendorf. Population genetic structure in a social landscape : barley in a traditional Ethiopian agricultural system. *Evolutionary Applications*, 6(8) :1133–1145, Dec. 2013.
- A. Sanderson Bellamy et A. Ioris. Addressing the Knowledge Gaps in Agroecology and Identifying Guiding Principles for Transforming Conventional Agri-Food Systems. *Sustainability*, 9(3) :330, Feb. 2017.
- A. C. Shelton et W. F. Tracy. Participatory plant breeding and organic agriculture : A synergistic model for organic variety development in the United States. *Elementa : Science of the Anthropocene*, 4 :000143, Dec. 2016.
- J. D. Sherman, L. Yan, L. Talbert, et J. Dubcovsky. A PCR Marker for Growth Habit in Common Wheat Based on Allelic Variation at the VRN-A1 Gene. *Crop Science*, 44 :1832–1838, 2004.
- N. W. Simmonds. Selection for local adaptation in a plant breeding programme. *Theoretical and Applied Genetics*, 82(3) :363–367, 1991.
- N. Singh, D. R. Choudhury, G. Tiwari, A. K. Singh, S. Kumar, K. Srinivasan, R. K. Tyagi, A. D. Sharma, N. K. Singh, et R. Singh. Genetic diversity trend in Indian rice varieties : an analysis using SSR markers. *BMC Genetics*, 17(1), Dec. 2016.
- J. M. Smith et J. Haigh. The hitch-hiking effect of a favourable gene. *Genetical Research*, 23(01) : 23, Feb. 1974.

- P. Soengas, E. Cartea, M. Lema, et P. Velasco. Effect of regeneration procedures on the genetic integrity of Brassica oleracea accessions. *Molecular Breeding*, 23(3) :389–395, Apr. 2009.
- L. Sperling, J. A. Ashby, M. E. Smith, E. Weltzien, et S. McGuire. A framework for analyzing participatory plant breeding approaches and results. *Euphytica*, 122(3) :439–450, 2001.
- P. M. Stassart, P. Baret, J.-C. Grégoire, T. Hance, M. Mormont, D. Reheul, D. Stilmant, G. Vanloqueren, et M. Visser. L'agroécologie : Trajectoire et potentiel pour une transition vers des systèmes alimentaires durables. *Agroécologie, entre pratiques et sciences sociales*, pages 25–51, 2012.
- K. Steele, S. Gyawali, K. Joshi, P. Shrestha, B. Sthapit, et J. Witcombe. Has the introduction of modern rice varieties changed rice genetic diversity in a high-altitude region of Nepal? *Field Crops Research*, 113(1) :24–30, July 2009.
- M. Stolze, A. Piorr, A. Häring, et S. Dabbert. *The environmental impacts of organic farming in Europe*, volume 6 of *Organic farming in Europe economics and policy*. University of Hohenheim, Stuttgart-Hohenheim, 2000. OCLC : 247373793.
- Z. Su, C. Hao, L. Wang, Y. Dong, et X. Zhang. Identification and development of a functional marker of TaGW2 associated with grain weight in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 122(1) :211–223, Jan. 2011.
- C. A. Suneson. An Evolutionary Plant Breeding Method. *Agronomy Journal*, 48(4) :188–191, 1956.
- J. S. Swanton, A. C. Newton, et P. L. Smith. Grain quality characters in complex mixtures of soft wheat and acknowledgement by farmers and distillers. In *workshop on Cereal crop diversity : Implications for production and products*, pages 29–32, 2006.
- S. Tangermann. Policy solutions to agricultural market volatility : A synthesis. *Issue Paper*, 33 (1) :1–13, 2011.
- M. Thomas, J. C. Dawson, I. Goldringer, et C. Bonneuil. Seed exchanges, a key to analyze crop diversity dynamics in farmer-led on-farm conservation. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 58(3) :321–338, Mar. 2011.
- M. Thomas, E. Demeulenaere, J. C. Dawson, A. R. Khan, N. Galic, S. Jouanne-Pin, C. Remoue, C. Bonneuil, et I. Goldringer. On-farm dynamic management of genetic diversity : the impact of seed diffusions and seed saving practices on a population-variety of bread wheat : On-farm crop metapopulation of bread wheat. *Evolutionary Applications*, 5(8) :779–795, Dec. 2012.

- M. J. Thomson, E. M. Septiningsih, F. Suwardjo, T. J. Santoso, T. S. Silitonga, et S. R. McCouch. Genetic diversity analysis of traditional and improved Indonesian rice (*Oryza sativa* L.) germplasm using microsatellite markers. *Theoretical and Applied Genetics*, 114(3) :559–568, Feb. 2007.
- D. Tilman, D. Wedin, et J. M. H. Knops. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379 :718–720, 1996.
- T. P. Tomich, S. Brodt, H. Ferris, R. Galt, W. R. Horwath, E. Kebreab, J. H. Leveau, D. Liptzin, M. Lubell, P. Merel, R. Micheltore, T. Rosenstock, K. Scow, J. Six, N. Williams, et L. Yang. Agroecology : A Review from a Global-Change Perspective. *Annual Review of Environment and Resources*, 36(1) :193–222, Nov. 2011.
- T. Toolbox. The Triticeae Toolbox (T3), 2018.
- M. Turbet Delof. Caractérisation des forces de sélection à l’oeuvre dans un programme de sélection décentralisée et participative sur le blé tendre. 2018.
- R. Vitalis, K. Dawson, et P. Boursot. Interpretation of Variation Across Marker Loci as Evidence of Selection. *Genetics*, 158 :1811–1823, 2001.
- P. M. Vitousek, H. A. Mooney, J. Lubchenco, et J. M. Melillo. Human domination of Earth’s ecosystems. *Science*, 277(5325) :494–499, 1997.
- J. Weiner, Y.-L. Du, C. Zhang, X.-L. Qin, et F.-M. Li. Evolutionary agroecology : individual fitness and population yield in wheat (*Triticum aestivum*). *Ecology*, pages 1–6, 2017.
- A. Wezel et V. Soldat. A quantitative and qualitative historical analysis of the scientific discipline of agroecology. *International Journal of Agricultural Sustainability*, 7(1) :3–18, Feb. 2009.
- E. P. Wilhelm, A. S. Turner, et D. A. Laurie. Photoperiod insensitive Ppd-A1a mutations in tetraploid wheat (*Triticum durum* Desf.). *Theoretical and Applied Genetics*, 118(2) :285–294, Jan. 2009.
- G. M. Wimp, W. P. Young, S. A. Woolbright, G. D. Martinsen, P. Keim, et T. G. Whitham. Conserving plant genetic diversity for dependent animal communities : Community genetics. *Ecology Letters*, 7(9) :776–780, Aug. 2004.
- J. R. Witcombe, A. Joshi, K. D. Joshi, et B. R. Sthapit. Farmer Participatory Crop Improvement. I. Varietal Selection and Breeding Methods and Their Impact on Biodiversity. *Experimental Agriculture*, 32(04) :445–460, Oct. 1996.

- J. R. Witcombe, A. Joshi, et S. N. Goyal. Participatory plant breeding in maize : A case study from Gujarat, India. *Euphytica*, 130(3) :413–422, 2003.
- M. Wolfe. The current status and prospects of multiline cultivars and variety mixtures for disease resistance. *Annual review of phytopathology*, 23(1) :251–273, 1985.
- M. S. Wolfe, U. Brandle, B. Koller, E. Limpert, J. M. McDermott, K. Miiller, et D. Schaffner. Barley mildew in Europe : population biology and host resistance. *Euphytica*, 63 :125–139, 1992.
- D. Wood et J. M. Lenne. The conservation of agrobiodiversity on-farm : questioning the emerging paradigm. *Biodiversity and conservation*, 6(1) :109–129, 1997.
- X.-S. Zhang. Fisher’s geometrical model of fitness landscape and variance in fitness within a changing environment : genetic variation in fitness. *Evolution*, 66(8) :2350–2368, Aug. 2012.
- Y. Zhu, H. Chen, J. Fan, Y. Wang, Y. Li, J. Chen, J. Fan, S. Yang, L. Hu, H. Leung, T. W. Mew, P. S. Teng, Z. Wang, et C. C. Mundt. Genetic diversity and disease control in rice. *Nature*, 406 (6797) :718–722, Aug. 2000.
- H. Østergård, M. R. Finckh, L. Fontaine, I. Goldringer, S. P. Hoad, K. Kristensen, E. T. Lam-merts van Bueren, F. Mascher, L. Munk, et M. S. Wolfe. Time for a shift in crop production : embracing complexity through diversity at all levels. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 89(9) :1439–1445, July 2009.

Annexes

A Guide d'entretien

Des guides d'entretiens ont été réalisés afin de servir de support lors des entretiens semi-directifs avec les paysan.ne.s. Les différentes questions présentes dans ces guides sont présentées ci-après.

A.1 Questions générales sur la ferme

- Depuis combien de temps êtes-vous installé sur votre ferme ?
- Quel type de ferme : grandes cultures, polyculture-élevage, ... ?
- Votre ferme comporte-t-elle différents types de terres ? Plus ou moins fertiles ?
- Quels sont vos objectifs pour votre ferme ? Vos projets futurs ?
- Vos produits sont-ils certifiés par un ou des label(s) ? Depuis combien de temps ?
- Cultivez-vous des variétés anciennes ou paysannes ?
- Qu'est-ce qui vous a motivé à vous tourner vers les semences paysannes et/ou variétés anciennes ?
- D'où proviennent les semences : échange avec autres paysans, maisons des semences, banque de graine, ... ?
- Sélectionnez-vous vos propres semences ? Depuis combien de temps ?
- Transformez-vous vos produits sur la ferme (moulin, boulange) ? Vendez-vous en vente directe ?
- Quelle est votre opinion sur la diversité cultivée ?

A.2 Questions sur les mélanges de blé

Motivations pour les mélanges variétaux

- Quelle était votre opinion sur les mélanges avant de commencer à en semer ?
- Quelles étaient vos motivations à la base du semis des mélanges ?
- D'où provenait l'information ?
- Depuis combien de temps semez-vous des mélanges ?
- Ces motivations ont-elles été satisfaites par ce(s) mélange(s) ?
- Avez-vous découvert d'autre(s) avantage(s) ? Ou au contraire avez-vous été déçu par le mélange ? Si déception : essai d'autre(s) mélange(s) ou arrêt des essais ?
- D'après vos observations, qu'apportent les mélanges par rapport aux variétés pures et variétés-populations ?
- Avantages/désavantages constatés des mélanges : est-ce en accord ou en contradiction avec ce que vous entendez par d'autres acteurs ?

Stratégies de création des mélanges

- Combien de mélanges cultivez-vous sur votre ferme ? Combien de variétés semées en pur ? Par rapport à la surface totale semée en blé, quelle proportion représentent les mélanges ?
- Avez-vous des objectifs différents pour les mélanges et pour les semis en pur ? Quels sont ces objectifs ?
- Créez-vous des mélanges différents pour des objectifs différents ?
- Avez-vous des critères pour choisir les variétés à mélanger ?
- Avez-vous des principes particuliers pour l'association des variétés ?
- Les critères de choix des variétés à mélanger sont-ils différents selon le type de sol sur lequel sera cultivé le mélange ?
- Combien de variétés mélangez-vous ? En proportions égales ou pas ? Avez-vous des principes particuliers concernant la proportion de chaque composante dans le mélange ?
- Semez-vous les variétés en pur avant de mélanger pour choisir lesquelles mélanger ?
- Sélectionnez-vous des épis dans les composantes pour former le mélange ou pas ?
- Est-ce que vous semez des variétés en mélange que vous n'auriez pas semé en production en pur ?
- Quel type de variété mélangez-vous : commerciales/semences de ferme/populations, variétés locales/variétés anciennes, ... ?
- Quel niveau de diversité (nombre de variétés) aimeriez-vous, dans l'idéal, avoir dans votre mélange ? Quels sont les freins si ce n'est pas le cas dans votre(s) mélange(s) ?
- A partir de combien de variétés est-ce qu'un mélange serait «trop diversifié» ?

Stratégies de gestion et de sélection des mélanges

- Comment recomposez-vous vos mélanges d'une année sur l'autre ?
- Avec ce(s) mode(s) de gestion, observez-vous une évolution des performances au cours des années ? Avez-vous constaté une adaptation du mélange ou au contraire une dégradation de ses performances ? Par exemple en comparaison avec une variété que vous sèmeriez tous les ans.
- Avez-vous testé différents modes de gestion des mélanges ? Quel est votre ressenti sur chacun ?
- Sélectionnez-vous de la même façon (avec les mêmes critères) dans une variété pour la semer soit en pur soit intégrée à un mélange ?
- Sélectionnez-vous de la même façon (avec les mêmes critères) dans une variété (dans l'optique de la resemer en pur) et dans un mélange ?
- Quels sont vos critères de sélection dans la variété ou/et dans le mélange ? Souhaitez-vous conserver une certaine hétérogénéité ou au contraire exercez-vous une forte pression de

sélection ? Si vous souhaitez conserver une hétérogénéité, sur quel critère (hauteur, nombre d'épis, ...)?

