



**HAL**  
open science

## Les recherches pour améliorer le rendement, la qualité et la valeur santé du blé dans le cadre des évolutions environnementales et sociétales

Jacques Le Gouis, Gerard Branlard

### ► To cite this version:

Jacques Le Gouis, Gerard Branlard. Les recherches pour améliorer le rendement, la qualité et la valeur santé du blé dans le cadre des évolutions environnementales et sociétales. Carrère P, Doreau M, Lesage V, Piquet A. L'agriculture entre plaine et montagne; d'hier à aujourd'hui, 627-628, Alliance universitaire d'auvergne, revue d'Auvergne, 2018. hal-03154927

**HAL Id: hal-03154927**

**<https://hal.inrae.fr/hal-03154927>**

Submitted on 12 Apr 2021

**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.

# **Les recherches pour améliorer le rendement, la qualité et la valeur santé du blé dans le cadre des évolutions environnementales et sociétales**

**Jacques LE GOUIS et Gérard BRANLARD**

Université Clermont Auvergne, INRA, UMR Génétique, Diversité, Ecophysiologie des Céréales, F-63000 Clermont-Ferrand, France

## **Résumé**

Au cours des dernières décennies, l'INRA GDEC a conduit des travaux novateurs pour caractériser l'adaptation aux contraintes environnementales et améliorer la qualité des blés cultivés en France et dans le monde. Pour les contraintes majeures, en particulier fortes températures, sécheresse et déficit en azote, les travaux concernent la caractérisation de variabilité génétique pour la résistance et l'identification des régions du génome du blé impliquées dans cette résistance. Une attention particulière est donnée au rendement, mais aussi à la concentration en protéines qui est un critère de qualité important. Si la dureté de l'albumen est aussi désormais un caractère pris en compte en sélection, c'est sur les protéines du gluten que les travaux les plus marquants ont été obtenus pour la sélection. La diversité des protéines de réserve du grain (gliadines et gluténines) a été analysée et exploitée dès la fin des années 80. Les analyses du protéome ont été conduites sur le grain entier en développement ainsi que sur ses principales parties. Les recherches conduites sur les fibres solubles, sur les protéines du gluten associées à des allergies ainsi que sur la valeur nutritionnelle apportent des réponses éclairant aujourd'hui les demandes sociétales

## **Abstract**

### **Research to improve wheat yield, quality and health value in the context of environmental and societal changes**

In recent decades, the INRA GDEC has carried out innovative work to characterize the adaptation to environmental constraints and improve the quality of wheat grown in France and worldwide. For major constraints, in particular high temperatures, drought and nitrogen deficiency, the work concerns the characterization of genetic variability for resistance and the identification of wheat genome regions involved in this resistance. Particular attention is paid to yield, but also to protein concentration, which is an important quality criterion. If the hardness of the endosperm is also now a trait taken into account in selection, it is on gluten proteins that the most significant work has been achieved for breeding. The diversity of the grain storage proteins (gliadins and glutenins) was analyzed and exploited in the late 1980s. Proteomic analyses were conducted on the developing whole grain as well as its main parts. Researches carried out on soluble fibers, on gluten proteins associated to allergies and on nutritional value provide useful answers to today societal demands.

## **Introduction**

### **Quels changements pour la production et l'utilisation du blé en Auvergne ?**

En Auvergne, région d'élevage mais aussi de polyculture, le blé tendre est produit sur un peu plus de 110 mille ha chaque année tandis que la culture du blé dur y demeure marginale. Les rendements moyens sont de l'ordre de 60 q / ha. Rappelons que le blé tendre est principalement utilisé dans l'alimentation humaine, sous forme de produits cuits : pains, biscuits, biscottes, chappattis, etc... Il rentre aussi dans l'alimentation animale (volailles), et enfin ses constituants sont extraits notamment comme source de carbone (amidon, glucose, sorbitol) ou de protéines (gluten, émulsifiants, plastiques). Le blé dur, quant à lui, est principalement utilisé dans la fabrication des pâtes, des semoules, du pilpil, du blé concassé, mais aussi pour la consommation de grains récoltés verts ou en cours de maturité.

La culture de blé en Auvergne va devoir s'adapter à plusieurs transformations liées au changement climatique, à l'évolution des réglementations et du marché, et à la modification des besoins des industriels et des exigences des consommateurs.

Les enjeux portent sur l'obtention de variétés de blé qui seront adaptées aux composantes du changement climatique (sécheresse, forte température, élévation de la concentration en CO<sub>2</sub> atmosphérique...), plus économes en intrants pour répondre aux exigences environnementales et économiques (limitation de l'usage des engrais et des pesticides), et de meilleures qualités d'usage et sanitaire pour correspondre en attentes de la filière (dureté du grain, gluten...).

Par exemple, à l'horizon 2071-2100, l'augmentation en Auvergne du nombre de jours annuels échaudants<sup>1</sup> pour le blé (température maximale supérieure à 25°C) serait de l'ordre de 20 jours par rapport à la période 1976-2005, selon un scénario d'évolution des émissions de gaz à effet de serre correspondant à une politique climatique visant à stabiliser les concentrations en CO<sub>2</sub> ([www.drias.fr](http://www.drias.fr), données Météo-France, CERFACS, IPSL). Les projections climatiques montrent peu d'évolution des précipitations annuelles. Mais cette absence de changement en moyenne peut masquer des contrastes saisonniers et annuels très forts. Enfin, le classement de nombreuses communes de Limagne en zone vulnérable aux nitrates et l'application du plan Ecophyto 2 devraient aussi accélérer de leur côté la prise en compte de mesures limitant l'usage d'intrants.

Les recherches à l'INRA sur les aspects génétiques et environnementaux de la variabilité de la production et de la qualité d'usage ont été principalement conduites à Clermont-Ferrand sur le blé tendre et à Montpellier sur le blé dur. Dans ce qui suit nous illustrons plusieurs points majeurs obtenus et en développement à Clermont-Ferrand, souvent en collaboration avec d'autres unités ou organismes, notamment sur l'adaptation aux contraintes de l'environnement, la concentration en protéines dans le grain, les caractéristiques biochimiques et génétiques de la qualité technologiques ainsi que sur la valeur santé du blé ; une demande forte des consommateurs.

## **1. Adaptations aux contraintes de l'environnement**

### **1.1 Fortes températures, sécheresse et CO<sub>2</sub> atmosphérique**

---

<sup>1</sup> L'échaudage correspond à l'arrêt du développement et au dessèchement du grain sous l'action de la chaleur. L'altération de la maturation induit une diminution de la qualité du grain et des pertes de rendement.

Le Gouis J. et Branlard G. 2018, In Revue d'Auvergne, « L'agriculture entre plaine et montagne; d'hier à aujourd'hui ». Eds Carrère P, Doreau M, Lesage V, Piquet A. Clermont-Ferrand : Alliance Universitaire d'Auvergne, N°627-628 : 481-503

Pour limiter la vulnérabilité des cultures au changement climatique, plusieurs voies d'adaptation peuvent être envisagées (Debaeke et al., 2014). Elles sont d'ordre agronomique ou génétique. La seconde voie est souvent plus facile à diffuser car elle suit le renouvellement des variétés. Elle s'appuie sur la sélection de stratégies dites d'esquive, d'évitement ou de tolérance. L'esquive vise à décaler les stades les plus sensibles d'une culture, afin qu'ils n'adviennent pas en même temps que des conditions météorologiques défavorables. Les stratégies d'évitement visent, pour leur part, à limiter la sensibilité des plantes aux conditions défavorables. Il s'agit, par exemple, de favoriser l'accès à la ressource en eau, via un système racinaire plus profond capable de capter de plus grandes quantités d'eau. Enfin, les stratégies de tolérance reposent sur des processus physiologiques ou biochimiques qui facilitent le développement de la plante dans des conditions défavorables : par exemple, des enzymes dont le fonctionnement ne serait pas altéré par des températures élevées.

Toutes ces approches font appel à l'utilisation de la variabilité génétique naturelle des espèces cultivées, notamment aux ressources génétiques conservées dans les collections ou aux variétés tolérantes sélectionnées dans des pays au climat déjà plus défavorable (Australie par exemple), ainsi qu'aux possibilités offertes par les biotechnologies. Elles se heurtent néanmoins à plusieurs difficultés : d'une part, pouvoir anticiper précisément les conditions climatiques à venir pour sélectionner au mieux des variétés adaptées ; d'autre part, pouvoir disposer d'une variabilité génétique suffisante ; et enfin réussir à combiner, au sein d'une même variété, des mécanismes d'adaptation à plusieurs contraintes, dont l'occurrence et l'intensité varient d'une année à l'autre et d'un lieu à l'autre.

