

Applications de la génomique à l'innovation variétale chez la canne à sucre

J.Y. Hoarau¹, L. Costet², S. Nibouche², D. Roques¹, J. Daugrois¹, A. D'Hont³

¹Cirad, UR Amélioration d'espèces à multiplication végétative, Station de Roujol, Petit-Bourg Guadeloupe, F-97170 France ²Cirad, UMR PVBM T (Peuplements Végétaux et Bioagresseurs en Milieu Tropical Population), Station de Ligne Paradis, 7, chemin de l'IRAT, 97410 Saint-Pierre, Réunion Cedex, ³Cirad, UMR DAP (Développement et Amélioration des Plantes), Avenue Agropolis, TAA 96/03 34398 Montpellier cedex

RESUME

Les cultivars contemporains de canne à sucre sont des génotypes hybrides principalement issus de schémas complexes d'introgession de l'espèce sauvage *Saccharum spontaneum* dans l'espèce domestiquée *S. officinarum*.

Aujourd'hui diverses techniques de biologie moléculaire permettent d'analyser finement les génomes végétaux. En particulier, les marqueurs moléculaires constituent des outils de choix pour étudier la structure des génomes, leur variabilité, et pour repérer les zones chromosomiques susceptibles de porter des allèles d'intérêts agronomiques.

Ces dernières années, des marqueurs, des ressources moléculaires, des données de séquençage et des méthodologies ont été développées sur la canne à sucre dans le but de produire des informations susceptibles de faciliter l'exploitation de la diversité génétique utile à l'amélioration de la plante.

Cet article résume les avancées obtenues dans la compréhension du fonctionnement du génome de la plante et évoque les perspectives d'applications de la génomique à l'innovation variétale.

Mots clefs : génome, marqueurs moléculaires, caractères utiles, sélection végétale, QTL (QTA) : locus (ou allèle) à effet quantitatif.

INTRODUCTION

Les variétés de canne à sucre contemporaines (*Saccharum* spp.) possèdent un génome très complexe (Hoarau et al. 2007) sur lequel de nombreuses informations ont été récemment mises à jour. Le premier facteur de complexité du génome des variétés contemporaines provient de leur nature génétique hybride entre plusieurs espèces botaniques ancestrales. Ces divers génomes ancestraux qui co-existent dans les variétés actuelles sont caractérisés par des chromosomes de petite taille (3-4 microns) non différenciables, ni au sein d'une espèce ni même entre espèces.

Des travaux de cytogénétique moléculaire menés au Cirad, combinés à des travaux de cartographie génétique, ont permis d'importantes avancées dans la compréhension de l'organisation du génome des cultivars de canne à sucre. Ces travaux ont notamment révélé que :

- 15 à 25% des chromosomes des cultivars contemporains proviennent de l'espèce sauvage *S. spontaneum* (D'Hont et al. 1996 ; Piperidis et D'Hont 2001) ;
- les chromosomes de *S. officinarum* sont organisés en 10 groupes d'homologies et ceux de *S. spontaneum* en 8 groupes d'homologie (D'Hont et al. 1998) ;

- les cultivars contemporains peuvent contenir des chromosomes recombinés entre ces deux espèces (D'Hont et *al.* 1996 ; Hoarau et *al.* 2001) ;
- l'existence de différences structurales entre les deux génomes ancestraux est probable dans certaines classes d'homologies ;
- les formes *S. sinense* et *S. barberi* cultivées depuis longtemps en Asie s'avèrent être des hybrides interspécifiques naturels entre *S. officinarum* et *S. spontaneum* (D'Hont et *al.* 2002),

Le deuxième facteur de complexité du génome des variétés contemporaines est dû à la présence d'un grand nombre de chromosomes variant entre 100 à 130, selon les variétés. Ce nombre de chromosomes, résulte du niveau de ploïdie important caractérisant les diverses espèces ancestrales (8x à 12x). Cette multiplication du nombre de facteurs mendéliens indépendants (ou quasi-indépendants) qui gouvernent un même caractère agronomique, complique l'utilisation des marqueurs en sélection telle qu'elle est envisagée habituellement chez les espèces diploïdes. Les interactions alléliques (intra ou inter locus) potentiellement très nombreuses paraissent très difficiles à analyser.