Appréciation des mélanges

- Sur quels critères vous basez-vous pour juger un mélange ?
- Y a-t-il eu, au cours des années, un changement dans vos critères d'appréciation des mélanges ?
- Est-ce qu'au bout de plusieurs années vous observez que le mélange n'est plus performant et il faut en créer un nouveau ? Si oui combien d'années ?
- Quels débouchés pour les mélanges ? Différent des débouchés « classiques » des variétés lignées pures ? Si vente à l'extérieur : quelles contraintes sur les lots vendus ?

Questionnements sur les mélanges

- Est-ce que vous avez des interrogations par rapport aux mélanges ?
- Est-ce que vous aimeriez tester d'autres mélanges ou d'autres types de gestion ?
- Comment voyez-vous la suite de vos essais avec les variétés anciennes/paysannes et les mélanges ?

A.3 Retours sur les essais

- Quelle est votre impression sur l'essai mélange ? Le protocole était-il cohérent avec ce que vous en attendiez ?
- Pour chaque modalité, que pensez-vous du comportement de ce mélange au bout de 2-3 ans ? Quelles conclusions en tirez-vous sur vos pratiques de sélection ?
- Est-ce que les résultats vous ont conforté dans vos pratiques (de sélection / mélanges) ou vous ont donné de nouvelles idées ?
- Y a-t-il certains résultats présentés qui vous ont particulièrement parlé ?
- Est-ce que cela a créé de nouvelles interrogations sur les mélanges ?
- Qu'avez-vous pensé de la manière dont vous vous êtes impliqués / vous avez été impliqués dans le projet ?
- Que pensez-vous du dossier retour mélanges ?
- Est-ce que cela vous apporte des éclaircissements sur certains phénomènes ? Lesquels ? Cela oriente-t-il votre gestion des mélanges ?
- Le choix de représentation vous paraît-il pertinent ? Quelles représentations graphiques vous paraissent les plus importantes pour votre gestion des mélanges ?
- Est-ce plus facile de faire changer une population qu'un mélange ? Est-ce qu'il y a des différences de dynamique ?

B Principes de l'inférence Bayésienne

L'inférence statistique consiste à induire, à partir d'un échantillon issue d'une population, les caractéristiques inconnues de la population étudiée. On distingue les statistiques fréquentistes, pour lesquelles les paramètres des modèles sont considérés comme fixés et l'on cherche à estimer cette valeur de paramètre connaissant les données, des statistiques bayésiennes pour lesquelles les paramètres sont considérés comme aléatoires et ont donc une densité de probabilité. Cette densité de probabilité est appelée distribution a posteriori ou posterior, et est estimée à partir de deux sources d'information : une distribution a priori du paramètre (prior, provenant de la connaissance que l'on a a priori sur la distribution du paramètre) et les données.

Les statistiques bayésiennes se basent sur le théorème de Bayes. Considérons que l'on cherche à estimer le paramètre θ à partir de données y , suivant un modèle expliquant y par θ . D'après le théorème de Bayes, on a

$$p(\theta|y) = \frac{p(y|\theta)p(\theta)}{p(y)}$$

Dans cette équation $p(\theta|y)$ correspond au posterior que l'on cherche à estimer, $p(\theta)$ est le prior, $p(y|\theta)$ est la vraisemblance, c'est-à-dire la probabilité que le modèle produise la valeur y sachant la valeur θ du paramètre, et $p(y)$ est la probabilité d'observer y suivant le modèle. Si l'on dispose de peu d'information a priori, utiliser un prior peu informatif permet de donner un poids prépondérant aux données. A l'inverse, si les données sont peu informatives alors le posterior sera proche du prior.

C Inférence bayésienne de la sélection naturelle par des données phénotypiques temporelles

Bayesian inference on natural selection from temporal samples of phenotypic data

Olivier David^{a,*}, Gaëlle van Frank^b, Isabelle Goldringer^b, Charles
Ladmiral^a, Pierre Rivière^c, Michel Turbet Delof^b

^a*MaIAGE,*

*INRA, Université Paris-Saclay,
78350, Jouy-en-Josas, France*

^b*Génétique Quantitative et Evolution - Le Moulon,*

*INRA, Université Paris-Saclay, Université Paris-Sud, CNRS, AgroParisTech,
91190, Gif-sur-Yvette, France*

^c*Réseau Semences Paysannes,
47190, Aiguillon, France*

Abstract

In situ biodiversity management of wild or domesticated species is a diversity conservation strategy that allows populations to adapt over time. Characterization of selective pressures on these populations is important to anticipate evolution and optimize management. This paper examines how to infer selection from phenotypic data sampled over several generations in one or several populations. It is assumed that generations are non-overlapping and that individuals reproduce by selfing or asexually. A quantitative genetics model taking account of the effects of stabilizing natural selection, environment and mutation on phenotypic means and variances is developed. Selective pressures may vary between populations. Explicit results on the evolution of populations are derived and used to develop Bayesian inference methods. The latter are applied to simulated data and to data from a wheat participatory plant breeding programme.

Keywords: Adaptation, Evolution, Quantitative genetics, Statistics, Wheat

*Correspondence: O. David, Unité MaIAGE, Bât. 210, INRA, Domaine de Vilvert, 78352 Jouy-en-Josas Cedex, France
E-mail: Olivier.David@inra.fr

1. Introduction

Selection is the process by which favorable types become more frequent in successive generations (Gillespie, 1998; Barton et al., 2007). It is the main evolutionary process that causes adaptation (Kawecki and Ebert, 2004; Débarre et al., 2013). It may generate biological diversity in particular when considering divergent selection in sub-divided populations (Dobzhansky, 1973; Kocher, 2004; Enjalbert et al., 2011), it may allow some genotypes to better develop in some environments (Rhoné et al., 2008; Gautier et al., 2009; Pariaud et al., 2009; Fabre et al., 2015; Ropars et al., 2016) and it may be involved in the emergence of resistances to pesticides and drugs (REX Consortium, 2013; Garnault et al., 2019). It has therefore a strong impact on the management and breeding of crop species for instance in crop diversity conservation. In *in situ* conservation approaches, defined in the International Treaty on Plant Genetic Resources for Food and Agriculture (ITPGRFA 2009) as "the conservation of ecosystems and natural habitats and the maintenance and recovery of viable populations of species in their natural surroundings and, in the case of domesticated or cultivated plant species, in the surroundings where they have developed their distinctive properties", populations of wild species or domesticated ones are being grown over time in one or several environments submitted to all evolutionary forces including natural selection (Rhoné et al., 2008; Enjalbert et al., 2011). Such populations evolve and may adapt to changing climatic conditions, emerging diseases and agricultural practices depending on the type, strength and direction of selection. Based on this principle, different strategies have been proposed focusing on the conservation and renewing of crop genetic diversity (dynamic management, Enjalbert et al., 2011) or on the improvement of the population (evolutionary plant breeding, Suneson, 1956). More recently, decentralized participatory breeding approaches have developed to produce populations adapted to local contexts and practices with low input requirements in traditional or industrialized agricultural contexts (Sperling et al., 2001; Ceccarelli et al., 2001; Dawson et al., 2011). Characterization of selective pressures on these populations is therefore important to anticipate their evolution and optimize their management.

Selection can be inferred in various ways, in particular using retrospective methods (Gillespie, 1998; Barton et al., 2007; Lefevre et al., 2016). This approach consists in measuring quantitative traits on individuals sampled in a population at several time points. Phenotypic evolution is then modeled

taking account of selection, and selection parameters are estimated by fitting the model to the data. For example such methods have been used to quantify selection for Darwin's finches (Grant and Grant, 1995). Unlike prospective methods, they do not require measures of fitness components (Lande and Arnold, 1983; Lefevre et al., 2016).

The main retrospective method that has been used is based on the breeder's equation (Lande, 1976; Grant and Grant, 1995; Gillespie, 1998). It assumes that genetic variance is constant, but this assumption may not be satisfied in practice (McGuigan, 2006). A few quantitative genetics models allowing genetic variance to evolve have been developed (Cavalli-Sforza and Feldman, 1976; Débarre et al., 2014; Lande and Porcher, 2015). However they are not simple because multiple effects may affect traits besides selection, in particular environmental effects, mutation or drift. As a result they are not easy to fit to data. Few statistical methods have been developed to fit such evolutionary models to phenotypic time series.

Bayesian statistics are based on the Bayes theorem and infer parameters by combining a prior information with the information brought by the data (Marin and Robert, 2007; Robert, 2007; Albert et al., 2015). Their use has been restricted to simple models for a long time because they require the computation of multiple integrals. Nowadays they allow to fit complex models to data thanks to the development of Monte Carlo methods. Thus, the use of Bayesian methods based on Monte Carlo computation could allow selection to be inferred.

This article considers a trait evolving under the effect of natural selection and mutation. The objective was not to study how the trait evolves in the long term but to develop Bayesian retrospective methods for inferring selection. For the sake of simplicity, our study was restricted to organisms with non-overlapping generations that reproduced by selfing or asexually, for example autogamous annual plants. Individuals were characterized by a single adaptive trait that was affected by selection, environmental effects and mutation. As the model we wanted to use was not available in the literature, we developed our own model (Section 2). Model parameters were estimated using Bayesian methods (Section 3). The model was then extended to allow selective pressures to vary spatially (Section 4). The methods were assessed using simulated data (Section 5) and were applied to data from a wheat participatory plant breeding programme (Section 6).

2. Model

2.1. Notations and assumptions

In the following, if X is a random variable, we often note μ_X its mean, σ_X^2 its variance and $\tau_X^2 = \sigma_X^{-2}$ the inverse of its variance. Moreover, we note $p(X = x)$ the value of the distribution of the random variable X at the point x . We use the common notation $\mathcal{N}(\mu, \sigma^2)$ for the normal distribution with mean μ and variance σ^2 .

We consider a population that is isolated and large enough that demographic stochasticity (or drift) can be neglected. The life cycle is divided into a reproduction phase and a growth one (Fig. 1). For the sake of clarity, reproduction is divided into a birth phase and a mutation one, although this distinction is only formal. Generations are non-overlapping, are denoted by $t \in \mathbb{N}$ and start after reproduction. Thus an offspring of an adult of generation t belongs to generation $t + 1$ after the mutation phase but still belongs to generation t after the birth phase.

2.2. Phenotype

Adults are characterized by an adaptive trait $Z \in \mathbb{R}$ affecting fitness. This trait is assumed to be the sum of a genetic effect and environmental effects (Gillespie, 1998; Barton et al., 2017). Consider an adult individual sampled in the population at generation t , for $t \in \mathbb{N}$. Its trait Z_t is assumed to be equal to:

$$Z_t = G_t + E_t + EI_t.$$

In this equation, G_t represents a random genetic effect. E_t represents a global environmental effect that is common to all the individuals. For now, it can be considered as a fixed parameter, although it will become random in Section 3. EI_t represents a local environmental effect that is peculiar to the individual and that is assumed to be normally distributed:

$$EI_t \sim \mathcal{N}(0, \sigma_{EI_t}^2).$$

Note that the variance $\sigma_{EI_t}^2$ is assumed to depend on the generation. The local environmental effect EI_t is assumed to be independent of G_t , thus the expectation μ_{Z_t} and variance $\sigma_{Z_t}^2$ of Z_t satisfy:

$$\mu_{Z_t} = \mu_{G_t} + E_t, \quad \sigma_{Z_t}^2 = \sigma_{G_t}^2 + \sigma_{EI_t}^2. \quad (1)$$

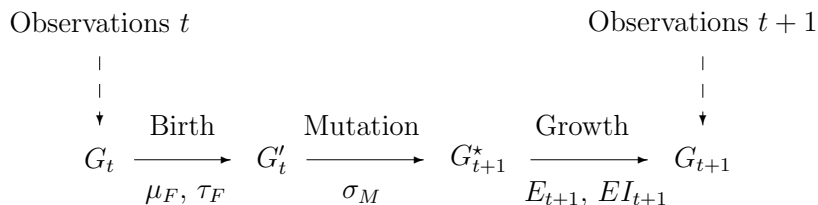


Figure 1: Life cycle diagram, observation times and genetic composition of the population. The life cycle is decomposed into birth, mutation and growth phases. The population is observed when individuals are adults. Individuals are characterized by an adaptive trait that has a genetic component. The random variable G_t is the genetic effect of an adult sampled in the population at generation t . The random variables G'_t and G_{t+1}^* are the genetic effects before and after mutation respectively of an offspring sampled in the population at the end of generation t . Selection favours individuals with trait values close to μ_F with a strength of τ_F . Mutation effects with standard deviation σ_M increase genetic variance. Global and local environmental effects E_{t+1} and EI_{t+1} occur during growth.

