

Amélioration de la résistance aux stress du tournesol : rôle des ressources génétiques, génomiques et bio-informatiques dans les stratégies de recherche

Patrick VINCOURT

UMR 441-2594 (INRA-CNRS),
Équipe « génétique et génomique des réponses
du tournesol *Helianthus annuus* aux stress
biotiques et abiotiques »,
Laboratoire des interactions plante-
micro-organismes,
BP 52627, chemin de Borde-Rouge, Auzeville,
31326 Castanet-Tolosan,
France

Avec 7 millions de tonnes de graines, l'Union européenne (27) occupe, au coude à coude avec la Russie et l'Ukraine, l'une des toutes premières places pour la production mondiale de tournesol (source USDA). Au sein de l'Union européenne, la France, avec la meilleure productivité à l'hectare (23 q/ha, moyenne 2005-2008, source AGRESTE), partage la première place selon les années avec la Roumanie et la Bulgarie. Malgré des fluctuations de cours importantes, au cours de ces dernières années, la valeur de la production française « à la sortie du champ » peut être estimée à 1 milliard d'€, et de la valeur ajoutée ainsi que des emplois en recherche et en production de semences sont engendrés par les firmes installées en France qui déploient leur activité à destination du marché mondial. Tandis que le déficit commercial français atteignait un record en 2008, le commerce international des semences affichait la même année un excédent de 447 M€ dont 87 % étaient imputables aux semences de tournesol (Seedquest, octobre 2008). C'est dans ce contexte que l'INRA a décidé d'amplifier son effort dans le domaine de la génétique d'une espèce cultivée qui est par ailleurs devenue symbolique, à l'heure du projet Écophyto 2018. En effet, cette culture est peu gourmande en eau, en engrais azotés et en produits phytosanitaires, notamment du fait des efforts consentis à l'INRA (Vear *et al.* 2003, 2008) et ailleurs dans le domaine de la résistance aux pathogènes. Cet article se propose d'exposer en quoi le développement de ressources gé-

Abstract: The sunflower crop is occupying an increasing role in the oilseed world production, and particularly within the geographic Europe, for human and industrial purposes. The advantages of the sunflower crop are also increasing due to its environmentally safe status. But there is a need to increase the oil yield per ha in order to improve the competitiveness of farmers and oil industry. This paper is reviewing the genetic, genomic and bioinformatic resources being necessary to handle research programs aiming to provide information for plant breeding as well as more fundamental knowledge. Beside of them, phenotyping tools and modeling approaches appear to be the new frontier for the genetic dissection of traits of interest.

Key words: *Helianthus annuus*, genetics, genomics, abiotic stress, disease

tiques, génomiques et bio-informatiques peut permettre à des projets de recherche finalisée de progresser de façon compétitive dans l'identification de solutions pour la filière économique du tournesol.

Quelles cibles prioritaires ?

Si la compétitivité dans la démarche de recherche poursuivie est largement dépendante de l'existence des ressources scientifiques disponibles, le choix des cibles d'une recherche finalisée résulte de la conjonction d'un besoin exprimé par la filière et d'une opportunité engendrée par l'état des connaissances sur l'espèce d'intérêt et sur les espèces modèles.

À l'échelle de l'Europe géographique au sens large, la culture du tournesol souffre d'un déficit de productivité significatif (30 % environ) par rapport à son seul concurrent notable sur ce territoire, le colza d'hiver. Cette comparaison ne peut évidemment être faite « toutes choses égales par ailleurs », car les adaptations pédoclimatiques et les niveaux des intrants requis pour que cet écart s'exprime sont sensiblement différents. Cependant, pour les débouchés alimentaires ou non alimentaires, la viabilité économique de la filière du tournesol est étroitement liée à une augmentation de la productivité et de sa régularité. Notre équipe¹

¹ (http://www2.toulouse.inra.fr/centre/lipm/fr/actions_pathogenes/pv_equipe.php).

a donc choisi de développer deux thématiques prioritaires de recherche : la tolérance aux stress abiotiques comme voie d'amélioration de la régularité de productivité de la culture et l'amélioration de la durabilité de la résistance au mildiou causé par l'oomycète obligatoire *Plasmopara halstedii*, qui est un enjeu durable pour la sécurisation de la culture.

