

Modulation de l'immunité des céréales par l'environnement

Elsa Ballini

▶ **To cite this version:**

Elsa Ballini. Modulation de l'immunité des céréales par l'environnement. Phytopathologie et phytopharmacie. Ecole dotctorale GAIA Université de Montpellier, 2022. tel-03726273

HAL Id: tel-03726273
https://hal.inrae.fr/tel-03726273

Submitted on 18 Jul 2022

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.

DOSSIER DE CANDIDATURE EN VUE
D'OBTENIR :

HABILITATION à DIRIGER LES RECHERCHES

Ecole doctorale GAIA

Modulation de l'immunité des céréales par l'environnement

Présenté par :

Elsa Ballini
Maître de conférences
Institut Agro Montpellier
Département Biologie et Ecologie
UMR PHIM Plant Health Institute of Montpellier
Session Automne 2021

Ce document a été soumis à l'Ecole Doctorale GAIA de Montpellier dans le cadre d'une demande de diplôme d'Habilitation à Diriger des Recherches.

Je déclare avoir respecté, dans la conception et la rédaction de ce mémoire d'HDR, les valeurs et principes d'intégrité scientifique destinés à garantir le caractère honnête et scientifiquement rigoureux de tout travail de recherche, visés à l'article L.211-2 du Code de la recherche et énoncés par la Charte nationale de déontologie des métiers de la recherche et la Charte d'intégrité scientifique de l'Université de Montpellier. Je m'engage à les promouvoir dans le cadre de mes activités futures d'encadrement de recherche

Est-ce que la science en expliquant les couchers de soleil, tue leur magie ?

Hubert Reeves

Remerciements

La rédaction de cette HDR correspond à la prise de la responsabilité de mon équipe MOMIE suite à la création de l'UMR PHIM. Cette rédaction est donc arrivée à un moment idéal pour me permettre de me poser des questions sur mon bilan et sur mes perspectives. Cela m'a permis de me rendre compte de l'importance des multiples rencontres scientifiques que j'ai fait au cours de ma carrière. J'ai apprécié de me confronter à toutes ces disciplines. Je souhaite donc ici remercier tous mes partenaires scientifiques qui ont fait évoluer mes schémas de pensée et qui m'ont permis d'aboutir à ce que je suis maintenant et à ce que je serai demain. Je pense notamment aux membres du réseau Bestim dont les échanges ont particulièrement nourri mon projet.

Je souhaite également remercier tous les stagiaires et doctorants actuels et passés sans qui ma recherche n'aurait certainement pas été la même. En tant qu'enseignant chercheur je mesure parfaitement ma dépendance vis-à-vis de cette jeunesse et je leurs suis gré d'avoir toujours su être patient avec moi. Je souhaite également remercier tous ceux sans qui ma recherche n'existerait pas, ceux de BGPI qui m'ont soutenu à l'époque en serre et au laboratoire et aujourd'hui Aurélie sans qui les projets n'avanceraient pas aussi facilement. Elle est la cheville ouvrière essentielle de tout mon projet de recherche. Je remercie aussi particulièrement Michel et Agnès de leur tolérance administrative. Je pense aussi bien sûre à Jean-Benoit car je suis heureuse que notre fonctionnement en binôme perdure tout en évoluant avec les années. Je voudrais également particulièrement remercier la petite équipe MOMIE naissante (Andy, Aurélie, Mathias et Rémi) avec qui j'ai traversé 2020 et 2021 car ce sont eux qui, en me mettant dans la position de chef d'équipe, m'ont permis de me rendre compte que cela pouvait être un plaisir de les diriger.

Je pense aussi ici à tous mes collègues enseignants car si ma recherche est autant pluridisciplinaire c'est grâce à toutes les interactions que j'ai au quotidien avec leurs disciplines. J'ai appris à apprécier toutes leurs petites manies au cours de nos échanges. Je remercie ici la bande des pédagogue, toute l'équipe du département Biologie et Ecologie et mes collègues de la chaire Agrosys. Je pense bien sûre à Claire qui est toujours là pour me faire avancer et me conseiller et heureusement pour moi.

Enfin je remercie ma famille qui me permet de maintenir tout cet équilibre, mes parents pour leur relecture attentive et mes amis. Et bien sûre aussi mes hommes sans qui je ne serai rien.

Sommaire

Remerciements 3

Sommaire 4

Informations générales sur le candidat 6

Déroulement de carrière et présentation chronologique des activités 6

Coordination et participation à des projets 7

Activités d'encadrement 9

Synthèse des travaux scientifiques 11

Introduction générale, cadre de la recherche 12

Des modèles d'étude à la base de l'alimentation mondiale 12

Les pathogènes fongiques 13

L'immunité des céréales 14

Quel rôle de l'immunité pré-formée dans la résistance ? 14

Les mécanismes de l'immunité induite 15

Un mécanisme de tolérance : limiter l'accès aux nutriments 17

Plasticité de la résistance avec l'environnement 20

Comment mettre en évidence et quantifier la plasticité phénotypique ? 20

Les mécanismes de la modification de la résistance par l'environnement 23

Nos connaissances se vérifient-elles dans un contexte agronomique ? 28

Perspectives de recherche 31

Approche systémique : vers une immunité agroécologique 31

Quels sont les mécanismes des modulations de l'immunité par l'environnement ? 34

Peut-on mettre en œuvre des méthodes de phénotypage haut débit pour caractériser ces mécanismes ? 37

Comment exploiter les méthodes statistiques intégratives pour hiérarchiser les processus modulant les interactions céréales/agents pathogènes ? 38

Peut-on prédire la réponse immunitaire d'un individu dans un environnement donné ? 39

Autres activités 42

Collaborations scientifiques 42

Activité d'évaluation, comité de thèse et jury de thèse 42

Animation scientifique, réseaux 44

Réseaux professionnels et activités de transfert 45

Activité d'enseignement 46

Conclusion 48

Annexes 49

Bibliographie 51

Tirés à part des principaux travaux scientifiques 60

Informations générales sur le candidat

Déroulement de carrière et présentation chronologique des activités

Elsa Ballini née le 17/02/1981 à Lannion (22)

Institut Agro Montpellier
Maître de Conférences depuis le 01/10/2010

UMR PHIM Plant Health Institute of Montpellier

Direction de l'équipe MOMIE MOdulation des interactions plantes-MIcrobes par l'Environnement

https://orcid.org/0000-0002-2571-2069

Après un diplôme d'Ingénieur Agronome obtenu à l'École Nationale Supérieure Agronomique de Montpellier (ancien Institut Agro Montpellier) et grâce à un financement par une bourse du ministère, j'ai débuté en octobre 2004 un doctorat au sein de l'école doctorale SIBAGHE (Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences, Hydrosciences, Environnement) de Montpellier. J'ai ainsi été accueillie à l'UMR BGPI (Biologie et Génétique des Interactions Plante-Parasites) pour suivre une thèse sous le co-encadrement de J-L. Nottéghem et D. Tharreau. J'ai soutenu cette thèse en décembre 2007.

J'ai poursuivi par un post-doctorat d'un an aux Etats-Unis sur un contrat financé par l'USDA au sein de l'équipe « Génomique fonctionnelle et systèmes de défense des maladies des céréales», dirigée par R. Wise à Université d'État de l'Iowa (Ames, USA). L'enseignement supérieur étant ma priorité, j'ai ensuite profité de l'opportunité d'un poste de maître de conférences contractuelle en octobre 2009 au sein de l'institut Agro Montpellier. J'ai ainsi été recrutée comme maître de conférence en octobre 2010. Durant cette période, j'ai exercé mes recherches au sein de l'UMR BGPI dans l'équipe ICAP (Interaction Céréales et Agents Pathogènes) dirigé par Jean-Benoit Morel. Cette équipe exploitait le modèle riz/pyriculariose afin d'investiguer deux thématiques : les mécanismes moléculaires de cette interaction et l'influence de l'environnement sur cette interaction. Durant cette décennie, l'équipe a peu à peu élargi ces modèles d'études à d'autres pathogènes fongiques des céréales et renforcé les collaborations avec d'autres équipes sur une troisième thématique : la diversification et la durabilité de la résistance.

En 2020, profitant de la création de l'UMR PHIM (Plant Health Institute of Montpellier), issu de la fusion de BGPI avec deux autres UMR (IPME et Bioagresseur) nous avons décidé de ré-organiser notre équipe en séparant les différentes thématiques. Ainsi, depuis janvier 2021, je dirige l'équipe MOMIE (MOdulation des interactions plantes-MIcrobes par l'Environnement) au sein de l'UMR PHIM. C'est une équipe composée de cinq permanents : un DR INRAE (Jean-Benoit Morel), une PR de l'Institut Agro (Claire Neema), une assistante ingénieure INRAE (Aurélie Ducasse) et une technicienne Institut Agro (Kristell Bouchare). Un chercheur CR INRAE devrait également rejoindre prochainement l'équipe.

Coordination et participation à des projets

Depuis mon recrutement en 2010, j'ai participé activement via l'animation de work-package ou de tâches à sept projets de recherche (Figure 1) :

- GARP « Gestion Agronomique de la Résistance du Riz à la Pyriculariose ». Financement ANR. Principaux partenaires : UMR AIDA, CIRAD
- Rice Connections. Financement Agropolis
- SEPYA « SÉlection pour la résistance à la PYriculariose et l'utilisation efficace de l'Azote ». Financement FSOV. Mon implication dans le montage et le suivis de ce projet a été très fort. Principaux partenaires : Centre Français du Riz, UMR AGAP CIRAD
- Trade-off « Compromis entre croissance et défense chez les céréales ». Financement ANR. Mon implication dans le montage et le suivi de ce projet a été très fort. Principaux partenaires : Frayssinet, UMR AGAP CIRAD
- Burritos « Blés dURs Résistants aux champIgnons et TOlérants à la Sécheresse ». Financement Casdar. Principaux partenaires : Arvalis, UMR AGAP CIRAD
- AMUSER « Artemis, une muse pour demeter ? Des mécanismes écologiques au service du pilotage de la culture du riz ». Financement MUSE. Principaux partenaires : LIA Plantomix, UMR AGAP CIRAD, UMR CEFE
- Mobidiv « Mobiliser et sélectionner la diversité cultivée intra et inter-spécifique pour un changement systémique vers une agriculture sans pesticide ». Financement Programme Prioritaire de Recherche. Principaux partenaires : CIRAD, GEVES, INRAE (BIOGER, SADAPT, GDEC, Agroécologie, IGEPP, AGAP)

J'ai obtenu trois financements de thèse en obtenant des demi-bourses en co-financement :

- Dans le cadre du projet SEPYA, financement INRAE/région Occitanie
- Dans le cadre du projet HYPNOSE, financement INRAE/DigitAg
- Dans le cadre du projet MOBIDIV une demi-bourse INRAE.

J'ai également coordonné deux projets incitatifs issus de financement Institut Agro :

- Projet HighBred (2017/2018) « Utilisation des connaissances sur l'Immunité des plantes pour l'obtention de solutions Génétiques et de Biocontrôle pour la REsistance multi-pathogène du blé Dur » (10 000 euros). Partenariat avec équipe G2Pop UMR AGAP
- Projet Biomodel (2021/2022) « Vers un modèle de développement de la septoriose in planta prenant en compte des modifications de la résistance du blé par son environnement de culture » (10 000 euros). Partenariat avec UMR MISTEA

Je détaillerai ces projets dans la synthèse de mes travaux, mais ils s'inscrivent dans le contexte de la modulation des interactions céréales/pathogènes par l'environnement et sur deux principales thématiques : l'impact de la nutrition sur la résistance des plantes et l'aptitude des mélanges variétaux à réguler les interactions pathogènes. Ces deux thématiques ont été développées sur deux principaux modèles : le riz et le blé dur et les agents pathogènes fongiques qui y sont associés (Figure 1).

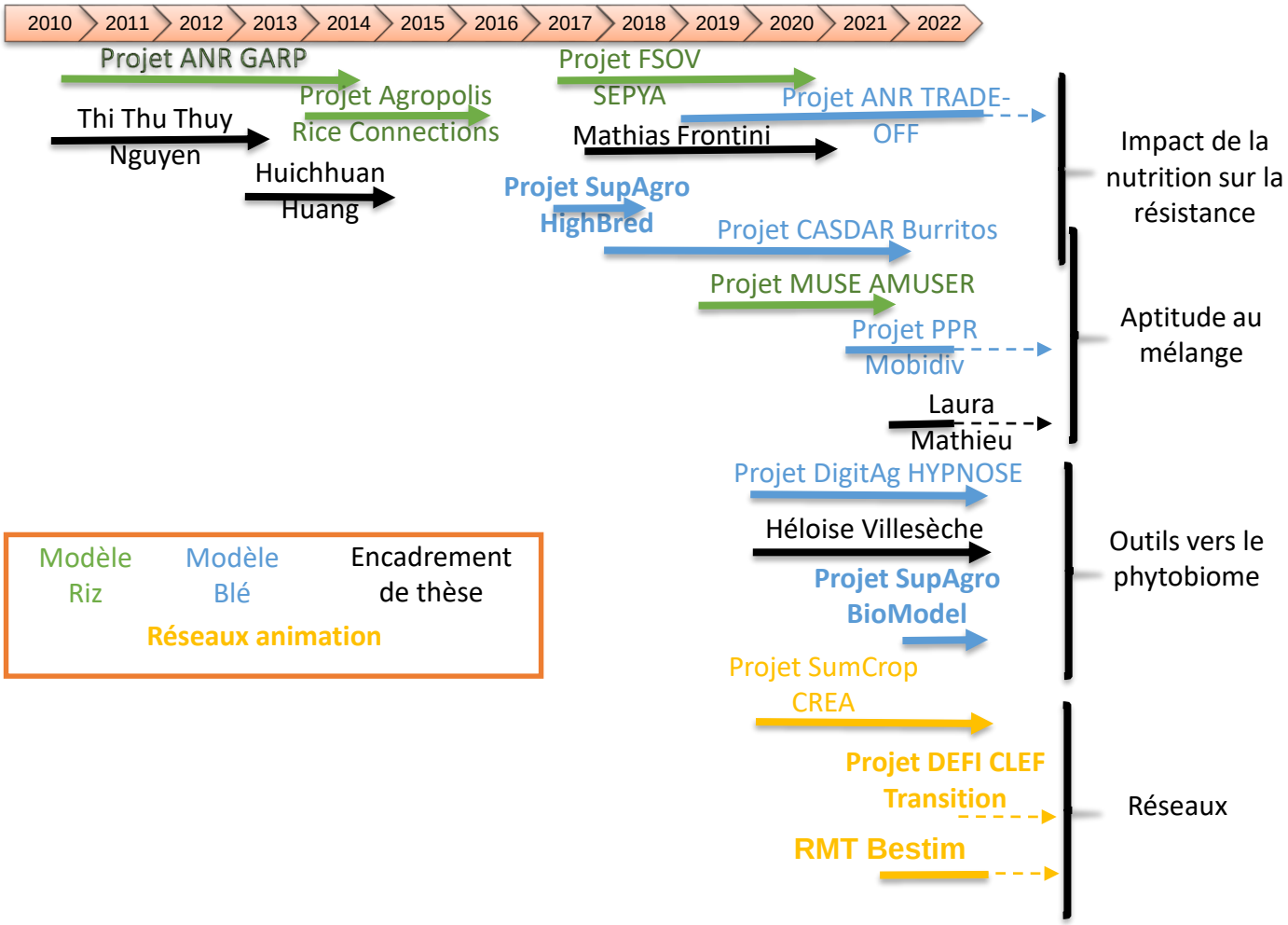


Figure 1: Diagramme de Gantt des différents projets financés depuis mon recrutement.

Sont figurés, les projets coordonnés (en gras) ou impliquant l'animation d'un WP, les co-encadrements de doctorant (noir) et les animations de réseaux (jaune). Sont figurés en vert les projets centrés sur le modèle riz/pyriculariose et en bleu les projets centrés sur les modèles blé.

Activités d'encadrement

J'ai participé ou je participe au co-encadrement de cinq doctorats dont 3 ont soutenu leur thèse (Figure 1):

- Avril 2010 à juin 2013. Co-encadrement avec JB Morel de Thi thu Thuy Nguyen. Titre : analyse génétique et cellulaire de la résistance du riz à l'agent pathogène *M. oryzae* en présence de fertilisation azotée. Financement : ministère de la recherche vietnamien. Thuy a été recrutée comme enseignant chercheur à l'université de Hanoï. Deux publications sont issues de cette thèse.
- Janvier 2013 à décembre 2014. Co-encadrement avec JB Morel de Huichuan Huang. Le co-encadrement principal était en Chine (thèse soutenue en chinois). Titre : effect of nitrogen fertilization on rice blast resistance. Financement : université chinoise du Yunnan. Huichuan dirige actuellement son laboratoire et nous avons maintenu une collaboration avec lui via le LIA PLANTOMIX mis en place par JB Morel. Une publication est issue de cette thèse.
- Octobre 2017 à mars 2021. Co-encadrement avec JB Morel et T Lafarge de Mathias Frontini. Titre : interaction entre la fertilisation azotée et la sensibilité du riz à *M. oryzae*. Financement : bourse INRAE/Région Occitanie. Mathias a été recruté en CDI comme sélectionneur colza pour la société Euralis. Une publication est issue de cette thèse et une autre a été soumise.
- Depuis octobre 2019. Co-encadrement avec P Roumet et R Bendoula d'Héloïse Villesèche. Titre : combinaison de données hyperspectrales pour la caractérisation et le suivi de contraintes biotiques et abiotiques chez le blé. Financement : bourse INRAE/DigitAg. Une publication a été soumise.
- Depuis octobre 2021. Co-encadrement avec JB Morel de Laura Mathieu. Titre : Quelles sont les bases moléculaires des interactions plante-plante favorisant la résistance du blé aux maladies ? Financement : bourse INRAE/PPR Mobidiv.

J'ai également participé activement au suivi de la thèse de Rémi Pélissier pour certaines de ces activités. Cette thèse sera soutenue en décembre 2021. Enfin, j'ai encadré depuis mon recrutement en 2010 huit stagiaires : deux Master 2 (BPT de Montpellier Biotechnologie des Plantes tropicales) et six Master 1 ou équivalent ainsi que 2 licences professionnelles. En 2019-2021, j'ai encadré Aurélie Ducasse, assistante ingénieure dans notre équipe pour lui permettre d'obtenir un diplôme universitaire de niveau master dans le cadre du dispositif de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes.

Un facteur clé de la réussite d'un doctorat est la relation entre l'encadrante et le doctorant. Cette relation est influencée par divers facteurs, parmi lesquels les caractéristiques de l'encadrante et de l'étudiant (les intérêts, les expériences et les connaissances préalables au début de la recherche) mais également les autres co-encadrants, l'équipe de recherche, l'UMR et le contexte scientifique local. En ce qui concerne le contexte, l'UMR PHIM essaye de mettre en œuvre plusieurs stratégies pour faciliter les encadrements. Ainsi, en 2018, grâce à l'initiative de la directrice d'unité Claire Neema, nous avons organisé un théâtre forum sur la relation encadrant/doctorant dans le but justement de faciliter les échanges entre chercheur et avec les doctorants sur nos différentes pratiques de l'encadrement. Je trouverais d'ailleurs très stimulant que l'école doctorale GAIA lance un atelier ou une journée de débat sur cette thématique qui reste aujourd'hui controversée tant il y a de styles d'encadrements. Cependant,

je dois reconnaître que n'ayant jamais suivi de formation à l'encadrement des doctorants, pourtant fortement recommandée par nos institutions, j'envisage de le faire dans le cadre de la thèse de Laura Mathieu qui débutera en Octobre 2021.

En tant que directrice de thèse je possède trois compétences : (1) des compétences en communication, qui incluent une capacité à la fois d'écouter et de faire des commentaires constructifs mais également des capacités pédagogiques pour aider à faire passer certains messages ; (2) des compétences orientées vers le soutien, qui impliquent une capacité à identifier à quel moment un étudiant a besoin d'aide, à quel moment il est préférable de le laisser avancer seul et a ainsi offrir un soutien approprié et non directif; (3) des compétences spécifiques à mon domaine de recherche. Mes objectifs en tant qu'encadrante sont d'aider les étudiants à développer leur compétence en matière de recherche tout en développant une pensée critique et créative. J'ai pu rencontrer différents types d'étudiants (notamment étrangers) et j'ai retenu de mes expériences la nécessité de privilégier le recrutement d'étudiant correspondant à mes méthodes d'encadrement. Il s'agit d'étudiants indépendants ou ayant la capacité à le devenir, des étudiants près à adopter une approche holistique ou à minima pluridisciplinaire car mes projets de recherche s'inscrivent nécessairement dans ce type d'approche, des étudiants curieux, prêts à s'intéresser au contexte scientifique et agronomique du projet dans lequel ils travaillent. J'ai également à cœur de discuter avec eux de leurs stratégies de carrière, de toujours les soutenir s'ils font le choix d'enseigner pendant leur thèse et de débattre avec eux de l'organisation de la recherche agricole en France.

Synthèse des travaux scientifiques

En préambule je souhaite résumer ici le fil conducteur de mon parcourt d'exploration de l'immunité des plantes. Dès l'origine, au travers d'un stage de master 1 sur la cartographie QTL de la résistance du riz aux nématodes, effectué à l'université d'Aberdeen, j'ai été attirée par la puissance des outils de cartographie génétique. J'ai d'ailleurs pu enchainer par des études en master 2 dans un parcourt qui avait été créé par J. David et JL. Nottéghem avec la volonté de créer des profils de doctorants à l'interface entre génétique quantitative et pathologie végétale. C'est donc naturel si on retrouve régulièrement l'utilisation de ces outils dans mes travaux et si j'ai toujours maintenu dans tous mes projets ce lien fort avec des collaborateurs généticiens.

Une autre clef importante de mes recherches a été, dans ma thèse, la volonté de rassembler au sein d'une base de données les différents acteurs de l'immunité du riz ; afin de disposer d'une vision globale des différents gènes impliqués dans la résistance. Le risque aurait été alors de s'enfermer dans ces caractérisations fonctionnelles et d'étudier un à un les différents gènes de l'immunité. Certes cette démarche est nécessaire afin d'obtenir une vision fine des interactions moléculaires dans la cellule végétale mais elle m'aurait éloignée de la réalité. En effet, il est facile de faire le constat amer que bien que la recherche sur l'immunité végétale ait été foisonnante sur les dernières décennies très peu de ces connaissances moléculaires se sont traduites en solution pertinentes sur le terrain. Au contraire, les remontées du terrain ont rapidement été que les rares solutions proposées basées sur une stimulation de l'immunité n'étaient pas efficaces. Dès lors, plutôt que d'identifier de nouveaux acteurs impliqués dans l'immunité et de caractériser finement leurs interactions moléculaires il s'agissait de mettre nos connaissances déjà acquises à l'épreuve du terrain. C'est ainsi que la plupart des projets que j'ai suivis ont eu une dimension terrain afin notamment de se confronter aux difficultés du transfert des résultats obtenus en conditions contrôlées.

Enfin, pour réussir dans cette démarche, cela a nécessité de ma part un premier changement de posture notamment en interagissant dans un premier temps avec des agronomes du CIRAD (Projet GARP) et des écophysiologistes de l'UMR AGAP (Projet SEPYA). Leur regard m'a permis d'élargir ma vision de la résistance des plantes en intégrant aussi la capacité des variétés à gérer les compromis entre croissance et défense. Les interactions avec mes collègues généticiens m'ont ensuite poussé à explorer l'intérêt des mélanges, notamment en intervenant de manière ponctuelle pour évaluer les symptômes de septoriose sur l'une de leur expérimentation au champ dans le cadre de la thèse de germain Montazeaud. Le fait de prendre en compte les plantes voisines comme étant un acteur à part entière de l'environnement a permis de donner une nouvelle dimension à mes recherches notamment grâce à des échanges avec des écologues du CEFE (Projet Amuser). En effet la plante voisine peut être vu comme un perturbateur de l'environnement abiotique et du coup cela pose la question de la gestion des compétitions et des compromis qu'elles engendrent. Mais la plante voisine peut également être vu comme un acteur biotique de l'environnement qui va permettre de réguler la pression parasitaire et servir d'agent de lutte biologique pour la plante focale. Dans toutes ces démarches il a été nécessaire d'adapter mon modèle de pensée à ceux d'autres disciplines. Ce type de dialogue est long et difficile et parfois certains nœuds épistémologiques persistent.

