

Mobiliser les interactions plante-sol en sélection :

quels traits et quelles méthodes considérer pour sélectionner des variétés mieux adaptées à des systèmes de culture agroécologiques ?

Livre blanc - Janvier 2026

Auteurs

Gielen J. (*Innolea*), Louarn G. (*INRAE*), Perronne R. (*INRAE*), Prudent M. (*INRAE*), Salon C. (*INRAE*), Soenen B. (*RAGT*), Durel C.E. (*PlantAlliance*).

Ce document est issu de réflexions menées au sein du Groupe de Travail « Agronomie & Génétique » du consortium PlantAlliance incluant les auteurs et les participants suivants : Audergon J.M. (*INRAE*), Beauchêne K. (*ARVALIS*), Blouin M. (*Institut Agro Dijon*), Cohan J.P. (*ARVALIS*), Dayoub E. (*École d'Ingénieur de Purpan*), Debaeke P. (*INRAE*), Debiton C. (*INRAE*), de Miguel Vega M. (*INRAE*), de Saint Germain A. (*INRAE*), Devaux P. (*Florimond Desprez*), Durand-Tardif M. (*PlantAlliance*), Enjalbert J. (*INRAE*), Flajoulot S. (*Cérience*), Fossati D. (*Agroscope*), Gauffreteau A. (*INRAE*), Gombert J. (*GEVES*), Harzic N. (*Cérience*), Hinsinger P. (*INRAE*), Jezequel S. (*ARVALIS*), Laplaze L. (*IRD*), Le Cadre E. (*Institut Agro Rennes*), Lefebvre B. (*INRAE*), Le Gouis J. (*INRAE*), Marrou H. (*Institut Agro Montpellier*), Marguerit E. (*Bordeaux Sciences Agro*), Maurel C. (*CNRS*), Mondy S. (*INRAE*), Moquet F. (*Gautier Semences*), Moreau L. (*INRAE*), Moutier N. (*INRAE*), Nacry P. (*INRAE*), Plotteau A. (*Vegepolys Valley*), Poisson A.S. (*GEVES*), Rees F. (*INRAE*), Rincent R. (*INRAE*), Senellart P. (*KWS Momont*), Szambien M. (*PlantAlliance*), Taïbi A. (*Greencell*), Zancarini A. (*INRAE*), Zekri O. (*Mercier*).

Table des matières

I - Contexte et objectifs	3
II - Propositions de systèmes de culture favorables à l'agroécologie	4
III - Démarche pour identifier les traits des systèmes racinaires pouvant apporter des services écosystémiques	6
IV - Méthodes et outils pour mesurer ou caractériser les traits des systèmes racinaires	9
V - Mise en œuvre en sélection : motivations, freins, challenges...	14
VI - Synthèse - Conclusion	20
Annexes	21
Références	24



I – Contexte et objectifs

Les impacts négatifs avérés ou potentiels d'une utilisation massive d'intrants de synthèse (pesticides, fertilisants) sur l'environnement et la santé humaine rendent nécessaire et urgent un changement profond des modes de production agricole. Cet enjeu socio-environnemental est à considérer conjointement avec les enjeux socio-économiques de rentabilité des exploitations et des filières agricoles, et d'assurance de la souveraineté alimentaire. Le changement climatique en cours, accompagné d'une forte variabilité interannuelle et d'une augmentation des événements météorologiques extrêmes, rajoute de la complexité aux réponses que l'on peut apporter à ces enjeux. C'est dans ce cadre global que doit être considérée la nécessaire transition agroécologique de l'agriculture qui cherche à promouvoir la diversité biologique et mobiliser les processus naturels dans le développement de nouveaux modèles agricoles plus ancrés dans la dimension territoriale.

Le sol et les interactions plante-sol au niveau de la rhizosphère représentent un compartiment et une interface essentiels à considérer quels que soient les systèmes de production, mais plus encore dans le cadre de la transition agroécologique où les effets environnementaux à une échelle fine affectent davantage la production agricole. La constitution physico-chimique et biologique du sol, ses capacités de stockage (eau, éléments minéraux, carbone...), et l'aptitude du système racinaire des plantes à l'explorer et l'exploiter, jouent un rôle déterminant dans la réussite des productions agricoles et dans la capacité des plantes cultivées à faire face aux aléas climatiques ou sanitaires.

