

Tolérance des sojas suisses au virus de la mosaïque du soja

Claude-Alain Bétrix, Olivier Schumpp, Arnold Schori, Justine Brodard, Nathalie Dubuis, Jean-Charles De Grootte et Floriane Bussereau
Agroscope, 1260 Nyon, Suisse

Renseignements: Claude Alain Bétrix, e-mail: claude-alain.betrix@agroscope.admin.ch
et Olivier Schumpp, e-mail: olivier.schumpp@agroscope.admin.ch

<https://doi.org/10.34776/afs11-188> Date de publication: 28. Octobre 2020



Figure 1 | Symptômes de gaufrage, de rougissement des nervures et de mosaïque sur feuilles de soja infectées par le virus de la mosaïque du soja.

Résumé

Le soja est cultivé en Suisse depuis 1988. Le programme d'amélioration d'Agroscope sélectionne des variétés précoces et tolérantes au froid, bien adaptées aux conditions climatiques particulières de notre pays. Afin d'apporter une valeur ajoutée à la culture, les sélectionneurs ont progressivement orienté leurs efforts vers l'alimentation humaine en améliorant notamment le goût du soja et son aptitude à la transformation. Plusieurs maladies s'attaquent à cette culture. Parmi elles, le virus de la mosaïque du soja affecte très sévèrement certaines variétés, alors que d'autres se montrent beaucoup plus tolérantes à l'infection virale. Les mécanismes de résistance sont toutefois mal connus et nécessitent une sélection assistée par marqueurs, complexe à mettre en œuvre et actuellement peu compatible avec la sélection

de caractères agronomiques et qualitatifs exigeants jugés prioritaires. Les variétés développées par Agroscope sont toutefois sélectionnées sous contrainte, c'est-à-dire dans un environnement où le virus est présent depuis de nombreuses années dans des plantes adventices et dans la culture elle-même. Cette stratégie de sélection élimine les lignées symptomatiques qui accumulent le virus au sein de leur semence. Dans ce travail, nous montrons que cette stratégie est efficace. Elle produit des variétés adaptées aux conditions de pressions virales observées en Suisse, sans faire appel à la sélection assistée par marqueurs de résistance.

Key words: soybean mosaic virus, seed transmission, soybean breeding, yield, seed quality.

Introduction

Le soja se développe dans l'Union européenne, principalement sous des latitudes proches de celles de la Suisse (France, Italie, Bassin du Danube), mais également de manière spectaculaire dans la partie européenne de l'Ukraine. Les surfaces augmentent de 10 % par an depuis cinq ans, pour atteindre 975 000 ha en 2018 (Krautgartner *et al.* 2018).

Cette forte augmentation des surfaces de production en Europe, associée au fait que l'état sanitaire des semences est peu contrôlé, font craindre une augmentation de la prévalence des maladies transmises par la semence.

Plus de 60 virus peuvent infecter le soja, mais seuls quelques-uns sont considérés comme de véritables menaces pour la filière (Tolin & Lacy 2004, Widyasari *et al.* 2020). Parmi eux, le virus de la mosaïque du soja (SMV, *Soybean mosaic virus*) constitue la plus commune et la plus sévère des affections virales du soja. Décrit pour la première fois aux USA en 1915 (Gardner & Kendrick 1921), il a été trouvé ensuite en Chine, au Japon, en Corée du Sud, au Canada, au Brésil en Australie et dans beaucoup d'autres pays où le soja est cultivé. Les échanges de graines favorisent sa diffusion dans toutes les zones de production mondiale, même les plus récentes (Pedersen *et al.* 2007). Le SMV fait partie de la famille des *Potyviridae* et sa transmission au sein d'une culture est assurée par quelques 32 espèces de pucerons, sur un mode non persistant.

Les pucerons acquièrent le virus en quelques minutes en piquant une plante infectée dans la parcelle. Ils sont immédiatement infectieux et peuvent propager le virus en se déplaçant sur une plante voisine. Cette rapidité dans le processus de transmission rend l'application d'insecticide inefficace.

Les symptômes incluent une croissance faible et une diminution de la production de gousses et de graines. Les feuilles trifoliées peuvent présenter des zones de mosaïque jaune et un gaufrage caractérisé par des feuilles cloquées (fig. 1). Le bord des feuilles est ondulé et les nervures ne grandissent pas à la même vitesse. Les anciennes feuilles de certains cultivars peuvent également montrer des nécroses, des nervures rougeâtres, entraînant un jaunissement, et finalement une chute des feuilles. Toutefois, ces symptômes varient selon le génotype du soja et la souche virale, le stade de l'infection et l'environnement. Ils sont peu spécifiques et d'intensité parfois très faible. Ils peuvent disparaître lorsque les températures sont supérieures à 30 °C (Hill & Whitham 2014).

