

Rouille BDT : Recherche de résistances durables à la rouille jaune chez le blé dur et le triticale

Claude Pope¹, Marc Leconte¹, Tiphaine Vidal¹, Annaig Bouguennec², Michael Cochard³, Christophe Jeudi³, Valérie Laurent³, Carine André⁴, Eric Delaleau⁵, Frédéric Fantin⁶, Jean-Paul Legoff⁷, Thierry Lefèvre⁷, Marion Chapus⁷, Anthony Roullier⁷, Franck Lacoudre⁸, Céline Duque⁸, Simon Lefèvre⁹, Philippe du Cheyron¹⁰

1 - UR BIOGER, INRAE, Université Paris-Saclay, 78850 Thiverval-Grignon

2 - INRAE UMR GDEC, 5 chemin de Beaulieu, 63000 Clermont-Ferrand

3 - SAS Florimond Desprez Veuve et Fils, BP 41, 59242 Cappelle en Pévèle

4 - Syngenta Seed SAS, Ferme de Moyencourt, BP5, 78910 Orgerus

5 - Lemaire-Deffontaines, 180 rue du Rossignol, 59310 Auchy les Orchies

6 - Agri-obtentions URD78, Ferme de Gauvilliers, 78660 Orsonville

7 - RAGT 2n, rue Emile Singla, site de Bourran, 12000 Rodez

8 - Limagrain Europe, 5 rue de l'Egalité, 28130 Chartainvilliers

9 - AgroSolutions, 83 avenue de la Grande Armée, 75782, Paris cedex 16

10 - Arvalis-Institut du Végétal, 3 rue Joseph et Marie Hackin, 75016 Paris

Porteur du projet : GIE blé dur

Résumé

Suite à la forte épidémie de rouille jaune en 2014, les sélectionneurs de blé dur et de triticale ont cherché à introduire dans les programmes de sélection des géniteurs de résistance à la fois au stade plantule et adulte, alors que ce caractère était pris en compte essentiellement pour le blé tendre jusqu'alors. Cette étude a détecté des résistances au stade plantule et également des QTL de résistance au stade adulte chez les deux espèces. Chez le blé dur, un QTL majeur de résistance issu de Nobilis est localisé sur le chromosome 1B ; deux QTL sont repérés sur le chromosome 1B. Chez le triticale, un QTL majeur de résistance est identifié sur le chromosome 6R issu de Vuka et Maximal. Des résistances totales observées chez le seigle et des triticales primaires offrent des possibilités de diversification chez le triticale. La stabilité des résistances des variétés inscrites a été évaluée au champ en conditions d'inoculation artificielle dans 47 essais chez Arvalis et INRAE et en condition naturelle dans des coopératives de différentes régions. Des variétés sensibles, partiellement résistantes et totalement résistantes ont été repérées chez les deux espèces. Cette étude a été conduite de 2017 à 2019 sous une pression de maladie faible à moyenne selon le calcul du nombre de générations du parasite mensuel, basé sur la durée de la période de latence en fonction de la température moyenne journalière. Le suivi des races de *Puccinia striiformis* montre une différenciation selon les espèces, W(-)/Pst10 domine sur le blé tendre et le blé dur et Tri2015/Pst13 sur le triticale. Ces races diffèrent également pour leur aptitude thermique. Les isolats de Tri2015 issus de triticale ont une période de latence plus courte au chaud que ceux de W(-) issus de blé dur et de blé tendre. Les isolats W(-) ont une meilleure efficacité d'infection que ceux de Tri2015 aux températures moyennes de 10 et 15°C. Les possibilités d'utilisation dans les programmes de sélection des sources de résistance détectée sont étudiées par deux nouveaux projets FSOV.

Introduction

La rouille jaune, causée par le champignon biotrophe *Puccinia striiformis* (Pst), est l'une des maladies les plus répandues et dévastatrices des céréales (Hovmøller *et al.*, 2011). Une attaque sévère des feuilles supérieures et des glumes pénalise particulièrement les récoltes, réduit le poids de mille grains et provoque des pertes de rendement pouvant atteindre 40 à 80 %. Cette maladie explosive est difficile à enrayer si les traitements fongicides ne sont pas appliqués dès le démarrage de l'épidémie. Une forte épidémie nécessite l'application d'au moins deux traitements fongicides, ce qui est incompatible avec une stratégie de protection intégrée des cultures, économe en intrants, répondant aux exigences du projet Agroécologie adopté par le Ministère de l'Agriculture et des plans Ecophyto ([https:// agric ultrice.gouv.fr/ecophyto](https://agricultrice.gouv.fr/ecophyto)).

La rouille jaune est commune dans les régions au climat frais et humide (Hau et de Vallavieille-Pope, 2006) mais récemment des souches adaptées à haute température ont envahi des régions chaudes (Sud-Est des États-Unis, Ouest de l'Australie) (Milus *et al.*, 2009 ; Wellings, 2011). Leur faible nombre de virulences ne leur a pas permis de s'étendre en France sur le blé tendre, protégé par plusieurs gènes de résistance (de Vallavieille-Pope *et al.*, 2012). Depuis 2011 une souche (Warrior, W) d'origine exotique également, s'est propagée en Europe. Des conditions climatiques très favorables en 2014 (Lefèvre *et al.*, 2015), ont entraîné d'importantes épidémies sur le blé tendre mais également sur des espèces rarement touchées jusqu'alors, le blé dur et le triticale (Audenaert *et al.*, 2014). De plus, une race (triticale agressive) spécifique du triticale a causé de graves dégâts en Scandinavie (Hovmøller *et al.*, 2016) et a été isolée à faible fréquence en France en 2012.

La sélection de variétés résistantes apporte des solutions permettant de réduire l'emploi de produits phytosanitaires. Cependant, la lutte génétique peut s'avérer de courte durée si ces gènes de résistance sont



rapidement contournés par l'agent pathogène. Dès lors, la sélection de variétés présentant des résistances plus durables ainsi que leur évaluation après leur inscription s'imposent. Il est donc nécessaire d'introduire dans les programmes d'amélioration variétale des géniteurs de résistance adulte ayant des résistances partielles considérées comme plus durables que les résistances totales s'exprimant dès le stade jeune plante (Chen, 2005, 2013 ; Rosewarne *et al.*, 2013), d'évaluer le niveau de résistance des variétés inscrites dans les conditions des différentes régions de culture et de suivre l'évolution des races dans la région. Suite aux conditions climatiques favorables et l'émergence de nouvelles races, des épidémies précoces, se sont déclenchées sur les variétés devenues sensibles. Il importe donc également de protéger les cultures dès le jeune stade avec l'emploi combiné de gènes de résistance s'exprimant au stade jeune plante et au stade adulte.

L'observatoire des races de rouille jaune, établi depuis 1984 (de Vallavieille-Pope *et al.*, 2012 ; <http://www.wheatrust.org>), a permis de détecter le caractère durable de la résistance de variétés françaises de blé tendre (Perronne *et al.*, 2021). Nous avons ainsi montré l'intérêt des combinaisons de gènes de résistance s'exprimant au stade plantule et de QTL de résistance s'exprimant au stade adulte (Mallard *et al.*, 2005 ; Dedryver *et al.*, 2009 ; Paillard *et al.*, 2012). Les QTL de résistance adulte isolés dans des géniteurs ayant un niveau de résistance élevé pourront aider la sélection à créer des variétés ayant une résistance durable par l'accumulation de gènes *Yr* exprimés au stade plantule et de QTL de résistance exprimés au stade adulte dans des espèces hôtes pour lesquelles ce caractère de sélection a été négligé, comme le blé dur et le triticale.

Bien que le seigle soit peu cultivé en France actuellement (25 000 ha en 2015), nous l'avons inclus dans notre étude car il est cultivé dans des zones similaires à celles du triticale (Haute-Loire notamment). De plus c'est l'une des espèces parentes du triticale et la diversification génétique nécessaire au triticale utilise le seigle. Des connaissances sur le comportement de cette espèce face à la rouille jaune s'avèrent donc nécessaires pour introduire des résistances du seigle dans le triticale, comme l'ont fait Zhou *et al.* (2012), Yang *et al.* (2014) et Li *et al.* (2015). Le seigle a par le passé fourni le gène de résistance *Yr9* et peut être source de nouvelles résistances aujourd'hui (Yang *et al.*, 2014).

Récemment, en Scandinavie, les variétés de triticale ont été affectées par de nouvelles races de rouille jaune (wheatrust.org). Etant donné la dispersion à longue distance de cet agent pathogène, la sélection de variétés résistantes s'impose. Peu d'information est disponible sur la rouille jaune du blé dur. Une seule variété de blé dur (Produra) est incluse dans la gamme différentielle Nord-Américaine pour déterminer les races de *Pst*. Aux Etats-Unis, le blé dur est cultivé essentiellement dans le Dakota du Nord et la Californie, et les isolats de *Pst* issus de blé dur ne diffèrent pas de ceux de blé tendre (Holtz *et al.*, 2014 ; X. Chen, comm. pers.). La majorité des variétés de blé dur enregistrées pour l'Ouest du Canada portent une résistance à la rouille jaune au moins modérée (Holtz *et al.*, 2014).

Récemment, Xu *et al.* (2013) et Cheng *et al.* (2014) ont identifié trois gènes de résistance à la rouille jaune à partir de lignées de blé dur, *Yr53*, *Yr64* et *Yr65*, efficaces vis à vis des races d'Amérique du Nord. De même, *Yr15* issu de *Triticum dicoccoides* est toujours efficace.

L'objet de notre étude est de rechercher si les races présentes sur blé dur et triticale en France diffèrent de celles présentes sur blé tendre par la caractérisation de leur profil de virulence et de leur profil moléculaire. Par ailleurs, nous testons si l'aptitude thermique des isolats issus de blé dur et triticale pour deux composantes du cycle infectieux (efficacité d'infection, période de latence) sont caractéristiques de ces espèces. Nous caractérisons de nouvelles sources de résistance pour le blé dur et le triticale à la fois au stade plantule par des tests pathologiques en conditions contrôlées et au stade adulte en identifiant des QTL de résistance dans des populations recombinantes issues d'un parent résistant. Des observations récentes montrent que le niveau de résistance des feuilles et des épis diffère significativement pour certaines variétés, et par conséquent les QTL sont recherchés pour ces deux stades phénologiques. Enfin nous comparons le niveau de résistance variétale au champ de variétés nouvellement inscrites inoculées par des races récentes et sous pression d'inoculum naturel. La pression épidémique est estimée chaque année grâce à un modèle calculant un nombre de cycles potentiels du parasite en fonction de la température (Lefèvre *et al.*, 2015).