Des actions ont été menées et sont toujours en cours sur chacune de ces stratégies. En collaboration avec l'unité Génétique Quantitative et Evolution du Moulon et Arvalis Institut-du-Végétal, des études ont été conduites sur le déterminisme génétique et la modélisation de la précocité du blé afin de pouvoir identifier et sélectionner des rythmes de développement adaptés au climat. Dans un premier temps, des analyses ont permis d'identifier les régions du génome du blé impliquées dans la variation de la date d'épiaison (Rousset et al., 2011 ; Le Gouis et al., 2012). Dans un deuxième temps, les analyses génétiques ont été couplées à un modèle éco-physiologique (Bogard et al., 2014). Intégrant certaines caractéristiques de la variété (besoin en vernalisation<sup>2</sup>, sensibilité à la longueur du jour), ce modèle permet de simuler une date d'épiaison dans un environnement donné connaissant les températures journalières. Combinant les données de génétique et du modèle, il est théoriquement possible de simuler une date d'épiaison d'une variété réelle ou virtuelle dans un climat actuel ou futur avec une précision de quelques jours. Il est ainsi possible de déterminer quelle combinaison génétique permettrait de sélectionner une variété dont la date d'épiaison aiderait à esquiver une partie des températures échaudantes qui sont prévues à moyen terme. Cette approche est en cours de validation dans un projet financé par le Fond de Soutien à l'Obtention Végétale ([www.fsov.org](http://www.fsov.org)) et coordonné par Arvalis Institut-du-Végétal (FSOV 2016 GIEC) qui vise un avancement de la date de floraison tout en contrôlant la date du stade épi à 1 cm.

Les caractères pouvant faciliter des stratégies d'évitement commencent à être étudiés. Ainsi, toujours dans le cadre du FSOV, un projet a débuté sur l'analyse de la diversité d'architecture du système racinaire (FSOV 2016 ArchiRac). Ce projet vise à décrire la variabilité génétique existant dans de larges collections de blé tendre et de blé dur représentant la diversité mondiale (une collection de lignées issues du Centre de Ressources Biologique de l'unité Génétique, Diversité et Ecophysiologie des Céréales (GDEC), [www6.clermont.inra.fr/umr1095/crb](http://www6.clermont.inra.fr/umr1095/crb)) et cultivées en France (une collection de variétés inscrites dans les 20 dernières années). L'observation (on parle de phénotypage) du système racinaire est réalisé sur la plateforme de phénotypage haut-débit qui a été développée dans le cadre

---

<sup>2</sup> Traitement par le froid des graines ou des jeunes plants nécessaire à l'acquisition de la capacité à fleurir.

Le Gouis J. et Branlard G. 2018, In Revue d'Auvergne, « L'agriculture entre plaine et montagne; d'hier à aujourd'hui ». Eds Carrère P, Doreau M, Lesage V, Piquet A. Clermont-Ferrand : Alliance Universitaire d'Auvergne, N°627-628 : 481-503

du projet Investissement d'Avenir Phenome-Emphasis ([www.phenome-emphasis.fr](http://www.phenome-emphasis.fr)) à l'unité Agroécologie de Dijon. Cette plateforme permet de mesurer différentes caractéristiques des racines (nombre, longueur, angle d'insertion) en dynamique sur des plantules âgées d'une à quatre semaines. Ce projet permettra d'identifier des accessions<sup>3</sup> possédant par exemple des systèmes racinaires denses ou à développement accéléré qui pourraient permettre un accès plus important ou plus rapide à l'eau du sol. Un deuxième projet coordonné par l'unité d'Ecologie Microbienne de Lyon vise à analyser les interactions entre racines et microflore du sol (projet Agence National de la Recherche (ANR) BacterBlé). Il existe en effet des bactéries rhizosphériques stimulatrices de la croissance des plantes (*Plant Growth Promoting Rhizobacteria*) qui sont naturellement présentes dans la plupart des sols cultivés des régions tempérées. Mais on connaît mal pour le moment la capacité des variétés de blé à interagir avec ces bactéries et l'impact que cela peut avoir sur la croissance et le fonctionnement de la plante, notamment en situation de stress. Là aussi, le projet vise à identifier des accessions de blé possédant une plus forte propension à interagir, et à identifier des régions du génome de blé qui pourraient expliquer les différences entre génotypes.

Les stratégies de tolérance sont pour le moment analysées de façon très intégrative par des criblages de la diversité mondiale ou cultivée. Ainsi des collections de lignées sont caractérisées pour la tolérance aux fortes températures durant le remplissage du grain (projet FSOV 2014 HeatWheat coordonné par Biogemma) et à la sécheresse (projet ANR BreedWheat, [www.breedwheat.fr](http://www.breedwheat.fr)). Les différences de précocité sont prises en compte dans la constitution des collections ou dans l'analyse des données pour limiter les effets d'esquive mais ces analyses peuvent combiner, surtout pour la sécheresse, évitement et tolérance. Pour les fortes températures, les expérimentations sont conduites en serre ou en chambre de culture en comparant le développement du grain de blé à température optimale (19°C en moyenne) et température échaudante (27°C). Pour la sécheresse, les expérimentations sont conduites sur la plateforme de phénotypage Phéno3C développée sur le site INRA de Crouël dans le cadre du projet Phenome. Cette plateforme permet de contrôler finement la disponibilité en eau de micro-parcelles de blé (environ 2 m<sup>2</sup> chacune) en combinant quatre abris roulants de grande dimension (1 200 m<sup>2</sup>) et des systèmes d'irrigation. Les abris roulants sont connectés à des systèmes de détection de pluie et se déplacent automatiquement sur les parcelles à protéger. Ils bloquent ainsi l'arrivée d'eau et permettent de créer des scénarios de sécheresse précis.

Cette plateforme permettra de contrôler à terme une autre composante du changement climatique, la concentration en CO<sub>2</sub> atmosphérique. Actuellement autour de 400 ppm, cette concentration était d'environ 290 ppm à la fin du XIXe siècle et pourrait être de l'ordre de 550 ppm en 2050 (IPCC, 2014). Les espèces comme le blé qui possèdent un métabolisme photosynthétique dit en C3 pourraient plutôt profiter d'une augmentation de la concentration en CO<sub>2</sub> car c'est une des limites à l'efficacité de leur photosynthèse. En moyenne sur plusieurs espèces et dans des conditions non stressées, des augmentations de rendement de 10-20% sont observées pour des plantes en C3 à 550 ppm comparées aux concentrations actuelles (Tubiello et al., 2007). Mais les interactions avec la sécheresse ou un déficit en azote sont mal connues ainsi que l'existence d'une possible variabilité génétique et il est donc nécessaire de bien quantifier l'effet du CO<sub>2</sub> sur le rendement et la concentration en protéines. Des systèmes FACE (pour *Free Air CO<sub>2</sub> Enrichment*) seront donc installés prochainement sur la plateforme. Ils permettent de relarguer de façon contrôlée du CO<sub>2</sub> afin de simuler les conditions de croissance futures du blé et d'en tester l'impact.

## 1.2 Utilisation de l'azote

---

<sup>3</sup> Une accession correspond à une ressource biologique faisant partie d'une collection.

Le Gouis J. et Branlard G. 2018, In Revue d'Auvergne, « L'agriculture entre plaine et montagne; d'hier à aujourd'hui ». Eds Carrère P, Doreau M, Lesage V, Piquet A. Clermont-Ferrand : Alliance Universitaire d'Auvergne, N°627-628 : 481-503

L'azote (N) est un macronutriment nécessaire au fonctionnement des plantes car il entre dans la composition de nombreuses molécules, notamment les protéines et les acides désoxyribonucléiques (ADN). Les apports d'azote sous forme minérale ou organique permettent d'augmenter le rendement et la concentration en protéines du grain. Les apports moyens d'azote minéral en France sur blé tendre sont de l'ordre de 154 kg ha<sup>-1</sup> an<sup>-1</sup> (Enquête pratiques culturales 2011, 2014). La production, le transport et l'application des engrais azotés étant très consommateurs d'énergie, le prix de ces engrais est lié au prix du pétrole. Ainsi le prix actuel des engrais simples azotés peut varier rapidement avec des pics élevés comme en 2008 ([www.insee.fr](http://www.insee.fr)). Cela se traduit pour l'agriculteur par un coût important équivalent à environ 25-30% des charges opérationnelles. Un des moyens de diminuer ces charges est d'améliorer l'efficacité d'utilisation par la culture et notamment l'efficacité d'absorption. En effet, seulement environ 60% de l'azote disponible dans le sol seront absorbés en moyenne par le blé (Gaju et al., 2011). Une partie est perdue par lessivage entraînant une pollution des eaux de surface et des nappes phréatiques. Une autre partie est volatilisée sous forme d'oxyde nitreux, un gaz à effet de serre supérieur à celui du gaz carbonique. Ainsi, les engrais azotés seraient responsables tout au long de leur cycle d'environ 50% des émissions de gaz à effet de serre d'origine agricole. Pour limiter ces possibles impacts négatifs, il peut être envisagé une diminution des apports azotés. Mais cela doit se faire tout en maintenant le rendement et la teneur en protéines, celles-ci étant proches des minimums requis pour l'exportation (moyenne de la récolte nationale à 11.0% en 2015). La baisse régulière de ce taux préoccupe fortement la filière française dans sa capacité à exporter, l'exportation représentant actuellement 50% du débouché de la récolte. Ainsi, à côté de la solution agronomique pour mieux gérer les apports d'azote, il est nécessaire de favoriser la sélection de variétés de blé plus efficaces dans leur utilisation de l'azote pour produire du rendement et des protéines.