Il est a noté que cette démarche pluridisciplinaire est facilitée par mes activités d'enseignement dans des modules pluridisciplinaires ou au sein d'équipes pédagogiques pluridisciplinaires. Ainsi mes projets récents en lien avec la mise en place de nouvelles méthodes de phénotypage par le proche infra-rouge ou la mise en place d'une approche de modélisation de la régulation des réponses immunitaire par l'environnement sont clairement liés à des interactions avec des équipes pédagogiques des options en science du numérique et en science des données. Il s'agit pour moi de prendre conscience que pour étudier le phénomène complexe qui m'intéresse il est nécessaire de me doter de nouveaux outils et d'une nouvelle approche statistique. Pour ne citer qu'un exemple j'ai découvert l'outils d'analyse de type « random forest » en co-encadrant un étudiant sur un projet d'apprentissage où il devait identifier les leviers sur le terrain qui favorisent l'efficacité d'un produit de biocontrôle. C'est cette interaction qui nous a poussé à collaborer avec l'UMR MISTEA sur le projet Biomodel. Ces interactions avec mes collègues enseignants me permettent également de prendre conscience de certaines boites noires que j'espère ouvrir dans le futur, notamment l'impact du sol et de la santé du sol sur l'immunité de la plante. Outre le fait que le microbiote du sol est un acteur prépondérant il s'agirait d'étudier l'impact de toutes les caractéristiques du sol en m'associant à des collègues de l'UMR Eco&Sol. Ce besoin constant d'une interaction avec d'autres disciplines peut paraitre comme un papillonnage mais je revendique au contraire cette manière de pratiquer la recherche afin de pouvoir à terme prédire l'influence de l'agro-environnement sur la résistance des plantes.

Introduction générale, cadre de la recherche

Des modèles d'étude à la base de l'alimentation mondiale

J'utilise les céréales comme modèles d'étude. Derrière le maïs (43%), le riz (19%), l'orge (5%) et le blé (28%) représentent une part importante de l'alimentation mondiale mais sont également des cultures emblématiques du bassin méditerranéen. En 2018, la France était le premier producteur de céréales de l'Union européenne avec 62,7 millions de tonnes cultivés sur 9,1 millions d'hectares ce qui représente un chiffre d'affaire de 10,1 milliards d'euros (source Eurostat). En 2019, le blé dur représentait la 4ème production de céréale (3%), derrière le blé tendre (53%), le maïs (21%) et l'orge (17%). La production rizicole restant bien plus modeste avec seulement 13 000 ha.

Depuis le début de ma thèse en 2004, la révolution génomique a rendu disponible de nombreuses données sur ces céréales. Ainsi, dès 2005 la première séquence du génome du riz était disponible pour la sous espèce japonica (International 2005). En 2018, plus de 60 génomes complets (Wing, Purugganan et al. 2018) et les variations par rapport au génome de référence de plus de 3000 génomes de riz issus des différentes sous espèces (Wang, Mauleon et al. 2018) étaient disponibles. La révolution génomique a été plus lente chez le blé mais en 2018 la première séquence de blé tendre était disponible et quatre autre génomes ont suivis dont des génomes blé dur (Guan, Garcia et al. 2020).

L'accès à ces données génomiques a vu le développement rapide de méthodes basées sur la GWA (Genome Wide Association) (Wang, Tang et al. 2020) ainsi que le développement de nombreuses bases de données d'annotations fonctionnelles (Droc, Périn et al. 2008, Vincent, Dai et al. 2013, Mansueto, Fuentes et al. 2017, Smirnova and Kochetov 2017, Yao, Li et al. 2017). Durant mon contrat de recherche pour USDA, j'ai pu largement recenser les avantages de ces approches pour le pathosystème céréale/rouille (Ballini, Lauter et al. 2013). Comprendre le fonctionnement des différents gènes de l'immunité et leur régulation par l'environnement est

donc devenu accessible et un enjeu clef de la phytopathologie (Adamski, Borrill et al. 2020). De plus, il est désormais plus facile d'accéder aux mutations causales dans des populations de mutants de riz séquencés (Fekih, Takagi et al. 2013), ce qui nous a ainsi permis d'identifier la copie du gène *Pi33* permettant de conférer la résistance à la pyriculariose (**données non publiées**).

Un autre avantage d'utiliser ces céréales modèles est d'avoir eu accès pour mes recherches à plusieurs populations présentant une diversité suffisante pour permettre des cartographies génétiques. Ainsi pour le blé dur nous avons largement exploité un panel composé de 180 lignées issues de la population EPO (Evolutionary Pre-breeding pOpulation) (David, Holtz et al. 2014). EPO est une population de blé tétraploïde fondée en 1997 et évoluant depuis avec un taux de croisement de 10%, maintenue artificiellement par une proportion gérée de plantes mâles stériles dans la population. Sa grande diversité génétique provient du croisement artificiel, lors de la première génération, d'accessions de plusieurs sous-espèces de *Triticum turgidum* (sous-espèces dicoccoides, dicoccum, turgidum, polonicum, carthlicum, durum). En 2009, un ensemble de 180 lignées ont été choisies, puis fixées par 5 générations de descendance (David, Holtz et al. 2014). Ce sont ces lignées qui sont exploitées aujourd'hui pour nos analyses. De plus, sur le blé, étant donné l'intérêt économique de cette espèce des panels dit « élites » sont également disponibles (Mazzucotelli, Sciara et al. 2020). Pour le riz, de nombreuses populations sont disponibles et ont été caractérisées au niveau génétique, notamment une population européenne (Courtois, Frouin et al. 2012) mais également des populations spécifiques pour les sous-espèces indica et japonica tropicale (**Raboin, Ballini et al. 2016**). Ainsi j'ai pu facilement exploiter ces différentes ressources pour explorer la diversité de la résistance chez ces céréales (**Ballini, Berruyer et al. 2007, Raboin, Ballini et al. 2016, Ballini, Tavaud et al. 2020, Frontini, Boisnard et al. 2021**).

Les pathogènes fongiques

Les céréales sont soumises à de nombreux aléas environnementaux et les stress biotiques liés aux agent pathogènes fongiques aériens sont parmi ceux ayant le plus d'impact sur le rendement. J'ai focalisé mes projets de recherches sur les principaux « céréales killers » que sont *Magnaporthe oryzae* (agent de la pyriculariose sur riz, blé et orges), *Zymoseptoria tritici* et *Parastagonospora nodurum* (agents de la septoriose du blé), *Puccinia recondita f. sp. tritici* (agent de la rouille brune sur blé et orge) et *Puccinia graminis* (agent de la rouille noire sur blé et orge).

Outre le fait que ces différents agents pathogènes présentent une menace réelle pour les récoltes ils sont également des modèles d'études (Dean, Van Kan et al. 2012). Un autre intérêt est également qu'ils n'ont pas la même biologie et notamment des modes trophiques différents. *M. oryzae* et *Z. tritici* (STB) sont des hémibiotrophes, après une phase biotrophes, ils vont provoquer une nécrose des tissus infectés avant leur sporulation. Au contraire, *P. nodurum* est un nécrotrophe et les Puccinia sont des biotrophes obligatoires. On peut donc supposer que ces différents agents pathogènes ne vont pas impliquer les même réseaux de gènes de régulation et n'auront pas la même dépendance à l'état physiologique de la plante, les agents biotrophes et hémibitrophes ayant besoin de maintenir leur hôte vivant pour terminer leurs cycles (Ah-Fong, Kagda et al. 2019, Précigout, Claessen et al. 2020).

En outre, ces différents agents pathogènes de référence ont généralement servi de base pour décrire l'immunité des céréales (Duba, Goriewa-Duba et al. 2018, Li, Chern et al. 2019, Dinh, Singh et al. 2020).

L'immunité des céréales

Mes recherches s'inscrivent dans la caractérisation et la compréhension des mécanismes de l'immunité chez les céréales. Le système immunitaire des céréales contre les agents pathogènes peut se diviser selon des mécanismes passifs ou préformés (parfois constitutifs) et des mécanismes inductibles (issu de la reconnaissance de cibles moléculaires fongiques par exemple). Mais les céréales peuvent également mettre en place des mécanismes de tolérance qui leur permettent de gérer la présence de l'agent pathogène (c'est-à-dire maintenir leur fitness) sans nécessairement impliquer le système immunitaire. Au cours de mes recherches j'ai participé à la caractérisation de ces différents types de résistances chez les céréales.

Quel rôle de l'immunité pré-formée dans la résistance ?

Ces défenses sont les premières rencontrées par l'agent pathogène lors de l'infection. Ce type de défense peut être caractérisé à l'échelle morpho-anatomique (épaisseur de cuticule et paroi des cellules), à l'échelle cellulaire (paroi) et/ou métaboliques (pH, substances antimicrobiennes, composés phénoliques). Il peut aussi s'agir de l'expression constitutive de gènes codant pour des enzymes de défenses comme les protéines PR (Pathogens Related) (Field, Jordán et al. 2006). Ces gènes sont exprimés de manière constitutive dans des tissus non infectés (van Loon, Rep et al. 2006), cette expression constitutive varie en fonction des génotypes (Kliebenstein, West et al. 2006). Il est particulièrement intéressant de souligner l'importance de la mise en place par la plante de défense constitutive indirecte via son interaction avec son environnement notamment symbiotique (Valette, Rey et al. 2020). Et de manière générale une question encore peu explorée est celle de comprendre la mise en place par la plante de ces défenses préformées via son interaction avec son environnement abiotique et biotique.

Dans notre équipe, nous avons souvent focalisé notre attention sur cette immunité préformée afin de la caractériser dans différents environnements. Au cours de nos recherches nous avons rassemblés une collection d'amorces que nous utilisons pour suivre par qPCR les principaux gènes marqueurs de la défense : des régulateurs, des gènes PR, des gènes impliqués dans la régulation des principales voies hormonales. Ainsi durant ma thèse nous avons décrit que le niveau d'expression constitutif des gènes PR était corrélé avec le niveau de résistance partielle chez la sous-espèce des riz japonica tropicaux lors de l'interaction avec *M. oryzae* (**Vergne, Grand et al. 2010**). Chez le blé, il semble également que dans le cadre de l'interaction avec *Z. tritici* (STB) le niveau de défense préformée soit corrélé au niveau de résistance (Ors, Randoux et al. 2018).

Nous avons ensuite cherché à caractériser comment l'environnement perturbait la mise en place de ces défenses préformées. De manière surprenante nous avons pu ainsi établir qu'un apport ponctuel de fertilisation azotée induisait ces défenses préformées mais que cette induction n'était dans ce cas pas suffisante pour permettre au riz de résister à la pyriculariose de manière satisfaisante (**Huang, Nguyen Thi Thu et al. 2017**). Nous avons caractérisé et nommé ce phénomène **Nitrogen Induced Susceptibility (NIS)**. Au contraire lors d'un stress hydrique prolongé (plus de quatre jours) le niveau de défense préformée est significativement réduit chez certaines variétés (**Bidzinski, Ballini et al. 2016**). Nous avons baptisé ce phénomène **Drought Induced Susceptibility (DIS).** Enfin, nous avons également pu établir

que la présence d'une plante voisine, cultivée dans le même pot que la plante de référence, modifiait également le niveau d'immunité préformée de cette référence **(Pélissier, Buendia et al. 2021)**. Cet impact d'une plante sur la résistance de sa voisine a été baptisé **Neighbor-Modulated Susceptibility (NMS)** (Pélissier, Violle et al. 2021). Finalement, ces différentes études nous ont permis de mettre en évidence que le niveau de défense préformée n'était pas toujours un bon indicateur du niveau de résistance final de la plante contrairement à ce que semblaient indiquer nos premières études **(Vergne, Grand et al. 2010)**.

Les conclusions de ces différentes études sont que :

- **L'environnement dans lequel la plante est cultivée impacte son niveau de défense préformée**
- **Ce niveau de défense préformée peut ne pas suffire à permettre au final une résistance de la plante en particulier dans certains pathosystèmes.**
- **L'état physiologique de la plante au début de l'infection (défense préformée mais également état nutritif) régule également l'agressivité de l'agent pathogène.**

Ces différentes découvertes ont particulièrement intéressé la filière biocontrôle ; d'où mon intervention en 2017 lors du congrès organisé par l'IOBC (International Organisation for Biological Control) **(Ballini, Huang et al. 2017)**. En effet, la filière biocontrôle et en particulier la filière des stimulateurs de défense des plantes (SDP) souffre de difficultés liées à la mise en œuvre de ces produits sur le terrain. Il est alors paru nécessaire pour cette filière de mieux caractériser le niveau de défense préformée dans les variétés et d'évaluer la capacité d'induire des défenses avec un produit SDP et de permettre ainsi une augmentation de la résistance à un agent pathogène. Dans le cadre du projet Highbred nous avons cherché à **caractériser le niveau d'immunité préformée dans la population de blé dur** EPO. Cependant l'héritabilité de ce type de phénotype est relativement faible (0,43 contre 0,8 pour des symptômes de résistance à la rouille dans la même expérience). Nous avons pu malgré cette héritabilité moyenne identifier deux QTL sur les chromosomes 1B et 7A. Le QTL situé sur le chromosome 1B semblait prometteur car il co-localisait avec un facteur de transcription WRKY53 connu pour être impliqué dans la régulation des stress biotiques et abiotiques (Van Eck, Davidson et al. 2014). Cependant comme nous n'avons pas pu valider l'effet de l'allèle conférant un niveau de défense basal plus élevé à ce locus dans des populations élites, nous avons choisi de ne pas inclure ces résultats dans notre publication **(Ballini, Tavaud et al. 2020)**. Cette expérience nous a également permis de caractériser le niveau de résistance préformée chez 100 lignées élites de blé dur et de voir qu'il n'y avait pas de relation entre le niveau de défense préformée chez le blé dur et la résistance à la rouille brune (données non publiées). En 2021, les différents résultats obtenus sur le blé dur ont fait l'objet d'un rapport pour l'obtention d'un diplôme de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes d'Aurélie Ducasse assistante ingénieure sous mon encadrement. En 2022 ces résultats feront l'objet d'une publication et d'une communication orale **(Ballini et al., COMMAPPI 2022)**.

Les mécanismes de l'immunité induite

Pour compenser une immunité préformée réputée coûteuse en énergie et parfois insuffisante (Cipollini, Walters et al. 2017), les céréales possèdent un système immunitaire inductible qui se caractérise par l'activation de défense notamment suite à la reconnaissance de la présence

d'un agent pathogène. Cette reconnaissance à généralement lieu soit au niveau des membranes par des Receptor Like Kinase (RLK) soit au niveau cytoplasmique par des Nod-Like receptor (NLR). Plus généralement suite à ces reconnaissances la plante peut mettre en place une résistance qui peut être totale (selon la théorie gène pour gène) ou partielle. Au cours de mes travaux j'ai plusieurs fois utilisé les outils de la cartographie génétique pour identifier ces deux types de résistance **(Raboin, Ballini et al. 2016, Ballini, Tavaud et al. 2020, Frontini, Boisnard et al. 2021)**. L'objectif était alors de recenser et caractériser les différents acteurs moléculaires de l'immunité des céréales.

La résistance totale est celle qui a été le plus exploitée par les sélectionneurs car elle est de loin la plus facile à intégrer dans un programme de sélection du fait de son héritabilité élevée et de son phénotypage binaire. Lors de ma thèse je me suis particulièrement intéressée à la NLR qui est codée par le gène *Pi33* et qui confère une résistance totale à la pyriculariose chez le riz. Ce gène est intéressant à plusieurs titres. Il a été d'une durabilité intéressante (une dizaine d'années) bien qu'il ait été présent dans la variété de riz indica IR64, une des variétés les plus diffusées lors de la révolution verte **(Ballini, Berruyer et al. 2007)**. Il est le seul gène NLR jusqu'ici identifié qui reconnaît un métabolite secondaire, en l'occurrence produit par l'enzyme PKS-NRPS ACE1 (Bohnert, Fudal et al. 2004, Hantke, Wang et al. 2019). Le gène *Pi33* a plusieurs allèles fonctionnels dont un allèle « indica » issu de la domestication et un allèle « sauvage » qui a été introgressé lors de la révolution verte à partir d'une espèce de riz sauvage **(Ballini, Berruyer et al. 2007)**. En collaboration avec Thomas Kroj (équipe CIME, UMR PHIM) et Ryohei Terauchi (Kyoto University) nous avons pu récemment valider l'identification des deux allèles conférant cette résistance (données non publiées). Nous avons pu également détecter *Pi33* dans neuf accessions correspondant à quatre espèces de riz sauvage: trois accessions de *O. rufipogon* (génome AA), une accession de *O. barthii* (génome AA), une accession de *O. meridionalis* (génome AA) et quatre accessions de *O. latifolia* (génome CCDD). La présence de *Pi33* dans cette accession de riz tétraploïde sauvage est très surprenante et pourrait suggérer une origine très ancienne de Pi33 (~20 MA). Pour ces différentes raisons le gène de résistance *Pi33* reste un gène de résistance très particulier et intéressant pour des investigations moléculaires.

Dans le cas de la résistance du riz à la pyriculariose, s'agissant d'un des principaux pathosystème modèle d'étude, de très nombreux gènes de résistance et QTL ont été identifiés. J'ai effectué un recensement de l'ensemble des gènes de résistance (une centaine) et des QTL (350) disponibles que j'ai pu rassembler dans le cadre d'une méta-analyse **(Ballini, Morel et al. 2008)**. Cet article a d'ailleurs été pendant un certain nombres d'années un des articles les plus cités dans ce domaine et a servi de référence pour le recensement des différentes ressources disponibles chez le riz que nous avons partagées dans une base de données Archipelago hébergée au CIRAD **(Vergne, Ballini et al. 2008, Ballini, Vergne et al. 2009)**. L'idée était de recenser sur un même génome de référence les gènes de résistance, les QTL, les régulateurs des défenses et les gènes codants pour des enzymes de défense ou les gènes dont l'expression est modifiée lors d'une infection. Cette étude a servi de base pour notre équipe pour permettre une caractérisation des défenses du riz **(Vergne, Ballini et al. 2007**, Delteil, Blein et al. 2012, Delteil, Gobbato et al. 2016) et leurs régulations par l'environnement **(Ballini and Morel 2014, Bidzinski, Ballini et al. 2016, Huang, Nguyen Thi Thu et al. 2017)**.

Cette expertise sur les défenses des céréales m'a amenée à utiliser des analyses eQTL lors de mon post-doctorat. Il s'agissait de mettre en œuvre des techniques de cartographie génétique en utilisant les données d'expression afin d'identifier des réseaux de gènes et des régulateurs majeurs de la mise en place des défenses lors de l'interaction orge/rouille noire **(Moscou, Lauter et al. 2011, Ballini, Lauter et al. 2013)**. De manière intéressante l'équipe a ainsi pu mettre en évidence un locus majeur qui orchestre la mise en place des défenses lors de cette interaction. Bien qu'ayant largement participé à ces analyses en 2009, ayant mis fin prématurément à mon contrat pour prendre un poste de maitre de conférence contractuel à SupAgro, mon travail n'a pas été reconnu lors de la publication de ces résultats (Moscou, Lauter et al. 2011).

Les conclusions de ces différentes études sont :

- **L'identification de nombreux loci de résistance, notamment par des méthodes d'analyses à l'échelle génomique. Ces loci peuvent être exploités par des sélectionneurs. C'est le cas actuellement de *Pi33* avec le Centre Français du Riz.**
- **L'importance de la persévérance et des collaborations. Le gène de résistance *Pi33* a finalement pu être cloné plus de 25 ans après sa cartographie grâce à des collaborations et en dehors de tout financement.**
- **La mise en œuvre d'une base de données recensant l'ensemble des gènes liés à l'immunité chez le riz et permettant ainsi de les utiliser comme marqueurs afin de comprendre comment l'environnement modifie cette immunité.**

Un mécanisme de tolérance : limiter l'accès aux nutriments

Outre l'immunité qui vise à neutraliser la présence des bioagresseurs, les plantes peuvent tolérer la présence d'un agent pathogène par différents mécanismes. On peut citer par exemple des tolérances architecturales qui jouent un rôle important dans la résistance à la septoriose du blé (Robert, Garin et al. 2018). Une autre forme de tolérance est le maintien de la croissance et du rendement malgré l'infection ce qui implique que la maladie n'a finalement pas d'impact sur la valeur sélective de la plante hôte (Mikaberidze and McDonald 2020). Il peut s'agir alors d'identifier des variétés qui sont capable de gérer le compromis entre croissance et défense et de maintenir une croissance suffisante en cas d'infection (Silva, Lima et al. 2019).

Un autre mécanisme de tolérance consiste à limiter l'accès aux nutriments pour l'agent pathogène (Oliva and Quibod 2017). Il a été établi que l'infection du riz par *M. oryzae* provoquait de fortes modifications dans les voies métaboliques primaires et secondaires et que ces modifications étaient variables selon le génotype (Parker, Beckmann et al. 2009, Jain, Singh et al. 2017). Le mécanisme le plus souvent décrit est celui de l'apport d'énergie et/ou d'éléments nécessaires aux réactions de défense (Bolton 2009, Rojas, Senthil-Kumar et al. 2014). Un modèle théorique décrit ce phénomène de privation, appelé Starvation Mediated Resistance (SMER) (Oliva and Quibod 2017). Ce modèle implique des mécanismes de modulation de l'accès aux nutriments notamment via la régulation des transporteurs pour empêcher l'agent pathogène d'y avoir accès (Devanna, Jaswal et al. 2021). Plus généralement on peut étendre ce modèle à une modulation de l'utilisation des nutriments au cours de l'infection. La question qui

se pose alors est : est-ce que les variétés ayant certaines capacités d'utilisation de l'azote peuvent exploiter ces capacités lors d'une infection pour limiter l'accès aux nutriments par l'agent pathogène ?

Dans le cadre du projet SEPYA et de la thèse de Mathias Frontini nous avons voulu explorer cette hypothèse d'un lien entre utilisation de l'azote et résistance à la pyriculariose. Pour cela nous avons notamment caractérisé une dizaine de variétés de riz pour les différents composants impliqués dans l'utilisation de l'azote. **La NUE (Nitrogen Use Efficiency)** se caractérise par trois composantes qui peuvent être plus ou moins majeures selon les stratégies d'utilisation de l'azote des variétés. Ainsi un prélèvement de l'azote pré-floraison associé à une remobilisation de l'azote vers les graines est une première stratégie d'exploitation de la ressource azotée. Une autre stratégie est de privilégier le prélèvement d'azote post-floraison pour permettre le remplissage des grains à maturité. Ainsi dans le cadre de ce projet nous avons pu mettre en évidence que les variétés ayant une capacité de remobilisation de l'azote des feuilles vers les inflorescences avaient une résistance à la pyriculariose robuste malgré l'ajout de fertilisation azotée **(Frontini 2021)** (Figure 3). Cependant cette étude a été faite hors infection et on ignore les dynamiques de remobilisation des métabolites entre étages foliaires dans ces deux types de variétés lors d'une infection. Une des hypothèses que nous souhaitons explorer serait que ces variétés ont la capacité de moduler l'accès aux nutriments ainsi de réduire les ressources pour l'agent pathogène dans les feuilles infectées.

Un autre mécanisme de tolérance consiste à limiter la sporulation de l'agent pathogène et ainsi ralentir l'épidémie (Mikaberidze and McDonald 2020). L'un des QTL que nous avons identifiés pour la résistance à la septoriose chez le blé dur permet justement de limiter la production de pycnide **(Ballini, Tavaud et al. 2020)**. Parmi les six gènes candidats à ce locus on retrouve une tryptophane synthase catalysant la production de tryptophane. Cet acide aminé est impliqué dans la synthèse de nombreuses molécules, dont la sérotonine qui joue un rôle dans la résistance aux agents pathogènes ainsi que dans la régulation de la sénescence (Kang, Kim et al. 2009, Fujiwara, Maisonneuve et al. 2010). Le QTL comprend également une α-glucosidase qui a pour rôle de cliver les liaisons glucidiques. L'expression de ce gène est d'ailleurs la seule au locus qui soit différentielle au cours de l'infection entre les porteurs du QTL est les individus sensibles (données non publiées). Ce QTL semble donc également un candidat intéressant pour caractériser fonctionnellement un lien entre accès aux nutriments et tolérance chez la septoriose du blé.