1 Matériels et Méthodes

► A. Etude de la population pathogène de *Puccinia striiformis*

A.i. Production de spores

Les obtenteurs, les coopératives et INRAE GDEC ont expédié des prélèvements de feuilles sporulantes provenant d'un inoculum naturel. Les spores des échantillons sont multipliées en serre à INRAE Bioger 1 à 2 fois de façon à obtenir 5 mg de spores pour le pathotypage, 2 mg pour l'analyse moléculaire et 5 mg pour la conservation de l'échantillon. Les isolats sont clonés à partir d'une monochlorose après inoculation des feuilles à faible densité. Les spores des isolats sont produites sur des variétés de blé sensibles, le cv-Victo sensible à la majorité des races et le cv-Michigan Amber sensible à la race Tri2015. Les semis sont réalisés dans un terreau tourbeux standard jusqu'au stade deux feuilles (environ 10 jours). Les plantules sont maintenues en serre dans une enceinte à air filtré et en conditions contrôlées (8 h d'obscurité à 15°C et 16 h de lumière naturelle à 20°C). La veille de l'inoculation, l'intensité de la lumière naturelle de la serre est complétée par des lampes à vapeur de sodium (intensité : 150 $\mu\text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$) pour augmenter l'efficacité de l'infection (de Vallavieille-Pope *et al.*, 2012). Quand les plantules atteignent 1 cm de hauteur, une solution d'hydrazide maléique est appliquée à une concentration de 0,25 g / L (20 ml par pot de 4 x 4 x 7 cm) afin de restreindre la croissance des feuilles et d'augmenter leurs rendements en production de spores.

Les spores récoltées sont stockées à -80°C . Avant l'inoculation, les spores subissent un choc thermique à 40°C pendant 10 minutes. Pour l'inoculation des semis, les spores (3 mg) suspendues dans 600 μl de solution de Novec™ 7100 (Sørensen *et al.*, 2016) sont inoculées aux plantules de 10 jours. Après une incubation à 8°C pendant 24 h dans une chambre de rosée, les plantes sont placées dans un compartiment de serre maintenu dans les conditions mentionnées ci-dessus. Pour minimiser la contamination croisée de spores entre pots, les plantules inoculées sont recouvertes de sacs de cellophane transparents. Quatorze à 17 jours après l'inoculation, les spores sont récoltées en secouant doucement les sacs. Les urédiniospores recueillies sont alors séchées dans un dessiccateur à 4°C pendant 3 jours. Afin d'homogénéiser la qualité physiologique des spores pour les expérimentations sur l'aptitude thermique, la production de spores des isolats est répétée 3 fois dans les mêmes conditions. La troisième production est utilisée comme inoculum.

A.ii. Génotypage

L'ADN de chaque isolat est extrait à partir de 5 mg de spores (Ali *et al.*, 2011). Le génotypage est réalisé à l'aide de 19 microsatellites répartis en deux multiplex. Dans le cas d'échec de la multiplication des spores, l'extraction d'ADN est réalisée directement à partir d'une lésion sporulante d'une feuille de l'échantillon original.

A.iii. Spectre de virulences des échantillons de *Pst*

Les virulences des isolats sont testées sur des jeunes plantes d'une gamme de 32 hôtes différentiels (de Vallavieille-Pope *et al.*, 2012), cultivées en serre jusqu'au stade 2 feuilles puis inoculées par 5 mg de spores de chacun des isolats, suspendues dans de l'huile Novec™ 7100. Les plantules inoculées sont placées 24 h en chambre de rosée à 8°C , puis mises en chambre climatisée : 16 h à $300 \mu\text{Em}^{-2} \text{s}^{-1}$ à 19°C et 8 h à l'obscurité à 15°C . Les types d'infection (TI) sont notés 15 jours après l'inoculation. Un isolat est classé virulent (v) (TI 7 à 9), avirulent (TI 0 à 4), ou intermédiaire (I) (TI 5 à 6) pour les 24 gènes de résistance *Yr* testés.

► B. Aptitude thermique des isolats de *Pst*

Nous avons comparé l'effet de la température pour l'efficacité d'infection et la période de latence de 14 isolats : 4 isolats W(-) issus de blé tendre et 4 issus de blé dur et 4 isolats Tri2015 issus de Triticale, un témoin adapté aux températures fraîches (Nord France) et un témoin adapté aux températures chaudes (Sud France) (de Vallavieille-Pope *et al.*, 2018). Pour les isolats W(-), 2 sont V17 et 2 sont A17, représentant les deux principaux variants.

B.i. Effet de la température sur l'efficacité de l'infection (EI)

Quatre pots de 10 plantules de blé tendre de la variété Michigan Amber sont inoculés avec 1 mg d'urédiniospores de chaque isolat mis en suspension dans 1 mL de Novec 7100, correspondant à 110 spores/cm². Les plantules sont ensuite placées dans une chambre de rosée à différentes températures (5, 10, 15, 20 et 23°C) pendant 24 h. Ensuite, elles sont transférées à 19°C pendant 16 h à $300 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ et 14°C

pendant 8 h de nuit. Etant donné le développement semi-systémique du parasite qui aboutit à la coalescence des lésions, l'EI est estimée précocement en dénombrant le nombre de chloroses sur une surface donnée au milieu de chaque feuille. L'EI est calculée en divisant le nombre de chloroses par le nombre de spores inoculées.

B.ii. Effet de la température sur la période de latence (PL)

Quatre pots de 10 plantules de blé tendre (Michigan Amber) sont utilisés pour chaque régime de température, froid (période de jour : 16 h à 15°C et période nuit : 8 h à 10°C) ou chaud (période de jour : 16 h à 25°C et période nuit : 8 h à 16°C). L'inoculum, obtenu en mélangeant 1 mg d'urédiniospores de chaque isolat avec 25 mg de poudre de talc, est appliqué localement sur la face adaxiale. Le nombre de plantules présentant des lésions sporulantes est compté quotidiennement du huitième au vingtième jour suivant l'inoculation. La période de latence est évaluée comme le nombre d'heures post-inoculation (hpi) nécessaires à l'apparition de lésions sporulantes sur la moitié des plantules inoculées (de Vallavieille-Pope *et al.*, 2018).

► C. Evaluation des résistances au stade plantule de nouvelles lignées

Nous avons testé au stade plantule des variétés des 3 espèces (39 variétés de blé tendre en 2017, 72 en 2018 et 2019, 17 variétés de blé dur en 2017, 2018 et 2019 et 20 variétés de triticale en 2017 et 32 en 2018 et 2019) fournies par les obtenteurs vis-à-vis de 13 races de *Pst* dans les conditions contrôlées de chambres climatiques à INRAE Bioger.

Les spectres de virulence des races inoculées sont : 6E16 (v2,6,7,8), 43E138 (v1,2,3,7,25,Sd), 106E139 (v2,3,4,7,25,Sd,Su), 45E140 (v1,2,3,6,25,Sd), 108E140 (v2,3,4,6,25,Sd,Su), 169E136V17 (v1,2,3,9,17,25,Sd), 232E137 (v2,3,4,9,25,Sd,Su), 233E169V17 (v1,2,3,4,9,17,25,32,Sd,Su) race Robigus, 237E141A17 (v1,2,3,4,6,9,25,Sd,Su), 237E141V17 (v1,2,3,4,6,9,17,25,Sd,Su) race Ornicar, 237E173V17 (v1,2,3,4,6,9,17,25,32,Sd,Su) race Oakley/Solstice, 239E175v17 (v1,2,3,4,6,7,9,17,25,32,Sd,Su,Sp(I)) race Warrior1 ou W1 (de Vallavieille-Pope *et al.*, 2012) ainsi que 239E239V17 (v1,2,3,4,7,9,17,25,32,Su) race Warrior(-) ou W(-) et 70EOv8,9,Su (v2,6,7,8,9,SP(I),SU) race Triticale2015 ou Tri2015.

► D. Phénotypage du panel de variétés et des révélateurs

Si les résistances au stade plantule sont efficaces tout au long du cycle de culture, certaines résistances, appelées résistances adultes, ne se mettent en place qu'au courant de la phase de montaison des cultures. Ainsi de nombreuses variétés dites sensibles au stade plantule (observations essentiellement réalisées en conditions contrôlées), se montrent résistantes au stade adulte dans les essais d'évaluation variétale. Afin d'évaluer les niveaux des résistances adultes des variétés, 47 essais ont été réalisés sur des panels de blé dur, de triticale et de blé tendre. Certains ont été inoculés avec des races choisies parmi les races majoritaires actuelles, d'autres sont restés en contamination naturelle.

Variétés	Gène Yr (comportement plantule)
Récital	Yr6, (Sensible W1 et W(-))
Talent	Yr7, (Sensible W1 et W(-))
Toisonдор	Yr32, (Sensible W1 et W(-))
Rubisko	Yr17, (Sensible W1 et W(-))
Creek	(Résistant W(-), Sensible W1)
Cameleon	(Résistant W(-) et Sensible W1)
Aigle	(Résistant W(-) et Sensible W1)
Ambition	(Résistant W(-) et Sensible W1)
RGT Cesario	(Sensible W(-) et Résistant W1)

Tableau 1 : Liste des variétés témoins révélateurs pour les essais au champ de blé tendre et gènes de résistance Yr postulés au stade plantule.

Des panels de variétés de blé tendre, de triticales, de blé dur et des témoins révélateurs (Tableau 1) ont été implantés dans un réseau de 47 essais avec différentes modalités de contamination à la rouille jaune (naturelle / W(-) / W1 / Tri2015) afin d'évaluer leurs niveaux de résistance (Tableau 2). Les témoins révélateurs ont été choisis pour leur comportement différencié au stade plantule vis-à-vis des 2 principales races de rouille jaune présentes W1 et W(-). Leur niveau d'attaque doit être un indicateur des races majoritaires présentes dans les essais.

Races inoculées	Blé tendre Révélateurs	Blé dur Panel	Triticale Panel
Naturelle	12	12	8
Tri2015	4	1	6
W(-)	13	12	7
W1	13	7	12
W1 et W(-)	3	2	1
Total	45	34	34

Tableau 2 : Nombre d'essais au champ du panel de variétés de blé tendre, triticales et blé dur pour les campagnes 2017, 2018 et 2019.

Les symptômes de rouille jaune ont été notés sur les feuilles supérieures et lorsque cela était possible sur les épis, avec une échelle de sévérité de 1 à 9 ou de 0 à 10 suivant les lieux puis transformés de 0 à 10 pour la synthèse. Sur chaque lieu, la notation la plus discriminante, ou la moyenne de plusieurs notations discriminantes, a été retenue pour la synthèse.

► E. Phénotypage des populations recombinantes de triticales et géniteurs potentiels

E.i. Phénotypage des populations de triticales

Le niveau de résistance à la rouille jaune des triticales a été étudié sur des populations de lignées recombinantes Résistante x Sensible issues de Single Seed Descent (SSD) ou d'haplodiploïdes (HD) (Tableau 3).

Population Parent Résistant x Parent Sensible	Méthode
Maximal x S W Talentro	HD
Vuka x Kaulos	SSD
Vuka x RT 10013	SSD
Vuka x Tref	SSD

Tableau 3 : Populations de triticales.

Les niveaux de résistance au stade adulte sur feuille et sur épi ont été notés au champ dans des pépinières des sélectionneurs sur 4 sites avec une inoculation de 2 races de *Pst* selon la répartition donnée au Tableau 4. Des plantules de Victo, produites par le GEVES/SNES à partir d'isolats fournis par l'INRAE Bioger, ont été utilisées comme contaminateur. Les populations ont été implantées en 2 lignes x 2 répétitions par génotype. Le phénotypage a été réalisé selon une échelle de notation de 1 à 9, la note 1 correspondant à l'absence de symptômes et la note 9 à des plantes très sensibles.