Une grande partie des travaux récents a concerné la concentration en protéines et sa relation avec le rendement. Si on compare différentes variétés, il est connu depuis très longtemps qu'il existe une corrélation négative entre la concentration en protéines et le rendement en grain (Feil, 1997 ; Triboi et Triboi-Blondel, 2002). Ainsi en moyenne une augmentation de 10 q ha<sup>-1</sup> se traduit par une baisse de 1% en concentration en protéines (Oury et al., 2003). Pour tenir compte de cela, il a été proposé de calculer la déviation à la régression linéaire entre ces deux caractères, que Monaghan et al. (2001) ont dénommée GPD, pour *Grain Protein Deviation*. Il a été montré que le GPD était bien un caractère ayant des bases génétiques (Oury et Godin, 2007) et depuis 2007 ce critère est utilisé pour la bonification des lignées de blé tendre lors des examens pour l'inscription au catalogue français.

L'azote présent dans le grain à maturité peut avoir deux origines : il s'agit soit d'azote absorbé avant floraison, stocké dans les parties végétatives, et ensuite remobilisé vers le grain, soit d'azote absorbé après floraison et transloqué vers le grain. Dans les conditions agro-climatiques du Nord-Ouest de l'Europe, il a été montré que le GPD est fortement corrélé à la capacité des génotypes à absorber de l'azote après floraison et non à leur capacité à remobiliser de l'azote absorbé avant floraison (Bogard et al., 2010). Pour aller plus loin dans la compréhension de ce phénomène, des expérimentations ont été conduites en conditions contrôlées avec différents niveaux de fertilisation en pré-floraison qui ont permis de créer des niveaux de carence contrastés. Il a été mis en évidence que l'absorption d'azote post-floraison est variable et donc soumise à des régulations complexes (Taulemesse et al., 2015). Le statut azoté des plantes à floraison (plus ou moins carencées) conditionne en grande part la quantité d'azote absorbée dans les jours qui suivent la floraison. De plus, l'étude de deux génotypes contrastés pour le GPD a montré qu'à statut azoté équivalent, la quantité absorbée précocement est sujette à des effets génétiques (Taulemesse et al., 2016). La corrélation forte entre cette quantité et la concentration en protéines des grains à maturité montre que l'azote absorbé dans les jours qui suivent la floraison est critique dans l'établissement du GPD. Au niveau moléculaire, la concentration en nitrates des racines, également soumise à des effets génétiques, est proposée

Le Gouis J. et Branlard G. 2018, In Revue d'Auvergne, « L'agriculture entre plaine et montagne; d'hier à aujourd'hui ». Eds Carrère P, Doreau M, Lesage V, Piquet A. Clermont-Ferrand : Alliance Universitaire d'Auvergne, N°627-628 : 481-503

comme marqueur potentiel du fait de son rôle probable dans la régulation des gènes impliqués dans l'absorption et l'assimilation d'azote, en particulier un transporteur de nitrate racinaire (le gène *Nrt2.1*), qui permet l'entrée du nitrate dans la racine. Actuellement les travaux se poursuivent principalement en testant un autre gène candidat identifié chez le blé dur. Il s'agit d'un facteur de transcription (un gène qui va réguler le fonctionnement d'autres gènes) dénommé *Nam-B1*, augmentant la teneur en protéines sans diminuer le rendement (Uauy et al., 2006), ce qui correspond à la définition du GPD. Il a par ailleurs été montré que ce gène accélère la sénescence des feuilles durant le remplissage du grain, augmente la remobilisation d'azote et conduit à une meilleure allocation de l'azote vers le grain. L'allèle favorable de ce gène n'a d'abord pas été considéré comme présent chez le blé tendre mais il a finalement été identifié dans des variétés anciennes et plus récemment dans des lignées plus récentes (Hagenblad et al., 2012). L'allèle favorable de *Nam-B1* a déjà été utilisé en sélection notamment au Canada pour augmenter la concentration en protéines de blé tendre de printemps (dePauw et al., 2007). Ce gène est en cours de test dans du matériel de type hiver adapté aux conditions françaises dans le cadre d'un projet FSOV coordonné par Biogemma (FSOV 2014 NIL-N). Il sera ainsi possible d'évaluer l'impact sur le rendement à travers la sénescence accélérée et sur la concentration en protéines à travers la meilleure remobilisation de l'azote. L'impact d'une autre copie du gène (*Nam-A1*) qui semble aussi jouer sur la concentration en protéines (Cormier et al., 2015) sera aussi analysé à moyen terme.

Enfin, il a été montré que de fortes concentrations en CO<sub>2</sub> atmosphérique avaient tendance à inhiber l'assimilation du nitrate pour former des molécules organiques (Bloom et al., 2010). Cette action, si elle s'ajoute à l'effet potentiellement positif sur l'activité photosynthétique et donc le rendement, pourrait se traduire par une baisse de la concentration en protéines. Le système FACE en cours d'installation sur la plateforme Phéno3C pourra permettre d'aborder cette question.

## **2. Les caractéristiques du grain pour mieux répondre à l'utilisation**

### **2.1 La dureté du grain**

La dureté du grain peut être définie comme sa résistance à l'écrasement. La dureté n'est pas liée à la teneur en protéines du grain, mais elle est fonction de l'adhésion qu'ont les grains d'amidon avec la matrice protéique qui les enserme (Figure 1). Dans l'espèce blé tendre on trouve des variétés dont l'albumen du grain est soit tendre ou soit dur (respectivement '*soft*' et '*hard*' dans la terminologie anglo-saxonne). Une grande variation de dureté de l'albumen se rencontre dans l'espèce blé tendre depuis les variétés '*very soft*' jusqu'à celles avec un albumen '*very hard*'.

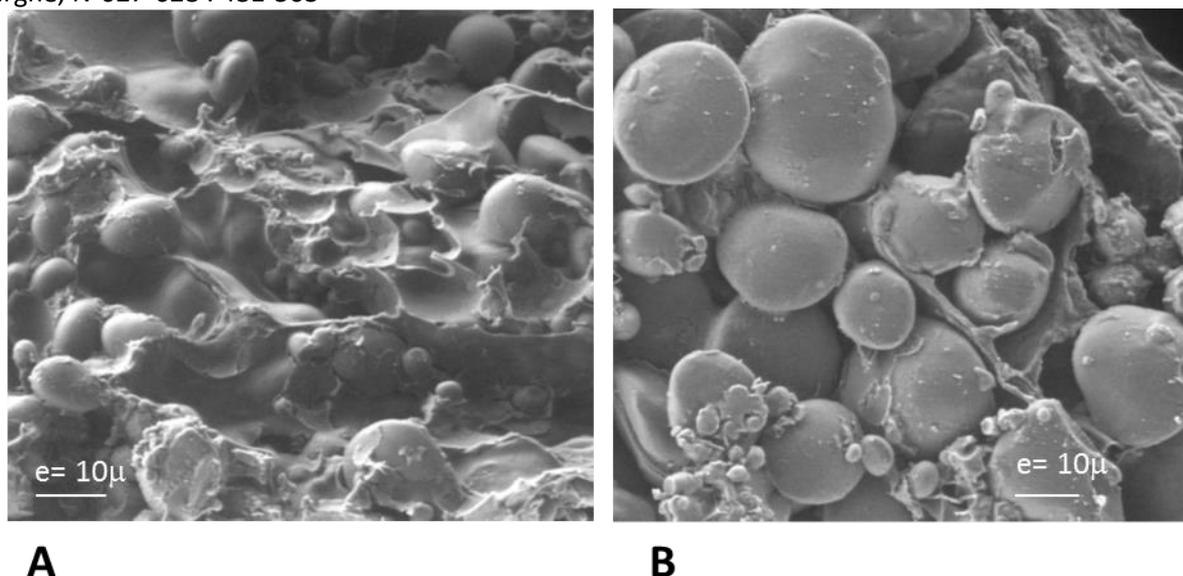


Figure 1. Vue au microscope électronique à balayage de l'albumen amylicé du grain de deux lignées isogéniques pour la dureté (A : Hard ; B : Soft) de la variété de blé Falcon (Photo : Brigitte Martinie, Inra Theix, e : échelle)

La dureté du grain est un caractère essentiellement génétique et donc peu influencé par le milieu et les conditions de culture du blé. On peut affirmer qu'après la teneur en protéine du grain c'est le caractère majeur qui va influencer l'utilisation du blé : un blé biscuitier est de type '*medium soft*', un blé destiné à la panification est entre '*medium hard*' et '*hard*' tandis qu'un blé améliorant<sup>4</sup> est de type '*hard*' ou '*very hard*'. La connaissance de ce caractère est donc fondamentale pour la qualité des blés. La dureté va influencer la granulométrie des farines, la proportion de granules d'amidon libres après mouture, la quantité d'eau nécessaire à l'hydratation de la pâte et les propriétés rhéologiques de cette dernière ainsi que la digestibilité du blé pour les monogastriques (blé '*hard*' non recommandé). Le locus majeur (*Ha/ha*) qui code pour ce caractère de la dureté se trouve sur le bras court du chromosome 5D. D'autres loci ont été trouvés dans le génome du blé (Sourdille et al., 1996). Le locus majeur contient notamment les gènes des puroindolines *PinA* et *PinB* qui présentent une diversité allélique permettant d'approcher, d'une variété à l'autre du blé tendre, la dichotomie '*hard/soft*'. Nous avons montré que les variations des quantités de puroindolines observées dans des variétés cultivées en plusieurs environnements étaient insuffisantes pour expliquer la dichotomie '*hard/soft*' ainsi que les variations de la dureté dans la classe des '*soft*' (Igrejas et al., 2001 ; 2002). Egalement il fut révélé que ces puroindolines (1) s'accumulent comme les protéines de réserve (PR) du grain dans les corpuscules protéiques, (2) qu'elles ont une influence sur la taille des polymères des PR et que (3) leur absence est associée à une amplification du stress dans l'albumen du grain en développement, suggérant un rôle fonctionnel de ces protéines dans la bonne conformation et l'assemblage des protéines de réserve du grain (Lesage et al., 2011 ; 2012).

