

CICABO : Étude de la résistance génétique au virus des pieds chétifs chez l'orge et le blé tendre d'hiver

Britta RUCKWIED¹, Anne RICHTER¹, Martin SCHWEERS¹, Torsten WILL¹, Delphine TAILLIEU², Ellen GOUEMAND-DEGUE², Elise COCCIANTELLI³, Constance LAVERGNE³, Rachel GODDARD³, Gabriel BEUDIN⁴, Auberi AVALLE⁵, Guillaume ROULLET⁵, Yann MANES^{6*}, Chami BERGER⁶, Alexis OGER^{6*}

1 - Julius Kuhn Institute

2 - Florimond Desprez

3 - Limagrain

4 - RAGT

5 - Unisigma

6 - Syngenta France S.A.

*Coordinateurs du projet : Yann Manès puis alexis.oger@syngenta.com

INTRODUCTION

Le virus des pieds chétifs (Wheat dwarf virus, WDV), membre du genre Mastrevirus de la famille des Geminiviridae, est un des virus les plus préoccupants pour la production de céréales en Europe (Kundu *et al.*, 2009). Ce virus à ADN simple brin circulaire, transmis de manière persistante par la cicadelle *Psammotettix alienus*, provoque des dommages considérables sur le blé (*Triticum aestivum* L.), avec des pertes de rendement documentées pouvant atteindre 80% dans les cas d'infections automnales précoces (Lindblad & Waern, 2002; Manurung *et al.*, 2004).

L'épidémiologie du WDV est étroitement liée à la biologie de son vecteur et aux conditions environnementales. Des études récentes ont démontré que l'augmentation des températures moyennes, associée aux changements climatiques, favorise la survie hivernale des cicadelles et prolonge leur période d'activité, contribuant ainsi à l'expansion géographique du virus (Rotenberg *et al.*, 2016; Kundu & Gadiou, 2020). La caractérisation moléculaire des isolats européens de WDV a révélé une grande diversité génétique, avec plusieurs variants distincts adaptés au blé et à l'orge (Schubert *et al.*, 2014; Kvarnheden *et al.*, 2016).

Les stratégies de contrôle actuelles reposent principalement sur des approches prophylactiques, incluant l'adaptation des dates de semis et l'élimination des plantes réservoirs (Vacke & Cibulka, 2000). Cependant, l'efficacité limitée de ces mesures et les restrictions croissantes sur l'utilisation des insecticides (Bass *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2021), notamment les néonicotinoïdes en Europe, ont mis en évidence la nécessité de développer des solutions alternatives durables (Bass *et al.*, 2015).

La résistance génétique apparaît comme une stratégie prometteuse, bien que les mécanismes sous-jacents restent mal compris. Des études antérieures ont identifié des sources de résistance partielle chez certaines accessions d'orge (*Hordeum vulgare*) et leurs apparentés sauvages (Nygren *et al.*, 2015). Chez le blé, aucun gène majeur de résistance n'a été caractérisé à ce jour (Benkovics *et al.*, 2010).

Notre étude vise à identifier des génotypes résistants au WDV dans un panel génétiquement diversifié de 300 accessions de blé tendre en combinant phénotypage dans différentes conditions environnementales et génotypage haute densité, et en analysant les données

dans une étude de génétique d'association. Cette recherche s'inscrit dans une démarche d'identification de nouveaux déterminants génétiques de la résistance, essentiels pour le développement de variétés résistantes.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

► Evaluation de la résistance

Matériel Végétal et Conditions de Culture

Le panel WDVWP a été constitué à partir de quatre sources : (i) le panel de diversité WP3 Breedwheat (INRAE, 450 accessions de blé tendre d'hiver représentatives de la diversité génétique mondiale, avec accent sur l'Europe de l'Est où des sources de tolérance au WDV ont été préalablement identifiées) ; (ii) des lignées d'introgression d'espèces apparentées (Université de Nottingham) ; (iii) des dérivés de blés synthétiques (NIAB) ; et (iv) des témoins élites (Fisht partiellement résistant, Chevignon sensible, RGT Wolverine). La composition a évolué de 185 accessions (2021) à 247 (2022), puis 83 (2023-2024) selon la disponibilité en semences et les performances observées après élimination des génotypes sensibles tout en maintenant une diversité génétique suffisante.

Dispositifs expérimentaux

Au champ, l'étude a été menée sur quatre sites d'évaluation, dont trois en France, sélectionnés via le réseau «Vigie Virose» et un en République Tchèque. Les essais ont été conduits en conditions naturelles d'infestation selon un dispositif en blocs aléatoires complets avec trois répétitions, utilisant des micro-parcelles de 1,5 m² composées de cinq rangs.

En conditions contrôlées, le phénotypage initial a porté sur 243 génotypes, avec 2-3 répétitions par accession sous serre. Les témoins Regiment (sensible) et Fisht (partiellement résistant) ont été utilisés. Suite aux premiers résultats, un panel de 90 génotypes a été sélectionné pour des essais sous abri (gauze tent) (8m x 30 m x 30m) de 2021 à 2023, avec trois répétitions et dix plantes par génotype, utilisant Hybnos comme témoin sensible.

