

TritiRJ : Identification et exploitation de sources de résistance à la rouille jaune chez le triticale

Valérie LAURENT¹, Annaig BOUGUENNEC², Pierre SOURDILLE², Frédéric CHOULET², Éric DELALEAU³, Frédéric FANTIN⁴, Anthony ROULLIER⁵, Philippe du CHEYRON⁶, Faharidine MOHAMADI⁶, Pierre PIN⁷, Pauline ROBERT⁷, Pascal GIRAUDAU⁷, Karim AMMAR⁸, Christophe JEUDI^{1*}

1 – Florimond Desprez Veuve et Fils, BP 41, 59242 Cappelle en Pévèle

2 – INRAE, UCA, UMR1095 GDEC, 63000, 5 chemin de Beaulieu Clermont-Ferrand, FRANCE

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

4 – Agri-obtentions URD78, Ferme de Gauvilliers, 78660 Orsonville

5 – RAGT 2n, rue Emile Singla, site de Bourran, 12000 Rodez

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

7 – SECOBRA, Le Bois Henry, 78580 Maule

8 – CIMMYT INT., carretera Mexico-Veracruz KM45 El Batán, 56237, Texcoco MEXIQUE

*Coordinateur du projet : GIE Triticale

INTRODUCTION

La France est le 3^{ème} producteur Européen de triticale, après la Pologne et l'Allemagne, avec une production annuelle autour de 1.5 millions de tonnes. Après une augmentation quasi-constante depuis 30 ans et un pic à 416 000 ha en 2012, les surfaces de triticale en France se situent actuellement à environ 250 000 ha en 2025 (source Agreste, 2026), répartis sur 5 bassins : Bretagne, Centre-Est, Pays de Loire, Centre-Ouest et Occitanie. Chez cette espèce destinée essentiellement au marché fourrager, le progrès génétique a permis une amélioration de la qualité du grain (moins d'échaudage notamment) et du rendement en grains et en pailles. L'offre variétale s'est élargie, avec actuellement une trentaine de variétés disponibles en France. Issu du croisement entre un blé (*Triticum spp.*) et un seigle (*Secale cereale*), le triticale (x *Triticosecale*) est une céréale récente : l'obtention régulière des premiers triticales stables et fertiles remonte à la fin des années 1930 avec l'apparition de la colchicine et les programmes de sélection n'ont débuté que dans les années 1960. L'origine récente de l'espèce a pour conséquence une base génétique encore relativement étroite.

En conditions climatiques et édaphiques peu favorables, le rendement du triticale est supérieur à celui du blé. En conséquence, le triticale est une culture indispensable dans des zones où les stress tels que les sols hydromorphes, la sécheresse et l'acidité ne permettent pas la culture du blé (Audenaert *et al.* 2014). Par ailleurs, le triticale est particulièrement adapté à la culture à bas niveaux d'intrants, par ses besoins en nutriments plus modestes que le blé, et par un bon niveau de résistance aux bioagresseurs.

Néanmoins, dès les années 1990, la sensibilité du triticale aux rouilles a été rapportée en Allemagne, en Russie et en Belgique (Audenaert *et al.*, 2014), puis en Pologne (Sodkiewicz and Strzembicka, 2004). En effet, avec la forte progression des surfaces cultivées en triticale, l'incidence des maladies sur cette culture a évolué (Oettler, 2005), avec une adaptation des agents pathogènes fongiques à ce nouvel hôte. A titre d'exemple, la rouille jaune, causée par le champignon biotrophe *Puccinia striiformis*, 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, et se traduit par une réduction du poids de mille grains et 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 (Loi d'avenir pour l'agriculture, l'alimentation et la forêt, 2014).

La rouille jaune est commune dans les régions au climat frais et humide (Hau et de Vallavieille-Pope, 2006). Depuis 2011-2012, la souche d'origine exotique Warrior, virulente sur triticale, s'est propagée en Europe et a provoqué des attaques de rouille jaune majeures qui ont participées à la baisse de surfaces de triticale en France. De plus, une race (triticale agressive) spécifique du triticale a causé de graves dégâts en Scandinavie en 2009-2010 (Ali *et al.*, 2017) et a été isolée à faible fréquence sur notre territoire. La race Triticale2015 a ensuite été détectée en Europe en 2015 (Hovmøller *et al.*, 2018).

Les études du déterminisme génétique de la résistance aux principales maladies préoccupantes du triticale (oïdium, rouilles et fusariose ; Audenaert *et al.*, 2014) sont encore peu développées. Une analyse de génétique d'association pour la résistance à la rouille jaune a été conduite sur 919 lignées et variétés de triticale (Losert *et al.*, 2017). Elle a permis de mettre en évidence une résistance de type quantitatif, basée sur quelques QTL à effet moyen. Chez le blé tendre, il existe une soixantaine de gènes de résistance à la rouille jaune et des gènes de résistance du seigle peuvent être également efficace chez le triticale, le seigle étant le donneur du génome R du triticale. Si le seigle a fourni le gène de résistance à la rouille jaune, aujourd'hui contourné, *Yr9*, localisé sur le chromosome 1RS, il peut être source d'autres résistances (Yang *et al.*, 2014). Ainsi le gène *Yr83*, situé sur le chromosome 6RL, a été identifié à partir de la lignée de triticale T-701 (Li *et al.*, 2020). Si la base génétique de ces résistances à la rouille jaune ne repose que sur ces quelques

gènes de résistance, l'évolution des populations de *P. striiformis* pourrait facilement détériorer le niveau de résistance de ces variétés. Il est donc nécessaire de continuer à diversifier la base génétique du matériel utilisé en France.

De façon intéressante, le projet FSOV 2016F de recherche de résistances durables chez le triticale a mis en évidence un QTL majeur à effet fort et pléiotropique de la résistance à la rouille jaune sur le chromosome 6R sur 4 populations issues des triticales résistants Vuka et Maximal. Ce méta QTL explique jusqu'à 52,7% de la résistance des feuilles et 57% de la résistance de l'épi.