Les marqueurs moléculaires de ce gène majeur *Ha/ha* sont à ce jour principalement utilisés pour orienter les grandes classes d'utilisation, mais demeurent largement insuffisants pour préciser la valeur de dureté de l'albumen. Celle-ci est aujourd'hui classiquement mesurée par spectrométrie dans le proche infrarouge, soit sur grain entier, soit sur la farine et des index de prédictions ont été établis à l'unité Génétique Diversité et Ecophysiologie des Céréales (GDEC) de l'INRA Clermont Ferrand et

<sup>4</sup> Un blé est dit améliorant quand il a un taux de protéines élevé, car il présente de meilleures qualités technologiques.

Le Gouis J. et Branlard G. 2018, In Revue d'Auvergne, « L'agriculture entre plaine et montagne; d'hier à aujourd'hui ». Eds Carrère P, Doreau M, Lesage V, Piquet A. Clermont-Ferrand : Alliance Universitaire d'Auvergne, N°627-628 : 481-503

transmis aux sélectionneurs français dans le cadre du projet FSOV 2004-2006 Indices de qualité, soutenu par le Fond de Soutien aux Obtentions Végétales (Branlard et al., 2008).

## 2.2 Le gluten

Le gluten a fait l'objet d'une importante littérature scientifique et médiatique. Les constituants du gluten, leur rôle sur les caractéristiques technologiques et plus récemment sur la santé ont fait l'objet de travaux conduits à l'unité GDEC de l'INRA Clermont Ferrand depuis la fin des années 70 pendant plus de trente années. On ne rappellera pas ici les nombreuses publications qui parurent dans des revues internationales, ni les communications données à des conférences. Seuls quelques points essentiels seront présentés ci-après. Brièvement rappelons que deux familles de protéines, les gliadines et les gluténines, sont présentes dans le gluten. Respectivement solubles dans un alcool (éthanol 70%) et un acide (ou un détergent), ces deux familles représentent chacune environ 40% des protéines de l'albumen du grain. Les gliadines ont un poids moléculaire compris entre 25 et 80 kDa<sup>5</sup>, tandis que celui des gluténines est compris entre 10<sup>6</sup> et plus de 2x10<sup>7</sup> Da. Douze loci<sup>6</sup> majeurs complexes (huit chez le blé dur), possédant de deux gènes (pour les sous unités des gluténines de haut poids moléculaires SG-HPM) à plusieurs dizaines de gènes dépourvus d'introns (pour les gliadines et les sous unités des gluténines de faible poids moléculaire SG-FPM), codent ces protéines. Ces dizaines de séquences codantes présentes à un locus donné forment un linkat avec de très rares recombinaisons génétiques (probabilité = 10<sup>-3</sup> à 10<sup>-4</sup>). Les séquences codantes de chacun de ces douze loci sont transcrites entre le 5ème et le 35ème jour qui suivent la fécondation pour accumuler dans l'albumen les gliadines (protéines monomériques) et les gluténines (polymériques). Ces protéines de réserve accumulées avec l'amidon vont constituer les ressources d'acides aminés et d'énergie nécessaires à la germination de l'embryon.

Une très grande diversité génétique aussi bien pour les variétés de blé tendre que de blé dur a été observée au niveau des protéines exprimées en bloc allélique<sup>7</sup> à chacun de ces loci. Ainsi par exemple l'analyse des gliadines de 939 blés tendres provenant de 28 pays permet de dénombrer au total 174 variants alléliques aux six loci (*Gli-A1*, *Gli-A2*, *Gli-B1*, *Gli-B2*, *Gli-D1* et *Gli-D2*) codant pour les gliadines (Metakovsky et al., 2006). De même pour les SG-HPM, on a pu dénombrer respectivement 22, 56 et 66 allèles aux loci *Glu-A1*, *Glu-B1* et *Glu-D1* (McIntosh et al., 2003). La diversité des SG-FPM révélée par électrophorèse monodimensionnelle est moins importante : 16, 25 et 5 allèles respectivement codés aux loci *Glu-A3*, *Glu-B3* et *Glu-D3* (McIntosh et al., 2003). Pour un ensemble de 200 variétés de blés tendres français, moins d'allèles furent observés (Branlard et al., 2003), mais leur diversité demeurerait relativement élevée par comparaison à une collection mondiale de blés.

Malgré cette imposante diversité et l'impossibilité de tester toutes les interactions entre les variants alléliques, l'analyse des relations entre les protéines de réserve et la valeur d'utilisation des blés a révélé plusieurs points majeurs (Branlard et al., 2001 ; Luo et al., 2001 ; Gobaa et al., 2008) :

- 1- Les loci *Glu-1* des SG-HPM ont un effet additif majeur par rapport aux autres loci sur les caractéristiques technologiques de la pâte. Des indices de qualité calculés sur les effets additifs des principaux allèles des SG-HPM ont été proposés et largement utilisés en sélection.

---

<sup>5</sup> Le dalton (Da) est l'unité de masse des atomes et des molécules, 1 dalton étant défini comme égal à 1/12 de la masse d'un atome de carbone 12.

<sup>6</sup> Loci : pluriel de locus. En génétique, un locus est une position fixe sur un chromosome.

<sup>7</sup> Une variante d'un gène situé à un locus donné est appelée un allèle.

Le Gouis J. et Branlard G. 2018, In Revue d'Auvergne, « L'agriculture entre plaine et montagne; d'hier à aujourd'hui ». Eds Carrère P, Doreau M, Lesage V, Piquet A. Clermont-Ferrand : Alliance Universitaire d'Auvergne, N°627-628 : 481-503

- 2- De nombreux allèles des SG-FPM ont aussi un effet significatif sur la variation des caractères rhéologiques de la pâte. En plus des effets additifs, certaines interactions avec des allèles des loci *Glu-1* peuvent être exploitées (Rousset et al., 1990).
- 3- Les effets des variants alléliques des gliadines ont aussi été mis en évidence et sont, pour certains, associés à une meilleure extensibilité de la pâte (Branlard et Metakovsky, 2006).
- 4- Les SG-HPM et SG-FPM, de par les liaisons disulfures qui sont engagées entre ces sous unités, ont une forte influence sur la taille des polymères et, par conséquent, sur la force et la ténacité de la pâte. Les gliadines agissent comme agent de viscosité et leur proportion influence l'extensibilité.

Les connaissances génétiques et biochimiques sur ces marqueurs furent transmises aux sélectionneurs lors de stages réalisés à l'unité GDEC de Clermont-Ferrand. Les sélectionneurs purent les utiliser dès 1990 dans (1) les choix des parents avant croisement, (2) la réalisation de rétrocroisements, (3) la création de populations et (4) l'analyse des descendances.

Ces gènes codants pour les protéines de réserve ont des effets sur les caractéristiques technologiques des blés qui ne sont pas indépendants de la teneur en protéines du grain. Il convenait donc d'entreprendre l'analyse des mécanismes moléculaires impliqués dans la régulation de l'abondance des deux fractions protéiques, les gliadines et les gluténines. Toujours à l'INRA de Clermont-Ferrand, il fut montré que la quantité de ces fractions est non seulement influencée par les nutriments azotés et soufrés de la plante mais que 78 loci incluant 7 facteurs de transcription sont associés aux variations quantitatives des gliadines ou des gluténines (Plessis et al., 2013). De plus l'analyse des séquences promotrices des gènes des protéines de réserve a révélé la présence d'éléments interagissant avec les facteurs de transcription (Ravel et al., 2014); des travaux sur les mécanismes de la régulation génétique de l'accumulation des gliadines et gluténines sont actuellement conduits à l'Unité Mixte de Recherche GDEC (Boudet et al., 2019).

### **3. Les recherches pour répondre à la demande sociétale**

Depuis les années 1970 les évolutions des technologies industrielles mises en œuvre dans la transformation des blés (panification, biscotterie, pain spéciaux et aussi biscuiterie) avaient mis en avant plusieurs caractéristiques notamment rhéologiques pour répondre aux exigences d'aptitude à l'une ou l'autre de ces transformations. Depuis les années 2000 le Programme National Nutrition Santé (PNNS) fit ressortir des demandes sociétales portant naturellement sur la valeur santé et nutritionnelle des aliments couramment consommés, demandes qui furent prises en compte aux plans génétique et technologique par la recherche publique.