Surveillance et Échantillonnage

La surveillance des vecteurs a été effectuée au champ à l'aide de pièges chromatiques installés de

manière hebdomadaire en automne. L'étude de ces plaques a permis la quantification des populations de *Psammotettix spp.* Des analyses ELISA ont permis de détecter la présence de WDV. Des prélèvements végétaux ont été réalisés en sortie d'hiver sur douze plantes par micro-parcelle, suivis d'analyses complémentaires au printemps sur les génotypes sélectionnés.

Méthodes d'Évaluation

Les évaluations des infections au WDV ont été réalisées à l'aide d'une notation visuelle des symptômes sur une échelle de 1 à 9 au champ et en environnement contrôlé (WDV_score) (1 : absence de symptômes, 9 : plantes mortes). L'échelle est inversée pour la notation au JKI). En environnement contrôlé, l'évaluation a également inclus une quantification de la charge virale relative par DAS-ELISA (WDV_titer (ELISA 405 nm)), et le taux d'infection (WDV_infrate) (nombre de plantes positives au WDV divisé par le nombre total de plantes testées), et des mesures de performances relatives en comparant les plantes infectées aux plantes non infectées pour le rendement en grains, le nombre d'épis par plante, le poids de mille grains et la hauteur des plantes.

Analyses Statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel R 4.3.3, utilisant des modèles linéaires mixtes pour tenir compte des effets génotypiques fixes et des effets environnementaux aléatoires ainsi que des tests paramétriques et non paramétriques.

Analyse Génomique

L'analyse GWAS a été conduite sur deux panels (243G et 90G) en utilisant les puces iSelect 25K et 26K. Les données ont été filtrées selon des critères stricts (MAF>5%, données manquantes<10%, hétérozygotie<12,5%). Les modèles CMLM et farmCPU ont été appliqués, avec une correction de Bonferroni pour déterminer les associations significatives. Cette approche complète a permis d'identifier les déterminants génétiques des accessions résistantes et des génotypes potentiellement tolérants au WDV.

► Interaction *Rhopalosiphum padi*-WDV-blé

Comportement trophique

Pour le dispositif de graphe de pénétration électrique (EPG) utilisé pour l'observation du comportement alimentaire des hémiptères, les cicadelles sont connectées au préamplificateur par un fil d'or collé sur la face dorsale de l'abdomen. Une seconde électrode (électrode végétale) est placée dans le substrat de la plante mise à disposition de l'insecte. Les insectes sont déposés sur les plantes après une période de jeûne d'environ 1 h. Dès qu'ils percent la plante avec leurs stylets, le circuit électrique se ferme et un signal de tension est enregistré par le système. Les variations de résistance, induites par le comportement alimentaire mais aussi par l'environnement du stylet, entraînent des variations de tension électrique qui peuvent être détectées et enregistrées. Les profils de variation de tension peuvent être attribués à différentes phases du comportement alimentaire. Pour *P. alienus*, les formes d'ondes observées ont été annotées selon Toth et al. (2015 ; doi: 10.1111/eea.12290), les profils d'ondes

ont été transformés en profils de type puceron et les paramètres EPG ont ensuite été analysés à l'aide du classeur EPG-Excel version 1.0 de Garzo et al. (2024 ; <https://doi.org/10.1093/jisesa/ieae063>). La durée totale d'enregistrement a été fixée à 8 heures (480 minutes) et chaque répétition représente un insecte individuel sur une plante individuelle. Le nombre total de répétitions par génotype de plante varie entre 13 et 16.

Test de choix - *P. alienus*

Douze génotypes sélectionnés sur la base des résultats du phénotypage en conditions contrôlées sont testés en parallèle avec trois arènes de choix par répétition où, dans chaque arène de choix, des feuilles individuelles de quatre génotypes en parallèle ont été proposées à *P. alienus*. Des feuilles sont placées à égale distance dans l'arène respective et la répartition de *P. alienus* est observée à 0,5, 1, 4 et 24 heures. Trois répétitions indépendantes sont réalisées.

Test de choix - *R. padi*

Pour le test de choix avec *R. padi*, *Hordeum vulgare* est utilisé, car davantage de données sont disponibles sur cette espèce, notamment concernant l'analyse des composés volatils et l'interaction virus-vecteur-plante. Des plantes de *H. vulgare* cv Rubina sensibles au BYDV et au WDV sont infectées puis incubées dans une chambre climatique pendant six semaines. Dans ces expériences à choix double (BYDV vs non-infecté et WDV vs non-infecté), le contrôle non-infecté sert de référence. Les feuilles de deux plantes de chaque traitement sont placées alternativement à intervalles égaux dans une arène et la distribution de *R. padi* (biotype R07) est observée à 0,5, 1, 2, 4 et 24 heures. Pour chaque combinaison, 12 réplifications sont réalisées et 20 adultes sont utilisés par réplification. Les moyennes des plantes des différents traitements sont calculées pour l'analyse.