L'objectif du présent projet était de progresser vers une localisation plus précise du gène de résistance porté par la variété Vuka afin de faciliter ultérieurement son utilisation dans des schémas de sélection et de compléter la recherche de résistances disponibles à partir d'un panel varié de génotypes franco-mexicains évalués en France et au Mexique.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

► Matériel végétal et phénotypage

Deux mille descendants G₀ ont été obtenus à partir de l'individu F₅ KV934177 (issu de la population Kaulos x Vuka), hétérozygote au niveau du QTL6R. Une population de 2500 individus G₁ a été développée à partir des 31 individus G₀ hétérozygotes aux SNP les plus distaux et 320 familles G₂ des individus les plus hétérozygotes sélectionnées pour génotypage et phénotypage.

Le phénotypage des 320 familles G₂ a été réalisé en 2023 en contaminations naturelles en 2 lieux en France (Cappelle dans le Nord et Druelle en Aveyron dans le Sud) en pépinière, avec 2 répétitions de 2 lignes de 30 grains pour chaque famille G₂.

Un panel de 241 génotypes divers a été défini pour la génétique d'association (Genome Wide Association Studies). Il s'agit de triticales sensibles et résistants des obtenteurs du GIE, de lignées du programme ADT (INRAE-GIE) et du CIMMYT (y compris les parents des populations du projet précédent). Quelques seigles utilisés en croisements ainsi que quelques triticales qui étaient résistants et qui sont devenus sensibles complètent le panel.

Le phénotypage a été réalisé en champ durant deux ans (2021 et 2022) en inoculation contrôlée en France et au Mexique.

En France, le phénotypage a été réalisé sur 8 essais répartis du Nord au Sud (Tableau 1). Les essais ont été inoculés par une contamination artificielle par plantules contaminées avec la race de rouille jaune virulente sur triticale Warrior 1 (W1) ou Triticale2015 (Tri2015) ou bien laissés en contamination naturelle. Les symptômes de rouille jaune ont été notés sur feuilles à 2 ou 3 dates selon une échelle de notation de 1 (résistant) à 9 (sensible) correspondant à la surface sporulante.

Au Mexique, pour les adapter aux conditions printemps mexicaines, les triticales français ont été vernalisés 4 semaines et les seigles 6 semaines. Le panel complet a ensuite été évalué 2 années consécutives en champ à la station de Toluca sous inoculation artificielle avec un inoculum purifié de la race la plus virulente sur triticale au Mexique (BICENTENARIO (2016)). Les spores ont été suspendues dans une huile minérale SOLTROL® immédiatement avant inoculation, et la suspension appliquée avec un vaporisateur manuel sur chaque parcelle de l'essai ainsi que sur les bordures de variétés Bicentenario (sensible) et Pollmer (très sensible depuis 2001) entourant l'essai. Six inoculations ont été réalisées au stade mi-tallage, à raison d'une inoculation par jour pendant 3 jours successifs, et répétition la semaine d'après. Les notations du pourcentage d'infection sur les dernières feuilles ou de l'infection maximale sur toutes les feuilles, dans le cas des génotypes européens très tardifs qui n'ont pas épié, ont été réalisées à 3 dates. Les dates d'épiaison ont été notées.

L'aire en dessous de la courbe de progression de la maladie (AUDPC) a été calculée pour être utilisée dans la GWAS.

Une analyse de la résistance au stade juvénile a été réalisée en serre avec la même race mexicaine Bicentenario. Les symptômes ont été évalués selon l'échelle de notation de l'Infection Type (Roelfs *et al.*, 1984) puis une transformation numérique a permis d'obtenir des notes variant de 0 à 6.

► Développement des marqueurs aux QTL (Quantitative Trait Loci)

Afin de préciser la localisation des 3 QTL de résistance, un jeu de 288 SNP (Single Nucleotide Polymorphism), couvrant au mieux les régions concernées, a été développé. Pour ce faire, la localisation du QTL6R de triticale sur la carte dense Lo7xLo225 du chromosome 6R de seigle (Bauer *et al.*, 2017) a permis l'identification des marqueurs AXIOM de seigle correspondant à l'intervalle génétique du QTL6R allant de 31 cM à

Obtenteur	Site	Zone	Année	Race de <i>Pst</i>
Florimond Desprez	Cappelle en Pévèle	Nord	2021	Warrior1
Lemaire Deffontaines	Auchy Lez Orchies	Nord	2021	Warrior1
Secobra	Maule	Nord	2021	Triticale2015
RAGT	Druelle	Sud	2021	Triticale2015
AgriObtentions	Clermont Ferrand	Centre	2021	Triticale2015
Arvalis	Ile de France	Centre	2022	Triticale2015
Arvalis	Erquy - Bretagne	Centre	2022	naturelle
INRAE	Clermont Ferrand	Centre	2022	naturelle
CIMMYT	Toluca	Mexique	2021	Bicentenario
CIMMYT	Toluca	Mexique	2022	Bicentenario

Tableau 1 : Liste des lieux d'essai de résistance à la rouille jaune en France et au Mexique.

174 cM sur le chromosome 6R. En ordonnant ces 16 000 marqueurs SNP du chromosome 6R de seigle sur la référence blé, 2833 SNP dont la séquence contexte correspond clairement à des zones des chromosomes 6D, 3D et 7D (résultats identiques sur les sous-génomes A et B) ont été identifiés. L'intervalle génomique obtenu sur la séquence de référence du blé représente 515 Mb ce qui correspond à 3 segments chromosomiques de 421 Mb, 50 Mb et 44 Mb localisés respectivement sur les chromosomes 6D, 3D 7D (Figure 1).

31.74 cM / chr6D : 68 Mb
109.50 cM / chr6D : 489 Mb
109.50 cM / chr3D : 566 Mb
148.46 cM / chr3D : 616 Mb
149.27 cM / chr7D : 597 Mb
174.49 cM / chr7D : 641 Mb

Figure 1 : Bornes physique et génétique des différentes séquences du génome D de blé sur la carte dense du chromosome 6R de la population Lo7xLo225.

Cette colinéarité des chromosomes de seigles avec ceux des autres céréales est également documentée sur l'orge (Bauer *et al.*, 2017).

