

COLNATOR - Caractérisation de la collection nationale de ressources génétiques d'orge

Balfourier F.¹, Bardy L.¹, Deloche M.¹, Exbrayat F.¹, Luguin A.¹, Capon S.², Genty A.², Gillard E.², Guiziou C.², Herbomez J.F.², Leroy N.², Ricordel D.², Rouillet G.², Snijders C.²

¹ UMR INRAE/UCA 1095 GDEC Génétique Diversité et Ecophysiologie des Céréales, 5 chemin de Beaulieu, F-63000 Clermont-Ferrand

² UFS, Union Française des Semenciers, 17 rue du Louvre, F-75001 Paris

Correspondance : francois.balfourier@inrae.fr

Résumé

La collection nationale d'orge, regroupant 570 accessions françaises, a été évaluée pour une dizaine de caractères agro-morphologiques (précocité, hauteur, sensibilité à la verse, compacité et nombre de rangs de l'épi, sensibilité aux pathogènes : rouille naine, oïdium, rhynchosporiose, helminthosporiose, ramulariose), dans un réseau de dix sites. Par ailleurs, la collection a été génotypée pour 1056 SNPs répartis sur l'ensemble du génome. Les résultats d'évaluation agronomique mettent en évidence une large variabilité pour l'ensemble des caractères observés. L'application d'un index empirique de sélection sur les caractères de sensibilités aux maladies a permis de définir parmi la collection deux panels (type hiver et printemps) de 43 accessions chacun, montrant de bons niveaux de résistances aux cinq pathogènes étudiés. A partir des données SNPs, l'analyse de la structure de la collection a confirmé l'importance du type hiver vs printemps et du nombre de rangs de l'épi comme facteurs structurants. Par la suite, une première approche de génétique d'association a permis de révéler au total 1666 associations statistiquement significatives entre phénotypes et génotypes aux marqueurs étudiés. L'ensemble des données d'évaluation sera bientôt publiquement accessible sur le net (<https://urgi.versailles.inra.fr/siregal/siregal/grc.do>) et la collection nationale déclarée comme contribution française au traité international sur les ressources phytogénétiques.

Mots-clés : Ressources génétiques, Orge, Collection nationale, Génotypage SNP, Phénotypage, Structuration génétique, Association génétique

Abstract: Characterization of barley genetic resources national collection

The barley national collection, made of 570 French accessions, was evaluated during three years for ten agro-morphological traits in a multisite network (heading, plant height, lodging, spike compactness, spike row number, disease susceptibilities). Furthermore, the whole collection was genotyped for a set of 1056 SNPs. Field evaluation results show a wide diversity for all observed traits. The use of empiric selection index on disease traits (barley leaf rust, powdery mildew, leaf blotch, net blotch, Ramularia leaf spot) makes it possible to define two different panels of 43 accessions (winter and spring types) showing high level of resistance for each studied pathogen. From SNPs genotyping data, clustering analysis of the whole collection exhibits the importance of winter vs spring type and spike row number as factors to explain genetic structure. A first approach of GWAS between markers and traits indicates a total of 1666 significant associations ($p < 0.001$). The whole evaluation dataset of this collection will be soon accessible on internet (<https://urgi.versailles.inra.fr/siregal/siregal/grc.do>) and the national collection will be declared as French contribution to TIRPAA (international treaty on genetic resources for food and agriculture).

Keywords: Genetic resources, Barley, National collection, SNP genotyping, Phenotyping, Genetic structure, GWAS

1. Contexte et objectifs de l'étude

L'évolution rapide du contexte économique (démographie, émergence de nouveau pays exportateurs...) comme de l'environnement pédoclimatique (réchauffement global, érosion, urbanisation...) rend plus que jamais nécessaire la poursuite du progrès génétique lors de la sélection des espèces cultivées, progrès qui explique environ 50% des gains de productivité observés en France au cours du XX^e siècle (Brisson *et al.*, 2010 ; Oury *et al.*, 2012). L'innovation variétale pour demain doit continuer à rechercher ces gains de productivité, mais dans le cadre de systèmes de production plus respectueux de l'environnement et de la santé du consommateur.