Les différents mécanismes mis en œuvre par la plante pour répondre aux stress abiotiques ont fait l'objet de nombreux travaux sur l'espèce modèle *Arabidopsis thaliana* (Hirayama et Shinosaki, 2010), mais également sur le tournesol (Manavella *et al.*, 2006 ; Dezar *et al.*, 2005 ; Giacomelli *et al.*, 2010,). Ces résultats fournissent à la fois une référence pour la conception des expériences et une liste de « gènes candidats » dont l'implication a été démontrée dans les espèces modèles : mécanismes dépendant ou non de la signalisation par l'hormone ABA, effecteurs impliqués dans la régulation de l'ouverture stomatique ou du potentiel osmotique par l'accumulation des osmolytes, la protection des protéines membranaires, la réparation des dommages liés à l'oxydation consécutive aux stress (Ramanjulu et Bartels, 2004).

Il est toujours délicat de justifier le choix d'une priorité parmi les différentes agressions biotiques auxquelles est soumise une culture. En France, le tournesol est affecté principalement par le mildiou, le sclérotinia, le phomopsis et plus récemment par la « maladie du pied sec » associée à *Phoma macdonaldii*

(Seassau *et al.*, 2010). Les problèmes associés à la présence du mildiou dans les cultures de tournesol ne sont pas ressentis aujourd'hui comme particulièrement critiques malgré les contournements successifs de gènes de résistances (Delmotte *et al.*, 2008). L'espèce sauvage *Helianthus annuus* et le mildiou *P. halstedii* sont originaires tous deux du continent nord-américain et y poursuivent leur coévolution, tandis que l'expansion mondiale continue de la zone de culture constitue de nouveaux environnements pour l'interaction au sein du couple hôte-pathogène. Nous avons donc estimé que l'identification de solutions plus durables – par la mise en œuvre éventuelle d'une résistance quantitative en cours d'étude comme par l'élaboration d'outils d'analyse du polymorphisme génétique de l'agent pathogène – était une réponse adéquate aux difficultés durables que la sensibilité spécifique du tournesol au mildiou est susceptible de poser. Par ailleurs, la recherche sur les effecteurs du pouvoir pathogène des oomycètes est depuis quelques années en pleine effervescence (Schornack *et al.*, 2009), et les connaissances développées sur des couples hôte-pathogène modèles tels que *Solanum tuberosum-Phytophthora infestans*, *Medicago truncatula-Aphanomyces euteiches* ou *A. thaliana-Hyaloperonospora arabidopsidis* sont susceptibles d'alimenter cette démarche.

Bien que plus complexe à aborder au plan expérimental, la question de l'interaction entre stress abiotiques et biotiques méritera d'être abordée : à l'échelle de la réaction individuelle de la plante, parce que certaines voies de signalisation, notamment hormonale, se trouvent impliquées dans les deux types de stress (Ton *et al.*, 2009), et à l'échelle de la parcelle agricole dont la conduite culturale (fertilisation, disponibilité en eau) peut influencer le développement de la maladie (Debaeke et Moinard, 2010 ; Seassau *et al.*, 2010).

Ressources génétiques : un patrimoine que les outils de l'« ère génomique » nous donneront davantage la possibilité d'exploiter

Les stations de génétique et d'amélioration des plantes de l'INRA ont collecté ou développé depuis plus de 40 ans, à Montpellier et à Clermont-Ferrand, des ressources génétiques qui représentent un patrimoine majeur au niveau mondial : accessions sauvages du genre *Helianthus*, populations cultivées avant l'avènement des hybrides, pools interspécifiques, lignées de type cultivé, populations de lignées recombinantes (RIL) pour l'analyse génétique des caractères. Ce type de ressources

a toujours été considéré par les sélectionneurs comme une réserve de caractères d'intérêt pour l'espèce cultivée, mais il est clair que l'avènement des outils de cartographie génétique puis de description fine du polymorphisme de séquence nucléotidique leur confère maintenant une plus grande valeur, par la possibilité offerte de ne transférer, par sélection assistée par marqueurs, que les allèles favorables aux cultivars. Afin de rendre effectif ce processus, des sous-ensembles de lignées rassemblant une fraction importante de la variabilité présente au sein de ces collections ont été constitués (Coque *et al.*, 2008) dans la perspective de développer la « génétique d'association ». Par ailleurs, dans le cadre du projet OLEOSOL², sont en cours de développement :