Site	Zone	Département	Race année 1	Race année 2
Cappelle en Pévèle	Nord	59	W1	W1
Auchy lez Orchies	Nord	59	W1	W1
Druelle	Sud	12	W(-)	Tri2015
Clermont-Ferrand	Sud	63	W1 et W(-)	Tri2015

Tableau 4 : Sites d'implantation des populations de triticales et races inoculées.

E.ii. Phénotypage des triticales primaires et seigles

Six seigles et 18 triticales primaires choisis, dérivant de blés résistants à la rouille jaune (Bermude, Apache, Folklor, Azzerti...), ont été également étudiés en 2017 et 2018 à Clermont-Ferrand en contamination naturelle. En 2019, certains des triticales primaires ont été aussi évalués en inoculation artificielle à Cappelle en Pévèle (race W1) et Druelle (race Tri2015).

► F. Phénotypage des populations recombinantes de blé dur

F.i. Populations blé dur

Les quatre obtenteurs de blé dur ont fourni une population biparentale issue d'un croisement entre une variété sensible à la rouille jaune sur feuille et un parent résistant (Tableau 5). Ces populations ont été construites par la méthode SSD. Chaque obtenteur était responsable du maintien et de la fourniture en semences des individus de la population qu'il a créée.

Lors des dernières années à forte pression rouille jaune, il n'a pas été observé de différences significatives quant à la résistance à la rouille jaune sur épis et sur feuilles pour le blé dur. La présente étude se limitera donc à la caractérisation de la résistance sur feuille.

Les quatre populations ont été caractérisées pour leur comportement vis-à-vis de la rouille jaune pendant deux années (Tableau 5).

Population Parent Résistant x Sensible	Effectif (+ parents)	Année 1	Année 2	Année 3
Nobilis x Fabulis	188	x	x	x
RGT Nomur x Miradoux	230	x	x	-
Pastadou x Miradoux	227	x	x	-
Ovidio x Glucodur	231	-	x	-

Tableau 5 : Parents des populations de blé dur et année de phénotypage.

Les populations ont été implantées chez les obtenteurs de blé dur dans quatre sites différents (Tableau 6). Chaque site a été inoculé avec des plantules contaminées par les races W1 et/ou W(-). Chaque population est ainsi présente dans deux sites pour chacune des races utilisées.

Site	Département	Race
Verneuil (LG)	77	W1 et W(-); W(-) en année 3)
Montbartier (R2N)	82	W(-)
Grisolles (Syn)	82	W(-)
Lectoure (FD)	32	W1

Tableau 6 : Sites d'implantation des populations de blé dur et races inoculées.

La population Ovidio x Glucodur n'a pas pu être fournie dès la première année de projet, c'est pourquoi son phénotypage a été réalisé en deuxième et troisième année. Les trois populations les plus pertinentes au regard des données phénotypiques disponibles ont été génotypées. Le moindre polymorphisme observé dans la population Ovidio x Glucodur a conduit à ne pas la retenir. Compte tenu de la résistance apportée par Nobilis et de la faible pression observée en 2017, la population Nobilis x Fabulis a été phénotypée la troisième année.

Le même dispositif a été mis en place sur chaque site. La variété de blé tendre Victo, très sensible à la rouille jaune, a été utilisée comme contaminateur où des plantules contaminées ont été repiquées. Chaque génotype a été semé en deux répétitions de deux lignes de 1,5 m. Compte tenu de la faible disponibilité en semences pour une troisième année de phénotypage de la population Nobilis x Fabulis, seules deux répétitions d'une seule ligne ont pu être implantées. Sur le site de Verneuil, Limagrain a préféré opter pour une répétition de deux lignes.

L'ensemble des obtenteurs ont utilisé une échelle de notations de 1 à 9, la note 1 correspondant à l'absence de symptômes et la note 9 à des plantes complètement malades (Tableau 7).

Des prélèvements de feuilles ont été réalisés chaque année dans les différents sites d'expérimentation et confiés à l'INRAE pour contrôler la race de *Pst* présente dans le périmètre de contamination artificielle, ainsi que pour identifier les races naturellement présentes sur le site.

Note	% de plantes affectées	% de surface foliaire attaquée
1	Absence de dégâts	-
2	Traces	-
3	25	10
4	50	25
5	100	50
6	100	60
7	100	75
8	100	90
9	100	100

Tableau 7 : Echelle de notation de l'intensité de rouille jaune utilisée sur le blé dur.

2 Résultats

► A. Analyse des populations de *Puccinia striiformis*

A.i. Virulences des isolats de *Pst*

Nous avons caractérisé 149 isolats de *Pst* en 2017 (107 isolats issus de blé tendre, 16 isolats de blé dur et 26 isolats de triticales), 100 isolats en 2018 (80 isolats de blé tendre, 7 isolats de blé dur et 12 isolats de triticales) et 249 isolats en 2019 (178 isolats de blé tendre, 36 isolats de blé dur et 35 isolats de triticales). Sur triticales et blé dur, le nombre d'échantillons collectés est inférieur à ceux sur blé tendre.

Les 7 génotypes (PstSx) détectés permettent de distinguer les races comme décrit dans Ali *et al.* (2017) : races du type Nord européen (PstS0), Kranich (PstS8), Warrior1 (PstS7), Warrior(-) (PstS10), Warrior/Kranich (PstS15) et Triticales (PstS4, PstS13), mais la distinction entre les variants de W(-) nécessite le pathotypage sur une gamme d'hôtes différentiels.

L'évolution des races observées en France depuis 2009 montre la décroissance des anciennes races européennes et l'apparition des races W1 en 2011, W(-) en 2013 qui domine depuis 2014 et des trois races Triticales (Tri2006, Tri2015 et Tri2016). La race Kranich, détectée en Scandinavie à partir de 2011, est restée très minoritaire sur notre territoire. De plus, une race atypique PstS15 a été observée à faible fréquence en 2012. Depuis 2014, les deux races principales sur blé tendre sont W(-) et dans une moindre mesure W1. La fréquence de W1 et W(-) est relativement stable en 2018 et 2019. La race W(-) représente 47 % de la population française en 2017, 74 % en 2018 et 67 % en 2019. La fréquence de W1 diminue depuis 2012, représentant en 2017 environ 25 % de la population nationale, 11 % en 2018 et 12 % en 2019. La race Tri2015 atteint 23 % de la population nationale en 2017, 14 % en 2018 et 15 % en 2019.

La fréquence des races évolue en fonction des espèces cultivées. Sur le blé tendre, W(-) domine (40 % en 2017, 65 % en 2018 et 75 % en 2019 (Figure 1). La fréquence de W1 (23 % environ en 2017) a baissé à 10 % en 2018 et revient à 17 % en 2019. La race Tri2015 est quasiment absente.

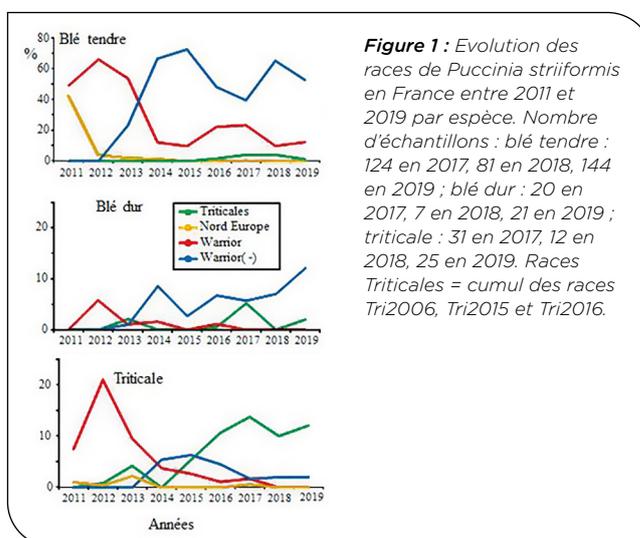


Figure 1 : Evolution des races de *Puccinia striiformis* en France entre 2011 et 2019 par espèce. Nombre d'échantillons : blé tendre : 124 en 2017, 81 en 2018, 144 en 2019 ; blé dur : 20 en 2017, 7 en 2018, 21 en 2019 ; triticales : 31 en 2017, 12 en 2018, 25 en 2019. Races Triticales = cumul des races Tri2006, Tri2015 et Tri2016.

Sur le blé dur, W(-) domine (83 % des isolats). W1 était présente en 2016 mais n'a plus été détectée depuis. La race Tri2015 qui n'a pas été observée en 2018, est présente en 2019 avec 14 % des isolats.

Pour les cultures de triticales, la race Tri2015 domine en 2017, 2018 et 2019 (86 %). Seuls quelques isolats identifiés W(-) sont détectés les trois années (14 % en 2019), mais W1 n'est plus détectée depuis 2017.

La répartition des races varie également en fonction de la provenance géographique. En 2016, 2017 et 2018, les isolats de races Triticales proviennent majoritairement de la partie Sud du pays, toutefois cette observation est basée sur un faible effectif. En 2019, la tendance s'inverse : 61 % des isolats sont originaires du centre et du Nord de la France. Les isolats des races W1 et W(-) sont surtout originaires du centre et du Nord de la France mais pas exclusivement : 27 % des isolats de W(-) proviennent du Sud de la France en 2019. A l'échelle européenne, la tendance est la même qu'en France, avec la dominance de W(-) devant la race W1. La race Tri2015 est observée davantage dans les pays du Sud, Espagne et Italie, mais est détectée également en Scandinavie.

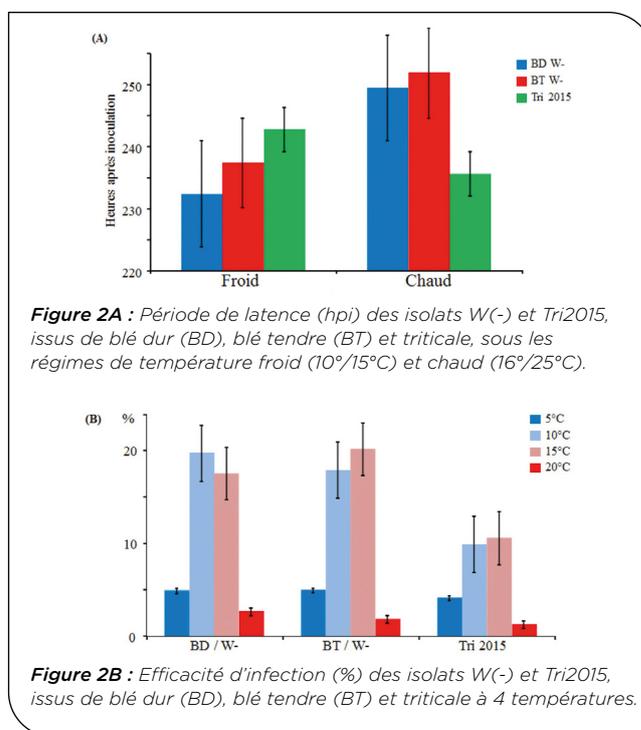
Le spectre de virulences des races détectées entre 2016 et 2019 est donné dans le Tableau 8. W(-) possède moins de virulences que W1 ; W(-) est avirulente sur Ambition et d'autres variétés françaises et se distingue en deux catégories V17 (virulent) et A17 (avirulent) sur le gène de résistance Yr17. La race Kranich, caractérisée par A4 (avirulence sur Yr4) et V8 (virulence sur Yr8), toujours marginale en France, a disparu. Les 3 races Triticales portent moins de virulences que les races Warrior et ont des virulences spécifiques : Tri2006 qui possède V10 et V24 n'est plus détectée ; Tri2015 et Tri2016 se distinguent par V3 et V25 présentes chez Tri2016 et absentes chez Tri2015. En 2018 et 2019 sur les triticales, on n'observe que la race Tri2015, la plus fréquente déjà en 2017.