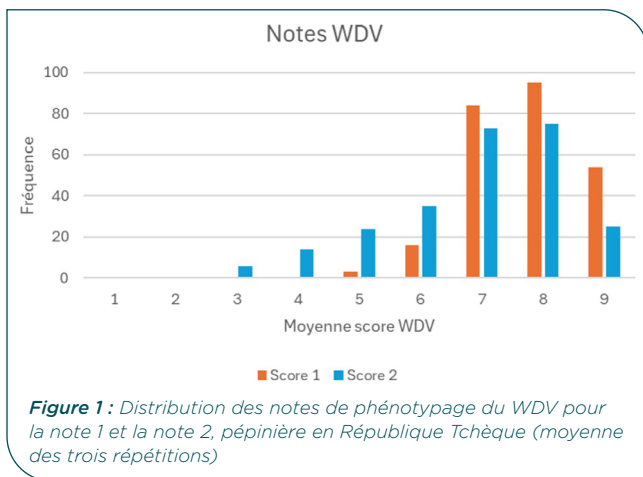
Analyse des phytohormones - Plantes infectées par le WDV et le BYDV

L'analyse des phytohormones est réalisée en collaboration avec le Dr Michael Reichelt (Département de biochimie, Institut Max Planck d'écologie chimique, Iéna, Allemagne) et la Professeure Alexandra Furch (Département de physiologie végétale, Matthias-Schleiden-Institut de génétique, bioinformatique et botanique moléculaire, Faculté des sciences biologiques, Université Friedrich Schiller de Iéna, Iéna, Allemagne) tel que décrit par Paulmann et al. (2018).

➤ RÉSULTATS

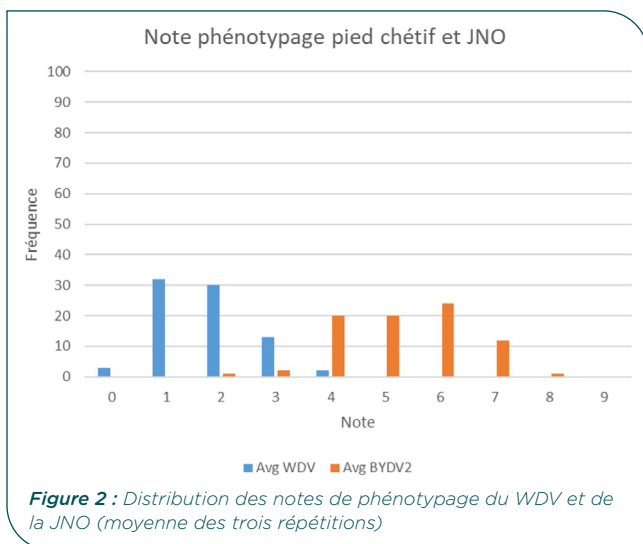
► Contexte et Suivi Épidémiologique (2021-2024)

Les résultats de cette étude pluriannuelle menée de 2021 à 2024 ont permis d'identifier des accessions résistantes au virus des pieds chétifs du blé (WDV). La première année d'expérimentation n'a pas fourni de données exploitables en raison d'une pression virale insuffisante. En revanche, l'année 2022 s'est révélée particulièrement informative grâce au site en République Tchèque, où une forte infestation a été observée avec 101 plantes infectées par le WDV, dont 43 présentant un niveau de charge virale élevé. Les notations sont illustrées dans la Figure 1.



La pression virale s'est avérée plus variable au cours des années suivantes, avec une présence fluctuante des cicadelles et une compétition croissante avec le virus de la jaunisse nanisante de l'orge (BYDV).

Cette situation est particulièrement visible en 2024, où les plantes du site Limagrain ont montré une note moyenne de 3,9 pour le WDV contre 1,4 pour le BYDV (Figure 2), illustrant la prédominance progressive de ce dernier.