- une population de lignées d'introgression (*Nested Association Mapping*) dans la lignée de référence XRQ d'une dizaine d'écotypes sauvages d'*H. annuus* provenant d'environnements contrastés d'Amérique du Nord, afin d'analyser dans un fond génétique commun les caractères apportés par les fragments de type sauvage ;
- une population de mutants EMS, également construite à partir de la lignée XRQ, afin d'aborder l'étude fonctionnelle par une démarche de génétique réverse – de la séquence au phénotype associé par TILLING³.

Ressources génomiques : le tournesol s'apprête à rejoindre le peloton de tête des espèces cultivées

Séquençage du génome du tournesol

En janvier 2010, était annoncé⁴ le lancement du programme de séquençage génomique du tournesol par un consortium international financé principalement par Génome Canada avec le soutien notamment de l'INRA. Le Centre national de ressources génomiques végétales⁵ y est impliqué par la création des banques BAC⁶ utilisées pour le séquençage et a, d'ores et déjà, mis à la disposition du projet une banque *HindIII* à la profondeur de 5,7 X et avec une

² Projet soutenu par la région Midi-Pyrénées, le Fonds interministériel de soutien aux pôles de compétitivité et le FEDER, associant Biogemma, Syngenta, Soltis, RAGT et l'INRA, et labellisé par le pôle de compétitivité AgriMip Innovations.

³ TILLING : *targeting induced local lesions in genomes*.

⁴ http://www.intl-pag.org/18/abstracts/W22_PAGXVIII_170.html.

⁵ <http://cnrgv.toulouse.inra.fr/>.

⁶ BAC : *bacterial artificial chromosomes* ; larges fragments d'ADN isolés individuellement et insérés dans un génome bactérien.

longueur moyenne d'insertion de 140 Kb. Afin d'assurer une couverture plus complète du génome, une deuxième banque *BamHI* est en cours de construction. Une troisième banque construite avec l'enzyme de restriction *EcoRI* sera mobilisée si nécessaire. Pour sa part, le LIPM apportera sa contribution dans le domaine bio-informatique et pour l'intégration des cartes physiques et génétiques. Le tournesol fera ainsi partie, vraisemblablement en 2012, des espèces cultivées dont le génome a été entièrement séquençé.

Séquençage et étude du transcriptome

Avant cette initiative, la génomique du tournesol avait bénéficié d'un effort important de séquençage d'EST⁷, principalement par le *Compositae Genome Project*⁸ et, avant lui, quoiqu'à un degré moindre, par Génoplante. En septembre 2007, était accessible dans le domaine public un ensemble d'environ 284 000 séquences d'EST provenant de sept espèces du genre *Helianthus* et principalement de l'espèce *H. annuus*. Ces EST ont été assemblés par M. Barker, et les assemblages⁹ ainsi obtenus ont été utilisés par un consortium rassemblant l'université de Colombie britannique (UBC, Canada, L. Rieseberg), l'université de Géorgie, Athens (UGA, États-Unis, S. Knapp), Biogemma, Syngenta et l'INRA pour confier à la société Affymetrix la construction d'une puce (2,6 millions de sondes couvrant environ 87 237 assemblages, *figure 1*) dont la destination première est l'analyse d'expression, mais qui pourra également être utilisée pour la cartographie à haute densité. Ainsi, dans le cadre du projet ANR SUNYFUEL¹⁰, en collaboration avec l'URGV¹¹ et les écophysiologistes d'AGIR¹², nous analysons les réponses différentielles, à la fois sur le plan physiologique et sur le plan de l'expression des gènes dans les feuilles (Rengel *et al.*, 2010), de huit génotypes (lignées ou hybrides) soumis à une gamme de stress hydriques variés et caractérisés. En

⁷ EST : *expressed sequence tag*, fragment de séquence de gènes exprimés produit à partir d'échantillons biologiques à partir duquel les mRNA sont extraits.

