

ANALYSE GÉNÉTIQUE ET MOLÉCULAIRE DES INTERACTIONS PLANTE- PLANTE MODULANT LA SENSIBILITÉ À LA SEPTORIOSE DANS LES MÉLANGES INTRASPÉCIFIQUES DE BLÉ

Thèse de Laura **MATHIEU**¹

Analysée par Philippe **GATE**²

Directeurs de thèse : Jean-Benoît **MOREL**, Directeur de recherche, Plant Health Institut Montpellier (PHIM), INRAE

Co-directrice de thèse : Elsa **BALLINI**, Maître de conférences, Plant Health Institut Montpellier (PHIM), Institut Agro

Contexte et problématique de la thèse

La diversification des plantes cultivées constitue un des leviers permettant d'accélérer la transition agroécologique et de rendre les agrosystèmes moins vulnérables aux effets du changement climatique. La diversification des espèces a surtout été envisagée dans le cadre des rotations avec l'introduction de couverts intermédiaires, notamment de légumineuses pour rendre les systèmes moins dépendants des engrais azotés, ou plus largement avec des plantes de service, par exemple capable de réduire la présence de plantes adventices par effet d'ombrage ou d'allélopathie.

C'est dans le cadre de la production fourragère que les associations interspécifiques ont fait l'objet des premières études, qui ont débouché après plusieurs années sur la pratique de mélanges prairiaux multi espèces reconnus, par les éleveurs pour leur plus grande résilience face aux stress climatique.

Dans le cas du blé, espèce la plus répandue en France, les mélanges intraspécifiques se sont depuis quelques années fortement développés chez les agriculteurs pour occuper aujourd'hui plus de 20% des surfaces cultivées en blé. Derrière ces choix, les producteurs y voient l'intérêt de diminuer les risques et d'obtenir une meilleure stabilité des performances, compte tenu d'aléas de plus en fréquents et peu prévisibles, de l'occurrence de stress abiotiques ou biotiques (comme les maladies) préjudiciables à une variété particulière.

Les règles de choix des variétés pour constituer les mélanges restent encore empiriques et reposent principalement sur la connaissance des caractéristiques individuelles des plantes. C'est la complémentarité fonctionnelle entre variétés qui constitue la base du raisonnement. Néanmoins, les informations nécessaires ne sont pas toujours disponibles, si bien que l'attitude est plutôt de mettre la priorité sur la diversité comme principal levier.

¹ Thèse de doctorat en spécialité écophysiologie et amélioration des plantes, École doctorale GAIA – Biodiversité, Agriculture, Alimentation, Environnement, Terre, Eau, portée par Plant Health Institute of Montpellier (PHIM), présentée et soutenue le 17 décembre 2024.

² Membre titulaire de l'Académie d'agriculture de France, section 1 « Productions végétales ».

Et compte tenu de ces manques de connaissance, il n'existe pas de méthode de sélection pour concevoir des mélanges variétaux adaptés, et encore moins d'approches pour prédire leurs comportements dans différents environnements et pratiques

La thèse de Laura Mathieu vise à mieux comprendre, par une approche écophysiologique et génétique, les interactions plante-plante sur le blé tendre et le blé dur, encore mal compris. Cette thèse étudie spécifiquement les mécanismes qui sous-tendent les avantages des mélanges variétaux et comment les interactions entre plantes modulent la gravité de la septoriose, maladie la plus préjudiciable sur le blé. Les objectifs de la thèse sont d'identifier les types de signaux échangés entre les plantes et de caractériser leurs réponses moléculaires et morphologiques. Ce travail représente la première analyse moléculaire à grande échelle des interactions entre plantes dans les mélanges intraspécifiques, qui utilise des approches multi-omiques pour élucider les réponses moléculaires impliquées. Il fournit également une analyse génétique complète visant à identifier les déterminants impliqués dans ces interactions.

Originalité

Cette thèse présente indéniablement beaucoup d'aspects très originaux et novateurs.

Ce travail représente la première analyse moléculaire, à grande échelle, des interactions entre plantes dans les mélanges intraspécifiques, qui utilise des approches omiques (transcriptomique, métabolomique) pour élucider les réponses moléculaires impliquées. Il fournit également une analyse génétique complète visant à identifier les déterminants impliqués dans ces interactions alléliques entre les génotypes.