L'infection primaire par la piqûre du vecteur produit peu de symptômes et passe d'autant plus inaperçue que l'infection est tardive. L'épuration des plantes malades est donc peu efficace au champ. Les moyens de lutte incluent l'utilisation de semences saines et l'usage de variétés peu ou pas sensibles à l'infection virale. Certaines variétés sont en effet totalement résistantes au virus, mais pour d'autres, des diminutions de rendement de 10 à 30 % sont couramment observées (Ross 1977). Des pertes de rendement supérieures à 80 % sont également décrites dans de rares occasions (Goodman & Oard, 1980). Par ailleurs, la co-infection avec d'autres virus produit des effets synergiques qui aggravent les symptômes. C'est notamment le cas avec le *Cowpea mosaic virus*, le *Bean pod mottle virus* et l'*Alfalfa mosaic virus* (Anjos *et al.* 1992; Malapi-Nelson *et al.* 2009).

La transmission du SMV par la semence est aussi très dépendante de la variété. Certaines variétés ne transmettent pas ou peu le virus via la graine, alors que d'autres montrent des taux de transmission allant jusqu'à 64 % (Bowers & Goodman 1991; Domier *et al.* 2007, Porto & Hagedorn 1975).

Une trentaine de souches différentes de SMV ont été caractérisées sur la base de symptômes produits sur une gamme de variétés, des plus sensibles aux plus résistantes. Parallèlement, une quinzaine de loci porteurs de gènes de résistance, agissant seuls ou en combinaisons, ont été identifiés sur le génome du soja. À ce jour, aucun d'entre eux n'a pourtant pu être cloné et les bases moléculaires de la résistance au SMV restent mal connues (Widyasari *et al.* 2020). La pyramidisation de différents gènes de résistance (*Rsv1*, *Rsv3*, *Rsv4*, *Rsv5*) est souvent préconisée, mais du fait de sa complexité, l'incorporation de ces différentes résistances n'a pas été un objectif pour la création de la plupart des cultivars commerciaux modernes (Hill & Whitham 2014). Le programme suisse de sélection du soja ne fait pas exception et n'intègre pas l'usage ciblé des gènes de résistances. Dans l'attente d'une meilleure compréhension des mécanismes de résistance et de l'épidémiologie de la maladie, d'autres enjeux de sélection agronomiques et qualitatifs ont été jusqu'ici prioritaires.

Dans ce contexte, le comportement des variétés suisses et la prévalence du SMV en Suisse doivent être mieux caractérisés. Dans ce travail, nous avons évalué la prévalence du virus et son impact au cours des années 2015 et 2016 sur différentes variétés sélectionnées à Changins.

Matériels et méthodes

Matériel génétique

Trois obtentions du programme de sélection Agroscope ont été utilisées dans le cadre de ces différentes expérimentations. Elles représentaient la plus grande part du marché suisse en 2015. Quatre différents lots de multiplications du cultivar Tourmaline ont été mis à disposition par la Société coopérative des sélectionneurs (ASS) (P3–P6) ainsi que deux lots des variétés Gallec (P1) et Opaline (P2).

Analyses des taux d'infection (plantes et semences)

Un gramme de feuilles est broyé dans un sachet ELISA (Biorad AG, Reinach-CH, 420100) avec 5 ml de tampon d'extraction PBS, Tween20 2,5 ppm, PVP 2 % ajusté à pH 7,4 et analysé par DAS-ELISA selon les recommandations du fabricant (Biorad AG, Reinach-CH, 162677).

Les graines sont réduites en farine, agitées modérément pendant 2 h dans 2,5 ml à 100 ml de tampon d'extraction selon le nombre de graines puis analysées par DAS-ELISA selon les recommandations du fabricant (Biorad AG, Reinach-CH, 162677). Les analyses de graines sont réalisées sur des graines individuelles pour les expériences d'évaluation de la transmission du virus de la plante à la graine. L'analyse du taux d'infection des lots de semences est réalisée sur 20 sous-groupes de 100 graines, soit 2000 graines par lot. Un traitement statistique des résultats par l'application SeedCalc, développée par l'International Seed Testing Association (ISTA), permet d'obtenir le pourcentage d'infection des lots.

Essais en conditions contrôlées

Un essai en pots a été conduit en chambre climatique et répété à trois reprises (E1, E3, E4) avec les variétés Gallec, Opaline et Tourmaline (lots P1, 2 et 6) selon la procédure suivante: 200 plantes sont cultivées en pots de 0,5 litre. Les conditions de cultures sont maintenues durant toute la période de végétation à une température diurne de 22 °C et de 18 °C pendant la phase nocturne avec une humidité relative de 80 %. Un régime de jours courts (12h nuit et 12h de jour) permet de limiter l'étiollement parfois important des plantes cultivées en chambre de culture.