L'utilisation des ressources génétiques des espèces végétales d'intérêt agronomique est le point de départ de tout processus d'innovation variétale permettant de contribuer aujourd'hui à l'élaboration des variétés, semences ou plants pour une agriculture durable. Encore faut-il que les collections rassemblant ces ressources génétiques soient gérées à bon escient, c'est-à-dire :

- Décrites par des données de passeport (origine géographique, généalogie, donneur d'origine, date d'entrée en collection, sélectionneur d'origine, date d'inscription, ...), rendant les ressources facilement distribuables dans le cadre des réglementations en vigueur, selon des normes de traçabilité des échanges.
- Evaluées pour des caractéristiques agronomiques et moléculaires, afin de faciliter l'accès à la diversité présente et rendre plus rapide et efficace son utilisation en sélection.
- Multipliées et conservées selon des normes de qualité.

1.1 Les enjeux du projet

La question était donc de rechercher comment mieux gérer aujourd'hui les ressources génétiques présentes dans nos collections nationales pour être à même de proposer aux sélectionneurs du matériel de qualité susceptible d'être facilement utilisable ensuite pour répondre aux évolutions socio-économiques auxquelles l'agriculture française doit faire face. Concernant plus particulièrement les céréales à pailles, leurs ressources génétiques sont en France utilisées depuis maintenant plusieurs décennies comme géniteurs dans les plans de croisement pour introduire des gènes d'intérêt. Ces ressources apparaissent néanmoins encore largement sous utilisées aujourd'hui dès lors que l'on s'intéresse à des cibles comme la tolérance aux stress biotiques et abiotiques ou encore l'adaptation à des itinéraires techniques conciliant la productivité et le respect de l'environnement.

Les acteurs français privés et publics de l'amélioration des espèces céréalières (entreprises de sélection aujourd'hui membres de l'Union Française des Semenciers (UFS) et INRAE) se sont constitués, depuis une vingtaine d'années, en un réseau national partenarial (réseau RG céréales à paille) afin d'assurer, dans un premier temps, un inventaire permanent des espèces de céréales à paille, ainsi que la conservation et l'entretien des ressources génétiques correspondantes. La section « céréales à paille et protéagineux » de l'UFS rassemble une douzaine d'établissement semenciers directement intéressés à la gestion des RG au sein de ce réseau.

Aujourd'hui ce réseau, reconnu par l'Etat (Charpentier *et al.*, 2013), a défini une règle de gestion propre de ses collections nationales consistant à se partager les responsabilités selon les moyens et compétences de ses différents membres : l'évaluation agronomique est réalisée par l'UFS dans son réseau de stations expérimentales, tandis que le maintien des collections, la distribution des semences et la gestion des données sont organisés par INRAE au sein du Centre de Ressources Biologiques (CRB) de Clermont-Ferrand qui regroupe désormais l'ensemble des ressources génétiques des espèces blé, orge, seigle, triticale, avoine et leurs apparentées sauvages. Un effort important de description de la diversité a déjà été conduit ces dernières années sur toute ou partie de la collection de blé tendre dans le cadre d'un précédent projet CASDAR (Balfourier, 2014). Avec une production de 10,8 Mt en moyenne

sur la période 2009-2014, l'orge est la céréale à paille la plus cultivée en France après le blé tendre. L'orge est principalement cultivée dans le nord de la France, avec des surfaces en 2014 d'environ 1,2 Mha en orge d'hiver et 0,5 Mha en orge de printemps (estimations FranceAgriMer).

Après avoir régulièrement augmentés depuis 1950 (+1,15qx/ha/an), les rendements en orge d'hiver ont atteint un plateau en 1999 pour stagner aujourd'hui autour de 64qx/ha ou diminuer légèrement. Moins pénalisé par les évolutions climatiques, le rendement des orges de printemps est quant à lui encore en progression et s'établit en moyenne sur la période 2009-2014 à 61 qx/ha. En termes d'exportation, la Chine se positionne aujourd'hui comme principal acheteur des orges françaises fourragères et de brasserie, et le marché est sans doute appelé à se développer.

Dix partenaires du réseau RG céréales à paille se sont donc proposés, dans le présent projet COLNATOR, de caractériser finement une collection nationale d'orge, tant pour des caractères agronomiques d'intérêts que pour des marqueurs moléculaires, puis de mettre à jour les bases de données nationales et européennes concernant ces accessions, ceci de façon à améliorer la gestion et favoriser la valorisation de cette collection. Par-delà cette action, le projet visait à renforcer les partenariats de recherche sur ces sujets stratégiques de gestion et valorisation de la diversité, entre les établissements privés de sélection affiliés à l'UFS et INRAE, tous deux membres du réseau RG céréales à paille.