⁸ <http://compgenomics.ucdavis.edu/>

⁹ Assemblages (clusters) : plusieurs EST sont potentiellement associés aux mêmes gènes. Il convient, à la fois pour résumer l'information et pour disposer de séquences consensus plus longues donc plus aisées à annoter, de condenser cette information par un outil bio-informatique (ici, CAP3), donc le paramétrage permet de régler le niveau de stringence.

¹⁰ *Improving sunflower yield and quality for biofuel production by genomics and genetics*.

¹¹ Unité de recherche en génétique végétale, <http://www.versailles.inra.fr/urgv/>.

¹² <http://www.agir.toulouse.inra.fr/agir/>.

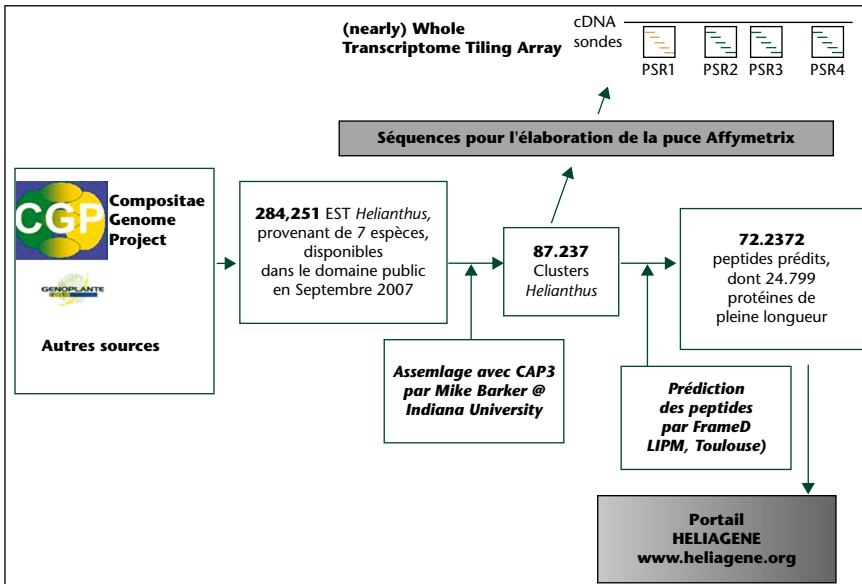


Figure 1. Deux premières valorisations des séquences de gènes exprimés : la puce Affymetrix et le portail HELIAGENE.

parallèle, des échantillons ont également été prélevés au champ pour analyser les conditions de répétabilité de ce type de mesure dans un environnement plus variable. Cette puce est également utilisée dans le cadre du projet de recherche sur la résistance au mildiou. Dans ce cas, nous souhaitons analyser les différences d'expression entre plantules de tournesol possédant ou non un gène de résistance race spécifique ou l'allèle favorable pour le QTL de résistance quantitative, et soumises à des infections avec différentes races de mildiou. Cela nous permettra de répondre à la question de savoir quels gènes sont exprimés ou réprimés de façon corrélative aux phénotypes de résistance ou de sensibilité.