L'infection des plantes est réalisée au stade V1 (Fehr & Caviness 1977) sur les deux premières feuilles unifoliées (nœud 1) de 100 plantules. Pour chaque variété, 100 plantules supplémentaires, non-inoculées, sont utilisées comme contrôle expérimental. Une notation de la présence des symptômes selon une échelle de notation de 1 à 3 est réalisée sept jours après inoculation puis

au moment du prélèvement foliaire (1 = absence, 2 = douteux, 3 = présence). Les feuilles sont prélevées pour déterminer le taux d'infection par Elisa un mois après inoculation.

À maturité, le nombre de grains par plante est déterminé par comptage sur les plantes infectées et sur le témoin. Cent graines par variété sont ensuite analysées individuellement afin d'estimer le taux de transmission de la plante infectée à la graine. Cent graines supplémentaires sont mises en cultures pour évaluer la faculté germinative et ensuite, le taux de transmission de la graine à la plante.

Essais au champ

En 2015, une première expérimentation au champ a été réalisée avec ces trois variétés Agroscope. La variété Tourmaline est représentée par quatre lots de semence présentant des taux d'infection différents. Un dispositif expérimental en blocs randomisés de 10 m² sur trois lignes incluant trois répétitions a été implanté dans quatre lieux représentatifs du Plateau suisse (Changins, Goumoëns, Giez et Delley). Au sein de ces blocs, des sous-unités expérimentales de 33 plantes ont été mises en place sur la ligne centrale de la parcelle. Chacune de ces 33 plantes a été analysée par ELISA sur feuilles au stade R4 ainsi que sur l'intégralité de leurs graines pour déterminer les taux d'infection. Des notations visuelles (1–9, 1 = sain et 9 = 100 % atteint) de la présence de la maladie ont été réalisées en cours de végétation. Les rendements, la précocité, les taux de protéines et d'huile ainsi que le poids de mille grains ont été relevés sur l'ensemble de chaque bloc expérimental.

En 2016, un nouvel essai a été implanté selon le même dispositif expérimental avec les trois variétés, sur deux lieux (Changins et Giez).

Faculté germinative

L'analyse de la faculté germinative est réalisée par semis en serre en substrat léger en trois répétitions de 100 graines issues des essais au champ et sans répétition pour les graines issues des essais en conditions contrôlées. Le comptage des plantules bien développées a été effectué après la levée, au stade VC.

Résultats

Prévalence du virus dans les lots de semences

Quinze lots de graines de semences produits entre 2011 et 2014 selon le schéma de la figure 2 ont été récoltés par

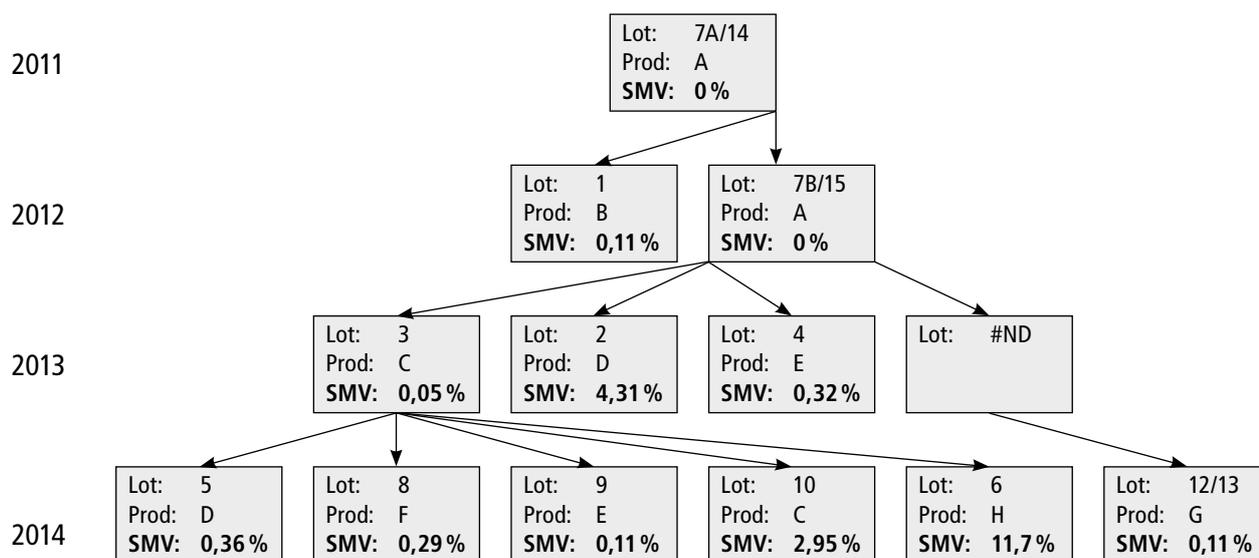


Figure 2 | Schéma de filiation entre plusieurs lots de semences de Tourmaline produits entre 2011 et 2014 et testés pour la présence du SMV.