2. Matériel et Méthodes

2.1 La collection nationale d'orge

Après analyse des données de passeport disponibles, la taille de la collection nationale précédemment définie a été augmentée en échantillonnant parmi la collection de travail d'orges détenues au CRB des accessions supplémentaires de façon à mieux représenter la diversité française dans son ensemble. Parmi les accessions françaises libres de droit, après mise à jour des données de passeport par recherche dans les bases préexistantes, la sélection a porté principalement sur le type de développement et la date d'inscription au catalogue, de façon à obtenir un échantillon équilibré entre types printemps et hiver, représentatif de la diversité parmi les landraces et les variétés inscrites durant tout le XX^e siècle. L'effectif global a ainsi été porté à 570 accessions, soit 285 orges d'hiver (OH) + 285 orges de printemps (OP), taille optimale pour une analyse moléculaire. En effet, l'analyse étant programmée sur puce Fluidigm 96*96, le nombre optimal d'individus finalement retenus devait donc être un multiple de 96 (+ un témoin eau).

La collection des 570 a ainsi été constituée dès les premiers mois du projet et les données de passeport intégrées dans la base nationale SIREGAL (<https://urgi.versailles.inra.fr/siregal/siregal/grc.do>), puis dans la base européenne EURISCO (<https://eurisco.ipk-gatersleben.de>) et enfin sur le portail du GBIF (<https://www.gbif.org/>). A titre illustratif, les histogrammes de distribution de la Figure 1 illustrent la diversité observée dans la collection nationale d'orge pour trois données de passeport qui sont le statut biologique (variétés anciennes, modernes et lignées de sélection), le type de développement vs le nombre de rang de l'épi (2 ou 6) ou encore la période d'inscription au catalogue.

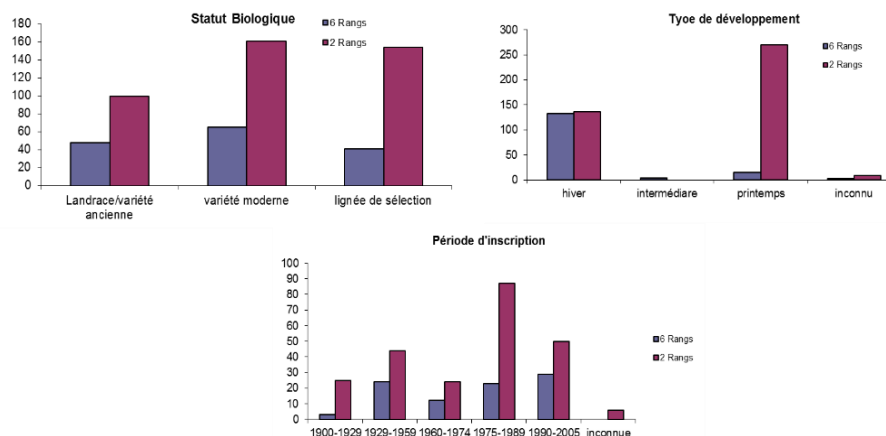


Figure 1 : Histogrammes de distribution des accessions de la collection nationale d'orge selon diverses données de passeport.

2.2 Evaluation agro-morphologique dans un réseau multi-local

Après multiplication des accessions la première année du projet, l'ensemble des 570 accessions a été distribué à chacun des 10 participants de façon à être évalué les deux années suivantes. Ainsi, en année 2 du projet, les 5 premiers participants ont évalué les 285 OH et les 5 autres les 285 OP, tandis qu'en année 3 les participants ont inversé hiver et printemps. Chaque participant a donc pu évaluer une fois la totalité du matériel, chaque accession étant évaluée deux années de suite, dans 5 lieux par année. Les observations ont été réalisées sur petites parcelles : précocité, hauteur, sensibilité à la verse nombre de rang et compacité de l'épi ont été notés selon l'échelle CTPS, de même que la sensibilité éventuelle aux principales maladies (rouille naine, oïdium, rhynchosporiose, helminthosporiose, ramulariose). Le Tableau 1 ci-dessous indique les évaluations effectivement réalisées selon les partenaires sur orge d'hiver (OH) et orge de printemps (OP) durant les deux campagnes 2016-17 et 2017-18.