Cependant, des difficultés techniques importantes limitent la caractérisation (i) des sols, (ii) du développement et du fonctionnement racinaire et (iii) des interactions plante-sol, du fait de l'opacité, de la faible accessibilité et de l'hétérogénéité de la matrice terrestre, mais aussi de la grande complexité du système racinaire et de ses interactions notamment avec les microorganismes environnants. Plus compliquée à étudier, l'exploration de la partie souterraine des plantes a bénéficié d'un investissement moindre, et

présente un retard important de connaissances en recherche, par rapport à celles des parties aériennes. Même si la pédologie est une science ancienne, un intérêt renouvelé pour l'importance de la qualité des sols et des interactions plante-sol dans la réussite des cultures a conduit depuis plusieurs années à un accroissement significatif des études sur la rhizosphère et à une diversification des outils et méthodes mobilisés.

Le consortium public-privé PlantAlliance (<https://www.plantalliance.fr/>) vise à promouvoir la contribution de la génétique des plantes à la conception de systèmes de culture innovants, agroécologiques et adaptés au changement climatique dans un cadre pluridisciplinaire. Ce consortium s'est emparé de ce thème des interactions plante-sol au sein d'un groupe de travail interdisciplinaire qui s'est réuni à plusieurs occasions entre décembre 2022 et novembre 2024. Rassemblant principalement des agronomes et des généticiens, ce groupe de travail a orienté ses réflexions sur les traits racinaires, les idéotypes, et les méthodes et outils mobilisables pour favoriser la sélection de nouvelles variétés contribuant à la résilience des cultures face aux aléas climatiques dans le cadre de la transition agroécologique. À la suite de rencontres préparatoires, le groupe de travail s'est réuni pour aborder successivement : (i) les systèmes de culture favorables à l'agroécologie, (ii) les fonctions du système sol / plante impliquées dans la fourniture de services écosystémiques et les traits des systèmes racinaires responsables de ces fonctions, (iii) les outils et méthodes permettant de mesurer ou caractériser les traits des systèmes racinaires et de la rhizosphère, et (iv) la mise en œuvre concrète de la sélection pour ces traits racinaires et les challenges à relever. Par ailleurs, un recensement des projets de recherche récents ou en cours (européens, ANR, FSOV...) consacrés à l'analyse du système racinaire ou des interactions plante-sol a été établi afin d'identifier leurs livrables ainsi que les domaines restant à davantage explorer. Ce document présente cette réflexion collective qui ne prétend pas à l'exhaustivité, mais qui a l'avantage de rassembler les points de vue croisés de chercheurs, d'ingénieurs d'instituts techniques agricoles et de sélectionneurs des secteurs public et privé.

II – Propositions de systèmes de culture favorables à l'agroécologie

Cette réflexion se plaçant dans le cadre de la transition agroécologique des systèmes de culture, l'une de ses finalités est d'identifier les idéotypes¹ de systèmes racinaires permettant de maximiser les services écosystémiques rendus par le système sol / plante. Pour commencer, il a donc paru nécessaire au groupe de travail de se mettre d'accord collectivement sur la définition d'un système de culture agroécologique.

II.1 – Définition d'un système de culture agroécologique

Un système de culture peut se définir comme l'ensemble des modalités techniques mises en œuvre sur des parcelles cultivées de manière identique (Sebillote 1990). Chaque système peut être décrit par :

- le contexte pédo climatique,
- la nature des cultures et leur ordre de succession, incluant la gestion des intercultures,
- les itinéraires techniques appliqués à ces différentes cultures.

Les aménagements paysagers (arbres, haies, bandes enherbées ou fleuries...) ayant une influence sur le fonctionnement des écosystèmes de la parcelle sont également considérés comme une composante des systèmes de culture.