Les conclusions de ces différentes études sont :

- **La confirmation d'un lien entre utilisation de l'azote et sensibilité accrue à la pyriculariose**
- **La mise en évidence d'une corrélation entre l'assimilation de l'azote post-florale et une sensibilité accrue à la pyriculariose en cas de forte fertilisation azotée**
- **L'identification de fonds génétiques permettant une analyse fonctionnelle plus poussée de ces phénomènes**

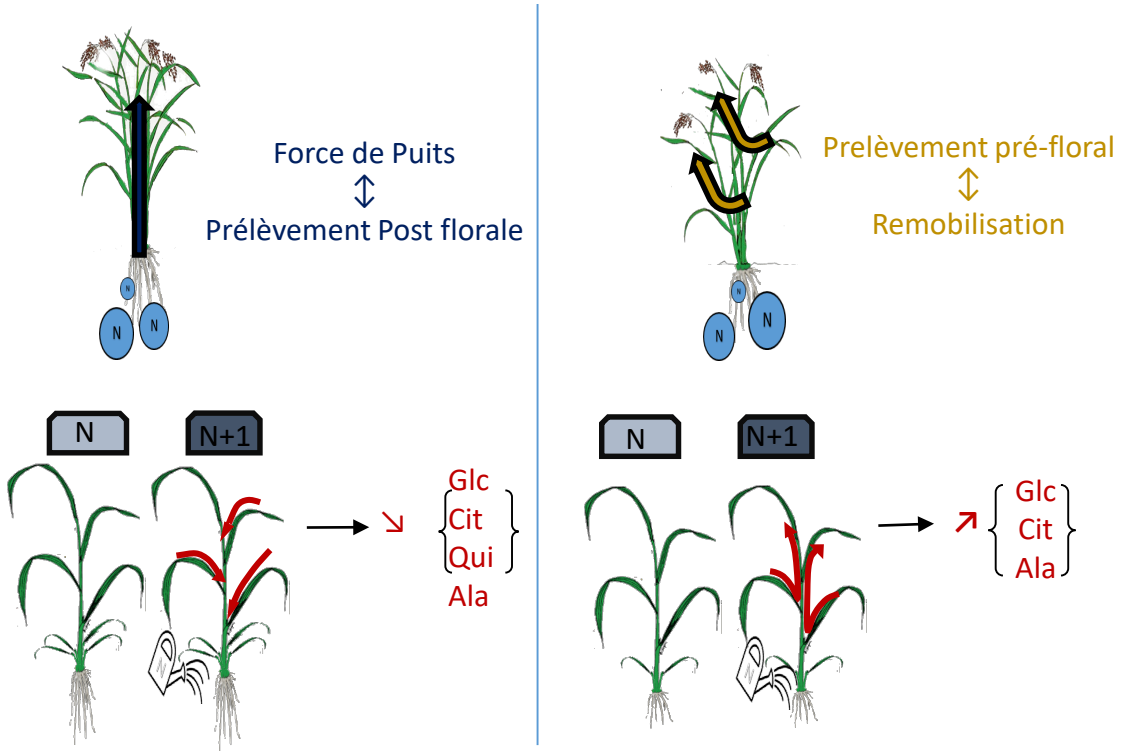


Figure 2 : hypothèses des liens physiologiques entre l'utilisation de l'azote et la sensibilité à la pyriculariose chez le riz

Ce schéma illustre l'ensemble des résultats et des éléments de discussion nous permettant d'établir des profils physiologiques différents entre des phénotypes NIS (à gauche) et Non NIS (à droite). Sommairement les premiers génotypes auront une dynamique de tallage ajustée à la disponibilité en azote, et produiront davantage d'organes puits.
La partie inférieure montre la répartition des acides aminés suite à une fertilisation azotée. Les flèches rouges illustrent les mouvements de métabolites supposés d'après les teneurs mesurées dans chaque niveau de feuille.
Ces différents mouvement ont lieu hors infection.

Plasticité de la résistance avec l'environnement

Dans leur environnement, les plantes sont soumises à de nombreuses interactions positives ou négatives avec les éléments qui les entourent. Ces éléments peuvent être de nature abiotique (sol, lumière, eau…) ou biotique (champignons, virus, bactéries, plantes voisines…). Plusieurs revues ont documenté le fait que l'impact des facteurs environnementaux sur la résistance est loin d'être négligeable (Cohen and Leach 2019, Nobori and Tsuda 2019, Saijo and Loo 2020). Les études sur les effets combinés d'un stress biotique et d'un stress abiotique sont relativement récentes. La conclusion générale de ces études est que l'effet de ces interactions sur les plantes est beaucoup plus complexe qu'un simple effet additif (Kissoudis, van de Wiel et al. 2014). La plasticité phénotypique est mise en évidence lorsqu'un génotype présente différents phénotypes dans différents environnements, tandis que son opposé, la robustesse, est le phénomène par lequel un phénotype donné est exprimé de manière similaire à travers les environnements (Debat and David 2001). La priorisation entre les différentes voies de réponse au stress est supposée équilibrer les coûts élevés de déclenchement et de maintien des réponses au stress avec la quantité limitée de ressources dont dispose une plante. Les règles de priorisation de ce système restent toutefois débattues (Wolinska and Berens 2019). De manière générale la question qui nous intéressait était de savoir quelle etait la plasticité phénotypique de la résistance dans différents environnements abiotiques ou biotiques ? Peut-on identifier les facteurs et les mécanismes à l'origine de cette plasticité ?

Pour comprendre la plasticité de la résistance, il faut mieux comprendre comment la résistance varie en fonction du facteur génotypique (G) et des conditions environnementales (E) ainsi que de leur interaction (GxE). Cela va nécessiter deux principales étapes :

1. Proposer des méthodes de phénotypage de la résistance ainsi que d'autres caractères écophysiologiques associés à la santé de la plante au sens large pour permettre une caractérisation de plusieurs génotypes dans des environnements variés.
2. Décrire de manière aussi exhaustive et mécaniste que possible les modifications de la régulation de l'immunité lors de perturbations environnementales, en prenant en compte les modifications biochimiques et symptomatologiques de la plante.

Comment mettre en évidence et quantifier la plasticité phénotypique ?

J'utiliserai ici la notion de norme de réaction comme étant la réponse moyenne à une modification de l'environnement dans une population. Certains individus pouvant s'écarter de cette norme de réaction on observe alors des interactions Génotype X Environnement (G × E).

La robustesse intéresse de manière évidente les sélectionneurs et elle peut être mesurée soit en comparant le phénotype moyen entre deux environnements soit en mesurant la variance du phénotype entre deux environnements (Félix and Barkoulas 2015). En effet, en sélection on peut rechercher soit un phénotype dont la valeur moyenne sera toujours la même ou un phénotype stable, qui varie peu par rapport à la norme de réaction. La plupart du temps, la stratégie utilisée par les sélectionneurs consiste à estimer la robustesse de la résistance en

évaluant la résistance dans des essais de terrain multi-environnements **(Raboin, Ballini et al. 2016)**, pour ne conserver que les individus résistants dans tous les environnements. Ainsi, nous avons mis en évidence un locus *RRobN1* dont l'allèle donneur de résistance est robuste même en présence d'une fertilisation azotée **(Frontini, Boisnard et al. 2021)**. Ces méthodes sont efficaces pour identifier une résistance robuste, mais elles ne permettent pas d'identifier les loci qui pourraient contribuer à la robustesse sans conférer de résistance en soi.

À l'aide des dispositifs que nous avons mis en place dans l'équipe nous avons pu quantifier l'effet d'une perturbation de l'environnement sur la résistance, notamment en caractérisant des panels de variétés et en appliquant des analyses GWA sur ces populations. Ainsi pour quantifier l'effet de la fertilisation azotée et caractériser l'ampleur de la NIS nous avons exploité une population de japonica tempéré disponible au CIRAD. De manière générale, nous avons pu établir que dans cette population la fertilisation azotée provoque une augmentation en moyenne de 8% des symptômes de pyriculariose. La population que nous avons utilisée est finalement assez robuste par rapport à ce phénomène qui est assez rare (14%) contrairement à ce que nous avions pu estimer dans un panel impliquant des variétés de sous espèces indica et japonica **(Ballini, Nguyen et al. 2013)**. Dès lors c'était l'étude d'un écart à cette norme de réaction moyenne du panel qui nous intéressait afin d'identifier des loci responsables par une approche de cartographie génétique **(Frontini, Boisnard et al. 2021)**. Pour cela nous avons utilisé deux approches : rechercher la disparition d'un QTL de résistance détecté dans un environnement faible en azote lors d'un passage à un environnement fort en azote et créer une métrique particulière pour déterminer la robustesse de la résistance en présence de fertilisation azotée. Ainsi nous avons pu identifier trois loci impliqués dans la NIS et nommé NIS1 **(Ballini, Nguyen et al. 2013)**, NIS2 et NIS3 **(Frontini, Boisnard et al. 2021)**. Sur le blé dur nous avons tenté une approche similaire en utilisant la population EPO pour caractériser la résistance à la rouille brune dans deux environnements avec et sans traitement de biocontrôle à base de chitine mais aucun effet globale à l'échelle de la population n'a pu être observé **(Ballini, Tavaud et al. 2020)**. Enfin, une approche similaire est utilisée dans le cadre du projet ANR Trade-off en partenariat avec l'entreprise Frayssinet afin d'identifier, par cartographie génétique, des loci de résistance à la septoriose dans le blé dur dans des environnements avec ou sans apport de biostimulant racinaires ou avec et sans plante voisine. L'ensemble des données ont pu être collectées et les analyses sont en cours d'analyse en collaboration avec Muriel Tavaud (équipe G2pop, UMR AGAP).

Dès lors, une question qui peut se poser est pourquoi dans certaines populations la norme de réaction moyenne peut être relativement faible par rapport à d'autres populations. Nous avons essayé de répondre à cette question en utilisant la présence d'une plante voisine comme modification de l'environnement afin d'étudier l'impact de cette plante vosine sur la résistance d'une focale. Pour cette caractérisation nous avons pu utiliser quatre panel de 12 variétés sélectionnés dans quatre populations différentes (Pélissier et al., soumis). Pour le riz, 12 lignées ont été sélectionnés au sein des japonica tempérés cultivés et 12 lignées ont été fixées à partir d'une variété population traditionnellement cultivée dans le Yuanyang et issu de la sous espèce indica (Xiahong, Yan et al. 2011). Pour le blé dur, nous avons choisi 10 variétés élites françaises cultivées et 10 lignées issues de la population EPO (David, Holtz et al. 2014). Des paires de génotypes ont été cultivées ensemble dans des pots en conditions contrôlées, inoculées avec des champignons pathogènes, produisant quatre matrices de niveaux de maladie. Dans les

quatre matrices produites, le mélange a un impact sur la sensibilité. La sensibilité du riz à *M. oryzae* a augmenté de 4 % et de 12 % dans les matrices de riz japonica et indica respectivement. A l'inverse, la sensibilité à *P. triticina* a été réduite de 10% et 16% respectivement dans les matrices de blé élite et EPO. Par ailleurs, une cartographie génétique est en cours pour caractériser la résistance de la variété de riz traditionnel Kitaake mise en présence de 282 lignées différentes de riz japonica tempérée et a permis d'établir un effet global du voisinage sur la résistance de Kitaake qui varié de +28% à -22% mais avec une héritabilité assez faible de 0.15 (Pélissier et al., in préparation).

Dans le cas des mélanges, l'étude d'une association génétique avec le phénotype peut être analysée de manière plus complexe. L'analyse DGE-IGE (Direct et Indirect Genotypic Effect) est une méthode statistique permettant d'étudier les interactions entre deux génotypes au sein d'un mélange (Griffing 1967), l'effet du premier est porté par la plante dite focale et le second par la plante voisine. L'effet direct, DGE reprend le modèle classique de génétique : le phénotype de l'individu focal est le résultat de l'expression moyenne de son génotype sur l'ensemble des environnements rencontrés, ici une relation moyenne avec un grand nombre de voisins possibles. Il y a donc un effet direct du génotype de l'individu sur son propre phénotype. L'effet indirect (IGE) sur le phénotype d'une plante focale induite par sa voisine est calculé comme la modification moyenne du phénotype de toutes les plantes focales par un génotype lorsqu'il est considéré comme plante vosine. C'est une propriété du génotype quand il est voisin, il induit un changement des phénotypes des focales. Dans la Neighbor-Modulated Susceptibility, on s'attend à un effet génétique indirect d'un génotype sur les valeurs des traits de résistance des plantes qui sont ses voisines (Bijma 2014). Il est alors tentant de vouloir tester si ces effets IGE sont le résultat plutôt d'une coopération entre plante ou au contraire le résultat d'une exacerbation de leur compétition. La sélection de parentèle offre un cadre de réflexion intéressante alors. Selon les valeurs d'IGE et leur corrélations avec les valeurs de DGE on pourrait attendre que si la sélection a favorisé des comportements altruistes alors la règle d'Hamilton soit respectée (Hamilton 1964). Cette règle indique que, en fonction de la parenté, à certains locus au moins, les individus peuvent interagir de manière altruiste à condition que le bénéfice de valeur sélective du groupe (voisin + focale dans notre cas) soit supérieur au coût engendré. Si l'interaction est positive alors il peut y avoir eu sélection pour l'altruisme, ou pour l'égoïsme si elle est négative (Gardner 2019). Est-ce que des individus seraient capables de se reconnaître à un locus particulier et ainsi développer des interactions favorables avec les individus qui leur ressemblent ?

Pour vérifier cette hypothèse, dans le cadre d'une collaboration avec l'UMR AGAP, 220 mélanges de blé dur ont été phénotypés en plein champ notamment pour leur rendement et la résistance à la septoriose. Nos collaborateurs ont mis en œuvre une GWAS basée sur le DGE-IGE et ont pu mettre en évidence un locus sur le chromosome 6B auquel la ressemblance entre voisines et focales est favorable au rendement de la paire et à la diminution des symptômes de STB (Montazeaud, Flutre et al.). En effet, si les deux génotypes, voisin et focal, possèdent le même allèle à ce locus on observe alors un effet bénéfique alors qu'au contraire si les individus possèdent des génotypes différents, le bénéfice du mélange n'est plus observé. Ces résultats montrent que la diversité allélique à un seul locus peut interférer avec d'autres effets positifs sur la résistance du mélange qu'on peut observer en plein champ et qui seraient liés à des effets de dilution (Gigot, Saint-Jean et al. 2013, Kristoffersen, Jørgensen et al. 2020).

Nous avons utilisé dix lignées EPO pour faire une matrice de tous les couples possibles deux à deux (Pélissier et al., soumis). Dans cette matrice, la résistance intrinsèque (DGE) représente 8 % de la variabilité observée. L'effet des voisins sur la sensibilité globale (IGE) était également significatif mais représentait une variabilité expliqué plus faible (2%) que la résistance intrinsèque. L'interaction entre ces deux effets étaient également significatif et pouvait expliquer 7% de la variance. Cela suggère que les interactions plante-plante peuvent conférer des niveaux de sensibilité similaires à ceux de la résistance intrinsèque.

Les conclusions de ces différentes études sont :

- **La mise en évidence par cartographie génétique de l'ampleur de la NIS et de loci régulant la NIS**
- **La mise en œuvre de méthodes d'analyse GWA de ces phénomènes par l'utilisation d'un indice différentiel.**
- **La mise en évidence de l'importance des interactions spécifiques plante-plante (DGE/IGE) dans la résistance**

Les mécanismes de la modification de la résistance par l'environnement

Lorsque l'environnement est perturbé l'équilibre du triangle de la maladie est modifié. Ainsi la plasticité phénotypique de la résistance peut être liée à :

- Une modification de l'architecture du couvert et par conséquent du microenvironnement qui modifie les caractéristiques épidémiologiques
- Une modification de l'accès aux ressources, de leur répartition ou de leur efficacité d'utilisation qui va entraîner une modification de la répartition source/puit entre les organes voire une croissance allométrique.
- Une modification de l'agressivité de l'agent pathogène, voire de la structure des populations pathogènes
- Une modification de la réponse immunitaire.

Une plasticité liée aux modifications des processus épidémiologiques

La fertilisation azotée et les mélanges variétaux sont connus pour modifier la sensibilité des plantes dans de nombreux pathosystèmes (Fagard, Launay et al. 2014, Fabre, Rousseau et al. 2015, Sun, Wang et al. 2020, Vidal, Saint-Jean et al. 2020). De même manière l'impact des mélanges variétaux ou des cultures associées a aussi été largement documenté (Zhu, Chen et al. 2000, Kristoffersen, Jørgensen et al. 2020, Orellana-Torrejon, Vidal et al. 2021). Cependant, l'impact de ces phénomènes a finalement largement été étudiés à l'échelle épidémiologique. En effet, ces modifications environnementales provoque une meilleure croissance, un développement foliaire important et in fine cette croissance accrue provoque une modification de la canopée et du microclimat autour de la plante, favorisant ainsi le maintien de l'humidité favorables au développement et à la dissémination des agents pathogènes (Lemmens, Buerstmayr et al. 2004, Collins, Bever et al. 2020). Ces phénomènes épidémiologiques ont été étudié lors du projet ANR GARP en collaboration avec l'équipe du CIRAD à Madagascar (Sester, Raveloson et al. 2014, Dusserre, Raveloson et al. 2017). Notre équipe a préféré **mettre en œuvre des dispositifs indépendants de ces phénomènes épidémiologiques (Ballini, Nguyen et al. 2013, Pélissier, Buendia et al. 2021)**.

Une dernière modification possible que nous n'avons pas étudiée est liée à des modifications du microbiote. Une modification du microbiote lié à une fertilisation ou au mélange variétaux entraînera nécessairement des modifications de la résistance (Kerdraon, Barret et al. 2019, Vannier, Agler et al. 2019). Cependant là aussi nous avons décidé de mettre de côté cette hypothèse, notamment car des expériences de stérilisation du terreau n'ont pas montré d'impact majeur sur les phénotypes observés (**Pélissier, Buendia et al. 2021**). Cette hypothèse pourra tout de même être explorée dans le cadre d'une collaboration avec l'équipe BRIO (Interactions Riz-Bactéries & Biocontrôle) de mon UMR. A cette fin, nous avons déposé en 2021 un projet ANR pour tester faire évoluer une communauté microbienne sur des riz infectés ou soumis à différents régimes azotés et ensuite étudier l'impact de ces communautés « évoluées » sur la physiologie de la plante. Il s'agira également de créer six communautés synthétiques et de les caractériser sur une variété afin de décrire les modifications fonctionnelles qu'elles provoquent sur le riz.

Une plasticité liée à une modification de l'accès aux ressources et à la compétition

Nous avons essentiellement exploré cette hypothèse dans le cadre de la thèse de Mathias Frontini sur l'impact de la fertilisation azotée sur la sensibilité à la pyriculariose. Selon cette hypothèse, la plasticité du phénotype serait liée à une modulation des nutriments dans la feuille après l'apport azoté qui engendrerait ensuite une plus forte sensibilité par des mécanismes indéterminés.

Dans une première étude nous avons identifié un locus NIS1 sur le chromosome 1 qui confère de manière dominante une sensibilité accrue à la pyriculariose du riz sous forte fertilisation azotée (**Ballini, Nguyen et al. 2013**). De manière intéressante ce locus contenait différents gènes candidats dont un gène codant pour une glutamate synthase (NADH-GOGAT1). Nous avons ensuite découvert le locus NIS2 sur le chromosome 5 dont l'allèle confère également une sensibilité accrue sous forte fertilisation azotée (**Frontini, Boisnard et al. 2021**). Ce locus contient lui aussi une glutamate synthase (NADG-GOGAT2) parmi les candidats. Une de nos hypothèses est que les génotypes avec l'allèle NIS2-1 pourraient avoir des activités NADH-GOGAT plus faible après une fertilisation azotée et donc une plus faible production de glutamate ce qui à terme les rendraient plus sensibles à la pyriculariose. Conformément à cette hypothèse, le génotype de riz Kasalath (à partir duquel l'allèle sensible NIS1 a été isolé) est connu pour être plus sensible à la pyriculariose du riz après fertilisation azotée et pour présenter moins de protéine NADH-GOGAT (Obara, Sato et al. 2000). De plus, nous avons également mis en évidence le rôle dans la NIS du gène *OsGS1-2* codant pour une isoenzyme de la Glutamine Synthétase (GS) (**Huang, Nguyen Thi Thu et al. 2017**). Des lignées mutantes pour ce gène ne présentaient une NIS plus élevée contrairement aux lignées sauvages. Nous avons confirmé ce rôle de la glutamine qui apparaissait comme étant plus faible dans les tissus des lignées faisant de la NIS (**Frontini, 2021**). La glutamine et le glutamate semble donc des acteurs intéressants comme régulateur du développement de *M. oryzae* voir plus généralement du microbiome associé à la plante (Seifi, Van Bockhaven et al. 2013, Kadotani, Akagi et al. 2016, Kim, Jeon et al. 2020).

D'autres métabolites pourraient jouer un rôle important. Ainsi, dans nos expérimentations, le niveau de myo-inositol semble plus élevé dans les jeunes feuilles des variétés avec un phénotype NIS (**Frontini 2021**). Cette molécule, dérivée du glucose, est impliquée dans plusieurs

mécanismes de signalisation lipidique, notamment la formation de la membrane, la perception de l'auxine, la réponse au stress et la régulation de la mort cellulaire (Loewus and Murthy 2000). La production de myo-inositol augmente lors de l'infection avec *M. oryzae* (Madhavan, Paranidharan et al. 2019, Duan, Li et al. 2021). Cependant dans nos conditions la fertilisation azotée n'a pas eu d'impact sur le niveau de myo-inositol, c'est le niveau basal des variétés en myo-inositol qui est corrélé au phénomène de NIS.

Cependant, lors de la thèse de Mathias Frontini nous avons montré que cette relation trophique était plus complexe que prévue et que ce n'était peut-être pas tant la teneur en métabolite de certains tissus qui importaient mais la répartition dynamique de ces nutriments dans les tissus (**Frontini 2021**). Chez Arabidopsis des perturbations de l'homéostasie des acides aminés activent ou atténuent de manière constitutive les défenses des plantes (Zeier 2013). Ainsi la fertilisation azotée a globalement réduit le niveau de la plupart des métabolites que ce soit dans des lignées faisant de la NIS ou non. Cependant dans les lignées qui ont la capacité de remobiliser l'azote et qui ne font pas de NIS on observe que cette baisse en acides aminés suite à la fertilisation azotée concerne surtout la feuille source et qu'au contraire certains métabolites comme l'alanine et le glucose augmentent dans les feuilles puits. Suite à la fertilisation, on observe donc une répartition des nutriments entre les organes puits et source qui est altérée différemment entre des variétés NIS et No NIS. Cela montre selon nous l'importance de raisonner les suivis moléculaire suite à un traitement avec une dynamique spatiale.

Une plasticité liée à une modification de l'agressivité de l'agent pathogène

Nous avons pu mettre en évidence l'importance jusqu'alors négligée de l'impact de l'état physiologique de la plante sur la régulation de l'agressivité de l'agent pathogène (Figure 3). Dans le cas de la NIS, *M. oyzae* peut adapter son programme de virulence et augmenter la sécrétion d'effecteurs **(Huang, Nguyen Thi Thu et al. 2017)** alors que dans le cas de la DIS *M. oryzae* s'adapte en déployant un arsenal d'enzymes CAZY (Carbohydrate-Active enZYmes) liées à une entrée anticipée en phase nécrotrophe **(Bidzinski, Ballini et al. 2016)**. Le niveau de résistance de la plante étant au final un compromis entre son niveau de défense préformée, l'agressivité de l'agent pathogène et la capacité de la plante à contrer cette attaque.