2.3. Birth

During the birth phase, adults produce offsprings and die. Individuals are assumed to reproduce asexually or by selfing. Fecundity is assumed to have a normal shape (Cavalli-Sforza and Feldman, 1976; Johnson and Barton, 2005; Zhang and Hill, 2005). Thus an adult with phenotype $z \in \mathbb{R}$ gives birth to $F(z)$ offsprings, where $F(z)$ satisfies:

$$F(z) \propto \exp\left(-\tau_F^2 (z - \mu_F)^2 / 2\right).$$

This fecundity function exerts a stabilizing selection toward the optimal phenotype μ_F with a strength quantified by τ_F .

2.4. Mutation and growth

After birth, offspring genetic effects are modified by mutation. Their distribution after mutation is assumed to be normal around their value before mutation with variance σ_M^2 . During growth, individuals undergo environmental effects and express their phenotype. They are assumed to survive with the same survival probability.

2.5. Genetic evolution

The distribution of genetic effects evolves under the effect of selection and mutation (Fig. 1). For $t \in \mathbb{N}$, consider an adult sampled in the population at generation t with genetic effect G_t and trait Z_t . Likewise consider an

offspring sampled independently in the population at the end of generation t after birth and let G'_t denote its genetic effect. Individuals are assumed to be homozygous or haploid and to transmit their genetic effects to their offsprings but not their environmental effects. Thus for $g_t \in \mathbb{R}$, the probability density of genetic effects after birth satisfies:

$$\begin{aligned} p(G'_t = g_t) &= \frac{\int_{\mathbb{R}} F(z_t) p(Z_t = z_t, G_t = g_t) dz_t}{\int_{\mathbb{R}} \int_{\mathbb{R}} F(z_t) p(Z_t = z_t, G_t = g_t) dz_t dg_t}, \\ &= \frac{w(g_t) p(G_t = g_t)}{\int_{\mathbb{R}} w(g_t) p(G_t = g_t) dg_t}, \end{aligned} \quad (2)$$

where $w(g_t) = \int_{\mathbb{R}} F(z_t) p(Z_t = z_t | G_t = g_t) dz_t$ and $p(Z_t = z_t | G_t = g_t)$ denotes the distribution of Z_t given $G_t = g_t$.

For $g_{t+1} \in \mathbb{R}$, the distribution of genetic effects after mutation writes:

$$p(G_{t+1}^* = g_{t+1}) = \int_{\mathbb{R}} p(G_{t+1}^* = g_{t+1} | G'_t = g_t) p(G'_t = g_t) dg_t,$$

where G_{t+1}^* is the genetic effect after mutation of the sampled offspring and $G_{t+1}^* | G'_t = g_t \sim \mathcal{N}(g_t, \sigma_M^2)$. The distribution of genetic effects does not change during growth.

It is shown in Appendix A that if the initial distribution of genetic effects in the adult population is normal:

$$G_0 \sim \mathcal{N}(\mu_{G0}, \sigma_{G0}^2),$$

then the distribution of genetic effects among adults remains normal:

$$\forall t \in \mathbb{N}, G_{t+1} \sim \mathcal{N}(\mu_{G(t+1)}, \sigma_{G(t+1)}^2), \quad (3)$$

where $\mu_{G(t+1)}$ and $\sigma_{G(t+1)}^2$ satisfy the following recursions:

$$\mu_{G(t+1)} = \frac{\tau_{Gt}^2 \mu_{Gt} + \tau_{St}^2 (\mu_F - E_t)}{\tau_{Gt}^2 + \tau_{St}^2}, \quad (4)$$

$$\tau_{G(t+1)}^2 = \frac{(\tau_{Gt}^2 + \tau_{St}^2) \tau_M^2}{\tau_{Gt}^2 + \tau_{St}^2 + \tau_M^2}, \quad (5)$$

where $\tau_{Gt}^2 = \sigma_{Gt}^{-2}$, $\tau_M^2 = \sigma_M^{-2}$, $\tau_{St} = \frac{\tau_{EIt} \tau_F}{\sqrt{\tau_{EIt}^2 + \tau_F^2}}$ is overall selection efficiency and $\tau_{EIt}^2 = \sigma_{EIt}^{-2}$. Overall selection efficiency increases with selection strength

τ_F and decreases with environmental variance σ_{EIt}^2 . Genetic variance $\sigma_{G(t+1)}^2$ decreases with selection efficiency τ_{St} and increases with mutation variance σ_M^2 . In the recursions above, it is assumed that $\tau_{G0} > 0$ and $\tau_M > 0$, so that the ratios are well defined. However we allow τ_F to be equal to 0, which corresponds to the case when evolution is neutral.

3. Bayesian inference

3.1. Observations

We studied how to estimate model parameters from phenotypic observations. For $t \in \{0, \dots, T\}$, $K_t > 1$ adults are sampled independently in the population at generation t and their trait is measured (Fig. 1). Measurement errors are not confounded with local environmental effects since they do not affect trait values and do not interact with selection. However it is difficult to distinguish them from genetic and environmental effects without replicating measurements on some individuals. Thus measurement errors are here neglected.

For $t \in \{0, \dots, T\}$ and $k \in \{1, \dots, K_t\}$, the observation Z_{tk} for generation t and individual k follows a normal distribution:

$$Z_{tk} \sim \mathcal{N}(\mu_{Zt}, \sigma_{Zt}^2),$$

where the expressions for μ_{Zt} and σ_{Zt}^2 result from (1), (4) and (5).

3.2. Prior distribution

A possible joint prior distribution of model parameters is composed of the following independent distributions. Vague normal prior distributions are placed on the fittest phenotype value and the initial genetic mean:

$$\mu_F \sim \mathcal{N}(\alpha_F, \beta_F^2), \quad \mu_{G0} \sim \mathcal{N}(\alpha_G, \beta_G^2),$$

where the parameters of these distributions are known constants.

A vague half-normal prior distribution is placed on mutation standard deviation (Gelman, 2006):

$$\sigma_M \sim \mathcal{N}^+(0, \gamma_M^2),$$

where γ_M is a known constant and $\mathcal{N}^+(\mu, \sigma^2)$ is a normal distribution restricted to positive values with parameters μ and σ .

A vague half-normal prior distribution is placed on selection strength:

$$\tau_F \sim \mathcal{N}^+(0, \gamma_F^2),$$

where γ_F is a known constant. This prior places a substantial mass on low values. Thus a large τ_F estimate in an analysis will be due to the data rather than the prior.

A hierarchical distribution is placed on global environmental effects (Robert, 2007):

$$E_t \sim \mathcal{N}(0, \sigma_E^2), t = 0, \dots, T, \quad \sigma_E \sim \mathcal{N}^+(0, \gamma_E^2),$$

where γ_E is a known constant. Such a hierarchical distribution shrinks estimates toward a common value.

A hierarchical log-normal distribution is placed on the standard deviations of local environmental effects:

$$\begin{aligned} \ln(\sigma_{EIt}) &\sim \mathcal{N}(\ln(\theta_{EI}), \gamma_{EI}^2), t = 0, \dots, T, \\ \theta_{EI} &\sim \mathcal{N}^+(0, \rho_{EI}^2), \quad \gamma_{EI} \sim \mathcal{N}^+(0, \eta_{EI}^2), \end{aligned}$$

where ρ_{EI} and η_{EI} are known constants and θ_{EI} is the median of the distribution of σ_{EIt} .

A vague half-normal prior distribution is placed on the initial genetic standard deviation:

$$\sigma_{G0} \sim \mathcal{N}^+(0, \gamma_G^2), \tag{6}$$

where γ_G is a known constant. However as only the phenotypic variances are observed, genetic and environmental variances may be difficult to separate in some applications. Alternatively the initial genetic standard deviation may be assumed to be approximately proportional to the local environmental standard deviation to facilitate its estimation:

$$\sigma_{G0} \sim \mathcal{N}^+(\lambda \theta_{EI}, \gamma_G^2), \tag{7}$$

where λ is a known constant and γ_G is a known constant with a moderate value. For example when λ is fixed to one, the initial genetic standard deviation and environmental ones are assumed to have similar orders of magnitude.

3.3. Posterior distribution

Bayesian methods update the prior distribution of parameters into a posterior distribution. The latter is equal to (Marin and Robert, 2007; Robert, 2007; Albert et al., 2015):

$$p(\phi | y) = \frac{p(\phi) p(y | \phi)}{p(y)},$$

where ϕ denotes the vector of model parameters, y the vector of observations, $p(\phi)$ the prior distribution of ϕ , $p(y | \phi)$ the likelihood and $p(y)$ the marginal distribution of y . This posterior distribution cannot be calculated explicitly for our model but it can be estimated using Markov Chain and Monte Carlo (MCMC) methods. Such methods simulate values of ϕ according to a Markov chain that converges in distribution to $p(\phi | y)$ (Robert, 2007). Details on our implementation of MCMC methods are given in Appendix B.

4. Inference on selection in heterogeneous environments

The model of Section 2 can be extended to take account of several locations holding several populations. In this case, it is of interest to study if locations exert different selective pressures, that could lead to the evolution of local adaptations (Kawecki and Ebert, 2004; Débarre et al., 2013; David et al., 2017).

Locations are indexed by $i \in \{1, \dots, I\}$. Populations are assumed to be nested within locations and are indexed by (i, j) , $j \in \{1, \dots, J_i\}$. Selection parameters are assumed to depend on the location, so that they write μ_{Fi} and τ_{Fi} . Thus the populations of a given location are assumed to undergo the same selective pressures. Genetic means (respectively genetic inverse variances, inverse variances of local environmental effects) are assumed to depend on the population, so that they write μ_{Gijt} (respectively τ_{Gijt}^2 , τ_{EIijt}^2). Global environmental effects are divided into effects E_{it} that are common to all the populations of a location and effects EP_{ijt} that are peculiar to populations. Finally, σ_M is assumed to be the same whatever the location and the population.

For $i \in \{1, \dots, I\}$, $j \in \{1, \dots, J_i\}$, $t \in \{0, \dots, T_{ij}\}$, $k \in \{1, \dots, K_{ijt}\}$, the observation Z_{ijtk} for population (i, j) , generation t and individual k is modelled as:

$$Z_{ijtk} \sim \mathcal{N}(\mu_{Zijt}, \sigma_{Zijt}^2),$$

where:

$$\begin{aligned}
\mu_{Zijt} &= \mu_{Gijt} + E_{it} + EP_{ijt}, \\
\sigma_{Zijt}^2 &= \sigma_{Gijt}^2 + \sigma_{EIijt}^2, \\
\mu_{Gij(t+1)} &= \frac{\tau_{Gijt}^2 \mu_{Gijt} + \tau_{Sijt}^2 (\mu_{Fi} - E_{it} - EP_{ijt})}{\tau_{Gijt}^2 + \tau_{Sijt}^2}, \\
\tau_{Gij(t+1)}^2 &= \frac{(\tau_{Gijt}^2 + \tau_{Sijt}^2) \tau_M^2}{\tau_{Gijt}^2 + \tau_{Sijt}^2 + \tau_M^2}, \\
\tau_{Sijt}^2 &= \frac{\tau_{EIijt}^2 \tau_{Fi}^2}{\tau_{EIijt}^2 + \tau_{Fi}^2}.
\end{aligned}$$

A hierarchical distribution is placed on selection strengths:

$$\tau_{Fi} \sim \mathcal{N}^+(0, (\omega/\tilde{\sigma}_Z)^2), \quad i = 1, \dots, I, \quad \omega \sim \mathcal{N}^+(0, \gamma_\omega^2), \quad (8)$$

where $\tilde{\sigma}_Z$ is a prior value for phenotypic standard deviation. This prior distribution has the advantage of considering ω as an unknown parameter rather than a known constant. Hierarchical distributions are placed on global environmental effects:

$$E_{it} \sim \mathcal{N}(0, \sigma_E^2), \quad i = 1, \dots, I, \quad t = 0, \dots, \max_j(T_{ij}), \quad \sigma_E \sim \mathcal{N}^+(0, \gamma_E^2),$$

where γ_E is a known constant,

$$\begin{aligned}
EP_{ijt} &\sim \mathcal{N}(0, \sigma_{EP}^2), \quad i = 1, \dots, I, \quad j = 1, \dots, J_i, \quad t = 0, \dots, T_{ij}, \\
\sigma_{EP} &\sim \mathcal{N}^+(0, \gamma_{EP}^2),
\end{aligned}$$

where γ_{EP} is a known constant. The medians of σ_{EIijt} are assumed to depend on the location, so that they write θ_{EIi} . The parameter γ_{EI} , involved in the prior of σ_{EIijt} , is assumed to be the same whatever the location. The other prior distributions are similar to those for a single population, for example the prior distributions of optimal phenotypes write:

$$\mu_{Fi} \sim \mathcal{N}(\alpha_F, \beta_F^2), \quad i = 1, \dots, I,$$

where the parameters of these distributions are known constants. An example of set of priors for a set-up with several locations is given in Appendix D.