Le tournesol prend le virage des nouvelles techniques de séquençage

Avec l'avènement des technologies de séquençage à très haut débit (454 Roche, Illumina

1. Liste des gènes candidats pour lesquels des données de séquences ont été produites sur plusieurs génotypes

STS Entries with SNP Counts													
SEQID	polybayes	manual	polyphred	confirmed	View Assembly	Contig length	No. Sequences	Haplotypes	Stats snp/100 bases	View Putative SNPs	Edit SNPs	Generate Report	Insertion Date
CG0061v2	51	N/A	19	21	Contig1	673	35	25	3	VIEW	EDIT	REPORT	2010-04-13
CG0062	27	N/A	N/A	18	Contig1	507	46	11	3	VIEW	EDIT	REPORT	2009-07-17
CG0064	17	N/A	N/A	0	Contig1	533	46	N/A	< 1	VIEW	EDIT	REPORT	2009-12-08
CG0065	3 4	N/A N/A	N/A N/A	0 0	Contig1 Contig2	571 649	2 2	N/A N/A	< 1 < 1	VIEW	EDIT	REPORT	2009-08-05
CG0066	3 174	N/A N/A	N/A N/A	0 0	Contig1 Contig2	585 907	2 39	N/A N/A	< 1 < 1	VIEW	EDIT	REPORT	2009-12-08
CG0068	N/A 15	N/A N/A	N/A 7	0 9	Contig1 Contig2	75 446	2 45	N/A 6	< 1 2	VIEW	EDIT	REPORT	2009-07-17
CG0069	21	N/A	16	16	Contig1	710	45	12	2	VIEW	EDIT	REPORT	2009-07-17
CG0070	34	N/A	9	15	Contig1	507	42	15	2	VIEW	EDIT	REPORT	2009-07-17
CG0071	26	N/A	24	24	Contig1	563	46	14	4	VIEW	EDIT	REPORT	2009-07-17
CG0075	N/A 277	N/A N/A	N/A N/A	0 N/A	Contig1 Contig2	49 1049	1 44	N/A N/A	< 1 < 1	VIEW	EDIT	REPORT	2009-12-08
CG0077	202	N/A	46	87	Contig1	1011	38	14	8	VIEW	EDIT	REPORT	2009-07-17
CG0078	82	N/A	N/A	48	Contig1	602	42	15	7	VIEW	EDIT	REPORT	2009-07-17
CG0079	26	1	N/A	24	Contig1	698	48	16	3	VIEW	EDIT	REPORT	2009-07-17
CG0082	11	N/A	4	0	Contig1	555	46	N/A	< 1	VIEW	EDIT	REPORT	2009-12-08
CG0083	86	N/A	19	0	Contig1	1604	68	N/A	< 1	VIEW	EDIT	REPORT	2009-10-20
CG0084	105	N/A	N/A	11	Contig1	1127	95	9	< 1	VIEW	EDIT	REPORT	2009-10-20
CG0084v2	20	N/A	N/A	8	Contig1	752	24	8	1	VIEW	EDIT	REPORT	2010-04-13
CG0085	N/A N/A N/A 341	N/A N/A N/A N/A	N/A N/A N/A 22	0 0 0 1	Contig1 Contig2 Contig3 Contig4	49 1 393 1116	1 1 2 87	N/A N/A N/A N/A	< 1 < 1 < 1 < 1	VIEW	EDIT	REPORT	2009-10-20
CG0087	14	N/A	14	0	Contig1	440	45	N/A	< 1	VIEW	EDIT	REPORT	2009-12-08
CG0088	N/A 160	N/A N/A	N/A 15	0 0	Contig1 Contig2	594 930	1 70	N/A N/A	< 1 < 1	VIEW	EDIT	REPORT	2009-10-20

Show 20 Entries per Page
Pages : 1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15

Upload data to Snp-Phage

CONTIG: 1

Figure 2. Un exemple d'outil intégré dans le portail HELIAGENE : intégration de Snp-Phage (Matukumalli et al., 2006) pour la gestion des SNP et des haplotypes.