Toutefois, d'importants progrès génétiques ont été enregistrés dans les programmes d'amélioration pour divers caractères facilement héritables (Hogarth et *al.* 1997). Ils suggèrent (i) l'existence de nombreux allèles à effets additifs impliqués dans les déterminismes quantitatifs et (ii) une importance significative des effets additifs par rapport aux phénomènes d'interactions alléliques. Ce contexte justifie les tentatives de marquage moléculaire des caractères agronomiques intéressant la sélection, dont le déterminisme attendu est de nature polygénique dans la plupart des cas. L'efficacité prévisible de ces entreprises délicates de marquage moléculaire dépend de la taille et de la qualité des répertoires alléliques susceptibles d'être mis en évidence. Ces derniers dépendront de la nature des populations végétales étudiées (diversité et structure) et surtout de l'effort expérimental investi dans les projets de recherche qui déterminera des seuils statistiques de résolution expérimentale plus ou moins fins.

1. DEVELOPPEMENT DE LA CARTE DU GENOME DE LA CANNE A SUCRE

La cartographie du génome consiste à baliser l'ensemble des chromosomes par un réseau de marqueurs moléculaires. La construction de cartes génétiques jalonnées par de nombreux marqueurs, régulièrement répartis sur l'ensemble du génome, constitue un point de départ important qui fonde de nombreuses applications.

Plusieurs cartes ont été construites au Cirad avec différents types de marqueurs (RFLP, AFLP, SSR, DArT), en particulier celle du cultivar réunionnais R570 ($2n \approx 115$ chromosomes) dont le génome est estimé à 17 000 cM (Hoarau et *al.* 2001, Rossi et *al.* 2003). Des efforts continus ont été entrepris pour améliorer cette carte de référence qui contient actuellement plus de 1100 marqueurs répartis sur 128 groupes appartenant à 7 classes d'homologies. La longueur progressivement moins hétérogène de nombreux groupes de co-ségrégation traduit l'amélioration constante du niveau de couverture du génome accessible au marquage. La couverture en marqueurs demeure inégalement répartie entre les chromosomes hérités de *S. spontaneum* (purs ou recombinés) et les chromosomes spécifiquement hérités de *S. officinarum*. Les premiers sont plus densément balisés que les seconds. Cette différence est liée à (i) un niveau de polymorphisme inférieur observé chez *S. officinarum* par rapport à *S. spontaneum* (Lu et *al.* 1994) combiné au (ii) niveau de ploïdie élevé de la fraction *S. officinarum* constitutive des génomes modernes (6x à 10x selon les classes d'homologies). Ces facteurs limitent la fréquence des marqueurs d'origine *S. officinarum* facilement

cartographiables (marqueurs simplex ou duplex). Pour atténuer cette difficulté et obtenir une meilleure couverture de *S. officinarum*, la création de matériel spécifique contenant peu de chromosomes de cette espèce a été suggérée par Butterfield et *al.* (2001) par la production de matériel moderne rétro croisé sur l'espèce sauvage.

La densification des cartes de la canne à sucre dans les zones d'intérêt agronomique, peut être obtenue par l'ajout de marqueurs RFLP provenant de zones synténiques d'espèces diploïdes proches de la canne à sucre (riz, sorgho, blé, ...) susceptibles d'être mieux densément balisées (Asnaghi et *al.* 2000). Par ailleurs, la recherche informatique de motifs microsatellites dans les banques d'EST récemment produites chez la canne à sucre (Pinto et *al.* 2004), peut être mis à profit pour produire de nouveaux marqueurs locus-spécifiques susceptibles d'améliorer le canevas des classes d'homologies structurant les cartes génétiques (Hoarau et *al.* 2007). De surcroît, l'utilisation de marqueurs microsatellites issus de banques d'EST peut permettre la cartographie directe de gènes de fonction connue, d'intérêt appliqué comme fondamental (gènes impliqués dans la photosynthèse, le métabolisme des hydrates de carbone, le métabolisme des acides aminés, les protéines de défense, etc.). Ces marqueurs permettent de tester des gènes candidats impliqués dans des voies métaboliques importantes pour d'éventuelles associations avec des caractères agronomiques utiles, de façon directe (absence de recombinaison entre les marqueurs et les gènes candidats).

2. L'IDENTIFICATION D'ALLELES D'INTERET AGRONOMIQUE

2.1 L'identification d'allèles utiles dans des génotypes particuliers

On dénombre dans la littérature quatre études QTA significatives (Hoarau et *al.* 2002 ; Ming et *al.* 2002 ; Reffay et *al.* 2005 ; Aitken et *al.* 2006), basées sur des populations de grande taille (constituées de plus de 200 clones) issues de croisement mono ou biparentaux, génotypées avec des centaines de marqueurs, fondées sur des dispositifs agronomiques étoffés, répétés le temps ou dans l'espace. Ce sont les seules publications basées sur un minimum « d'imput expérimental » permettant d'aborder une analyse du déterminisme de caractères quantitatifs chez la canne avec des estimations d'effets d'allèles réalistes.