L'agroécologie est une façon de concevoir des systèmes qui s'appuient sur les fonctionnalités offertes par les écosystèmes. Il s'agit de valoriser au maximum les cycles biogéochimiques et la biodiversité, dans l'objectif de réduire l'usage des intrants de synthèse, tout en réduisant l'impact sur l'environnement et la pression sur les ressources naturelles (Hazard et al. 2024). Un système de culture agroécologique mobilise donc un ensemble de leviers techniques, à différentes échelles spatiales et temporelles, afin de maximiser les services écosystémiques, considérés comme étant les processus écologiques ou les éléments de la structure de l'écosystème dont l'Homme tire des avantages (Therond et al. 2017). Les principaux leviers concernent en particulier : la mobilisation de l'immunité des plantes (résistances génétiques et stimulation des défenses naturelles), la diversification des cultures, les interactions entre plantes et microbiotes, l'organisation et l'aménagement du paysage (répartition des cultures dans le temps et l'espace, plantes de service et environnement naturel pour favoriser les régulations naturelles et la fertilité des sols).

Il existe donc une grande diversité de systèmes de culture agroécologiques, avec des niveaux de mobilisation des services écosystémiques plus ou moins avancés. Afin de mettre en avant les systèmes de culture considérés par la suite dans cette réflexion, une typologie des systèmes de culture a été proposée et ses composantes ont été prioritaires par les membres du groupe de travail (Figure 1).

1 Modèle de plante à sélectionner dont les caractéristiques (architecturales, fonctionnelles,...) sont raisonnées de façon à ce que la plante se comporte de manière optimale dans un environnement et un contexte donné.

PÉDOCLIMAT		AMÉNAGEMENT PAYSAGER	ROTATION	ITINÉRAIRES TECHNIQUES		
CLIMAT Océanique Océanique altéré Semi-continentale Montagne Méditerranéen 	TYPE DE SOL Texture Argile / Limon arg. / Limon / Limon sabl. / Sable lim. / Sable Pierrosité Non / Peu caillouteux / Caillouteux Profondeur Superficiel / Moyen / Profond Calcaire Oui / Non Hydromorphie Oui / Non	INFRASTRUCTURE PAYSAGÈRE Aucune Haies Bandes enherbées / fleuries Agroforesterie	SUCCESSION CULTURALE Diversification de la rotation Monoculture / Rotation courte (≤ 3 ans) / rotation diversifiée Diversification intraparcelaire Espèces et variétés en pur / Mélanges variétaux / Association d'espèces Présence de légumineuses Oui / Non Présence de cultures industrielles Oui / Non Présence de prairies temporaires Oui / Non Couverture des sols Aucune / Cultures intermédiaires / Couverts permanents	FERTILISATION / GESTION DE L'EAU Niveau de satisfaction des besoins Optimum / Suboptimal Fertilisation NPK Ferti minéral uniquement / Ferti minéral et organique / Ferti organique uniquement Irrigation Pluvial / Irrigué	PROTECTION DES CULTURES Gestion des adventices Désherbage chimique uniquement / Désherbage chimique et mécanique / Désherbage mécanique uniquement Gestion des ravageurs Lutte chimique uniquement / Lutte chimique et auxiliaires / Régulation naturelle uniquement Gestion des maladies Lutte chimique uniquement / Lutte chimique et biocontrôle / Aucune lutte chimique	TRAVAIL DU SOL / GESTION DES RÉSIDUS Travail du sol Travail profond / Travail superficiel / Semis direct Gestion des résidus Enfouis / Lais-sés en surface / Exportés

Figure 1. Typologie des systèmes de culture. En vert —, les leviers jugés comme prioritaires pour l'agroécologie de manière consensuelle par les experts mobilisés ; en vert —, les leviers dont l'éligibilité a fait débat ; et en vert — non gras, les leviers non retenus par les experts.