La distinction des spectres de virulences des races W1, W(-) et Triticales est possible au stade plantule avec certaines variétés. W1 contourne Ambition, Aigle, Caméléon et Creek et n'attaque pas KWS Sterling et RGT Cesario, alors que W(-) contourne RGT Cesario mais n'attaque pas Ambition, Aigle, Caméléon et Creek. De plus, la race W(-)A17 attaque spécifiquement Nemo. Les races Triticales n'attaquent pas Ambition, Aigle, Caméléon, Creek et RGT Cesario (Tableau 8).

A.ii. Aptitude thermique d'isolats de Pst

La qualité de l'expérimentation sur les aptitudes thermiques est validée par le comportement des isolats témoins : les isolats Sud-France, adaptés au régime chaud, ont une période de latence longue au froid et courte au chaud et à l'inverse les isolats témoins Nord-France, adaptés aux zones tempérées, ont une période de latence longue sous le régime chaud et courte sous le régime froid. Sous le régime de température chaud, la période de latence des isolats Tri2015 (issus de triticales) est plus courte que celle des isolats W(-), issus de blé dur et de blé tendre (Figure 2A). Sous le régime de température froid, les isolats Tri2015 ont une période de latence plus longue qu'au chaud. La race Tri2015 apparaît plus efficace au chaud que W(-) par sa période de latence plus courte.

Aucune infection n'est observée à 23°C. L'efficacité d'infection de W(-) est égale pour les isolats issus de blé dur et de blé tendre. Les isolats de Tri2015 ont une efficacité d'infection plus faible à 10 et 15°C que les isolats W(-) (Figure 2B). L'avantage des isolats Tri2015 est leur rapidité par une plus courte période de latence au chaud, mais leur efficacité d'infection est moindre que celle de W(-) aux températures moyennes.



Races	Virulences																						
	1	2	3	4	6	7	8	9	10	17	24	25	27	32	SD	SP	Su	Amb	Ster	Aig	Cam	Cre	Ces
Warrior 1	1	2	3	4	6	7	-	9	-	17	-	25	-	32	Sd	(Sp)	Su	Amb	-	Aig	Cam	Cre	-
Warrior(-) V17	1	2	3	(4)	6	7	-	9	-	17	-	25	-	32	Sd	Sp	Su	-	-	-	-	-	Ces
Warrior(-) A17	1	2	3	(4)	6	7	-	9	-	-	-	25	-	32	Sd	Sp	Su	-	-	-	-	-	Ces
Kranich	1	2	3	-	6	7	8	9	-	17	-	25	-	32	SD	-	-	Amb	(Ster)	Aig	Cam	Cre	-
W1 / Kranich	1	2	3	-	6	7	-	9	-	17	-	25	-	32	SD	-	-	Amb	-	Aig	Cam	Cre	-
Triticale 2006	-	2	-	-	6	7	8	9	10	-	24	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Triticale 2015	-	2	-	-	6	7	8	9	-	-	-	-	-	-	-	(Sp)	Su	-	-	-	-	-	-
Triticale 2016	-	2	3	-	6	7	(8)	9	-	-	-	25	-	-	-	(Sp)	Su	-	-	-	-	-	-

SD = Strubes Dickkopf, SP = Spaldings Prolific, Su = Suwon 92 x Omar, Amb = Ambition, Ste, Sterling, Aig = Aigle, Cam = Carneleon, Cre = Creek, Ces = RGT Cesario

Tableau 8 : Spectre de virulences des races de Pst isolées en 2016-2019 sur blé tendre, blé dur et triticales.

► B. Niveau de résistance au stade plantule des variétés

La synthèse des 3 années montre que 44 % des variétés de blé tendre sont résistantes à toutes les anciennes races (PstS0, Nord-européen) et seulement 6 variétés sur 143 sont sensibles à toutes les anciennes races. Peu de variétés de blé tendre sont sensibles à la race Tri2015 (9 %) (Tableau 9). Par contre un grand nombre est sensible à W1 ou W(-), 56 et 57 %, respectivement. Pour le blé dur, beaucoup sont résistantes à toutes les anciennes races (69 %). 38 % sont sensibles à Tri2015, seulement 15 % à W1 mais plus de la moitié sont sensibles à W(-) (52 %). Pour le triticale, pratiquement toutes les variétés sont résistantes à toutes les anciennes races (97 %). 32 % sont sensibles à Tri2015, 23 % à W1 et seulement 16 % à W(-). Une même variété peut être résistante ou sensible à plusieurs races, ce qui explique que le tableau n'apparaisse pas équilibré.

De nouvelles variétés, sensibles ou devenues sensibles au champ, Amboise et Orloge, ne sont attaquées que par le nouveau variant de W(-) (V17 VNemo). Les variétés Filon et Soliflor CS sont plutôt attaquées par des races V17. RGT Lexio et RGT Distingo sont sensibles à toutes ou pratiquement toutes les nouvelles races. Nemo et la variété Danoise Kalmar sont sensibles aux mêmes variants W(-) (A17 ou V17 VNemo) (Tableau 10).

► C. Phénotypage du panel variétés et des révéléteurs

Des races sont arrivées naturellement sur les essais, malgré de faibles pressions naturelles de rouille jaune en 2017, 2018 et 2019. En raison de ces contaminations externes sur la plupart des essais, l'analyse du comportement des variétés au stade adulte vis-à-vis de chacune des principales races visées dans le projet doit être considérée avec précaution.

C.i. Témoins révéléteurs

Seules les variétés présentant des comportements contrastés au stade adulte vis-à-vis des différentes races de rouille jaune ont pu être utilisées comme témoins révéléteurs de la présence des races. Ambition, et dans une moindre mesure Creek, sont de bons révéléteurs permettant de distinguer les races W1 à laquelle ils sont sensibles de W(-) à laquelle ils sont résistants. En revanche, Aigle, Cameleon, et RGT Cesario ne sont pas de bons révéléteurs en raison de leurs faibles niveaux de sensibilité au stade adulte. Bien que sensible au stade plantule, Rubisko est assez résistant au stade adulte à W1 et W(-).

Les races Tri2015 et W(-)VNemo étant apparues en France au début du projet, d'autres variétés révélatrices ont dû être utilisées. La variété Nemo, très sensible au stade adulte au variant de la race W(-)VNemo, mais résistant à l'autre variant de W(-), a été utilisée. Des variétés de triticale, et

Espèce	Variété	Effectif	Résistantes aux anciennes races (%)	Sensibles aux nouvelles races (%)					
				Trit 2015	W1	W-			
						A17 ANemo	V17 ANemo	A17 VNemo	V17 VNemo
Blé tendre	Révéléteurs	10	10	10	90	60	60	78	78
	Panel	10	50	10	60	40	67	56	86
	Variétés	123	46	9	53	38	53	52	77
Blé dur	Panel	10	80	50	20	67	60	50	67
	Variétés	16	62	31	12	44	50	50	-
Triticale	Panel	12	92	58	25	18	20	20	-
	Variétés	26	100	20	11	8	0	0	-

Tableau 9 : Bilan des résistances des variétés de blé tendre, blé dur et triticale testées au stade plantule vis à vis de 13 races de Pst en conditions contrôlées.

Variétés	Races							
	Warrior	Warrior (-)				Triticale 2015	Warrior /Kranich	Kranich
		All ANemo	All VNemo	V17 ANemo	V17 VNemo			
Ambition	S	R	R	R	R	R	S	S
VPM 1	I	R	R	S	S	R	S	I
Aigle	S	R	S	R	S	R	S	S
Némo	R	R	S	R	S	R	R	R
Kalmar	R	R	S	R	S	R	R	R
Amboise	R	R	R	R	S	R	R	R
Orloge	R	R	R	R	I	R	R	R
Soldlor CS	S	R	S	I	S	R	I	I
Filon	S	R	R	I	S	R	S	R
RGT Lexio	S	S	S	S	S	S	S	S
RGT Distingo	S	S	S	S	S	R	S	S

Sensible

Intermédiaire

Résistant

Tableau 10 : Réaction de résistance (R), sensibilité (S), Intermédiaire (I) au stade plantule des nouvelles variétés différentielles de blé vis-à-vis des races de Pst présentes en France depuis 2011 dont quatre variants de W(-).

en particulier Bienvenu, ont été utilisées pour mettre en évidence la présence de la race Tri2015.

Au total, 30 essais triticales et 25 essais blé dur ont été conservés pour leur capacité à discriminer les niveaux de résistance des variétés à la rouille jaune. Ces essais ont été regroupés en fonction des intensités de symptômes observées sur les témoins révélateurs permettant de postuler les principales races présentes.

C.ii. Le panel triticales

On observe que les variétés de triticales présentent un comportement contrasté entre les essais contaminés par la race Tri2015, à laquelle elles apparaissent plus sensibles, et les essais touchés uniquement par les races W(-) et W1. Triskell et Vuka sont résistantes à toutes les races présentes, y compris à Tri2015. GD13th27 et Anagram présentent également de bons niveaux de résistance. A l'opposé, Kaulos et RT 10013 figurent parmi les variétés les plus sensibles, en particulier vis-à-vis de Tri2015. Parmi les plus touchés en présence de Tri2015, Bienvenu est quasiment indemne de rouille jaune dans les essais contaminés uniquement par les races Warrior.

La plupart des variétés de triticales du panel sont indemnes de rouille jaune dans les essais W1. Cette race pourrait être peu virulente sur triticales au stade adulte. Mais avec seulement 2 essais identifiés comme contaminés avec W1 uniquement, cette observation mériterait d'être confirmée. En revanche, la race W(-) semble également virulente sur la plupart des variétés de triticales, même si les intensités d'attaque sont plus faibles qu'en présence de Tri2015 (Tableau 11).

C.iii. Panel blé dur

Luminur apparaît comme la variété de blé dur la plus sensible aux races de rouille jaune présentes dans les essais 2017, 2018 et 2019, suivie par Miradoux et Relief (Tableau 12). Casteldoux, Fabulis, Pastadou, RGT Nomur, Glucodur et Anvergur présentent régulièrement des symptômes qui restent modérés dans la plupart des situations. Ces variétés possèdent probablement d'assez bons niveaux de résistance partielle. Nobilis est quasiment indemne de rouille jaune dans tous les essais. Les variétés de blé dur du panel ne semblent pas présenter de différence significative de niveau de résistance au stade adulte vis-à-vis des races Tri2015, Warrior1 et Warrior(-).