Ces quatre études abordent l'analyse de divers caractères quantitatifs intéressant la productivité (rendements, richesse sucrière, teneur en fibre, caractères agro-morphologiques). Elles démontrent qu'il est possible de disséquer partiellement le déterminisme de caractères agronomiques quantitatifs en facteurs mendéliens élémentaires grâce à la détection de liaisons statistiques significatives entre la ségrégation des caractères étudiés et celle de certains marqueurs localisés à proximité des gènes impliqués. La polyploïdie élevée de la canne à sucre suggère l'existence d'allèles dont la taille des effets seraient sensiblement inférieurs en moyenne à ceux que l'on peut trouver chez les espèces diploïdes compte tenu d'un effet de dilution. Dans ce contexte, la possibilité de disséquer partiellement des caractères quantitatifs chez la canne à sucre n'avait rien d'*a priori* évident.

Les quatre études mentionnées précédemment peuvent différer dans certains cas par le choix des technologies de marquage moléculaires employées (AFLP, SSR, RFLP). Elles se distinguent surtout par la nature du matériel végétal expérimenté : les études de Hoarau et *al.* (2001), de Reffay et *al.* (2005) et d'Aitken et *al.* (2006) sont basées sur du matériel végétal de valeur sucrière proche : il s'agit soit de populations en ségrégation issue de l'autofécondation d'un cultivar contemporain (Hoarau et *al.* 2002), ou issue de croisement entre un cultivar

contemporain et un clone *S. officinarum* (Aitken et al. 2006), ou issue d'un croisement entre un cultivar contemporain et un produit de back-cross récent (Reffay et al. 2005). En revanche, l'étude de Ming et al. (2002) se distingue nettement des trois premières études, puisqu'elle est basée sur des croisements entre un clone *S. spontaneum*, de très faible valeur sucrière, et un hybride (*S. officinarum* x *S. spontaneum*). En conséquence l'analyse génétique de Ming et al. (2002) repose sur des populations expérimentales qui montrent de très larges variations pour le sucre (pol variant entre 8% et 23%) en raison de la ségrégation d'un important génome résiduel provenant de l'espèce sauvage qui contient de nombreux facteurs potentiellement défavorables pour la teneur en sucre.

De ce fait, la gamme de variation de la taille des QTAs détectés aux risques de 1^{ère} espèce habituels (entre 1 pour 100 et 1 pour 1000) distingue légèrement les 3 premières études (Hoarau et al. 2002 ; Reffay et al. 2005 et Aitken et al. 2006) de celle de Ming et al. (2002) : tous caractères confondus, les premières montrent des QTAs expliquant individuellement entre 3% et 9% de la variation phénotypique totale, alors que la dernière étude révèle des QTLs dont la taille des effets varie entre 4% et un maximum de 16%.

Les allèles identifiés s'avèrent localisés dans de nombreuses régions différentes du génome. L'utilisation abondante de marqueurs AFLP non spécifiques de locus dans trois des quatre études (Hoarau et al. 2002, Reffay et al. 2005 et Aitken et al. 2006) et la connaissance souvent incomplète des éventuelles relations d'homologies existant entre les segments chromosomiques ou les marqueurs indépendants détectés, ne permet pas encore de dénombrer précisément le nombre de loci impliqués dans les caractères étudiés, ni d'analyser les éventuels effets d'interaction intra-locus. Les efforts en cours de densification des cartes de références avec des marqueurs locus-spécifiques permettront d'approfondir ces aspects.

Dans l'ensemble, le crédit qu'il est possible d'accorder aux quatre exercices de marquage moléculaire entrepris, provient du cumul de divers éléments de cohérence convergents :

- la stabilité de la perception des QTAs dans le temps [Hoarau et al. (2002) et Aitken et al. (2006)] s'avère logiquement sensible à un effet de seuil, variable selon la valeur des corrélations existant entre les différentes années et/ou saison de mesures ;
- l'effet des QTAs est toujours orienté dans le même sens dans le temps, qu'ils soient significatifs ou non [Hoarau et al. (2002) et Aitken et al. (2006)] ;
- l'étude de l'origine spécifique des allèles montre une majorité de contributions orientées dans le sens des phénotypes ancestraux, conformément aux prédictions des schémas d'introgession (Hoarau et al. 2002)
- pour un caractère très contrasté entre les deux espèces ancestrales (poids des tiges), la distribution dans les populations expérimentales des allèles d'origine *S. spontaneum*, et des allèles d'origine *S. officinarum*, examinée suivant un gradient phénotypique croissant, évolue en sens strictement inverse (Ming et al. 2002).