A partir de 1145 SNP 6R-spécifiques, dont la position en cM correspondait à la position chromosomique prédite en Mb, 3 jeux de 96 SNP, définis dans un premier temps pour leur distribution homogène le long de la séquence du chromosome 6R puis ciblant plus spécifiquement l'extrémité du chromosome 6R, ont été triés sur un panel de 6 triticales représentant les parents sensibles et résistants des populations cartographiées dans le projet précédent (Trefl, Vuka, Kaulos, RT10013, SW Talentro, Maximal) ainsi que sur 2 lignées de l'INRAE-GIE (13HT18-13, 16DS11-6-1) et sur une accession de seigle (Dankowskie Nowe) et une de blé (Chinese Spring) comme contrôle.

► Génotypage et GWAS

Le génotypage du panel GWAS, a été réalisé avec la puce Illumina de TraitGenetics. Cette puce comprend 23 000 SNP blé tendre des génomes A, B et D provenant de puces publiques (Illumina et Axiom) plus 5 000 SNP de la puce « 35K breeders » et 4 170 SNP du génome R de seigle provenant pour moitié de la puce 5K de seigle (Haseneyer *et al.*, 2011) et pour l'autre de marqueurs de gènes de seigle de la puce 600K Axiom rye (Bauer *et al.*, 2017). La puce utilisée contient également 239 marqueurs de gènes de caractères d'intérêt de blé dont une soixantaine de marqueurs de résistance à la rouille jaune et les gènes *Yr5*, *Yr10*, *Yr15* et *YrSP*.

L'analyse d'association a été réalisée avec le package R GAPITv3 (Wang and Zhang, 2021) à partir des marqueurs avec une MAF (Minor Allele Frequency) supérieure à 5% et moins de 10% de données manquantes. Une Analyse en Coordonnées Principales (PCoA), réalisée pour tenir compte de la structure de la collection, et une matrice d'apparentement ont été prises en compte pour l'analyse d'association. Quatre modèles d'association

ont été calculés : MLM, SUPER, FarmCPU et BLINK et seules les associations significatives sur au moins 2 modèles ont été conservées.

L'analyse des marqueurs SNP spécifiques des QTL a été conduite selon la technologie KASP (Kompetitive Allele-Specific PCR (Polymerase Chain Reaction)) soit de façon individuelle sur Light Cycler 480, soit en combinaison sur puce Fluidigm.

► Cartographie fine

Les 2000 descendants G_0 de l'individu F_5 KV934177, hétérozygote au niveau du QTL6R, ont été génotypés à l'aide de 5 marqueurs du QTL6R ciblant les QTL des populations SW Talentro x Maximal (TaMa) et Kaulos x Vuka (KV) (SNP68 au pic du QTL6D, SNP132 et SNP163 au pic du QTL3D et SNP90 et SNP181 au pic du QTL7D). Les marqueurs ont été choisis en fonction de la qualité du génotypage et de la position estimée la plus probable des pics des QTL. La population de 2500 individus G_1 a été développée à partir des 31 individus G_0 hétérozygotes aux SNP les plus distaux et 320 familles G_2 des individus les plus hétérozygotes ont été génotypées.

Les 25 SNP polymorphes les plus distaux du QTL6R (position sur Lo7 : 864 726 604 à 875 379 766 bp) ont été génotypés pour réduire l'intervalle du QTL. La zone concernée couvre les 7 pics de QTL de la population Kaulos x Vuka et 2 pics de QTL de la population SW Talentro x Maximal. Des marqueurs plus proximaux (SNP33 à SNP87) ont également été testés afin de déterminer s'ils pouvaient apporter plus de discrimination.

► Croisements entre individus résistants

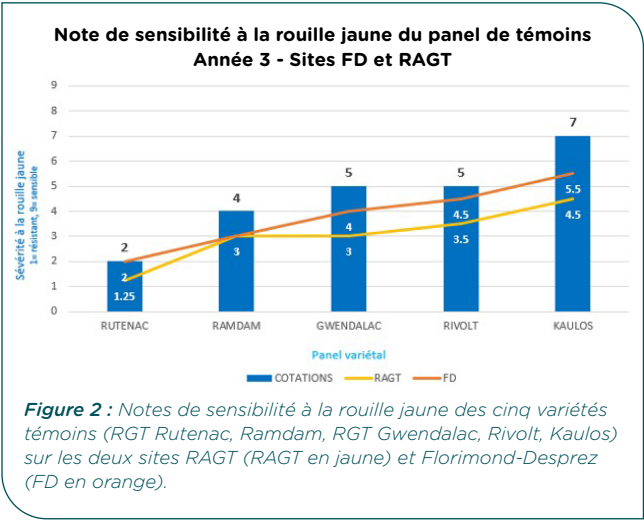
Les 8 individus possédant le QTL6R ainsi que ceux possédant les Marker Trait Association (MTA) des chromosomes 5A, 5B et 5R révélés lors de l'étude présente et qui ont de plus une bonne résistance à la rouille jaune qu'elle soit d'origine française ou mexicaine, ont été utilisés en croisement afin de cumuler les sources de résistance européennes et mexicaines à l'ensemble des races testées au sein de ce projet.

➤ RÉSULTATS ET DISCUSSION

► Phénotypage / génotypage des individus recombinants

Le premier cycle de génotypage des descendants G_0 de l'individu F_5 KV934177 n'ayant pas permis de réduire l'intervalle du QTL, la cartographie fine a été poursuivie sur la génération suivante à partir de 388 individus hétérozygotes G_0 . Le génotypage d'une dizaine de plantes pour chacun des 181 génotypes recombinants hétérozygote G_1 (fixés en dehors du QTL) a généré une population d'environ 2500 individus G_2 pour la réalisation de la cartographie fine avec la même démarche soit un génotypage avec 3 à 5 marqueurs (1 au pic et 1 ou 2 de chaque côté) de l'ensemble de la population puis génotypage plus dense des recombinants de la zone. Comme les 320 individus génotypés sont également phénotypés, la corrélation avec le phénotype Résistant /Sensible est directe.

La pression de rouille jaune sur les dispositifs de phénotypage des familles G₂ a été correcte sur les 2 sites avec des notes des témoins inclus dans le panel de contrôle cohérentes avec les cotations CTPS (Figure 2).