	Races postulées	T15	W-	W1	T15 W1	W1W- VNémo	T15 W-Nemo
	nb essais	11 essais	6 essais	2 essais	7 essais	3 essais	1 essai
Blé tendre révélateur	VICTO	111	126	153	122	138	115
	RECITAL	67	109	96	106	89	99
	TOISONDOR	52	104	132	89	124	71
	CREEK	0	1	48	50	17	5
	AMBITION	1	4	102	66	60	16
	NEMO	1	9	0	29	91	71
	TALENT	10	53	71	65	42	77
Triti. révé.	SW TALENTRO	157	62	20	83	49	115
	BIENVENU	117	6	0	55	9	99
Panel triticales	KAULOS	97	36	15	66	27	82
	RT 10013	110	42	0	60	19	88
	COSINUS	37	30	0	60	11	55
	KEREON	35	22	13	45	11	55
	MAXIMAL	18	16	0	49	9	77
	TREFL	46	17	0	31	5	55
	ANAGRAM	30	3	0	22	2	38
	GD13th27	14	4		8	2	11
	VUKA	3	1	0	2	0	5
	TRISKELL	0	0	0	3	0	0

Tableau 11 : Notes de sévérité de rouille jaune sur le panel triticales, exprimées en % de la moyenne des variétés sensibles (Victo, Réctal, Toisonдор, SW Talentro) et regroupées selon les postulats de races majoritaires sur les essais.

	Races postulées	T15	W-	W1	T15 W1	W1W- VNémo	T15 W-Nemo
	nb essais	3 essais	7 essais	5 essais	3 essais	5 essais	2 essais
Blé tendre révélateur	TOISONDOR	82	96	101	105	107	110
	VICTO	120	115	126	131	123	130
	RECITAL	82	100	94	110	89	110
	CREEK	0	2	27	66	18	61
	AMBITION	0	5	69	78	36	90
	NEMO	0	11	2	16	75	32
Panel blé dur	LUMINUR	110	87	64	60	81	50
	RELIEF	69	48	29	20	52	62
	MIRADOUX	36	58	28	35	50	59
	CASTELDOUX	26	32	20	25	19	74
	FABULIS	26	31	12	20	19	77
	RGT NOMUR	23	21	11	24	21	52
	OVIDIO	37	20	11	27	13	42
	PASTADOU	14	11	5	10	15	52
	GLUCODUR	13	8	3	8	14	47
	ANVERGUR	0	10	3	2	12	44
	NOBILIS	1	0	0	0	2	7

Tableau 12 : Notes de sévérité de rouille jaune sur le panel blé dur, exprimées en % de la moyenne des variétés sensibles (Victo, Réctal, Toisonдор, Luminur) et regroupées selon les postulats de races majoritaires sur les essais;

D. Phénotypage des populations de triticale au champ

La matrice de corrélation entre la sévérité de rouille jaune observée sur les sites d'étude (Tableau 13), montre une bonne corrélation entre les sites Nord (FD, Cappelle en Pévèle et LD, Auchy lez Orchies) et le site Sud (RAGT, Druelle), mais indique que le deuxième site Sud (AO, Clermont Ferrand) est peu corrélé aux autres sites.

r Population	AO	FD	LD	RAGT
AO	1	-0,053	0,059	-0,100
FD	-0,053	1	0,804	0,760
LD	0,059	0,804	1	0,703
RAGT	-0,100	0,760	0,703	1
Race	Tri2015	W1	W1	Tri2015

Tableau 13 : Matrice de corrélation entre la sévérité de rouille observée sur les différents sites d'étude Nord (FD : Cappelle en Pévèle et LD : Auchy Lez Orchies).

On observe des résultats non corrélés entre les sites RAGT et AO de la zone sud alors que la souche inoculée est la même. Sur le site de RAGT, l'inoculation semble pourtant avoir réussi si on regarde les résultats des prélèvements de feuilles. Ces résultats questionnent sur la race qui se serait développée sur le site AO.

La Figure 3 montre la comparaison de la pression de rouille jaune moyenne sur les deux sites nord entre les phénotypages réalisés en 2017 (A1) et 2018 (A2). La sévérité causée par la race W1 est plus importante en 2018 qu'en 2017. La race Tri2015 n'ayant été utilisée qu'à partir de l'année 2, la comparaison n'a pu être réalisée.

En 2019 (A3), la rouille jaune s'est bien implantée sur les quatre sites d'étude permettant un phénotypage de qualité, aboutissant aux résultats présentés avec la Figure 4. Nous pouvons observer un bon gradient de sensibilité s'étalant de la note 1 (résistant) à la note 7 (sensible).

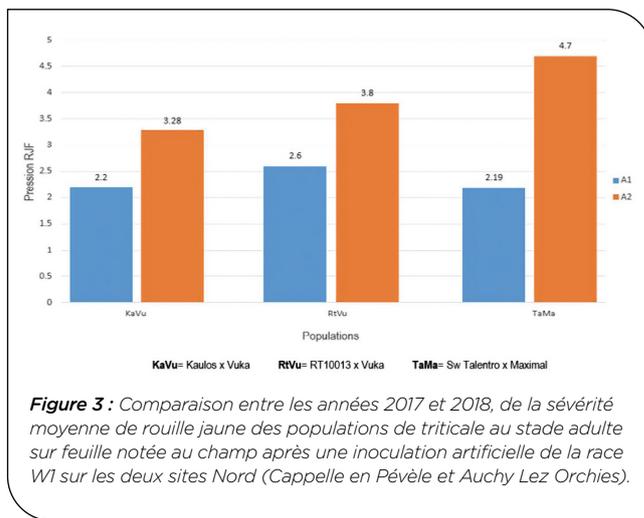


Figure 3 : Comparaison entre les années 2017 et 2018, de la sévérité moyenne de rouille jaune des populations de triticale au stade adulte sur feuille notée au champ après une inoculation artificielle de la race W1 sur les deux sites Nord (Cappelle en Pévèle et Auchy Lez Orchies).

Les témoins révélateurs de résistance (Cosinus, Maximal, Vuka) ou de sensibilité (Kaulos, RT10013, SW Talentro et Trefl) montrent des comportements attendus et viennent conforter l'idée d'une bonne représentativité de la sévérité de la rouille jaune l'année. La ségrégation observée montre une résistance quantitative dans les parents.

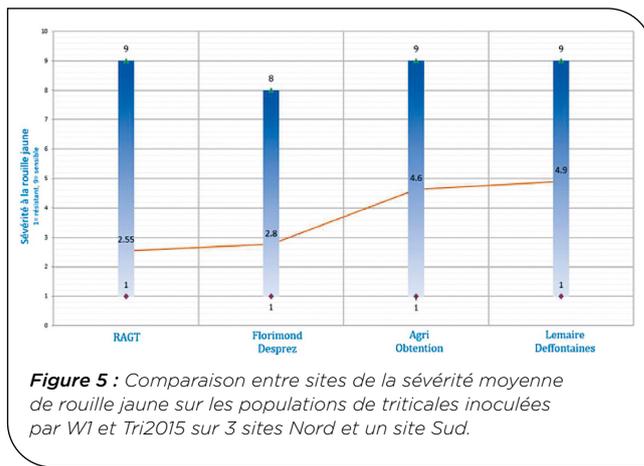


Figure 5 : Comparaison entre sites de la sévérité moyenne de rouille jaune sur les populations de triticales inoculées par W1 et Tri2015 sur 3 sites Nord et un site Sud.

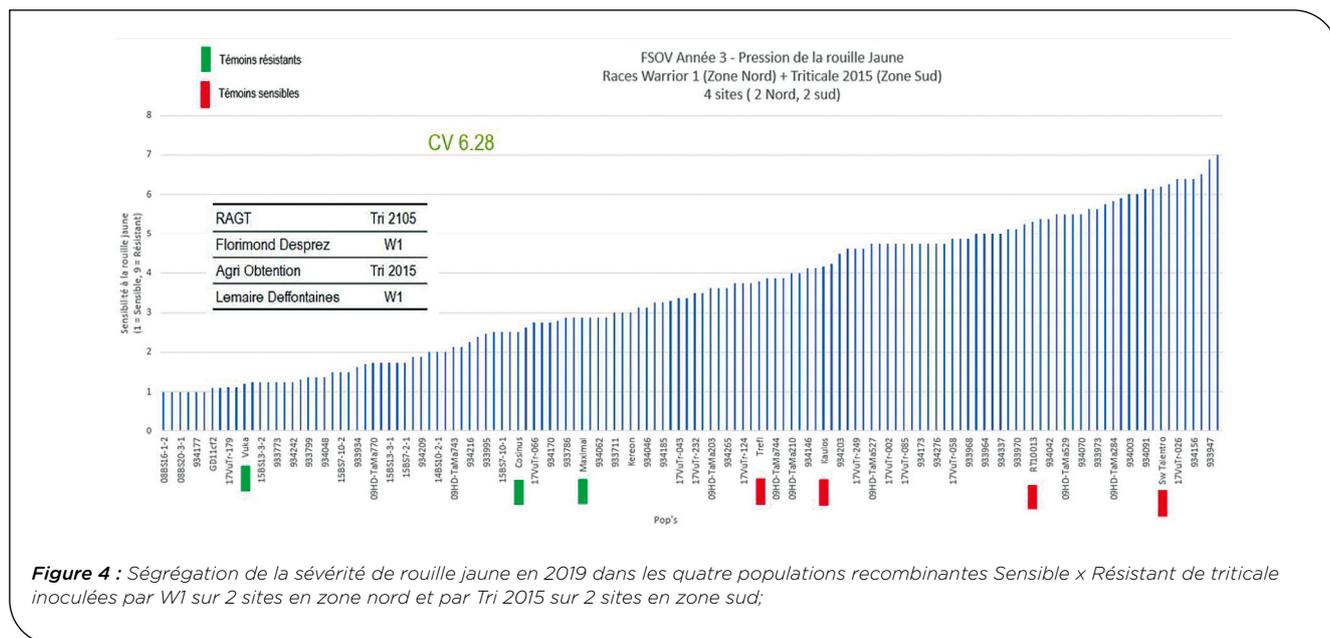


Figure 4 : Ségrégation de la sévérité de rouille jaune en 2019 dans les quatre populations recombinantes Sensible x Résistant de triticale inoculées par W1 sur 2 sites en zone nord et par Tri 2015 sur 2 sites en zone sud;

Le panel de triticales primaires qui dérivent de blés résistants à la rouille jaune montre une très bonne résistance dans un contexte contaminant (Figure 6).

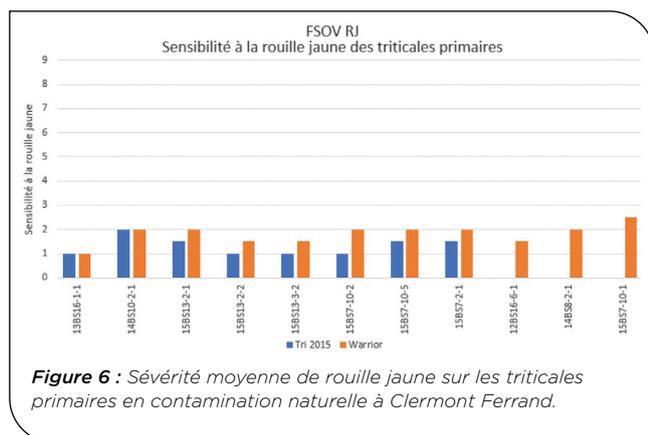


Figure 6 : Sévérité moyenne de rouille jaune sur les triticales primaires en contamination naturelle à Clermont Ferrand.