Dans deux études basées sur un effort de génotypage comparable (Hoarau et al. 2002, Aitken et al. 2006), des analyses d'interactions entre couples de marqueurs ont permis de détecter des effets significatifs d'épistasie d'ordre simple entre loci (ANOVA à $P \leq 10^{-5}$ ou $2,5 \times 10^{-5}$). Ces interactions n'impliquent pas toujours des marqueurs possédant individuellement un effet QTA. De plus, un modèle de régression multiple cumulant l'ensemble des effets génétiques indépendants (QTAs + épistasie d'ordre simple) a permis de mesurer la part de variation phénotypique totale explicable par le marquage moléculaire. Selon les caractères et les environnements temporels considérés, la variation phénotypique totale expliquée varie entre

30% et 66%. Cette dernière est en rapport avec le taux de couverture des génomes atteints dans chacune des deux études (environ 50%).

2.2 L'identification d'allèles utiles dans des panels de variétés.

Chez les plantes diploïdes, la détection de QTL se caractérise souvent par des résultats spécifiques au matériel, en général constitué par une descendance d'origine biparentale ; la confrontation de nouveaux génotypes révèle fréquemment de nouveaux QTL. En comparaison, on peut espérer qu'un QTA détecté à partir d'une descendance de canne à sucre ait une utilité plus robuste dans la mesure où son identification est issue 1) de la confrontation de nombreux allèles au locus concerné 2) mis en situation d'expression dans un ensemble de fonds génétiques considérablement étendu. Ainsi, un tel QTA, même de faible effet, pourrait se révéler immédiatement utile dans un programme d'amélioration génétique qui brasse de nombreux génotypes. De ce point de vue, la stratégie visant à capitaliser des études QTLs est bien plus motivante chez la canne que chez les plantes diploïdes. Toutefois, même en se limitant à un nombre restreint de combinaisons biparentales susceptibles de balayer une diversité allélique importante, cette stratégie serait laborieuse.

L'histoire de l'amélioration génétique de la canne apporte des éléments d'ouverture susceptibles d'élargir la stratégie précédente. Le point clé est le déséquilibre de liaison parmi les cultivars modernes. Le déséquilibre de liaisons est la mesure de l'association entre allèles au niveau de deux locus. Les variétés modernes de canne à sucre résultent de quelques hybridations interspécifiques réalisées au début du XX^{ème} siècle en Inde et en Indonésie, dont les produits ont ensuite été entrecroisés moins d'une dizaine de fois pour donner la population de cultivars modernes. Il y a donc eu un fort effet de fondation créateur de déséquilibre liaison. Celui-ci n'a pas été effacé depuis comme l'ont montré récemment les études de Jannoo et *al.* (1999) et de Raboin et *al.*, (2008). Leurs résultats ont mis en évidence parmi les cultivars contemporains de nombreuses associations alléliques, matérialisées par la prédominance de certains haplotypes particuliers, dès lors que les locus étaient distants de moins de 10 cM, la fréquence augmentant quand la distance passait en dessous de 5 cM. Ces résultats ouvrent une nouvelle perspective dans la mesure où cela permet de considérer l'ensemble des cultivars modernes comme une population de génotypes hautement recombinants issus d'une combinaison multiparentale de diversité génétique limitée. Il devient alors tentant, de porter directement des efforts d'analyses sur des panels de clones contemporains choisis pour être représentatifs de la diversité génétique brassée dans les programmes d'améliorations. Des études préliminaires confirment la pertinence d'une telle démarche pour espérer mettre en évidence des déterminants mendéliens responsables de caractères utiles (Wei et *al.* 2006, Joubert 2007).

CONCLUSIONS – PERSPECTIVES

Les diverses équipes du Cirad travaillant sur la canne à sucre (localisées à la Réunion, à Montpellier et en Guadeloupe) unissent leurs efforts pour tenter de marquer divers caractères utiles. Elles utilisent des approches exploitant le déséquilibre de liaison parmi des panels variétaux contemporains ou des approches QTL conduites sur des descendance particulières. Des expertises accrues récemment acquises en phytopathologie concernant la diversité (Raboin et *al.* 2007, Abu Ahmad et *al.* 2006) ou l'épidémiologie (Daugrois et *al.* 2003) de certains agents pathogènes, constituent de précieux atouts pour optimiser la qualité des

supports expérimentaux, nécessaires aux travaux visant à étudier la résistance génétique de la plante à ses bio-agresseurs.

