



HAL
open science

Quel impact des innovations génétiques pour lever les facteurs limitant la production du pois protéagineux ?

Alain Baranger, Marie-Laure Pilet-Nayel, Christophe Lecomte, Eric Hanocq,
Anne Moussart, Isabelle I. Lejeune-Henaut

► To cite this version:

Alain Baranger, Marie-Laure Pilet-Nayel, Christophe Lecomte, Eric Hanocq, Anne Moussart, et al..
Quel impact des innovations génétiques pour lever les facteurs limitant la production du pois protéagineux?. Innovations Agronomiques, 2010, 11, pp.59-78. hal-02664598

HAL Id: hal-02664598

<https://hal.inrae.fr/hal-02664598>

Submitted on 31 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0
International License

Quel impact des innovations génétiques pour lever les facteurs limitant la production du pois protéagineux ?

Baranger A.¹, Pilet-Nayel M.L.¹, Lecomte C.², Hanocq E.³, Moussart A.⁴, Lejeune-Hénaut I.³

¹ : INRA, UMR APBV 118, Domaine de la Motte au Vicomte BP 35327, 35653 Le Rheu Cedex

² : INRA, UMR LEG 102, 17, rue Sully, BP 86510, 21065 Dijon Cedex

³ : INRA, UMR SADV 1281, 2, Chaussée Brunehaut, Estrées-Mons BP 50136, 80203 Péronne Cedex

⁴ : UNIP/INRA BiO3P, Domaine de la Motte au Vicomte BP 35327, 35653 Le Rheu Cedex

Correspondance : baranger@rennes.inra.fr

Résumé

En Europe, les protéagineux peuvent contribuer à faire face aux besoins en protéines végétales pour l'alimentation animale. Dans ce contexte, la stabilisation et l'amélioration du rendement du pois protéagineux sont des objectifs primordiaux des généticiens et des sélectionneurs. Ces objectifs pourraient notamment être atteints au travers du développement de variétés d'hiver qui ont un cycle de développement plus long que les pois de printemps, actuellement les plus cultivés. Cependant, le développement de la culture se heurte à plusieurs facteurs limitants, dont des stress biotiques (pourriture racinaire liée à *Aphanomyces euteiches*, ascochytose liée à *Mycosphaerella pinodes*) et abiotiques (gels hivernaux). L'amélioration pour la tolérance au gel et pour les résistances à l'ascochytose et à *Aphanomyces* s'appuie sur la connaissance de la variabilité des sources de résistance, l'analyse des déterminants génétiques ou QTL contrôlant ces résistances, et l'usage des marqueurs moléculaires pour combiner ces facteurs génétiques afin de développer des résistances efficaces et durables. La connaissance de la diversité de ces facteurs, de leur stabilité vis à vis des environnements et vis à vis de la variabilité des stress, et des mécanismes sous-jacents permet d'orienter le choix des QTL à combiner en sélection. Les lignées résistantes créées pourront être évaluées pour leur adaptation à différents environnements dont les principaux facteurs limitants sont décrits au sein de réseaux expérimentaux, et pour l'effet de leur culture sur l'adaptation éventuelle des populations pathogènes.

Mots clés : stress, gel, ascochytose, *Aphanomyces*, QTL, résistance, tolérance, pois d'hiver, sélection, interaction génotype x environnement

Abstract: Which impact of genetic innovations to overcome limiting factors to field pea production?

In Europe, pulses can contribute to face needs in protein supply for animal feed. Field pea yield stabilization and improvement are essential objectives for geneticists and breeders, which could be reached through the development of autumn-sown varieties, with a longer development cycle than spring peas. However, pea crop development faces several limiting factors, among which biotic (root rot due to *Aphanomyces euteiches*, ascochyta blight due to *Mycosphaerella pinodes*) and abiotic (winter frost) stresses. The improvement for the tolerance to frost and for partial resistances to ascochyta blight and to *Aphanomyces* relies on the knowledge of the variability of sources of resistance, analysis of genetic factors or QTL controlling resistance or tolerance, and use of molecular markers to combine these genetic factors in order to develop efficient and durable resistances. The knowledge of the diversity of these factors, of their stability towards environments and stress variability, and of underlying mechanisms allows to target the choice of the QTL to combine together within breeding programs. The created partially resistant lines will be screened for their adaptation to various environments within field trial networks whose main limiting factors are described, and for the effect of their cropping on the possible adaptation of pathogen populations.

Keywords: stress, frost, ascochyta blight, *Aphanomyces*, QTL, resistance, tolerance, winter pea, breeding, genotype x environment interaction

Introduction

La dépendance de la France vis à vis du nouveau monde en termes de matières riches en protéines végétales, avérée dans les années 70, a entraîné jusqu'au début des années 90 un développement important de la culture du pois protéagineux en France, comme alternative au tourteau de soja dans l'alimentation des animaux d'élevage, en particulier du porc. Ce développement a été accompagné par un investissement important de la sélection privée et publique pour l'amélioration du rendement, des résistances aux maladies, et le maintien de taux de protéines élevés dans la graine. Plusieurs étapes ont marqué la sélection progressive de variétés élites de pois protéagineux à partir des variétés de pois potagers et de pois fourragers, en particulier l'émergence de variétés naines, précoces à la floraison, et à faibles teneurs en tanins. L'intégration progressive de la mutation *afila*, transformant les folioles en vrilles, a permis de réduire la surface foliaire globale des couverts, d'améliorer la tenue de tige, et de réduire les problèmes sanitaires par une meilleure aération des couverts. Ces dernières années ont également vu l'inscription de variétés présentant une résistance à la verse sensiblement améliorée.

Dès les années 80, la volonté de stabiliser et de sécuriser les rendements a amené à envisager le développement de variétés semées à l'automne à cycle végétatif plus long. Les premières tentatives se sont soldées par des échecs durant les hivers 84-85, 85-86 et 86-87 particulièrement rigoureux. Quelques années plus tard, l'augmentation des surfaces et des fréquences de retour du pois de printemps dans les rotations a entraîné le développement de la pourriture racinaire liée à *Aphanomyces euteiches*, assez localisée dans un premier temps, mais dont la nuisibilité a contribué à la désaffection progressive des agriculteurs pour la culture du pois protéagineux. Cette désaffection s'est traduite par une baisse sensible des surfaces jusqu'en 2009, date à laquelle un système d'aide incitatif a permis de relancer la culture.

Les défis posés aujourd'hui à la sélection du pois protéagineux visent donc essentiellement d'une part à mieux gérer la pourriture racinaire liée à *Aphanomyces*, d'autre part à relancer le développement d'un pois protéagineux semé en hiver afin d'augmenter le potentiel de rendement de la culture, en prenant mieux en compte les stress auxquels il est soumis, c'est à dire le gel hivernal et les épidémies aériennes d'ascochytose (ou anthracnose) liées à *Mycosphaerella pinodes*. L'objet de cette contribution est de faire le point (i) sur le potentiel actuel de la génétique et de l'innovation variétale pour faire face à ces stress : la mesure de ce potentiel passe par l'identification de facteurs génétiques contrôlant la résistance ou la tolérance à ces stress, l'acquisition de connaissances sur leur capacité à conférer de la résistance dans différentes conditions de stress biotiques ou abiotiques, et sur l'effet de la combinaison de ces facteurs sur l'efficacité et éventuellement la durabilité des résistances dans différentes conditions environnementales, (ii) sur les connaissances en cours de développement pour une meilleure prise en compte de la combinaison de différents stress sur les réseaux expérimentaux, des interactions génotypes x environnements et de l'adaptation des bioagresseurs à leur hôte, pour l'intégration des innovations génétiques dans des systèmes de production durables.

1- Identification de facteurs génétiques contrôlant les résistances aux stress

1-1 Variabilité génétique pour les résistances

L'approche de la variabilité génétique pour les résistances suppose l'accès à la variabilité de la plante à travers des collections de génotypes structurées et décrites, et la disponibilité de méthodologies de

criblage en conditions contrôlées et au champ à travers des réseaux expérimentaux (Tivoli et al., 2006 ; Moussart et al., 2001 ; Lejeune-Hénaut et al., 2010a).

Un large programme **d'exploration de la variabilité génétique pour la résistance à *Aphanomyces euteiches*** a été conduit à l'INRA de Rennes avec le soutien de l'UNIP entre 2003 et 2008, en vue d'identifier des sources de résistance efficaces en France (données non publiées). Le criblage d'environ 1900 lignées du genre *Pisum*, provenant de différents centres de ressources génétiques dans le monde (INRA, France ; CGN, Pays-Bas ; JIC, Grande Bretagne; USDA-ARS, USA et VIR, Russie) et incluant la collection de référence de pois de l'INRA, ainsi que le criblage des core collections de pois du JIC (Grande Bretagne) et de l'USDA-ARS (USA), a été effectué en conditions contrôlées vis-à-vis d'une souche de référence française d'*A. euteiches*. Environ 20 % des 1900 lignées criblées avaient déjà été décrits pour la résistance à *Aphanomyces* dans le cadre de programmes américains préalables de création de géniteurs et de criblage de ressources génétiques (Gritton, 1990 ; Davis et al., 1995 ; Malvick et Percich 1999 ; Kraft et Coffman, 2000). L'ensemble des lignées évaluées a représenté plusieurs origines géographiques et (sous)-espèces de *Pisum* ainsi que différents types cultivés et morphologiques. Le large criblage de 1900 lignées a résulté en la sélection de 79 accessions, dont les comportements de résistance ont ensuite été validés

- (i) en conditions contrôlées vis-à-vis de 4 souches d'*A. euteiches* représentatives de la variabilité connue du pathogène selon Wicker et Rouxel (2001) et,
- (ii) au champ, sur 2 lieux français en 2005 et 5 lieux en France et aux Etats-Unis en 2006.

Vingt des 79 lignées ont alors été retenues pour confirmation de leur niveau de résistance au champ sur un réseau élargi (INRA-GSP, FR ; USDA-Seneca Foods, USA) de 7 sites français et 2 sites américains entre 2007 et 2008 (Pilet-Nayel et al., 2007). Parmi les 20 lignées, seules quelques-unes ont présenté un niveau de résistance partielle similaire à celui des témoins américains de résistance utilisés en France (PI180693, 90-2131 et 552 ; Lockwood, 1960 ; Kraft, 1992 ; Lewis et Gritton 1992).