#### **3.1 Les fibres solubles (arabinoxylanes)**

L'unité GDEC de Clermont-Ferrand a développé des recherches sur ces composés pariétaux du grain en collaboration avec l'unité BIA de l'INRA à Nantes. Ces arabinoxylanes, qui représentent en masse respectivement moins de 3% et 7% de la farine et du grain, ont une grande aptitude à retenir l'eau. Ils possèdent une fraction soluble dans l'eau, un rapport arabinose / xylose et une variation quantitative que nous avons révélé comme fortement héréditaires (Martinant et al., 1999). Un QTL majeur a été trouvé sur le bras long du chromosome 1B (Martinant et al., 1998). D'autres travaux ont montré que ces pentoses pariétaux étaient polymorphes et sous le contrôle de nombreux autres gènes (voir pour synthèse Saulnier et al., 2007). Demain il sera possible d'utiliser des marqueurs moléculaires permettant de suivre leur variation dans des descendances. Depuis la fin des années 1990 l'unité GDEC de Clermont-Ferrand utilise la mesure des arabinoxylanes par viscosimétrie capillaire, pour améliorer l'efficacité de la sélection des blés destinés à la biscuiterie et à l'alimentation des monogastriques, où

Le Gouis J. et Branlard G. 2018, In Revue d'Auvergne, « L'agriculture entre plaine et montagne; d'hier à aujourd'hui ». Eds Carrère P, Doreau M, Lesage V, Piquet A. Clermont-Ferrand : Alliance Universitaire d'Auvergne, N°627-628 : 481-503

une teneur faible en ces composés est requise (Oury et al., 1998). De plus une quantité optimale en arabinoxylanes est à préconiser pour la panification. En effet, de par leur capacité à retenir l'eau, un cultivar ayant dans ses grains une teneur trop élevée en arabinoxylanes donnera une pâte collante impropre à la panification. Une teneur trop faible n'est cependant pas recommandable car les arabinoxylanes sont des fibres solubles ayant une action hypocholestérolémiante (Lopez et al., 1999), qu'il convient de maintenir, en de plus grande quantité que par le passé, dans les produits panifiés.

### 3.2 Les protéines du gluten et la santé

Dans la population européenne la prévalence aux allergies due à la consommation voire au contact de produits à base de blé est voisine de 1%. Les allergies peuvent prendre la forme de dermatites, d'urticaire, de rhinite voire d'anaphylaxie induite par l'effort. A côté des allergies on trouve des maladies auto-immunes comme la maladie cœliaque (moins de 1% de la population) et l'intolérance ou sensibilité non cœliaque au gluten dont la prévalence serait supérieure à 3%. Seuls ici seront rappelés les principaux acquis obtenus en collaboration avec le laboratoire de Chimie Biologique de AgroParisTech Thivernal-Grignon, l'unité BIA Nantes et l'Université UTAD (Villa Real, Portugal). Nous avons identifié les  $\omega$ -gliadines, codées par le locus *Gli-B1*, comme responsables majeurs du choc anaphylactique que présentent certains patients qui fournissent un effort après ingestion de pain (Denery-Papini et al., 2007). Les blés possédant un allèle nul (sans expression de ces  $\omega$ -gliadines) à ce locus sont mieux supportés, mais il conviendrait de retirer certaines SG-FPM pour vraisemblablement supprimer tous les facteurs protéiques causant cette pathologie (Snégaroff et al., 2006, Bouchez-Mahiout et al., 2010). Des hypersensibilités aux hydrolysats de gluten (employés par exemple dans des cosmétiques : laques, vernis) sont également dues à des  $\omega$ -gliadines mais principalement celles codées par le locus *Gli-D1* (Laurière et al., 2007). Là aussi, des blés dépourvus de ce locus pourraient être sélectionnés pour atténuer ces risques de réaction. En plus de ces loci majeurs, la connaissance des différentes espèces de blés pouvait nous être utile pour mieux cerner les causes de ces allergies. Ainsi nous avons observé (Larré et al., 2011) que le petit épeautre (*Triticum monococcum*) induisait moins de réponses caractéristiques des allergies au blé que le blé cultivé (*T. aestivum*). De nombreux épitopes présents dans des séquences des gliadines et des gluténines sont impliqués chez les patients cœliaques. Des différences existent entre variétés de blé quant au nombre d'épitopes inducteurs de l'immunotoxicité qu'elles contiennent. La sélection des blés, pourtant non spécifiquement dirigée contre cette pathologie, ne semble pas avoir augmenté, par comparaison aux populations anciennes, ce nombre d'épitopes dans les variétés modernes (Ribeiro et al., 2016). Il ne sera pas possible de créer un blé dépourvu de toutes ces séquences inductrices de la maladie cœliaque, car cela reviendrait à retirer du grain la quasi-totalité des gliadines et gluténines, protéines de réserve pourvoyeuses des acides aminés nécessaires à la germination. Des solutions sont à développer en sélectionnant des variétés possédant moins d'épitopes, en recherchant des blés ayant une composition protéique plus favorable à l'hydrolyse enzymatique et surtout en adoptant une technologie de préparation spécifique des produits panifiés (Ribeiro et al., 2015)

La Sensibilité non Cœliaque au Gluten (SNCG) est largement médiatisée. Il ne semble pas y avoir de prédisposition génétique ni de production d'IgE chez les patients souffrant de cette sensibilité qui revêt des symptômes variés (douleur abdominale, eczéma, sensation de ballonnement, mal à la tête, fatigue chronique, diarrhée, dépression, anémie, douleurs articulaires, etc.). La recrudescence de cette SNCG se rencontre chez les personnes de tout âge de très nombreux pays et pas seulement en Occident. Les recherches sont actuellement en cours dans plusieurs pays. L'équipe GDEC a donc écarté l'hypothèse selon laquelle des épitopes spécifiques à cette pathologie seraient en cause dans les séquences des gliadines et les gluténines. Les expérimentations conduites en France entre 2004 et 2009 nous amènent à suggérer l'importance de la taille des polymères des gluténines comme cause majeure de

Le Gouis J. et Branlard G. 2018, In Revue d'Auvergne, « L'agriculture entre plaine et montagne; d'hier à aujourd'hui ». Eds Carrère P, Doreau M, Lesage V, Piquet A. Clermont-Ferrand : Alliance Universitaire d'Auvergne, N°627-628 : 481-503

cette SNCG. Nous avons montré que (1) la masse des polymères était largement influencée par le milieu (faible héritabilité), (2) la dureté du grain contribue également à faire varier la masse des polymères, (3) les températures parfois très élevées de juin juillet lors de l'accumulation des protéines dans le grain peuvent provoquer un stress dans le grain et causer une forte augmentation de la masse des polymères (Majoul et al., 2003 ; 2004 ; Majoul-Haddad et al., 2013 ; Lesage et al., 2013 ; Branlard et al., 2015). La masse des polymères de gluténines est devenue très élevée en raison de facteurs largement environnementaux qu'il convient d'approfondir, de même que les effets des procédés agroalimentaires. En effet, ceux-ci ont beaucoup évolué au cours des dernières décennies (Branlard et Chiron, 2016), notamment sur la complémentation en gluten pour des pains enrichis en fibres, et sur les temps et températures de cuisson, et sont susceptibles d'affecter la digestibilité du gluten (FFAS, 2016).

Ces résultats corroborent les observations de gastroentérologues mettant en cause la digestibilité du gluten dans cette SNCG. Pour répondre à ces interrogations sociétales, l'Inra en Auvergne coordonne deux projets de recherche autour du gluten : l'un sur la digestibilité du gluten selon les variétés de blé utilisées (GlutNsafe, coordination Catherine Ravel, GDEC), l'autre sur l'impact de la consommation de gluten chez le sportif de haut-niveau (GlutHealth, coordination Yohann Wittrant, UNH).

### **3.3 La valeur nutritionnelle du blé**

La qualité ne recouvre pas seulement les aptitudes technologiques du blé et sa valeur santé. Le grain possède de nombreux nutriments, vitamines et minéraux qui sont principalement présents dans les couches périphériques, notamment dans la couche à aleurone, et dans l'embryon. Il était donc nécessaire de connaître l'expression des enzymes des voies métaboliques impliquées dans les synthèses des composés à valeur nutritionnelle. L'équipe GDEC a donc entrepris l'étude du protéome (ensemble des protéines et donc les enzymes) exprimé dans le grain et dans ses principaux tissus isolés au cours du développement et de l'accumulation des réserves.