Les notes de sensibilité à la rouille jaune sur feuilles s'évaluent sur une échelle allant de 1 (Résistant) à 8 (Sensible) sur le site Florimond-Desprez (Nord) et de 1 à 5 sur le site RAGT (Sud). Le phénotypage à la sensibilité à la rouille jaune sur feuille peut être considéré de bonne qualité avec une très bonne corrélation de 0.905 entre sites. La distribution des notes de rouille jaune sur feuille sur les familles G₂ a permis d'identifier une majorité de familles résistantes avec des notes de 1 à 3.

► **Cartographie fine du QTL6R**

Le génotypage des 320 individus G₂ a été réalisé avec 25 marqueurs situés entre les positions 864.7 Mb et 875.3 Mb sur le chromosome 6R du seigle Lo7 (Tableau 2).

Les marqueurs retenus (SNP248 à SNP294) couvrent l'ensemble du QTL (de 166.09 cM à 171.67 cM sur la carte consensus) plus une borne externe (SNP296), la réduction de taille obtenue est de 8.79 cM et le QTL couvre encore 9.33 Mb selon la position chez le seigle Lo7.

Il n'a pas été possible d'identifier un marqueur ou un haplotype lié à la résistance parmi les marqueurs génotypés. Globalement, les individus recombinants sont très majoritairement de type Vuka sur cette partie du chromosome 6R. Les 3 marqueurs non concomitants, SNP273, SNP277 et SNP282, sont toutefois plus discriminants que les autres (Figure 3). Ils couvrent une zone restreinte de 0.79 cM (inférieure à 2.21 Mb). Il y a quelques individus de génotype Kaulos et aussi quelques recombinants mais assez peu. Les individus de type Kaulos ou recombinants ont globalement une moins bonne résistance que ceux de type Vuka mais il n'y a pas de correspondance claire identifiée entre la résistance/ sensibilité et un marqueur ou un haplotype. Il persiste des individus sensibles, de type allélique Vuka à tous les marqueurs. Le génotypage de la zone proximale n'a pas apporté de résolution supplémentaire.

Le gène de résistance à la rouille jaune Yr83, mis en évidence sur le chromosome 6R (Li *et al.*, 2020 ; Li

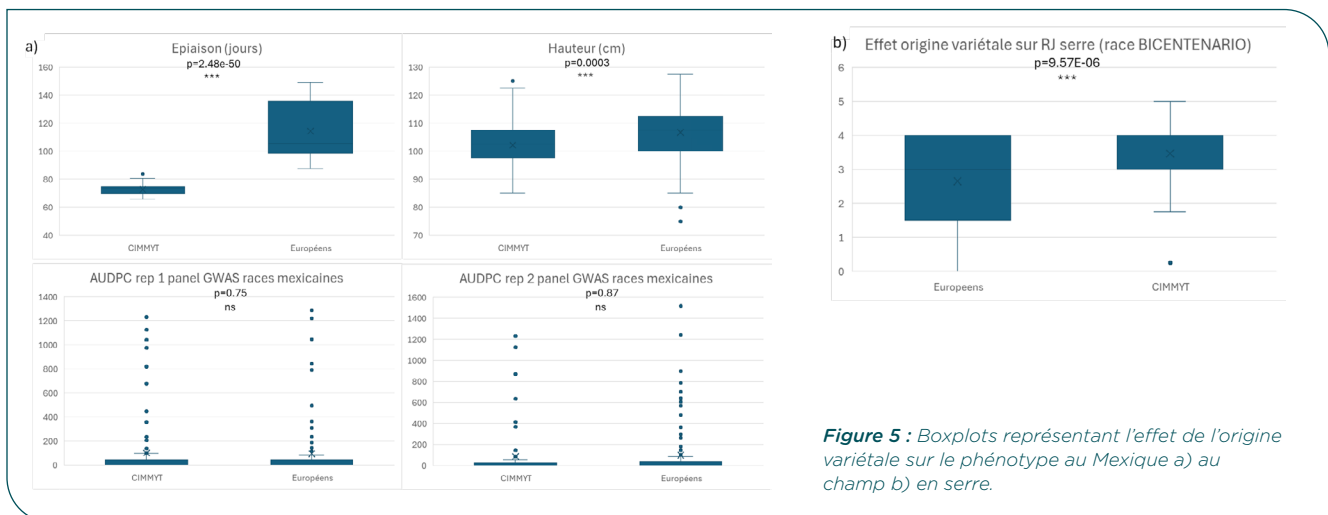
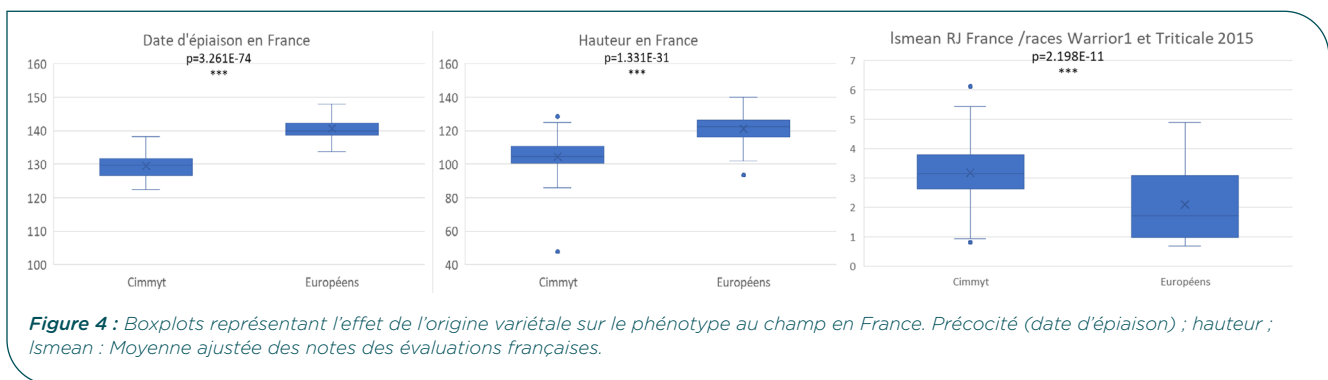
SNP_ID	position cM	chrlo7	position Lo7		
SNP33	52.02	Chr6R	470 070 900		
SNP68	91.48	Chr6R	679 616 866		
SNP70	103.88	Chr6R	697 182 834		
SNP72	109.5	Chr6R	712 996 176		
SNP75	117.04	Chr6R	737 517 931		
SNP78	127.76	Chr6R	754 432 240		
			806 Mb		
SNP87	153.27	Chr6R	819 674 428		
SNP248	166.09	Chr6R	864 726 604		
SNP242	166.09	Chr6R	864 731 143		
SNP252	166.09	Chr6R	864 058 335		
SNP257	166.09	Chr6R	864 071 190		
SNP256	166.09	Chr6R	865 155 730		
pics KV et TaMa	166.09	Chr6R	865 173 293		
SNP258	167.31	Chr6R	867 771 520		
SNP260	167.31	Chr6R	867 902 818		
SNP261	168.10	Chr6R	868 228 185		
SNP262	168.50	Chr6R	868 821 200		
SNP267	168.90	Chr6R	869 190 070		
SNP266	168.90	Chr6R	869 519 349		
SNP268	168.90	Chr6R	870 368 182		
pic KV et TaMA	169.70	Chr6R	871 747 182		
SNP273	170.09	chrUn			
SNP275	170.09	chrUn			
SNP276	170.09	chrUn			
SNP90	170.48	chrUn			
SNP277	170.48	chrUn			
SNP278	170.48	chrUn			
SNP279	170.48	chrUn			
SNP280	170.48	chrUn			
SNP281	170.88	Chr6R	872 978 703		
SNP282	170.88	chrUn			
pic KV	171.27				
SNP292	171.67	Chr6R	873 965 702		
SNP294	171.67	Chr6R	874 059 103		
SNP296	174.49	Chr6R	875 379 766		
			881Mb		