Tableau 1 : Répartition des observations agro-morphologiques effectuées selon les différents partenaires sur orges d'hiver (OH) et orges de printemps (OP) (XX = plusieurs dates de notations ; (x) = données manquantes)

	Partenaire	Date Semis	Dégâts sortie hiver	Précocité	Hauteur	Verse	Nb Rang	Compacité	Rouille Naine	Oïdium	rhynchosporiose	helminthosporiose	Ramulariose
2016-2017													
OH	Secobra Recherches	05/10/2016	X	X	X	X	X		X		X	X	
OH	Limagrain Europe	05/10/2016		X		X	X				X	X	
OH	Agri-Obtentions	06/10/2016		X	X	X	X				X		
OH	Unisigma	30/09/2016		X	X	X	X	X	X	X	X	X	
OH	SARL A. Momont	02/10/2016		X	X	X	X		X	X	X	X	X
2017-2018													
OH	INRA	17/11/2017	X	X	X	X	X	X					
OH	ASUR Plant Breeding	04/10/2017		X	X	X		X	X	X	XX	XX	
OH	Lemaire Defontaine	04/10/2017		X	X	X			XX		XX	XX	
OH	Syngenta Seeds	18/10/2017	X	X	X	X	X	X	X		X	X	
OH	RAGT 2n	29/09/2017		X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
2016-2017													
OP	INRA	13/03/2017	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
OP	Saaten Union	16/03/2017		X	X	X	X	X		X			
OP	Lemaire Defontaine	17/03/2017		X	X	X	X		X	X			
OP	Syngenta Seeds	16/03/2017	X	X	X	X	X	X					
OP	RAGT	22/03/2017		X	X	X	X	X	X	X			
2017-2018													
OP	Secobra Recherches	26/03/2018	X	X	X	XX	X		X	X	X		
OP	Limagrain Europe	07/04/2018		X		XX	X						
OP	Agri-Obtentions	24/03/2018		X	X		X	X					
OP	Unisigma	07/04/2018		X	X	(x)			(x)	(x)	(x)	(x)	
OP	KWS Momont	09/04/2018								X			

2.3 Génotypage de la collection

Afin d'automatiser le génotypage sur puce Fluidigm 96*96 par la méthode Kaspar, un multiple de 96 marqueurs, soit 1056 marqueurs SNP, ont été choisis également répartis sur les 7 chromosomes du génome de l'orge. Pour effectuer ce choix, les résultats du projet européen WHEALBI au cours duquel 99 731 SNPs ont été détectés dans l'exome d'une collection de 371 accessions d'orge ont été utilisés (Bustos-Korts *et al.*, 2019). Un premier tri a été réalisé parmi ces SNPs, en choisissant 1 SNP tous les 2,3Mb environ, donnant 1575 SNPs ; un second tri a été réalisé par la société K Biosciences, afin de tenir compte des contraintes liées à la technologie Kaspar. Des amorces Kaspar pour 1056 SNPs bien distribués le long des chromosomes, à raison d'un marqueur tous les 4,3 Mb, ont pu être sélectionnées puis dessinées. Ces marqueurs ont été réparties sur 11 plaques 96 puits.

Parallèlement à la première tâche, l'extraction de l'ADN des 570 accessions a été réalisée à partir de prélèvements de feuille effectués sur 5 plantules/accession. Les extraits d'ADN de ces accessions ont ensuite été répartis sur 6 plaques 96 puits en vue d'être génotypés sur puces Fluidigm. Soixante-six « puces » Fluidigm, associant marqueurs et génotypes, ont ainsi été constituées afin d'effectuer le génotypage selon la technologie Kaspar sur sa plateforme de génotypage « Gentyane » (INRAE-Clermont-Ferrand).

3. Résultats

3.1 Analyse des données agro-morphologiques

Un certain nombre de témoins répétés avaient été prévus dans les expérimentations qui n'accueillaient par contre qu'une seule répétition de 285 orges par lieu. Une analyse de variance (ANOVA) sur ces témoins pour les trois variables quantitatives (épiaison, hauteur et verse) a permis de calculer des intervalles de confiance utilisables ensuite pour comparer les effets moyens entre accessions. L'ANOVA sur l'ensemble des accessions a permis de mettre en évidence des effets lieux et génotypes très significatifs pour ces variables. Cependant, une très forte hétérogénéité dans le nombre de répétitions des témoins et leur mauvaise répartition sur le terrain des différents partenaires n'ont pas permis de faire d'éventuelles corrections des effets terrains dans chaque lieu. Au final, les effets moyens génotypes ont été pris en compte et des analyses multivariées de type analyses en composantes principales ont été conduites sur ces effets moyens afin d'illustrer la diversité agronomique globale de la collection nationale et d'identifier parmi elle des accessions intéressantes à intégrer dans les futures programmes d'innovation variétale.

A titre d'exemple, la Figure 2 illustre la diversité moyenne présente dans la collection pour la sensibilité à la rouille naine, la rhynchosporiose et l'oïdium.