Par ailleurs, le niveau de résistance à *A. euteiches* des dernières variétés de pois protéagineux inscrites et plus récemment des variétés en cours d'inscription, est évalué chaque année en conditions contrôlées. Jusqu'à présent, aucune résistance partielle n'a été identifiée dans les variétés, excepté dans le cas de la variété de pois d'hiver Enduro. Le niveau de résistance de cette variété reste toutefois inférieur à celui du meilleur témoin résistant et insuffisant à lui seul en conditions agronomiques.

Dès les années 80, **des criblages de collections de pois protéagineux pour la résistance à l'ascochytose** ont permis d'identifier des sources de résistance, essentiellement dans du matériel fourrager (Onfroy et al., 1999). Plus récemment, le criblage de la collection de référence de pois de l'INRA a confirmé que les meilleures sources de résistance (DP, FP, Champagne) se trouvent dans les pools fourragers ou protéagineux d'hiver. Par ailleurs, les résultats d'inscription au CTPS montrent que des niveaux faibles de résistance partielle ont été intégrés dans certaines variétés de pois d'hiver inscrites récemment, notamment les variétés Isard et James (Onfroy, comm. pers.).

L'exploration de la variabilité génétique pour la tolérance au gel a commencé au début des années 60 à l'INRA de Versailles pour créer des variétés de pois de conserve de type hiver (Cousin, 1983). Des lignées telles que Haute-Loire ou Champagne, issues de populations locales françaises de pois fourragers avaient alors été utilisées comme géniteurs de tolérance et la sélection avait abouti à l'inscription de la variété Frimas en 1973. Au début des années 70, la sélection de pois protéagineux d'hiver a été initiée à partir des premiers pois potagers tolérants au gel (Cousin, 1992). Depuis, relativement peu de nouvelles sources fourragères de tolérance au gel ont été réintroduites directement dans les programmes de sélection car ces lignées présentent des caractéristiques morphologiques (gigantisme, feuillage de type conventionnel, graines de petite taille) qui diminuent la valeur agronomique du pois pour un usage en protéagineux. Plus récemment (2007-2008), un criblage de la collection de référence du CRB de l'INRA de Dijon a été effectué par le biais d'essais au champ (site de

Clermont-Ferrand-Theix) et en conditions contrôlées, et une échelle de résistance au gel hivernal a été établie dans la station jurassienne de Chaux-des-Prés (voir article de Duc et al., 2010, « Potentiels et leviers pour développer la production et l'utilisation des protéagineux dans le cadre d'une agriculture durable en Bourgogne », Innovations Agronomiques).

Tableau 1 : Génotypage et phénotypage des 7 populations de LR étudiées pour la résistance/tolérance aux principaux stress chez le pois.

Croisement (<u>souligné</u> : lignée résistante)	Lignées recombinantes (Génération) - Origine	Carte génétique	Phénotypage au champ	Phénotypage en conditions contrôlées	Références
Résistance partielle à <i>Aphanomyces euteiches</i>					
Baccara x <u>552</u>	178 (F9) - INRA	224 mqs (1652 cM kos)	6 environnements FR/USA sur 4 lieux, 2 années	2 souches : RB84 (FR), Ae109 (USA)	Hamon et al., soumis
Baccara x <u>PI180693</u>	178 (F8) - INRA		8 environnements FR/USA sur 4 lieux, 3 années		
DSP x <u>90-2131</u>	111 (F10) - USDA	168 mqs (1046 cM kos)	11 environnements FR/USA sur 5 lieux, 4 années	6 souches : RB84, Ae78, Ae85, Ae106 (FR) ; Ae87, Ae109 (USA)	Hamon, 2010
Puget x <u>90-2079</u>	127 (F10) - USDA	324 mqs (1094 cM kos)	4 environnements USA sur 2 lieux, 2 années	3 souches : Ae87, Ae109 (USA) ; Ae106 (FR)	Pilet-Nayel et al., 2002, 2005
Résistance partielle à <i>Mycosphaerella pinodes</i>					
<u>Champagne</u> x Térèse	164 (F9) - INRA	262 mqs (1491 cM kos)	2 environnements FR, 2 années	3 souches, plantules entières et feuilles détachées	Non publié
J1296 x <u>DP</u>	135 (F9) - INRA	351 mqs (1992 cM kos)	2 environnements FR, 2 années	3 souches, plantules entières et feuilles détachées	Prioul et al., 2004
J1296 x <u>FP</u>	144 (F8) - INRA	216 mqs (1881 cM kos)	2 environnements FR, 2 années	3 souches, plantules entières et feuilles détachées	Non publié
Tolérance au gel					
<u>Champagne</u> x Térèse	164 (F8) - INRA	213 mqs (1491 cM hal)	11 environnements FR sur 5 lieux, 4 années	1 condition après acclimatation au froid	Lejeune-Hénaut et al., 2008
J1296 x <u>DP</u>	135 (F9) - INRA	351 mqs (1992 cM kos)	1 environnement FR		Non publié

La plupart des sources de résistance identifiées sont partielles, au sens d'une réduction de la vitesse d'apparition ou de développement des symptômes. Les principales sources de résistance partielle à *Aphanomyces*, issues pour l'essentiel de programmes américains de création de lignées potagères,

sont sensibles à l'ascochytose et au froid. Par contre, il existe, notamment dans le matériel fourrager, des sources présentant conjointement de la résistance au gel et à l'ascochytose (Champagne, DP).

1-2 Des QTL contrôlant les résistances/tolérances aux stress

Une stratégie de cartographie de QTL¹ a été utilisée depuis 10 ans chez le pois pour identifier les zones du génome responsables du déterminisme génétique des résistances étudiées. Elle repose sur la création et la caractérisation d'un type de descendance particulier : la population de lignées recombinantes² (LR). Chaque population est issue d'un croisement entre deux lignées parentales qui diffèrent pour le caractère considéré (un parent résistant et un parent sensible au stress étudié dans le cas présent). Les lignées de la population sont d'une part génotypées pour un ensemble de marqueurs moléculaires, ce qui permet d'établir une carte de liaisons génétiques, d'autre part phénotypées pour la résistance au stress étudié. Sept populations de LR ont été étudiées pour la résistance aux principaux stress chez le pois et les expérimentations dont elles ont fait l'objet sont décrites dans le Tableau 1. L'ensemble de ces études a permis d'identifier les principaux QTL contrôlant les résistances et présentés sur la Figure 1.

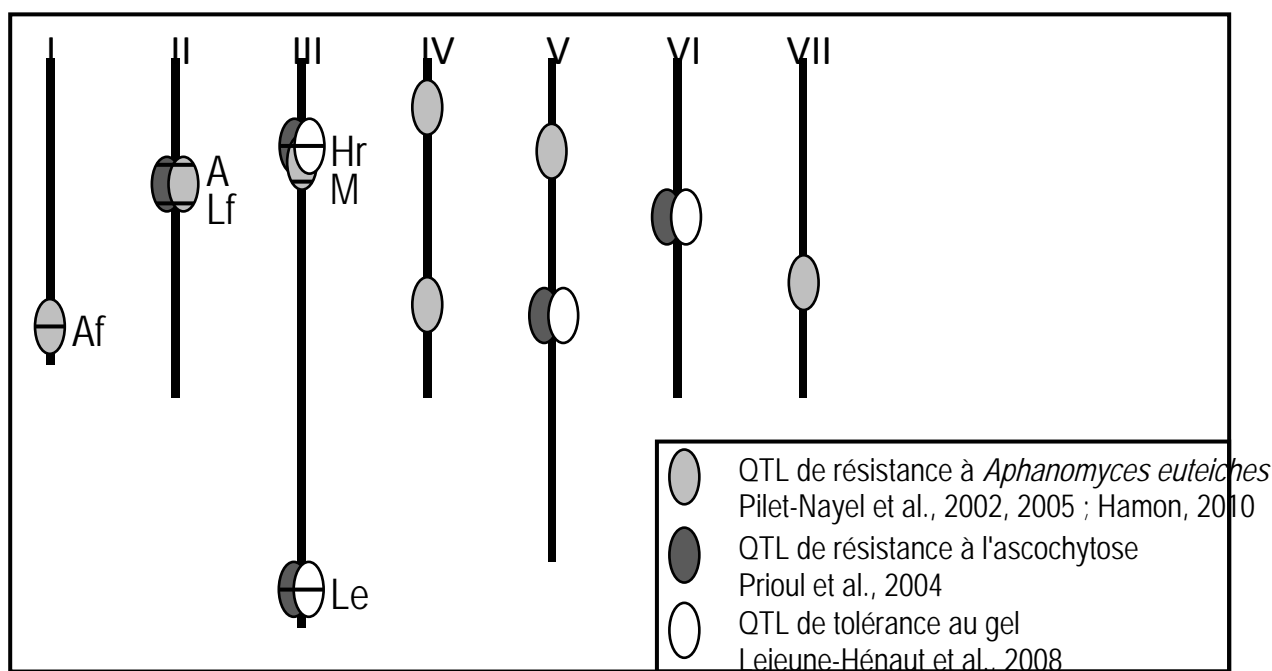


Figure 1 : Principaux QTL de tolérance et résistance partielle aux stress identifiés sur la carte génétique du pois.

La connaissance de la stabilité environnementale des QTL permet i) de valider des positions de QTL reproductibles entre années et entre lieux d'expérimentation, ii) de valider des QTL identifiés à partir de données obtenues en conditions contrôlées d'expérimentation ou au champ et iii) de hiérarchiser des cibles pour la sélection assistée par marqueurs (SAM). Ainsi, pour le caractère de tolérance au gel, a été étudié dans un premier temps le comportement hivernal au champ de la population Champagne x Térése, dans 11 conditions lieux-années. Chacune des lignées de la population a été semée à l'automne en petites parcelles (3 répétitions) sur les sites expérimentaux de

¹ QTL : Quantitative Trait Locus, zone du génome responsable de la variation d'un caractère quantitatif.

² Lignées recombinantes : lignées sœurs obtenues par descendance monogaine à partir d'un croisement initial; 150 à 200 lignées recombinantes représentent la plupart des combinaisons possibles entre les caractères des deux parents du croisement.