huit multiplicateurs de semences de la variété Tourmaline (Agroscope) sur plusieurs sites de la région lémanique. Après quatre années de multiplication à partir d'un lot-père initial sain, les disparités de taux d'infection sont importantes. Le taux d'infection atteint un maximum de 11,7 % dans l'un des lots-fils (lot 6). La prévalence du SMV est toutefois très irrégulière parmi ces lots-fils. Ainsi, pendant la saison 2014, cinq lots de semences produits à partir du même lot initial infecté à 0,05 % sont infectés à des niveaux allant de 0,11 % à 11,7 %.

Taux de transmission de la plante à la graine

Cent plantes des cultivars Tourmaline, Gallec et Opaline ont été mises en culture en conditions contrôlées et inoculées mécaniquement avec une souche de SMV identifiée sur une parcelle de la région de La Côte en 2014. La transmission mécanique du virus, mesurée quatre semaines après l'inoculation, est généralement supérieure à 90 %. Un lot de Tourmaline a toutefois montré un taux d'infection de 60 % lors de l'essai E1 et un lot d'Opaline a montré un taux d'infection de 80 % lors de l'essai E4. La mesure du taux de transmission du virus de la plante infectée mécaniquement à la graine dans trois essais atteint un maximum de 9 % dans la variété Tourmaline (fig. 3). Cette valeur est comparable au taux d'infection maximum obtenu avec la variété Gallec. La variété Opaline a montré un taux de transmission maximum plus élevé qui atteint 20 % dans l'un des essais. Malgré l'utilisation de conditions de culture identiques, les trois répétitions de ces essais comportant chacun plus de 300 plantes montrent des variations du taux de transmission du virus d'un facteur 10.

Plusieurs lots issus de nos essais testés avant et après une période de stockage de six mois en conditions adaptées à la conservation des semences montrent que le titre viral des lots de semence est stable au cours du temps (données non présentées).

Prévalence du virus sur des essais agronomiques multi-sites

La prévalence du virus a été analysée dans les feuilles lors d'essais agronomiques répartis sur les sites de Changins (CH-1260), Giez (CH-1429), Delley (CH-1567) et Goumoëns (CH-1376) en 2015 et 2016 (fig. 4).

L'enregistrement détaillé des symptômes foliaires associés aux analyses ELISA sur les essais en champ n'ont pas permis d'établir une corrélation entre le développement

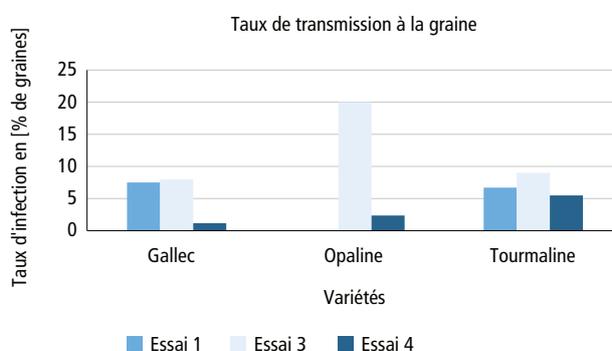


Figure 3 | Pourcentage de transmission du SMV de la plante à la graine en conditions contrôlées dans trois essais menés en 2015 et 2016. Les graines sont récoltées sur des plantes infectées mécaniquement. Le graphique représente le pourcentage de graines infectées par le SMV après récolte.

des symptômes et la présence du virus sur les trois variétés Gallec, Opaline et Tourmaline. Même en conditions contrôlées, 10 % des plantes symptomatiques ne présentaient pas de charge virale détectables et jusqu'à 67 % des plantes non symptomatiques étaient infectées. Dans ce travail, l'évaluation du taux de virus repose donc exclusivement sur des analyses immunologiques par ELISA. La prévalence du virus mesurée en période de végétation en 2015 au stade R4 est très forte à Changins et faible sur les autres sites. Des différences supérieures à 30 fois sont observées dans la variété Tourmaline avec une prévalence supérieure à 76 % à Changins et inférieure à 2 % à Delley sur des cultures réalisées avec le même lot de semences. La variété Opaline montre un taux d'infection supérieur à 37 % à Changins et nul à Delley.