Il semblerait que *M. oryzae* favorise sa croissance en phase biotrophe dans des milieux riches en glucose (Fernandez and Wilson 2012, Fernandez, Marroquin-Guzman et al. 2014, Kumar, Ghosh et al. 2016), ce qui lui permet de prélever des AAs non préférentiels et d'inactiver les mécanismes de dégradation des éléments structuraux de la cellule hôte et donc de la préserver. Toutes ces réactions semblent indiquer que ce champignon aurait une capacité à s'adapter à l'appauvrissement des ressources de son environnement en provoquant le passage à la phase nécrotrophique (Fernandez, Marroquin-Guzman et al. 2014). Dans notre étude il est apparu que les variétés NIS avaient des taux de glutamine et de glucose, plus faibles que les autres **(Frontini 2021)**. On peut alors supposer que le champignon se retrouve chez les variétés NIS dans des conditions physiologiques trophiques qui lui sont défavorables, ce qui est paradoxal compte-tenu du phénotype observé. Les capacités d'adaptation du champignon décrites ci-dessus pourraient aboutir à une accélération de l'infection des cellules hôtes. Ainsi *M. oryzae* accélèrerait sa croissance et déclencherait sa phase nécrotrophe plus rapidement chez les

variétés NIS dont les éléments sont appauvris. On a pu en effet mettre en évidence un développement cellulaire supérieur dans la condition azote **(Ballini, Nguyen et al. 2013)** mais les dynamiques temporelles de l'entrée en nécrotrophie n'ont pas été évaluées.

Dans le cas de la septoriose sur blé un impact du mélange sur les populations de septoriose et la fréquence de leur virulence a également été mis en évidence (Orellana-Torrejon, Vidal et al. 2021). La plasticité de la mise en place du cycle infectieux selon les souches de septoriose a d'ailleurs été décrite (Haueisen, Möller et al. 2019) ce qui en fait un modèle d'étude particulièrement intéressant pour caractériser l'impact de l'environnement sur l'agressivité et/ou la virulence de cet agent pathogène.

Une plasticité liée à une modification de la réponse immunitaire

Que ce soit lors de perturbation nutritives (NIS et DIS) ou lors de la NMS on peut s'attendre dans ces interactions à une bataille pour les nutriments entre les céréales et les champignons. Dans ce contexte une hypothèse est que les plantes peuvent résister en remobilisant le métabolisme primaire vers la production de molécules de défense qui sont parfois coûteuses en énergie (Bolton 2009). Dans ce cas les plantes ayant accès par exemple à une nutrition azotée plus abondante pourrait disposer de défense préformée plus importante, notamment des parois épaisses et des phytoanticipines plus abondantes. Cependant ce lien n'est pas évident et les études ne montrent pas toujours une induction des défenses dans un contexte nutritif favorable (Cai, Lu et al. 2012, Nussbaumer, Warth et al. 2015, Kadotani, Akagi et al. 2016, Sun, Wang et al. 2020). Ainsi une autre hypothèse serait liée à l'existence de régulateurs des défenses qui pourraient être réprimés dans un nouvel environnement (Rojas, Senthil-Kumar et al. 2014). En effet, la régulation moléculaire au niveau transcriptionnel n'est pas nécessairement la somme des réponses de chaque condition dans un environnement combiné (Rasmussen, Barah et al. 2013). Si un allèle fonctionne de manière à ce que la réponse immunitaire dépasse toujours un seuil suffisant malgré certaines perturbations, cela rend le phénotype final robuste à ces perturbations et au contraire si un régulateur clef est activé par une des deux conditions, en situation « stress combinés », il peut entraîner une répression de la défense.

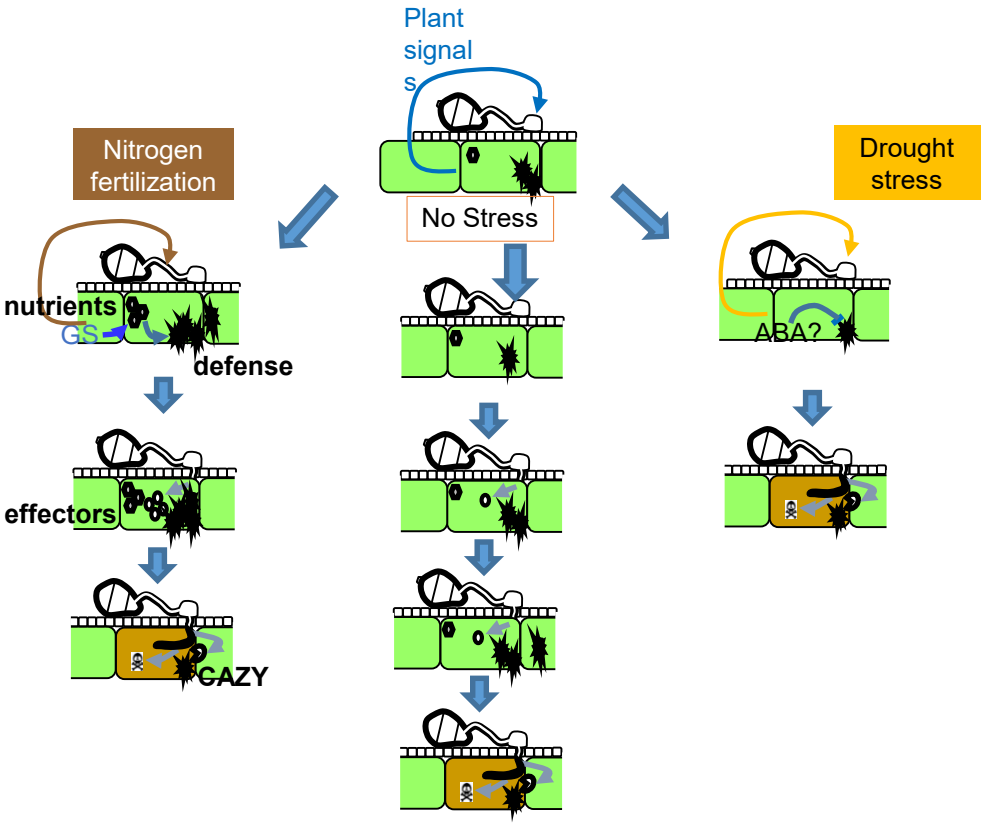


Figure 3 : Modèle hypothétique de la sensibilité induite par l'environnement.

Milieu : Sous des conditions non stressantes un signal informe le champignon de l'état général de l'immunité de la plante. Ce signal active le programme de pathogénicité associé à la biotrophie : des effecteurs sont produits (cercles blancs) pour inhiber la réponse immunitaire de la plante, y compris les ROS et les protéines de défense (étoiles noires). Une fois l'immunité inhibée et la biotrophie établie, un programme de nécrotrophie est activé. Cela induit des enzymes de dégradation de la paroi cellulaire CA (pacman blanc) ainsi que d'autres toxines. Le tout entraîne la mort des cellules et une croissance facilitée des agents pathogènes.

Droite : Après la réponse à la sécheresse, certains signaux végétaux comme l'ABA et la production d'activités antioxydantes pourraient inhiber la production de la réponse immunitaire. En l'absence d'un certain niveau d'immunité, le champignon active rapidement son programme nécrotrophe. D'après Bidzinski et al 2016.

Gauche : Après la réponse à la fertilisation azotée, certains signaux végétaux comme la glutamine pourraient induire la production de la réponse immunitaire et la présence de nutriments. Ce signal active une production accrue d'effecteurs qui peuvent surpasser les défenses mise en place.

D'après Huang et al 2017 et Bidzinski et al. 2016

Ainsi, nous avons mis en évidence que certains gènes liés à la défense ont une régulation antagoniste lors de la combinaison d'une contrainte hydrique et d'un stress biotique **(Bidzinski, Ballini et al. 2016)** alors que leur expression était plutôt renforcée lors de la combinaison d'un apport azoté avec un stress biotique **(Huang, Nguyen Thi Thu et al. 2017)** (Figure 3). La plante doit donc assembler des signaux contradictoires et mettre en place un réglage fin du niveau de défense. Dans le cas de la NMS nous avons pour l'instant effectué une caractérisation de certains gènes de défense par qPCR **(Pélissier, Buendia et al. 2021)**. Cependant, l'impact de la plante voisine sur l'immunité est un phénomène bien plus complexe car il est issu de la combinaison de plusieurs mécanismes (Pélissier, Violle et al. 2021). Ainsi, selon les interactions et les couples étudiés nous n'observons pas nécessairement d'impact sur le niveau des défenses bien que pour certains couples les défenses aient été significativement moins induites 48 h après inoculation dans les plantes focales cultivées en mélange par rapport aux conditions pures.

Les conclusions de ces différentes études sont :

- **La mise au point de conditions de cultures permettant l'analyse de la NIS, de la DIS et de la NMS dans des conditions permettant de s'affranchir des phénomènes épidémiologiques.**
- **Aucun modèle générique ne peut décrire le rôle de la nutrition dans l'immunité. Les mécanismes liés à l'impact de la nutrition sur l'interaction céréale/pathogène sont très variables et les modèles devront prendre en compte la capacité de la plante hôte à déplacer ses ressources pendant son développement.**
- **La mise en évidence de l'importance de la régulation du programme de pathogénicité des bioagresseurs lors d'une perturbation de l'environnement de leur plante hôte**
- **L'importance du métabolisme primaire dans la régulation de la sensibilité du riz et notamment de certains métabolites comme la glutamine et le glutamate**
- **L'impact de perturbation environnementales sur l'immunité des céréales lors d'une infection. Notamment l'induction des défenses biochimiques par la nutrition azotée ou par les plantes voisines.**

Nos connaissances se vérifient-elles dans un contexte agronomique ?

Les interactions plantes-microbes sont historiquement étudiées au niveau moléculaire dans un cadre simplifié et de fait il existe de nombreux exemples de déconnexions entre les phénotypes observés en laboratoire et sur le terrain qui s'expliquent par des différences dans la composante "environnement" du triangle de la maladie (Alexandersson, Jacobson et al. 2014). Sur le terrain, par exemple, l'induction de l'immunité n'est pas toujours avérée ou aussi efficace que prévue (Alexandersson, Mulugeta et al. 2016, Elicitra 2018). Une compréhension plus nuancée de la manière dont une plante et un agent pathogène interagissent, en fonction de l'environnement biotique et abiotique dans lequel ils se trouvent, est essentielle pour comprendre comment ces interactions favorisent la santé des plantes dans une parcelle agricole. Dans les principaux projets auxquels j'ai participé nous avons eu la volonté de tester nos hypothèses sur le terrain dans des conditions agronomiques si possible proche de celles qui sont rencontrées par les agriculteurs. Ne possédant pas les compétences pour des suivis à cette échelle, ces projets se sont fait en collaboration avec des chercheurs habitués à ces expérimentations de terrain. Ces

expériences multiples m'ont permis de réaliser la difficulté de mise en œuvre de ce type de projet : temps de travail conséquent, soumis à des aléas climatiques, difficulté de valorisation scientifique.

Ainsi dans le cadre du projet GARP nos collaborateurs ont pu tester comment des systèmes de culture rizicoles basés sur l'agriculture de conservation, préconisés pour enrayer la baisse de fertilité et l'érosion des sols, avaient également un impact positif pour limiter la sensibilité du riz à la pyriculariose (Sester, Raveloson et al. 2014, Dusserre, Raveloson et al. 2017). Nous avons également tenté de suivre l'impact de la fertilisation azotée sur la sensibilité à la pyriculariose en Camargue en partenariat avec le Centre Français du Riz (CFR) dans le cadre du projet SEPYA ; mais cette activité a été fortement compromise par une absence totale d'épidémie sur les trois années du projet. Les conditions environnementales (mistral, été sec) étant rarement réunies pour permettre des suivis satisfaisants de la pyriculariose en Camargue. Cependant ce travail a permis d'établir la diversité d'utilisation de l'azote parmi les principales variétés cultivées en Camargue et de mettre en évidence un lien entre la NIS et les variétés favorisant un prélèvement d'azote post-floral **(Frontini 2021)**. Notamment la variété Gines qui est une des variétés favorisée pour ses qualités et son rendement présente un risque épidémique majeur les années où les conditions environnementales favorisent le développement de la pyriculariose. Nous continuons à étudier l'impact de la nutrition sur la résistance dans le cadre du projet Trade-off. Quatre variétés de blé dur seront semées dans des parcelles gérées par le prestataire d'expérimentation Staphyt afin de tester l'impact d'une combinaison de biostimulant racinaire et de biocontrôle sur la résistance du blé aux maladies aériennes.

Nous avons adopté la même approche pour valider nos hypothèses sur l'effet des mélanges variétaux dans des parcelles expérimentales. Ainsi en 2017/2018, dans le cadre d'un partenariat avec l'UMR AGAP nous avons pu tester 220 couples de variétés ainsi que les 180 micro-parcelles pures correspondantes sur le site expérimental INRAE de Melgueil. Cette expérimentation unique a permis de valider l'impact positif du mélange variétal sur la résistance du blé dur à la septoriose mais également nous avons identifié pour la première fois un locus pour lequel la diversité allélique entraîne une diminution du rendement en grain et une augmentation de la sensibilité à la septoriose **(Montazeaud, Flutre et al.)**. Dans le cadre du projet Burritos en partenariat avec l'institut technique Arvalis nous avons également testé des mélanges de blé dur sur différentes parcelles. Là aussi les conditions climatiques ne permettront sans doute pas d'exploiter les données sous forme d'article car les parcelles n'ont pas été soumises aux même agents pathogènes chaque année (oïdium, septoriose, rouille brune) ce qui ne permet pas d'avoir trois années de répétition comme exigé dans les standards de publication. Enfin dans le cadre du PPR Mobidiv nos partenaires vont relancer des expérimentations de mélanges variétaux et d'association d'espèces dont nous pourront suivre la résistance. Ce type d'expérimentation est certes difficilement valorisable mais reste nécessaire afin de vérifier que les mécanismes que nous observons au laboratoire ne seront pas anecdotiques sur le terrain. Ainsi la validation de la capacité des variétés de riz camarguaises à utiliser leur azote et l'impact de la gestion de ces flux d'azote sur la sensibilité à la pyriculariose montre l'intérêt de continuer à étudier les liens entre composants de la NUE et NIS **(Frontini 2021)**.

Pour résumer les points essentiels de ce bilan, nous avons pu mettre en place des protocoles pour permettre une caractérisation de la résistance dans un contexte de fort apport azoté, de contrainte hydrique ou en présence d'une plante voisine. Nous avons également testé l'impact de ces facteurs sur des essais que nous menons en conditions réelles sur le terrain. Les analyses moléculaires que nous avons menées nous ont permis de déterminer que les contraintes environnementales imposées à la plante avaient un effet sur le métabolisme primaire, l'immunité de la plante et sur la régulation de l'agressivité de l'agent pathogène. Cependant, ces études sont essentiellement descriptives et les mécanismes de défense sous-jacents ne sont pas encore totalement compris. En outre, l'impact sur les deux partenaires en interaction, l'hôte et le pathogène, doit être plus clairement défini. Nous essayons actuellement de déterminer plus finement les mécanismes de ces interactions mais ce type d'expérimentation nécessite beaucoup plus de répétitions. Peut-on améliorer nos techniques de phénotypage et caractériser ces interactions par des méthodes hyper-spectrales non invasives ? Ces constats ont été le point de départ pour la construction de mon projet de recherche.

Perspectives de recherche

Approche systémique : vers une immunité agroécologique

En 2019, notre communauté scientifique rassemblée en congrès à Glasgow a réfléchi aux dix questions scientifiques majeures qu'il restait à résoudre dans notre domaine pour les prochaines années (Harris, Balint-Kurti et al. 2020). L'une de ces questions est : quel est l'impact des stress abiotiques sur les interactions plantes/microbes et plus généralement comment les connaissances acquises sur des interactions simples se vérifient-elles dans un contexte écologique où les interactions sont multiples ? En effet, pour la plupart des pathosystèmes, nous avons très peu d'idées sur la manière dont l'interaction entre les plantes et les microbes est affectée par l'environnement écologique dans laquelle ils vivent.

Mon projet s'inscrit dans le cadre de l'émergence d'un nouveau concept : l'immunité agroécologique. Le concept d'éco-immunité a initialement été décrit dans le système animal (Sheldon and Verhulst 1996, Sadd and Schmid-Hempel 2009, Schulenburg, Kurtz et al. 2009, Graham, Shuker et al. 2011). Dans le cadre du RMT Bestim, que je co-anime, la communauté dans laquelle je m'inscris a souhaité adapter ce concept à un système végétal cultivé dans un contexte agroécologique, et nous avons donc proposé la notion d'immunité agroécologique. D'une manière générale, ce concept vise à **comprendre et à expliquer la variation de la réponse immunitaire dans des environnements écologiques différents**, autrement dit, à déterminer pourquoi et comment les facteurs biotiques, abiotiques et développementaux contribuent à la variation de l'immunité d'un organisme vivant (Nobori and Tsuda 2019). Adapté au système végétal avec un objectif de production (Figure 4), il soulève la question du compromis (ou 'trade-off') entre immunité et productivité de la culture, ces deux stratégies étant concurrentes pour l'allocation des ressources dans une plante (Karasov, Chae et al. 2017). Ainsi, **améliorer la santé des plantes consiste à obtenir le meilleur compromis (trade-off) entre les défenses mises en place par la plante en réponse à un bioagresseur par rapport à sa croissance et son développement**. Dans cette finalité, non seulement les mécanismes de l'immunité au sens large doivent être pris en compte, mais également les capacités de la plante à gérer les trade-off et sa résilience face à un certain nombre de facteurs écologiques (facteurs biotiques, abiotiques et développementaux) (Figure 4). Cependant, il n'est pas toujours aisé de définir précisément comment ces facteurs perturbent les processus immunitaires ou la balance du trade-off, comme il est difficile d'identifier et de hiérarchiser le poids de chacun dans le système. Étant donné la complexité de ces interactions multiples il s'agit alors de quitter la vision réductionniste qui consistait jusqu'ici à étudier l'impact de ces facteurs séparément et d'adopter un point de vue plus systémique (Zhang, Coaker et al. 2020). C'est ce type d'approche qui est proposé dans le cadre du **phytobiome** qui est le pôle disciplinaire dans lequel s'inscrit mon équipe dans l'UMR PHIM (Leach, Triplett et al. 2017, Sharifi and Ryu 2021). En effet, le phytobiome est un terme qui se rapporte à une plante (phyto) dans une zone écologique spécifique (biome). Il comprend la plante elle-même, l'environnement et tous les micro- et macro-organismes qui vivent dans, sur ou autour de la plante. Dans ce contexte **l'immunité agroécologique se concentre sur la réponse immunitaire de la plante au sein du phytobiome**.

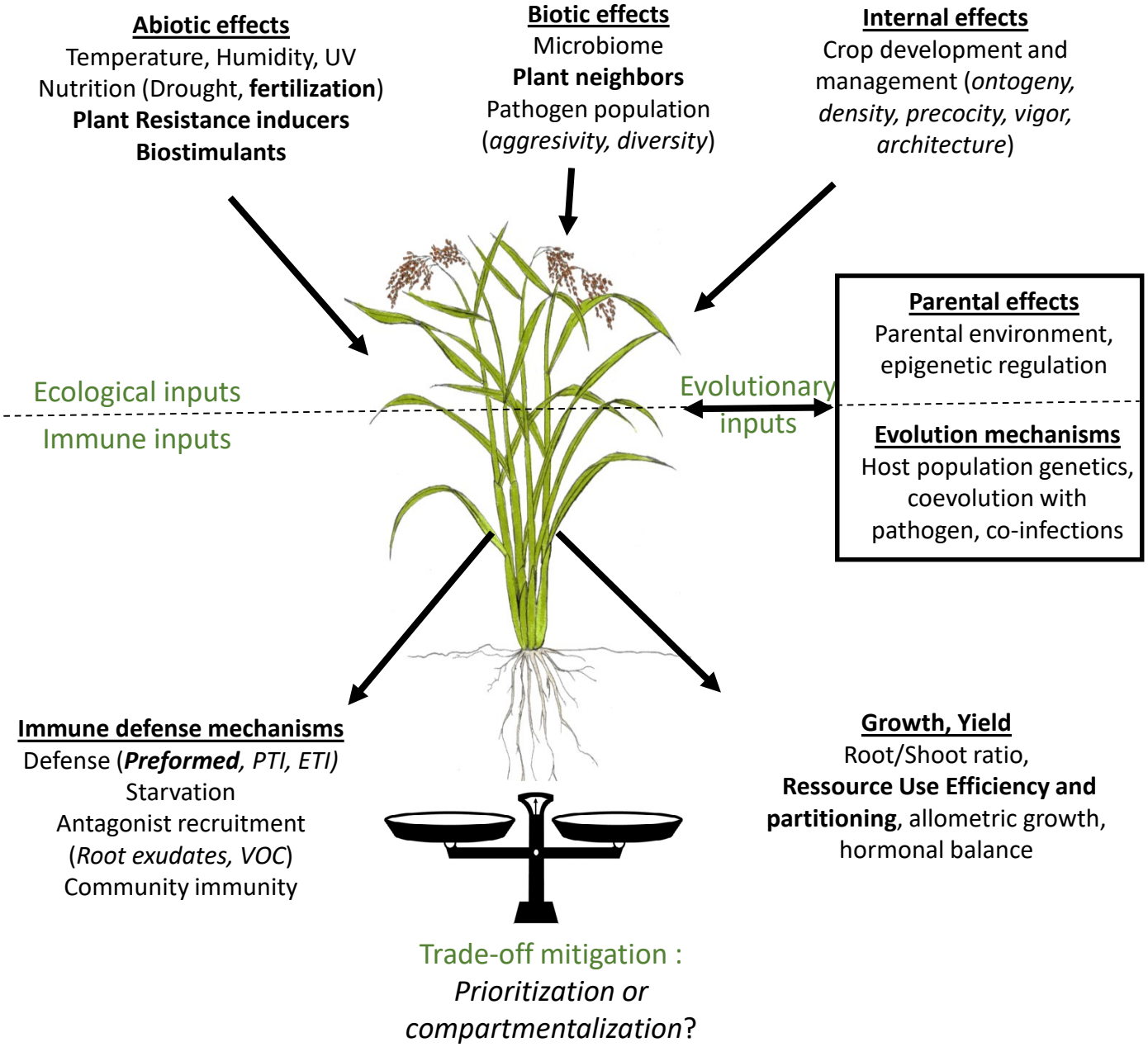


Figure 4 : Schéma conceptuel de l'immunité agroécologique

Les plantes sont soumises à plusieurs facteurs écologiques externes (biotiques et abiotiques) ou internes (liés notamment au développement de la plante). L'intégration de ces signaux intrinsèques et extrinsèques permet aux plantes d'affiner leur « prise de décision » et de façonner dynamiquement les interactions pathogènes au cours de leur vie. Il s'agit alors de gérer le compromis entre la croissance et les défenses par une priorisation de certaines voies ou une compartimentation des réponses. Cela peut se traduire alors par un réglage fin de la communauté microbienne associée, de la répartition des ressources, une croissance allométrique. Cela peut permettre aussi la modulation de l'immunité vers un renforcement des défenses. A plus long terme, cet ajustement de l'interaction peut entraîner des modifications épigénétiques transmises à la descendances et conditionner la coévolution entre la plante et l'agent pathogène.

Adapté de Schulenburg et al., 2009

Au sein du phytobiome ce qui m'intéresse particulièrement c'est l'impact de l'accès aux ressources nutritives sous toute leurs formes sur l'immunité de la plante. **Est-ce que la modulation des accès aux nutriments dans des systèmes agroécologiques, soit en modifiant la nutrition (par des biostimulants) ou en conséquence de compétition dans les mélanges variétaux, peut entraver l'immunité de la plante et donc le déploiement de ces solutions ?**

Dans le cadre des interactions plante-pathogène la croissance de chacun des partenaires peut être limitée par la quantité de ressource ou d'énergie qu'ils peuvent extraire de leur environnement. On peut donc imaginer qu'à l'instar de ce qui se pratique en écophysiologie que l'on puisse proposer un modèle sous contrainte prenant compte les flux de ressources. Pour comprendre et caractériser l'immunité agro-écologique, il faut mieux comprendre comment la résistance varie en fonction de l'environnement nutritif pour ensuite, être capable de prédire la performance phénotypique des génotypes dans diverses conditions environnementales. Mon projet d'équipe sera donc de procéder à un phénotypage multi-environnemental à grande échelle afin de quantifier des effets Génome x Environnement (Bhandari, Bartholomé et al. 2019). Ce type d'approche a été proposé dans le cadre de l'interaction riz / *M. oryzae* (Mukherjee, Nk et al. 2013, Persaud and Saravanakumar 2018). Cependant, l'inconvénient de cette approche provient des difficultés à trouver des modèles fiables qui mettent en corrélation les traits et leurs facteurs environnementaux (Bhandari, Bartholomé et al. 2019). En effet, ces modèles sont difficiles à proposer lorsque les mécanismes mis en jeux sont encore peu caractérisés et qu'ils nécessitent la prise en compte de différents tissus et différents organes (Martins Conde, Sauter et al. 2016, Peyraud, Dubiella et al. 2017).