Mons, Dijon et Clermont-Ferrand-Theix, pour les années 2000-2001, 2001-2002 et 2002-2003, de même que sur les sites expérimentaux de Lusignan et de Colmar, pour l'année 2001-2002. Dans ce type de conditions expérimentales, les plantes se développent dès le semis et s'acclimatent au froid tant que les températures ne sont pas négatives. A la sortie de l'hiver, les dégâts de gel subis par les parties aériennes sont notés pour chacune des lignées de la population. L'ensemble de ces observations a permis de montrer que 4 zones du génome (4 QTL) sont plus particulièrement impliquées dans les variations observées entre lignées sœurs pour les notes de dégâts de gel (Lejeune-Hénaut et al., 2008, Figure 1). Parmi celles-ci, les zones des groupes de liaison III (haut), V et VI ont été détectées à partir de notes obtenues dans 9 à 11 conditions expérimentales, ce qui leur confère une grande stabilité.

En parallèle, la même population a été étudiée en chambre climatisée au cours d'un test de tolérance au gel, dont les différentes phases reproduisent de façon simplifiée les scénarii climatiques les plus fréquents (période de croissance à température favorable, période d'acclimatation à température basse mais non gélive, période de gel, période de réchauffement). Ce protocole a été développé pour pouvoir tester rapidement de grandes quantités de matériel végétal sans être tributaire de la période de l'année (on ne peut faire qu'un seul test par an en conditions naturelles) et des aléas climatiques (l'intensité du gel n'est pas forcément discriminante tous les ans, pour un lieu donné). *A contrario*, le test en conditions contrôlées ne tient pas compte des différents types de gel pouvant intervenir au champ (où la durée de la période d'acclimatation, notamment, peut être très variable) et le gel intervient sur des plantes beaucoup plus jeunes qu'au champ. Malgré ces différences, la position des QTL des groupes de liaison III (bas) V et VI a bien été confirmée par les expérimentations en conditions contrôlées (Dumont et al., 2009, Figure 1). Seul le QTL situé en haut du groupe de liaison III n'a pas été retrouvé : ce résultat est cohérent avec le fait que ce QTL est associé à un gène majeur de développement (voir §.3) et qu'il n'induit une variabilité des dégâts de gel que pour des plantes relativement bien développées, ce qui n'est pas le cas en conditions contrôlées où les plantules subissent le gel dès le stade 3 feuilles. Enfin, le test en conditions contrôlées a facilité une série d'échantillonnages destinés à des analyses physiologiques plus fines (teneur en sucres, analyses protéomiques, ...). Celles-ci ont permis de détecter des QTL et PQL³ colocalisant avec les QTL de notes de dégâts de gel qui constituent des pistes explicatives des mécanismes de la tolérance (Dumont et al., 2009).

La connaissance de la stabilité des QTL de résistance vis-à-vis de la variabilité de l'agent pathogène (*Aphanomyces euteiches* ou *Mycosphaerella pinodes*) est indispensable pour le développement de stratégies de gestion durable des QTL identifiés. Deux pathotypes principaux d'*A. euteiches* ont été mis en évidence par Wicker et Rouxel (2001), à partir de 109 souches (environ 3/4 de souches françaises et 1/4 de souches étrangères) caractérisées pour leur pouvoir pathogène sur une gamme différentielle de six génotypes de pois (Wicker et al., 2003). Le premier pathotype, nommé pathotype I, s'est avéré prédominant et a regroupé essentiellement des souches françaises, décrites comme globalement plus agressives que les souches étrangères. Le second pathotype, nommé pathotype III, a inclus principalement des souches américaines. Il est caractérisé par l'avirulence de ces souches sur une des 6 lignées de la gamme. Plus récemment, l'étude de la diversité du pouvoir pathogène de souches d'*A. euteiches* isolées de pépinières de pois françaises et américaines, réalisée à l'INRA de Rennes (UMR Bio3P) a permis de confirmer l'existence de ces deux pathotypes (C. Onfroy, com. pers.).

Parmi les 22 régions génomiques identifiées pour la résistance à *A. euteiches* à partir de l'ensemble des données obtenues sur les 4 populations de LR étudiées (Hamon, 2010), une faible spécificité des QTL de résistance a été mise en évidence en fonction des deux principaux pathotypes d'*A. euteiches* décrits. En effet, les 5 régions détectées pour la résistance au pathotype III d'*A. euteiches* (souche Ae109), correspondant toutes à des QTL principaux (Figure 1), ont été également associées à la

³ PQL : Protein Quantitative Locus : zone du génome responsable de la variation quantitative d'une protéine.

résistance au pathotype I (une à plusieurs souches). Dix régions génomiques supplémentaires ont été spécifiquement détectées pour la résistance au pathotype I d'*A. euteiches*.

Plusieurs approches des mécanismes sous-jacents aux QTL doivent également permettre de hiérarchiser des cibles pour la sélection assistée par marqueurs (SAM). Le développement de méthodologies sur feuilles détachées maintenues en survie, permettant de suivre spécifiquement les phases du cycle de l'épidémie concernées par la résistance, a permis **d'identifier des composantes de résistance partielle à l'ascochytose**, parmi lesquelles les vitesses d'apparition des ponctuations et d'extension des lésions (Onfroy et al., 2007), qui peuvent être ralenties par la résistance partielle. Le suivi de ces composantes de résistance partielle dans des populations en ségrégation de type LR a permis d'affecter à certains QTL le contrôle spécifique de ces composantes de résistance (Baranger et al., 2009). Ces informations pourront être valorisées par le cumul spécifique de facteurs génétiques contrôlant des phases complémentaires du cycle du pathogène. Par ailleurs, **la cartographie de gènes s'exprimant différemment** entre un génotype résistant et un génotype sensible sous l'effet d'un stress (action du froid ou inoculation par *A. euteiches* ou par *M. pinodes*) permet d'identifier des gènes qui, colocalisant avec des QTL de résistance partielle, sont des candidats expressionnels et positionnels susceptibles de jouer un rôle dans l'expression de la résistance partielle ou de la tolérance (Lejeune-Hénaut et al., 2010b ; Baranger et al., 2007).

Enfin, **l'exploitation de l'espèce légumineuse modèle *Medicago truncatula* constitue une stratégie pour mieux identifier les bases moléculaires de la résistance aux stress** chez le pois du fait i) du niveau de conservation élevé (homologie de séquences, synténie) observé entre les génomes du pois et de *M. truncatula* (Choi et al., 2004 ; Aubert et al., 2006) et ii) des nombreuses ressources biologiques et génomiques développées chez cette légumineuse modèle (Young et Udvardi, 2009, <http://www.medicago.org/>). Depuis 2003, cette stratégie a été engagée à l'INRA de Rennes et au CNRS-UPS de Toulouse pour l'étude des bases génomiques de la résistance à *A. euteiches*. *M. truncatula* est hôte d'*A. euteiches* et présente une large variabilité génétique pour la résistance/sensibilité à ce pathogène (Moussart et al., 2007a). A partir de deux populations de LR, l'analyse génétique de la résistance chez *M. truncatula* a permis de mettre en évidence une région génomique à effet majeur (locus *AER1*) ou partiel (locus *prAe1*), à large spectre d'action vis-à-vis des pathotypes d'*A. euteiches* décrits chez le pois et la luzerne, ainsi qu'un réseau d'autres locus plus spécifiques de souches (Pilet-Nayel et al., 2009 ; Djebali et al., 2009 ; Hamon et al., 2010). La région *AER1/prAe1* est en cours de clonage en vue d'identification et de validation fonctionnelle de gènes orthologues chez le pois. Le développement de 22 marqueurs « ponts » dans les zones génomiques associées à la résistance à *A. euteiches* chez *M. truncatula* et chez le pois a permis d'identifier à ce jour 5 régions potentiellement synténiques contrôlant la résistance à *A. euteiches* chez les deux espèces, dont la région *AER1/prAe1* co-localisant avec un QTL mineur identifié chez le pois (Hamon, 2010). La stratégie d'exploitation de la légumineuse modèle a été également développée pour mieux connaître les bases génomiques de la tolérance au gel (Avia et al, in prep).

1-3 Des gènes d'architecture contrôlant les résistances/tolérances aux stress ?

Plusieurs des QTL de résistance identifiés colocalisent avec des gènes ou des QTL contrôlant l'architecture ou le développement de la plante (Figure 1). Ainsi, le gène *Le* sur le groupe de liaison III, qui contrôle l'élongation des entrenoeuds, semble génétiquement lié à des QTL de tolérance au gel et de résistance à l'ascochytose. L'allèle *Le* à ce gène, conférant des entrenoeuds longs, est lié à la résistance partielle à l'ascochytose et à la sensibilité au gel. De même, l'allèle *af* au gène *Af*, qui confère une transformation des folioles en vrilles, semble lié génétiquement à la sensibilité à *Aphanomyces* (Figure 1). Plusieurs autres exemples de colocalisations ont été observés, en particulier des liaisons entre précocité à la floraison et sensibilité à un ou plusieurs stress. La question se pose

alors, pour expliquer ces colocalisations, de comprendre en quoi ces caractères d'architecture influent sur les effets des stress mesurés par des symptômes. Il peut potentiellement s'agir de biais liés à la manière d'apprécier les résistances, ou à des liaisons génétiques fortuites entre d'une part des gènes ou des QTL contrôlant l'architecture ou le développement, et d'autre part des QTL contrôlant la résistance, ou enfin il peut s'agir d'effets pléiotropes⁴ des gènes/QTL d'architecture sur l'expression de la résistance. L'exploration de ces hypothèses est cruciale dans un contexte de choix des QTL à utiliser en sélection et de rupture éventuelle des liaisons génétiques entre QTL de résistance et caractères d'architecture défavorables pour la sélection.

Cette problématique est parfaitement illustrée par l'exemple de la tolérance au gel hivernal qui présente deux principales composantes :

- la possibilité de maintien de la plante à l'état végétatif pendant une longue période hivernale, qui est une des caractéristiques des pois fourragers tolérants au gel utilisés comme géniteurs dans les programmes de création variétale de pois d'hiver (Lejeune-Hénaut et al., 1999) ; cet aspect est particulièrement important car le passage de l'apex à l'état reproducteur accentue la sensibilité au gel ; on parle d'échappement au gel pour les pois qui peuvent se maintenir à l'état végétatif pendant l'hiver ;
- la tolérance au gel à l'état végétatif (encore appelée tolérance intrinsèque), qui est en relation étroite avec la capacité d'acclimatation au froid ; des différences génotypiques de tolérance au gel se manifestent en effet avant que le stade d'initiation florale ne soit atteint (Lejeune-Hénaut et al., 2010a) ; elles sont dues à la mise en œuvre, pendant les phases de températures basses qui précèdent le gel, de mécanismes qui permettent d'éviter ou de tolérer la formation de cristaux de glace au niveau des cellules : c'est le phénomène d'acclimatation au froid (encore appelé endurcissement).