Il serait trop long de rapporter ci-après les résultats originaux obtenus à Clermont-Ferrand où l'équipe a été leader au niveau international. Le lecteur trouvera dans les publications suivantes les avancées réalisées par ces études, à différents stades de développement ou dans différents contextes génétiques rappelés ci-dessous :

- (1) au cours des 18 premiers jours qui suivent la fécondation (Nadaud et al., 2010),
- (2) sur les couches périphériques incluant la couche à aleurone au cours du développement du grain (Tasleem-Tahir et al., 2011),
- (3) sur la couche à aleurone du grain mature de blés tendres, de blés durs et de l'engrain (Laubin et al., 2008, Meziani et al., 2012 ; 2014),
- (4) sur la couche à aleurone (Nadaud et al., 2015) et de l'albumen (Tasleem-Tahir, 2012) du grain au cours de respectivement 15 et 21 stades de développement,
- (5) sur l'albumen de blés aneuploïdes (Dumur et al., 2004) et de blés possédant une translocation 1DL-1AL (Dumur et al., 2009a ; 2009b ; 2010) réalisée avec Joseph Jahier (Unité Biologie et Amélioration des Plantes de l'INRA Rennes) en vue d'améliorer la qualité technologique des blés tendres et durs,
- (6) sur une descendance cartographiée (Merlino et al., 2009) ou des lignées de délétion (Merlino et al., 2012) afin d'assigner les gènes codant des enzymes sur les 21 chromosomes,
- (7) sur des organites subcellulaires de blé tendre comme les granules d'amidon normaux (Bancel et al., 2010) et de lignées isogéniques waxy créées dans l'équipe (Debiton et al., 2010 ; 2011), ou sur les noyaux cellulaires du grain de blé tendre en développement et de l'engrain (Bancel et al., 2015 ; Bonnot et al., 2015).

Le Gouis J. et Branlard G. 2018, In Revue d'Auvergne, « L'agriculture entre plaine et montagne; d'hier à aujourd'hui ». Eds Carrère P, Doreau M, Lesage V, Piquet A. Clermont-Ferrand : Alliance Universitaire d'Auvergne, N°627-628 : 481-503

(8) sur des grains de deux génotypes ayant une teneur contrastée en magnésium, révélant l'importance de ce cation dans les couches périphériques notamment pour l'augmentation du poids du grain (Qui et al., 2016).

Ces travaux apportent un ensemble de connaissances sur les protéines et enzymes exprimés dans les principaux tissus (l'embryon excepté) où sont élaborés les métabolites à valeur nutritionnelle du grain. L'INRA GDEC en collaboration avec VetAgro Sup a mis à profit les outils de la Plateforme d'Exploration du Métabolisme de l'Inra de Theix (UNH, UMR 1019) pour la détermination de 11 vitamines ainsi que la lutéine et le  $\beta$ -sitosterol dans les grains et les produits panifiés (Nurit et al., 2015 ; 2016). Ces métabolites à valeur nutritionnelle ont aussi été analysés dans une population cartographiée révélant une héritabilité assez élevée pour plusieurs d'entre eux (Nurit et al., 2019).

#### 4. Conclusion

Au cours des dernières décennies, l'INRA GDEC a conduit des travaux novateurs apportant des outils pour améliorer la qualité des blés cultivés en France, plus largement en Europe et dans le monde. Les recherches sur l'efficacité d'utilisation de l'azote ont non seulement permis de différencier les cultivars aptes ou non à valoriser l'azote mais aussi à identifier les gènes impliqués dans une plus grande efficacité de l'absorption et de la remobilisation de cet élément. La sélection de cultivars ayant une plus grande aptitude à mieux utiliser une moindre fertilisation azotée est désormais une réalité sans pour autant diminuer la teneur en protéines dans le grain. Les travaux sur la composition du grain en relation avec sa qualité technologique ont donné, dès les années 90, des marqueurs et des outils pour créer des blés répondant aux exigences technologiques de la profession. L'obtention de blés de bonne qualité boulangère n'est plus un heureux hasard. De réelles avancées ont en outre été obtenues par l'analyse protéomique du grain tant en direction de la valeur santé, actuellement poursuivie pour le gluten, que de sa composition nutritionnelle. Le blé qui n'a cessé d'être l'aliment de base de l'homme sera prochainement plus apte à répondre aux exigences des consommateurs aussi bien pour la valeur nutritionnelle que pour la santé. Une part importante des travaux actuels concerne l'adaptation aux composantes du changement climatique. De nombreux projets cherchent à développer des outils et des connaissances qui pourront aider à la sélection de variétés mieux adaptées aux conditions de culture future.

#### Remerciements,

GB et JLG remercient sincèrement Dr Véronique LESAGE pour son aide dans la préparation de cet article.

#### Références bibliographiques

Bancel E., Rogniaux H., Debiton C., Chambon C., Branlard G., 2010. Extraction and proteome analysis of starch granule-associated proteins in mature wheat kernel (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Proteome Research*, 9: 3299–3310.

Bancel E., Bonnot T., Davantue M., Branlard G., Zivy M., Martre P., 2015. Proteomic approach to identify nuclear proteins in wheat grain. *Journal of Proteome Research*, 14: 4432–4439. DOI: 10.1021/acs.jproteome.5b00446

Bogard M., Allard V., Brancourt-Hulmel M., Heumez E., Machet J.M., Jeuffroy M.H., Gate P., Martre P., Le Gouis J., 2010. Deviation from the grain protein concentration – grain yield negative relationship is highly correlated to post-anthesis N uptake in winter wheat. *Journal of Experimental Botany*, 61: 4303-4312.

- Le Gouis J. et Branlard G. 2018, In Revue d'Auvergne, « L'agriculture entre plaine et montagne; d'hier à aujourd'hui ». Eds Carrère P, Doreau M, Lesage V, Piquet A. Clermont-Ferrand : Alliance Universitaire d'Auvergne, N°627-628 : 481-503
- Bogard M., Ravel C., Paux E., Bordes J., Balfourier F., Chapman S., Le Gouis J., Allard V., 2014. Predictions of heading date in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using QTL-based parameters of an ecophysiological model. *Journal of Experimental Botany*, 65: 5849-5865.
- Bonnot T., Bancel E., Chambon C., Boudet J., Branlard G., Martre P., 2015. Changes in the nuclear proteome of developing wheat (*Triticum aestivum* L.) grain. *Frontiers in Plant Science*, 28 October 2015, 6: 905 DOI.org/10.3389/fpls.2015.00905
- Bouchez-Mahiout I., Snégaroff J., Tylichova M., Pecquet C., Branlard G., Laurière M., 2010. Low molecular weight glutenins in wheat-dependant, exercise-induced anaphylaxis: allergenicity and antigenic relationships with omega 5-gliadins. *International Archives of Allergy and Immunology*, 153: 35-45.
- Boudet J., Merlino M., Plessis A., Gaudin J.C., Dardevet M., Perrochon S., Alvarez D., Risacher T., Martre P., Ravel C., 2019. The bZIP transcription factor SPA Heterodimerizing Protein represses glutenin synthesis in *Triticum aestivum*. *The Plant Journal*, DOI:10.1111/tbj.14163
- Bloom A.J., Burger M., Asensio J.S.R., Cousins A.B., 2010. Carbon dioxide enrichment inhibits nitrate assimilation in wheat and Arabidopsis. *Science*, 328: 899-903.
- Branlard G., Dardevet M., Saccomano R., Lagoutte F., Gourdon J., 2001. Genetic diversity of wheat storage proteins and bread wheat quality. *Euphytica*, 119: 59-67.
- Branlard G., Dardevet M., Amiour N., Igrejas G., 2003. Allelic diversity of HMW and LMW glutenin subunits and omega-gliadins in French bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Genetic Resources and Crop Evolution*, 50: 669-9. DOI:10.1023/A:1025077005401
- Branlard G., Oury F.X., Martre P., Aussenac T., Regnard J.B., 2008. Étude et prédiction des fractions protéiques de réserve et indices de sélection pour la qualité. In "Synthèse des programmes de recherche FSOV, Actes de la rencontre scientifique, 8 janvier 2008, 68-73.
- Branlard G., Chiron H., 2016. History and milestones of wheat processing and end-uses around the world (East Asia excepted): past, present and perspectives. In: 'The World Wheat Book: A History of Wheat Breeding, volume 3' (Bonjean Ap, Angus Wj, Van Ginkel M eds). Lavoisier Tec&Doc, ISBN 978-2-7430-2091-0 2016, pp 1672, Chapter 42, 1297-1343.
- Branlard G., Metakovsky E.V., 2006. Some Gli alleles related to common-wheat dough quality. In: 'Gliadin and Glutenin. The unique balance of wheat quality' (Wrigley C, Békés F, Bushuk W eds). AACC St Paul Mn, USA, 115-139.
- Branlard G., Lesage V.S., Bancel E., Martre P., Méleard B., Rhazi L., 2015. Coping with wheat quality in a changing environment – Proteomics evidence for stress caused by environmental changes. In: 'Advances in Wheat Genetics: From Genome to Field' (Ogihara Y, Takumi S, Handa H eds). Proceedings of the 12th Int. Wheat Genetics Symposium, Yokohama, Japan, 255-264.
- Cormier F., Throude M., Ravel C., Le Gouis J., Leveugle M., Lafarge S., Exbrayat F., Duranton N., Praud S., 2015. Detection of natural variants of NAM-A1 in bread wheat. *Agronomy*, 5: 143-151.
- Debaeke P., Pellerin S., Le Gouis J., Bispo A., Eglin T., Trévisiol A., 2014. L'adaptation au changement climatique. *Les défis de l'agriculture. Pour la Science*, 437: 70-73.
- Debiton C., Bancel E., Chambon C., Rhazi L., Branlard G., 2010. Effect of the three waxy null alleles on enzymes associated to wheat starch granules using proteomic approach. *Journal of Cereal Science*, 52: 466-474.
- Debiton C., Merlino M., Chambon C., Bancel E., Decourteix M., Planchot V., Branlard G., 2011. Analyses of albumins, globulins and amphiphilic proteins by proteomic approach give new insights on waxy wheat starch metabolism. *Journal of Cereal Science*, 53: 160-169. DOI:10.1016/j.jcs.2010.11.001
- Denery-Papini S., Lauriere M., Branlard G., Morisset M., Pecquet C., Choudat D., Merlino M., Pineau F., Popineau Y., Boulenc E., Bouchez-Mahiout I., Bodinier M., Moneret-Vautrin D.A., 2007. Influence of the Allelic Variants Encoded at the Gli-B1 Locus, Responsible for a Major Allergen of Wheat, on IgE