Après constitution d'un index empirique sur la somme de notes moyennes de sensibilité aux principaux pathogènes, deux panels de 43 accessions chacun (OH et OP), correspondant aux 20% les meilleures, ont pu être sélectionnés parmi la collection nationale d'orge.

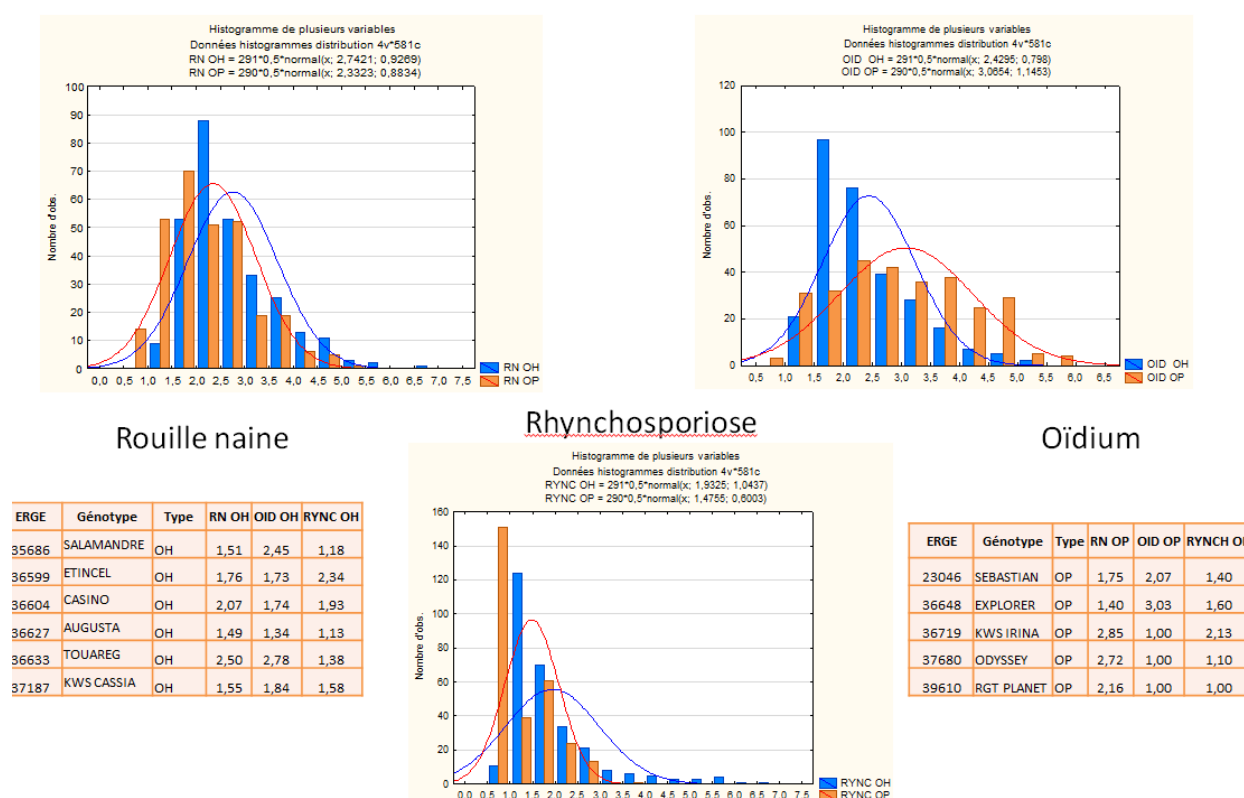


Figure 2: Histogrammes de distribution des moyennes de sensibilités à la rouille naine, la rhynchosporiose et l'oïdium, parmi la collection nationale d'orge. Les données indiquées dans les cartouches correspondent à celles des témoins.

3.2 Analyse des données de génotypage

A partir de la matrice des données brutes de génotypage (570 accessions x 1056 marqueurs) un filtrage a été effectué afin d'écarier les marqueurs et accessions présentant plus de 10% de données manquantes. Au final, une matrice de 561 accessions décrites par 784 marqueurs a servi au calcul d'une distance génétique entre accessions. Une classification ascendante hiérarchique, conduite sur cette matrice de distance, a ensuite permis de mettre en évidence la structuration génétique de la collection nationale d'orge (Figure 3).