La connaissance de ces mécanismes permet d'envisager l'adaptation chez le pois d'un modèle de prévision de la résistance au gel hivernal (Lecomte et al., 2003).

L'étude génétique de la population Champagne x Tèreze a montré que, parmi les 4 principaux QTL de tolérance au gel mis en évidence, la zone la plus explicative correspond au locus Hr (Figure 1, cf I.2), responsable du maintien de la plante à l'état végétatif lorsque les jours sont courts. Ce résultat a confirmé l'importance de la réponse de l'initiation florale à la photopériode, dans le déterminisme génétique de la tolérance au gel chez le pois. Au sein des lignées sœurs, celles qui possèdent, comme Champagne, l'allèle Hr (pas d'initiation florale en jours courts) sont en moyenne plus tolérantes au gel que celles qui possèdent l'allèle hr de Tèreze (pour ces dernières, l'initiation florale est possible en jours courts et peut se produire avant les périodes hivernales de gel, ce qui augmente les risques de dégâts).

Les effets du locus Hr sur la phénologie et l'architecture de la plante sont multiples. En plus de leur forte réponse à la photopériode pour le passage à l'état reproducteur et de leur meilleure tolérance au gel, les lignées Hr de la descendance Champagne x Tèreze possèdent des caractéristiques morphologiques qui les différencient des pois d'hiver habituels. Pendant toute la période hivernale, les plantes Hr se présentent sous la forme d'une rosette (Figure 2) : elles possèdent de nombreuses ramifications basales à port rampant et leurs organes aériens, entre-nœuds et feuilles, ont une taille réduite. Au printemps suivant, lorsque la longueur du jour augmente, les tiges reprennent un port dressé et passent le stade de l'initiation florale. L'effet de l'allèle Hr sur l'augmentation du nombre de ramifications basales a déjà été mentionné dans la littérature (Murfet et Reid, 1993). Ces auteurs comparent le comportement des lignées Hr à celui de nombreuses accessions primitives de *Pisum sativum* sp. *humile*, *P. sativum* sp. *elatius* et *P. fulvum*, qui montrent un accroissement de leur nombre de ramifications basales lorsqu'elles se développent en jours courts. Ils considèrent que cette caractéristique constitue un avantage évolutif pour ces écotypes adaptés à un développement et une

⁴ Effet pléiotrope : effet d'un gène ayant la faculté d'influer sur plusieurs caractères

croissance végétative pendant les périodes froides et humides de l'hiver. Pour compléter la description des relations entre l'architecture de la plante et la tolérance au gel, il faut également mentionner l'association entre le QTL situé au bas du groupe de liaison III et le locus de nanisme Le (Figure 1). Dans la population Champagne x Tèreze, c'est le seul QTL pour lequel l'allèle favorable à la tolérance au gel est apporté par le parent sensible Tèreze, en association avec le nanisme de la plante. L'étude de la population Champagne x Tèreze suggère une interaction (relation épistatique) entre les loci Hr et Le, car les plantes Hr restent naines pendant toute la période hivernale, qu'elles soient de génotype nain comme Tèreze ou de grande taille comme Champagne. Du point de vue de la sélection cependant, il est préférable que le nanisme et la tolérance au gel soient associés positivement car le nanisme est un élément fondamental de la valeur agronomique du pois protéagineux.



Figure 2 : Pois de type Hr semé à l'automne. Les plantes présentent un port dit en rosette, c'est-à-dire rampant, avec de nombreuses ramifications, des entre-nœuds courts et des organes foliaires de taille réduite ; elles resteront à l'état végétatif pendant tout l'hiver.

2- Validation et intégration des données de génétique en sélection

Les données de génétique obtenues pour la résistance ou la tolérance aux principaux stress chez le pois ont été intégrées, au fur et à mesure de leur acquisition, dans différents types de schémas de cumul d'allèles favorables, présentant des finalités différentes en termes d'objectifs suivis (recherche, sélection) et de matériels génétiques créés (géniteurs, variétés). L'identification de marqueurs moléculaires associés aux principaux QTL de résistance aux stress a permis le développement de schémas de sélection assistée par marqueurs (SAM) visant à augmenter l'efficacité de la sélection du pois pour la résistance aux principaux stress.

2-1. La validation de l'effet de QTL de résistance et l'identification de combinaisons d'allèles de résistance favorables, par construction de génotypes assistée par marqueurs

Les outils disponibles pour la sélection assistée par marqueurs chez le pois restent modestes. Près de 300 marqueurs microsatellites, ou SSR (Simple Sequence Repeats), ont été développés chez le pois au cours des 10 dernières années à partir de données de séquences issues de gènes de fonctions connues ou de banques d'ADN génomiques enrichies en motifs répétés (Burstin et al., 2001 ; Loridon et al., 2005). Au total, 229 de ces marqueurs, répartis sur 7 groupes de liaison, ont été positionnés sur la carte génétique consensus du pois (Loridon et al., 2005). Quelques dizaines de marqueurs de gènes de fonction connue ont également été développés et cartographiés chez le pois (Aubert et al., 2006 ; Prioul et al., 2007). Plusieurs projets de développement de SNP sont actuellement

en cours de développement en France et dans le monde (Deulvot et al., 2010). A ce jour, les marqueurs SSR cartographiés sur la carte de référence du pois (Loridon et al., 2005) sont ceux essentiellement utilisés dans les schémas de SAM développés chez le pois.

En vue de valider les effets des principaux QTL de tolérance au gel et de résistance à *M. pinodes* (3 QTL) et *A. euteiches* (7 QTL) (Figure 1) et de cumuler les allèles de résistance à ces QTL dans plusieurs fonds génétiques agronomiques, **un large programme de Back-cross Assisté par Marqueurs (BAM) a été développé à l'INRA** (avec le soutien de l'UNIP) depuis 2007 pour la création de lignées quasi-isogéniques (NILs, ou Near Isogenic Lines) à une ou à plusieurs combinaisons de QTL de résistance aux stress. Dans ce programme, des marqueurs associés aux QTL ciblés sont utilisés pour tracer les introgressions d'allèles de résistance dans les fonds génétiques receveurs, et des marqueurs distribués sur le reste du génome sont utilisés pour tracer le retour aux génomes des fonds receveurs en dehors des zones d'introgression. Pour la tolérance au gel et la résistance à *M. pinodes*, trois schémas parallèles de croisements sont conduits pour l'introgression individuelle d'allèles «Champagne» à 1 à 3 QTL principaux dans 1 à 3 variétés de pois de printemps et d'hiver. Pour la résistance à *A. euteiches*, cinq schémas parallèles de croisements sont développés visant, dans chaque schéma, à introgresser simultanément des allèles de résistance (PI180693, 552, 90-2131 ou 90-2079) pour 1 à 3 des 7 QTL principaux, dans trois fonds génétiques incluant des variétés de pois de printemps et d'hiver. A ce jour, ces schémas ont permis la création de lignées BC3 ou BC4 portant les allèles de résistance pour 1 à 3 QTL. Les lignées créées indépendamment dans des fonds génétiques identiques seront intercroisées pour cumuler des allèles de résistance à différentes combinaisons de plus de 3 QTL. L'évaluation phénotypique de l'ensemble des NILs créées permettra de valider la stabilité des effets des QTL dans différents fonds génétiques et d'identifier les meilleures combinaisons d'allèles permettant d'augmenter l'efficacité des résistances.

En vue de détecter et introgresser simultanément les allèles de résistance à des QTL présents dans de nouvelles sources exotiques de résistance à *A. euteiches* (cf. 1-1), **un schéma de Back-cross Avancé (BAv) est développé à l'INRA** de Rennes depuis 2008, pour la création de populations BC2 fixées, dans les mêmes fonds génétiques receveurs que ceux utilisés dans le programme de BAM. Dans ces populations, l'identification de NILs (BC2) portant potentiellement de nouveaux allèles et QTL de résistance à partir d'études de détection de QTL, permettra le cumul de nouveaux allèles à ceux précédemment validés et combinés dans le programme de BAM.

2-2 Des programmes de création de géniteurs de résistance aux maladies chez le pois

De 1995 à 2005, **un large programme de sélection récurrente pour la création de géniteurs de résistance à *A. euteiches***, a été développé par le GSP (Groupement des Sélectionneurs de Pois Protéagineux), afin d'augmenter les niveaux de résistance partielle disponibles et fournir aux sélectionneurs français des lignées de type agronomique présentant des niveaux de résistance améliorés (Roux-Duparque et al., 2004).

Quatre programmes de croisements ont été initiés successivement entre 1995 et 1999, utilisant des géniteurs de pois partiellement résistants provenant de programmes de sélection américains (Lewis et Gritton, 1992 ; Kraft, 1992 ; Davis et al., 1995). La plupart de ces géniteurs (PI180693, 90-2131 et 552) ont été analysés dans les études de détection de QTL de résistance menées à l'INRA. Une sélection phénotypique pour la résistance a été conduite à partir des générations F3 ou F4, alternativement en conditions contrôlées et au champ en pépinières infestées (un à plusieurs lieux INRA-GSP/an). A partir du second programme, les meilleures F7 et F8 ont été évaluées en essais rendements sur sites infestés. L'ensemble des 4 programmes a résulté en la sélection d'environ 70 lignées de niveaux de résistance similaires ou améliorés par rapport aux témoins de résistance (PI180693, 552, 90-2131) et de type agronomique (tailles courtes, fleurs blanches, précoces à la floraison, essentiellement feuilles

de type *afila*) (Moussart et al., 2007b). Les meilleures lignées ont été successivement ré-intégrées dans de nouveaux cycles de sélection récurrente, par inter-croisements avec de nouvelles variétés agronomiques et sources de résistance.