Un grand nombre de leviers font consensus quant à leur contribution à la transition agroécologique : diversification des rotations, plus forte fréquence des légumineuses dans les successions culturales, couverture des sols, recours au biocontrôle et au désherbage mécanique, association d'espèces... En revanche, d'autres leviers peuvent avoir des effets contrastés selon les contextes où ils sont appliqués, ou les impacts étudiés. Ces leviers n'ont donc pas été retenus comme prioritaires dans le cadre de cette étude, ce qui n'exclut pas que des systèmes agroécologiques les mobilisent. C'est par exemple le cas du labour, qui peut être un levier agroécologique si l'on étudie son efficacité sous l'angle de la gestion des adventices ou de la restructuration d'un sol tassé, mais qui ne l'est pas si l'on considère son impact sur la biodiversité ou sur la consommation d'énergie (Labreuche et al. 2014).

II.2 - Interactions entre systèmes de culture et services écosystémiques

Par définition, le niveau de contribution attendue des services écosystémiques au bien-être sociétal est bien supérieur dans un système de culture agroécologique, en comparaison d'un système conventionnel intensif mobilisant davantage les leviers basés sur l'usage répété d'intrants de synthèse. Cette interaction est quantifiable par l'analyse des bouquets de services écosystémiques associés à différents systèmes de culture (Figure 2, à titre d'exemple, même si le système de culture agroécologique n'y est pas détaillé).

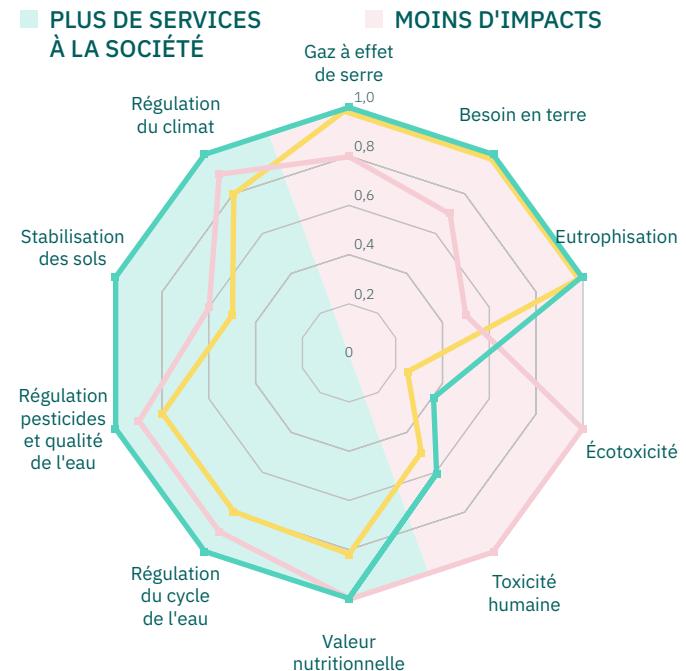


Figure 2. Impacts (partie droite en rose ■) et services écosystémiques fournis à la société (partie gauche en vert ■) par les agricultures qualifiées de conventionnelle intensive (—) biologique (—) et de conservation des sols (—) Dans cette figure, plus le niveau est élevé (enveloppe externe) plus les services et la qualité nutritionnelle des productions sont importants et les impacts négatifs sont réduits (extrait de Duru et Therond 2021).

Afin de faciliter la transition agroécologique des systèmes de culture, il est donc nécessaire de chercher à maximiser les services écosystémiques. Bon nombre d'entre eux reposent sur des fonctions du système sol / plante, encore trop peu considérées en sélection variétale. Par conséquent, l'agronomie et la génétique sont plus que jamais au cœur des innovations qui permettront cette transition. Sélectionner des variétés favorisant ces interactions plante-sol et ainsi rendant des services écosystémiques est donc l'un des leviers qu'il faudra mobiliser prioritairement pour favoriser la transition agroécologique.