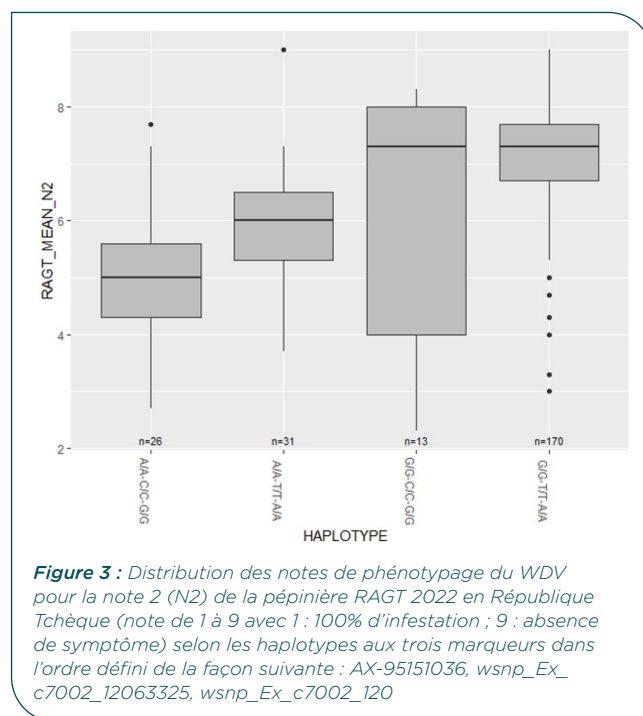


Les résultats obtenus en conditions contrôlées et au champ ont permis de réduire le nombre d'accèsions testées lors des années 3 et 4, en éliminant les génotypes sensibles tout en préservant une diversité génétique suffisante. Le phénotypage a ainsi permis de caractériser un panel de 82 génotypes, établissant une classification avec 25 génotypes résistants, 16 moyennement résistants, 27 moyennement sensibles et 14 sensibles. Cette caractérisation a servi de base pour les analyses génétiques ultérieures.

GWAS sur les essais en champs

L'étude d'association pangénomique (GWAS) a révélé un QTL majeur sur le chromosome 6A, défini par trois marqueurs significatifs dans une région comprise entre 599 et 602 Mbp (Figure 3). Le marqueur principal AX-95151036 explique 20% de la variation phénotypique observée. L'analyse des haplotypes a démontré que la combinaison favorable G/T/A est associée à une note moyenne de résistance de 7, tandis que l'haplotype

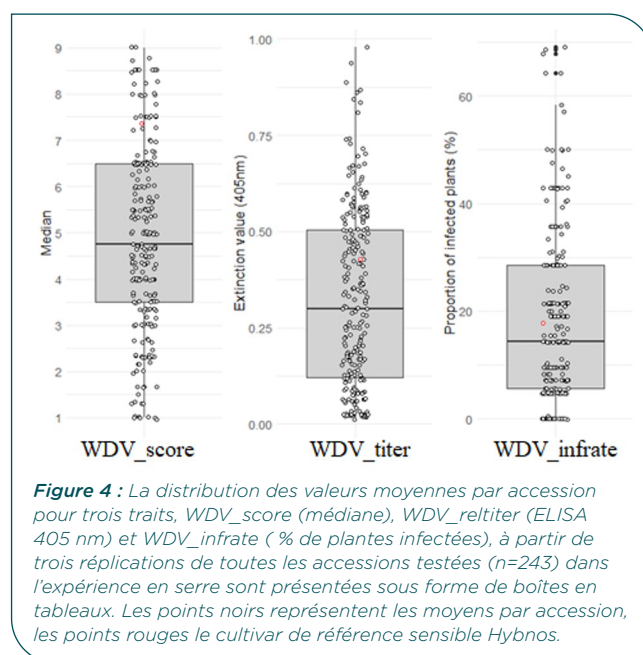
défavorable A/C/G correspond à une note moyenne de 5. La validation génétique a été renforcée par la présence de l'haplotype favorable chez la variété Fisht, connue pour sa résistance au WDV.



Des QTLs mineurs complémentaires ont été identifiés sur les chromosomes 1B et 3A pour la résistance au WDV, ainsi que sur les chromosomes 7A et 7B pour la résistance au BYDV.

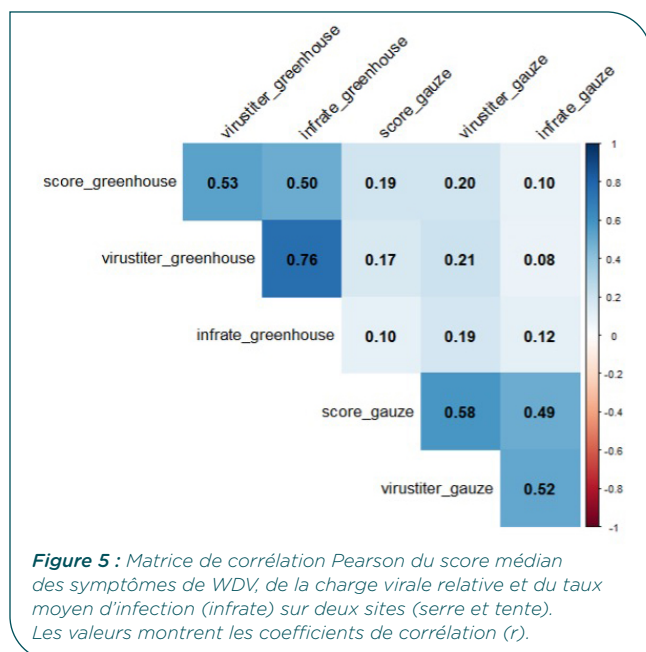
Évaluation en Conditions Contrôlées et Validation sous Abris (Gauze Tent)

Les expérimentations en serre ont révélé une large gamme de réponses au WDV parmi les accèsions testées, avec des taux d'infection variant de 0 à 69%, des scores de sévérité des symptômes de 1 à 9, et des titres viraux (ELISA) entre 0,013 et 0,980 (Figure 4).