- Le Gouis J. et Branlard G. 2018, In Revue d'Auvergne, « L'agriculture entre plaine et montagne; d'hier à aujourd'hui ». Eds Carrère P, Doreau M, Lesage V, Piquet A. Clermont-Ferrand : Alliance Universitaire d'Auvergne, N°627-628 : 481-503
- Reactivity for Patients Suffering from Food Allergy to Wheat. *Journal of Agriculture and Food Chemistry*, 55: 799-805.
- dePauw R.M., Knox R.E., Clarke F.R., Wang H., Fernandez M.R., Clarke J.M., McCaig T.N., 2007. Shifting undesirable correlations. *Euphytica*, 157: 409-415.
- Dumur J., Jahier J., Bancel E., Laurière M., Bernard M., Branlard G., 2004. Proteomic analysis of aneuploid lines in the homeologous group 1 of the hexaploid wheat cultivar Courtot. *Proteomics*, 4: 2685-2695.
- Dumur J., Branlard G., Tanguy A.M., Dardevet M., Coriton O., Huteau V., Lemoine J., Jahier J., 2009a. Development of isohomoeoallelic lines within the wheat cv. Courtot for high molecular weight glutenin subunits: Transfer of the Glu-D1 locus to chromosome 1A. *Theoretical and Applied Genetics*, 119: 471-481.
- Dumur J., Branlard G., Tanguy A.M., Dardevet M., Coriton O., Huteau V., Lemoine J., Jahier J., 2009b. Homoeologous recombination within bread wheat to develop novel combinations of HMW-GS genes. Transfer of the Glu-A1 locus to chromosome 1D. *Planta*, 231: 57-65.
- Dumur J., Jahier J., Dardevet M., Chiron H., Tanguy A.M., Branlard G., 2010. Effects of the replacement of Glu-A1 by Glu-D1 locus on agronomic performance and bread-making quality of the hexaploid wheat cv. Courtot. *Journal of Cereal Science*, 51: 175-181.
- Enquête pratiques culturelles 2011, 2014. Agreste, Les Dossier n°21 – Juillet 2014.
- Feil B., 1997. The inverse yield-protein relationships in cereals: possibilities and limitations for genetically improving the grain protein yield. *Trends in Agronomy*, 1: 103-119.
- FFAS, 2016. Le gluten, Etat des lieux du Fonds français pour l'alimentation et la santé. [alimentation-sante.org/wp-content/uploads/2016/11/2016\\_\\_EtatDesLieux-GlutenWeb\\_Pages-1.pdf](http://alimentation-sante.org/wp-content/uploads/2016/11/2016__EtatDesLieux-GlutenWeb_Pages-1.pdf)
- Gaju O., Allard V., Martre P., Snape J., Heumez E., Le Gouis J., Moreau D., Bogard M., Griffiths S., Orford S., Hubbart S., Foulkes J., 2011. Identification of traits to improve the nitrogen-use efficiency (NUE) of wheat genotypes. *Field Crop Res* 123:139-152.
- Gobaa S., Bancel E., Branlard G., Kleijer G., Stamp S., 2008. Proteomic analysis of wheat recombinant inbred lines: variations in prolamin and dough rheology. *Journal of Cereal Science*, 47: 610-619.
- Hagenblad J., Asplund L., Balfourier F., Ravel C., Leino M.W., 2012. Strong presence of the high grain protein content allele of NAM-B1 in Fennoscandian wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 125: 1677-1686.
- Igrejas G., Gaborit T., Oury F.X., Chiron H., Marion D., Branlard G., 2001. Genetic and environmental effects on puroindoline-a and puroindoline-b and their technological properties in French bread wheats. *Journal of Cereal Science*, 34: 37-47.
- Igrejas G., Leroy P., Charmet G., Gaborit T., Marion D., Branlard G., 2002. Mapping QTLs for grain hardness and puroindoline contents in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 106: 19-27.
- IPCC, Intergovernmental Panel on Climate Change, 2014. *Climate Change 2014: Synthesis report*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp 151. ISBN 978-92-9169-143-2
- Larré C., Lupi R., Gombaudo G., Brossard C., Branlard G., Moneret-Vautrin D.A., Rogniaux H., Denery-Papini S., 2011. Assessment of allergenicity of diploid and hexaploid wheat genotypes: Identification of allergens in the albumin/globulin fraction. *Journal of Proteomics*, 74: 1279-1289.
- Laubin B., Lullien-Pellerin V., Nadaud I., Gaillard-Martinie B., Chambon C., Branlard G., 2008. Isolation of the wheat aleurone layer for 2D electrophoresis and proteomics analysis. *Journal of Cereal Science*, 48: 709-714.
- Laurière M., Pecquet C., Boulenc E., Bouchez-Mahiout I., Snégaroff J., Choudat D., Raison-Peyron N., Vigan M., Branlard G., 2007. Genetic differences in omega-gliadins involved in two different immediate food hypersensitivities to wheat. *Allergy*, 62: 890-896.

- Le Gouis J. et Branlard G. 2018, In Revue d'Auvergne, « L'agriculture entre plaine et montagne; d'hier à aujourd'hui ». Eds Carrère P, Doreau M, Lesage V, Piquet A. Clermont-Ferrand : Alliance Universitaire d'Auvergne, N°627-628 : 481-503
- Le Gouis J., Bordes J., Ravel C., Heumez E., Faure S., Praud S., Galic N., Remoué C., Balfourier F., Allard V., Rousset M., 2012. Genome-wide association analysis to identify chromosomal regions determining components of earliness in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 124: 597-611.
- Lesage V.S., Bouchet B., Rhazi L., Elmorjani K., Branlard G., Marion D., 2011. New insight into puroindoline function inferred from their subcellular localization in developing hard and soft near-isogenic endosperm and their relationship with polymer size of storage proteins. *Journal of Cereal Science*, 53: 231-238.
- Lesage V.S., Merlino M., Chambon C., Bouchet B., Marion D., Branlard G., 2012. Proteomes of hard and soft near-isogenic wheat lines reveal that kernel hardness is related to the amplification of a stress response during endosperm development. *Journal of Experimental Botany*, 63: 1001-1011.
- Lesage V.S., Rhazi L., Aussenac A., Meleard B., Branlard G., 2013. Effects of HMW- & LMW-glutenins and grain hardness on size of gluten polymers. In: Zhonghu He and Daowen Wang (eds.). *Proceedings 11th International Gluten Workshop, Beijing, China, August 12-15, 2012*, 200-205.
- Lopez H.W., Levrat M.A., Guy C., Messenger A., Demigné C., Révész C., 1999. Effects of soluble corn bran arabinoxylans on cecal digestion lipid metabolism and mineral balance (Ca, Mg) in rats. *Journal Nutritional Biochemistry*, 10: 500-509.
- Luo C., Griffin W.B., Branlard G., McNeil D.L., 2001. Comparison of low- and high molecular-weight glutenin allele effects on flour quality. *Theoretical and Applied Genetics*, 102: 1088-1098.
- Majoul T., Bancel E., Triboui E., Ben Hamida J., Branlard G., 2003. Proteomic analysis of the effect of heat stress on hexaploid wheat grain: Characterization of heat-responsive proteins from total endosperm. *Proteomics*, 3: 175-183.
- Majoul T., Bancel E., Triboui E., Ben Hamida J., Branlard G., 2004. Proteomic analysis of the effect of heat stress on hexaploid wheat grain: Characterization of heat-responsive proteins from non-prolamins fraction. *Proteomics*, 4: 505-513.
- Majoul-Haddad T., Bancel E., Martre P., Triboui E., Branlard G., 2013. Effect of short heat shocks applied during grain development on wheat (*Triticum aestivum* L.) grain proteome. *Journal of Cereal Science*, 57: 486-495.
- Martinant J.P., Cadalen T., Billot A., Chartier S., Leroy P., Bernard M., Saulnier L., Branlard G., 1998. Genetic analysis of water extractable arabinoxylans in bread wheat endosperm. *Theoretical and Applied Genetics*, 97: 1069-1075.
- Martinant J.P., Billot A., Bouguennec A., Charmet G., Saulnier L., Branlard G., 1999. Genetic and environmental variations in water-extractable arabinoxylan content and flour extract viscosity. *Journal of Cereal Science*, 30: 45-48.
- Mcintosh, R., Yamazaki Y., Devos, K.M., Dubcovsky J., Rogers W.J., Appels R., 2003. Catalogue of Gene Symbols for Wheat. [Annual Wheat Newsletter](#), 49: 246-282.
- Merlino M., Leroy P., Chambon C., Branlard G., 2009. Mapping and proteomic analysis of albumin and globulin proteins in hexaploid wheat kernels (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 118: 1321-1337.
- Merlino M., Bousbata S., Svensson B., Branlard G., 2012. Proteomic and genetic analysis of wheat endosperm albumins and globulins using deletion lines of cultivar Chinese Spring. *Theoretical and Applied Genetics*, 125: 1433-1448. DOI 10.1007/s00122-012-1924-5
- Metakovsky E., Branlard G., Graybosch R., 2006. Gliadins of common wheat: Polymorphism and genetics. In: 'Gliadin and Glutenin: the unique balance of wheat quality' (Wrigley C, Békés F, Bushuk WE. Eds). American Association of Cereal Chemists AACC Int, 35-84.
- Meziani S., Nadaud I., Gaillard-Martinie B., Chambon C., Benali M., Branlard G., 2012. Proteomic analysis of the mature kernel aleurone layer in common and durum wheat. *Journal of Cereal Science*, 55: 323-330. DOI:10.1016/j.jcs.2012.01.010 55 323-330.