Mon ambition est ici de décrire un projet rassemblant le collectif de l'équipe MOMIE et donc moi-même qui m'intéresse plutôt aux facteurs abiotiques et nutritifs, JB Morel et un futur chercheur INRAE qui s'intéresseront plutôt à l'impact des associations variétales (respectivement inter et intra spécifiques) et C. Neema qui s'intéresse à l'impact de ces modifications sur les populations d'agents pathogènes. Ce projet est actuellement supporté par trois financement : un projet incitatif Supagro Biomodel jusqu'à fin 2022, une ANR Trade-off jusque fin 2023 et un PPR Mobidiv jusque fin 2026. Les partenariats développés dans le cadre de ces projets devraient permettre de déposer d'autres projets. Par ailleurs, un projet est également en cours de montage en collaboration avec l'équipe BRIO de l'UMR PHIM sur l'impact du microbiote sur la physiologie de la résistance en condition de stress azoté ou d'un stress biotique. Dès l'arrivée du nouveau chercheur INRAE il s'agira également de créer un nouveau projet en collaboration avec lui dans la continuité des activités du PPR Mobidiv.

Afin de pouvoir mettre en œuvre à moyen terme cette stratégie, certains défis restent à relever, tels que :

1. Décrire de manière aussi exhaustive et mécaniste que possible les modifications de la régulation de l'immunité lors de perturbations environnementales, depuis l'expression des gènes, les protéines, les activités enzymatiques et le métabolisme jusqu'au phénotype au niveau de l'organisme. Quelles sont les hypothèses pour établir des modèles mécanistiques ?
2. Proposer des méthodes de phénotypage à haut débit pour permettre une caractérisation à large échelle de nombreux génotypes dans des environnements variés. Il est notamment nécessaire de mettre en œuvre des phénotypages avec une dynamique temporelle et si possible spatiale.
3. Développer des méthodes statistiques intégratives qui tiennent compte de la nature dynamique temporelle de la mise en place de la résistance et de la finesse du réglage du thermostat immunitaire.
4. Développer à partir de ces connaissances des modèles écophysiologiques pour la résistance qui tiennent compte de l'hétérogénéité au sein de la plante et intègrent plusieurs échelles comme le maintien de l'homéostasie à l'échelle tissulaire ou l'allocation des ressources entre les organes.

Quels sont les mécanismes des modulations de l'immunité par l'environnement ?

Pour caractériser les mécanismes des modulations de l'immunité par l'environnement quatre principales questions peuvent être explorées.

1. Quels sont les signaux déclencheur de la réponse ? Et comment sont-ils perçus ?

Comprendre la façon dont des plantes modulent leur propre immunité et celle de leurs voisins est un de nos défis. Nous explorons actuellement deux principales hypothèses. Une première hypothèse propose la mise en place de mécanismes de reconnaissance du soi et du non-soi dans le cadre des interactions plante-plante notamment via l'exsudation racinaire (Badri, Chaparro et al. 2012). Les résultats que nous avons obtenus suggèrent que des signaux ont pu être échangés entre plantes via les racines et que ces signaux ont modifié la physiologie de la plante voisine de telle manière que cette dernière est devenue plus résistante à l'attaque d'un agent pathogène (Pélissier, Buendia et al. 2021). En identifiant chez le blé dur un locus qui pourrait conditionner cette reconnaissance de la voisine, nous avons une première étape pour confirmer l'existence d'un comportement dit « altruiste » et le déterminisme génétique et physiologique de l'effet d'un génotype sur l'immunité d'un génotype voisin (Montazeaud, Flutre et al.). Pour l'instant nous n'avons pas identifié les signaux déclenchant cette réponse et ce sera une des missions du futur chercheur de l'équipe.

Une autre hypothèse serait qu'une plante pourrait voir son immunité perturbée par sa voisine simplement car cette voisine est très compétitrice et qu'elle modifie l'accès aux ressources de la plante focale. Si la plane focale n'a par ailleurs pas une bonne capacité de gestion des trade-off elle peut alors voir son immunité réduite en présence de cette voisine compétitrice. Les associations variétales seraient vues alors comme une modification globale de l'environnement

abiotique. Dans ce cas certains métabolites pourraient jouer un rôle de déclencheur de la réponse. Ainsi, dans le cas de la NIS, nous avons confirmé l'importance du couple glutamate/glutamine ainsi que de quelques autres métabolites (aspartate, alanine, myo-inositol) dans le déclenchement d'une sensibilité accrue du riz. Une analyse plus approfondie du rôle de ces métabolites dans la régulation des défenses pourrait permettre de confirmer ce rôle, soit en utilisant des lignées transformées (Beatty, Carroll et al. 2013, Imagawa, Minagawa et al. 2018, Lee, Marmagne et al. 2020), soit en traitants des lignées de référence avec ces métabolites (Arimoto, Homma et al. 1991, Kadotani, Akagi et al. 2016, Kan, Chung et al. 2017).

Cependant, très clairement c'est surtout la dynamique spatiale de ces éléments nutritifs au cours de l'infection qui semble déterminante. De plus la manière dont ces signaux impactent les réseaux de régulation transcriptionnelle, les noyaux de ces réseaux et la robustesse de ces réseaux lors des perturbations environnementales, sera un élément important de ce projet.

2. Quelle est la dynamique spatiale de cette réponse ?

Nous avons vu que la question du lien entre la fertilisation azotée et la sensibilité accrue était liée aux typologies d'utilisation de l'azote par les variétés et notamment à la capacité de prélèvement post-floral (Frontini 2021). Des expérimentations utilisant de l'azote marqué ^{15}N pourrait faciliter la compréhension des usages de l'azote par les différents organes de la plante (Lee, Marmagne et al. 2020). Plus généralement en posant la question de la mise en évidence d'un trade-off entre croissance et défense nous mettons en évidence une typologie de variétés capable ou non de gérer ce trade-off. La question qui se pose est de savoir si ces variétés ont aussi des capacités différentes d'utilisation de leurs nutriments notamment en les remobilisant spatialement dans les différents tissus et si cette capacité pourrait impacter la mise en place de l'immunité dans les différents tissus. Peut-on mettre en évidence différentes stratégies de compartimentation ou de priorisation de la réponse chez ces différentes variétés ?

Clarifier l'importance des différentes hypothèses de compromis croissance / défense serait donc une des premières pistes à suivre pour pouvoir étudier la dynamique spatiale de l'immunité. Ce sera au sein de l'équipe une mission qui me sera plutôt attribuée. Selon la théorie de la défense optimale, les plantes consacrent davantage de ressources à la protection des tissus les plus précieux et ainsi priorisent la réponse immunitaire. Mais une autre théorie avance qu'en cas de stress combinés, les plantes séparent spatialement les réponses, plutôt que de protéger les tissus les plus précieux et ainsi compartimentent la réponse immunitaire (Wolinska and Berens 2019). Nos travaux tendent à faire penser que les deux types de stratégie coexistent au sein d'une espèce et qu'on peut identifier des variétés correspondant à un idéotype de priorisation par rapport à un idéotype de compartimentation. On peut s'attendre à ce que les différents traits liés au trade-off croissance/défense seront différents selon ces génotypes. Peut-on identifier un idéotype de céréales optimisant les effets du trade-off croissance défense ? Quels sont les traits les plus pertinents pour les caractériser ?

Pour suivre les effets d'un éventuel trade-off entre défense et croissance il faut donc identifier les bons marqueurs de ce trade-off. Nous avons déjà mis en évidence l'importance de caractériser la composition métabolique, hormonale et moléculaire des différents tissus et si possible de manière dynamique. En effet, il ne s'agit pas simplement de suivre le transcriptome, ou la synthèse de ces composés mais également leur transport entre les tissus (Touw, Verdecia

Mogena et al. 2019). Un autre trait qui semble intéressant à évaluer est le rapport C/N dans les différents organes de la plante et de le mettre en regard des concentrations de divers composés des métabolismes primaire et secondaire (Royer, Larbat et al. 2013). En termes de coûts physiologiques, la photosynthèse est l'une des variables les plus importantes à quantifier car elle constitue la base du budget carbone d'une plante. Ainsi la production de métabolites de défenses coûteux en énergie peut être maintenue tant que la photosynthèse continue à fonctionner à des niveaux normaux (Lu and Yao 2018). De même un surplus en ressources carbonées peut se traduire par l'augmentation de certains exudats racinaires et à terme le recrutement de certains microbiotes voir une modification des interactions avec la plante voisine (Prescott, Grayston et al. 2020). La sensibilité de la photosynthèse aux conditions environnementales et le lien entre la photosynthèse et la croissance et la production de défenses pourrait nous donner des pistes intéressantes (Huot, Yao et al. 2014). La manière dont les plantes peuvent orchestrer leur balance hormonale au sein et entre les différents tissus sera aussi un bon marqueur de leur capacité à gérer le trade-off (Huot, Yao et al. 2014, Havko, Major et al. 2016). Un autre trait intéressant est la manière dont les plantes peuvent adapter et réguler leur ratio de biomasse racinaire/aérienne. Notamment en réponse à la présence d'une plante voisine et pour gérer son accès à la lumière les plantes peuvent adapter leur stratégie de croissance ce qui aura un impact sur leur capacité immunitaire (Smakowska, Kong et al. 2016, Douma, de Vries et al. 2019). Au sein de notre collectif il s'agira alors de mettre en œuvre une méthodologie robuste pour assurer un suivi dynamique du trade-off dans la plante. C'est pourquoi nous recherchons à recruter un chercheur ayant des compétences de physiologie de la résistance.

Un des orchestrateurs de cette dynamique spatiale de la réponse immunitaire et du trade-off est également un orchestrateur temporel : le cycle circadien (Paajanen, Lane de Barros Dantas et al. 2021).

3. Quelle est la dynamique temporelle de cette réponse ?

Un exemple de priorisation du signal au niveau temporel a été mis en évidence chez Arabidopsis après un traitement avec de l'acide salicylique (SA) en matinée ou en soirée (Zhou, Wang et al. 2015). En effet, lorsque le traitement SA a lieu dans l'obscurité on observe une répression des gènes codant pour des transporteurs de l'eau qui conduit à une perte significative de poids frais contrairement à un traitement qui aurait lieu en début de matinée. Dans ce cas une régulation de l'horloge circadienne permet de ré-orienter les réponses immunitaires vers le matin afin de minimiser les conflits avec d'autres fonctions physiologiques, comme le transport de l'eau qui auront lieu la nuit. D'après ces résultats on peut donc imaginer qu'il soit nécessaire de faire des traitements de biocontrôle au moment approprié de la journée pour en augmenter l'efficacité et en réduire les effets secondaires. Les régulateurs du rythme circadien en orchestrant la balance hormonale vont donc jouer un rôle clef dans la régulation du le trade-off et donc dans la dynamique temporelle de l'immunité (Zhang, Ren et al. 2019, Zhang, Bo et al. 2019).

L'ambition de notre équipe sera donc de pouvoir assurer un suivi temporel des interactions que nous étudierons. Ce suivi pouvant être assurer par des prélèvements de tissus mais dans l'idéal cette dynamique devrait être suivie par des phénotypages non destructifs qui sont encore à mettre en place.

4. Quelle est la validité de nos observations dans des conditions de terrain ?

Enfin, étant donnée la difficulté de transférer des résultats du laboratoire vers le terrain il semblera nécessaire de maintenir notre démarche de chercher à valider les mécanismes ou les hypothèses que nous aurons pu mettre en place au laboratoire sur le terrain.

L'idée serait de pouvoir caractériser un panel de variétés pour un certain nombre de traits aériens et racinaires tout en faisant un suivi transcriptomique et métabolomique de différents tissus. Des essais similaires ont été effectués sur le riz et ont permis d'identifier des typologies de variétés et une diversité de profils transcriptomiques chez ces variétés (Kawakatsu, Teramoto et al. 2021). On pourrait ainsi imaginer identifier les réseaux de gènes les plus associés aux traits physiologiques que nous aurons précédemment déterminés comme correspondant à un des idéotypes du trade-off croissance défense. En outre en mettant en place un suivi dynamique temporel au cours du développement de la céréale on pourra identifier les facteurs ayant provoqué des fluctuations majeures dans les balance hormonales ou la régulation de l'immunité à la manière de ce qui a été proposé chez l'orge (Hirayama, Saisho et al. 2020). Cela va nécessiter en interne une restructuration de la manière dont nous gérons actuellement nos données car pour arriver à mettre en œuvre des analyses globales nous devrons d'abord rassembler nos données moléculaires au sein d'une même base de données partagée. C'est en exploitant l'ensemble des données acquises dans les différents environnements que nous étudions que nous espérons faire ressortir des tendances.

Peut-on mettre en œuvre des méthodes de phénotypage haut débit pour caractériser ces mécanismes ?

Pour pouvoir mettre en place des études à large échelle des effets de perturbation de l'environnement sur la résistance des plantes, il est nécessaire de pouvoir caractériser les interactions plus finement et à une plus large échelle et surtout il est nécessaire de pouvoir mettre en œuvre un suivi dynamique temporel de ces interactions. Pour cela nous avons commencé à nous doter de certains outils et nous poursuivrons cette démarche. Deux types d'outils seront favorisés :

1. Un outil de suivis ciblé du transcriptome

De nombreuses études ont proposés des suivis RNAseq en cours d'infection chez le riz et le blé et on dispose d'un large panel de données (Zimmermann, Laule et al. 2008) permettant d'identifier les gènes clefs impliqués dans différents processus et notamment dans la défense (Yang, Li et al. 2021). Cependant cette technologie est coûteuse et ne permet pas de comparer un grand nombre d'échantillons qui auraient été prélevés dans des conditions environnementales variées. La PCR quantitative notamment basée sur la technologie Fluidigm est une alternative qui peut permettre un suivi d'un large panel de gènes marqueurs (96) dans de nombreux échantillons (96) (Vicente, Pérez et al. 2015). Le développement de cette technologie est déjà très avancé dans notre équipe sur le riz et sur le blé et devrait faire l'objet d'une publication technique en 2022. Cela nous permettra de faire des suivis transcriptomiques dans le riz et le blé à plus large échelle que ce que nous avons fait jusqu'ici et le fait de ne pas pouvoir faire un suivi exhaustif de type RNAseq sera compensé par le fait de pouvoir faire un suivi multi-environnemental. L'idée sera alors d'alimenter une base de données de caractérisation de l'état transcriptomique du blé intégrant de multiples facteurs

environnementaux et ainsi d'essayer d'établir par des analyses statistiques des signatures moléculaires correspondant à des phénotypes plus résilients. C'est là aussi une compétence que nous recherchons via le recrutement d'un CR et une des raisons du développement d'un partenariat avec l'UMR MISTEA.

2. Un outil de suivi non destructif de l'état physiologique d'une feuille

Classiquement, la caractérisation des interactions se fait sur la matrice foliaire et à différentes étapes. Les analyses moléculaires sont alors faites "au hasard et au même temps". Il n'existe aucun moyen de déterminer où en est le processus de défense qui ne soit pas destructif. La spectrométrie Vis-Nirs (couramment appelée NIRS) génère des données à des pas de temps régulier (quotidien) et potentiellement elle nous permet donc de suivre les modifications ponctuelles de la matrice foliaire. Elle nous met ainsi en capacité de détecter les changements qui auraient eu lieu au niveau moléculaire ou physiologique suite à la mise en place d'un stress. L'approche NIRS, pouvant être couplée avec l'imagerie, est basée sur la mesure de l'énergie électromagnétique réfléchie par la surface d'une matrice (la feuille) à chaque longueur d'onde pour obtenir un spectre de réflectance. La réponse spectrale obtenue est ensuite mise en relation avec les propriétés physiques et biochimiques de la matrice analysée via des étalonnages. En l'occurrence dans notre cas des données du transcriptome immunitaire ou du métabolisme primaire. Cet étalonnage du signal spectral est ensuite utilisé pour prédire ces mêmes propriétés chez d'autres échantillons pour lesquels il n'y a pas de données de référence.

L'avantage de l'imagerie hyperspectrale est qu'elle offre une information spatiale sur l'objet. Dans le cas du phénotypage de maladies, cette information est primordiale car l'agent pathogène infecte la plante avec une hétérogénéité spatiale. Ainsi, lorsque des changements de structure ou de composition de la matrice interviennent, comme l'infection de la feuille par un organisme pathogène, des changements de réflectance peuvent être détectés. Ces changements peuvent s'expliquer directement par les structures produites par l'agent pathogène mais aussi par l'altération des tissus et les changements biochimiques induits par l'agent pathogène dans la feuille et par l'induction des gènes de défense de la plante (Anderegg, Hund et al. 2019, Bohnenkamp, Behmann et al. 2021). Dans la perspective de réaliser des suivis d'infection des plantes par des organismes pathogènes, comme *Z. tritici*, en utilisant l'information spectrale spatialisée acquise, il est nécessaire de mettre au point une méthode permettant d'interpréter ces informations et de les associer aux phases d'infection et aux défenses de la plante (Behmann, Bohnenkamp et al. 2018, Odilbekov, Armoniené et al. 2018). En collaboration avec l'équipe Ge2POP de l'UMR AGAP et de l'équipe COMIC de l'UMR ITAP des signaux hyperspectraux ont été mesurés par NIRS de manière quotidienne pendant l'interaction entre le blé dur et la septoriose. L'exploitation de ces données et des acquisition complémentaires permettront de proposer une méthode d'analyse non invasive de la réponse du blé à la septoriose et ainsi de l'utiliser ensuite sous différentes contraintes environnementales.

Comment exploiter les méthodes statistiques intégratives pour hiérarchiser les processus modulant les interactions céréales/agents pathogènes ?

A l'issue de ces deux premières étapes nous espérons accumuler des données dynamiques de suivis d'interaction céréales/pathogènes soumises à diverses perturbations environnementales. Les méthodes d'analyses de ce type de données nécessiteront une montée en compétence au sein de l'équipe, ou à minima une collaboration comme cela est prévu dans le cadre du projet Biomodel avec l'UMR MISTEA. Les deux principales questions à résoudre seront :

1. **Développer des méthodes statistiques intégratives qui tiennent compte de la nature dynamique de la mise en place de la résistance**

L'objectif est d'identifier quelles sont les variables clefs qui influent sur la dynamique d'une interaction céréale/champignon et ensuite de pouvoir quantifier et hiérarchiser les effets de ces variables. Des approches de ce type ont permis d'établir une hiérarchie des différents facteurs influençant l'efficacité d'agents de biocontrôle (Ojiambo and Scherm 2006). En partenariat avec des statisticiens de l'UMR MISTEA l'idée est de développer un modèle statistique permettant la modélisation dynamique du développement fongique in planta (Cloez, Daufresne et al. 2019) notamment en extrayant des connaissances sur des données temporelles de l'interaction (Meguelati, Fontez et al. 2019, Meguelati, Fontez et al. 2019).

2. **Développer des méthodes d'analyses pour exploiter des données dynamiques temporelles issues de prise d'image hyperspectrales**

Les méthodes utilisées pour traiter les données hyperspectrales sont généralement soit des méthodes linéaires (analyse en composante principale, analyse discriminante, séparateurs à vastes marges), soit des méthodes non linéaires. Cependant, peu d'outils prennent en compte la dimension temporelle des données hyperspectrales. Des approches ont donc été proposées pour répondre à cette problématique, parmi lesquelles se trouve l'analyse en composante principale avec fenêtre mouvante ("moving window principal component analysis" ou MWPCA) (Cui, Ge et al. 2019). La MWPCA permet de détecter les signaux significatifs correspondant à un changement dans le processus étudié. Nous l'avons mise au point pour le suivi du processus de sénescence chez le blé dur et cette méthode permet un suivi quotidien du processus de sénescence de la feuille (Villesèche et al., en préparation). L'avantage majeur de cette méthode est qu'elle peut être utilisée indépendamment d'un modèle des prédictions qui sont habituellement utilisées pour prédire la composition en azote, chlorophylle et eau qui sont les trois éléments marqueurs du processus et calibrés pour des prises d'images hyperspectrales (Vilmus, Ecarnot et al. 2014). Cette méthode d'analyse permettra donc un suivi dynamique de la nécrose mise en place lors de l'interaction blé/septoriose sans faire d'hypothèses et donc de modèles sur l'évolution de la composition en certains éléments marqueurs. Les résultats préliminaires montrent que nous sommes en mesure de détecter le déclenchement d'un processus dès 7 jours après inoculation. Cette méthode pourra donc être exploitée pour comparer les dynamiques temporelles de mise en place de la maladie dans différents environnements.

Peut-on prédire la réponse immunitaire d'un individu dans un environnement donné ?

La finalité de ce projet serait de pouvoir modéliser l'immunité sous des perturbations environnementales (Peyraud, Dubiella et al. 2017). Une analyse de transcriptomes de riz prélevés sur le terrain a permis de développer des modèles statistiques pour caractériser les influences endogènes et exogènes sur l'expression des gènes au terrain (Nagano, Sato et al. 2012). Leurs résultats indiquent que la dynamique du transcriptome est principalement régie par les rythmes diurnes, la température, l'âge de la plante et le rayonnement solaire. Cependant pour ce type d'analyse si les facteurs explicatifs ne sont pas pris en compte dans le modèle on peut difficilement les identifier. Il s'agirait donc de pouvoir reproduire ce type d'analyse mais en prenant en compte des facteurs dont nous aurons préalablement confirmé le rôle prépondérant dans la perturbation de l'immunité.

Ce type de projet ne peut se faire qu'en partenariat avec des modélisateurs, comme c'est prévu dans le cadre du projet Biomodel avec l'UMR MISTEA. L'objectif serait de pouvoir modéliser les dynamiques de croissance de l'agent pathogène in planta en fonction des facteurs environnementaux ayant un impact sur l'interaction. Ce modèle serait principalement basé sur les processus de croissance et de mortalité du champignon et la représentation de l'état physiologique de l'hôte et de l'impact des différents facteurs abiotiques sur cette physiologie dans les paramètres du modèle. Un couplage avec un modèle de développement de la plantule (Gauthier, Barillot et al. 2020) pourra être discuté pour mieux représenter les interactions hôte-parasite. D'autre part l'identification des facteurs agro-écologiques influençant la maladie pourra être prise en compte dans le cadre d'un modèle en réseau hiérarchique agrégatif (Robin, Bancal et al. 2018, Lamichhane, You et al. 2020). Ce type de projet pourra notamment se développer pendant les projets Mobidiv et Biomodel qui ont débuté en 2021.

Mon projet au sein de l'équipe MOMIE est de mettre en œuvre en partenariat avec l'équipe G2Pop UMR AGAP un mésocosme de blé dur (Figure 5). Ce mésocosme doit être mis en place pour être testé dans le cadre du projet Mobidiv dès 2022. L'ambition sera d'effectuer un suivi dynamique du blé en interaction avec la septoriose. Les premiers tests d'inoculation et de suivi épidémiologique par imagerie hyperspectrale seront faits au printemps 2022 sur divers mélanges de variétés de blé. Par la suite, chaque mésocosme sera soumis à différents facteurs perturbateurs de l'immunité que nous aurons identifiés au travers du projet Biomodel. Des mesures transcriptomiques, métabolomiques et hyperspectrales seront effectuées à différents temps et sur différents tissus. Des modèles statistiques seront proposés pour chaque gènes/traits mesurés prenant en compte les différents facteurs explicatifs dans les paramètres. Ce type de modèle devrait permettre de prédire l'influence des changements environnementaux sur la dynamique de l'interaction blé/septoriose.