Un programme de sélection récurrente pour la création de géniteurs de résistance partielle à *M. pinodes* a été développé à l'INRA, visant à créer des géniteurs agronomiques cumulant des comportements de résistance partielle à *M. pinodes* issus de différentes sources complémentaires. La démarche a consisté successivement en : (i) la création d'une population de base issue d'un croisement pyramidal à 8 parents résistants et/ou agronomiques, (ii) l'homogénéisation de cette population pour des caractères agronomiques indispensables pour l'intégration de ce matériel dans des programmes de création variétale, comme la précocité à la floraison, le feuillage *afila*, le nanisme ou la couleur blanche des fleurs, (iii) le criblage pour la résistance partielle en conditions contrôlées et au champ dans différents environnements, (iv) la réintégration en croisement des meilleures lignées pour la réalisation d'un second cycle de sélection, incluant de nouvelles sources de résistance et de nouveaux cultivars. Ce projet, mené en collaboration avec le GSP, a permis la production de 29 géniteurs agronomiques montrant une résistance partielle à l'ascochytose identique à celle des meilleurs témoins et des caractéristiques agronomiques acceptables, ce qui les rend directement utilisables en création variétale (Wissocq, 2003). Ces géniteurs ont été distribués aux sélectionneurs du GSP pour intégration dans leurs programmes.

2-3 Un programme de création variétale de pois d'hiver résistant aux bioagresseurs

En tant qu'établissement public, l'INRA s'est doté d'un **programme de création variétale destiné à développer un nouveau type de pois adapté au semis automnal précoce (début octobre) : le pois d'hiver réactif à la photopériode**. Les premiers prototypes de pois d'hiver réactifs à la photopériode ont été construits au début des années 2000 en intégrant l'allèle Hr (cf I-3) décrit par les équipes de recherche comme conférant une réactivité à la photopériode pour l'initiation de la floraison. Contrairement aux pois d'hiver classiques, la caractéristique essentielle de ce nouveau type de pois est que son développement depuis le semis, et en particulier l'apparition du stade 'initiation florale' (qui débute la phase reproductrice, de plus grande sensibilité au gel), est contrôlé par la longueur du jour. Ce contrôle photopériodique procure deux avantages majeurs pour l'agriculteur : une sécurité quant à la résistance au gel en fin d'hiver (avec le contrôle photopériodique, l'apparition du stade 'initiation florale' n'est pas avancée même en conditions de températures douces en début de végétation) (Lejeune et al., 1999) et quant à la réalisation des semis dans de bonnes conditions climatiques et de travail du sol (semis précoce) (Vocanson et Jeuffroy, 2008). Des résultats de modélisation montrent par ailleurs un potentiel de rendement plus élevé pour ce type de pois et une stabilité des rendements accrue (Vocanson, 2006).

Le projet actuel de création variétale de l'INRA a pour objectif l'amélioration de ces prototypes pour les caractères de résistance aux stress d'occurrence essentiellement hivernale (gel et ascochytose) mais aussi printanière (*Aphanomyces* et stress hydriques/thermiques de fin de cycle), principaux stress limitant le développement de la culture du pois protéagineux en France. Le programme de sélection s'appuie sur les résultats de la recherche en termes de géniteurs, gènes, QTL et marqueurs génétiques (Pilet-Nayel et al., 2002 & 2005 ; Prioul et al., 2004 ; Lejeune et al., 2008 ; Hamon, 2010) pour introgresser et améliorer la résistance à ces différents stress chez le pois d'hiver réactif à la photopériode et de bonne valeur agronomique. Tolérance au gel, résistance à l'ascochytose, résistance à *Aphanomyces* et amélioration de la précocité floraison, sans oublier l'amélioration du rendement bien sûr, sont donc les principaux objectifs de sélection du programme d'innovation variétale de pois d'hiver résistant aux bioagresseurs du Département de Génétique et Amélioration des Plantes de l'INRA.

2-4 L'intégration en temps réel des outils moléculaires par les sélectionneurs privés

Depuis 2008, un total de 42 marqueurs moléculaires (37 SSR, 3 CAPS, 1 RAPD et 1 STS composite) associés aux principaux QTL de tolérance au gel et de résistance à *M. pinodes* (3 QTL) et à *A. euteiches* (7QTL) (cf 1-2) a été transféré aux sélectionneurs du GSP. Ce transfert a donné lieu à la mise en place de deux tests inter-laboratoires qui ont consisté à tester les marqueurs sur un set de lignées communes, afin de vérifier que les marqueurs transférés étaient utilisables par les sélectionneurs et de tester la reproductibilité des résultats obtenus dans les différents laboratoires. A l'issue de ces tests, 36 des 42 marqueurs transférés ont permis l'obtention d'amplifications reproductibles inter-laboratoires et de qualités correctes (Moussart et al., 2009a, b ; 2010a, b).

Depuis 2009, le polymorphisme de 32 marqueurs SSR transférés et de bonne qualité est en cours d'évaluation sur un set de 67 géniteurs de pois de printemps représentatifs de la diversité génétique utilisée chez les sélectionneurs du GSP et/ou un set de 88 lignées, incluant des géniteurs et variétés de pois d'hiver représentant la diversité génétique dans des lignées de sélection du GSP et des ressources génétiques caractérisées pour la tolérance au gel.

En 2008-2009, les allèles des géniteurs de résistance à *A. euteiches* exploités dans les programmes de génétique et de sélection (PI180693, 552, 90-2131 et 90-2079) ont été tracés aux marqueurs aux 7 principaux QTL de résistance précédemment identifiés (cf.1.2), dans une collection de 155 lignées de pois résistantes et sensibles à *A. euteiches*. Cette collection a inclus environ $\frac{3}{4}$ de lignées parentales et sélectionnées résistantes et sensibles issues du programme de création de géniteurs du GSP (cf 2-2, Roux-Duparque et al., 2004) et environ $\frac{1}{4}$ de variétés sensibles et de nouvelles sources de résistance issues du programme INRA de criblage de ressources génétiques pour la résistance (cf.1-1). La fréquence observée des allèles de résistance aux marqueurs aux 7 QTL ciblés a été deux à trois fois plus élevée dans les lignées les plus résistantes par rapport aux lignées les plus sensibles, particulièrement au QTL majeur identifié sur le groupe de liaison VII (L'Anthoène et al., en préparation). L'ensemble des données moléculaires obtenues sur la collection a été transféré aux sélectionneurs du GSP.

Une démarche similaire est en cours sur une collection retraçant l'histoire de la sélection du pois d'hiver, afin de déterminer quels allèles de résistance au gel et à *M. pinodes* ont été intégrés dans le matériel cultivé et à quelle fréquence.

3- L'intégration des innovations génétiques en production

Les innovations agronomiques proposées ou en cours de construction vont être confrontées à la diversité des situations de stress rencontrées sur les réseaux expérimentaux, qu'il s'agisse de stress spécifiquement ciblés par les études génétiques, mais aussi d'autres stress notamment abiotiques susceptibles d'avoir un effet à titre individuel ou en interaction avec d'autres stress. C'est pourquoi une démarche préalable de description des réseaux en termes de facteurs limitants a été engagée.

3-1 La gestion des facteurs limitants dans les réseaux expérimentaux

Les résultats de rendement obtenus par différentes variétés dans un réseau expérimental montrent des variations très importantes entre les essais, fonction des milieux et des facteurs limitants de la production affectant ces milieux. Ces variations sont illustrées sur la Figure 3, pour un réseau national d'évaluation de variétés de pois d'hiver.

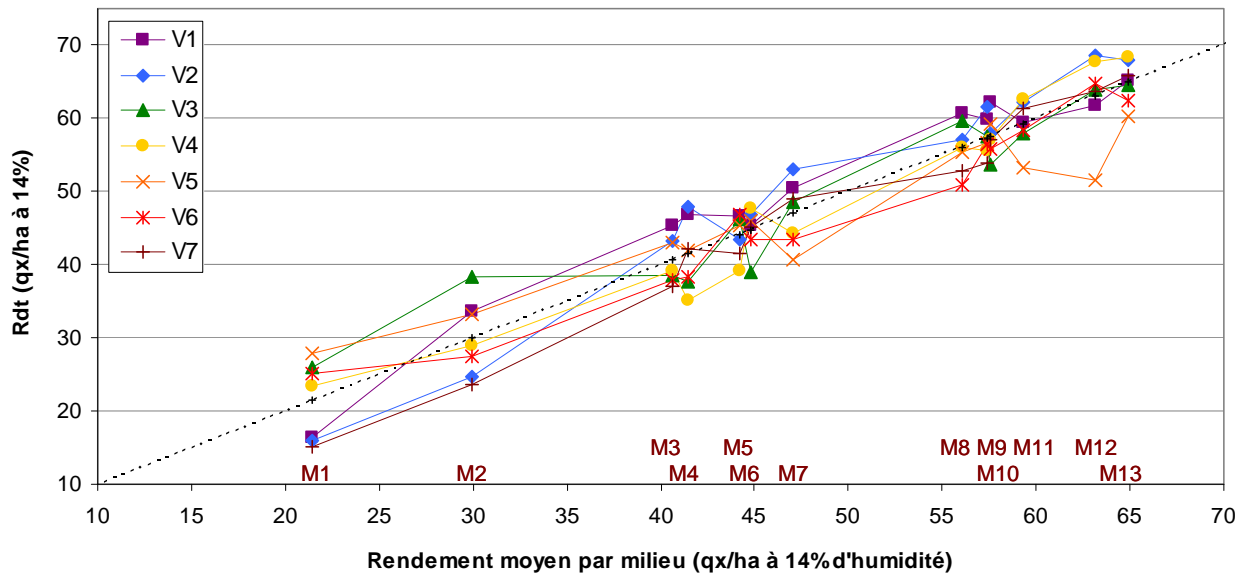


Figure 3 : Rendement de 7 variétés de pois d'hiver dans 13 milieux (réseau CTPS 2008).

On constate ainsi que les variétés peuvent présenter des rendements très différents les unes des autres dans un milieu donné (par exemple M12), ou au contraire très proches dans un autre milieu (M5 ou M6), qu'une variété peut donner le meilleur résultat dans un essai, et le moins bon dans un autre (par exemple la variété 3 dans les essais M2 et M6, ou la variété 5 dans les essais M1 et M12).