5. Simulation study

The developed methods were assessed using simulations. Data were simulated for an experimental set-up similar to that of the wheat application (Section 6). There were 5 consecutive generations and 10 locations, with 10 populations per location. At each generation, 20 individuals were sampled in each population and their trait was measured. Spike weight and plant height data were generated using the model of Section 4 (Appendix C). For example for spike weight, the optimal phenotypes were equal to $\mu_{Fi} = 2$, $i = 1, \dots, 10$ and the initial genetic means were equal to:

$$\begin{aligned}\mu_{G_{ij}0} &= 2 - \delta, \quad i = 1, \dots, 10, j = 1, \dots, 5, \\ \mu_{G_{ij}0} &= 2 + \delta, \quad i = 1, \dots, 10, j = 6, \dots, 10.\end{aligned}$$

Data were simulated with different values of δ and selection strengths. The data sets were analyzed using the model of Section 4 with different values of γ_ω (Appendix C). Parameter estimates were consistent with true parameter values except for selection strengths, thus we focus on these parameters.

The analysis of the data simulated without selection ($\tau_{Fi} = 0, i = 1, \dots, 10$) showed that the number of false positives for selection strengths increased as γ_ω increased and as δ decreased. This is presumably because when environmental effects are large and populations have similar initial genetic means (δ small), a neutral evolution and an evolution at a mutation-selection equilibrium both lead to similar patterns, in which population means vary around a common value. On the contrary, when δ is large, neutral and selective evolutions can be distinguished more easily, since population means vary around different values in the neutral case and around values converging to the same equilibrium in the selective case. For spike weight, when $\gamma_\omega = 0.5$ and $\delta = 0.4$, the confidence intervals of selection strengths contained values close to 0 in all locations, thus the analysis did not produce false positives for these parameters (Fig. 2, a).

The analysis of the data simulated with a strong selection (for spike weight, $\tau_{Fi} = 1.5/0.8, i = 1, \dots, 10$) showed that the number of false negatives for selection strengths increased as γ_ω decreased and was not much influenced by δ . For spike weight, when $\gamma_\omega = 0.5$ and $\delta = 0.4$, the estimate of selection strength was significant in 9 locations out of 10 (Fig. 2, b).

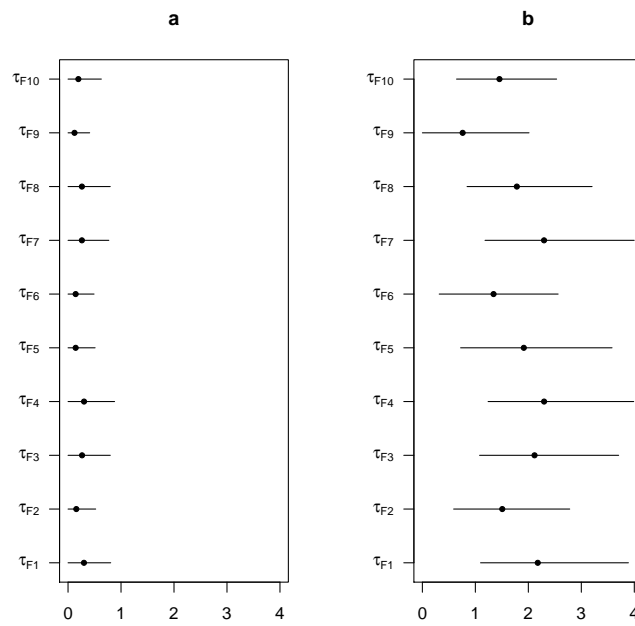


Figure 2: Analysis of simulated data for spike weight. The graphics show estimates (\bullet) and 95% confidence intervals (solid lines) of selection strengths in 10 locations. a: Data simulated without selection ($\tau_{Fi} = 0, i = 1, \dots, 10$). b: Data simulated with a strong selection ($\tau_{Fi} = 1.5/0.8, i = 1, \dots, 10$). Parameter values: $\gamma_{\omega} = 0.5, \delta = 0.4$.

6. Application to wheat data

6.1. Data and analysis

Project. A participatory plant breeding programme on bread wheat was set up in France by farmers and facilitators from the Réseau Semences Paysannes (www.semencespaysannes.org) and researchers from INRA (GQE - le Moulon) to develop heterogeneous populations adapted to the local conditions and to farmers' practices and objectives (Dawson et al., 2011). Some of these populations were exchanged among farmers. They then evolved several years in the same farms in field trials and sometimes underwent farmers' mass selection. Whenever populations were cultivated on-farm, some characters such as plant height, spike length and spike weight were measured on several individuals per population (10 to 50).

Data set. The data used for this analysis was a subset of the data gathered since the beginning of the project in 2006 (Tab. 1). Two variables were analyzed : spike weight and plant height. The populations selected (i) evolved for at least three years in a given farm, (ii) were measured for at least three consecutive years, (iii) had at least 10 observations per year and (iv) were not subjected to mass selection. We studied the selective pressures undergone by these populations grown in different environments and the influence of natural selection on their evolution. In this application, locations were farms, trials were farm x year combinations and on average populations were sown and measured for 3.5 and 4.3 consecutive years for spike weight and plant height respectively.

Analysis. As wheat is an autogamous annual plant, spike weight and plant height data were analysed using the model of Section 4 and the prior distributions given in Appendix D. These distributions assumed that mutation effects were smaller than environmental effects (Lynch, 1988; Houle et al., 1996; Johnson and Barton, 2005) and that the initial genetic standard deviations and environmental ones had similar orders of magnitude ($\lambda = 1$). As suggested by the simulation study (Section 5), the value of γ_ω in (8) was fixed to 0.5 to hinder false positives for selection strengths. The performance of MCMC methods was satisfactory.

6.2. Results

Spike weight. The confidence intervals of selection strengths did not contain values close to 0 in 3 locations out of 12 (Fig. 3, b). However the

Variable	populations	Number of			
		farms	years	trials	observations
Spike weight	106	12	3.5	48	14172
Plant height	86	7	4.3	37	12352

Table 1: Extent of data used in analysis. The number of years corresponds to the mean number of consecutive years a population is sown in a farm, while a trial is defined as a farm x year combination.

significant estimate of selection strength in location 5 could be a false positive since there were only 6 populations observed for 3 years in this location and since 4 populations had similar initial phenotypic means. It was difficult to infer if optimal phenotypes varied between locations since estimates were not precise. Confidence intervals of selection parameters tended to be larger for locations with fewer observations, such as locations 3 and 12.

The confidence intervals of environmental standard deviations did not contain values close to 0 (Fig. 4, a). The estimate of σ_E was larger than that of σ_{EP} . The estimates of θ_{EIi} varied between locations and were larger than that of σ_M . The confidence interval of γ_{EI} was equal to [0.336,0.430] and did not contain values close to 0. Thus the standard deviations of local environmental effects varied between years and populations, in agreement with observed phenotypic standard deviations (Fig. 3, d).

Estimates of population phenotypic means and standard deviations were consistent with observed values (Fig. 3, c and d). Genetic means evolved toward the optimal phenotype value of this location (Cavalli-Sforza and Feldman, 1976; Johnson and Barton, 2005; Zhang and Hill, 2005). In Fig. 3 c, the genetic mean of the population increased between years 3 and 4, because a global environmental effect moved the phenotypic mean below the optimal phenotypic value year 3. Genetic standard deviations evolved toward an equilibrium value (Fig. 3, d), where the effects of mutation and selection counterbalanced each other (Cavalli-Sforza and Feldman, 1976; Johnson and Barton, 2005; Zhang and Hill, 2005).

Plant height. Results for plant height were similar to those of spike weight, but with a few differences (Fig. 4 and 5). All the estimates of selection strengths were not significant. In addition the standard deviation σ_E appeared larger than the other standard deviations and the standard deviations of local environmental effects appeared less variable between locations.

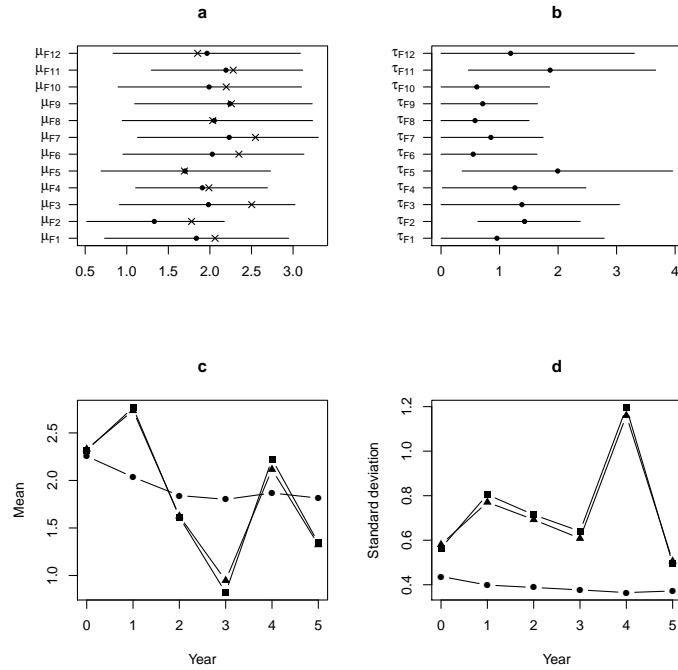


Figure 3: Analysis of spike weight data. a: Observed location means (\times), estimates (\bullet) and 95% confidence intervals (solid lines) of optimal phenotypes in 12 locations; observed location means are equal to $Z_{i\bullet t\bullet}$, where the symbol \bullet denotes averaging over a subscript. b: Estimates (\bullet) and 95% confidence intervals (solid lines) of selection strengths in the same locations. c: Comparison of observed phenotypic means (\blacksquare), estimated phenotypic means (\blacktriangle) and estimated genetic means (\bullet) for a population of location 2; observed phenotypic means are equal to $Z_{ij t\bullet}$, estimated phenotypic (respectively genetic) means are the posterior medians of $\mu_{Z_{ij t}}$ (respectively $\mu_{G_{ij t}}$). d: Comparison of observed phenotypic standard deviations (\blacksquare), estimated phenotypic standard deviations (\blacktriangle) and estimated genetic standard deviations (\bullet) for the same population; observed phenotypic standard deviations are equal to $\sqrt{\sum_k (Z_{ij t k} - Z_{ij t\bullet})^2 / (K_{ij t} - 1)}$, estimated phenotypic (respectively genetic) standard deviations are the posterior medians of $\sigma_{Z_{ij t}}$ (respectively $\sigma_{G_{ij t}}$). Results are in g for optimal phenotypes, means and standard deviations and in g^{-1} for selection strengths.

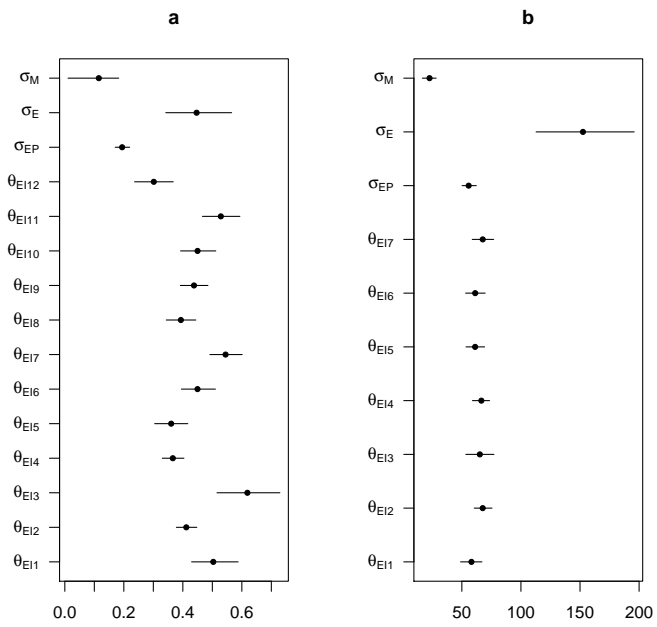


Figure 4: Estimates (●) and 95% confidence intervals (solid lines) of environmental and mutation standard deviations. a: Spike weight (in g). b: Plant height (in mm).