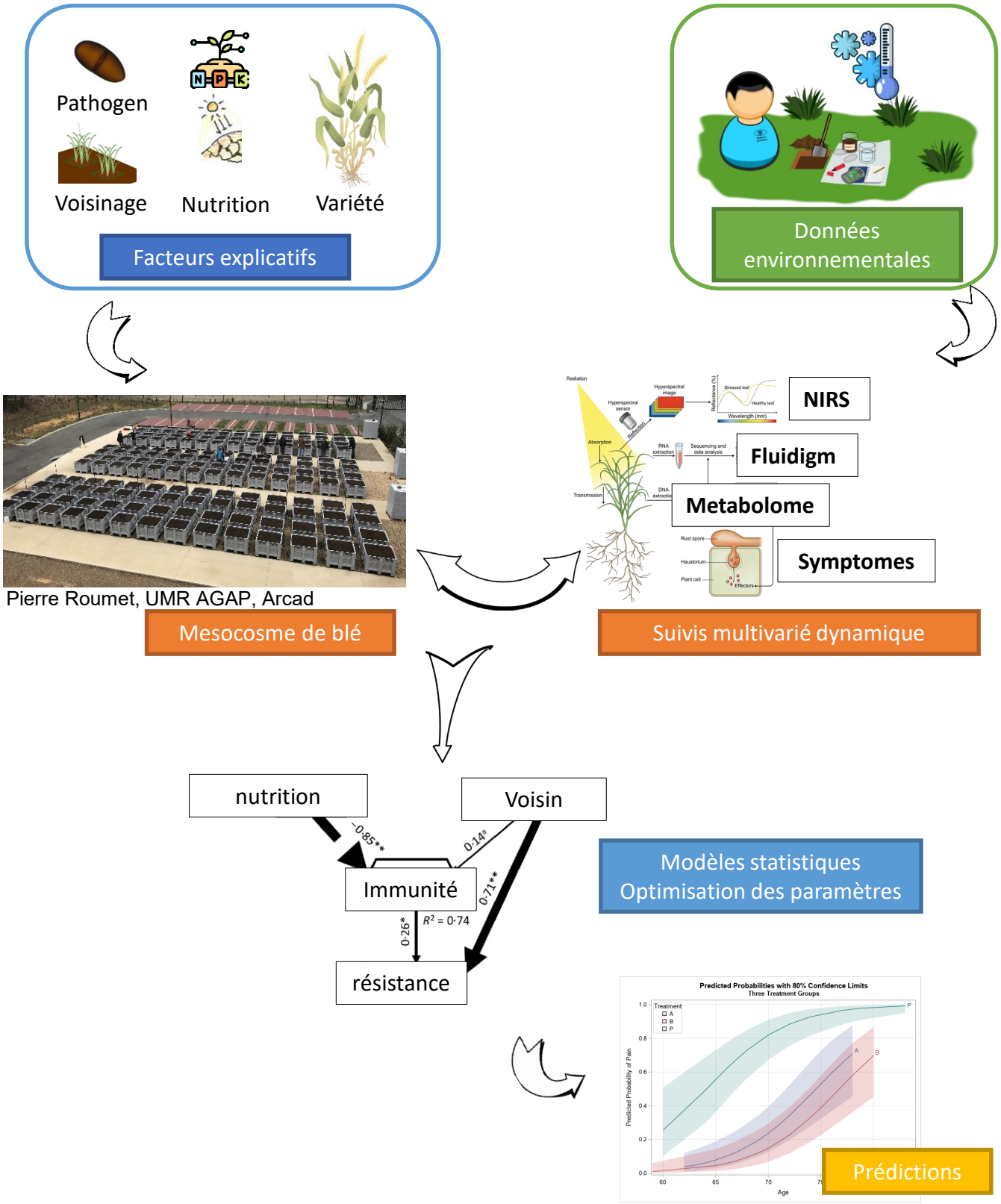


Figure 5 : Schéma récapitulatif du projet de recherche

Dans le cadre d'un partenariat avec l'UMR AGAP une expérience en mésocosme sera mise en place sur blé dur et permettra un suivis dynamique du blé en interaction avec la septoriose. Chaque mésocosme sera soumis à différents facteurs perturbateurs de l'immunité. Des mesures transcriptomiques, métabolomiques et hyperspectrales seront effectuées à différents temps et sur différents tissus. Des modèles statistiques seront proposés pour chaque gènes/traits mesurés prenant en compte les différents facteurs explicatifs dans les paramètres. Ces modèles seront utilisés pour prédire l'immunité du blé dans différentes contraintes environnementales.

Autres activités

Collaborations scientifiques

Pour mes recherches, depuis mon recrutement j'ai eu à cœur de ne travailler que sur des projets de recherche pluridisciplinaires nécessitant de mettre en place des collaborations avec des chercheurs ayant parfois des approches et des schémas conceptuels assez éloignés de mon domaine. On peut citer par exemple des collaborations avec les agronomes du CIRAD à Madagascar lors du projet GARP, les écophysiologistes du CIRAD sur les projets GARP et SEPYA, les généticiens du CIRAD sur les projets HIGHBRED, BURRITOS et MOBIDIV, les écologues du CEFE sur le projet AMUSER, les physiciens et bioanalystes de ITAP pour le projet HYPNOSE, les bioanalystes de MISTEA pour le projet Biomodel. De plus j'interagis de par mes activités dans le RMT Bestim et le consortium Biocontrôle avec de nombreuses entreprises privées du domaine du biocontrôle et de la biostimulation. Cette nécessité de l'approche pluridisciplinaire est au cœur de mon projet de recherche et s'explique par ma vision holistique du métier de chercheur. C'est ainsi que je suis également impliquée dans des projets favorisant l'animation de réseaux scientifiques : projet SUMCROP CREA et le DEFI-CLEF Transition.

Sont listées ci-dessous les collaborations ayant données lieu à des échanges de matériel végétal, à des publications, à des projets de recherche ou à des financements de réseaux scientifiques (ne figurent pas les collaborations dans le cadre des enseignements ou qui ont eu lieu avant 2010):

Au sein des unités de Montpellier : Thomas Kroj, Didier Tharreau (UMR PHIM), Hélène Fréville, Jacques David, Muriel Tavaud, Pierre Roumet, Martin Ecarnot, Nathalie Gorretta, Sylvain Santoni (G2Pop UMR AGAP), Delphine Luquet, Tanguy Lafarge (PAM UMR AGAP), Brigitte Courtois, Julien Frouin (GIV, UMR AGAP), Louis Marie Raboin, Mathilde Sester, Julie Dusserre (UPR AIDA), Cyrille violle, Florian Fort, (ECOPAR UMR CEFE), Ryad Bendoula (COMiC UMR ITAP), Bénédicte Fontez, Céline Casenave (UMR MISTEA), Denis Pesche (UMR ART-DEV).

Avec des unités en France : Marie-Noëlle Brisset (UMR IRHS, Angers), Adrien Gauthier (UMR AGHYLE, UniLaSalle), Delphine Moreau, Marie-Claire Heloir et Sophie Trouvelot (uB2 - UMR Agroécologie, Dijon), Anne Violette lavoir et Thibaut Malausa (UMR UCA, Nice), Eric Tannier (BEAGLE, INRIA Lyon), Annabelle Haudry (LBBE, UCBL Lyon), Cyrille Saintenac (UMR GDEC, Clermont-Ferrand), Jacques-Eric Bergez (UMR AGIR), Benoit Lefebvre (UMR LIPME), Rachel Levy (UMR LEREPS).

Avec des instituts techniques ou des entreprises : Arnaud Boisnard (Centre Français du Riz), Romain Valade, Régis Berthelot (Arvalis), Marie-emmanuelle de Saint Macary (Frayssinet), Emilie Guillard (Eurofins), Marie Turner (Vegenov), Wilfried Remus (Belchim), Camille Profizi (Agrauxine), Frédérique Top (Bayer), Denis Longevialle (IBMA).

Activité d'évaluation, comité de thèse et jury de thèse

Je participe environ trois fois par an au reviewing de publications dans les journaux à comité de lecture. J'essaye de fortement limiter ces activités car je ne souhaite plus participer au système de publication tel qu'il est actuellement organisé.

En 2018 avec Jean-Benoit Morel nous avons été contactés par Frontiers et nous avons édité un « research topic » sur les interactions entre stress biotiques et abiotiques. Il s'agissait de ma première et dernière expérience comme éditrice associée. Cette expérience m'a confortée dans ma démarche de ne pas vouloir participer au système d'évaluation des publications scientifiques.

Je suis également contactée régulièrement pour l'évaluation de projets de recherche, notamment pour les projets France AgriMer.

En 2021 j'ai participé au jury d'évaluation HCERES de l'UMR SAVE de Bordeaux. Cette première participation à un jury HCERES m'a permis de mieux comprendre le fonctionnement de ces évaluations et me permettra de participer plus facilement à ce type d'évaluation à l'avenir.

J'ai participé à trois comité de thèse :

- Thomas Simon (2012-2015) au sein de l'UMR Environnement et Grande Culure à l'INRAE de Grignon sur « Les Interactions hôte-pathogène à l'échelle foliaire : comment l'état physiologique des feuilles module-t-il la colonisation et l'exploitation de la feuille par *Mycosphaerella graminicola* ? »
- Yoann Aigu (2014-2017) au sein de l'UMR 1349 à Rennes sur « La réponse à l'infection par la hernie chez le colza peut-elle être modulée par la contrainte azotée »
- Ludivine Guigard (2020-2023) au sein de l'équipe BRIO à l'UMR PHIM sur « les réponses phénotypiques et moléculaires du riz au cours d'interactions avec des bactéries qui lui sont naturellement associées: applications pour le bio-contrôle des phytopathogènes »

J'ai participé à cinq jury de thèse en tant qu'examinatrice :

- Camille Verly qui a effectué sa thèse à l'UMR Bioger, sous la direction de Alia Dellagi et Loic Rajjou et en collaboration avec Marie-Emmanuelle de Saint Macary de Staphyt. La soutenance a eu lieu en juin 2019 sur « Impact de la fertilisation azotée et du stade de la plante sur l'efficacité des stimulateurs de défense des plantes (SDP) ».
- Safa Ben Krima qui a effectué sa thèse à l'UMR Bioger, sous la direction de Thierry Marcel et Frédéric Suffert. La soutenance a eu lieu en décembre 2020 sur « Adaptation des champignons phytopathogènes à des peuplements hôtes génétiquement hétérogènes – cas du pathosystème blé dur–*Zymoseptoria tritici* »
- Juliette Benejam qui a effectué sa thèse à l'UMR 1345 à l'IRHS angers, sous la direction de Charles-Eric Durel et Laure Perchepied, avec le co-encadrement de Marie-Noëlle Brisset. La soutenance a eu lieu en février 2021 sur « Résistances du pommier à la tavelure et au feu bactérien : Interactions entre les résistances génétiques et induites par les SDP »
- Manon Vignassa qui a effectué sa thèse au sein de l'UMR Qualisud à la Réunion, sous la direction de Marc Chillet et de Sabine Schorr-Galindo, avec le co-encadrement de Jean-Christophe Meile. La soutenance a eu lieu en juin 2021 sur « Tache noire de l'ananas : déterminisme du processus infectieux par approches moléculaire et

biochimique ».

- Erwan Chavonet qui a effectué sa thèse au sein de l'UMR 1345 IHRS sous la direction de Marie-Noëlle Brisset, Alexandre Degrave et Matthieu Gaucher. La soutenance a eu lieu en janvier 2022 sur « Caractérisation d'un effecteur de résistance du pommier à *Erwinia amylovora* induit par un stimulateur de défenses des plantes (ASM), et étude de l'impact de la chaleur sur l'efficacité du traitement ».

Animation scientifique, réseaux

- <u>Animation de réseaux scientifiques :</u>
    - Je fais partie du comité de direction du DEFI CLEF « Les transitions des systèmes agricoles et alimentaires vers l'agroécologie » qui a été financé en 2022 a hauteur de 2 millions d'euros par la région Occitanie. L'ambition du Défi-Clef est de soutenir des recherches transdisciplinaires pour mieux comprendre et évaluer les processus des transitions qui sont en train de se jouer et de co-construire avec les acteurs concernés (chercheurs, décideurs publics, acteurs économiques, consommateurs,…) des éléments de solutions aux différentes échelles de la chaine de production-transformation-consommation des produits agricoles. Il s'agit ainsi de financer des projets de différentes ampleurs afin de mettre en pratique une recherche transdisciplinaire sur le territoire. Avec les autres membres de ce comité de direction Jacques-Eric Bergez (UMR AGIR, porteur du défi-clef), Benoit Lefebvre (UMR LIPME), Rachel Levy (UMR LEREPS), Denis Pesche (UMR ART-DEV) nous organisons un Appel à manifestation d'idée en 2022 et la coordination pour la mise en œuvre des projets qui seront déconstruits/reconstruits et finalement retenus suite à cet appel.
    - Pendant une dizaine d'année j'ai fait partie de l'animation du réseau IMH (Interaction Hôte/Micro-organisme). Ce réseau visait à rassembler la communauté scientifique du Languedoc-Roussillon qui étudiait les interactions animal ou végétal avec des micro-organismes symbiotes ou pathogènes Nous organisions une journée scientifique par an. Depuis 2019 le réseau n'est plus actif.
    - Je fais partie du projet CREA « Collectif interdisciplinaire de réflexion sur l'utilisation des plantes de service pour la REgulation des bioAgresseurs en agriculture » financé dans le cadre du Métaprogramme INRAE sur la gestion durable et la santé des cultures. L'objectif est de fédérer une communauté scientifique interdisciplinaire sur la thématique des plantes de service pour la gestion des bioagresseurs (ravageurs, maladies, adventices) dans différents systèmes de production (grandes cultures, maraîchage, arboriculture) et à la mobiliser pour développer un cadre conceptuel sur les traits impliqués dans la régulation des bioagresseurs par les plantes de service.
    - Je suis par ailleurs invitée régulièrement à des séminaires/réunions de réseaux nationaux comme EMBA, ELICITRA, PO2N, GIE blé dur, PhytobiomM

- <u>Organisation de conférence</u>
    - Tous les deux ans, depuis 2016, nous organisons avec l'association PO2N (Pesticides Organiques d'Origine Naturelle) le congrès « Natural Products and Biocontrol » à Perpignan.
    - Je participe également à l'organisation de la CIMA (Conférence Internationale sur

les Maladies des Plantes) à destination des professionnels.
    - Je vais co-organiser avec un collègue suédois du SLU une session sur l'enseignement de la pathologie végétale lors du prochain congrès international de pathologie végétale à Lyon ICPP 2023.
    - J'ai participé également au conseil scientifique de la « Phytobiom Conference » qui a eu lieu en décembre 2018 à Montpellier.
    - Je participe à l'organisation du prochain congrès de la SFBV (Société Française de Biologie Végétale) prévu en août 2022 à Montpellier.
    - Je participe à l'organisation d'un workshop satellite prévu en amont de la prochaine ICPP (International Conference of Plant Pathology) en août 2023.

- <u>Implication dans le collectif de recherche</u>
    - Depuis 2016, je fais également partie des membres élus du conseil d'administration de la SFP (Société Française de Phytopathologie). Nous finançons notamment la participation de doctorants à des congrès dans le domaine de la phytopathologie, et nous animons la communauté scientifique des phytopathologistes francophones via un site web et une liste de diffusion que j'administre.
    - Enfin depuis 2018, je suis élue pour la section CNECA n°5 qui organise l'évaluation des dossiers quadriennaux et des promotions des maîtres de conférence affiliés au ministère de l'agriculture.

Réseaux professionnels et activités de transfert

Depuis quelques années j'ai eu à cœur de développer une activité de transfert notamment sur la thématique du biocontrôle et en particulier des stimulateurs de défense des plantes (SDP). La filière s'intéresse aux facteurs influençant la diversité et la complexité du système immunitaire d'une culture afin de pouvoir mieux positionner et piloter ces produits. En effet, une des difficultés actuelles majeures pour cette filière est que les produits qui semblent pourtant efficaces au laboratoire et en serre ont une efficacité très aléatoire sur le terrain. Il est donc essentiel de comprendre comment les pratiques culturales, et les facteurs environnementaux impactent la mise en place de l'induction des défenses par les SDP. Mes activités de recherche présentent donc un intérêt direct pour aider cette filière et participer à lever les freins au développement de ces produits.

Depuis 2018 je fais partie du « comité de direction » de la chaire d'entreprise Agrosys (http://agrosys.fr/) avec deux autres enseignants chercheurs et une ingénieure. Au sein de la chaire j'anime entre autre depuis 2014 un axe lié à la filière biocontrôle. Dans ce cadre j'ai organisé deux journées thématiques afin de rassembler des acteurs de la filière. Une journée en 2017 sur l'expérimentation des produits de biocontrôle et une autre en 2020 sur l'intégration du biocontrôle dans les systèmes de culture. Je travaille cette thématique avec les différentes entreprises partenaires de la chaire d'entreprise. Cette activité m'a permis également de développer des liens avec deux des principales entreprises d'expérimentations Eurofins et Staphyt.

Depuis 2020 je suis également membre de l'équipe opérationnelle du consortium biocontrôle qui participe à l'animation et la coordination du consortium. La stratégie du consortium est de focaliser ses efforts sur des recherches et actions précompétitives visant à augmenter

l'expertise et le savoir-faire de la communauté et de catalyser l'ensemble des initiatives de ses membres. De par son activité d'élaboration de propositions d'actions co-construites par les acteurs publics et privés, le consortium est également un point de contact pour porter dans ce domaine les questions d'orientation des stratégies de recherche et innovation. Nous nous réunissons une fois par mois avec des représentants des instituts techniques, des entreprises privées ainsi que les animateurs INRAE du consortium pour arbitrer les stratégies de financement et les directions scientifiques du consortium.

Cette activité de développement de mon réseau a abouti à mon implication dans l'animation du RMT (Réseau Mixte et Technologique) Bestim pour lequel nous avons obtenu un financement et qui a débuté ces activités en janvier 2021. Les 55 partenaires sont des instituts de recherche, d'enseignements supérieurs et secondaires, des instituts de recherche appliquée et de développement agricoles. Ces partenaires couvrent les différentes filières de productions végétales : grandes cultures, vigne, fruits et légumes, horticulture et plantes aromatiques et médicinales. Les domaines d'intervention des partenaires couvrent un large spectre de l'échelle TRL (de 3 à 9). Cette diversité est nécessaire car le RMT se propose d'explorer et de mettre en application le concept novateur d'immunité agroécologique, ce qui implique de mobiliser l'ensemble des acteurs allant de la recherche à l'agriculteur. L'objectif du RMT BESTIM ne s'arrête pas à la seule compréhension des mécanismes physiologiques mis en jeu par l'application de différents leviers, seuls ou combinés et impactant l'immunité. Il ambitionne, durant les 5 ans de la période d'agrément (2021 – 2025), de transférer cette connaissance du laboratoire au terrain et de les associer à d'autres leviers alternatifs déjà disponibles ou en cours de mise au point pour aboutir à des systèmes de culture reconçus et tendant vers du « bas intrants ».

Activité d'enseignement

Depuis octobre 2010, je suis recrutée comme maître de conférences dans le département Biologie et Écologie de Montpellier SupAgro. J'enseigne la pathologie végétale dans les cursus d'ingénieur agronome, de master et de licence professionnelle gérés par ce département. J'effectue en moyenne 220 h équivalent TD et sur les quatre dernières années, mon temps était réparti à 35% pour des cours magistraux, en majorité avec des groupes de 30 élèves ; 41% de TP/TD et 24% d'actions spécifiques (jurys, visites, suivis d'étudiants). Depuis 2016, je suis coresponsable du semestre S7 (niveau M1) « Vers des agricultures durables » (120 étudiants). Il s'agit d'un semestre pluridisciplinaire regroupant l'agronomie, la zootechnie et la biologie végétale. J'ai également la responsabilité de l'organisation d'un module niveau M1 en S7 et de deux modules niveau M2 en S9 (spécialisation ingénieur).

Je co-anime depuis 2013 un groupe d'initiative pédagogique qui a pour but de participer au développement de nouvelles pratiques pédagogiques au sein de l'établissement. Au cours de ces dernières années j'ai donc activement participé à l'évolution de mes enseignements ; mais également mes activités ont participé à l'évolution des pratiques au sein de l'établissement. Cette activité se traduit également par différentes productions pédagogiques (cours en ligne, vidéos pédagogiques, un jeu de plateau, webdocumentaire). Un exemple de réalisation récente est ce webdocumentaire sur l'approche système : https://www.supagro.fr/ress-tice/1-PARTAGE/WEBDOCAE/Webdoc_systemes/#Accueil. J'ai également coordonné le projet Evidap (financement agropolis) (https://www.supagro.fr/EviDAP/), j'ai participé au projet Ussein de montage d'un parcours de licence dans une université au Sénégal

(https://www.ussein.sn/), j'ai participé aux projets Agropolis Cultivar (https://www.cultivar-flagship.net/fr) et au projet Erasmus Escapad (https://escapade-erasmus.eu/). Ainsi en août 2021 nous avons organisé une école d'été à Alnarp en Suède dont le but était justement de partager entre enseignants des universités partenaires autour des pratiques pédagogiques en amélioration des plantes. Ce projet a donné lieu à une publication de pédagogie **(Rose, Polesny et al. 2021)**.

L'organisation et le choix de mes enseignements sont conçus et évoluent en fonction des enjeux actuels de ma discipline. Ces dernières années j'ai particulièrement développé les aspects de « Biocontrôle » des maladies du fait d'une demande de plus en plus forte de la société et de la filière pour ce type de lutte. J'ai également commencé à développer des interventions sur l'agriculture numérique et son utilisation en protection des plantes car cette compétence est également de plus en plus demandée dans les fiches de postes de nos étudiants diplômés. Dans ce cadre nous avons pu obtenir un financement par MUSE pour la mise en place d'un dispositif pédagogique : l'agrofablab qui a ouvert en janvier 2022 (http://www.agrofablab.fr/). Enfin je développe la collaboration avec mes collègues en data-science pour espérer participer à la promotion de cette discipline, notamment en lien avec des thématiques sur l'agroécologie. Dans ce cadre nous organisons un workshop sur les statistiques pour les expérimentations en agroécologie en 2023.

De manière générale dans le cadre de la création de l'Institut Agro issu de la fusion des écoles d'ingénieurs agronomes de Rennes, Angers, Dijon et Montpellier plusieurs projets vont être proposés autour de la transition agroécologique auxquels j'ambitionne de participer.

Conclusion

J'ai présenté ici le bilan des différentes activités que j'ai poursuivies autour de l'immunité des céréales et de leur modulation par l'environnement. De la même manière que les résultats que j'ai obtenus au cours de ma carrière ont toujours été le fruit de collaborations parfois interdisciplinaires, le projet que j'ai présenté est aussi le projet d'un collectif que nous avons récemment rassemblé au sein de l'équipe MOMIE. Mon rôle sera de coordonner la trajectoire scientifique de cette équipe et de favoriser les collaborations lorsque notre équipe ne pourra pas explorer certaines hypothèses. C'est donc un projet que je ne peux clairement pas mener seule ou sur la base de mes seules compétences ; mais je pense avoir démontré que c'est ma pratique de la recherche de ne pouvoir l'envisager qu'au sein d'un collectif.