Lors d'une répétition de cet essai en 2016 sur deux sites avec les trois variétés, la prévalence du virus sur le site de Changins était globalement réduite d'un facteur 10 par rapport à l'année précédente pour les trois variétés (fig. 4). Les taux d'infection restaient toutefois trois à six fois plus élevés à Changins qu'à Giez sur les variétés Gallec et Opaline.

Prévalence du virus dans la culture en fonction du taux d'infection des semences

Un deuxième type d'essais agronomiques menés en 2015 sur le site de Changins a comparé quatre lots de Tourmaline récoltés en 2014 et présentant des taux de contamination de 0,11 % à 0,80 %. Le taux d'infection des plantes mesuré au stade R5 était particulièrement élevé et dépassait les 60 % pour les quatre lots (fig. 5). Aucune corrélation avec le taux d'infection des semences utilisées n'a pu être établie.

Pression virale sur le site de Changins

À Changins, le vol des pucerons et leur identification sont enregistrés depuis 1983. Parmi les espèces iden-

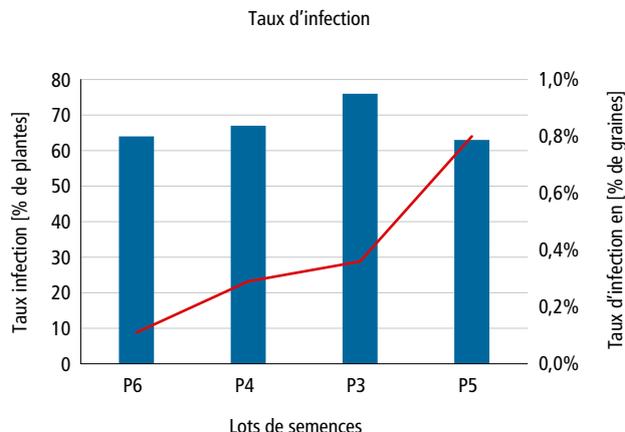


Figure 5 | Prévalence du SMV sur plantes issues de quatre lots de semences de Tourmaline présentant des taux d'infection de 0,11 % à 0,80 %.

tifiées, *Acyrtosiphon pisum* et *Myzus persicae* sont deux vecteurs importants de la dissémination du SMV. En 2015, lorsque le taux d'infection des cultures de soja a atteint 76 % dans certains de nos essais, l'intensité des vols de ces deux espèces sur la première partie de l'année a été multipliée par trois par rapport à la moyenne des 30 dernières années (tabl. 1).

La même année, 20 % des chénopodes blancs (*Chenopodium album* L.) récoltés dans et hors des parcelles de soja sur le site de Changins étaient infectés (N = 10). Une évaluation réalisée en 2018 montre un taux d'infection des chénopodes de 17 % (N = 42).

Rendement au champ et en conditions contrôlées

Le nombre de grains mesuré sur chaque plante lors d'essais en conditions contrôlées pour Gallec et Tourmaline a respectivement baissé de 22 % et 26 % puis 15,5 % et 25,4 % dans deux essais successifs.

Toutefois, lors des essais au champ, aucune baisse de rendement à l'échelle de la parcelle n'a pu être détectée sur quatre lots de semences de Tourmaline présen-

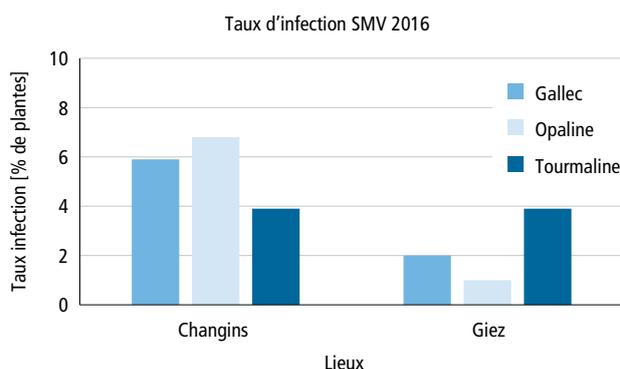
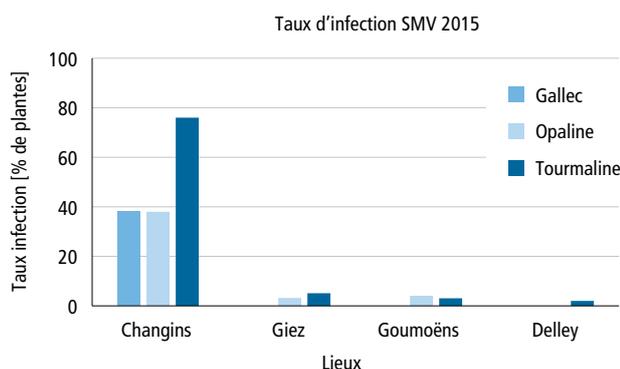


Figure 4 | Prévalence du virus dans les essais agronomiques en 2015 et 2016.