- Le Gouis J. et Branlard G. 2018, In Revue d'Auvergne, « L'agriculture entre plaine et montagne; d'hier à aujourd'hui ». Eds Carrère P, Doreau M, Lesage V, Piquet A. Clermont-Ferrand : Alliance Universitaire d'Auvergne, N°627-628 : 481-503
- Meziani S., Nadaud I., Gaillard-Martinie B., Chambon C., Benali M., Branlard G., 2014. Proteomic comparison of the aleurone layer in *Triticum aestivum* and *Triticum monococcum* wheat varieties. *Current Proteomics*, 11: 71-77.
- Monaghan J.M., Snape J.W., Chojecki A.J.S., Kettlewell P.S., 2001. The use of grain protein deviation for identifying wheat cultivars with high protein concentration and yield. *Euphytica*, 122: 309-317.
- Nadaud I., Girousse C., Debiton C., Chambon C., Bouzidi M.F., Martre P., Branlard G., 2010. Proteomic and morphological analysis of early stages of wheat grain development. *Proteomics*, 10: 2901–2910.
- Nadaud I., Tasleem-Tahir A., Chatteigner-Boutin A.L., Chambon C., Viala D., Branlard G., 2015. Proteome evolution of Wheat (*Triticum aestivum* L.) Aleurone Layer at Fifteen Stages of Grain Development. *Journal of Proteomics*, 123: 29-41. DOI:10.1016/j.jprot.2015.03.008
- Nurit E., Lyan B., Piquet A., Branlard G., Pujos-Guillot E., 2015. Development of a LC-MS/MS method for the simultaneous determination of 7 water-soluble vitamins in processing semi-coarse wheat flour products. *Analytical and bioanalytical chemistry*, 407: 3471-3479. DOI: 10.1007/s00216-015-8553-1
- Nurit E., Lyan B., Pujos-Guillot E., Branlard G., Piquet A., 2016. Change in B and E vitamin and lutein  $\beta$ -sitosterol contents in industrial milling fractions and during toasted bread production. *Journal of Cereal Science*, 69: 290-296. DOI: 10.1016/j.jcs.2016.04.005.
- Nurit E., Bordes J., Piquet A., Balfourier F., Branlard G., 2019. Association between markers and eleven vitamin contents in grain of a worldwide bread wheat core collection. *Theoretical and Applied Genetics*, en préparation.
- Oury F.X., Carré B., Pluchard P., Berard P., Nys Y., Leclercq B., 1998. Genetic variability and stability of poultry feeding related characters in wheat in relation to environmental variation. *Agronomie*, 18: 139-150.
- Oury F.X., Bérard P., Brancourt-Hulmel M., Depatureaux C., Doussinault G., Galic N., Giraud A., Heumez E., Lecomte C., Pluchard P., Rolland B., Rousset M., Trottet M., 2003. Yield and grain protein concentration in bread wheat: a review and a study of multi-annual data from a French breeding program. *Journal of Genetics and Breeding*, 57: 59-68.
- Oury F.X., Godin C., 2007. Yield and protein concentration in bread wheat: how to use the negative relationship between the two characters to identify favourable genotypes. *Euphytica*, 157: 45-57.
- Plessis A., Ravel C., Bordes J., Balfourier F., Martre P., 2013. Association study of wheat grain protein composition reveals that gliadin and glutenin composition are trans-regulated by different chromosome regions. *Journal of Experimental Botany*, 64: 3627-3644.
- Qui H., Nadaud I., Ledoigt G., Piquet-Pissaloux A., Branlard G., 2016. Interruption of magnesium supply at heading influenced proteome of peripheral layers and reduced grain dry weight of two wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes. *Journal of Proteomics*, 143: 83-92. DOI:10.1016/j.jprot.2016.03.029.
- Ravel C., Fiquet S., Boudet J., Dardevet M., Vincent J., Merlino M., Michard R., Martre P., 2014. Conserved cis-regulatory modules in promoters of genes encoding wheat high-molecular-weight glutenin subunit. *Frontiers in Plant Science*, 5: 621. DOI: 10.3389/fpls.2014.00621.
- Ribeiro M., Nunes F.M., Guedes S., Domingues P., Silva A.M., Carrillo J.M., Rodriguez-Quijano M., Branlard G., Igrejas G., 2015. Efficient chemo-enzymatic gluten detoxification: reducing toxic epitopes for celiac patients improving functional properties. *Nature.com, Scientific Reports* 5: 18041. DOI: 10.1038/srep18041.
- Ribeiro M., Rodriguez-Quijano M., Nunes F.M., Carrillo J.M., Branlard G., Igrejas G., 2016. New insights into wheat toxicity: breeding did not seem to contribute to a prevalence of potential celiac disease's immunostimulatory epitopes. *Food Chemistry*, 213: 8-18. DOI:10.1016/j.foodchem.2016.06.043.

Le Gouis J. et Branlard G. 2018, In Revue d'Auvergne, « L'agriculture entre plaine et montagne; d'hier à aujourd'hui ». Eds Carrère P, Doreau M, Lesage V, Piquet A. Clermont-Ferrand : Alliance Universitaire d'Auvergne, N°627-628 : 481-503

- Rousset M., Carrillo J.M., Qualset C.O., Kasarda D.D., 1990. Use of recombinant inbred lines of wheat for study of associations of high-molecular-weight glutenin subunit alleles to quantitative traits. *Theoretical and Applied Genetics*, 79: 321-330.
- Rousset M., Bonnin I., Remoué C., Falque M., Rhoné B., Veyrieiras J.B., Madur D., Murigneux A., Balfourier F., Le Gouis J., Santoni S., Goldringer I., 2011. Deciphering the genetics of flowering time by an association study on candidate genes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 123: 907-926.
- Saulnier L., Sado P.E., Branlard G., Charmet G., Guillon F., 2007. Wheat arabinoxylans: Exploiting variation in amount and composition to develop enhanced varieties. *Journal of Cereal Sciences. The Contribution of Cereals to a Healthy Diet*, 46: 261-281.
- Snégaroff J., Bouchez-Mahiout I., Pecquet C., Branlard G., Laurière M., 2006. Study of IgE antigenic relationships in hyper sensitivity to hydrolyzed wheat proteins and wheat-dependent exercise-induced anaphylaxis. *International Archives of Allergy and Immunology*, 139: 201-208.
- Sourdille P., Perretant M.R., Charmet G., Leroy P., Gautier M.F., Joudrier P., Nelson J.C., Sorrells M.E., Bernard M., 1996. Linkage between RFLP markers and gene affecting kernel hardness in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 93: 580-586.
- Tasleem-Tahir A., Nadaud I., Girousse C., Martre P., Marion D., Branlard G., 2011. Proteomic analysis of peripheral layers during wheat (*Triticum aestivum* L.) grain development. *Proteomics*, 11: 371–379. DOI: 10.1002/pmic.201000333
- Tasleem-Tahir A., Nadaud I., Chambon C., Branlard G., 2012. Expression profiling of starchy endosperm metabolic proteins at 21 stages of wheat grain development. *J. Proteome Research*, 11: 2754-2773. DOI: 10.1021/pr201110
- Taulemesse F., Gouache D., Gibon Y., Le Gouis J., Allard V., 2015. Post-flowering N uptake in wheat is regulated by N status at flowering with putative control by root nitrate transporter NRT2.1. *PLoS One*, 10:e0120291
- Taulemesse F., Le Gouis J., Gouache D., Gibon Y., Allard V., 2016. Bread wheat grain protein concentration is related to early post-flowering nitrate uptake under putative control of plant satiety level. *PLoS One*, 11:e0149668
- Triboi E., Triboi-Blondel A.M., 2002. Productivity and grain or seed composition: a new approach to an old problem - invited paper. *European Journal of Agronomy*, 16: 163-186.
- Tubiello F.N., Soussana J.F., Howden M.S., 2007. Crop and pasture response to climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104: 19686-19690.
- Uauy C., Brevis J.C., Dubcovsky J., 2006. The high grain protein content gene Gpc-B1 accelerates senescence and has pleiotropic effects on protein content in wheat. *Journal of Experimental Botany*, 57: 2785-2794.