Après lecture de la thèse, ce qui retient en premier lieu l'attention est la richesse et l'ampleur du travail qui a été effectué, couvrant une thématique très complexe avec des approches nécessairement pluridisciplinaires. On retient que les méthodologies utilisées sont parfaitement maîtrisées et que les discussions sur les résultats font preuve d'une maturité scientifique rarement présente dans le cadre d'une thèse. En lien, l'analyse de la bibliographie constitue un des points forts, avec en amont des chapitres de la thèse, un premier article de synthèse, puis un article d'opinion publié, où le lecteur apprend des connaissances nouvelles et des concepts tout à fait intéressants et pertinents, qui sont mobilisés par la suite. On apprend notamment que les plantes font la différence entre le soi et le non-soi, que des signaux sont échangés entre plantes et peuvent donner lieu à des régulations métaboliques dues spécifiquement à un voisin particulier (par exemple une sensibilité modulée par le voisin). Les références sont nombreuses, récentes, ne concernent pas que des plantes de laboratoire (comme arabidopsis), mais au contraire des plantes cultivées d'intérêt à l'échelle mondiale (le riz, le maïs, l'orge, le blé, la tomate...) avec des applications potentielles pour réguler les maladies et les ravageurs.

Les résultats très nombreux ont mobilisé des dispositifs expérimentaux parfois impressionnants (nombre de combinaisons variétales testé jusqu'à 360 mélanges binaires, utilisation de rhizotrons pour l'analyse des racines), des approches analytiques complexes (transcriptomiques, métabolomiques) et de modélisation (mise en évidence d'interactions génétiques alléliques spécifiques par études statistiques d'associations). En dépit de cette

diversité et de cette complexité, les résultats sont présentés de manière originale avec un mode d'affichage associant précision et facilité de visualisation. Par exemple, la sévérité de la septoriose (surface foliaire nécrosée) est quantifiée sous forme de « boîtes à moustaches » avec visualisation de la variance des résultats. Le caractère spécifique de la réponse d'une variété à une voisine est présenté sous la forme d'un damier, où l'on voit pour chacune des cases la valeur de la surface nécrosée de chacune des variétés en fonction de différents voisins grâce à une échelle de couleur. S'agissant de la modélisation, on doit souligner qu'une chaîne de traitement mobilisant l'analyse d'images par deep learning a été mise au point pour soulager les efforts de phénotypage de la septoriose (quantification de la surface nécrosée). On doit faire remarquer que cet outil, modestement présenté en annexe, a fait l'objet d'une publication.

Cette rigueur dans la présentation des résultats n'empêche pas une touche artistique et humoristique. Entre chaque chapitre, Laura Mathieu a le talent de nous offrir un beau dessin qui illustre par ailleurs la problématique particulière du chapitre. Le lecteur a même la chance de découvrir en début de thèse une illustration humoristique avec un texte empreint de philosophie sur les bienfaits de vivre à deux.

A juste titre, Laura Mathieu considère que dans un mélange binaire à deux variétés, deux types d'interactions plante-plante sont présentes : une première correspondant aux effets directs propres à chacun des génotypes, et une deuxième résultant de la coexistence (effets indirects) entre les deux plantes. L'existence de ce deuxième type d'interaction est brillamment démontrée dans le cadre de la thèse. Sa participation significative à la modulation de la sévérité de la maladie témoigne de la nécessité d'identifier les génotypes à combiner ainsi que les mécanismes associés. Le fait que des signaux racinaires soient souvent impliqués dans les interactions plante-plante, avec modification du microbiome du sol, exige d'envisager le phénotype dans un environnement génétique élargi (concept d'holéogénome).

Principaux résultats

La thèse répond à trois questions qui structurent les chapitres successifs de la thèse :

- Comment la sévérité de la septoriose est-elle modulée par les interactions plante-plante chez le blé ?
- Quelles régions génétiques sont impliquées dans les interactions plante-plante modulant la sensibilité à la septoriose et la biomasse chez le blé dur ?
- Quelles sont les réponses du blé tendre et du blé dur à la présence de plantes voisines modulant la sévérité de la septoriose dans un mélange variétal, et quels sont les déclencheurs de cette modification de sensibilité ?

Chapitre 1

Les interactions plante-plante dans les mélanges modifient la moyenne et la variance de la sensibilité à la septoriose. Ces effets sont génotype-dépendant. Le choix du voisin d'une plante focale dans un mélange binaire pour concevoir un mélange est donc déterminant. Il y a, de ce fait, des mélanges qui permettent de réduire la nuisibilité et la variabilité et d'autres qui, au contraire, augmentent la sévérité, notamment en intensifiant la production de spores. La

compréhension des mécanismes à l'origine de ces interactions entre génotypes s'avère donc essentielle.

Chapitre 2

Cette partie a pour objectif d'identifier les interactions génétiques sur la base d'une étude d'associations génétiques à grande échelle (360 mélanges binaires, soit un test sur 700 millions de SNP (Single-Nucléotide-Polymorphism). Cette analyse démontre un schéma général d'architecture génétique complexe entre les phénotypes, avec des interactions alléliques significatives (54 interactions significatives identifiées) se produisant uniquement entre différents QTL (Quantitative trait loci). Malgré cette complexité, il semble que certaines régions génomiques clés agissent comme des « hubs » centraux, et qu'un processus biologique lié au syndrome bien connu d'évitement de l'ombre puisse être impliqué. La connaissance des mécanismes moléculaires impliquée constitue un point à élucider.