Tableau 2 : Localisation des marqueurs définis pour réduire la taille du QTL. Les pics des QTL6R sont identifiés en vert et la position approximative du gène Yr83 indiquée en bleu. Les marqueurs les plus discriminants sont indiqués en jaune.

et al., 2022), se situe dans la même zone télomérique du chromosome 6RL, que le QTL6R de la population Kaulos x Vuka (162-171 cM). La position du gène Yr83 de résistance à la rouille jaune de seigle a été cartographié entre 806 et 881 Mb sur le seigle Lo7 (Li *et al.*, 2022). Les marqueurs retenus (SNP248 à SNP294) sont donc dans la zone du gène Yr83 laissant suggérer que le QTL6R de tritcale correspond au gène Yr83 de seigle. Si tel est le cas, la zone serait alors réduite à un intervalle d'environ 2 Mb ce qui est une avancée significative aussi bien en termes de clonage du gène que d'exploitation en sélection à l'aide de marqueurs.

► **Phénotypage panel franco-mexicain**

En France, les individus de type printemps du CIMMYT se révèlent plus sensibles aux races européennes que les génotypes européens que cela soit pour la première note ou la deuxième. Comme attendu, ils sont plus précoces mais aussi plus courts (Figure 4).



Au Mexique, les différences de précocité et de hauteur des génotypes mexicains par rapport aux types hivernaux européens sont conservées. Les 2 répétitions ne sont pas corrélées et il n'y a pas d'effet significatif de l'origine sur la résistance à la race mexicaine Bicentenario (2016) au champ (Figure 5a). Cependant en serre (Figure 5b), avec la race Bicentenario l'effet de l'origine des génotypes est significatif comme au champ en France avec les races Warrior1 et Triticale2015.

La synthèse des données de phénotypage français et mexicain a permis d'identifier 20 génotypes résistants aux races Warrior1, Triticale2015 et Bicentenario. Dix

sont des seigles et le reste des triticales dont une grande partie des triticales issues de triticales primaires provenant du programme INRAE-GIE « Augmentation de la Diversité du Triticale (ADT) ». Il s'agit des triticales ADT03, ADT04, ADT05, ADT06, ADT07, AO06, FD06, FD08, LD01, LD02, Kitesurf, LD11, LD16, LD18, LD23, Lumaco, RA06, Triskell, Cimmyt067 et Cimmyt100.

► GWAS panel franco-mexicain

La recherche de structure avec l'ensemble des marqueurs a mis en évidence une forte structuration des génotypes européens et du CIMMYT le long de

l'axe 1 de la PCoA (22.36% d'explication) (Figure 6) ainsi qu'une spécificité des seigles (données non présentées).

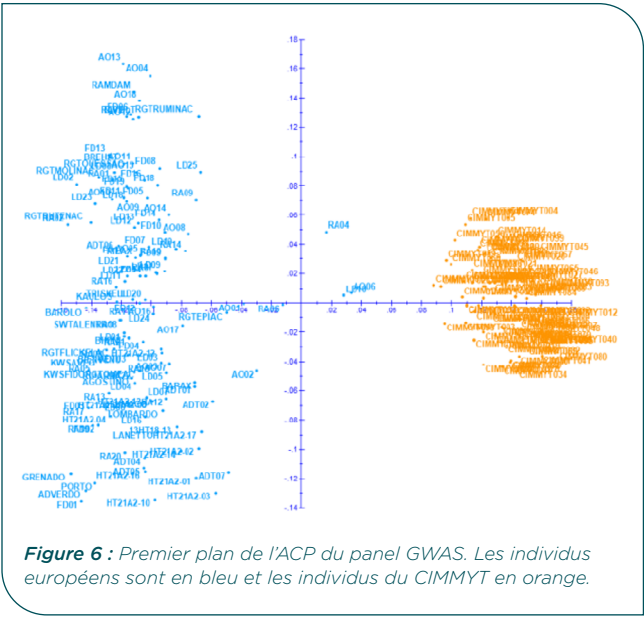


Figure 6 : Premier plan de l'ACP du panel GWAS. Les individus européens sont en bleu et les individus du CIMMYT en orange.

En se focalisant sur les seuls marqueurs du génome R, la même structuration est obtenue avec toutefois une moindre spécificité des seigles. Les seigles ont donc été éliminés de l'analyse GWAS.

Sur l'ensemble des données françaises de phénotypage 2021 et 2022, une association majeure sur le chromosome 6R avec le marqueur c8112_582 explique 30% de la note BLUP (Figure 7).