III – Démarche pour identifier les traits des systèmes racinaires pouvant apporter des services écosystémiques

Le système sol / plante joue un rôle majeur dans la fourniture de services écosystémiques, mais paradoxalement il reste encore assez peu travaillé, car difficile d'accès. Le groupe de travail a adopté une démarche en deux temps afin d'identifier les traits racinaires pouvant apporter des services écosystémiques :

- i.** identifier les fonctions du système sol / plante impliquées dans la fourniture de services écosystémiques,
- ii.** puis lister les traits des systèmes racinaires responsables de ces fonctions.

Ce travail ne se veut pas exhaustif mais il apporte des premiers éléments de réflexion autour de cette thématique, qu'il conviendra de compléter et détailler pour aller plus loin.

III.1 – Fonctions du système sol / plante et services écosystémiques associés

Une fonction d'un écosystème est définie comme le sous-ensemble des interactions entre la structure de

l'écosystème et les processus écologiques qui soutiennent la capacité des écosystèmes à fournir des biens et des services écosystémiques (Therond *et al.* 2017). Une proposition alternative de Blouin *et al.* (2025) définit une fonction de l'écosystème comme un changement dans l'état, la position ou la nature de l'énergie ou de la matière dans un écosystème.

L'approche adoptée ici est centrée sur les services de régulation uniquement, car cela regroupe l'ensemble des services écosystémiques dont l'agriculteur est le bénéficiaire direct et que l'on cherche à mobiliser dans le cadre de l'agroécologie (par opposition aux services culturels et récréatifs, dont le bénéficiaire direct est la société). La liste des services écosystémiques proposée est inspirée du rapport EFESE 2017 (Therond *et al.* 2017), avec quelques adaptations pour bien dissocier les services écosystémiques (services rendus par les agroécosystèmes à l'Homme) des fonctions du système sol / plante (auxquels des traits peuvent être directement associés). Les fonctions identifiées fournissent également d'autres services écosystémiques, notamment liés à la production de biens, mais qui ne sont pas présentés ici. En effet, par souci de simplicité, les interactions entre services écosystémiques n'ont pas été prises en compte.