Cette variabilité a permis une première classification des accessions en groupes de sensibilité différente.

Les essais sous abris ont confirmé les tendances observées en serre, montrant une forte corrélation positive ($r = 0,50-0,76$) entre le score d'infection, la charge virale relative et le taux d'infection (Figure 5).



Les différences entre répétitions ont été attribuées à la variabilité de l'efficacité de transmission du WDV, potentiellement influencée par des co-infections avec des phytoplasmes chez les cicadelles vectrices.

Trois nouvelles accessions hautement résistantes ont été identifiées : DBW020, DBW118 et DBW154, démontrant une résistance stable à travers les répétitions. L'étude a également mis en évidence 11 génotypes présentant une infection au WDV mais avec des symptômes modérés (score < 4), ainsi que 24 génotypes supplémentaires montrant un taux d'infection > 5% tout en maintenant des symptômes relativement modérés.

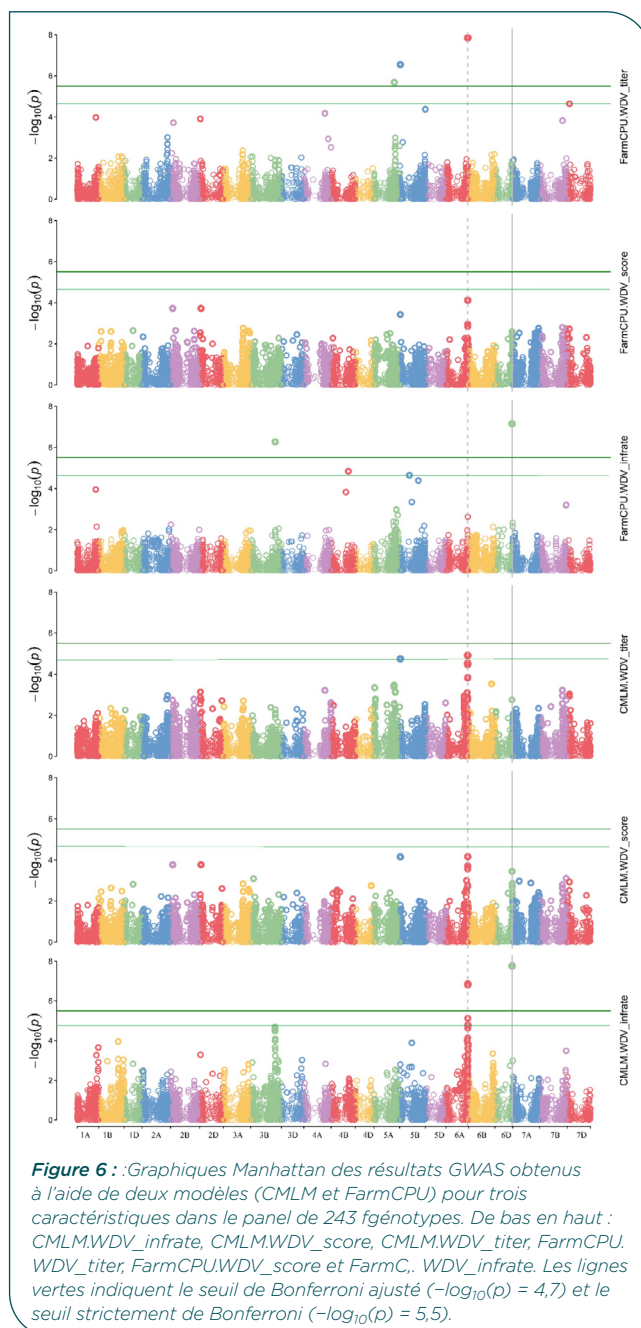
Analyse Génétique et QTLs

L'étude d'association pangénomique a identifié 16 associations marqueur-trait significatives pour WDV_titer et WDV_infrate, réparties sur les chromosomes 1B, 3B, 4B, 4D, 5A, 5B, 6A et 6D. Le QTL majeur sur le chromosome 6A a été confirmé, et de nouveaux QTLs ont été découverts sur les chromosomes 4D et 6D. Les marqueurs RAC875_c16281_167 et AX-94649878 se sont révélés particulièrement significatifs.

L'annotation des QTL identifiés par les analyses GWAS a mis en évidence la présence de différents gènes de résistance :

- Des gènes NBS-LRR sur les chromosomes 1B, 4D, 5B et 6A
- Des kinases sérine/thréonine et récepteurs WAKs sur les chromosomes 6A et 6D
- Un gène défensin sur le chromosome 4D
- Un gène GDSL-lipase sur le chromosome 5A impliqué dans la résistance aux insectes suceurs

Ces découvertes constituent une base pour le développement de variétés résistantes au WDV.