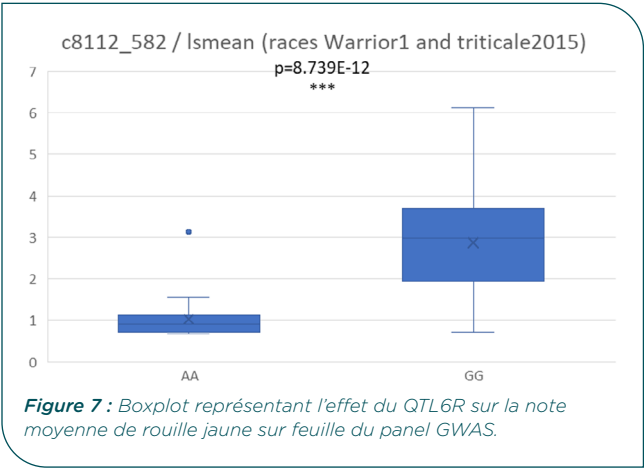


Figure 7 : Boxplot représentant l'effet du QTL6R sur la note moyenne de rouille jaune sur feuille du panel GWAS.

Cette même association est identifiée à partir des données mexicaines en serre, elle explique alors jusqu'à 48.44% de la résistance au stade juvénile.

Le marqueur c8112_582 est positionné physiquement sur le chromosome 7R du seigle Lo7 et sur le chromosome 6R de la carte génétique du triticales du précédent projet. Il correspond au QTL6R, la différence de localisation sur seigle et triticales pouvant être expliquée par la structure du chromosome 6R en mosaïque des chromosomes des groupes 6, 3, et 7 des céréales (Bauer *et al.*, 2017 ; Rabanus-Wallace *et al.*, 2021).

A partir des données mexicaines de phénotypage au champ une association majeure est mise en évidence sur le chromosome 6A à partir des données AUDPC 2021 de la répétition 1 du Mexique qui explique 42% du caractère. Elle n'est toutefois pas retrouvée ni sur la répétition 2 de 2021 ni en 2022. En 2022, 3 autres associations ont été mises évidence sur les chromosomes 5A, 5B et 5R (Tableau 3). Deux des associations sur les chromosomes 5A et 5R expliquent respectivement 20 et 23% de la résistance aux races mexicaines en 2022. Aucune corrélation n'a été mise en évidence avec les 14 MTA d'épiaison et de floraison obtenus.

Une association mineure avec la note de rouille jaune en France, à 795 Mb sur le chromosome 5R avait également été identifiée à proximité de celle dérivée de la note du Mexique, à 753 Mb. Elle mettait en évidence la résistance à la rouille jaune dans 2 lieux, Erquy et Cappelle, 2 années différentes. Des associations avec la résistance à la rouille jaune ont également été identifiées dans des régions similaires sur le chromosome de blé 5B entre 550.377 et 670.829 Mb (Shahinnia *et al.*, 2022) et sur le chromosome 5R de triticales à 786.130 Mb (Zustovi *et al.*, 2025)

La distinction de ces 4 associations des chromosomes du groupe 5 a été confirmée par mesure du déséquilibre de liaison (r^2), les valeurs étant toutes inférieures à 0.37. L'homéologie possible entre ces 4 associations des chromosomes du groupe 5 a été interrogée par BLASTN des marqueurs sur les génomes de référence de blé tendre (refseq2 IWGSC) et de seigle (Lo7 ref2) (Tableau 4).

Les valeurs d'identité entre l'association du chromosome 5R et les associations des chromosomes 5A, 5B et 5D sont élevées (respectivement 96.7%, 915% et 90%), et permettent de supposer qu'il existe une homéologie des locus orthologues de résistance sur les chromosomes 5 au niveau d'une zone conservée chez les céréales. Une telle homéologie des gènes de résistance aux rouilles a été mise en évidence au niveau des chromosomes du groupe 1 de blé entre le gène *Yr10* de résistance à

Evaluation	Caractère	SNP	Position physique ref IWGSCet Lo7	Pos	modèle le plus explicatif	P.value	effet	PVE(%)
Mexique	AUDPC22r2	AX-109880762	5A	548 609 515	MLMM	2.96E-07	102.05	20.26
	AUDPC22r1				Blink	7.48E-08	87.73	11.94
	AUDPC22r2	RFL_Contig1265_515	5B	602 139 038	MLMM	2.06E-06	101.04	9.55
	AUDPC22r1				FarmCPU	1.19E-06	70.10	0.00
	AUDPC22r2	c2815_2082	5R	753 513 451	MLMM	9.79E-09	-205.65	23.72
	AUDPC22rep1				FarmCPU	5.77E-06	-105.99	17.16
France	RJF21FD	AX-99883159	5R	795 678 384	MLMM	6.59E-08	-0.91	8.84
	RJF22Erquy				FarmCPU	5.36E-08	-0.71	6.31
	lsmean				mlmm	1.63E-06	-0.60	0.00

Tableau 3 : Association entre marqueurs des chromosomes du groupe 5 et la résistance à la rouille jaune.

Refseq IWGSV 2V ou lo7 V2			position sur les chromosomes homéologues				
				score	Eval	Identity	Gaps
AX-109880762	5A	549 295 659					
RFL_Contig1265_515	5B	605 958 959	5A	611 576 060	96.86 (106)	1.02×10-17	88/115 (76.5%)
c2815_2082	5R	753 513 451	5A	617 062 876	151.87 (167)	6.73×10-34	115/141 (81.6%)
AX-99883159	5R	795 678 384	5A	647 717 272	102.28 (112)	1.39×10-19	58/60 (96.7%)
							0/60 (0%)
RFL_Contig1265_515	5B	605 958 959					
c2815_2082	5R	753 513 451	5B	611 689 420	134.74 (148)	5.17×10-29	112/143 (78.3%)
AX-99883159	5R	795 678 384	5B	654 059 047	104.08 (114)	3.98×10-20	65/71 (91.5%)
							0/71 (0%)
RFL_Contig1265_515	5B	605 958 959	5D	491 674 784	83.34 (91)	2.24×10-13	55/62 (88.7%)
c2815_2082	5R	753 513 451	5D	495 569 795	138.34 (152)	4.25×10-30	112/141 (79.4%)
AX-99883159	5R	795 678 384	5D	522 683 378	84.24 (92)	3.73×10-14	54/60 (90%)
							0/60 (0%)
AX-99883159	5R	795 678 384					
RFL_Contig1265_515	5B	605 958 959	5R	737 794 257	92.36 (101)	4.33×10-16	92/121 (76%)
							22/121 (18.2%)