Ces résultats sont donc satisfaisants. Cependant, le transfert de ces résistances potentielles au niveau hexaploïde n'est pas assuré du fait qu'on ne connaît pas leur localisation : génomes A et B (conservés), génome D (perdu) ou génome R (nouvelles résistances potentielles) ? De plus, l'expression dans un autre contexte génétique peut être modifiée.

► E. Phénotypage des populations de blé dur

Le Tableau 14 résume les niveaux de rouille jaune observés dans les différents sites au cours des trois années du projet. Malgré le recours à des inoculations artificielles, les niveaux de symptômes ont été assez modérés. Ceci est directement en lien avec les conditions météorologiques qui conditionnent le développement de la maladie.

Site	2017	2018	2019
Verneuil (LG-77)	1,7	3	4,7
Montbartier (R2N-82)	2,3	2,5	-
Grisolles (SYN-82)	3,4	-	-
Lectoure (FD-32)	2,5	3,2	2

Tableau 14 : Moyennes observées de sévérité de rouille jaune sur les différents sites d'implantation de blé dur (Note de 1 indemne / résistant à 9 très touché).

Lorsque l'on s'intéresse aux différences entre populations, tous sites confondus, on observe également des niveaux moyens assez variables (Tableau 15 et Figure 7).

Site	Moyenne	ET	Gamme
Nobilis x Fabulis (NF)	2,2	1,1	1 à 6
RGT Nomur x Miradoux (NM)	4	1,3	1 à 8
Miradoux x Pastadoux (MP)	3,5	1	1 à 7
Ovidio x Glucodur (GO)	1,8	0,7	1 à 4
Toutes populations	2,9	1,4	

Tableau 15 : Moyennes observées de sévérité de rouille jaune pour les différentes populations de blé dur (tous sites confondus) (Note de 1 indemne / résistant à 9 très touché).

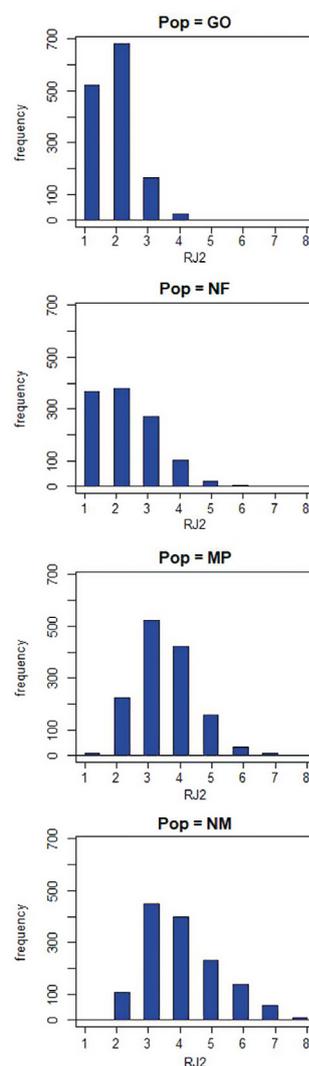


Figure 7 : Répartition des notations de sévérité de rouille jaune sur blé dur par population (Note de 1 indemne/ résistant à 9 très touché/sensible).

A l'issue des premières années de phénotypage, il était prévu de sélectionner trois des quatre populations en fonction des données phénotypiques recueillies pour le génotypage et la recherche de QTLs. Les résultats obtenus nous ont amenés à écarter la population Ovidio x Glucodur. Elle a donc été remplacée par la population Nobilis x Fabulis que les partenaires ont jugé utile d'évaluer plus avant en 3^{ème} année.

L'ensemble des notations réalisées sur blé dur au cours de ce projet ont été compilées afin d'étudier les corrélations entre années (Tableau 16). Bien qu'il s'agisse de races différentes (W(-) à Verneuil et W1 à Lectoure), on observe une très bonne corrélation entre les phénotypages rouille jaune réalisés en 2019 sur ces deux sites (RJ_19_VER et RJ_19_LEC).

Ces notations 2019 sont également bien corrélées avec celles réalisées en 2018 à Lectoure, Montbartier et Grisolles. En revanche, le tableau 16 met en évidence le comportement atypique des notations 2018 de Verneuil. Enfin, les corrélations avec l'année 2017 sont peu satisfaisantes. Cela s'explique par la trop faible pression rouille jaune observée en 2017.

	RJ_17_GRI	RJ_17_LEC	RI_17_MBT	RJ_17_VER	RJ_18_LEC	RI_18_MBT	RJ_18_VER	RJ_19_LEC
RJ_17_GRI								
RJ_17_LEC	-0,04883949							
RI_17_MBT	0,27382326	-0,13214577						
RJ_17_VER	0,16328283	-0,19692195	0,45155054					
RJ_18_LEC	0,08515739	0,02542504	0,13154225	0,17049835				
RI_18_MBT	-0,11408602	0,00489119	0,08623566	0,19595185	0,60039654			
RJ_18_VER	0,12831045	-0,00929899	0,20124435	0,09811544	-0,05841145	-0,17271055		
RJ_19_LEC	0,05613077	0,04001036	0,0427121	0,11289393	0,58189902	0,64814242	-0,1427676	
RJ_19_VER	-0,09122443	0,02304389	0,0128059	0,17916149	0,65510385	0,69955972	-0,11636837	0,74548988

Tableau 16 : Matrice de corrélations pour les notations rouille jaune pour les 3 années du projet.

Par ailleurs, les corrélations entre répétitions pour un même site sont assez élevées.

Des races différentes de rouille jaune (W1 et W(-)) ont été utilisées dans les sites d'expérimentation blé dur. Aucun comportement spécifique n'a été mis en évidence entre sites concernés par la même race. Cela laisse penser à des mécanismes de résistance communs pour les deux races utilisées.

On retrouve les mêmes lignées identifiées comme étant les plus résistantes dans tous les lieux, et inversement en bas de tableau avec les lignées les plus sensibles. Ces corrélations entre expérimentations et entre année est un prérequis à la recherche de QTLs associés à la résistance à la rouille jaune.

► F. Recherche de QTL de résistance chez le blé dur et le triticale

F.i. Blé dur

Une carte génétique a été réalisée pour la population RIL F6 de blé dur Nomur x Miradoux (214 individus) avec 676 marqueurs polymorphes de la puce AXIOM 35K à l'aide du logiciel Mapdisto. La carte obtenue couvre tous les chromosomes sauf le 7A. Elle présente

une bonne colinéarité avec les 5 cartes obtenues par D Milliot-Stoclin.

Neuf zones de résistance ont été mises en évidence par la recherche de QTL réalisée, avec le package Rqtl, sur les données de phénotypage (4 lieux- 3 années) des 3 populations RIL, Miradoux x Pastadoux, Nobilis x Fabulis et Nomur x Miradoux. Un QTL majeur de résistance à la rouille jaune multi-années (2018-2019) et multi-lieux (Verneuil, Montbardier, Lectoure) a été mis en évidence à la position de 50cM sur le chromosome 1B de la population NF (LOD max 26,1, 48,2 % de l'AUDPC (aire sous la courbe de progression de maladie)). Ce QTL est contigu à un QTL spécifique de l'année 2017 en position 80,5cM sur le même chromosome. Le parent donneur du QTL 1B est Nobilis avec des effets maximums de respectivement -7,7 points pour l'AUDPC de Verneuil 2018 et -15 points pour l'AUDPC de Lectoure 2019.

Le QTL 1B est confirmé par génétique d'association. Une analyse de génétique d'association réalisée avec 2689 marqueurs SNP polymorphes entre les 3 populations (657 individus) à l'aide du package R GAPIT a mis en évidence plusieurs MTA (associations de marqueur et caractère) dont certains colocalisent avec les QTL 1B au seuil de Bonferroni de $1,86 \cdot 10^{-5}$.

	QTL	pops	Lieux	Années	% AUDPC max	Effet max AUDPC	Donneur
meta QTL 1B	11	NF	MVL	17, 18, 19	48,20%	-15	Nobilis
meta QTL 7B	11	PM et NM	M, V, L	17 et 18	11,90 %	-3,97	Miradou
meta QTL 5B	7	PM et NM	M, V	17 et 18	11,10 %	-4,1	Pastadoux et Nomur
meta QTL 2B	7	PM	MVL	17, 18	9,80 %	-4,27	Miradou
meta QTL 4A	8	NM et NF	CVML	17 ; 18	8,20 %	-3,5	Nomur et Nobilis
meta QTL 6B	6	NM et NF	GMV	17, 18	7,80 %	-3,4	Nomur et Nobilis
	QTL 7A	NF	Monbartier	2019	8,40 %	-4,4	Nobilis
	QTL 2A	PM	Verneuil	2017	6,92 %	-0,39	Pastadoux

Tableau 17 : Recherche de QTL dans trois populations recombinantes de blé dur.

MTA	Chrom.	Position blé tendre	Lieux	Années	Effet max AUDPC	Donneur	
AX-111564517	1B	327237899	M et V	2018	-4,12	Nomur, Nobilis	metaQTL1B
AX-178078320	1B	328640622	M et V	2018	-4,37	Nomur, Nobilis	metaQTL1B
AX-109137864	1B	329206791	Montbartier	2018	-4,45	Fabulis, Miradoux, Pastadou	
AX-110084527	1B	330501128	Montbartier	2018	-3,35	Nomur, Nobilis	
AX-178077559	1B	331919953	Montbartier	2018	-3,95	Nomur, Nobilis	
AX-110597457	1B	332081835	Montbartier	2018	-4,14	Fabulis, Miradoux, Pastadou	
AX-108961898	1B	332163124	M et V	2018	-4,59	Fabulis, Miradoux, Pastadou	
AX-178059396	1B	332568012	Montbartier	2018	-3,84	Nomur, Nobilis	
AX-178064351	1B	333208165	Montbartier	2018	-2,88	Miradoux	
AX-109011717	1B	333324135	Montbartier	2018	-4,05	Fabulis, Miradoux, Pastadou	
AX-95191356	1B	333602597	Montbartier	2018	-3,88	Fabulis, Miradoux, Pastadou	
AX-89616102	1B	334122822	Montbartier	2018	-3,59	Nomur, Nobilis	
AX-178066010	1B	334477063	Montbartier	2018	-4,02	Nomur, Nobilis	
AX-111518011	1B	334890166	Montbartier	2018	-3,81	Fabulis, Miradoux, Pastadou	
AX-109977850	1B	336210260	Montbartier	2018	-3,35	Nomur, Nobilis	
AX-86163964	1A	298565408	Montbartier	2018	-3,65	Fabulis, Miradoux, Pastadou	
AX-112288900	3B	537420837	Lectoure	17, 18	-0,45	Fabulis, Nobilis, Miradoux, Pastadou	
AX-178071014	4D	19784345	Lectoure	2017	-0,43	Nomur	
AX-178064643	4D	74415690	Lectoure	2017	-0,37	Nomur	
AX-178073942	6A	0	Lectoure	17, 18	-0,92	Nomur	
AX-178075287	6D	26598001	Lectoure	17, 18	-0,83	Fabulis, Nobilis, Miradoux, Pastadou	
AX-178057447	7A	611468750	Lectoure	17, 18	-0,84	Fabulis, Nobilis, Miradoux, Pastadou	

Tableau 18 : Recherche de QTL dans trois populations recombinantes de blé dur.