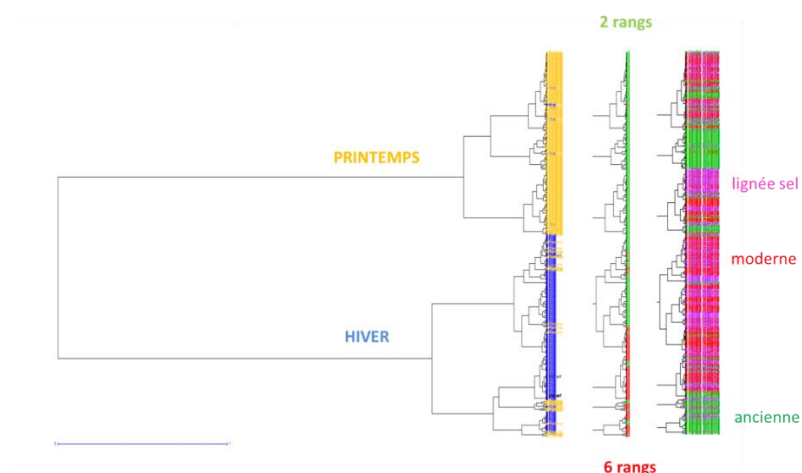


Figure 3 : Structuration génétique au sein de la collection nationale d'orge

Ainsi, la collection apparaît très fortement structurée selon le type de développement (types hiver vs printemps). De même, le nombre de rang de l'épi (2 ou 6) est également un facteur très structurant. Ces résultats sont tout à fait cohérents avec ceux décrits récemment sur une core collection plus large de l'USDA (Munoz-Amatriain *et al.*, 2014). Enfin, dans une moindre mesure, le statut des accessions (variétés anciennes pré-révolution verte d'avant 1960, variétés moderne post-révolution verte ou lignées modernes non inscrites au catalogue) apparaît également expliquer la distance entre accessions au sein des groupes printemps et hiver. Mais cela n'est pas aussi notable que chez le blé tendre, espèce présentant une structuration temporelle très marquée (Roussel *et al.*, 2004 ; Balfourier *et al.*, 2019).

La projection (Figure 4) des 561 accessions sur le plan principale 1-2 issu d'une analyse multivariée sur la matrice de distance permet d'illustrer la position relative des deux panels OH et OP de 43 accessions sélectionnées lors de l'analyse des données agro-morphologiques pour leur plus faible sensibilité aux pathogènes de l'orge.

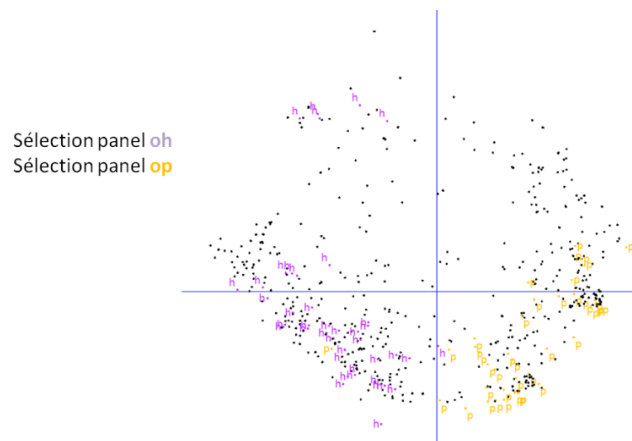


Figure 4 : Position relative des deux panels sélectionnés parmi les 561 accessions de la collection sur le plan principal d'analyse multivariée.

Une analyse d'associations géno-phénotypiques a été conduite sur les 784 marqueurs sélectionnés et sur l'ensemble des variables individuelles observées lieu par lieu, ainsi que sur leurs effets moyens, soit 86 traits pour les orges d'hiver et 54 traits pour les orges de printemps. Les résultats de structuration précédemment mis en évidence dans la collection ont été pris en compte dans l'analyse d'associations afin de minimiser la proportion de faux-positifs. Au total, après analyse à l'aide du package GWAS sous R (Yu *et al.*, 2006), 1363 associations se sont révélées significatives (LOD score >3) en OH, tandis que 303 associations ont été retenues en orges de printemps, pour un même seuil de LOD score.

A titre d'illustration, la Figure 5 présente la localisation sur les sept différents chromosomes de l'orge, des associations significatives mises en évidence pour le nombre de rang chez l'orge d'hiver et le caractère nu vs vêtu du grain chez l'orge de printemps.

Concernant le nombre de rang, 22 associations significatives (lod score >3) sont mises en évidence, principalement sur les chromosomes 2 et 4, respectivement porteurs des gènes VRS1 et INT-C intervenant dans l'architecture de l'épi. De même, on retrouve 19 associations significatives pour le caractère nu ou vêtu du grain d'orge de printemps, toutes localisées sur le chromosome 7 qui abrite le gène NUD. Ces résultats sont là aussi concordants avec ceux trouvés dans la littérature (Munoz-Amatriain *et al.*, 2014).