Tableau 4 : Position relative des MTA des chromosomes du groupe 5 sur les chromosomes homéologues.

la rouille jaune sur le chromosome 1BS et le gène Lr21 de résistance à la rouille brune sur le chromosome 1DS (Spielmeyer and Lagudah, 2003). En position distale du chromosome 5AL de l'accension de blé tendre PI 610750 du CIMMYT, le gène de résistance à la rouille jaune *Yr34/Yr48* est situé entre les positions 694 et 708 Mb (Chen *et al.*, 2021), proche du MTA 5A du triticale (549 Mb), ce qui peut apporter son appui à l'hypothèse d'une zone conservée, ancestrale, de résistance à l'extrémité des chromosomes du groupe 5 des céréales.

Le QTL6R mis en évidence à partir de l'évaluation française du panel apparaît dans l'analyse GWAS du phénotypage mexicain en serre laissant supposer une action du QTL6R non spécifique des races européennes de rouille jaune Warrior1, et Triticale2015. Pourtant l'association n'apparaît pas dans l'analyse faite à partir des données de champ au Mexique avec la race mexicaine Bicentenario ce qui suggère un effet fort de l'environnement sur ce caractère.

► Croisements entre individus résistants

La plupart des individus possédant le QTL6R sont résistants à toutes les races testées de rouille jaune qu'elles soient françaises ou mexicaine (Tableau 5). A l'inverse, les génotypes possédant les QTL 5A, 5B et 5R présentent une résistance spécifique de la race Bicentenario sauf pour 4 génotypes.

Les accessions les plus résistantes ont été croisées entre elles. Lumaco, Triskell, Kitesurf, ADT06 et ADT07, porteurs

du QTL6R, ont été croisées avec les individus CIMMYT 14, 21, 61 et 67, porteurs des QTL 5A, 5B et 5R, afin de tenter de cumuler au sein de futurs descendants, toutes les sources de résistance européennes ou mexicaines à l'ensemble des races testées au sein de ce projet pour tenter d'augmenter la durabilité des résistances utilisées en sélection.

CONCLUSION

La cartographie fine a permis d'affiner la position du QTL6R dérivé de la population Kaulos x Vuka entre 864 et 873 Mb de la refseq Lo7 soit au même niveau que le gène *Yr83* dont la position a été précisée entre 806 et 881 Mb (Li *et al.* 2022). Il est donc raisonnable d'estimer que le QTL6R correspond au gène *Yr83*. Ce gène est intéressant pour améliorer la résistance des variétés de triticales françaises ou mexicaines à la rouille jaune. La localisation plus précise du QTL à l'échelle de 2 Mb permet d'envisager le clonage de ce gène ou a minima le développement de marqueurs quasiment diagnostics.

L'analyse du panel de GWAS a permis de valider l'effet du gène *Yr83* et a également mis en évidence une autre source de résistance sur les chromosomes du groupe 5, A, B et R.

En augmentant le nombre de sources de résistance potentiellement utilisables pour l'amélioration variétale, le projet FSOV Triti RJ permet simultanément de diminuer la pression évolutive sur les races de rouille jaune et de limiter l'apparition de contournements des résistances.

Individus porteurs du QTL6R

Deno	races mexicaines			races européennes				
	AUDPC21Crep1	AUDPC21Crep2	Rapex21AO	RIF21AO	RIF21SEC	RIF21RD	RIF21Trisy	RIF21Villiers
ADT06	27	0	1	1	1	1	0	0
ADT07	0	0	1	1	1	1.25	0.7	0.0
AO15	205	290	1	1.5	1.25	1.25	0.3	0.4
AO17	150	165	1.5	1.5	1	1	0	0
Cimmyt011	0	0	4	3.25	2	1.25	0.5	0
Cimmyt020	47	47	5	4	5.25	3	3.8	1.8
Cimmyt089	27	55	2	2.5	1	1.25	0.3	0.1
Kitesurf	11	0	2	1.75	1	1	0.7	0
LD11	14	0	1.5	1.5	1	1	0.8	0
LD12	510	630	1	1	1	1	0	0
LD15	30	0	1.5	2.25	1	1.5	0	0.1
LD16	11	0	1	1	1	1.25	0	0
LD17	75	118	3	2.25	1.5	2	0.7	0.6
LD18	11	14	1.5	1	1	1	0	0
LD23	0	0	1	1	1.25	1	0.2	2.9
LD24	330	430	1	1.25	1	1	0	0
LD25	0	4	2	2.25	1	1	0	0.6
Lumaco	14	0	1	1	1	1	0	0
RA02	58	125	1.5	1.5	1	1	0	0
RA07	205	430	1	1	1	1.25	0	0
RA22	0	0	3.5	2.5	1.25	1.5	2.8	0.3
Triskell	58	14	1	1	1.75	1	0.7	0.1

Tableau 5 : Notes de résistance à la rouille jaune des individus porteurs des QTL. Les individus résistants aux races de *P. striiformis* françaises et mexicaines sont surlignés en jaune.

Individus avec les QTL 5R 5B A

	races mexicaines			races européennes			
	AUDPCMex22	AUDPCMex22	ZZErquy	ZZVilliers	21FD	21AO	21 SEC
Cimmyt014	0	0	0.5	0	2	2	2
Cimmyt018	85	21	8	2.25	4.75	5	7.75
Cimmyt021	0	0	1.5	3	1	2.75	1
Cimmyt025	0	0	9	2.75	3	4.75	7.25
Cimmyt026	0	0	5.5	1	2	3.75	3.75
Cimmyt040	0	0	9	0.2	4	4	4.5
Cimmyt044	0	0	8	1.5	5	6	7.75
Cimmyt046	0	0	7	1	5.25	6.5	8.25
Cimmyt047	0	0	7	0	5.5	4.25	5.25
Cimmyt049	0	0	7	0	2.75	5	3.25
Cimmyt061	0	0	1	0	1	1.75	1
Cimmyt067	0	0	0.5	0.2	1	1.5	1
Cimmyt073	878	41	7	2.5	3.5	4.5	4.5
Cimmyt076	93	28	7.5	0.75	3.25	4.25	3.5
Cimmyt087	0	0	7	1.5	2.25	4.5	5.75