Confirmed SNPs

SNP_ID	BEFORE TRIM POSITION	AFTER TRIM POSITION	ALGORITHMS	VARIATION	PROBABILITY	GENOTYPES
PB-CG0061v2-1-4	44	35	polybayes	G/T	1.00	--2;G-5;T-22
PB-CG0061v2-1-16	58	49	polyphred	A/T	0.78	A-1;T-17;
PB-CG0061v2-1-17	186	177	polybayes	A/C	1.00	C-18:A-13;G-1;
PB-CG0061v2-1-18	234	225	polybayes	A/G	1.00	A-24;G-8;
PB-CG0061v2-1-22	243	234	polybayes	A/-	1.00	--15;A-17;
PB-CG0061v2-1-24	244	235	polybayes	T/-	1.00	--14;T-18;
PB-CG0061v2-1-26	245	236	polybayes	T/-	1.00	--4;A-1;T-27;
PB-CG0061v2-1-27	250	241	polybayes	T/-	1.00	--7;T-26;
PB-CG0061v2-1-28	251	242	polybayes	T/-	1.00	--7;T-26;
PB-CG0061v2-1-29	253	244	polybayes	A/-	1.00	--6;A-27;
PB-CG0061v2-1-30	255	246	polybayes	T/-	1.00	--6;C-1;T-26;
PB-CG0061v2-1-31	256	247	polybayes	G/-	1.00	--6;G-27;
PB-CG0061v2-1-32	257	248	polybayes	-/C/T	1.00	--6;C-3;A-2;T-22;
PB-CG0061v2-1-18	278	269	polyphred	C/T	0.79	C-25;T-1;
PB-CG0061v2-1-33	335	326	polybayes	A/G	1.00	A-19;G-13;
PB-CG0061v2-1-34	356	347	polybayes	A/G	1.00	A-6;G-26;
PB-CG0061v2-1-35	383	374	polybayes	A/G	1.00	A-8;G-25;
PB-CG0061v2-1-36	446	437	polybayes	C/T	1.00	C-27;G-2;T-4;
PB-CG0061v2-1-40	491	482	polybayes	C/T	1.00	C-5;T-28;
PB-CG0061v2-1-41	541	532	polybayes	C/T	1.00	C-9;G-1;T-22;
PB-CG0061v2-1-42	552	543	polybayes	C/G	1.00	C-19;G-13;

3. Définition des haplotypes après expertise

Edited Haplotype

Contig1:

44	186	234	278	335	356	383	446	491	541	552	Haplotype	ID
t	a	a	c	g	g	a	c	c	c	g	SF212;	A1
t	a	a	c	g	g	a	c	t	t	c	SF340;SF061;SF105;SF152;SF056;SF138;SF060;	B1
g	c	g	t	a	g	g	c	t	t	g	SF092;	C1
t	a	g	c	g	g	g	c	t	t	g	SF292;SF080;SF041;SF323;	D1
g	c	a	c	a	a	g	t	c	t	g	SF306;SF063;SF119;SF109;SF137;	E1
t	c	a	c	a	g	g	c	t	c	c	SF145;	F1
t	c	a	c	a	a	g	c	t	t	g	SF110;	G1
t	c	a	c	a	g	g	c	t	t	c	SF308;ABQ97;	H1
t	c	a	c	a	g	g	c	t	t	g	SF226;	I1
t	c	a	c	a	g	g	c	t	c	c	SF320;SF330;SF281;SF302;H20;	J1

Get multifasta

Figure 2. (Suite)

GA), se sont décuplées les possibilités d'accéder au polymorphisme de gènes exprimés ou de l'ADN génomique, et même tout simplement de produire à des conditions financières plus acceptables de nouvelles données de séquence. Ainsi, dans le cadre du projet de recherche sur la résistance au mildiou, nous avons, en collaboration avec l'équipe EPGV (Versailles, Évry), cherché à augmenter le nombre d'EST de l'agent pathogène *P. halstedii* disponible à la communauté internationale, qui est à ce jour très faible (145), notamment du fait qu'il s'agit d'un parasite obligatoire strict. Nous

avons donc soumis à un séquençage « 454 » deux échantillons de plantules de tournesol infectées par le mildiou et correspondant à deux interactions de type compatible ou non. Au sein de chaque échantillon, sont donc exprimés, en même temps et dans le cadre de l'interaction hôte-pathogène, des gènes du tournesol et des gènes du mildiou, et nous avons fait appel à des filtres bio-informatiques pour allouer les séquences à l'hôte ou au pathogène (As Sadi *et al.*, 2010). Dans le cadre de la démarche de génétique d'association conduite au sein du projet OLEOSOL, nous

utilisons la technologie Illumina GA pour découvrir le polymorphisme SNP¹³ au sein d'un ensemble de 48 lignées et pour plusieurs centaines de gènes candidats. Dans les deux cas, la valorisation des très nombreuses données de séquence repose entièrement sur l'accès à des compétences en bio-informatique et à des outils de calculs et de stockage très puissants.