Ces différences s'expliquent par les contraintes (ou facteurs limitants) apparues dans les différents milieux d'évaluation, qui limitent de façon différentielle la production des variétés, du fait que les variétés sont plus ou moins sensibles à chacune de ces contraintes. Cette réponse variétale différentielle (encore appelée interaction génotype x milieu) est potentiellement très riche d'information, parce qu'elle révèle les sensibilités, ou au contraire les tolérances variétales à tous les facteurs limitants susceptibles d'apparaître. Ainsi, si l'on veut exploiter cette information, il est nécessaire de décrire de façon la plus complète possible les facteurs limitants et de quantifier leur rôle dans les variations de la variable de production à expliquer (Lecomte et al., 2009).

Sur la Figure 4, sont présentés les principaux facteurs limitants de la production du pois. Pour éviter les risques de confusions d'effets entre facteurs, il faut que le plus grand nombre possible de facteurs limitants soient décrits. Par des observations visuelles, on évalue l'intensité de certains accidents comme la verse et les maladies, mais la plupart des facteurs limitants ne sont pas accessibles par ces observations (effet des fortes températures, du stress hydrique ...). Pour remédier à cette limite, et pour améliorer la description de facteurs mal appréhendés par les observations, **un certain nombre de modèles agronomiques sont disponibles, permettant de décrire d'une façon approchée l'effet de certains facteurs limitants** : par exemple, le calcul du bilan hydrique (qui prend en compte les précipitations, l'évapotranspiration, le développement de la culture et la réserve en eau du sol), donne une estimation de l'intensité du stress hydrique ; le calcul de l'indice de nutrition azotée au stade début floraison (qui suppose de mesurer la quantité de matière sèche aérienne produite et le taux d'azote des plantes), donne une estimation de l'importance des carences en azote. Mais pour certains facteurs limitants, il n'existe pas de modèle agronomique, ou les modèles existants ne sont pas satisfaisants. Il existe donc un besoin de développer de nouveaux modèles. Ainsi, par exemple, des travaux sont en cours pour estimer l'importance des dégâts de gel hivernal (Lecomte et al., 2003 ; et voir article de Duc et al., *op. cit.*), pour mieux prendre en compte le développement de l'ascochytose (Schoeny et al., 2007), ou pour améliorer la précision du bilan hydrique par la prise en compte de la dynamique d'enracinement du pois (Vocanson et al., 2006).

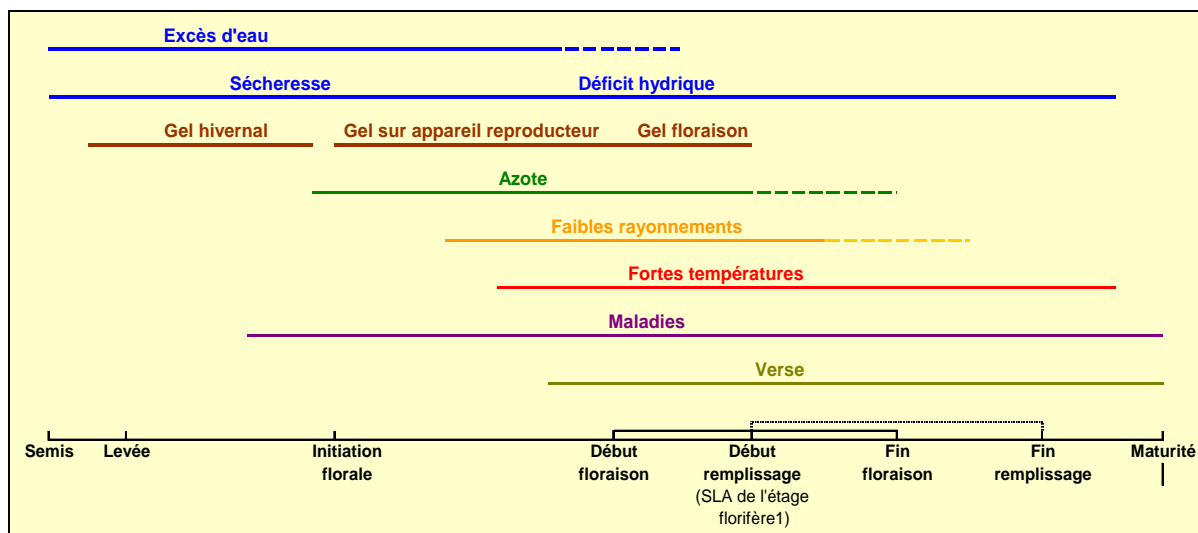


Figure 4 : Cycle, stades phénologiques et principaux facteurs limitants du pois.

La mise en œuvre de certaines observations ou de certains modèles peut être lourde en temps, et financièrement (par exemple pour la caractérisation du statut azoté), et ne peut être envisagée sur toutes les variétés évaluées dans le réseau expérimental. Nous suggérons alors de décrire les conditions de réalisation d'un essai au moyen de variétés témoins (dites témoins - révélateurs), pour lesquelles on dispose de références et dont le comportement est donc bien connu. Ces variétés témoins peuvent ainsi être considérées comme de véritables outils d'observation du milieu.

Elles doivent être autant que possible représentatives des autres variétés, ce qui suppose qu'elles aient des dates décalées de réalisation des stades phénologiques, de façon à couvrir le cycle de l'ensemble des variétés. Elles doivent aussi être révélatrices des facteurs limitants, et donc être complémentaires en termes de sensibilité à ces facteurs. En pratique, compte-tenu de l'exigence de bien connaître ces variétés témoins, des variétés sont choisies parmi les plus cultivées, ou celles qui ont été très cultivées dans un passé récent. Il ne s'agit pas nécessairement des témoins officiels courants, car elles doivent avoir une certaine pérennité dans les dispositifs, de façon à pouvoir caractériser des réseaux pluriannuels. Leur nombre doit être au minimum de deux, mais un ensemble de trois ou quatre est préférable (Brancourt-Hulmel et al., 2001).

Nous avons montré que les variations de la variable de production peuvent s'expliquer en utilisant un modèle de régression linéaire avec les variables descriptives des facteurs limitants (Lecomte, 2005 ; Lecomte et al., 2009). Des applications intéressantes peuvent ainsi être proposées, comme la description de chaque essai pour la contribution des différents facteurs limitants aux pertes de rendement observées, le classement des essais pour l'intensité d'un ou de l'ensemble des facteurs limitants. En appliquant cette méthode de régression à l'analyse de l'interaction génotype x milieu (régression factorielle), on peut estimer la tolérance des variétés à ces facteurs.

Mais plusieurs difficultés se posent, que nous cherchons à résoudre actuellement :

- Les relations entre l'intensité des facteurs limitants et les variables de production (rendement, teneur en protéines, rendement en protéines,...) sont rarement linéaires. Et nous cherchons aujourd'hui à appliquer des modèles de régression non-linéaire (régression quantile (Makowski et al., 2007), régression logistique) pour mieux prendre en compte la nature de ces relations.
- L'effet cumulé des facteurs limitants n'est pas la somme des effets individuels : le plus souvent, plusieurs facteurs limitants se succèdent tout au long du cycle de la culture, et on observe un degré de corrélation parfois important entre facteurs limitants, qui peut rendre instable le meilleur modèle d'ajustement des données. Pour apporter une réponse à ces questions, nous

cherchons là aussi à mettre en œuvre d'autres modèles de régression (comme la régression PLS), ou à travailler par mélange de modèles (Prost et al., 2008 ; et travaux en cours conduits notamment par Arnaud Gauffreteau, UMR d'Agronomie – Grignon).

- La description de toutes les variétés du réseau par quelques variétés témoins pose problème dans la mesure où une variété donnée a un vécu, en termes de facteurs limitants, qui peut être différent de celui des variétés témoins, ne serait-ce que parce ses dates de réalisation des stades phénologiques ne sont pas les mêmes que celles des variétés témoins. Le plus souvent, les degrés de sensibilité aux facteurs limitants sont également différents. Ainsi, un travail est conduit actuellement pour chercher à utiliser des variables décrivant les facteurs limitants variété par variété dans chaque milieu, et non plus globalement par milieu (Arnaud Gauffreteau, *op. cit.*).

Décrire et quantifier les facteurs limitants dans un réseau expérimental est une approche prometteuse pour caractériser un réseau expérimental et améliorer notre connaissance des variétés. Cette approche doit permettre de raisonner le choix variétal en fonction des contraintes connues du milieu de production. Par exemple : dans une région à hiver rigoureux et fin de cycle caractérisée par du stress hydrique et des fortes températures (cas de certaines régions de l'Est de la France), on choisira une variété tolérant des conditions défavorables de croissance et le gel hivernal et tolérant également un stress hydrique et de fortes températures pendant le remplissage des graines.

3-2 La durabilité des systèmes de production

L'intégration des innovations génétiques résistantes aux maladies dans des systèmes de production durables nécessitera le développement de stratégies de gestion durable des facteurs génétiques de résistance (cumul dans un même génotype, déploiement dans le temps et dans l'espace), en combinaison avec l'utilisation de méthodes de lutte alternatives (culturelles, prophylactiques, biologiques (Tivoli et Moussart, 2007)). Le développement de telles stratégies devra s'appuyer sur des connaissances concernant les modes d'action des facteurs génétiques exploités, sur l'évolution des populations pathogènes et sur les mécanismes d'adaptation des populations pathogènes à leurs hôtes.

La mise en place de stratégies de gestion durable des principaux QTL de résistance à *A. euteiches* en cours d'intégration dans les schémas de sélection, constituera un enjeu majeur dès lors que les premières variétés résistantes à *A. euteiches* seront inscrites. En effet, dans un contexte où de nombreux contournements de résistances génétiques ont été observés chez les plantes, spécialement dans le cas de la résistance de la luzerne à la race 1 d'*A. euteiches* aux USA (Grau et al., 1991), préserver l'efficacité de la résistance partielle du pois à *A. euteiches* sera indispensable pour maintenir le pois dans les assolements. Plusieurs références suggèrent que les légumineuses hôtes d'*A. euteiches* utilisées dans les rotations pourraient jouer un rôle sur l'évolution des populations d'*A. euteiches* isolées du pois : les souches d'*A. euteiches* isolées sur pois présentent un large spectre d'hôtes au sein des Légumineuses (luzerne, haricot, lentille, vesce, féverole, trèfle) (Moussart et al., 2008), il existe une proximité génétique entre souches isolées de différents hôtes tels que le pois et la luzerne (Malvick et al., 1998) et des QTL de résistance communs à des souches de spectres d'hôtes différents isolées du pois et de la luzerne ont été identifiés chez *Medicago truncatula* (Hamon et al., 2010). Le rôle des hôtes alternatifs cultivés d'*A. euteiches* sera précisé en vue de proposer des rotations optimales permettant de préserver l'efficacité de la résistance partielle du pois et de ses différentes composantes génétiques (programme INRA 'Gestion durable des résistances' 2010-2012).