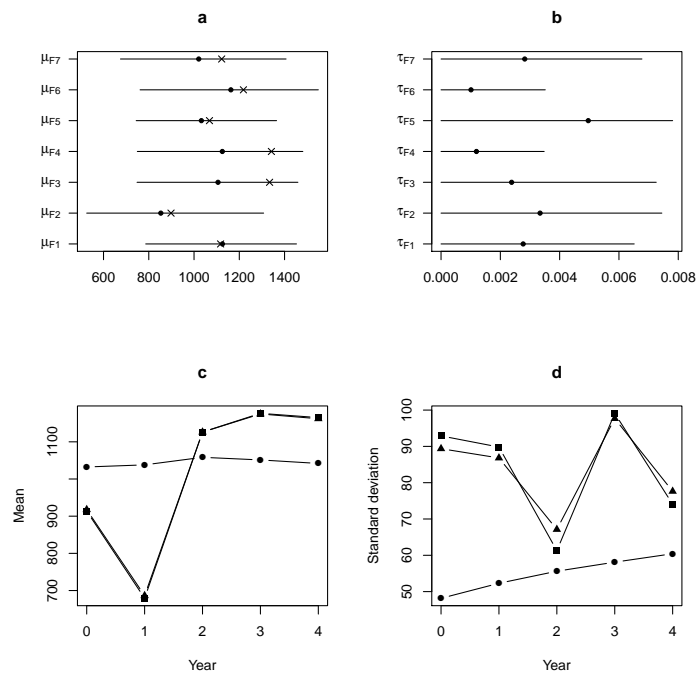


Figure 5: Analysis of plant height data. a: Observed location means (\times), estimates (\bullet) and 95% confidence intervals (solid lines) of optimal phenotypes in 7 locations. b: Estimates (\bullet) and 95% confidence intervals (solid lines) of selection strengths in the same locations. c: Comparison of observed phenotypic means (\blacksquare), estimated phenotypic means (\blacktriangle) and estimated genetic means (\bullet) for a population of location 5. d: Comparison of observed phenotypic standard deviations (\blacksquare), estimated phenotypic standard deviations (\blacktriangle) and estimated genetic standard deviations (\bullet) for the same population. Results are in mm for optimal phenotypes, means and standard deviations and in mm^{-1} for selection strengths. See the legend of Fig. 3 for more information on the displayed quantities.

7. Discussion

Selection. This article develops a quantitative genetics model involving selection. Here fecundity is assumed to have a normal shape so that selection favours an intermediate trait value. This type of selection appears common in nature (Kingsolver et al., 2001) and leads to explicit formulae for the distribution of observations, which simplifies the implementation of statistical methods. We also modelled fecundity using a quadratic function (Débarre et al., 2014). This model could take account of not only stabilizing selection but also directional selection, which favours extreme trait values in one direction, and diversifying selection, which favours extreme trait values. However it assumed that selection was weak and that genetic effects had a normal distribution at each generation. On the contrary, the model with a normal fecundity does not assume that selection is weak and assumes that genetic effects have a normal distribution at the first generation only. This is why we restricted ourselves to a normal fecundity in this article.

Selection on a trait may be real or apparent (Johnson and Barton, 2005; Zhang and Hill, 2005; Barton et al., 2007). Selection is real when fitness differences are caused by the trait of interest and apparent when the trait of interest is neutral but evolves under the effect of the selection acting on correlated traits. Our model is univariate and is not able to distinguish between real or apparent selections. The targets of selection could be better studied by measuring many traits and by developing multivariate models allowing for the correlations between traits (Lande and Arnold, 1983; Troth et al., 2018). However this approach can hardly measure all the traits that are under real selection.

In principle, selection may affect both fecundity and survival. Here it is assumed to affect fecundity only to adapt the model to the available data. As our data were collected on adults, they provide more information on the selective pressures occurring during reproduction than during growth. In addition it is difficult to separate the selective pressures occurring during these phases using a single observation time per generation.

For the sake of simplicity, the significance of estimated selection strengths was here assessed by examining if confidence intervals contained low values. Testing if these parameters vanish formally is difficult because zero is the boundary of the parameter space (Müller et al., 2013; Baey et al., 2019). More work is needed to provide rigorous tests of selection strengths. In the wheat application, estimates of selection strengths were not significant

in most of the locations. This may be because selection was weak in these locations or because it varied between generations (Lande and Shannon, 1996; Troth et al., 2018). It could also come from a lack of power of the analysis to detect selection, since population time series were short and perturbed by large environmental effects. Although selection on height was not detected in our analyses, height could affect fitness since competition for light could favor taller plants (Goldringer et al., 2001; Raquin et al., 2008). The precision of the analysis could be improved by growing more populations, over longer periods, with larger phenotypic differences, by simplifying the model, for example by assuming that some locations have the same selection strength, by developing multivariate models or by including covariates in the model. When the data provide little information on model parameters, the priors used can influence posterior distributions. Thus when population time series are short and environmental effects are large, it is recommended to repeat the analysis with different priors, in particular for ω to limit the occurrence of false positives for selection strengths. Previous estimates of selection strength in natural populations typically satisfy $\tau_F^{-2} < 10 \sigma_{Zt}^2$ (Kingsolver et al., 2001; Johnson and Barton, 2005). Our estimates for the two populations of Fig. 3 and 5 satisfy this condition.

Environmental effects. In our model, environmental effects are decomposed into global and local effects. Global effects vary at the level of populations with standard deviations σ_E and σ_{EP} , while local effects vary at the level of individuals with standard deviation σ_{EIt} . Both effects appear present in the wheat application. The standard deviation of local effects σ_{EIt} is allowed to vary between generations in our model, to take account of environmental stochasticity (Caswell, 2001). In the wheat application, this stochasticity could be due to variations in climatic conditions, soil fertility or farming practices over years.

Local environmental effects are involved in broad sense heritability, defined as $h^2(t) = \sigma_{Gt}^2 / \sigma_{Zt}^2$. Previous estimates of heritability are typically between 0.2 and 0.6 (Johnson and Barton, 2005). Our estimates for the two populations of Fig. 3 and 5 range from 0.10 to 0.69.

Demographic stochasticity. This article considers large populations and neglects demographic stochasticity (or drift), thus the developed methods should be applied to small populations with caution. Populations are not very large in the wheat application, so that demographic stochasticity should be present. However its influence on the estimation of selection parameters should be limited since locations hold several populations. Evaluating the

relative importances of evolutionary forces remains an open issue in evolutionary biology (Wright, 1931; Fisher, 1958; Lande, 1976; Barton et al., 2007). Our model allows to investigate the relative importances of selection and mutation but not those of selection and demographic stochasticity.

Acknowledgements

This work was supported by INRA (project AgriBio4). We are grateful to the INRA MIGALE bioinformatics platform (<http://migale.jouy.inra.fr>) for providing computational resources.

Appendix A. Genetic evolution

We show that the genetic composition of the population evolves according to the same equations as those of the Kalman filter (Del Moral, 2004, 2013). Equations (3), (4) and (5) can then be derived using the recursions known for the Kalman filter. In this appendix, $\mathcal{N}(x, \mu, \sigma^2)$ denotes the density of the normal distribution $\mathcal{N}(\mu, \sigma^2)$ taken at x .

Hidden Markov model

First we define a hidden Markov model (Del Moral, 2004, 2013) (Fig. A.6). The state process $(\mathbb{G}_t)_{t \in \mathbb{N}}$ of this model is defined by:

$$\begin{aligned} \mathbb{G}_0 &= G_0, \\ \forall t \in \mathbb{N}, \mathbb{G}_{t+1} | \mathbb{G}_t &\sim \mathcal{N}(\mathbb{G}_t, \tau_M^{-2}). \end{aligned}$$

The observation process $(\mathbb{X}_t)_{t \in \mathbb{N}}$ of the model is defined by:

$$\begin{aligned} \forall t \in \mathbb{N}, \mathbb{Z}_t | \mathbb{G}_t &\sim \mathcal{N}(\mathbb{G}_t + E_t, \tau_{E|t}^{-2}), \\ \mathbb{X}_t | \mathbb{Z}_t &\sim \mathcal{N}(\mathbb{Z}_t, \tau_F^{-2}), \end{aligned}$$

so that:

$$\mathbb{X}_t | \mathbb{G}_t \sim \mathcal{N}(\mathbb{G}_t + E_t, \tau_{St}^{-2}).$$

The variables \mathbb{G}_0 , $(\mathbb{G}_{t+1} - \mathbb{G}_t)_{t \in \mathbb{N}}$ and $(\mathbb{X}_t - \mathbb{G}_t - E_t)_{t \in \mathbb{N}}$ are assumed to be independent.

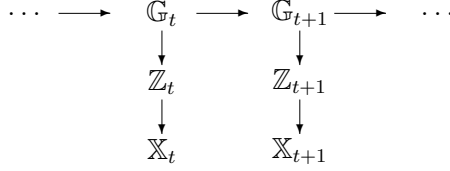


Figure A.6: Graph of a hidden Markov model with latent variables $(\mathbb{G}_t)_{t \in \mathbb{N}}$ and observed variables $(\mathbb{X}_t)_{t \in \mathbb{N}}$.

Kalman filter

The Kalman filter aims at inferring the latent variables $(\mathbb{G}_t)_{t \in \mathbb{N}}$ given observations for the variables $(\mathbb{X}_t)_{t \in \mathbb{N}}$ (Del Moral, 2004, 2013). It is based on the distributions $\forall t \in \mathbb{N}$, $p(\mathbb{G}_t | \mathbb{X}_{0:t})$ and $p(\mathbb{G}_{t+1} | \mathbb{X}_{0:t})$, where $\mathbb{X}_{0:t} = (\mathbb{X}_0, \dots, \mathbb{X}_t)$, called respectively the optimal filters and the one-step predictors.

We show by induction that the selection step amounts to an optimal filter:

$$\forall t \in \mathbb{N}, p(G'_t = g_t) = p(\mathbb{G}_t = g_t | \mathbb{X}_{0:t} = (\mu_F, \dots, \mu_F))$$

and that the mutation step amounts to a one-step predictor:

$$\forall t \in \mathbb{N}, p(G_t = g_t) = p(\mathbb{G}_t = g_t | \mathbb{X}_{0:(t-1)} = (\mu_F, \dots, \mu_F)), \quad (\text{A.1})$$

with the convention that for $t = 0$, $p(\mathbb{G}_t = g_t | \mathbb{X}_{0:(t-1)} = (\mu_F, \dots, \mu_F)) = p(\mathbb{G}_0 = g_0)$. Equation (A.1) is satisfied year 0. For $t \in \mathbb{N}$, we assume that:

$$p(G_t = g_t) = p(\mathbb{G}_t = g_t | \mathbb{X}_{0:(t-1)} = (\mu_F, \dots, \mu_F))$$

and show that:

$$\begin{aligned}
p(G'_t = g_t) &= p(\mathbb{G}_t = g_t | \mathbb{X}_{0:t} = (\mu_F, \dots, \mu_F)), \\
p(G_{t+1} = g_{t+1}) &= p(\mathbb{G}_{t+1} = g_{t+1} | \mathbb{X}_{0:t} = (\mu_F, \dots, \mu_F)).
\end{aligned}$$

Selection

From (2), $p(G'_t = g_t)$ writes:

$$p(G'_t = g_t) = \frac{w(g_t) p(G_t = g_t)}{\int_{\mathbb{R}} w(g_t) p(G_t = g_t) dg_t}.$$

We have:

$$\begin{aligned}
w(g_t) &= \int_{\mathbb{R}} F(z_t) p(Z_t = z_t | G_t = g_t) dz_t \\
&\propto \int_{\mathbb{R}} \mathcal{N}(z_t, \mu_F, \tau_F^{-2}) \mathcal{N}(z_t, g_t + E_t, \sigma_{EIt}^2) dz_t \\
&\propto \int_{\mathbb{R}} \mathcal{N}(\mu_F, z_t, \tau_F^{-2}) \mathcal{N}(z_t, g_t + E_t, \sigma_{EIt}^2) dz_t \\
&\propto \int_{\mathbb{R}} p(\mathbb{X}_t = \mu_F | Z_t = z_t) p(Z_t = z_t | \mathbb{G}_t = g_t) dz_t \\
&\propto \int_{\mathbb{R}} p(\mathbb{X}_t = \mu_F | Z_t = z_t, \mathbb{G}_t = g_t) p(Z_t = z_t | \mathbb{G}_t = g_t) dz_t \\
&\propto p(\mathbb{X}_t = \mu_F | \mathbb{G}_t = g_t).
\end{aligned}$$