¹³ SNP : *single nucleotide polymorphism* : polymorphisme élémentaire associé à la modification d'une seule base dans la séquence nucléotidique.

Bio-informatique : s'appuyer sur l'expertise et disposer d'outils orientés « utilisateurs »

Grâce à son ancrage au sein du LIPM, notre équipe a bénéficié très vite du soutien de l'équipe de bio-informatique de ce laboratoire¹⁴. Le portail HELIAGENE (<http://www.heliagene.org/>) a été rapidement mis en place (Carrere *et al.*, 2008), produisant dans un premier temps différentes analyses (prédiction de peptides, BLAST des séquences nucléotidiques ou protéiques sur différentes bases de données, annotations) à partir de l'assemblage nord-américain. Ces données ont été très rapidement valorisées pour identifier dans la base de séquences, avec un bon degré de confiance, les homologues *Helianthus* de gènes d'*Arabidopsis* dont l'implication dans la réponse au stress hydrique avait été rapportée de façon fonctionnelle. Les données de séquence analysées dans HELIAGENE étant les mêmes que celles qui avaient été utilisées pour construire la puce Affymetrix, l'ensemble des sondes a été annoté pour caractériser leur proximité avec les séquences constitutives de l'assemblage qui pouvaient provenir d'une ou de plusieurs des sept espèces *Helianthus* ; de cette façon, il devenait possible d'éviter la prise en compte de défauts d'hybridation associés à des polymorphismes de séquence interspécifiques, et donc une mauvaise interprétation des données d'expression. Le logiciel SNP-Phage (Matukumalli *et al.*, 2006) a été intégré au portail afin de gérer les données de polymorphisme SNP ou Indel ainsi que les haplotypes produits dans le cadre des différents projets de recherche (figure 2). Dans le cadre du projet de séquençage conjoint du tournesol et du mildiou, un portail du même type et qui sera mis en accès public au cours de l'année 2010 a été développé : y ont été assemblées les données de séquences « 454 » et toutes les séquences *H. annuus* présentes dans le domaine public en janvier 2009. Les assemblages ainsi obtenus ont été ensuite rapprochés, d'une part, des séquences de plantes et, d'autre part, des séquences d'oomycètes. Différents filtres ont alors été mis en place pour identifier avec suffisamment de confiance les séquences putatives de *P. halstedii*.

Conclusion

L'accès aux ressources génétiques, génomiques et bio-informatiques est une condition nécessaire pour le développement des programmes de recherche à vocation finalisée ou fondamentale. L'élaboration de ces ressources est consommatrice en moyens humains et financiers, mais elles constituent en outre un atout important pour la mise en place de collaborations internationales. La communauté scientifique s'accorde pour considérer qu'un autre type de ressource est en passe de devenir le facteur limitant pour la prochaine décennie : il s'agit des outils de phénotypage, au champ et en conditions contrôlées. Pour une espèce d'intérêt agronomique, l'enjeu est double : il s'agit d'une part de caractériser finement, en conditions contrôlées, la réponse phénotypique différentielle d'un grand nombre de génotypes confrontés à des conditions environnementales biotiques ou abiotiques – pour permettre l'analyse génétique des caractères – et, d'autre part, d'établir le lien entre ce type de réponse et le comportement au champ. Ce deuxième enjeu s'appuiera sur la modélisation (Debaeke et Moinard, 2010). Les collaborations étroites développées entre notre équipe et l'équipe AGIR ont notamment pour objectif de faire face à ces nouveaux enjeux.