Le déséquilibre de liaison des marqueurs blé dur d'une part et triticales de l'autre a été calculé à l'aide du package R LDcorSV. Les mesures du LD ont permis de confirmer l'existence de 2 QTL sur le chromosome 1B du blé dur au lieu d'un seul.

De même, la projection des marqueurs pic du QTL 1B sur la carte physique de référence du blé tendre confirme l'existence de 2 QTL distincts pour la résistance à la rouille jaune des années 2018 et 2019 d'une part et 2017 d'autre part (Figure 8).

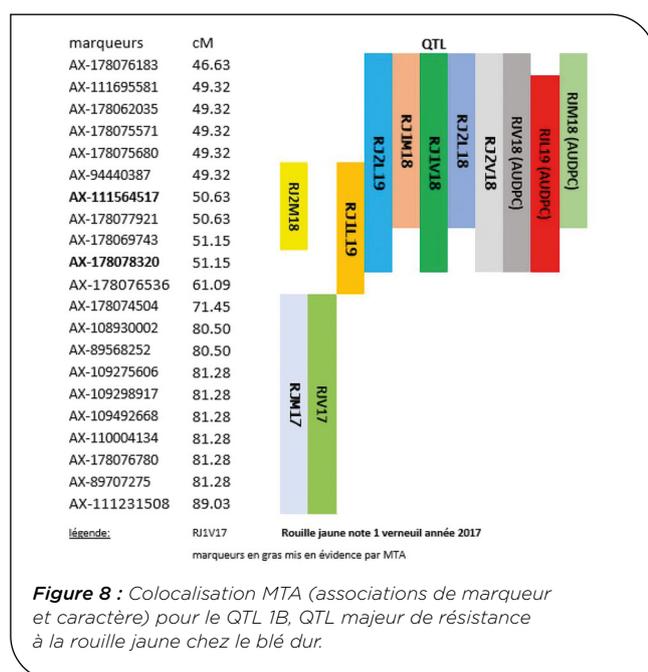


Figure 8 : Colocalisation MTA (associations de marqueur et caractère) pour le QTL 1B, QTL majeur de résistance à la rouille jaune chez le blé dur.

F.ii. Triticale

Pour les 3 populations RILs, Vuka x Trefl, Vuka x Kaulo et Vuka x RT10013, les marqueurs DArT SNP présentant une ségrégation attendue ont été utilisés pour réaliser une cartographie avec le logiciel Mapdisto. Tous les chromosomes sont couverts et les cartes des 4 populations sont concordantes entre elles au niveau des marqueurs communs.

Une recherche de QTL a été réalisée, avec le package Rqtl, à partir des 4 cartes génétiques et des données des 2 années de phénotypage de la résistance à la rouille jaune. Un QTL unique, majeur, est identifié sur les 4 populations et dans les 4 lieux et 2 années sur le chromosome 6R. Ce QTL explique jusqu'à 52,7 % de la résistance au niveau des feuilles (LOD 35) et 57 % de la résistance à la rouille jaune au niveau de l'épi. Les parents donneurs du QTL sont Vuka et Maximal avec des effets maximums de respectivement -3,9 et -2,32 pour la note de résistance des feuilles et de respectivement -4,2 et -1,63 pour la note de résistance de l'épi.

Le QTL majeur 6R est confirmé par génétique d'association. Une analyse de génétique d'association réalisée avec 36649 marqueurs DArT SNP polymorphes entre les 4 populations a mis en évidence plusieurs MTA dont certains colocalisent avec les QTL 6R au seuil de Bonferroni de $3,7 \cdot 10^{-6}$.

► G. Estimation de l'intensité épidémique annuelle par le nombre de cycles infectieux calculé en fonction de la température

Nous avons calculé le nombre théorique de générations mensuelles du parasite sur plus de 200 sites, ensuite

regroupés en zones géographiques en se basant sur le modèle de Zadoks (1971), revu par Rapilly (1976) qui exprime la durée de la période de latence en fonction de la température journalière. Les données de températures journalières sont fournies par Météo-France. Le nombre de générations a été calculé à l'échelle mensuelle pour 13 années de données (d'août 2000 à juillet 2013) incluant des années de pressions de maladie différentes. La Figure 9 montre le nombre de générations mensuelles pour ces 13 années de référence (moyenne, minimum et maximum), ainsi que les courbes de 4 années particulières : 2013 (faible épidémie), 2014 (forte épidémie), 2018 et 2019 (années du projet). Les conditions particulièrement favorables de 2014 ont été très propices au développement de la maladie, avec une apparition précoce et une nuisibilité importante ce qui est cohérent avec les sorties du modèle et l'émergence de la race adaptée au triticale en particulier. La campagne 2018 a été marquée, jusqu'à fin janvier/mi-février, par un climat propice par rapport aux autres années, avec un mois de janvier exceptionnellement propice. Cependant, le mois de février et de mars dans une moindre mesure, ont défavorisé le développement du champignon assurant une rupture qui a limité tout développement précoce de la maladie et en cohérence avec les retours du terrain par les coopératives, firmes phytopharmaceutiques, réseaux d'observations et suivi des agriculteurs. Finalement, après un retour de conditions favorables, des foyers ont pu être signalés mi-avril en bordure maritime notamment (Poitou-Charentes, bordure Manche). Les chaleurs de fin de cycle ainsi que les interventions fongicides ont toutefois limité le développement épidémique. Remarquons que certaines variétés dites résistantes ont été déclassées en 2018 (par exemple Nemo).

La campagne 2019 a été marquée par un climat défavorable en janvier par endroits puis en avril/mai ce qui a limité l'impact de la rouille jaune. La fraîcheur de fin janvier a limité le développement de la maladie, notamment pour l'est de la France. Si le climat de février et mars a été plutôt favorable et a conduit au développement de la maladie sur une grande moitié

ouest, le retour à des températures fraîches en mai, combinées aux traitements fongicides, a limité l'impact de la maladie. Malgré un niveau de résistance variétale des variétés semées qui progresse, certains comportements variétaux continuent d'étonner sur le terrain.

Lors de ce projet, un développement informatique a été effectué afin de disposer de l'information à l'échelle départementale.

3 Conclusion-Perspectives

Cette période épidémique de 3 années (2017-2019), caractérisée par le nombre de générations moyennes du parasite en fonction de la température moyenne, montre qu'il s'agit d'années épidémiques où la pression de maladie était faible à moyenne, du fait de la discontinuité des périodes favorables à l'infection. Le modèle estime l'intensité épidémique par la durée de la période de latence en fonction de la température journalière. Il conviendrait de confirmer que les courbes de réponse à la température utilisées dans le modèle sont pertinentes compte tenu de la réponse à la température des races actuelles. Malgré la simplicité du modèle, avec la prise en compte d'un seul facteur climatique facilement accessible, les résultats obtenus sont cohérents avec les observations de terrain.

Suite à la forte épidémie de rouille jaune en 2014, le GIE blé dur et le GIE triticale ont vu la nécessité de rechercher des sources de résistance variétale à la fois au stade plantule et au stade adulte chez ces deux espèces. Ce projet a répondu à l'attente de la sélection et des coopératives en repérant des résistances exprimées au stade plantule et adulte chez les deux espèces vis-à-vis des races inféodées à chacune d'elles. Le génotypage des populations parasites de *Pst* observées entre 2016 et 2019 a permis de distinguer trois races principales W1, W(-) et Tri(2015). Des variants de W(-), virulents et avirulents sur *Yr17*, sont distingués par pathotypage. La race dominante sur blé dur est W(-) avec deux variants A17 et V17 comme pour le blé tendre et quelques rares

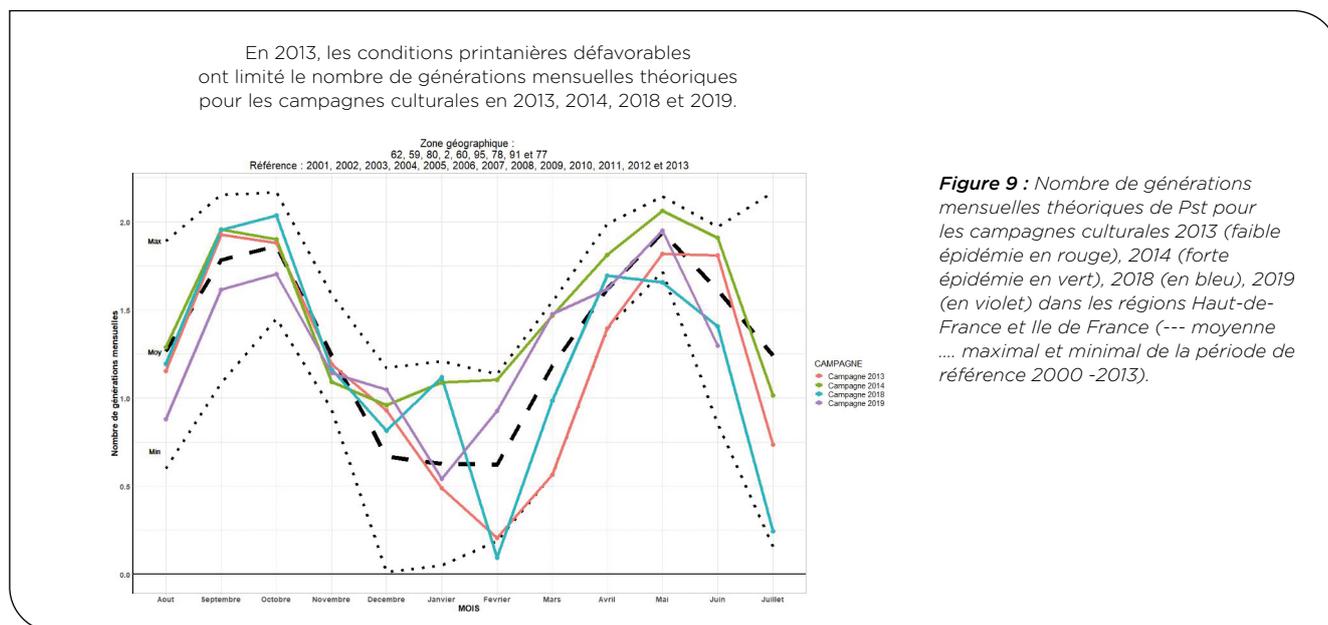


Figure 9 : Nombre de générations mensuelles théoriques de *Pst* pour les campagnes culturales 2013 (faible épidémie en rouge), 2014 (forte épidémie en vert), 2018 (en bleu), 2019 (en violet) dans les régions Haut-de-France et Ile de France (--- moyenne maximal et minimal de la période de référence 2000 -2013).

isolats de Tri2015. Nous retrouvons les résultats décrits aux Etats-Unis, les isolats de *Pst* issus de blé dur ne diffèrent pas de ceux de blé tendre (Holtz *et al.*, 2014 ; X. Chen, comm. pers.). Cette structure de population diffère de celle observée pour la rouille brune en France où les races de rouille brune (*Puccinia triticina*) sur blé tendre et sur blé dur sont différentes ; la majorité des races détectées sur le blé dur ne sont pas ou peu retrouvés sur le blé tendre (Goyeau *et al.*, 2006).