Annexes

Nombre, rang par auteur	Premier	Dernier	Autre	Total
Articles dans revues à comité de lecture	5	1	8	14
Articles dans revues sans comité de lecture	1	0	0	1
Chapitres d'ouvrage	2	0	1	3
Communications invitées	1	0	0	1
Communications congrès	10	0	0	10

Articles dans des revues internationales avec comité de lecture

- Vergne E[1], Ballini E[1], Marques S, Sidi Mammar B, Droc G, Gaillard S, Bourot S, DeRose R, Tharreau D, Notteghem JL, Lebrun MH, Morel JB. Early and specific gene expression triggered by rice resistance gene Pi33 in response to infection by ACE1 avirulent blast fungus. New Phytologist, **2007**;174:159-71
- Ballini E.[1], Berruyer R.[1], Morel JB., Lebrun MH., Nottéghem JL., Tharreau D. Modern elite rice varieties of the 'Green Revolution' have retained a large introgression from wild rice around the Pi33 rice blast resistance locus. New Phytologist, **2007**;175:340-50
- Vergne E, Ballini E, Droc G, Tharreau D, Nottéghem JL, Morel JB. ARCHIPELAGO: a dedicated resource for exploiting past, present, and future genomic data on disease resistance regulation in rice. Mol Plant Microbe Interact, **2008**: 21:869-878
- Ballini E, Morel JB, Droc G, Price A, Courtois B, Notteghem JL, Tharreau D. A genome-wide meta-analysis of rice blast resistance genes and quantitative trait loci provides new insights into partial and complete resistance. Mol Plant Microbe Interact, **2008**: 21:859-868[2]
- Vergne E, Grand X, Ballini E, Chalvon V, Saindrenan P, Tharreau D, Notteghem JL, Morel JB. Preformed expression of defense is a hallmark of partial resistance to rice blast fungal pathogen Magnaporthe oryzae. BMC Plant biology, **2010**:10:206
- Ballini E, Nguyen TT. and Morel JB. Diversity and genetics of nitrogen-induced susceptibility to the blast fungus in rice and wheat. Rice **2013**, 6:32
- Ballini E, Lauter N. and Wise R. Prospects for Advancing Defense to Cereal Rusts through Genetical Genomics. Frontiers in Plant-Science **2013**, 4: 117
- Raboin L-M, Ballini E, Tharreau D, Ramanantsoanirina A, Frouin J, Courtois B, Ahmadi N. **2016**. Association map-ping of resistance to rice blast in upland field conditions. Rice 9, 59.
- Bidzinski P, Ballini E, Ducasse A, Michel C, Zuluaga P, Genga A, Chiozzotto R, Morel J-B. **2016**. Transcriptional Basis of Drought-Induced Susceptibility to the Rice Blast Fungus Magnaporthe oryzae. Frontiers in Plant Science : 7 :1558.
- Huang H, Nguyen Thi Thu T, He X, Gravot A, Bernillon S, Ballini E, Morel JB. **2017**. Increase of Fungal Pathogenicity and Role of Plant Glutamine in Nitrogen-Induced Susceptibility (NIS) To Rice Blast. Frontiers in Plant Science : 8:265.
- Ballini, E., M. Tavaud, A. Ducasse, D. Sanchez, E. Paux, J. Kitt, G. Charmet, D. Audigeos, P. Roumet, J. David and J.-B. Morel **2020**. Genome wide association mapping for resistance to multiple fungal pathogens in a panel issued from a broad composite cross-population of tetraploid wheat Triticum turgidum. Euphytica 216(6): 92.
- Frontini, M., Boisnard, A., Frouin, J., Ouikene M, Morel JB and Ballini E. **2021** Genome-

[1] Les auteurs ont contribués également aux travaux.

[2] 7ème article du journal MPMI le plus téléchargé de l'année 2008

wide association of rice response to blast fungus identifies loci for robust resistance under high nitrogen. BMC Plant Biol 21, 99.
- Pélissier Rémi, Buendia Luis, Brousse Andy, Temple Coline, Ballini Elsa, Fort Florian, Violle Cyrille, Jean-Benoit Morel, **2021** Plant neighbour-modulated susceptibility to pathogens in intraspecific mixtures, Journal of Experimental Botany, 2021;, erab277
- Montazeaud Germain; Flutre Timothée; Ballini Elsa; Morel Jean-Benoit; David Jacques; Girodolle Johanna; Rocher Aline; Ducasse Aurélie; Violle Cyrille; Fort Florian; Fréville Hélène. **2022** From cultivar mixtures to allelic mixtures: opposite effects of allelic richness between genotypes and genotype richness in wheat. New Phytologist.

Des publications dont le processus d'écriture est très finalisé :
- Pélissier R., Temple C, Ducasse A, Brousse A, Ballini E, Colombo M, Frouin J, Qin X, Huang H, Fréville H, David J, Fort F, Violle C and Morel JB. Plant-plant interactions are critical to pathogen resistance in cereal mixtures. Soumission prevue février 2022
- Villesèche H., Ballini E, Bendoula R. Gorreta N. Roumet P and Ecarnot M. Unsupervised analysis of NIRS spectra to assess leaf senescence. Soumission prevue février 2022.
- Pélissier R, Ballini E, Frouin J, Ducasse A, Violle C and Morel JB. A typical molecular and pathological response in rice is driven by a single locus in its neighbour. Soumission prevue mars 2022.
- Opportunities and risks on the synergies-antagonisms of service plants for the regulation of bioaggressors (pests, diseases, weeds). Article d'opinion rédigé par le collectif du projet CREA. En cours de rédaction pour une soumission prévue au printemps 2022.
- Frontini M., Boisnard A., Thomas C., Ballini E., Lafarge T. Post-anthesis nitrogen uptake in temperate rice, a characteristic of early-maturing genotypes, is associated with stay-green pattern and small individual leaf area. Soumis à Field Crop Research en 2021 mais nécessite une relecture majeure.
- Frontini M., Morel JB., Lafarge T. Ballini E., Increased rice susceptibility to rice blast is related to post flowering nitrogen assimilation efficiencies. Résumé proposé pour une soumission Juillet 2022 à Frontiers in Plant Biology.
- Julien Rose, Zbynek Polesny, Elsa Ballini, Marie-Stéphane Tixier, Dominique This. Innovative teaching approaches in applied plant sciences: experiences from European universities within the ESCAPAdE network. 2021. ⟨hal-03462401v2⟩

Chapitre d'ouvrage

Ballini E., Vergne E., Tharreau D., Nottéghem J.L., Morel J.B. ARCHIPELAGO : towards bridging the gap between molecular and genetic information in rice blast disease resistance. In Wang G.L., (ed.), Valent B., (ed.). Advances in Genetics, Genomics and Control of Rice Blast Disease **2009**. Springer, p. p.417-425. (vol. 32).
Ballini E, Morel JB. New insights arising from genomics for enhancing rice resistance against the blast fungus. Book section: Genomics of Plant Genetic Resources. Ed Springer Netherlands **2014**.
Gaudriault S., Volkoff A.N., Ballini E., Neema C. **2015**. Changement climatique & interactions entre organismes. In. Compétences de recherche de Montpellier et du Languedoc-Roussillon dans l'étude des impacts et adaptations au changement climatique. Montpellier, France: Agropolis International (Dossiers d'Agropolis International, vol. 20).

Bibliographie

Adamski, N. M., P. Borrill, J. Brinton, S. A. Harrington, C. Marchal, A. R. Bentley, W. D. Bovill, L. Cattivelli, J. Cockram, B. Contreras-Moreira, B. Ford, S. Ghosh, W. Harwood, K. Hassani-Pak, S. Hayta, L. T. Hickey, K. Kanyuka, J. King, M. Maccaferrri, G. Naamati, C. J. Pozniak, R. H. Ramirez-Gonzalez, C. Sansaloni, B. Trevaskis, L. U. Wingen, B. B. Wulff and C. Uauy (2020). "A roadmap for gene functional characterisation in crops with large genomes: Lessons from polyploid wheat." Elife **9**.

Ah-Fong, A. M. V., M. S. Kagda, M. Abrahamian and H. S. Judelson (2019). "Niche-specific metabolic adaptation in biotrophic and necrotrophic oomycetes is manifested in differential use of nutrients, variation in gene content, and enzyme evolution." PLOS Pathogens **15**(4): e1007729.

Alexandersson, E., D. Jacobson, M. A. Vivier, W. Weckwerth and E. Andreasson (2014). "Field-omics—understanding large-scale molecular data from field crops." Frontiers in Plant Science **5**(286).

Alexandersson, E., T. Mulugeta, Å. Lankinen, E. Liljeroth and E. Andreasson (2016). "Plant Resistance Inducers against Pathogens in Solanaceae Species—From Molecular Mechanisms to Field Application." International Journal of Molecular Sciences **17**(10): 1673.

Anderegg, J., A. Hund, P. Karisto and A. Mikaberidze (2019). "In-Field Detection and Quantification of Septoria Tritici Blotch in Diverse Wheat Germplasm Using Spectral-Temporal Features." Front Plant Sci **10**: 1355.

Arimoto, Y., Y. Homma and R. Yoshino (1991). "Generational succession of DL-Alanine dodecylester HCI-included resistance to blast disease in rice plants." Ann. Phytopath. Soc. Japan **57**: 522-525.

Badri, D. V., J. M. Chaparro, D. K. Manter, E. Martinoia and J. M. Vivanco (2012). "Influence of ATP-Binding Cassette Transporters in Root Exudation of Phytoalexins, Signals, and in Disease Resistance." Frontiers in plant science **3**: 149-149.

Ballini, E., R. Berruyer, J. B. Morel, M. H. Lebrun, J. L. Notteghem and D. Tharreau (2007). "Modern elite rice varieties of the 'Green Revolution' have retained a large introgression from wild rice around the Pi33 rice blast resistance locus." New Phytologist New Phytol. **175**(28): 340-350.

Ballini, E., H. Huang and J. B. Morel (2017). Impact of agricultural practicies on plant disease: what can we learn for resistance inducers optimisation? Ecological perspectives of induced resistance in plants and multitrophic interactions in soil., Riva del Gardan Trentino, Italy.

Ballini, E., N. Lauter and R. Wise (2013). "Prospects for advancing defense to cereal rusts through genetical genomics." Frontiers in Plant Science **4**(117).

Ballini, E. and J.-B. Morel (2014). New Insights Arising from Genomics for Enhancing Rice Resistance Against the Blast Fungus. Genomics of Plant Genetic Resources: Volume 2. Crop productivity, food security and nutritional quality. R. Tuberosa, A. Graner and E. Frison. Dordrecht, Springer Netherlands**:** 267-289.

Ballini, E., J. B. Morel, G. Droc, A. Price, B. Courtois, J. L. Notteghem and D. Tharreau (2008). "A genome-wide meta-analysis of rice blast resistance genes and quantitative trait loci provides new insights into partial and complete resistance." Mol Plant Microbe Interact **21**(7): 859-868.

Ballini, E., T. T. Nguyen and J.-B. Morel (2013). "Diversity and genetics of nitrogen-induced susceptibility to the blast fungus in rice and wheat." Rice **6**(1): 1-13.

Ballini, E., M. Tavaud, A. Ducasse, D. Sanchez, E. Paux, J. Kitt, G. Charmet, D. Audigeos, P. Roumet, J. David and J.-B. Morel (2020). "Genome wide association mapping for resistance to multiple fungal pathogens in a panel issued from a broad composite cross-population of tetraploid wheat Triticum turgidum." Euphytica **216**(6): 92.

Ballini, E., E. Vergne, D. Tharreau, J. Nottéghem and J. Morel (2009). ARCHIPELAGO: Towards Bridging the Gap Between Molecular and Genetic Information in Rice Blast Disease Resistance.

Beatty, P. H., R. T. Carroll, A. K. Shrawat, D. Guevara and A. G. Good (2013). "Physiological analysis of nitrogen-efficient rice overexpressing alanine aminotransferase under different N regimes." Botany **91**(12): 866-883.

Behmann, J., D. Bohnenkamp, S. Paulus and A.-K. Mahlein (2018). "Spatial Referencing of Hyperspectral Images for Tracing of Plant Disease Symptoms." Journal of Imaging **4**(12): 143.

Bhandari, A., J. Bartholomé, T.-V. Cao-Hamadoun, N. Kumari, J. Frouin, A. Kumar and N. Ahmadi (2019). "Selection of trait-specific markers and multi-environment models improve genomic predictive ability in rice." PLOS ONE **14**(5): e0208871.
Bidzinski, P., E. Ballini, A. Ducasse, C. Michel, P. Zuluaga, A. Genga, R. Chiozzotto and J.-B. Morel (2016). "Transcriptional basis of drought-induced susceptibility to the rice blast fungus *Magnaporthe oryzae*." Frontiers in Plant Science **7**(1558).
Bijma, P. (2014). "The quantitative genetics of indirect genetic effects: a selective review of modelling issues." Heredity (Edinb) **112**(1): 61-69.
Bohnenkamp, D., J. Behmann, S. Paulus, U. Steiner and A.-K. Mahlein (2021). "A Hyperspectral Library of Foliar Diseases of Wheat." Phytopathology® **0**(ja): null.
Bohnert, H. U., I. Fudal, W. Dioh, D. Tharreau, J. L. Notteghem and M. H. Lebrun (2004). "A putative polyketide synthase/peptide synthetase from Magnaporthe grisea signals pathogen attack to resistant rice." The Plant Cell **166**: 2499-2513.
Bolton, M. D. (2009). "Primary metabolism and plant defense—Fuel for the fire." Molecular Plant-Microbe Interactions **22**(5): 487-497.
Cai, H. M., Y. G. Lu, W. B. Xie, T. Zhu and X. M. Lian (2012). "Transcriptome response to nitrogen starvation in rice." Journal of Biosciences **37**(4): 731-747.
Cipollini, D., D. Walters and C. Voelckel (2017). Costs of Resistance in Plants: From Theory to Evidence. Insect-Plant Interactions, Annual Plant Reviews book series**:** 263-307.
Cloez, B., T. Daufresne, M. Kerioui and B. Fontez (2019). "Galton-Watson process and bayesian inference: A turnkey method for the viability study of small populations." arXiv preprint arXiv:1901.09562.
Cohen, S. P. and J. E. Leach (2019). "Abiotic and biotic stresses induce a core transcriptome response in rice." Scientific Reports **9**(1): 6273.
Collins, C. D., J. D. Bever and M. H. Hersh (2020). "Community context for mechanisms of disease dilution: insights from linking epidemiology and plant–soil feedback theory." Annals of the New York Academy of Sciences **1469**(1): 65-85.
Courtois, B., J. Frouin, R. Greco, G. Bruschi, G. Droc, C. Hamelin, M. Ruiz, G. Clément, J.-C. Evrard, S. van Coppenole, D. Katsantonis, M. Oliveira, S. Negrão, C. Matos, S. Cavigiolo, E. Lupotto, P. Piffanelli and N. Ahmadi (2012). "Genetic Diversity and Population Structure in a European Collection of Rice." Crop Science **52**(4): 1663-1675.
Cui, Y., W. Ge, J. Li, J. Zhang, D. An and Y. Wei (2019). "Screening of maize haploid kernels based on near infrared spectroscopy quantitative analysis." Computers and Electronics in Agriculture **158**: 358-368.
David, J., Y. Holtz, V. Ranwez, S. Santoni, G. Sarah, M. Ardisson, G. Poux, F. Choulet, C. Genthon, P. Roumet and M. Tavaud-Pirra (2014). "Genotyping by sequencing transcriptomes in an evolutionary pre-breeding durum wheat population." Molecular Breeding **34**(4): 1531-1548.
Dean, R., J. A. L. Van Kan, Z. A. Pretorius, K. E. Hammond-Kosack, A. Di Pietro, P. D. Spanu, J. J. Rudd, M. Dickman, R. Kahmann, J. Ellis and G. D. Foster (2012). "The Top 10 fungal pathogens in molecular plant pathology." Molecular plant pathology **13**(4): 414-430.
Debat, V. and P. David (2001). "Mapping phenotypes: canalization, plasticity and developmental stability." Trends in Ecology & Evolution **16**(10): 555-561.
Delteil, A., M. Blein, O. Faivre-Rampant, A. Guellim, J. Estevan, J. Hirsch, R. Bevitori, C. Michel and J. B. Morel (2012). "Building a mutant resource for the study of disease resistance in rice reveals the pivotal role of several genes involved in defence." Mol Plant Pathol **13**(1): 72-82.
Delteil, A., E. Gobbato, B. Cayrol, J. Estevan, C. Michel-Romiti, A. Dievart, T. Kroj and J. B. Morel (2016). "Several wall-associated kinases participate positively and negatively in basal defense against rice blast fungus." BMC Plant Biology **16**(1): 17.
Devanna, B. N., R. Jaswal, P. K. Singh, R. Kapoor, P. Jain, G. Kumar, Y. Sharma, S. Samantaray and T. R. Sharma (2021). "Role of transporters in plant disease resistance." Physiologia Plantarum **171**(4): 849-867.
Dinh, H. X., D. Singh, S. Periyannan, R. F. Park and M. Pourkheirandish (2020). "Molecular genetics of leaf rust resistance in wheat and barley." Theoretical and Applied Genetics **133**(7): 2035-2050.

Douma, J. C., J. de Vries, E. H. Poelman, M. Dicke, N. P. R. Anten and J. B. Evers (2019). "Ecological significance of light quality in optimizing plant defence." Plant Cell Environ **42**(3): 1065-1077.
Droc, G., C. Périn, S. Fromentin and P. Larmande (2008). "OryGenesDB 2008 update: database interoperability for functional genomics of rice." Nucleic Acids Research **37**(suppl_1): D992-D995.
Duan, G., C. Li, Y. Liu, X. Ma, Q. Luo and J. Yang (2021). "Magnaporthe oryzae systemic defense trigger 1 (MoSDT1)-mediated metabolites regulate defense response in Rice." BMC Plant Biology **21**(1): 40.
Duba, A., K. Goriewa-Duba and U. Wachowska (2018). "A Review of the Interactions between Wheat and Wheat Pathogens: Zymoseptoria tritici, Fusarium spp. and Parastagonospora nodorum." International Journal of Molecular Sciences **19**(4): 1138.
Dusserre, J., H. Raveloson, R. Michellon, E. Gozé, S. Auzoux and M. Sester (2017). "Conservation agriculture cropping systems reduce blast disease in upland rice by affecting plant nitrogen nutrition." Field Crops Research **204**: 208-221.
Elicitra, R. (2018). les stimulateurs de défense des plantes, ACTA edition.
Fabre, F., E. Rousseau, L. Mailleret and B. Moury (2015). "Epidemiological and evolutionary management of plant resistance: optimizing the deployment of cultivar mixtures in time and space in agricultural landscapes." Evolutionary applications **8**(10): 919-932.
Fagard, M., A. Launay, G. Clément, J. Courtial, A. Dellagi, M. Farjad, A. Krapp, M.-C. Soulié and C. Masclaux-Daubresse (2014). "Nitrogen metabolism meets phytopathology." Journal of Experimental Botany **65**(19): 5643-5656.
Fekih, R., H. Takagi, M. Tamiru, A. Abe, S. Natsume, H. Yaegashi, S. Sharma, S. Sharma, H. Kanzaki, H. Matsumura, H. Saitoh, C. Mitsuoka, H. Utsushi, A. Uemura, E. Kanzaki, S. Kosugi, K. Yoshida, L. Cano, S. Kamoun and R. Terauchi (2013). "MutMap+: Genetic Mapping and Mutant Identification without Crossing in Rice." PLOS ONE **8**(7): e68529.
Félix, M.-A. and M. Barkoulas (2015). "Pervasive robustness in biological systems." Nature Reviews Genetics **16**(8): 483-496.
Fernandez, J., M. Marroquin-Guzman and R. A. Wilson (2014). "Mechanisms of Nutrient Acquisition and Utilization During Fungal Infections of Leaves." Annual Review of Phytopathology **52**(1): 155-174.
Fernandez, J. and R. A. Wilson (2012). "Why no feeding frenzy? Mechanisms of nutrient acquisition and utilization during infection by the rice blast fungus *Magnaporthe oryzae*." Molecular Plant-Microbe Interactions **25**(10): 1286-1293.
Field, B., F. Jordán and A. Osbourn (2006). "First encounters—Deployment of defence-related natural products by plants." The New phytologist **172**: 193-207.
Frontini, M. (2021). Prélèvement et utilisation de l'azote chez le riz et relations avec la sensibilité à la pyriculariose. PhD, University of Montpellier.
Frontini, M., A. Boisnard, J. Frouin, M. Ouikene, J. B. Morel and E. Ballini (2021). "Genome-wide association of rice response to blast fungus identifies loci for robust resistance under high nitrogen." BMC Plant Biology **21**(1): 99.
Fujiwara, T., S. Maisonneuve, M. Isshiki, M. Mizutani, L. Chen, H. L. Wong, T. Kawasaki and K. Shimamoto (2010). "Sekiguchi lesion gene encodes a cytochrome P450 monooxygenase that catalyzes conversion of tryptamine to serotonin in rice." J Biol Chem **285**(15): 11308-11313.
Gardner, A. (2019). "The greenbeard effect." Curr Biol **29**(11): R430-r431.
Gauthier, M., R. Barillot, A. Schneider, C. Chambon, C. Fournier, C. Pradal, C. Robert and B. Andrieu (2020). "A functional structural model of grass development based on metabolic regulation and coordination rules." Journal of Experimental Botany **71**(18): 5454-5468.
Gigot, C., S. Saint-Jean, L. Huber, C. Maumené, M. Leconte, B. Kerhornou and C. de Vallavieille-Pope (2013). "Protective effects of a wheat cultivar mixture against splash-dispersed septoria tritici blotch epidemics." Plant Pathology **62**(5): 1011-1019.
Graham, A. L., D. M. Shuker, L. C. Pollitt, S. K. J. R. Auld, A. J. Wilson and T. J. Little (2011). "Fitness consequences of immune responses: strengthening the empirical framework for ecoimmunology." Functional Ecology **25**(1): 5-17.
Griffing, B. (1967). "Selection in reference to biological groups. I. Individual and group selection applied to populations of unordered groups." Aust J Biol Sci **20**(1): 127-139.

Guan, J., D. F. Garcia, Y. Zhou, R. Appels, A. Li and L. Mao (2020). "The Battle to Sequence the Bread Wheat Genome: A Tale of the Three Kingdoms." Genomics Proteomics Bioinformatics **18**(3): 221-229.
Hamilton, W. D. (1964). "The genetical evolution of social behaviour. I." Journal of Theoretical Biology **7**(1): 1-16.
Hantke, V., C. Wang, E. J. Skellam and R. J. Cox (2019). "Function of pathway specific regulators in the ACE1 and pyrichalasin H biosynthetic gene clusters." RSC Advances **9**(61): 35797-35802.
Harris, J. M., P. Balint-Kurti, J. C. Bede, B. Day, S. Gold, E. M. Goss, L. J. Grenville-Briggs, K. M. Jones, A. Wang, Y. Wang, R. M. Mitra, K. H. Sohn and M. E. Alvarez (2020). "What are the Top 10 Unanswered Questions in Molecular Plant-Microbe Interactions?" Molecular Plant-Microbe Interactions® **33**(12): 1354-1365.
Haueisen, J., M. Möller, C. J. Eschenbrenner, J. Grandaubert, H. Seybold, H. Adamiak and E. H. Stukenbrock (2019). "Highly flexible infection programs in a specialized wheat pathogen." Ecology and Evolution **9**(1): 275-294.
Havko, N. E., I. T. Major, J. B. Jewell, E. Attaran, J. Browse and G. A. Howe (2016). "Control of Carbon Assimilation and Partitioning by Jasmonate: An Accounting of Growth–Defense Tradeoffs." Plants **5**(1): 7.
Hirayama, T., D. Saisho, T. Matsuura, S. Okada, K. Takahagi, A. Kanatani, J. Ito, H. Tsuji, Y. Ikeda and K. Mochida (2020). "Life-Course Monitoring of Endogenous Phytohormone Levels under Field Conditions Reveals Diversity of Physiological States among Barley Accessions." Plant and Cell Physiology **61**(8): 1438-1448.
Huang, H., T. Nguyen Thi Thu, X. He, A. Gravot, S. Bernillon, E. Ballini and J.-B. Morel (2017). "Increase of fungal pathogenicity and role of plant glutamine in Nitrogen-Induced Susceptibility (NIS) to rice blast." Frontiers in Plant Science **8**: 265.
Huot, B., J. Yao, B. L. Montgomery and S. Y. He (2014). "Growth–Defense Tradeoffs in Plants: A Balancing Act to Optimize Fitness." Molecular Plant **7**(8): 1267-1287.
Imagawa, F., H. Minagawa, Y. Nakayama, K. Kanno, T. Hayakawa and S. Kojima (2018). "Tos17 insertion in NADH-dependent glutamate synthase genes leads to an increase in grain protein content in rice." Journal of Cereal Science **84**: 38-43.
International, R. G. S. P. (2005). "The map-based sequence of the rice genome." Nature **436**(7052): 793.
Jain, P., P. K. Singh, R. Kapoor, A. Khanna, A. U. Solanke, S. G. Krishnan, A. K. Singh, V. Sharma and T. R. Sharma (2017). "Understanding Host-Pathogen Interactions with Expression Profiling of NILs Carrying Rice-Blast Resistance Pi9 Gene." Frontiers in Plant Science **8**(93).
Kadotani, N., A. Akagi, H. Takatsuji, T. Miwa and D. Igarashi (2016). "Exogenous proteinogenic amino acids induce systemic resistance in rice." BMC Plant Biology **16**: 60.
Kan, C.-C., T.-Y. Chung, H.-Y. Wu, Y.-A. Juo and M.-H. Hsieh (2017). "Exogenous glutamate rapidly induces the expression of genes involved in metabolism and defense responses in rice roots." BMC Genomics **18**(1): 186.
Kang, K., Y. S. Kim, S. Park and K. Back (2009). "Senescence-induced serotonin biosynthesis and its role in delaying senescence in rice leaves." Plant Physiol **150**(3): 1380-1393.
Karasov, T. L., E. Chae, J. J. Herman and J. Bergelson (2017). "Mechanisms to Mitigate the Trade-Off between Growth and Defense." Plant Cell **29**(4): 666-680.
Kawakatsu, T., S. Teramoto, S. Takayasu, N. Maruyama, R. Nishijima, Y. Kitomi and Y. Uga (2021). "The transcriptomic landscapes of rice cultivars with diverse root system architectures grown in upland field conditions." The Plant Journal **106**(4): 1177-1190.
Kerdraon, L., M. Barret, V. Laval and F. Suffert (2019). "Differential dynamics of microbial community networks help identify microorganisms interacting with residue-borne pathogens: the case of Zymoseptoria tritici in wheat." Microbiome **7**(1): 125.
Kim, D.-R., C.-W. Jeon, G. Cho, L. Thomashow, D. Weller, M.-J. Paik, Y. B. Lee and Y.-S. Kwak (2020). "Glutamic Acid Reshapes The Phytobiome To Protect Plants Against Pathogens."
Kissoudis, C., C. van de Wiel, R. G. F. Visser and G. van der Linden (2014). "Enhancing crop resilience to combined abiotic and biotic stress through the dissection of physiological and molecular crosstalk." Frontiers in Plant Science **5**(207).