Conclusion

L'analyse de la variabilité génétique disponible et l'identification de QTL contrôlant les résistances aux stress permet donc, i) en approchant la stabilité de ces QTL et leur spectre d'action vis-à-vis des environnements, ii) en tenant compte de la variabilité des stress (types de froid ou souches d'un pathogène) et iii) en considérant les mécanismes éventuels mis en œuvre (composantes de résistance, fonctions moléculaires impliquées) de faire des choix d'allèles à des QTL d'intérêt à intégrer et combiner en sélection. Cependant, ces choix se doivent d'être validés *a posteriori* en vérifiant que la résistance conférée est bien efficace dans différents fonds génétiques élités dans lesquels elle est transférée. Ces choix doivent également prendre en compte d'éventuelles liaisons génétiques entre QTL de résistance et caractères défavorables pour une culture agronomique, qu'il faudra briser durant le processus de sélection. Les outils disponibles pour réaliser ce cumul de QTL stables et tenter de briser ces liaisons génétiques défavorables sont largement insuffisants chez le pois, dans la mesure où seulement quelques centaines de marqueurs microsatellites sont disponibles à ce jour. Les projets en cours de développement de marqueurs SNP à partir d'opérations de séquençage nouvelle génération soit d'ADN complémentaire, soit d'ADN génomique, devraient permettre à terme de saturer les cartes génétiques en marqueurs moléculaires, de réduire les intervalles de confiance des QTL, et d'assurer un travail de SAM beaucoup plus efficace par un génotypage réellement haut débit.

Outre ces caractères de résistance, des caractères d'architecture ou de développement de la plante peuvent également être considérés et intégrés pour mieux contrôler les effets des stress et contribuer à la construction d'un idéotype combinant phénotype de résistance et phénotype architectural susceptible de diminuer les sensibilités à différents stress. Par ailleurs, l'usage de cet idéotype potentiel devra intégrer l'utilisation de stratégies complémentaires à la génétique, basées plutôt sur des pratiques culturales (dates et densités de semis, rotations, plantes intermédiaires, associations, préparation du sol etc...) permettant la meilleure expression possible des caractères de résistance et le contrôle de l'ampleur et de l'impact des stress sur l'élaboration du rendement.

Enfin, l'intégration pratique des innovations génétiques en production, qui doit prendre en compte la complexité liée à l'émergence conjointe ou successive de différents stress au cours du cycle, ne pourra se faire que via la connaissance des déterminants des interactions génotype x milieu et pourra éventuellement être appréciée à travers la modélisation. En outre, l'innovation variétale doit apprendre à profiter de ces innovations génétiques pour les résistances aux stress tout en maintenant un effort important de sélection sur la résistance à la verse, la teneur en protéines de la graine, et bien sûr le rendement.

Références bibliographiques

Aubert G., Morin J., Jacquin F., Loridon K., Quillet M.C., Petit A., Rameau C., Lejeune-Hénaut I., Huguet T., Burstin J., 2006. Functional mapping in pea, as an aid to the candidate gene selection and for investigating synteny with the model legume *Medicago truncatula*. *Theor Appl Genet* 112, 1024-1041.

Baranger A., Miteul H., Deniot G., Lecointe R., Lejeune-Hénaut I., Lesné A., Mohamadi F., Morin G., Onfroy C., Pilet-Nayel M.L., Tivoli B., 2009. Control of partial resistance to *Mycosphaerella pinodes* in pea. Proc. of the 2nd International Ascochyta Workshop. June 28-July 2, 2009, Pullman, Washington. Online. Plant Management Network, St. Paul, MN. (<http://www.plantmanagementnetwork.org/proceedings/Ascochyta/2009/>) (communication orale).

Baranger A., Morin J., Mautord J., Sarda X., Anglares S., Deniot G., Lejeune-Hénaut I., Pilet-Nayel M.L., 2007. Validating expression candidate genes for resistance to *Aphanomyces euteiches* in legumes. Third International Aphanomyces workshop on legumes, November 7-9, Rennes, Brittany, France (oral communication).

- Brancourt-Hulmel M., Lecomte C., Denis J.B., 2001. Choosing probe Genotypes for the Analysis of Genotype x Environment Interaction in Winter Wheat Trials. *Theor Appl Genet* 103, 371-382.
- Burstin J., Deniot G., Potier J., Weinachter C., Aubert G., Baranger A., 2001. Microsatellite polymorphism in *Pisum sativum*. *Plant Breed* 120, 311–317.
- Choi H.K., Mun J.H., Kim D.J., Zhu H., Baek J.M., Mudge J., Roe B., Ellis N., Doyle J., Kiss G.B., Young N.D., Cook D.R., 2004. Estimating genome conservation between crop and model legume species. *PNAS* 101, 15289-15294.
- Cousin R., 1983. Résistance au froid et sélection chez le pois. *Le sélectionneur Français* 31, 17-28.
- Cousin R., 1992. Le pois. In : Gallais A et Bannerot H (Eds). *Amélioration des espèces végétales cultivées.*, INRA, Paris, pp 173-203.
- Davis D.W., Fritz V.A., Pflieger F.L., Percich J.A., Malvick D.K., 1995. MN 144, MN 313, and MN 314: garden pea lines resistant to root rot caused by *Aphanomyces euteiches* Drechs. *Hort Science* 30, 639-640.
- Deulvot C., Charrel H., Marty A., Jacquin F., Donnadiou C., Lejeune-Hénaut I., Burstin J., Aubert G., 2010. Highly-multiplexed SNP genotyping for genetic mapping and germplasm diversity studies in pea. *BMC Genomics* 11, 468.
- Djebali N., Jauneau A., Ameline-Torregrosa C., Chardon F., Jaulneau V., Mathé C., Bottin A., Cazaux M., Pilet-Nayel M.L., Baranger A., Aouani M.E., Esquerré-Tugayé M.T., Dumas B., Huguet T., Jacquet C., 2009. Partial resistance of *Medicago truncatula* to *Aphanomyces euteiches* is associated with protection of the root stele and is controlled by a major QTL rich in proteasome-related genes. *Mol Plant Microbe Interact* 22, 1043-1055.
- Dumont E., Fontaine V., Vuylsteker C., Sellier H., Bodèle S., Voedts N., Devaux R., Frise M., Avia K., Hilbert J.L., Bahrman N., Hanocq E., Lejeune-Hénaut I., Delbreil B., 2009. Comparative studies of frost tolerance QTL in *Pisum sativum* L. under field and controlled conditions using physiological and phenotypical traits *Theor Appl Genet* 118, 1661-1571.
- Grau C.R., Muehlchen A.M., Tofte J.E., Smith R.R., 1991. Variability in virulence of *Aphanomyces euteiches*. *Plant Dis* 75, 1153-1156.
- Gritton E.T., 1990. Registration of five root rot resistant germplasm lines of processing pea. *Crop Sci* 30, 1167.
- Hamon C., 2010. Variabilité structurale des déterminants génétiques de la résistance à *Aphanomyces euteiches* chez le pois (*Pisum sativum*) et l'espèce légumineuse modèle *Medicago truncatula*. Mémoire de Thèse, Agrocampus-Ouest, soutenu le 07 janvier 2010, 202p.
- Hamon C., Baranger A., Miteul H., Lecointe R., Le Goff I., Deniot G., Onfroy C., Moussart A., Prosperi J.M., Tivoli B., Delourme R., Pilet-Nayel M.L., 2010. A complex genetic network involving a broad-spectrum and strain-specific loci controls resistance to different pathotypes of *Aphanomyces euteiches* in *Medicago truncatula*. *Theor Appl Genet* 120, 955-970.
- Hamon C., Baranger A., Coyne C.J., McGee R.J., Le Goff I., L'Anthoëne V., Esnault R., Rivière J.P., Klein A., Mangin P., McPhee K.E., Roux-Duparque M., Porter L., Miteul H., Lesné A., Morin G., Onfroy C., Moussart A., Tivoli B., Delourme R., Pilet-Nayel M.L. (soumis). New consistent QTL in pea associated with partial resistance to *Aphanomyces euteiches* in controlled condition and multiple field environments from France and the United States of America. *Theor Appl Genet*.
- Kraft J.M., Coffman V.A., 2000. Registration of 96-2052, 96-2058, 96-2068, 96-2198, and 96-2222 pea germplasms. *Crop Sci* 40, 301-302.
- Kraft J.M., 1992. Registration of 90-2079, 90-2131, And 90-2322 Pea Germplasms. *Crop Sci* 32, 1076-1076.
- Lecomte C., Giraud A., Aubert V., 2003. Testing a predicting model for frost resistance of winter wheat in natural conditions. *Agronomie* 23, 51-66.
- Lecomte C., 2005. L'évaluation expérimentale des innovations variétales. Proposition d'outils d'analyse de l'interaction génotype - milieu adaptés à la diversité des besoins et des contraintes des acteurs de la filière semences. Thèse de Docteur-Ingénieur de l'INAPG, 174p. + annexes.