Thus we obtain:

$$\begin{aligned}
p(G'_t = g_t) &\propto p(\mathbb{X}_t = \mu_F | \mathbb{G}_t = g_t) p(\mathbb{G}_t = g_t | \mathbb{X}_{0:(t-1)} = (\mu_F, \dots, \mu_F)) \\
&\propto p(\mathbb{X}_t = \mu_F | \mathbb{G}_t = g_t, \mathbb{X}_{0:(t-1)} = (\mu_F, \dots, \mu_F)) \times \\
&\quad p(\mathbb{G}_t = g_t | \mathbb{X}_{0:(t-1)} = (\mu_F, \dots, \mu_F)) \\
&\propto p(\mathbb{G}_t = g_t | \mathbb{X}_{0:t} = (\mu_F, \dots, \mu_F)).
\end{aligned}$$

Since the integrals of $p(G'_t = g_t)$ and $p(\mathbb{G}_t = g_t | \mathbb{X}_{0:t} = (\mu_F, \dots, \mu_F))$ with respect to g_t are both equal to 1, we obtain:

$$p(G'_t = g_t) = p(\mathbb{G}_t = g_t | \mathbb{X}_{0:t} = (\mu_F, \dots, \mu_F)).$$

Mutation

The distribution of genetic effects among adults writes:

$$\begin{aligned}
p(G_{t+1} = g_{t+1}) &= \int_{\mathbb{R}} p(G_{t+1} = g_{t+1} | G'_t = g_t) p(G'_t = g_t) dg_t \\
&= \int_{\mathbb{R}} p(\mathbb{G}_{t+1} = g_{t+1} | \mathbb{G}_t = g_t) p(\mathbb{G}_t = g_t | \mathbb{X}_{0:t} = (\mu_F, \dots, \mu_F)) dg_t \\
&= \int_{\mathbb{R}} p(\mathbb{G}_{t+1} = g_{t+1} | \mathbb{G}_t = g_t, \mathbb{X}_{0:t} = (\mu_F, \dots, \mu_F)) \times \\
&\quad p(\mathbb{G}_t = g_t | \mathbb{X}_{0:t} = (\mu_F, \dots, \mu_F)) dg_t \\
&= p(\mathbb{G}_{t+1} = g_{t+1} | \mathbb{X}_{0:t} = (\mu_F, \dots, \mu_F)).
\end{aligned}$$

Thus for all $t \in \mathbb{N}$:

$$\begin{aligned}
p(G'_t = g_t) &= p(\mathbb{G}_t = g_t | \mathbb{X}_{0:t} = (\mu_F, \dots, \mu_F)), \\
p(G_t = g_t) &= p(\mathbb{G}_t = g_t | \mathbb{X}_{0:(t-1)} = (\mu_F, \dots, \mu_F)).
\end{aligned}$$

Appendix B. MCMC

MCMC methods were implemented using the R package `rjags` (Plummer, 2016). Two MCMC chains were run independently for 50 000 iterations, after a burn-in of 1000 iterations, with a thinning interval of 5, so that 10 000 samples were available for inference for each chain. Convergence of MCMC chains was studied using the Gelman-Rubin test (Gelman and Rubin, 1992). Highest Posterior Density intervals were constructed with the R package `coda` (Plummer et al., 2006).

Appendix C. Simulation study

Data simulation

Spike weight data were simulated using the model of Section 4 and the following parameter values:

$$\begin{aligned}\mu_{Fi} &= 2, \theta_{Ei} = 0.4, i = 1, \dots, 10, \\ \sigma_M &= 0.1 \times 0.8, \sigma_E = 0.45, \sigma_{EP} = 0.2, \gamma_{EI} = 0.3, \\ \mu_{Gij0} &= 2 - \delta, \sigma_{Gij0} = 0.4 - 0.1, i = 1, \dots, 10, j = 1, \dots, 5, \\ \mu_{Gij0} &= 2 + \delta, \sigma_{Gij0} = 0.4 + 0.1, i = 1, \dots, 10, j = 6, \dots, 10.\end{aligned}$$

Several data sets were simulated using different values of δ , $\tau_{Fi} = 0$ or $\tau_{Fi} = 1.5/0.8$, $i = 1, \dots, 10$.

Statistical analysis

The simulated data were analysed using the model of Section 4. The analysis was repeated using different values of γ_ω . The other prior distributions were the same as in Appendix D with $\tilde{\mu}_Z = 2$ and $\tilde{\sigma}_Z = 0.8$. Most prior distributions were vague and consistent with the parameters values used to simulate the data.

Appendix D. Analysis of wheat data

Spike weight and plant height data were analyzed using the following prior distributions:

$$\begin{aligned}\mu_{Fi} &\sim \mathcal{N}(\tilde{\mu}_Z, (0.75 \tilde{\sigma}_Z)^2), \tau_{Fi} \sim \mathcal{N}^+(0, (\omega/\tilde{\sigma}_Z)^2), \\ \omega &\sim \mathcal{N}^+(0, (0.5)^2), \sigma_M \sim \mathcal{N}^+(0, (\tilde{\sigma}_Z/10)^2), \\ \sigma_E &\sim \mathcal{N}^+(0, (\tilde{\sigma}_Z/2)^2), \sigma_{EP} \sim \mathcal{N}^+(0, (\tilde{\sigma}_Z/2)^2), \\ \theta_{EIi} &\sim \mathcal{N}^+(0, (\tilde{\sigma}_Z/2)^2), \gamma_{EI} \sim \mathcal{N}^+(0, 0.3^2), \\ \mu_{Gij0} &\sim \mathcal{N}(\tilde{\mu}_Z, \tilde{\sigma}_Z^2), \sigma_{Gij0} \sim \mathcal{N}^+(\theta_{EIi}, (\tilde{\sigma}_Z/10)^2),\end{aligned}$$

where $i = 1, \dots, I$, $j = 1, \dots, J_i$, $\tilde{\mu}_Z$ (respectively $\tilde{\sigma}_Z$) was a prior value for phenotypic mean (respectively standard deviation). These quantities were equal to $\tilde{\mu}_Z = 2$ (respectively $\tilde{\mu}_Z = 1100$) and $\tilde{\sigma}_Z = 0.8$ (respectively $\tilde{\sigma}_Z = 250$) for spike weight (respectively plant height).

References

- Albert, I., Ancelet, S., David, O., Denis, J.B., Makowski, D., Parent, E., Rau, A., Soubeyrand, S., 2015. Initiation à la statistique bayésienne - Bases théoriques et applications en alimentation, environnement, épidémiologie et génétique. Références sciences, Ellipses, Paris.
- Baey, C., Cournède, P.H., Kuhn, E., 2019. Asymptotic distribution of likelihood ratio test statistics for variance components in nonlinear mixed effects models. *Computational Statistics & Data Analysis* .
- Barton, N., Etheridge, A., Véber, A., 2017. The infinitesimal model: Definition, derivation, and implications. *Theoretical Population Biology* 118, 50 – 73. doi:<https://doi.org/10.1016/j.tpb.2017.06.001>.
- Barton, N.H., Briggs, D.E.G., Eisen, J.A., Goldstein, D.B., Patel, N.H., 2007. *Evolution*. Cold Spring Harbor Laboratory Press, NY.
- Caswell, H., 2001. *Matrix Population Models*. Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland (USA).
- Cavalli-Sforza, L.L., Feldman, M.W., 1976. Evolution of continuous variation: Direct approach through joint distribution of genotypes and phenotypes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 73, 1689–1692.

- Ceccarelli, S., Grando, S., Bailey, E., Amri, A., El-Felah, M., Nassif, F., Rezgoui, S., Yahyaoui, A., 2001. Farmer participation in barley breeding in syria, morocco and tunisia. *Euphytica* 122, 521–536.
- David, O., Lannou, C., Monod, H., Papaix, J., Traore, D., 2017. Adaptive diversification in heterogeneous environments. *Theoretical population biology* 114, 1–9.
- Dawson, J.C., Rivière, P., Berthelot, J.F., Mercier, F., Kochko, P.d., Galic, N., Pin, S., Serpolay, E., Thomas, M., Giuliano, S., Goldringer, I., 2011. Collaborative plant breeding for organic agricultural systems in developed countries. *Sustainability* 3, 1206–1223. doi:10.3390/su3081206.
- Débarre, F., Nuismer, S.L., Doebeli, M., 2014. Multidimensional (co)evolutionary stability. *Am Nat* 184, 158–171. doi:10.1086/677137.
- Débarre, F., Ronce, O., Gandon, S., 2013. Quantifying the effects of migration and mutation on adaptation and demography in spatially heterogeneous environments. *J Evol Biol* 26, 1185–1202. doi:10.1111/jeb.12132.
- Del Moral, P., 2004. Feynman-Kac Formulae. Genealogical and Interacting Particle Systems with Applications. New York: Springer.
- Del Moral, P., 2013. Mean field simulation for Monte Carlo integration. CRC Press.
- Dobzhansky, T., 1973. Nothing in biology makes sense except in the light of evolution. *The american biology teacher* 35, 125–129.
- Enjalbert, J., Dawson, J.C., Paillard, S., Rhoné, B., Rousselle, Y., Thomas, M., Goldringer, I., 2011. Dynamic management of crop diversity: From an experimental approach to on-farm conservation. *C R Biol* 334, 458–468. doi:10.1016/j.crv.2011.03.005.
- Fabre, F., Rousseau, E., Mailleret, L., Moury, B., 2015. Epidemiological and evolutionary management of plant resistance: optimizing the deployment of cultivar mixtures in time and space in agricultural landscapes. *Evolutionary Applications* 8, 919–932.
- Fisher, R.A., 1958. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Dover Publications, New York.

- Garnault, M., Duplaix, C., Leroux, P., Couleaud, G., Carpentier, F., David, O., Walker, A.S., 2019. Spatiotemporal dynamics of fungicide resistance in the wheat pathogen *Zymoseptoria Tritici* in France. *Pest Management Science* .
- Gautier, M., Flori, L., Riebler, A., Jaffrézic, F., Laloé, D., Gut, I., Moazami-Goudarzi, K., Foulley, J.L., 2009. A whole genome Bayesian scan for adaptive genetic divergence in West African cattle. *BMC genomics* 10, 550.
- Gelman, A., 2006. Prior distributions for variance parameters in hierarchical models (comment on article by browne and draper). *Bayesian analysis* 1, 515–534.
- Gelman, A., Rubin, D.B., 1992. Inference from iterative simulation using multiple sequences. *Statistical science* , 457–472.
- Gillespie, J.H., 1998. *Population genetics: a concise guide*. JHU Press.
- Goldringer, I., Enjalbert, J., Raquin, A.L., Brabant, P., 2001. Strong selection in wheat populations during ten generations of dynamic management. *Genetics selection evolution* 33 SUP1, S441–S463.
- Grant, P.R., Grant, B.R., 1995. Predicting microevolutionary responses to directional selection on heritable variation. *Evolution* 49, 241–251.
- Houle, D., Morikawa, B., Lynch, M., 1996. Comparing mutational variabilities. *Genetics* 143, 1467–1483.
- Johnson, T., Barton, N., 2005. Theoretical models of selection and mutation on quantitative traits. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 360, 1411–1425. doi:10.1098/rstb.2005.1667.
- Kawecki, T.J., Ebert, D., 2004. Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters* 7, 1225–1241. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00684.x.
- Kingsolver, J.G., Hoekstra, H.E., Hoekstra, J.M., Berrigan, D., Vignieri, S.N., Hill, C.E., Hoang, A., Gibert, P., Beerli, P., 2001. The strength of phenotypic selection in natural populations. *The American Naturalist* 157, 245–261.

- Kocher, T.D., 2004. Adaptive evolution and explosive speciation: the cichlid fish model. *Nature Reviews Genetics* 5, 288–298.
- Lande, R., 1976. Natural selection and random genetic drift in phenotypic evolution. *Evolution* 30, 314–334.
- Lande, R., Arnold, S.J., 1983. The measurement of selection on correlated characters. *Evolution* 37, 1210–1226.
- Lande, R., Porcher, E., 2015. Maintenance of quantitative genetic variance under partial self-fertilization, with implications for evolution of selfing. *Genetics* 200, 891–906.
- Lande, R., Shannon, S., 1996. The role of genetic variation in adaptation and population persistence in a changing environment. *Evolution* 50, 434–437.
- Lefevre, T., Raymond, M., Thomas, F., 2016. *Biologie évolutive*. De Boeck Supérieur.
- Lynch, M., 1988. The rate of polygenic mutation. *Genetical Research* 51, 137–148. doi:10.1017/S0016672300024150.
- Marin, J.M., Robert, C., 2007. *Bayesian core: a practical approach to computational Bayesian statistics*. Springer Science & Business Media.
- McGuigan, K., 2006. Studying phenotypic evolution using multivariate quantitative genetics. *Molecular ecology* 15, 883–896.
- Müller, S., Scealy, J.L., Welsh, A.H., et al., 2013. Model selection in linear mixed models. *Statistical Science* 28, 135–167.
- Pariaud, B., Ravigné, V., Halkett, F., Goyeau, H., Carlier, J., Lannou, C., 2009. Aggressiveness and its role in the adaptation of plant pathogens. *Plant Pathology* 58, 409–424.
- Plummer, M., 2016. *rjags: Bayesian Graphical Models using MCMC*. URL: <http://CRAN.R-project.org/package=rjags>. r package version 4-6.
- Plummer, M., Best, N., Cowles, K., Vines, K., 2006. Coda: Convergence diagnosis and output analysis for mcmc. *R News* 6, 7–11. URL: <https://journal.r-project.org/archive/>.