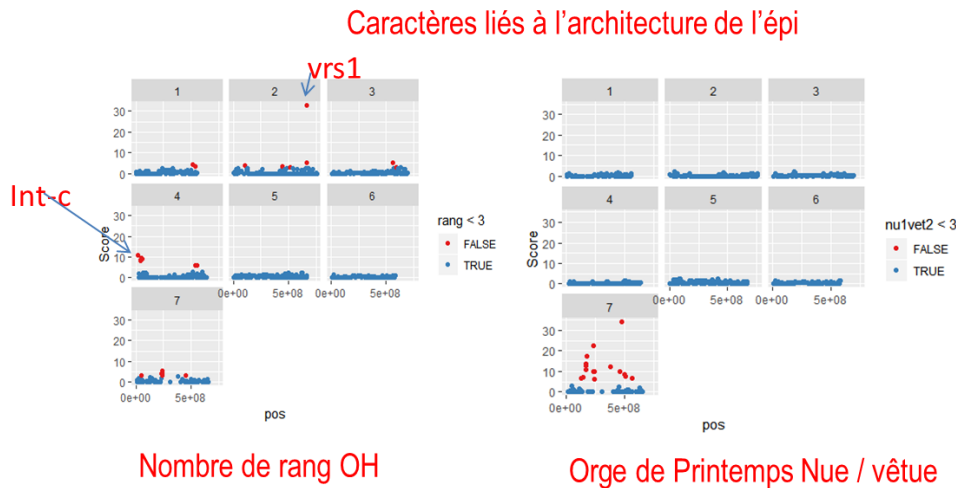


Figure 5 : Exemple d'associations marqueurs x traits significatives pour des caractères liés à l'architecture de l'épi.

4. Conclusions et perspectives

4.1 Valorisation du projet

La valorisation s'est faite principalement auprès des équipes de sélectionneurs des établissements français de semences de céréales regroupés au sein de l'UFS. En effet, que ce soient les données de passeport de la collection, les données brutes d'évaluations agronomiques ou encore les données de génotypages, toutes ces données ont mis en évidence une large diversité tant agro-morphologique que moléculaire synthétisée au travers de plusieurs livrables. Les données plus abouties issues du génotypage, comme la définition d'un jeu de marqueurs Kaspar polymorphes et facilement utilisables en génétique d'associations, devraient permettre aux sélectionneurs de disposer rapidement de nouveaux outils de marquage haut débit efficaces pour la sélection orge. La définition de « panels », c'est-à-dire de sous-ensembles d'accessions échantillonnées dans la collection nationale et susceptibles d'être plus facilement valorisables en sélection, est aussi un résultat qui devrait préférentiellement servir les sélectionneurs. Aujourd'hui toutes ces données contribuent déjà à une meilleure connaissance du matériel génétique conservé dans le CRB et donc à une potentielle valorisation de la diversité observée dans des programmes de sélection puis de création variétale ; en effet, certains sélectionneurs partenaires du projet ont reconnu avoir déjà puisé des géniteurs dans cette collection dans le but de créer de nouvelles variétés françaises d'orge encore mieux adaptées aux conditions changeantes d'environnement et plus productives dans des itinéraires techniques avec de faibles niveaux d'intrants. La synthèse de ces résultats devrait être mise totalement dans le domaine public à échéance d'un an, sous forme d'apport de données d'évaluation dans la base, le temps de donner aux sélectionneurs français un avantage compétitif sur l'exploitation de ces résultats et du matériel génétique.

Et, si cette valorisation est encore difficile à mesurer à court terme (il faut une quinzaine d'année pour créer une nouvelle variété), il existe une valorisation plus directe du matériel génétique, à travers la distribution d'échantillons de semences. C'est ainsi qu'on a pu observer une augmentation nette des demandes d'échantillons de semences d'orge auprès du CRB entre le début et la fin du projet (664 échantillons distribués en 2016 pour 2459 en 2018). Cette augmentation peut pour partie être mise sur le compte du projet COLNATOR au travers d'une meilleure description des accessions de la collection dans les bases de données et d'une meilleure communication faite autour de la gestion des collections nationales faite par le réseau. La distribution de semences de la collection nationale se fait désormais via des commandes en ligne d'échantillons, à l'adresse internet de la base SIREGAL (<https://urqi.versailles.inra.fr/siregal/siregal/grc.do>). Cette distribution couvre aujourd'hui un public fait non

seulement de sélectionneurs privés mais encore d'agriculteurs et de particuliers qui souhaitent valoriser directement ces orges pour des usages très spécifiques comme la micro-brasserie ou la permaculture. La collection nationale d'orge sera également déposée au TIRPAA dès les modalités de dépôt définies par la section « ressources génétiques » du CTPS, ce qui devrait permettre de la valoriser encore plus largement au niveau international.