Afin d'identifier les cibles de résistance (WDV ou son vecteur *P. alienus*), des tests de choix et de comportements sont réalisés sur les accessions résistantes identifiées.

Comportement de *P. alienus* et Mécanismes de Résistance

Les tests de choix ont révélé une période d'observation optimale entre 4 et 8 heures, avec un effet significatif du génotype sur la colonisation par les insectes à 4 et 24 heures (Figure 7).

La dynamique de colonisation montre une augmentation progressive du nombre d'insectes, passant de 0,44 à 1,98 sur 24 heures. Les génotypes DBW020 et DBW143 se distinguent par une colonisation plus précoce et un nombre d'insectes significativement inférieur aux standards sensibles.

L'analyse EPG a révélé des différences significatives entre génotypes. Le génotype sensible au WDV DBW280 présente la durée la plus courte pour s_NP (70,2 min) et

la durée la plus longue pour s_Pr (410 min). Les cicadelles sur DBW020 montrent une augmentation significative du temps nécessaire pour atteindre les éléments de sève ($t > 1E$), conduisant à un faible nombre de contacts SE et au total une courte durée cumulée d'ingestion, indiquée par le paramètre EPG s_E2 (11,7 min), suggérant une localisation des réponses de résistance dans le mésophylle empêchant l'accès au phloème.

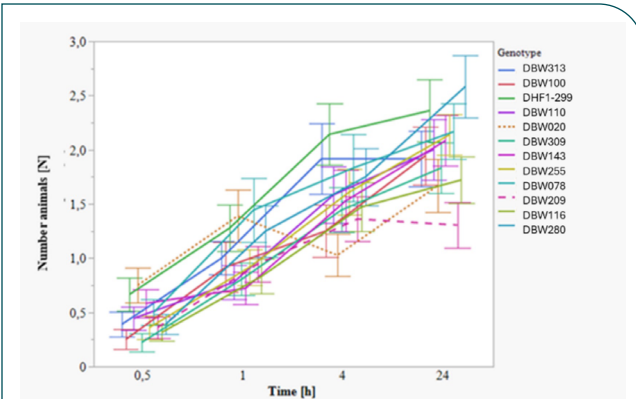


Figure 7 : Le nombre d'animaux est résumé pour les essais et les répétitions pour les points temporels et génotypes respectifs. L'erreur standard est donnée.

Lors de l'étude de l'effet du BYDV et du WDV, bien que les deux virus présentent des symptômes visuels comparables, des expériences de choix binaire ont montré une préférence significative des pucerons pour les plantes infectées par le BYDV par rapport aux plantes saines. Lorsque des plantes infectées par le WDV et des plantes saines ont été proposées, les pucerons ont préféré les plantes saines après une période de 4 heures, cette préférence persistant jusqu'à 24 heures. Les données suggèrent des modifications localisées dans le phloème au niveau des éléments de sève.

Réponses Hormonales aux Infections virales

L'infection par BYDV augmente significativement les concentrations de SA, JA, et ABA (Figure 8).

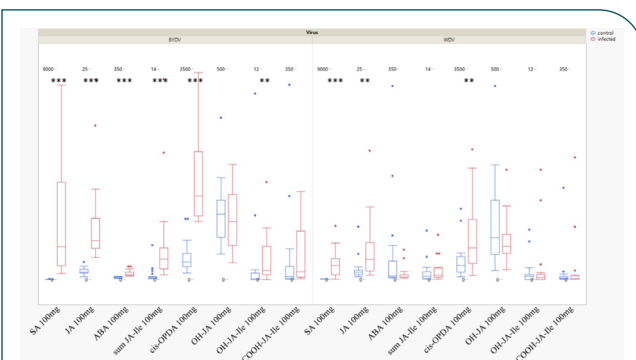


Figure 8 : Concentrations de phytohormones après une infection par BYDV (à gauche) et WDV (à droite) dans le cultivar de *H. vulgare* Rubina. Les niveaux d'acide salicylique (SA), d'acide jasmonique (JA) et d'autres AJ, ainsi que d'acide absique (ABA) sont augmentés chez les plantes infectées par BYDV, tandis que les niveaux d'acide salicylique (SA), d'AC et uniquement de cis-OPDA ont été augmentés à la suite de l'infection par WDV. Une adaptation dynamique de l'axe y a été utilisée pour permettre d'afficher les différentes phytohormones et composés dans un seul graphique. Les différences significatives entre les plantes témoins (sham) et infectées sont indiquées par des astérisques.

L'infection WDV induit des augmentations similaires mais moins prononcées de SA, JA et cis-OPDA, sans effet notable sur l'ABA. Ces différences pourraient expliquer les variations dans les réponses comportementales des pucerons.