- Raquin, Brabant, P., Rhoné, B., Balfourier, F., Leroy, P., Goldringer, I., 2008. Soft selective sweep near a gene that increases plant height in wheat. *Molecular Ecology* 17, 741–756.
- REX Consortium, 2013. Heterogeneity of selection and the evolution of resistance. *Trends in Ecology & Evolution* 28, 110–118. doi:<http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2012.09.001>.
- Rhoné, B., Remoue, C., Galic, N., Goldringer, I., Bonnin, I., 2008. Insight into the genetic bases of climatic adaptation in experimentally evolving wheat populations. *Molecular Ecology* 17, 930–943.
- Robert, C., 2007. *The Bayesian choice: from decision-theoretic foundations to computational implementation*. Springer Science & Business Media.
- Ropars, J., de La Vega, R.R., López-Villavicencio, M., Gouzy, J., Dupont, J., Swennen, D., Dumas, E., Giraud, T., Branca, A., 2016. Diversity and mechanisms of genomic adaptation in penicillium, in: DeVries, R.G., Andersen, M.R. (Eds.), *Aspergillus and Penicillium in the Post-Genomic Era*, pp. 27–42.
- Sperling, L., Ashby, J.A., Smith, M.E., Weltzien, E., McGuire, S., 2001. A framework for analyzing participatory plant breeding approaches and results. *Euphytica* 122, 439–450.
- Suneson, C.A., 1956. An evolutionary plant breeding method. *Agronomy Journal* 48, 188–191.
- Troth, A., Puzey, J.R., Kim, R.S., Willis, J.H., Kelly, J.K., 2018. Selective trade-offs maintain alleles underpinning complex trait variation in plants. *Science* 361, 475–478.
- Wright, S., 1931. Evolution in mendelian populations. *Genetics* 16, 97.
- Zhang, X.S., Hill, W.G., 2005. Genetic variability under mutation selection balance. *Trends in Ecology & Evolution* 20, 468–470.

D Résultats du projet EcoAgri



Goldringer I(1), Pin S(1); Galic N(1); Locqueville J(1); van Frank G(1); Forst E(1); Garnault M(1); Bouvier d'Yvoire C(1); Rivière P(1,2); Bailly J(2); Baltassat R(2); Dalmasso C(2); Hyacinthe A(2); Berthelot JF(2); Caizergue F(2); Lacanette J(2); de Kochko P(2); Gascuel JS(2); Mercier F(2); Ronot B(2); Vindras C(3)

- (1) GQE - Le Moulon; INRA, Univ Paris-Sud, CNRS, AgroParisTech; 91190 Gif sur Yvette, France
 (2) Réseau Semences Paysannes, 3 avenue de la gare, 47190 Aiguillon, France
 (3) ITAB, Ferme Expérimentale 2485 Route des Pécolets, F-26800 Etoile-sur-Rhône, France

Introduction

La sélection participative (SP) est basée sur la décentralisation de la sélection dans les champs des paysans et sur leur implication dans les prises de décision lors de toutes les étapes du schéma de sélection. La SP permet le développement de variétés qui peuvent être finement adaptées aux conditions pédo-climatiques locales, aux pratiques agronomiques, aux modes de transformations des produits. Le plus souvent dans les programmes de SP, les variétés développées sont des variétés-populations, c'est à dire génétiquement hétérogènes, et sont dérivées d'un ou plusieurs croisements, ou d'un mélange de populations issues de croisements et / ou de variétés de pays, où la diversité a été maintenue à un certain niveau du fait des pratiques de sélection par les paysans.

Une telle approche a été appliquée sur le blé tendre en France depuis 2006 dans un partenariat entre l'INRA (GQE -Le Moulon) et des organisations paysannes regroupées au sein du Réseau Semences Paysannes (RSP) (Dawson et al 2011; Rivière et al 2014). Ce programme est co-construit par un collectif regroupant des paysans, des amateurs, des techniciens et des chercheurs. Des outils (base de données, fiches de suivi, ...) et des méthodes (statistiques, organisationnelles, ...) ont été développées pour aider à la création de nouvelles variétés-populations (Rivière et al. 2015). C'est le réseau d'acteurs, l'organisation sociale, qui est au cœur du développement de ces nouvelles variétés. Ici, nous présentons les résultats préliminaires d'une évaluation agronomique de deux ans et nutritionnelle des premières variétés-populations issues de ce programme de SP.

Matériel et Méthodes

La diversité évaluée :

- Dix variétés-populations développées au sein du programme de SP = **10 variétés SP** proposées par 5 paysans dans le projet, qui correspondent à un large éventail de types de variétés-populations: 1 variété de pays cultivée et sélectionnée dans la ferme depuis plusieurs années, 1 sélection massale dans une variété de pays, 1 population non fixée issue d'un croisement, 3 mélanges de plusieurs variétés de pays, 2 mélanges de plusieurs (jusqu'à 20) populations issues de croisements simples, 2 mélanges de variétés pays et de populations issues de croisements simples.
- **Deux variétés commerciales**, Renan et Hendrix, parmi les plus utilisées en agriculture biologique en France.



Renan au milieu de variétés populations



Japhabelle, population issue d'une sélection massale dans plusieurs populations issues de croisements

Dispositifs des essais :

- Évaluation pendant **deux années** (2013-2014 et 2014-2015) dans **six fermes** impliquées dans le projet de SP (voir carte ci contre).
- Essais = deux blocs complets randomisés // les pratiques sont en bio mais dépendent des lieux // la fertilité et la qualité du sol varient beaucoup entre les fermes // les conditions pédo-climatiques sont également très contrastées.



Population dynamique 2 issue d'un mélange de cinq variétés



Évaluation de populations en cours de sélection à la ferme

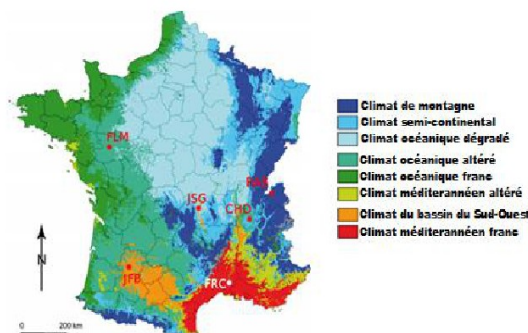
Mesures :

Agronomiques :

- Rendement en grains, Poids de mille grains (PMG), taux de protéine ont été mesuré au niveau de la micro-parcelle.
- Hauteur, distance entre la feuille drapeau et la base de l'épi (DFDBE), poids de l'épi et morphologie des épis ont été mesurés sur des plantes individuelles (25 p plantes par micro-parcelle).
- Les données ont été analysées avec une analyse statistique (AMMI) qui explique les observations par un effet de la *population*, de la *ferme* et de l'*année*, du *bloc* au sein d'une ferme, et toutes les interactions doubles entre *population*, *ferme* et *année*.

Nutritionnelles :

- Fibres : pentosanes - Acide férullique
- Luténine - Minéraux : Ca, Mg, Cu, Zn, K, Se
- Les données ont été analysées par une analyse multivariée descriptive
- Les minéraux indiquent la densité nutritionnelle des grains et certains pourraient être précurseurs d'arômes. La luténine, principal caroténoïde du blé limite la production d'héxanal, composé aromatique « désagréable », et présente un intérêt santé en jouant le rôle d'antioxydant. Enfin les pentosanes, sont des fibres soupçonnées jouer un rôle dans l'aptitude à la panification des variétés.



Les différentes fermes participant aux expérimentations



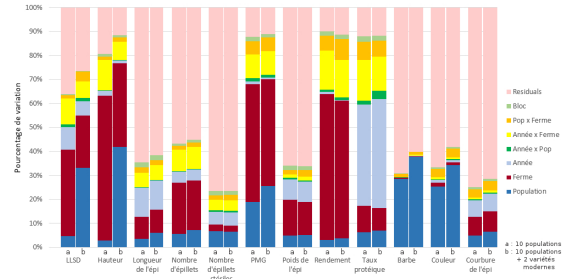
Résultats et Discussion

Résultats agronomiques

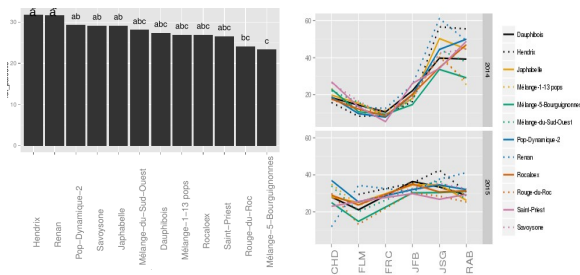
Dans le modèle statistique (AMMI), les effets varient fortement selon les variables considérées :

- **Population** : effet important pour le PMG, la présence de barbe, la couleur ainsi que pour la hauteur, la distance de la base de l'épi à la dernière feuille (LLSD) lorsque sont prises en compte les variétés commerciales, alors qu'il est assez faible pour le rendement en grain, le taux de protéine et les caractéristiques morphologiques des épis ;
- **Ferme** : effet prédominant pour PMG et le rendement en grains, important pour la hauteur et LLSD ;
- **Année** : effet le plus fort pour le taux de protéine ;
- **Interaction Population x Ferme** en général plus forte que l'interaction **Population x Année**, indiquant que pour la plupart des variables, les populations se comportent de façon spécifique selon les fermes, ce qui soutient l'intérêt d'une sélection décentralisée.

Variation (% du total) pour chaque facteur dans le modèle statistique (AMMI)



Rendement moyen (gauche), Rendement par année et ferme (droite)



NB : La variance résiduelle représente la variance entre plantes au sein de chaque parcelle en plus de la variance entre parcelles (sauf pour le rendement, le PMG et la teneur en protéines pour lesquelles il n'y a qu'une mesure par parcelle).

En regardant les moyennes générales (sur les 6 fermes et les 2 années), seules 2 **variétés SP** sont significativement moins productives que les deux variétés commerciales. Selon les fermes et les années, Renan est la meilleure (sur 1 ou 2 ferme) ou Hendrix est la meilleure (sur 1 ferme) ou certaines **variétés SP** sont meilleures. Hendrix a le taux de protéine le plus faible alors que Renan est dans la seconde moitié. Dans tous les cas, certaines **variétés SP** ont des réponses très intéressantes en termes de rendement en grain, production de biomasse et taux de protéine.

Analyses nutritionnelles

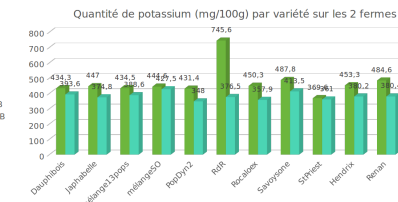
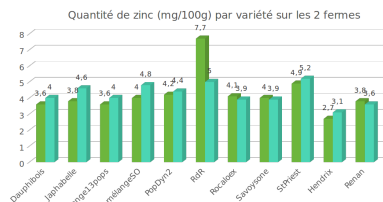
Facteurs/tendances	+	-
Zinc	Populations paysannes	Lignées pures
Magnésium	Populations paysannes	Lignées pures
Calcium	JFB	RAB
Potassium	JFB	RAB
Cuivre	RAB	JFB
Selenium	JFB	RAB
Lutéine	RAB	JFB
Acide férulique	JFB	RAB

Les variables nutritionnelles qui présentent un **effet de la variété** significatif sont **zinc** et **magnésium**. Le pourcentage de variation imputé au facteur « variété » dépasse les 80%. Cette grande variabilité peut être liée aux fortes teneurs en magnésium, zinc et en lutéine observées dans l'échantillon RdR JFB.