Tableau 1 | Captures de *Acyrtosiphon pisum* et *Myzus persicae* sur le site de Changins par rapport à la moyenne des 30 dernières années.

Année	<i>A. pisum</i>	<i>M. persicae</i>
2014	113%	155%
2015	312%	355%
2016	123%	60%

tant des taux d'infection initiaux de 0,11 % à 0,80 % et mesurée en kg/ha (fig. 6). Ces quatre lots présentaient pourtant des taux d'infection élevés de 54,5 % à 76,5 % sur plantes avant récolte.

Faculté germinative

La faculté germinative des graines produites sur les sites de Changins et Giez a été déterminée pour la variété Tourmaline. Les analyses montrent que la germination est influencée par le lieu de production. Giez obtient en 2015 une moyenne d'environ 5 % de faculté germinative supplémentaire par rapport à Changins (fig. 7).

Elle ne semble toutefois pas être directement ou uniquement dépendante du taux d'infection de la culture car les facultés germinatives de graines issues de plantes infectées à hauteur de 63 % (P5) ou 76 % (P3) sur le site de Changins sont quasiment identiques (fig. 7).

Discussion

Prévalence du virus dans les cultures et les semences

L'inoculation mécanique de plantes avec un extrait de SMV simule une infection précoce et favorise un taux élevé de transmission du virus de la plante mère aux semences (Ross 1969). Dans ces conditions, le taux de transmission maximum de 9% a été obtenu avec des semences du cultivar Tourmaline issues de plantes infectées

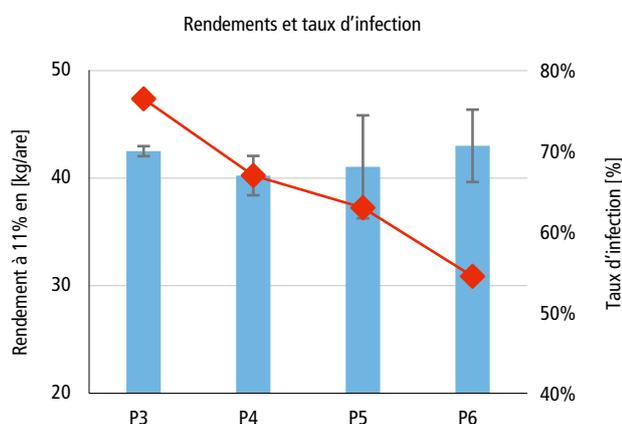


Figure 6 | Prévalence du SMV (courbe) et rendement (histogramme) pour quatre lots de Tourmaline sur le site de Changins.

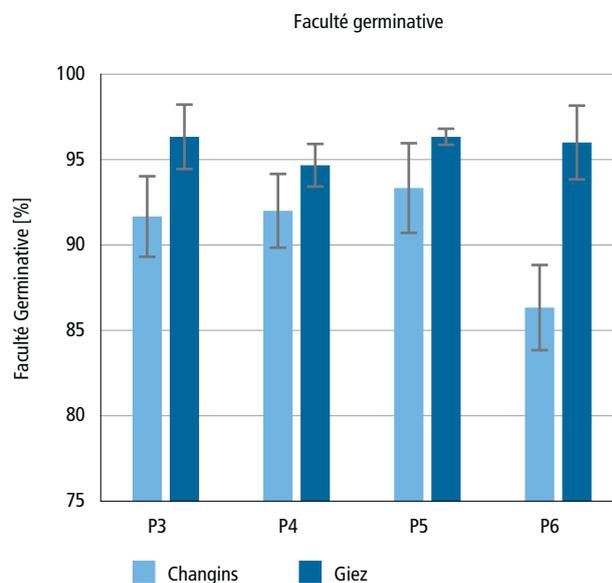


Figure 7 | Faculté germinative des quatre lots de Tourmaline. Mesure du taux de germination de graines récoltées en 2015 sur les sites de Changins et Giez.

mécaniquement et cultivées en chambre de culture. Un taux maximum similaire (11,7 %) a également été obtenu en conditions naturelles sur un lot de semences produit par un producteur de la région lémanique trois années après la mise sur le marché de la variété. Toutefois, le niveau d'infection dans les lots de semences de Tourmaline produits en 2014 à partir du même lot initial sur des parcelles géographiquement proches et aux conditions pédoclimatiques similaires est très variable avec des différences de deux ordres de magnitude (fig. 2). Ces variations suggèrent que le niveau d'infection des graines dépend de facteurs très localisés, dans l'environnement immédiat de la parcelle.