DISCUSSION

Cette étude pluriannuelle (2021-2024) a permis des avancées significatives dans la compréhension des mécanismes de résistance au WDV. L'identification de trois accessions hautement résistantes (DBW020, DBW118 et DBW154) et la caractérisation de leurs profils de résistance constituent une avancée majeure. La variation phénotypique observée, allant de l'immunité complète à la sensibilité extrême, suggère l'existence de mécanismes de résistance multiples et complémentaires.

Les analyses EPG ont révélé que la résistance au WDV implique non seulement des mécanismes antiviraux directs mais aussi des barrières physiques à l'alimentation des vecteurs. Le cas particulier de DBW020, où les cicadelles montrent une difficulté significative à atteindre le phloème, illustre l'importance des mécanismes de résistance précoce au niveau du mésophylle. Cette découverte ouvre de nouvelles perspectives pour le développement de variétés combinant résistance au virus et au vecteur.

Les profils hormonaux contrastés entre les infections WDV et BYDV suggèrent des voies de signalisation distinctes. L'absence d'augmentation d'ABA dans l'infection par le WDV, contrairement au BYDV, pourrait expliquer les différences de comportement des vecteurs et l'efficacité variable des défenses végétales. Cette observation souligne l'importance de considérer les interactions moléculaires complexes dans le développement de stratégies de résistance.

L'identification de QTLs majeurs et mineurs, notamment sur le chromosome 6A, fournit des outils concrets pour la sélection assistée par marqueurs. La validation de ces QTLs à travers différents fonds génétiques et environnements renforce leur pertinence pour les programmes de sélection.

L'analyse des populations biparentales obtenues par les croisements entre accessions résistantes identifiées et accessions sensibles, aurait pu permettre de valider les régions génomiques identifiées par GWAS. L'haplotype favorable du chromosome 6A est présent chez les parents résistants DBW020 et DBW110 mais absent chez les parents sensibles DBW280 et DBW313, créant ainsi les conditions théoriques idéales pour valider ce QTL par analyse de ségrégation dans la descendance. La population issue du croisement avec DBW255, parent ne portant pas cet haplotype, offre quant à elle l'opportunité d'identifier des régions génomiques alternatives contribuant à la résistance. Cependant, l'analyse de ces populations n'a pas pu être menée à son terme en raison de contraintes opérationnelles.

Ce projet a également mis en évidence les défis considérables associés au phénotypage de la résistance au WDV, tant en conditions naturelles qu'en conditions contrôlées. La faible prévalence et l'irrégularité spatiotemporelle des populations de

cicadelles virulifères au champ, combinées à la co-infection fréquente avec le BYDV, limitent l'efficacité du phénotypage en conditions naturelles. En conditions contrôlées, la contamination de l'élevage de cicadelles par le phytoplasme, introduit dans les populations d'insectes capturés au champ, a constitué un obstacle majeur, soulignant la nécessité de développer des protocoles d'élevage plus robustes.

Cette étude constitue malgré tout une avancée significative dans la compréhension des mécanismes de résistance au WDV, apportant des solutions concrètes pour les programmes de sélection variétale. L'identification et la caractérisation de QTLs majeurs fournissent des outils moléculaires exploitables pour l'amélioration de la résistance variétale.

L'approfondissement de la caractérisation fonctionnelle des gènes candidats, notamment via des approches d'édition génomique CRISPR-Cas9, permettrait de valider leur rôle dans la résistance et potentiellement d'identifier de nouvelles cibles pour l'amélioration variétale. L'étude des mécanismes moléculaires

sous-jacents à la résistance pourrait également révéler des voies métaboliques exploitables pour le développement de solutions innovantes de protection des cultures.

À long terme, l'étendue de la protection conférée par la résistance vectorielle identifiée contre l'infection par les phytoplasmes, également transmis par *P. alienus*, fera l'objet d'investigations approfondies. Les phytoplasmes, en particulier, semblent constituer une menace croissante pour les cultures, comme en témoignent en Allemagne la betterave sucrière, la pomme de terre et d'autres espèces cultivées. En outre, une différenciation génétique et une délimitation des résistances au WDV et à *P. alienus* seront réalisées, afin qu'elles puissent être exploitées individuellement ou en combinaison dans de nouvelles variétés à l'avenir. Il est impératif d'étudier les effets potentiels du changement climatique sur l'efficacité et la durabilité des résistances identifiées. Le développement de modèles de prédiction intégrant des données génomiques et environnementales permettrait d'anticiper l'évolution de la pression parasitaire et d'adapter en conséquence les stratégies de sélection.

Références bibliographiques

MoleculaBackus, E. A., Cervantes, F. A., & Godfrey, L. (2019). EPG waveform library for *Graphocephala atropunctata* (Hemiptera: Cicadellidae): Effect of prior diet on feeding behavior and protein digestion. *Annals of the Entomological Society of America*, 112(5), 491-507.

Bari, R., & Jones, J. D. (2009). Role of plant hormones in plant defence responses. *Plant molecular biology*, 69(4), 473-488.