- Lecomte C., Prost L., Gauffreteau A., 2009. Présentation d'une méthode pour améliorer la connaissance des aptitudes variétales, intérêt des modèles, besoins de développements nouveaux. *Innovations Agronomiques* 7, 105-119.
- Lejeune-Hénaut I., Bourion V., Etévé G., Cunot E., Delhayé K., Desmyter C., 1999. Floral initiation in field-grown forage peas is delayed to a greater extent by short photoperiods, than in other types of European varieties. *Euphytica* 109, 201-211.
- Lejeune-Hénaut I., Hanocq E., Béthencourt L., Fontaine V., Delbreil B., Morin J., Petit A., Devaux R., Boilleau M., Stempniak J.J., Thomas M., Lainé A.L., Foucher F., Baranger A., Burstin J., Rameau C., Giauffret C., 2008. The flowering locus Hr colocalizes with a major QTL affecting winter frost tolerance in *Pisum sativum* L. *Theor Appl Genet* 116, 1105–1116.
- Lejeune-Hénaut I., Delbreil B., Devaux R., Guillioni L., 2010a. Cold temperatures and the functioning of canopy in pea. In : Munier-Jolain N., Biarnès V., Chaillat I, Lecœur J and Jeuffroy MH (Eds.), *Physiology of the Pea Crop*, Science Publishers, pp 168-181.
- Lejeune-Hénaut I., Baranger A., Bendahmane A., Blassiau C., Bluteau A., Boutet G., Canoy A.S., Dalmais M., Deniot G., Devaux R., Fontaine V., Jaminon O., Duc G., Magnien-Robert J.B., Miteul H., Morin J., Muel F., Pilet-Nayel M.L., Rivière N., Wilmer J., 2010b. Genetic validation of functional candidate genes potentially involved in tolerance to frost and resistance to diseases in *Pisum sativum*. ANR-Géno plante meeting, Avignon France, 29-31 March. Communication orale.
- Lewis M.E., Gritton E.T., 1992. Use of one cycle of recurrent selection per year for increasing resistance to *Aphanomyces* root rot in peas. *J Amer Soc Hort Sci* 117, 638-642.
- Lockwood J.L., 1960. Pea introductions with partial resistance to *Aphanomyces* root rot. *Phytopathol* 50, 621-624.
- Loridon K., McPhee K., Morin J., Dubreuil P., Pilet-Nayel M.L., Aubert G., Rameau C., Baranger A., Coyne C., Lejeune-Hénaut I., Burstin J., 2005. Microsatellite marker polymorphism and mapping in pea (*Pisum sativum* L.). *Theor Appl Genet* 111, 1022-1031.
- Makowski D., Doré T., Monod H., 2007. A new method to analyse relationships between yield components with boundary lines. *Agron. Sustain. Dev.* 27, 119-128.
- Malvick D.K., Grau C.R., Percich J.A., 1998. Characterization of *Aphanomyces euteiches* strains based on pathogenicity tests and random amplified polymorphic DNA analyses. *Mycol Res* 102, 465-475.
- Malvick D.K., Percich J.A., 1999. Identification of *Pisum sativum* germplasm with resistance to root rot caused by multiple strains of *Aphanomyces euteiches*. *Plant Dis* 83, 51-54.
- Moussart A., Wicker E., Duparque M., Rouxel F., 2001. Development of an efficient screening test for pea resistance to *Aphanomyces euteiches*. 4th European Conference on Grain Legumes, Cracow, pp 272-273
- Moussart A., Onfroy C., Lesné A., Esquibet M., Grenier E., Tivoli B., 2007a. Host status and reaction of *Medicago truncatula* accessions to infection by three major pathogens of pea (*Pisum sativum*) and alfalfa (*Medicago sativa*). *Eur J Plant Pathol* 117, 57-69.
- Moussart A., Devaux C., Muel F., Pilet-Nayel M.L., Baranger A., Tivoli B., Roux-Duparque M., 2007b. Improving partial resistance to *Aphanomyces* root rot in GSP breeding program. Proc 3d International Workshop on *Aphanomyces* in Legumes, 07-09 novembre 2007, Rennes, France, pp 46-47.
- Moussart A., Even M.N., Tivoli B., 2008. Reaction of genotypes from several species of grain and forage legumes to infection with a French pea isolate of the oomycete *Aphanomyces euteiches*. *Eur J Plant Pathol* 122, 321-333.
- Moussart A., Lesné A., Baranger A., Pilet-Nayel M.L., 2010a. Résultats du 2ème ring-test relatif au transfert de marqueurs moléculaires associés aux QTL identifiés pour la résistance à *Aphanomyces euteiches* chez le pois. Rapport d'action de transfert aux sélectionneurs du GSP, Juillet 2010, 20p.
- Moussart A., L'Anthoëne V., Baranger A., Pilet-Nayel M.L., 2009a. Résultats du 1er ring-test relatif au transfert de marqueurs moléculaires associés aux QTL identifiés pour la résistance à *Aphanomyces euteiches* chez les sélectionneurs du GSP. Rapport d'action de transfert aux sélectionneurs du GSP, Février 2009, 12 p.

- Moussart A., Devaux C., Lejeune I., Hanocq E., 2009b. Résultats du 1er ring-test relatif au transfert de marqueurs moléculaires associés aux QTL identifiés pour la résistance au gel chez les sélectionneurs du GSP. Rapport d'action de transfert aux sélectionneurs du GSP, Février 2009, 7p.
- Moussart A., Lesné A., Devaux C., Niquet-Bulant A.S., Lourgant K., Hanocq E., Lejeune I., Baranger A., Pilet-Nayel M.L., 2010b. Résultats du 2ème ring-test relatif au transfert de marqueurs moléculaires associés au gène Hr et aux QTL identifiés pour la résistance au gel chez le pois. Rapport d'action de transfert aux sélectionneurs du GSP, Juillet 2010, 12p.
- Murfet I.C., Reid J.B., 1993. Developmental mutants. In: Casey R., Davies D.R. (Eds). Peas: genetics, molecular biology and biotechnology. CAB International, Wallingford, pp 165–216.
- Onfroy C., Tivoli B., Corbiere R., Bouznad Z., 1999. Cultural, molecular and pathogenic variability of *Mycosphaerella pinodes* and *Phoma medicaginis* var. *pinodella* isolates from dried pea (*Pisum sativum*) in France. Plant Pathol 48, 218-229.
- Onfroy C., Baranger A., Tivoli B., 2007. Biotic factors affecting the expression of partial resistance in pea to ascochyta blight in a detached stipule assay. Eur. J. Plant Pathol. 119, 13-27.
- Pilet-Nayel M.L., Muehlbauer F.J., McGee R.J., Kraft J.M., Baranger A., Coyne C.J., 2002. Quantitative trait loci for partial resistance to *Aphanomyces* root rot in pea. Theor Appl Genet 106, 28-39.
- Pilet-Nayel M.L., Muehlbauer F.J., McGee R.J., Kraft J.M., Baranger A., Coyne C.J., 2005. Consistent quantitative trait loci in pea for partial resistance to *Aphanomyces euteiches* isolates from the United States and France. Phytopathol 95, 1287-1293.
- Pilet-Nayel M.L., Coyne C.J., Hamon C., Lesné A., Le Goff I., Esnault R., Lecointe R., Roux-Duparque M., McGee R.J., Mangin P., McPhee K., Moussart A., Baranger A., 2007. Understanding genetics of partial resistance to *Aphanomyces* root rot in pea for new breeding prospects. Proc 3d International Workshop on *Aphanomyces* in Legumes, 07-09 November 2007, Rennes, France, pp 34-39.
- Pilet-Nayel M.L., Prosperi J.M., Hamon C., Lesne A., Lecointe R., Le Goff I., Herve M., Deniot G., Delalande M., Hugué T., Jacquet C., Baranger A., 2009. *AER1*, a major gene conferring resistance to *Aphanomyces euteiches* in *Medicago truncatula*. Phytopathol 99, 203-208.
- Prioul S., Frankewitz A., Deniot G., Morin G., Baranger A., 2004. Mapping of Quantitative Trait Loci for partial resistance to *Mycosphaerella pinodes* in pea (*Pisum sativum* L.) at the seedling and adult plant stages. Theoretical and Applied Genetics, 108, 1322-1334.
- Prioul-Gervais S., Deniot G., Receveur E.M., Frankewitz A., Fourmann M., Rameau C., Pilet-Nayel M.L., Baranger A., 2007. Candidate genes for quantitative resistance to *Mycosphaerella pinodes* in pea (*Pisum sativum* L.). Theor Appl Genet 114, 971-984.
- Prost L., Makowski D., Jeuffroy M.H., 2008. Comparison of stepwise selection and Bayesian model averaging for yield gap analysis. Ecological Modelling 219, 66-76.
- Roux-Duparque M., Boitel C., Decaux B., Moussart A., Alamie J., Pilet-Nayel M.L., Muel F., 2004. Breeding peas for resistance to *Aphanomyces* root rot: current main outputs of three breeding programmes. 5th European Conference on Grain Legumes, 7-11 juin 2004, Dijon, France, p133.
- Schoeny A., Jumel S., Rouault F., Le May C., Tivoli B., 2007. Assessment of airborne primary inoculum availability and modelling of disease onset of ascochyta blight in field peas. Eur J Plant Pathol 119, 87-97.
- Tivoli B., Baranger A., Avila C., Banniza S., Barbetti M., Chen W., Davidson J., Lindeck K., Kharrat M., Rubiales D., Sadiki M., Sillero J., Sweetingham M., Muehlbauer F., 2006. Screening techniques and sources of resistance to foliar diseases caused by major necrotrophic fungi in grain legumes. Euphytica 147, 223-253.
- Tivoli B., Moussart A., 2007. Integration of our knowledge to conceive an efficient root rot control of pea. Proceedings of the Third International *Aphanomyces* Workshop on Legumes, 07-09 November 2007, Rennes, France, pp:51-52.
- Vocanson A., 2006. Evaluation ex ante d'innovations variétales en pois d'hiver (*Pisum sativum* L.) : approche par modélisation au niveau de la parcelle et de l'exploitation agricole. Thèse de Doctorat, INAPG, Paris, 250p. +annexes.

- Vocanson A., Jeuffroy M.H., Roger-Estrade J., 2006. Effect of sowing date and cultivar on root system development in pea (*Pisum sativum* L.). *Plant and Soil* 283, 339-352.
- Vocanson A., Jeuffroy M.H., 2008. Agronomic performance of different pea cultivars under various sowing periods and contrasting soil structures. *Agronomy J* 100, 748-759.
- Wicker E., Rouxel F., 2001. Specific behaviour of French *Aphanomyces euteiches* Drechs. populations for virulence and aggressiveness on pea, related to isolates from Europe, America and New Zealand. *Eur J Plant Pathol* 107, 919-929.
- Wicker E., Moussart A., Duparque M., Rouxel F., 2003. Further contributions to the development of a differential set of pea cultivars (*Pisum sativum*) to investigate the virulence of isolates of *Aphanomyces euteiches*. *Eur J Plant Pathol* 109, 47-60.
- Wissocq C., 2003. Sélection de géniteurs agronomiques de pois protéagineux pour la résistance à l'antracnose à *Mycosphaerella pinodes*. Mémoire de fin d'étude ISAB. 57p.
- Young N.D., Udvardi M., 2009. Translating *Medicago truncatula* genomics to crop legumes. *Curr Op Plant Biol* 12, 193-201.