Le rôle de l'environnement immédiat de la parcelle est confirmé par les expérimentations au champ en 2015 et 2016. Dans ces essais, des différences de taux d'infection d'un facteur 10 à 25 ont été mesurées entre des cultures issues d'un même lot de semences initial cultivées sur des sites différents (fig. 4).

De plus, le taux d'infection des plantes cultivées en conditions contrôlées et donc en l'absence de pucerons et de plantes réservoirs susceptibles de favoriser la dissémination du virus dans la culture, reflète strictement le taux d'infection des graines dont elles sont issues. Ceci montre par ailleurs que le taux de transmission d'une graine infectée à la plante est proche de 100 % (données non présentées). Cette observation confirme l'importance de la qualité sanitaire des lots de semences utilisés dans la pratique.

L'origine des variations du taux d'infection entre les différents sites de culture et les années de production fait intervenir plusieurs facteurs: l'abondance et les espèces de pucerons vecteurs de la maladie observés pendant la saison, les dates de vols et la durée moyenne des vols au cours de la saison influencent significativement l'incidence de la maladie dans la parcelle. Le stade de développement de la culture au moment de l'infection intervient également (Ruesink & Irwin 1986).

Dans nos essais, nous avons également identifié la présence de plantes adventices réservoirs du SMV, tel le chénopode blanc, et détecté des espèces de pucerons considérées comme vecteurs importants du SMV tels *Myzus persicae* ou *Acyrtosiphon pisum*. Nos travaux montrent que le taux d'infection initial des semences des trois variétés testées – la qualité du lot – a une influence marginale pour la prévalence du SMV dans les cultures exposées à des facteurs environnementaux favorables à l'infection.

Influence du SMV sur les paramètres agronomiques

Les essais au champ destinés à évaluer la performance agronomique des variétés Tourmaline, Gallec et Opaline, sélectionnées à Changins sous contrainte virale naturelle, n'ont pas permis d'observer un effet du SMV statistiquement significatif sur aucun des paramètres évalués. Seuls les résultats de rendement et de faculté germinative ont été présentés dans cet article. La faculté germinative, légèrement inférieure à Changins, est de l'ordre des variations saisonnières entre sites couramment observées. La levée, la vigueur, le nombre de tiges et de plantes vertes à la récolte, la précocité et le rendement parcellaire ont également été mesurés et n'ont pas présenté de différences significatives du fait de l'influence de la pression virale sur la culture, quels que soient le lot ou la variété.

Cette absence d'effet sur les paramètres agronomiques dans les essais en champ contraste fortement avec les fortes diminutions de rendement observées sur des variétés plus anciennes (Ross 1977; Goodman & Oard 1980). Les trois variétés de ce travail ne sont pas pour autant résistantes au virus. D'une part le taux d'infection des plantes, même en conditions naturelles, peut être élevé, mais d'autre part et malgré de faibles symptômes, des réductions du nombre de grain par plante sont observées en chambre de culture.

Les différences entre des expérimentations menées en conditions contrôlées et en conditions naturelles sont fréquentes (Englund & Cooper 2003). Elles s'expliquent par la moindre qualité de la lumière, par la taille des plantes et la densité de semis plus réduite qui limitent

la capacité des plantes à faire face à une infection de façon optimale. Une infection primaire au champ à un stade de développement généralement plus tardif peut également intervenir.

Conclusions

- Nos résultats montrent que dans les zones de culture du soja en Suisse, le taux d'infection au champ ne dépend pas du taux d'infection des semences lorsque les taux de contamination des lots sont relativement faibles comme c'est le cas dans ces essais. Des facteurs environnementaux, dont la présence de plantes réservoir et l'abondance des vecteurs, jouent un rôle prépondérant. La qualité sanitaire de la semence ne doit pas être négligée pour autant, les plantes issues des grains atteints étant des sources de contamination au même titre que les plantes réservoir.
- L'utilisation de variétés adaptées aux conditions de pression virale d'une région est essentielle. Les variétés Tourmaline, Gallec et Opaline présentent un niveau de sensibilité faible au champ qui leur permet de faire face aux fortes pressions virales de SMV observées dans la région, sans altération des qualités agronomiques recherchées.
- La sélection des variétés suisses de soja est réalisée à Changins, sur un site où le SMV est massivement présent depuis plusieurs années dans les cultures et dans des plantes adventices autour et dans les parcelles. Cette contrainte virale constante lors du processus de sélection permet l'élimination précoce des lignées de sélection sensibles, qui accumulent le virus au sein de leur semence, et présentent des qualités agronomiques affectées par la présence du SMV. Les génotypes peu déprimés par le virus – les génotypes tolérants – sont retenus de génération en génération.
- Néanmoins, l'observation des symptômes foliaires n'est pas suffisamment fiable, ce mode de sélection ne permet pas l'obtention de lignées résistantes. À l'image des trois variétés sélectionnées à Changins et présentées dans cette étude, les lignées asymptomatiques peuvent présenter des taux d'infection au SMV élevés.
- Ce mode de sélection sous pression virale permet toutefois de se concentrer sur la recherche de paramètres agronomiques d'intérêt pour le marché local comme la précocité ou la qualité de la graine (goût, aptitude à la transformation), sans cibler spécifiquement la résistance. Il dispense d'une sélection assistée par marqueur génétique particulièrement complexe dans le cas de la résistance au SMV. ■