Kliebenstein, D. J., M. A. West, H. van Leeuwen, K. Kim, R. W. Doerge, R. W. Michelmore and D. A. St Clair (2006). "Genomic survey of gene expression diversity in Arabidopsis thaliana." Genetics **172**(2): 1179-1189.
Kristoffersen, R., L. N. Jørgensen, L. B. Eriksen, G. C. Nielsen and L. P. Kiær (2020). "Control of Septoria tritici blotch by winter wheat cultivar mixtures: Meta-analysis of 19 years of cultivar trials." Field Crops Research **249**: 107696.
Kumar, A., S. Ghosh, D. N. Bhatt, A. Narula and A. Datta (2016). "Magnaporthe oryzae aminosugar metabolism is essential for successful host colonization." Environmental Microbiology **18**(3): 1063-1077.
Lamichhane, J. R., M. P. You, M. J. Barbetti and J.-N. Aubertot (2020). "Crop Establishment SIMulator: A Qualitative Aggregative Model to Predict the Role of Phytobiomes on Field Crop Establishment." Phytobiomes Journal **4**(4): 327-339.
Leach, J. E., L. R. Triplett, C. T. Argueso and P. Trivedi (2017). "Communication in the Phytobiome." Cell **169**(4): 587-596.
Lee, S., A. Marmagne, J. Park, C. Fabien, Y. Yim, S.-j. Kim, T.-H. Kim, P. O. Lim, C. Masclaux-Daubresse and H. G. Nam (2020). "Concurrent activation of OsAMT1;2 and OsGOGAT1 in rice leads to enhanced nitrogen use efficiency under nitrogen limitation." The Plant Journal **103**(1): 7-20.
Lemmens, M., H. Buerstmayr, R. Krska, R. Schuhmacher, H. Grausgruber and P. Ruckenbauer (2004). "The Effect of Inoculation Treatment and Long-term Application of Moisture on Fusarium Head Blight Symptoms and Deoxynivalenol Contamination in Wheat Grains." European Journal of Plant Pathology **110**(3): 299-308.
Li, W., M. Chern, J. Yin, J. Wang and X. Chen (2019). "Recent advances in broad-spectrum resistance to the rice blast disease." Current Opinion in Plant Biology **50**: 114-120.
Loewus, F. A. and P. P. N. Murthy (2000). "myo-Inositol metabolism in plants." Plant Science **150**(1): 1-19.
Lu, Y. and J. Yao (2018). "Chloroplasts at the Crossroad of Photosynthesis, Pathogen Infection and Plant Defense." International Journal of Molecular Sciences **19**(12): 3900.
Madhavan, S., V. Paranidharan, A. Erban, A. M. Al-Sadi, J. Kopka and R. Velazhahan (2019). "The metabolic response of suspension-cultured cells from blast-resistant and -susceptible rice (Oryza sativa L.) genotypes to a Pyricularia oryzae elicitor." Indian Phytopathology **72**(2): 195-202.
Mansueto, L., R. R. Fuentes, F. N. Borja, J. Detras, J. M. Abriol-Santos, D. Chebotarov, M. Sanciangco, K. Palis, D. Copetti, A. Poliakov, I. Dubchak, V. Solovyev, R. A. Wing, R. S. Hamilton, R. Mauleon, K. L. McNally and N. Alexandrov (2017). "Rice SNP-seek database update: new SNPs, indels, and queries." Nucleic acids research **45**(D1): D1075-D1081.
Martins Conde, P. d. R., T. Sauter and T. Pfau (2016). "Constraint Based Modeling Going Multicellular." Frontiers in Molecular Biosciences **3**(3).
Mazzucotelli, E., G. Sciara, A. M. Mastrangelo, F. Desiderio, S. S. Xu, J. Faris, M. J. Hayden, P. J. Tricker, H. Ozkan, V. Echenique, B. J. Steffenson, R. Knox, A. A. Niane, S. M. Udupa, F. C. H. Longin, D. Marone, G. Petruzzino, S. Corneti, D. Ormanbekova, C. Pozniak, P. F. Roncallo, D. Mather, J. A. Able, A. Amri, H. Braun, K. Ammar, M. Baum, L. Cattivelli, M. Maccaferri, R. Tuberosa and F. M. Bassi (2020). "The Global Durum Wheat Panel (GDP): An International Platform to Identify and Exchange Beneficial Alleles." Frontiers in Plant Science **11**(2036).
Meguelati, K., B. Fontez, N. Hilgert and F. Masseglia (2019). Dirichlet process mixture models made scalable and effective by means of massive distribution. Proceedings of the 34th ACM/SIGAPP Symposium on Applied Computing.
Meguelati, K., B. Fontez, N. Hilgert and F. Masseglia (2019). High dimensional data clustering by means of distributed Dirichlet process mixture models. 2019 IEEE International Conference on Big Data (Big Data), IEEE.
Mikaberidze, A. and B. A. McDonald (2020). "A tradeoff between tolerance and resistance to a major fungal pathogen in elite wheat cultivars." New Phytologist **226**(3): 879-890.
Montazeaud, G., T. Flutre, E. Ballini, J.-B. Morel, J. David, J. Girodolle, A. Rocher, A. Ducasse, C. Violle, F. Fort and H. Fréville "From cultivar mixtures to allelic mixtures: opposite effects of allelic richness between genotypes and genotype richness in wheat." New Phytologist **n/a**(n/a).

Moscou, M. J., N. Lauter, B. Steffenson and R. P. Wise (2011). "Quantitative and Qualitative Stem Rust Resistance Factors in Barley Are Associated with Transcriptional Suppression of Defense Regulons." PLOS Genetics **7**(7): e1002208.
Mukherjee, A., M. Nk, L. Bose, N. Jambhulkar and P. Nayak (2013). "Additive main effects and multiplicative interaction (AMMI) analysis of GxE interactions in rice-blast pathosystem to identify stable resistant genotypes." African journal of agricultural research **8**: 5492-5507.
Nagano, Atsushi J., Y. Sato, M. Mihara, Baltazar A. Antonio, R. Motoyama, H. Itoh, Y. Nagamura and T. Izawa (2012). "Deciphering and Prediction of Transcriptome Dynamics under Fluctuating Field Conditions." Cell **151**(6): 1358-1369.
Nobori, T. and K. Tsuda (2019). "The plant immune system in heterogeneous environments." Current Opinion in Plant Biology **50**: 58-66.
Nussbaumer, T., B. Warth, S. Sharma, C. Ametz, C. Bueschl, A. Parich, M. Pfeifer, G. Siegwart, B. Steiner, M. Lemmens, R. Schuhmacher, H. Buerstmayr, K. F. X. Mayer, K. G. Kugler and W. Schweiger (2015). "Joint transcriptomic and metabolomic analyses reveal changes in the primary metabolism and imbalances in the subgenome orchestration in the bread wheat molecular response to *Fusarium graminearum*." G3-Genes Genomes Genetics **5**(12): 2579-2592.
Obara, M., T. Sato and T. Yamaya (2000). "High content of cytosolic glutamine synthetase does not accompany a high activity of the enzyme in rice (Oryza sativa) leaves of indica cultivars." Physiologia Plantarum **108**: 11-18.
Odilbekov, F., R. Armonienė, T. Henriksson and A. Chawade (2018). "Proximal Phenotyping and Machine Learning Methods to Identify Septoria Tritici Blotch Disease Symptoms in Wheat." Frontiers in plant science **9**: 685-685.
Ojiambo, P. and H. Scherm (2006). "Biological and Application-Oriented Factors Influencing Plant Disease Suppression by Biological Control: A Meta-Analytical Review." Phytopathology **96**: 1168-1174.
Oliva, R. and I. L. Quibod (2017). "Immunity and starvation: new opportunities to elevate disease resistance in crops." Current Opinion in Plant Biology **38**: 84-91.
Orellana-Torrejon, C., T. Vidal, A.-L. Boixel, S. Gélisse, S. Saint-Jean and F. Suffert (2021). "Annual dynamics of Zymoseptoria tritici populations in wheat cultivar mixtures: a compromise between the efficiency and durability of a recently broken-down resistance gene?" bioRxiv: 2021.2004.2023.441180.
Ors, M. E., B. Randoux, S. Selim, A. Siah, G. Couleaud, C. Maumené, K. Sahmer, P. Halama and P. Reignault (2018). "Cultivar-dependent partial resistance and associated defence mechanisms in wheat against Zymoseptoria tritici." Plant Pathology **67**(3): 561-572.
Paajanen, P., L. Lane de Barros Dantas and A. N. Dodd (2021). "Layers of crosstalk between circadian regulation and environmental signalling in plants." Current Biology **31**(8): R399-R413.
Parker, D., M. Beckmann, H. Zubair, D. P. Enot, Z. Caracuel-Rios, D. P. Overy, S. Snowdon, N. J. Talbot and J. Draper (2009). "Metabolomic analysis reveals a common pattern of metabolic re-programming during invasion of three host plant species by Magnaporthe grisea." Plant J **59**(5): 723-737.
Pélissier, R., L. Buendia, a. Brousse, C. Temple, E. Ballini, F. Fort, C. Violle and J.-B. Morel (2021). "Plant neighbour-modulated susceptibility to pathogens in intraspecific mixtures." Journal of Experimental Botany.
Pélissier, R., C. Violle and J.-B. Morel (2021). "Plant immunity: Good fences make good neighbors?" Current Opinion in Plant Biology **62**: 102045.
Persaud, R. and D. Saravanakumar (2018). "Screening for blast resistance in rice using AMMI models to understand G x E interaction in Guyana." Phytoparasitica **46**(4): 551-568.
Peyraud, R., U. Dubiella, A. Barbacci, S. Genin, S. Raffaele and D. Roby (2017). "Advances on plant–pathogen interactions from molecular toward systems biology perspectives." The Plant Journal **90**(4): 720-737.
Précigout, P.-A., D. Claessen, D. Makowski and C. Robert (2020). "Does the Latent Period of Leaf Fungal Pathogens Reflect Their Trophic Type? A Meta-Analysis of Biotrophs, Hemibiotrophs, and Necrotrophs." Phytopathology® **110**(2): 345-361.

Prescott, C. E., S. J. Grayston, H.-S. Helmisaari, E. Kaštovská, C. Körner, H. Lambers, I. C. Meier, P. Millard and I. Ostonen (2020). "Surplus Carbon Drives Allocation and Plant–Soil Interactions." Trends in Ecology & Evolution **35**(12): 1110-1118.
Raboin, L.-M., E. Ballini, D. Tharreau, A. Ramanantsoanirina, J. Frouin, B. Courtois and N. Ahmadi (2016). "Association mapping of resistance to rice blast in upland field conditions." Rice **9**(1): 59.
Rasmussen, S., P. Barah, M. C. Suarez-Rodriguez, S. Bressendorff, P. Friis, P. Costantino, A. M. Bones, H. B. Nielsen and J. Mundy (2013). "Transcriptome responses to combinations of stresses in arabidopsis." Plant Physiology **161**(4): 1783-1794.
Robert, C., G. Garin, M. Abichou, V. Houlès, C. Pradal and C. Fournier (2018). "Plant architecture and foliar senescence impact the race between wheat growth and Zymoseptoria tritici epidemics." Annals of Botany **121**(5): 975-989.
Robin, M.-H., M.-O. Bancal, V. Cellier, M. Délos, I. Felix, M. Launay, A. Magnard, A. Olivier, C. Robert, B. Rolland, I. Sache and J.-N. Aubertot (2018). "IPSIM-Web, An Online Resource for Promoting Qualitative Aggregative Hierarchical Network Models to Predict Plant Disease Risk: Application to Brown Rust on Wheat." Plant Disease **102**(3): 488-499.
Rojas, C. M., M. Senthil-Kumar, V. Tzin and K. S. Mysore (2014). "Regulation of primary plant metabolism during plant-pathogen interactions and its contribution to plant defense." Frontiers in Plant Science **5**.
Rose, J., Z. Polesny, E. Ballini, M.-S. Tixier and D. This (2021). Innovative teaching approaches in applied plant sciences: experiences from European universities within the ESCAPAdE network.
Royer, M., R. Larbat, J. Le Bot, S. Adamowicz and C. Robin (2013). "Is the C:N ratio a reliable indicator of C allocation to primary and defence-related metabolisms in tomato?" Phytochemistry **88**: 25-33.
Sadd, B. M. and P. Schmid-Hempel (2009). "PERSPECTIVE: Principles of ecological immunology." Evolutionary Applications **2**(1): 113-121.
Saijo, Y. and E. P.-i. Loo (2020). "Plant immunity in signal integration between biotic and abiotic stress responses." New Phytologist **225**(1): 87-104.
Schulenburg, H., J. Kurtz, Y. Moret and M. T. Siva-Jothy (2009). "Introduction. Ecological immunology." Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences **364**(1513): 3-14.
Seifi, H. S., J. Van Bockhaven, G. Angenon and M. Höfte (2013). "Glutamate metabolism in plant disease and defense: friend or foe?" Mol Plant-Microbe Interact **26**(5): 475-485.
Sester, M., H. Raveloson, D. Tharreau and J. Dusserre (2014). "Conservation agriculture cropping system to limit blast disease in upland rainfed rice." Plant Pathology **63**(2): 373-381.
Sharifi, R. and C.-M. Ryu (2021). "Social networking in crop plants: Wired and wireless cross-plant communications." Plant, Cell & Environment **44**(4): 1095-1110.
Sheldon, B. C. and S. Verhulst (1996). "Ecological immunology: costly parasite defences and trade-offs in evolutionary ecology." Trends in Ecology & Evolution **11**(8): 317-321.
Silva, A. C. d., M. d. F. Lima, N. B. Eloy, F. Thiebaut, P. Montessoro, A. S. Hemerly and P. C. G. Ferreira (2019). "The Yin and Yang in plant breeding: the trade-off between plant growth yield and tolerance to stresses." Biotechnology Research and Innovation **3**: 73-79.
Smakowska, E., J. Kong, W. Busch and Y. Belkhadir (2016). "Organ-specific regulation of growth-defense tradeoffs by plants." Current Opinion in Plant Biology **29**: 129-137.
Smirnova, O. G. and A. V. Kochetov (2017). "A database on genes increasing the resistance of wheat and its related species against pathogenic fungi." Russian Journal of Genetics: Applied Research **7**(8): 816-821.
Sun, Y., M. Wang, L. A. J. Mur, Q. Shen and S. Guo (2020). "Unravelling the Roles of Nitrogen Nutrition in Plant Disease Defences." International Journal of Molecular Sciences **21**(2): 572.
Touw, A. J., A. Verdecia Mogena, A. Maedicke, R. Sontowski, N. M. van Dam and T. Tsunoda (2019). "Both Biosynthesis and Transport Are Involved in Glucosinolate Accumulation During Root-Herbivory in Brassica rapa." Front Plant Sci **10**: 1653.
Valette, M., M. Rey, F. Gerin, G. Comte and F. Wisniewski-Dyé (2020). "A common metabolomic signature is observed upon inoculation of rice roots with various rhizobacteria." Journal of Integrative Plant Biology **62**(2): 228-246.

Van Eck, L., R. M. Davidson, S. Wu, B. Y. Zhao, A.-M. Botha, J. E. Leach and N. L. V. Lapitan (2014). "The transcriptional network of WRKY53 in cereals links oxidative responses to biotic and abiotic stress inputs." Functional & integrative genomics **14**(2): 351-362.
van Loon, L. C., M. Rep and C. M. Pieterse (2006). "Significance of inducible defense-related proteins in infected plants." Annu Rev Phytopathol **44**: 135-162.
Vannier, N., M. Agler and S. Hacquard (2019). "Microbiota-mediated disease resistance in plants." PLoS pathogens **15**(6): e1007740-e1007740.
Vergne, E., E. Ballini, G. Droc, D. Tharreau, J. L. Nottéghem and J. B. Morel (2008). "ARCHIPELAGO: a dedicated resource for exploiting past, present, and future genomic data on disease resistance regulation in rice." Molecular Plant-Microbe Interactions **21**(7): 869-878.
Vergne, E., E. Ballini, S. Marques, B. S. Mammar, G. Droc, S. Gaillard, S. Bourot, R. DeRose, D. Tharreau, J. L. Notteghem, M. H. Lebrun and J. B. Morel (2007). "Early and specific gene expression triggered by rice resistance gene Pi33 in response to infection by ACE1 avirulent blast fungus." New Phytologist **174**(1): 159-171.
Vergne, E., X. Grand, E. Ballini, V. Chalvon, P. Saindrenan, D. Tharreau, J. L. Notteghem and J. B. Morel (2010). "Preformed expression of defense is a hallmark of partial resistance to rice blast fungal pathogen Magnaporthe oryzae." BMC Plant Biol **10**: 206.
Vicente, R., P. Pérez, R. Martínez-Carrasco, B. Usadel, S. Kostadinova and R. Morcuende (2015). "Quantitative RT-PCR Platform to Measure Transcript Levels of C and N Metabolism-Related Genes in Durum Wheat: Transcript Profiles in Elevated [CO2] and High Temperature at Different Levels of N Supply." Plant Cell Physiol **56**(8): 1556-1573.
Vidal, T., S. Saint-Jean, P. Lusley, M. Leconte, S. Ben Krima, A.-L. Boixel, W. Consortium and C. de Vallavieille-Pope (2020). "Cultivar mixture effects on disease and yield remain despite diversity in wheat height and earliness." Plant Pathology **69**(6): 1148-1160.
Vilmus, I., M. Ecarnot, N. Verzelen and P. Roumet (2014). "Monitoring Nitrogen Leaf Resorption Kinetics by Near-Infrared Spectroscopy during Grain Filling in Durum Wheat in Different Nitrogen Availability Conditions." Crop Science **54**(1): 284-296.
Vincent, J., Z. Dai, C. Ravel, F. Choulet, S. Mouzeyar, M. F. Bouzidi, M. Agier and P. Martre (2013). "dbWFA: a web-based database for functional annotation of Triticum aestivum transcripts." Database **2013**.
Wang, Q., J. Tang, B. Han and X. Huang (2020). "Advances in genome-wide association studies of complex traits in rice." Theoretical and Applied Genetics **133**(5): 1415-1425.
Wang, W., R. Mauleon, Z. Hu, D. Chebotarov, S. Tai, Z. Wu, M. Li, T. Zheng, R. R. Fuentes and F. Zhang (2018). "Genomic variation in 3,010 diverse accessions of Asian cultivated rice." Nature **557**(7703): 43-49.
Wing, R. A., M. D. Purugganan and Q. Zhang (2018). "The rice genome revolution: from an ancient grain to Green Super Rice." Nature Reviews Genetics **19**(8): 505-517.
Wolinska, K. W. and M. L. Berens (2019). "Optimal Defense Theory 2.0: tissue-specific stress defense prioritization as an extra layer of complexity." Commun Integr Biol **12**(1): 91-95.
Wolinska, K. W. and M. L. Berens (2019). "Optimal Defense Theory 2.0: tissue-specific stress defense prioritization as an extra layer of complexity." Communicative & Integrative Biology **12**(1): 91-95.
Xiahong, H., S. Yan, G. Dong, W. Fugang, P. Lei, G. Cunwu, M. Ruzhi, X. Yong, L. Chengyun and Z. Youyong (2011). "Comparison of Agronomic Traits between Rice Landraces and Modern Varieties at Different Altitudes in the Paddy Fields of Yuanyang Terrace, Yunnan Province." Journal of Resources and Ecology **2**(1): 46-50, 45.
Yang, D., S. Li, Y. Xiao, L. Lu, Z. Zheng, D. Tang and H. Cui (2021). "Transcriptome analysis of rice response to blast fungus identified core genes involved in immunity." Plant, Cell & Environment: 1-19.
Yao, W., G. Li, Y. Yu and Y. Ouyang (2017). "funRiceGenes dataset for comprehensive understanding and application of rice functional genes." GigaScience **7**(1).
Zeier, J. (2013). "New insights into the regulation of plant immunity by amino acid metabolic pathways." Plant, Cell & Environment **36**(12): 2085-2103.

Zhang, J., G. Coaker, J.-M. Zhou and X. Dong (2020). "Plant Immune Mechanisms: From Reductionistic to Holistic Points of View." Molecular Plant **13**(10): 1358-1378.
Zhang, J., Z. Ren, Y. Zhou, Z. Ma, Y. Ma, D. Hou, Z. Xu and X. Huang (2019). "NPR1 and Redox Rhythmx: Connections, between Circadian Clock and Plant Immunity." International journal of molecular sciences **20**(5): 1211.
Zhang, Y., C. Bo and L. Wang (2019). "Novel Crosstalks between Circadian Clock and Jasmonic Acid Pathway Finely Coordinate the Tradeoff among Plant Growth, Senescence and Defense." International journal of molecular sciences **20**(21): 5254.
Zhou, M., W. Wang, S. Karapetyan, M. Mwimba, J. Marqués, N. E. Buchler and X. Dong (2015). "Redox rhythm reinforces the circadian clock to gate immune response." Nature **523**(7561): 472-476.
Zhu, Y., H. Chen, J. Fan, Y. Wang, Y. Li, J. Chen, J. Fan, S. Yang, L. Hu, H. Leung, T. W. Mew, P. S. Teng, Z. Wang and C. C. Mundt (2000). "Genetic diversity and disease control in rice." Nature **406**(6797): 718-722.
Zimmermann, P., O. Laule, J. Schmitz, T. Hruz, S. Bleuler and W. Gruissem (2008). "Genevestigator Transcriptome Meta-Analysis and Biomarker Search using Rice and Barley Gene Expression Databases." Molecular Plant **1**(5): 851-857.

Tirés à part des principaux travaux scientifiques

- Ballini, E., M. Tavaud, A. Ducasse, D. Sanchez, E. Paux, J. Kitt, G. Charmet, D. Audigeos, P. Roumet, J. David and J.-B. Morel **2020**. Genome wide association mapping for resistance to multiple fungal pathogens in a panel issued from a broad composite cross-population of tetraploid wheat Triticum turgidum. Euphytica 216(6): 92.
- Frontini, M., Boisnard, A., Frouin, J., Ouikene M, Morel JB and Ballini E. **2021** Genome-wide association of rice response to blast fungus identifies loci for robust resistance under high nitrogen. BMC Plant Biol 21, 99.
- Pélissier Rémi, Buendia Luis, Brousse Andy, Temple Coline, Ballini Elsa, Fort Florian, Violle Cyrille, Jean-Benoit Morel, **2021** Plant neighbour-modulated susceptibility to pathogens in intraspecific mixtures, Journal of Experimental Botany, 2021;, erab277