Le triticales se caractérise par la sélection de la race Tri2015 qui ne se développe pas sur le blé tendre étant donné son nombre limité de virulences. Tri2015, présente sur le territoire depuis 2012, se caractérise par une agressivité élevée dans les conditions chaudes par une plus courte période de latence que la race W(-). Les isolats W(-), issus de blé tendre et de blé dur, ont quant à eux une meilleure efficacité d'infection que les isolats Tri2015 aux températures moyennes de 10 et 15°C.

Les tests de résistance au stade plantule ont révélé des sources de résistance chez les trois espèces et en particulier chez le triticales. Les tests variétaux conduits au champ sur un panel de variétés des trois espèces et des variétés récentes en conditions d'inoculation artificielle chez les sélectionneurs et en conditions naturelles chez les coopératives et INRAE, ont montré la stabilité de la résistance de la majorité des variétés et quelques contournements comme pour les variétés de blé tendre Nemo et Amboise. La variété triticales Bienvenu semble être un bon révélateur de la présence de la race Tri2015. La plupart des variétés du panel Triticales sont indemnes vis-à-vis de W1 mais peuvent être attaquées par W(-) avec une intensité moindre que par Tri2015. Les variétés ou lignées Triskell, Vuka, GD13th27 et Anagram sont résistantes. La variété de blé dur Nobilis est quasiment indemne. Casteldoux, Fabulis, Pastadou, RGT Nomur, Glucodur et Anvergur ont de bons niveaux de résistance partielle. Les triticales primaires, source potentielle de nouvelles résistances venant du seigle, se sont révélés en général très résistants aux 3 races. Certains triticales primaires ont déjà été utilisés en croisements avec des triticales élites et seront suivis dans les années à venir.

L'analyse du niveau de résistance au champ d'environ 200 descendants de 4 populations de blé dur et de 4 populations de triticales, inoculées par la race W1,

W(-) ou Tri2015 sur 2 lieux par race durant 2 années a montré la ségrégation de gènes de résistance de type quantitative.

Le phénotypage du niveau de résistance au stade adulte sur feuilles et sur épis de populations de blé dur et de triticales après inoculation artificielle a permis la recherche de QTL de résistance à la rouille jaune. Les quatre populations de triticales ont été phénotypées après inoculation avec deux races, dans les sites Nord avec la race W1 et les sites Centre-Sud avec la race Tri2015. Les 4 populations de triticales ont été génotypées grâce à la technologie DArTSeq. Afin de permettre un lien éventuel entre les populations de triticales et de blé dur, une partie de la population de triticales SW Talentro x Maximal a été génotypée avec la puce 35K Axiom. Les cartes génétiques individuelles et une carte consensus ont été réalisées. Un même QTL majeur est identifié sur le chromosome 6R pour la résistance au niveau des feuilles et de l'épi. Les parents donneurs du QTL de résistance sont Vuka et Maximal avec des effets pour la résistance des feuilles et de l'épi.

Les quatre populations de blé dur ont été phénotypées après inoculation par les races W1 et W(-) sur 4 sites. Le génotypage de la population de blé dur RGT Nomur x Miradoux a été réalisé à l'aide de la puce Axiom 35K développée par Breedwheat. Un QTL majeur de résistance issu de Nobilis sur le chromosome 1B a été mis en évidence et l'existence de 2 QTL sur le chromosome 1B du blé dur a été confirmée. La détection de QTL de résistance à la rouille jaune menée par population et en combinant les différentes populations par espèce a montré l'existence pour les 2 espèces de QTL majeurs de résistance, sur le chromosome 6R du triticales et sur le chromosome 1B du blé dur.

Les études sont poursuivies par deux projets FSOV. Le GIE Triticales conduit le projet TritiRJ, *Identification et exploitation de sources de résistance à la rouille jaune chez le triticales*. L'objectif est de cumuler des nouvelles sources de résistance dans des géniteurs triticales en affinant la localisation du QTL 6R et en recherchant de nouvelles sources de résistances au CIMMYT (Mexique). Le projet Durable, *Spécificité des résistances du blé dur aux maladies foliaires du blé : cartes, marqueurs et gènes*, conduit une analyse plus fine du QTL majeur de résistance du blé dur (1B).

Références bibliographiques

Ali S., Gautier A., Leconte M., Enjalbert J., de Vallavieille-Pope C., 2011. A rapid genotyping method for an obligate fungal pathogen, *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici*, based on DNA extraction from infected leaf and Multiplex PCR genotyping. *BMC Research Notes* 1-5. <http://www.biomedcentral.com/1756-0500/4/240>.

Ali S., Rodriguez-Algaba J., Thach T., Sørensen C., Hansen J.G., Lassen P., Hodson D., Nazari, K., Justesen A.F., Hovmøller M.S., 2017. Yellow rust epidemics worldwide were caused by pathogen races from divergent genetic lineages. *Frontiers in Plant Science* 8, 1057.

Audenaert K., Troch V., Landschoot S., Haesaert G., 2014. Biotic stresses in the anthropogenic hybrid triticales (x* *Triticosecale* Wittmack): current knowledge and breeding challenges. *European Journal of Plant Pathology* 140, 615-630.

Chen X. M., 2005. Epidemiology and control of stripe rust [*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*] on wheat. *Canadian Journal of Plant Pathology* 27, 314-337.

Chen X. M., 2013. High-temperature adult-plant resistance, key for sustainable control of stripe rust. *American Journal of Plant Sciences* 4, 608-627.

- Cheng P., Xu L. S., Wang M. N., See D. R., Chen X. M., 2014. Molecular mapping of genes *Yr64* and *Yr65* for stripe rust resistance in hexaploid derivatives of durum wheat accessions PI331260 and PI 480016, *Theoretical and Applied Genetics* 127, 2267–2277.
- Dedryver F., Paillard S., Mallard S., Robert O., Trottet M., Nègre S., Verplancke G., Jahier J., 2009. Characterization of genetic components involved in durable resistance to stripe rust in the bread wheat 'Renan'. *Phytopathology* 99, 968–973.
- Goyeau H., Park R., Schaeffer B., Lannou C., 2006. Distribution of pathotypes with regard to host cultivars in French wheat leaf rust populations. *Phytopathology*, 96(3), 264–273.
- Hau B., de Vallavieille-Pope C., 2006. Wind-dispersed diseases. In: *The Epidemiology of Plant Diseases*. p. 387–416, Eds B. M. Cooke, D. Gareth Jones and B. Kaye, Second Edition, Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- Holtz M. D., Kumar K., Zantinge J. L., Xi K., 2014. Genetic diversity of *Puccinia striiformis* from cereals in Alberta, Canada. *Plant Pathology* 63, 415–424
- Hovmøller M. S., Walter S., Bayles R., Hubbard A., Flath K., Sommerfeldt N., Leconte M., Czembor P., Rodriguez-Algaba J., Thach T., Hansen J. G., Lassen P., Justesen A. F., Ali S., de Vallavieille-Pope C., 2016. Replacement of the European wheat yellow rust population by new races from centre of diversity in the near-Himalayan region. *Plant Pathology* 65, 402411.
- Hovmøller M. S., Sørensen C. K., Walter S., Justesen A. F., 2011. Diversity of *Puccinia striiformis* on cereals and grasses. *Annual Review of Phytopathology* 49, 197–217.
- Lefèvre S., Leconte M., de Vallavieille-Pope C., 2015. Rouille jaune du blé en France trois facteurs interagissent. *Phytoma* 683, 11–14.
- Li H., Guo X. X., Wang C. Y., Ji W. Q., 2015. Spontaneous and divergent hexaploid triticales derived from common wheat * rye by complete elimination of D-genome chromosomes. *PLoS ONE* 10 (3) Pages: e0120421, DOI: 10.1371/journal.pone.0120421
- Mallard S., Gaudet D., Aldeia A., Abelard C., Besnard A. L., Sourdille P., Dedryver F., 2005. Genetic analysis of durable resistance to yellow rust in bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 110, 1401–1409.
- Milus E. A., Kristensen K., Hovmøller M. S., 2009. Evidence for increased aggressiveness in a recent widespread strain of *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* causing stripe rust of wheat. *Phytopathology* 99, 89–94.
- Paillard S., Trotoux-Verplancke G., Perretant M. R., Mohamadi F., Leconte M., Coedel S., de Vallavieille-Pope C., Dedryver F., 2012. Durable resistance to stripe rust is due to three specific resistance genes in French bread wheat cultivar Apache. *Theoretical and Applied Genetics* 125(5), 955–965.
- Perronne R., Dubs F., de Vallavieille-Pope C., Leconte M., du Cheyron P., Cadot V., Vidal T., Enjalbert J., 2021. Spatiotemporal changes in varietal resistance to wheat yellow rust in France reveal an increase in field resistance level during the period 1985–2018. *Phytopathology* 111, 1602–1612.
- Rapilly F., 1976. Essai d'explication de l'épidémie de rouille jaune sur blé, en 1975. *Le Sélectionneur Français* 22, 47–52.
- Rosewarne G. M., HerreraFoessel S. A, Singh R. P., HuertaEspino J., Lan C. X., He Z. H., 2013. Quantitative trait loci of stripe rust resistance in wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 126, 2427–2449.
- Sørensen, C. K., Thach, T., Hovmøller, M. S. 2016. Evaluation of spray and point inoculation methods for the phenotyping of *Puccinia striiformis* on wheat. *Plant Disease* 100:1064–1070.
- de Vallavieille-Pope C., Ali S., Leconte M., Enjalbert J., Delos M., Rouzet J., 2012. Virulence dynamics and regional structuring of *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in France between 1984 and 2009, *Plant Disease* 96,131–140.
- de Vallavieille-Pope C Leconte M., du Cheyron P., Maumené C., 2012. Rouille jaune : une nouvelle race envahit l'Europe. *Perspectives Agricoles* 394 -Novembre 2012, 54.
- de Vallavieille-Pope C., Bahri B., Leconte M., Zurfluh O., Belaid Y., Maghrebi E., Huber L., Launay M., Bancal M.O., 2018. Thermal generalist behavior of invasive *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* strains under current and future climate conditions. *Plant Pathology* 67, 1307–1320.
- Wellings C. R., 2011. Global status of stripe rust: a review of historical and current threats. *Euphytica* 179, 129–41.
- Xu L. S., Wang M. N., Cheng P., Kang Z. S., Hulbert S. H., Chen X. M., 2013. Molecular mapping of *Yr53*, a new gene for stripe rust resistance in durum wheat accession PI 480148 and its transfer to common wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 126, 523–533.
- Yang M. Y., Ren T. H., Yan, B. J., Li, Z., Ren Z. L., 2014. Diversity resistance to *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* in rye chromosome arm 1RS expressed in wheat. *Genetics and Molecular Research* 13(4)8783–8793, DOI: 10.4238/2014. October.27.20
- Zadoks J.C., Chang T.T., Konzak C.F., 1974. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research* 14, 415–421.
- Zhou J. P., Zhang H.Y., Yang Z. J. et al., 2012. Characterization of new T2DS.2DL-R translocation triticales ZH-1 with multiple resistances to diseases. *Genetic Resources and Crop Evolution* 59,1161–1168.