Les programmes de sélection de la canne à sucre impliquent la prise en compte d'une multitude de critères de criblage. A moyens expérimentaux constants, plus les critères de sélection pris en compte sont nombreux, moins est élevée la fréquence des génotypes élites. La disponibilité d'un répertoire de marqueurs qui structurerait une part significative de la variabilité des caractères d'intérêt, permettrait la réalisation de criblages moléculaires plus ou moins précoces, susceptibles d'améliorer la valeur des données phénotypiques qui fondent les décisions de sélection, ce qui augmenterait la fréquence de génotypes prometteurs.

Certains caractères présentent des héritabilités relativement fortes dès les étapes précoces de sélection, et sont donc facilement sélectionnables. C'est par exemple le cas du diamètre des tiges, ou de certaines maladies foliaires d'origine fongique quand elles sont évaluées dans des situations de forte infestation naturelle. Dans ce cas, l'éventuelle assistance d'un marquage moléculaire apporterait aux valeurs phénotypiques observées des gains de précisions modestes.

D'autres caractères présentent des héritabilités généralement moyennes à bonnes à partir des stades de sélection dits expérimentaux qui suivent les stades visuels non répétés. C'est par exemple souvent le cas du brix, de la richesse sucrière, ou encore du tallage. Un crible moléculaire basé sur un jeu de marqueurs susceptibles d'étiqueter une part significative de la diversité allélique utile, qui serait appliqué au dernier stade de sélection visuel, serait susceptible d'augmenter la fréquence de clones prometteurs intégrant le premier stade expérimental.

Enfin d'autres caractères possèdent des héritabilités médiocres jusqu'à un stade de sélection relativement avancé. Une précision satisfaisante des mesures nécessite des parcelles élémentaires de surface importante et un nombre minimal de répétitions des observations dans l'espace et dans le temps (nécessité de repousses). Ces caractères sont coûteux à sélectionner. Ils sont examinés tardivement dans le processus de sélection, quand une très grande partie des clones a déjà été éliminée. C'est le cas des caractères de rendement ou des caractères de résistance à certaines maladies, notamment les maladies systémiques. Dans ce cas, une sélection phénotypique entreprise à un stade plus précoce avec l'assistance d'un marquage moléculaire serait susceptible d'améliorer l'efficacité de la sélection et d'en diminuer son coût.

BIBLIOGRAPHIE

Abu Ahmad Y., Royer M., Daugrois J.-H., Costet L., Lett J.-M., Victoria J. I., Girard J.-C., Rott P., (2006). Geographical distribution of four Sugarcane yellow leaf virus genotypes. *Plant Disease* 90 : 1156-1160.

Aitken K.S., Jackson P.A., McIntyre C.L. (2006). Quantitative trait loci identified for sugar related traits in a sugarcane (*Saccharum* spp.) cultivar x *Saccharum officinarum* population. *Theor. Appl. Genet.* 112:1306-1317.

Asnaghi C., Paulet F., Kaye C., Grivet L., Glaszmann J.C., D'Hont A. (2000). Application of synteny across the Poaceae to determine the map location of a rust resistance gene of sugarcane. *Theor Appl Genet* 10:962-969.

Butterfield M. K., D'Hont A., Berding N. (2001). The sugarcane genome: a synthesis of current understanding, and lessons for breeding and biotechnology. Proc. Soc. Afr. Sugarcane Technol. Ass. 75:1-5.

Daugrois J.H., Dumont V., Champoiseau P., Costet L., Boisne-Noc R., Rott P., (2003). Aerial contamination of sugarcane in Guadeloupe by two strains of *Xanthomonas albilineans*. European Journal of Plant Pathology (109) : 445-458.

D'Hont A., Grivet L., Feldmann P., Rao P., Berding N. And Glaszmann J.C. (1996). Characterisation of the double genome structure of modern sugarcane cultivars (*Saccharum* spp.) by molecular cytogenetics. Mol. Gen. Genet. 250:405-413.

D'Hont A., Ison D., Alix K., Roux C., Glaszmann J.C. (1998). Determination of basic chromosome numbers in the genus *Saccharum* by physical mapping of ribosomal RNA genes. Genome 41:221-225.