Chapitre 3

Les résultats démontrent qu'un signal lié à l'architecture racinaire déclenche chez la plante focale une réponse qui retarde l'induction des gènes de défense, sans modifier les autres paramètres morphologiques. Les changements transcriptionnels et métabolomiques sont observés après seulement dix jours de coexistence. Les effets ne sont pas générés par diffusion de molécules, mais seraient dus à une compétition vis-à-vis des ressources (réduction du métabolisme primaire, augmentation de la synthèse de phenylpropanoïdes notamment). Cette diminution des ressources engendrerait un effet retard préjudiciable de l'activation des gènes de défense de la plante.

Chapitre 4

Cette dernière partie vise à comprendre l'impact des voisins sur les réponses moléculaires grâce à des approches multi-omiques.

Les résultats montrent que les plantes en mélange présentant une moindre sensibilité à la septoriose impliquent la participation des racines. Le mélange a déclenché des changements moléculaires significatifs dans le métabolisme spécialisé, les transporteurs et les réponses aux ressources, les composés phénoliques apparaissant comme le signal clé potentiel qui déclenche une modulation de la sensibilité à la septoriose. Plusieurs composés phénoliques comme des coumarines et flavonoïdes agiraient comme des molécules de signalisation responsables par la suite de la réduction des symptômes. Ces informations permettent de mieux comprendre les bases moléculaires des interactions entre plantes et les processus impliqués dans l'amélioration de la résistance aux maladies dans les mélanges intraspécifiques.

Voies de progrès et perspectives

Ce travail pionnier sur le blé ouvre des perspectives novatrices pour améliorer l'adaptation et la résilience des mélanges intraspécifiques dans les systèmes de culture de demain. Il démontre en particulier que la seule connaissance des génotypes ne suffit pas pour concevoir des mélanges variétaux. Il apparaît en complément nécessaire d'identifier les interactions

génétiques qui sont induites par la coexistence de deux variétés spécifiques. Il s'agit donc d'envisager la sélection en tenant compte des interactions alléliques qui sont génotype dépendant.

Cette approche nouvelle complexifie et questionne les méthodes utilisées et leurs nécessaires évolutions :

- Il apparaît indispensable de mieux quantifier les effets positifs générés par ces interactions au regard des effets directs dus aux variétés elles-mêmes. Il est également possible que ces interactions spécifiques puissent améliorer, ou au contraire réprimer l'expression de certains gènes qui sont à l'origine du choix initial des parents. Il convient donc de s'intéresser à la fois aux interactions inter-génotypiques et intra-génotypiques avec des modèles statistiques mieux adaptés. Sur ce point, la thèse insiste sur la nécessité d'adopter une approche intégrée visant l'ensemble de la plante, avec des analyses transcriptionnelles et dynamiques.
- Les résultats montrent qu'il peut exister des combinaisons de variétés à effets négatifs, ce qui prouve que la diversité intra-spécifique n'apporte pas toujours des bénéfices. Au-delà, cela signifie qu'il est indispensable d'identifier aussi les disservices, ce qui complexifie le nombre de traits à observer, donc le phénotypage.
- En lien, les analyses concluent souvent à une participation du système racinaire comme siège de déclenchement de modifications moléculaires. Le phénotypage racinaire et de la rhizosphère ne sont actuellement pas pris en compte dans la conception des mélanges. Ce point souligne que le phénotypage des mélanges binaires ne peut pas se faire, au moins dans un premier temps, dans les champs cultivés.
- Dans le prolongement, il sera nécessaire de lever certains obstacles pour une future mise en œuvre opérationnelle de ces travaux : les mélanges variétaux sont souvent réalisés avec quatre variétés et non deux et visent fréquemment plusieurs cibles liées aux maladies, aux ravageurs, mais aussi vis-à-vis de stress abiotiques. Il apparaît donc indispensable d'identifier, en amont, des caractères prioritaires améliorés de manière significative par les interactions spécifiques. A ce titre, la thèse a fait le choix judicieux et pertinent de choisir le cas de la septoriose, qui est la maladie la plus préjudiciable du blé et pour laquelle les résistances génétiques restent insuffisamment efficaces. Laura Mathieu propose également de mobiliser les principes de l'écologie pour la sélection des mélanges, avec une approche basée sur les liens entre traits et fonction (sélection assistée par marqueurs) pour diminuer le nombre de combinaisons, et de mobiliser certains outils génétiques comme la prédiction génomique, utilisée efficacement pour la conception des hybrides, donc également des mélanges binaires.

Ces travaux novateurs montrent l'intérêt pour l'Académie que cette analyse de thèse figure sur le site de l'Académie et dans le Mensuel.