Références bibliographiques

- Ali S, Rodriguez-Algaba J, Thach T, Sorensen CK, Hansen JG, Lassen P, Nazari K, Hodson DP, Justesen AF et Hovmøller M (2017) Yellow rust epidemics worldwide were caused by pathogen races from divergent genetic lineages. *Front. Plant Sci.* 8: 1057.
- Audenaert K, Troch V, Landschoot S et Haesaert G (2014) Biotic stresses in the anthropogenic hybrid triticales (×Triticosecale Wittmack): current knowledge and breeding challenges. *Eur. J. Plant Pathol.* 140: 615–630.
- Bauer E, Schmutzer T, Barilar I, Mascher M, Gundlach H, Martis MM, Twardziok SO, Hackauf B, Gordillo A, Wilde P, Schmidt M, Korzun V, Mayer KFX, Schmid K, Schön CC et Scholz U (2017) Towards a whole-genome sequence for rye (*Secale cereale* L.). *The Plant Journal* 89: 853–869
- Chen S, Hegarty J, Shen T, Hua L, Li H, Luo J, Li H, Bai S, Zhang C et Dubcovsky J (2021) Stripe rust resistance gene *Yr34* (synonym *Yr48*) is located within a distal translocation of *Triticum monococcum* chromosome 5A_{ML} into common wheat. *Theor Appl Genet.* 134: 2197–2211
- Haseneyer G, Schmutzer T, Seidel M, Zhou R, Mascher M, Schön C-C, Taudien S, Scholz U, Stein N, Mayer KF et Bauer E (2011) From RNA-seq to large-scale genotyping - genomics resources for rye (*Secale cereale* L.). *BMC Plant Biology* 2011 11:131
- Hau B et de Vallavieille-Pope C (2006) Wind-dispersed diseases. In: *The Epidemiology of Plant Diseases*. p. 387–416, Eds BM:Cooke, D Gareth Jones and B Kaye, Second Edition, Springer, Dordrecht, The Netherlands
- Hovmøller MS, Sørensen CK, Walter S, Justesen AF (2011) Diversity of *Puccinia striiformis* on cereals and grasses. *Annual Review of Phytopathology* 49: 197–217.
- Hovmøller MS, Walter S, Bayles RA, Hubbard A, Flath K, Sommerfeld N, Leconte M, Czembor P, Rodriguez-Algaba J, Thach T, Hansen JG, Lassen P, Justesen AF, Ali S et de Vallavieille-Pope C (2016) Replacement of the European wheat yellow rust population by new races from the centre of diversity in the near-Himalayan region. *Plant Pathol.* 65: 402–411.
- Hovmøller MS, Rodriguez-Algaba J, Thach T, Justesen AF and Hansen JG (2018) Report for *Puccinia striiformis* race analyses and molecular genotyping 2017. Global Rust Reference Center (GRRC), Aarhus University, Flakkebjerg, DK- 4200 Slagelse, Denmark.
- Li J, Dundas I, Dong C, Singh D, Zhang L, Dillon S, Whan A, Bansal U, Ayliffe M (2020) Identification and characterization of a new stripe rust resistance gene *Yr83* on rye chromosome 6R in wheat. *Theor Appl Genet* 133: 1095–1107
- Li G, Li J, Zhang Y, Ma Q, Yang E, Zhang P, Dundas I, Yang Z (2022) Molecular and cytogenetic dissection of stripe rust resistance gene *Yr83* from rye 6R and generation of resistant germplasm in wheat breeding. *Frontiers in Plant Science* 13: 1035784
- Losert D, Maurer HP, Leiser WL et Würschum T (2017) Defeating the Warrior: genetic architecture of triticales resistance against a novel aggressive yellow rust race. *Theor. Appl. Genet.* 130: 685–696
- Oettler G (2005) The fortune of a botanical curiosity - Triticales: past, present and future. *J. Agric. Sci.* 143, 329.
- Rabanus-Wallace MT, Hackauf B, Mascher M, Lux T, Wicker T, Gundlach H, Baez M, Houben A, Mayer KFX et al. (2021) Chromosome-scale genome assembly provides insights into rye biology, evolution and agronomic potential. *Nat Genet* 53: 564–573
- Roelfs AP (1984) Race specificity and methods of study. In: WR Bushnell, AP Roelfs (eds) *The cereal rusts vol. I. Origins, specificity, structure, and physiology*. Academic Press, Orlando, pp 132–164
- Shahinnia F, Geyer M, Schürmann F, Rudolphi S, Holzapfel J, Kempf H, Stadlmeier M, Löschenberger F, et al. (2022). «Genome-wide association study and genomic prediction of resistance to stripe rust in current Central and Northern European winter wheat germplasm.» *Theor. Appl. Genet.* 135: 3583–3595
- Sodkiewicz W et Strzembicka A (2004) Application of *Triticum monococcum* for the improvement of triticales resistance to leaf rust (*Puccinia triticina*). *Plant Breed.* 123: 39–42
- Spielmeyer W et Lagudah E (2003) Homoeologous set of NBS-LRR genes located at leaf and stripe rust resistance loci on short arms of chromosome 1 of wheat. *Funct Integr Genomics* 3: 86–90
- Wang J et Zhang Z (2021) GAPIT Version 3: Boosting power and accuracy for genomic association and prediction. *Genomics, Proteomics & Bioinformatics* 19: 629–640
- Yang MY, Ren TH, Yan BJ, Li Z et Ren ZL (2014) Diversity resistance to *Puccinia striiformis* f. sp. Tritici in rye chromosome arm 1RS expressed in wheat. *Genet. Mol. Res.* 13: 8783–8793
- Zustovi R, Schurack S, Valarik M, Gris Rueda J, Miroslavljević M, Župunski V, Buerstmayr H et al. (2025) «Genetic and phenotypic diversity of European triticales: GWAS of yellow rust resistance and agronomic traits.» *Plant Breed.* doi.org/10.1111/pbr.70030