D'Hont A., Paulet F., Glaszmann J.C. (2002). Oligoclonal interspecific origin of 'North Indian' and 'Chinese' sugarcanes. Chromosome Research 10:253-262.

Hoarau J.Y., Offmann B., D'Hont A., Risterucci A.M., Roques D., Glaszmann J.C., Grivet L. (2001). Genetic dissection of a modern sugarcane cultivar (*Saccharum* spp.). I. Genome mapping with AFLP markers. Theor. Appl. Genet. 103:84-97.

Hoarau J.Y., Grivet L., Offmann B., Raboin L.M., Diorflar J.P., Payet J., Hellmann M., D'Hont A., Glaszmann J.C. (2002). Genetic dissection of a modern sugarcane cultivar (*Saccharum* spp.). II. Detection of QTLs for yield components. Theor. Appl. Genet. 105:1027-1037.

Hoarau J.Y., Souza G., D'Hont A., Menossi M., Pinto L.R., Pereira de Souza A., Grivet L., Menck C.F., Ulian E.C., Vincentz M., (2007). Sugarcane, a tropical crop with a highly complex genome. In : Functional Plant Genomics, J. F. Morot-Gaudry, P. Lea and J. F. Briat (Eds). Enfield NH, USA, Science Publishers, p. 481-499.

Hogarth D.M., Cox M. and Bull J.K. (1997). Sugarcane improvement : past achievements and future prospects. In : Crop improvement for the 21 st century,chapter 3 : 29-56.

Jannoo N., Grivet L., Dookun A., D'Hont A. and Glaszmann J.C. (1999). Linkage disequilibrium among sugarcane cultivars. Theor. Appl. Genet. 99 : 1053-1060.

Joubert (2007). Association entre diversité phénotypique et diversité génétique dans une population de canne à sucre (*Saccharum* spp), recherche exploratoire de marqueurs génétiques d'intérêts agronomiques. Rapport de stage de master 2 Phytoressources, Cirad – Université de Perpignan, 31 pages.

Lu Y.H., D'Hont A., Paulet F., Grivet L., Arnaud M., Glaszmann J.C. (1994). Molecular diversity and genome structure in modern sugarcane varieties. Euphytica 78:217-226.

Ming R., Wang Y.-W., Draye X., Moore P.H., Irvine J., Paterson A.H. (2002). Molecular dissection of complex traits in autopolyploids: mapping QTLs affecting sugar yield and related traits in sugarcane. *Theor. Appl. Genet.* 105:332-345.

Piperidis G., D'Hont A. (2001). Chromosome composition analysis of various *Saccharum* interspecific hybrids by genomic in situ hybridization (GISH). *Proc. Int. Soc. Technol* 24 :565-566.

Pinto L.R., Oliveira K.M., Ulian E.C., Garcia A.A., de Souza A.P. (2004). Survey in the sugarcane expressed sequence tag database (SUCEST) for simple sequence repeats. *Genome* 47(5):795-804.

Raboin L.M., Selvi A., Oliveira K.M., Paulet F., Calatayud C., Zapater M.F., Brottier P., Luzaran R., Garsmeur O., Carlier J., D'Hont A. (2007). Evidence for the dispersal of a unique lineage from Asia to America and Africa in the sugarcane fungal pathogen *Ustilago scitaminea*. *Fungal Genetics and Biology*, vol. 44(1):64-76.

Raboin L.M., Pauquet J., Butterfield M., D'Hont A., Glaszmann J.C. (2008). Analysis of genome-wide linkage disequilibrium in the highly polyploid sugarcane. *Theor. Appl. Genet.* (sous presse DOI 10.1007/s00122-007-0703-1).

Reffay N., Jackson P.A., Aitken K.S., Hoarau J.-Y., D'Hont A., Besse P., McIntyre C.L. (2005). Characterisation of genome regions incorporated from an important wild relative into Australian sugarcane. *Molecular Breeding* 15:367-381.

Rossi M., Araujo P.G., Paulet F., Garsmeur O., Dias V.M., Chen H., Van Sluys M.-A., D'Hont A. (2003). Genomic distribution and characterization of EST-derived resistance gene analogs (RGAs) in sugarcane. *Mol. Gen. Genomics* 269:406-419.

Wei X., Jackson P.A., McIntyre C.L., Aitken K.S., Croft B. (2006). Associations between DNA markers and resistance to diseases in sugarcane and effects of population substructure. *Theor. Appl. Genet.* 114 :155-164.