4.2 Perspectives

Les points forts du projet sont à rechercher dans les synergies qui se sont développées entre les différents partenaires. En effet, grâce à ce dernier projet CASDAR, les partenaires du réseau « ressources génétiques céréales à paille » ont acquis de solides méthodologies communes d'évaluation de ressources génétiques et appliquent désormais un certain nombre de procédures éprouvées par le CRB pour la multiplication et l'évaluation de ressources génétiques en pépinière.

La principale perspective à court terme de ce projet réside dans le dépôt d'un nouveau projet CASDAR sur l'orge par ARVALIS ; Il s'agit d'un projet sur la rhynchosporiose de l'orge (projet RHYNO) accepté en 2019, et dont l'objectif est, en partant de la collection nationale orge du projet COLNATOR, de rechercher des résistances à ce pathogène. Ce nouveau projet, qui rassemble la quasi-totalité des partenaires de l'UFS présents dans COLNATOR en plus de quelques nouveaux membres, sera sans nul doute une belle perspective de valorisation plus rapide de certains résultats acquis par les mêmes partenaires dans le présent projet COLNATOR, notamment sur la rhynchosporiose et les marqueurs génétiques associés. Ce nouveau projet commun est un exemple qui illustre les synergies développées entre partenaires de COLNATOR, comme évoquées ci-dessus.

Remerciements

Ces travaux ont bénéficié du soutien financier du Ministère en charge de l'Agriculture, grâce au fond CASDAR semences (projet COLNATOR n° C2015-02).

Références bibliographiques

- Balfourier F., 2014. Caractérisation phénotypique et moléculaire de la collection nationale de ressources génétiques de blé tendre. *Innovations Agronomiques* 35, 181-191
- Balfourier F., Bouchet S., Robert S., De Oliveira R., Rimbart H., Kitt J., Choulet F., IWGSC, BreedWheat Consortium, Paux E., 2019. Worldwide phylogeography and history of wheat genetic diversity. *Science Advances*, DOI:10.1126/sciadv.aav0536
- Brisson N., Gate P., Gouache D., Charmet G., Oury F.X., Huard F., 2010. Why are wheat yields stagnating in Europe? A comprehensive data analysis for France. *Field Crop Research* 119, 201-212
- Bustos-Korts D., Dawson I.K., Russell J., Tondelli A., Guerra D., Ferrandi C., 2019. Exome sequences and multi-environment field trials elucidate the genetic basis of adaptation in barley. *The plant Journal* 99(6), 1172-1191 <https://doi.org/10.1111/tj.14414>
- Charpentier B., Ganier B., Planchenault D., 2013. Conservation des Ressources phytogénétiques ; Rapport CGAAER n°12154 <https://www.vie-publique.fr/sites/default/files/rapport/pdf/144000490.pdf>
- Munoz-Amatriain M., Cuesta-Marcos A., Endelman J.B., Comadran J., Bonman J.M., 2014. The USDA barley core collection: genetic diversity, population structure, and potential for genome-wide association studies. *PLoS ONE* 9(4): e94688. doi:10.1371/journal.pone.0094688
- Oury F.X., Godin C., Mailliar A., Chassin A., Gardet O., Giraud A., Heumez E., Morlais J.Y., Rolland B., Rousset M., Trottet M., Charmet G., 2012. A study of genetic progress due to selection reveals a negative effect of climate change on bread wheat yield in France. *Europ. J. Agronomy* 40, 28-38

Roussel V., Koenig J., Beckert M., Balfourier F., 2004. Molecular diversity in French bread wheat accessions related to temporal trends and breeding programmes. *Theor Appl. Genet*, 108: 920-930.

Yu J., Pressoir G., Briggs W.H., Bi I.V., Yamasaki M., Doebley J.F., McMullen M.D., Gaut B.S., Nielsen D.M., Holland J.B., 2006. A unified mixed-model method for association mapping that accounts for multiple levels of relatedness. *Nat Genet* 38(2):203–208

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0).



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « *Innovations Agronomiques* », la date de sa publication, et son URL).