RÉFÉRENCES

As Sadi F, Pouilly N, Boniface MC, *et al.* Two genomic based approaches towards a better sustainability of sunflower *Helianthus annuus* resistance to downy mildew *Plasmopara halstedii* SUNBIO conference 2010, Antalya (Turquie) <http://lipm-helianthustoulouseinrafr/dokuwiki/dokuphp?id=inra:sunbio2010>.

Carrere S, Gouzy J, Langlade N, Gamas P, Vincourt P. HELIAGENE, a bioinformatics portal for *Helianthus* sp genomics. Internat. Sunflower Conference Cordoba, 2008.

Coque M, Mesnildrey S, Romestant M, *et al.* Sunflower lines core collections for association studies and phenomics. Proceedings ASTA Conference 2008, Cordoba.

Debaeke P, Moinard J. Effect of crop management on epidemics of phomopsis stem canker (*Diaporthe helianthi*) for susceptible and tolerant sunflower cultivars. *Field Crops Res* 2010 ; 115 : 50-60.

Delmotte F, Gresse X, Richard-Cervera S, *et al.* Single nucleotide polymorphisms reveal multiple introductions into France of *Plasmopara halstedii*, the plant

pathogen causing sunflower downy mildew. *Infect Genet Evol* 2008 ; 8 : 534-40.

Dezar CA, Gago GM, Gonzalez DH, Chan RL. Hahb-4, a sunflower homeobox-leucine zipper gene, is a developmental regulator and confers drought tolerance to *Arabidopsis thaliana* plants. *Transgenic Res* 2005 ; 14 : 429-40.

Giacomelli JJ, Ribichich KF, Dezar CA, Chan RL. Expression analyses indicate the involvement of sunflower WRKY transcription factors in stress responses, and phylogenetic reconstructions reveal the existence of a novel clade in the Asteraceae. *Plant Science* 2010 ; 178 : 398-410.

Hirayama T, Shinozaki K. Research on plant abiotic stress responses in the post-genome era: past, present and future. *Plant J* 2010 ; 61 : 1041-52.

Manavella PA, Arce AL, Dezar CA, *et al.* Cross-talk between ethylene and drought signalling pathways is mediated by the sunflower Hahb-4 transcription factor. *Plant J* 2006 ; 48 : 125-37.

Matukumalli LK, Grefenstette JJ, Hyten DL, Choi I, Cregan PB, van Tassel CP. SNP-Phage – high throughput SNP discovery pipeline. *BMC Bioinformatics* 2006 ; 7 : 468.

Ramanjulu S, Bartels D. Drought- and desiccation-induced modulation of gene expression in plants. *Plant Cell and Environment* 2002 ; 25 : 141-51.

Rengel D, Aribat S, Balzergue S, *et al.* Looking for sunflower (*Helianthus annuus*) genes involved in response to drought stress: what we can learn from expression data in using the 26 million-feature Affymetrix® chip SUNBIO conference 2010, Antalya (Turquie) (<http://lipm-helianthustoulouseinrafr/dokuwiki/dokuphp?id=inra:sunbio2010>).

Schornack S, Huitema E, Cano LM, *et al.* Ten things to know about oomycete effectors 2009. *Mol Plant Pathol* 2009 ; 10 : 795-803.

Seassau C, Dechamp-Guillaume G, Mestries E, Debaeke P. Nitrogen and water management can limit premature ripening of sunflower induced by *Phoma macdonaldii*. *Field Crops Res* 2010 ; 115 : 99-106.

Ton J, Flors V, Mauch-Mani B. The multifaceted role of ABA in disease resistance. *Trends Plant Sci* 2009 ; 14 : 310-7.

Vear F, Bony H, Joubert G, de Labrouhe DT, Pauchet I, Pinochet X. 30 years of sunflower breeding in France. *OCL* 2003 ; 10 : 66-73.

Vear F, Serre F, Jouan-Dufournel I, *et al.* Inheritance of quantitative resistance to downy mildew (*Plasmopara halstedii*) in sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Euphytica* 2008 ; 164 : 561-70.

¹⁴ <http://www2.toulouse.inra.fr/centre/lipm/eng/bioinformatique/bioinformatique.htm>.