L'**environnement** semble déterminer de manière significative un grand nombre de variables nutritionnelles : **Zinc, Potassium, Cuivre, Sélénium, Calcium** et **Lutéine**. Une nette tendance également pour **acide férulique**. Les pourcentages de variabilité expliquée par l'introduction du facteur « ferme » dans le modèle vont de 14% à 53%. Les deux éléments les plus déterminés par l'environnement de culture sont le Potassium et le Calcium. Entre 22 et 24 % des variations en lutéine et acide férulique semblent imputables à l'environnement de culture.

L'analyse de variance met en évidence un effet significatif de la **variété et de la ferme** sur les variations de teneurs en **zinc**. 'Hendrix' et 'Renan' présentent de plus faibles teneurs en zinc que les populations. Globalement les teneurs en zinc sont plus élevées chez RAB que chez JFB (sauf pour RdR qui présente des valeurs extrêmement fortes chez JFB uniquement).

L'analyse de variance sur la teneur en **potassium** met en évidence un **fort effet de l'environnement** de culture qui explique 53% de la variabilité observée. Le graphique suivant met nettement en évidence des teneurs supérieures en potassium chez JFB !



Ces résultats préliminaires semblent prometteurs pour les paysans impliqués dans le projet de sélection dont le nombre augmente d'année en année. Au niveau sensoriel, des dégustations de pains seront réalisées cet été (Vindras-Fouillet, et al. 2014).

Remerciement

Ce projet a reçu le soutien financier de COBRA (CORE Organic 2), SOLIBAM (EU FP7), DIVERSIFOOD et ECOAGRI (Fondation de France).

Bibliographie

Dawson JC, Rivière P, Berthelot JF, Mercier F, De Kochko P, Galic N, Pin S, Serpolye E, Thomas M, Giuliano S & I Goldringer (2011) Collaborative Plant Breeding for Organic Agricultural Systems in Developed Countries. *Sustainability* 3(8): 1206-1223. // // Rivière P, Pin S, Galic N, De Oliveira Y, David O, Dawson J, Waner A, Heckmann R, Obbellianne S, Nonot B, Parizot S, Hyacinthe A, Dalimasso C, Baltassat R, Bochede A, Mailhe G, Cazeurque F, Gascuel J-S, Gasnier R, Berthelot J-F, Babouline J, Poilly C, Lavoyer R, Hernandez M-F, Coubeaut J-M, Peloux F, Mouton A, Mercier F, Ranke O, Wittrish R, De Kochko P, Goldringer I (2013) Mise en place d'une méthodologie de sélection participative sur le blé en France. *Innovations Agronomiques* 32 : 427-441. // // Rivière P, Dawson JC, Goldringer I, David O. (2015) Hierarchical Bayesian modeling for flexible experiments in decentralized participatory plant breeding. *Crop Science* 55(3): 1053-1067. Vindras-Fouillet C, Ranke O, Anglade JP, Taupier-Letage B, Chabie V, Goldringer I (2014) Sensory analyses and nutritional qualities of hand-made breads with organic grown wheat bread populations. *Food and Nutrition Science*. 5: 1860-1874.

E Marqueurs SNP

Tableau 7.1 – Marqueurs neutres (*NE*) utilisés dans les analyses génétiques.

nom des marqueur	ch	références	nom des marqueurs	ch	références
NE_143_1	3A	9K	NE_1460_15	5B	9K
NE_1644_49	1A	9K	NE_182_2	7B	9K
NE_210_3	3B	9K	NE_2328_17	NA	9K
NE_2353_18	7B	9K	NE_3044_79	5B	9K
NE_3630_24	5B	9K	NE_4465_58	5A	9K
NE_4662_51	4B	9K	NE_4816_27	1A	9K
NE_4929_28	6A	9K	NE_4961_29	6A	9K
NE_5071_86	7B	9K	NE_5083_30	1A	9K
NE_513_4	1A	9K	NE_5228_60	1B	9K
NE_5666_52	6B	9K	NE_578_5	1A	9K
NE_5904_36	7A	9K	NE_5912_59	7A	9K
NE_597_6	6B	9K	NE_605_7	1A	9K
NE_618_8	6B	9K	NE_6366_74	5B	9K
NE_6902_38	5B	9K	NE_6919_40	3B	9K
NE_7005_41	7A	9K	NE_7135_62	5A	9K
NE_7471_66	5B	9K	NE_7507_69	5B	9K
NE_7519_89	3B	9K	NE_7533_44	1D	9K
NE_7547_45	2A	9K	NE_987_48	5B	9K
NE_22478	2B	Kaspar db	NE_26412	2B	Kaspar db
NE_21865	2D	Kaspar db	NE_23211	2D	Kaspar db
NE_60226	4A	Kaspar db	NE_65607	4A	Kaspar db
NE_64002	4D	Kaspar db	NE_68103	4D	Kaspar db
NE_22277	5D	Kaspar db	NE_85191	5D	Kaspar db
NE_80040	6D	Kaspar db	NE_87343	6D	Kaspar db
NE_6485_37 ^{out}	3D	9K	NE_7930_67 ^{out}	6B	9K
NE_2366_19 ^m	6A	9K	NE_96478 ^m	7D	Kaspar db
NE_77147 ^m	7D	Kaspar db			

La nomenclature des marqueurs est de la forme *NE_lab_label*. *NE* pour "neutre". ch : chromosome. ^m : monomorphe. ^{out} : n'ont pas fonctionné. NA : pas disponibles. Kaspar db : Base de données Kaspar. 9K : 9K iSelect assay.

Les positions sur les chromosomes sont issues de Cavanagh *et al.* (2013) et de la base de données en ligne.

Tableau 7.2 – Marqueurs dans les gènes candidats (*CA*) de la précocité de floraison.

nom du marqueur	caractere associé	polymorphisme	références
PHYA_2045_41	photorécepteur	SNP	9K
ZTL_2307_43	photorécepteurs	SNP	9K
VIL2_3677_25	vernalisation	SNP	9K
SMZ_44_33	photopériode	SNP	9K
VRN1.B_4509_32	vernalisation	SNP	9K
VRN1.B_4699_22	vernalisation	SNP	9K
SMZ_4872_52	photopériode	SNP	9K
PHYA_5269_42	photorécepteurs	SNP	9K
C04_5440_36	photoperiode	SNP	9K
VRN1.B_5656_38	vernalisation	SNP	9K
CO1_5860_30	photopériode	SNP	9K
TaHd1A_6574_40	photopériode	SNP	9K
CO1_7108_23	photopériode	SNP	9K
SMZ_750_45	photopériode	SNP	9K
SOC1_7643_35	photopériode	SNP	9K
C04_923_27 ^{out}	photopériode	SNP	9K
ZTL_CH_47	photorécepteurs	SNP	9K
VRN1.A_R_9612	vernalisation	SNP	<i>CLF</i>
VRN1.A_K_38	vernalisation	SNP	<i>CLF</i>
VRN1.B_M_9892	vernalisation	SNP	<i>CLF</i>
VRN1.B_R_11552	vernalisation	SNP	<i>CLF</i>
VRN1.A_Y_14418	vernalisation	SNP	<i>CLF</i>
VRN1.B_R_1853	vernalisation	SNP	<i>CLF</i>
VRN3.B ^m	vernalisation	SNP	<i>CLF</i>
VRN1.B_insert ^m	vernalisation	6849bp indel	<i>CLF</i>
TaGI3_5396_37		SNP	Rhoné (2008)
LDD.A_6412_24		SNP	Rhoné (2008)
COAB_1		SNP	Rhoné et al. (2008)
FTA_2	floraison	SSR	Bonnin et al. (2008)
PPD.D1PROM_6 ^m	photopériode	2kb indel	Beales et al. (2007)
VRN1.A_EX8_20	vernalisation	SNP	Sherman et al. (2004)
VRN1.D_IN1_7	vernalisation	4kb indel	Fu et al. (2005)
TAGW2_15 ^m	associé à la largeur des grains et le poids de mille grains	SNP	Su et al. (2011)
PPD1.A_CADE_14	photoperiode	305bp indel	Wilhelm et al. (2009)

La nomenclature des marqueurs est de la forme *nom-gene_lab_label*.

^m : monomorphe. ^{out} : n'ont pas fonctionné. NA : pas disponible. 9K : 9K iSelect assay (Toolbox, 2018; Akhunov et al., 2010; Chao et al., 2010; Cavanagh et al., 2013).

CLF : marqueurs suggérés par les collègues de l'INRA de Clermont Ferrand.

Les caractères associés sont tirés de Higgins *et al.* (2010).

Titre : Gestion participative de la diversité cultivée et création de mélanges diversifiés de blé tendre à la ferme

Mots clés : Approches participatives, biodiversité cultivée, sélection décentralisée, mélanges variétaux

Résumé : La transition d'une agriculture diversifiée à un système productiviste a entraîné une perte de diversité cultivée et pose de nombreux enjeux environnementaux, sociétaux et de santé. Des alternatives telles que l'agro-écologie ont émergé, reposant sur la valorisation de l'agro-biodiversité, notamment de la diversité génétique au sein des agroécosystèmes. Constatant qu'aucune des variétés du catalogue n'est adaptée à leurs besoins, des paysan.ne.s et animateur.trice.s du Réseau Semences Paysannes (RSP) mènent depuis 2006, en collaboration avec l'équipe DEAP (Diversité, Évolution et Adaptation des Populations) de l'UMR GQE Le Moulon, un projet de sélection participative (SP) du blé tendre. Ces paysan.ne.s mobilisent la diversité pour sélectionner des populations adaptées à leurs pratiques, terroirs et débouchés, dans le but de retrouver une autonomie semencière et une cohérence de leur système.

Ma thèse porte sur l'étude des impacts des pratiques de gestion collective et de sélection paysanne sur la diversité cultivée du blé et l'adaptation des populations. Elle vise à proposer des adaptations éventuelles des pratiques de SP existantes et d'appuyer la mise en place de nouveaux projets. Les impacts de pratiques de création et sélection à la ferme

de mélanges de populations sur leur comportement agronomique et morphologique ont été évalués par une expérimentation en collaboration avec une quinzaine de paysan.ne.s et animateur.trice.s du RSP. Dans une deuxième partie nous avons étudié les impacts de la sélection naturelle et la sélection paysanne sur l'évolution des populations, leur stabilité et leur adaptation aux environnements au cours du projet de SP blé. Ensuite une étude prospective a porté sur les impacts de l'adoption de peuplements hétérogènes sur la diversité cultivée à l'échelle du paysage, par l'évaluation de la diversité des populations issues de SP, la simulation de scénarii d'adoption des peuplements hétérogènes et l'utilisation d'indicateurs de la diversité cultivée. Enfin, je me suis intéressée aux impacts qu'ont les paramètres du dispositif expérimental mis en place sur les fermes sur l'ajustement et la précision des estimations par les modèles Bayésiens utilisés, afin d'améliorer notre capacité à détecter des différences significatives entre populations et de donner des recommandations pour d'autres projets d'évaluation décentralisée de variétés utilisant les dispositifs et modèles développés dans projet SP blé français.

Title : Participatory management of crop diversity and on-farm breeding for diverse wheat mixtures

Keywords : Participatory approaches, cultivated biodiversity, decentralized breeding, variety mixtures

Abstract : The transition from a diversified agriculture to a productivist system has led to a decline in cultivated diversity and raises many environmental, societal and health issues. Alternatives such as agroecology have emerged, based in particular on the enhancement of agro-biodiversity and genetic diversity within agro-ecosystems. Considering that there are no varieties adapted to their needs in the catalogue, farmers and facilitators from the Réseau Semences Paysannes (RSP) have been conducting a participatory breeding project (PPB) for bread wheat since 2006, in collaboration with the DEAP (Diversity, Evolution and Adaptation of Populations) team at UMR GQE Le Moulon. These farmers are mobilizing diversity to select populations adapted to their practices, terroir and outlets, with the aim of regaining their seed autonomy and a coherence of their system.

My thesis focuses on the study of the impacts of collective management and peasant selection practices on wheat crop diversity and population adaptation. It aims to propose possible adaptation of existing PPB practices and to support the implementation of new

projects. The impacts of on-farm creation and selection practices of population mixtures on their agronomic and morphological behaviour were evaluated through an experiment in collaboration with about fifteen farmers and facilitators from the RSP. In a second part we studied the impacts of natural selection and peasant selection on the evolution of populations, their stability and adaptation to environments during the wheat PPB project. Then a prospective study on the impacts of the adoption of heterogeneous varieties on cultivated diversity at the landscape level was conducted, by assessing the diversity of populations from PPB, simulating adoption of heterogeneous varieties scenarii and using cultivated diversity indicators. Finally, the impacts of the on-farm experimental design parameters on the adjustment and accuracy of estimates from Bayesian models were assessed, to improve our ability to detect significant differences between populations and to provide recommendations for other decentralized variety evaluation projects using the designs and models developed in the French wheat PPB project.