Bibliographie

- Anjos J. R., Jarlfors U. & Ghabrial S. A., 1992. Soybean mosaic potyvirus enhances the titer of two comoviruses in dually infected soybean plants *Phytopathology* **82**, 1022-7.
- Bowers G. R. & Goodman R. M., 1991. Strain specificity of soybean mosaic virus seed transmission in soybean. *Crop Science* **31**, 1171-4.
- Domier L. L., Steinlage T. A., Hobbs H. A., Wang Y., Herrera-Rodriguez G., Haudenschild J. S., Mccoppin N. K. & Hartman G. L., 2007. Similarities in Seed and Aphid Transmission Among Soybean mosaic virus isolates. *Plant Disease* **91**, 546-50.
- Englund G. & Cooper S., 2003. Scale effects and extrapolation in ecological experiments. *Advances in Ecological Research* **33**, 161-213.
- Fehr W. R. & Caviness C. E., 1977. Stages of soybean development. In: *Special Report*. Ames, IA: Iowa State University. (Station ISUaaHEE, ed. 87.)
- Gardner M. W. & Kendrick J. B., 1921. Soybean Mosaic. *Journal of Agricultural Research*, 111-4.
- Goodman R. M. & Oard J. H., 1980. Seed transmission and yield losses in tropical soybeans infected by soybean mosaic virus. *Plant Dis* **64**, 913-4.
- Hill J. H. & Whitham S. A., 2014. *Control of Virus Diseases in Soybeans* **90**, 355-90.
- Krautgartner R., Lefebvre L., Rehder L. E., Boshnakova M., Dobrescu M., Flach B., Wilson J., Faniadis D., Guerrero M., Lappin J. & Allen L., 2018. Oilseeds and Products Annual. In: Network Gal, ed. *EU-28 Oilseeds Report*. Vienna: United States Department of Agriculture. (Service FA, ed.)
- Malapi-Nelson M., Wen R. H., Ownley B. H. & Hajimorad M. R., 2009. Co-infection of Soybean with Soybean mosaic virus and Alfalfa mosaic virus Results in Disease Synergism and Alteration in Accumulation Level of Both Viruses. *Plant Dis* **93**, 1259-64.
- Pedersen P., Grau C., Cullen E., Koval N. & Hill J. H., 2007. Potential for Integrated Management of Soybean Virus Disease. *Plant Dis* **91**, 1255-9.
- Porto M. D. M. & Hagedorn D. J., 1975. Seed transmission of a Brazilian isolate of soybean mosaic virus. *Phytopathology* **65**, 713 - 6.
- Ross J. P., 1969. Effect of time and sequence of inoculation of Soybeans with Soybean mosaic and Bean pod mottle viruses on yields and seed characters. *Phytopathology* **59**, 1404-8.
- Ross J. P., 1977. Effect of Aphid-Transmitted Soybean Mosaic Virus on Yields of Closely Related Resistant and Susceptible Soybean Lines. *Crop Science* **17**, 869-72.
- Ruesink W. G. & Irwin M. E., 1986. Soybean Mosaic Virus Epidemiology: A Model and Some Implications. In: Mclean GD, Garrett RG, Ruesink WG, eds. *Plant Viral Epidemics: Monitoring, Modelling and Predicting Outbreaks*. Sydney: Academic Press, 295 - 313.
- Tolin S. & Lacy G. H., 2004. Viral, bacterial, and phytoplasmal diseases of soybean. *Soybeans: Improv. Prod. Uses*, 765-819.
- Widayarsi K., Alazem M. & Kim K-H, 2020. Soybean Resistance to Soybean Mosaic Virus. *Plants (Basel, Switzerland)* **9**, 219.