Bass, C., Denholm, I., Williamson, M. S., & Nauen, R. (2015). The global status of insect resistance to neonicotinoid insecticides. *Pesticide Biochemistry and Physiology*, 121, 78-87.

Benkovics, A. H., Vida, G., Nelson, D., Veisz, O., Bedford, I., Silhavy, D., & Boulton, M. I. (2010). Partial resistance to Wheat dwarf virus in winter wheat cultivars. *Plant Pathology*, 59(6), 1144-1151.

Bernardo, R. (2008). Molecular markers and selection for complex traits in plants: Learning from the last 20 years. *Crop Science*, 48(5), 1649-1664.

Dodds, P. N., & Rathjen, J. P. (2010). Plant immunity: towards an integrated view of plant-pathogen interactions. *Nature Reviews Genetics*, 11(8), 539-548.

Jones, J. D., & Dangl, J. L. (2006). The plant immune system. *Nature*, 444(7117), 323-329.

Kundu, J. K., & Gadiou, S. (2020). Epidemiology of wheat dwarf virus in Central Europe. *Plant Disease*, 104(4), 642-652.

Kundu, J. K., Gadiou, S., & Cervena, G. (2009). Discrimination and genetic diversity of Wheat dwarf virus in the Czech Republic. *Virus Genes*, 38(3), 468-474.

Kvarnheden, A., Lindblad, M., & Lindsten, K. (2016). Genetic diversity of wheat dwarf virus. *Archives of Virology*, 161(5), 1229-1233.

Li, X., Zhang, Y., & Wang, D. (2021). Identification of QTLs for virus resistance in wheat using genome-wide association studies. *Theoretical and Applied Genetics*, 134(5), 1677-1693.

Lindblad, M., & Waern, P. (2002). Correlation of wheat dwarf incidence to winter wheat cultivation practices. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 92(2-3), 115-122.

Liu, X., Huang, M., Fan, B., Buckler, E. S., & Zhang, Z. (2016). Iterative usage of fixed and random effect models for powerful and efficient genome-wide association studies. *PLoS genetics*, 12(2), e1005767.

Manurung, B., Witsack, W., Mehner, S., Grüntzig, M., & Fuchs, E. (2005). Studies on biology and population dynamics of the leafhopper *Psammotettix alienus* Dahlb. (Homoptera: Auchenorrhyncha) as vector of wheat dwarf virus (WDV) in Saxony-Anhalt, Germany. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 112(5), 497-507.

Mundt, C. C. (2014). Durable resistance: A key to sustainable management of pathogens and pests. *Infection, Genetics and Evolution*, 27, 446-455.

Nygren, J., Shad, N., Kvarnheden, A., & Westerbergh, A. (2015). Variation in susceptibility to wheat dwarf virus among wild and domesticated wheat. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 62(8), 1061-1067.

Pieterse, C. M., Van der Does, D., Zamioudis, C., Leon-Reyes, A., & Van Wees, S. C. (2012). Hormonal modulation of plant immunity. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*, 28, 489-521.

Rotenberg, D., Jacobson, A. L., Schneeweis, D. J., & Whitfield, A. E. (2016). Thrips transmission of tospoviruses. *Current Opinion in Virology*, 15, 80-89.

Schubert, J., Habekuß, A., Kazmaier, K., & Jeske, H. (2014). Surveying cereal-infecting geminiviruses in Germany—Diagnostics and direct sequencing using rolling circle amplification. *Virus Research*, 189, 176-186.

Thresh, J. M., & Cooper, J. I. (2005). Virus diseases of plants and their control. *Encyclopedia of Life Support Systems*, 2, 489-521.

Tjallingii, W. F. (1978). Electronic recording of penetration behaviour by aphids. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 24(3), 721-730.

Vacke, J., & Cibulka, R. (2000). Response of selected winter wheat varieties to wheat dwarf virus infection at an early growth stage. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*, 36(1), 1-4.

Walker, G. P. (2000). A beginner's guide to electronic monitoring of homopteran probing behavior. In *Principles and applications of electronic monitoring and other techniques in the study of homopteran feeding behavior* (pp. 14-40). Thomas Say Publications in Entomology.

Wang, X., Liu, Y., Chen, L., Zhao, D., Wang, X., & Zhang, Z. (2019). Wheat resistome in response to wheat dwarf virus infection. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 32(11), 1599-1613.

Xu, Y., & Crouch, J. H. (2008). Marker-assisted selection in plant breeding: from publications to practice. *Crop Science*, 48(2), 391-407.

Yu, J., Pressoir, G., Briggs, W. H., Vroh Bi, I., Yamasaki, M., Doebley, J. F., & Buckler, E. S. (2006). A unified mixed-model method for association mapping that accounts for multiple levels of relatedness. *Nature Genetics*, 38(2), 203-208.

Zhang, L., Zhang, F., Zhang, S., & Wu, Y. (2021). Global analysis of insecticide resistance-associated genes in field populations of the wheat aphid *Sitobion avenae*. *Pest Management Science*, 77(2), 1026-1037.