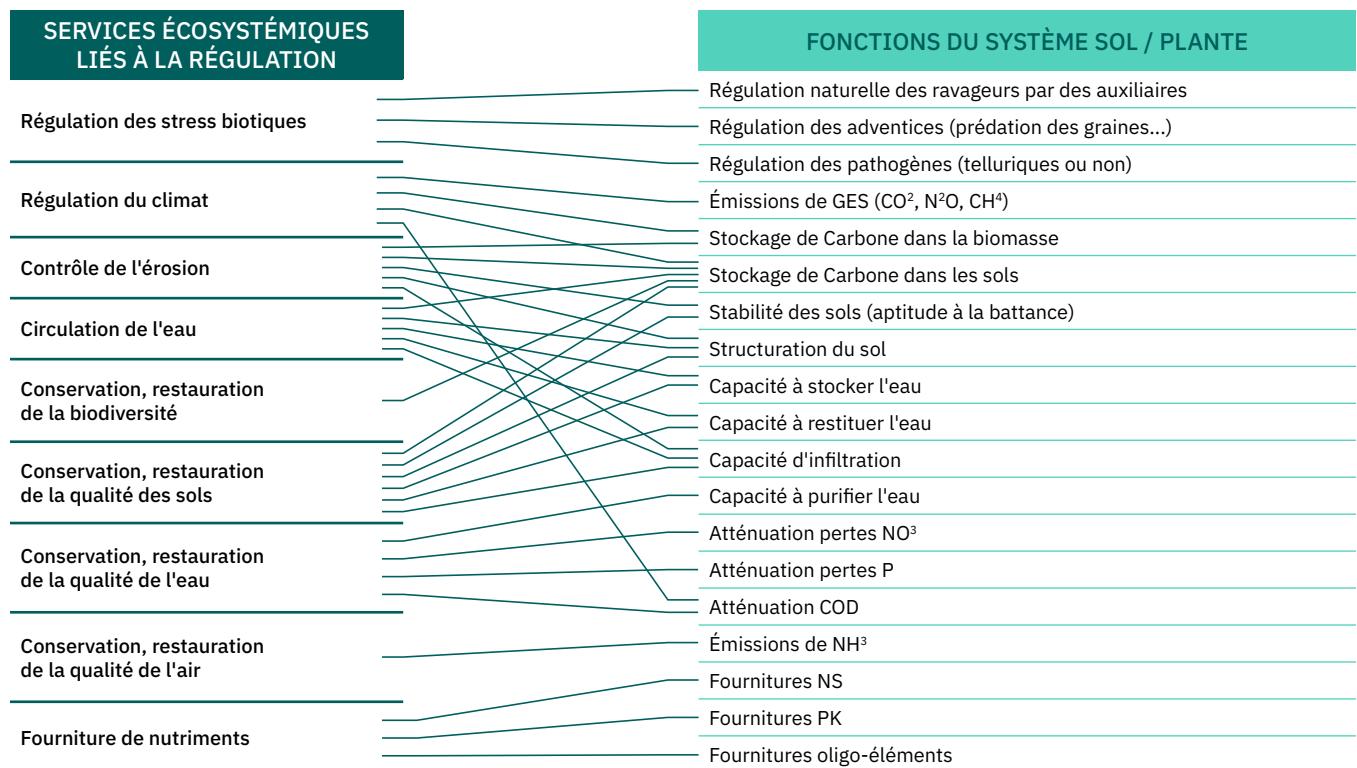


Figure 3. Liens entre fonctions du système sol / plante et services écosystémiques liés à la régulation.

Le groupe de travail a retenu pour la suite de cette réflexion, les services écosystémiques et fonctions du système sol / plante présentés en *Figure 3*. Des liens de causalité entre fonctions et services ont également été identifiés par les experts mobilisés. Sans que cela ne soit exhaustif, cette représentation montre bien les nombreuses interactions qu'il faut considérer quand on cherche à optimiser les fonctions du système sol / plante pour maximiser les services rendus.

III.2 – Identification des traits du système

**racinaire impliqués dans
les fonctions du système
sol / plante et services
écosystémiques associés**

Le phénotype, autrement qualifié d'expression du génotype, désigne l'ensemble des traits observables d'un individu dans un environnement donné. Par corollaire, on peut définir un trait comme étant l'expression visible / observable du fonctionnement d'un gène ou d'un ensemble de gènes dans cet environnement. Cette expression est souvent variable suivant les environnements (interactions génotype x environnement GxE).

Le groupe de travail a réalisé un inventaire des traits racinaires pouvant être impliqués dans les fonctions du système sol / plante identifiées à l'étape précédente (*Tableau 1*). Ces traits sont associés conjointement à une fonction du système sol / plante et à un service écosystémique. Effectivement, pour une fonction donnée, ce ne sont pas nécessairement les mêmes traits qui sont impliqués selon le service que l'on considère.

L'ensemble des traits racinaires identifiés peut être synthétisé ainsi :

- Morphologie et architecture racinaire : biomasse racinaire, densité racinaire, angle racinaire, profondeur d'enracinement, longueur et densité des poils racinaires, formation d'aérenchyme racinaire,...
- Dynamique de développement racinaire : vitesse d'implantation, mécanique des apex racinaires, plasticité du système racinaire en réponse aux environnements abiotique et biotique,...
- Composition (ultra)structurale et moléculaire des racines (répartition des tissus, vaisseaux, et des protéines clés comme les aquaporines,...) contrôlant la capacité d'absorption (ou d'efflux) et de transport / translocation de l'eau et des minéraux (ou métaux lourds).
- Composition (ultra)structurale et moléculaire des racines contrôlant la capacité de fixation de l'azote (N2) par symbiose : quantité, taille, répartition des nodosités contenant les bactéries fixatrices d'azote.
- Composition biochimique et structure cellulaire des racines contrôlant la teneur en lignine, la biodégradabilité / décomposabilité des racines,...
- Production de rhizodépôts (émission d'excréments ou de COV, sécrétion de mucilage,...) : quantité et composition.
- Résistance génétique végétale (innée) aux stress biotiques d'origine tellurique.
- Résistance végétale induite par le microbiote racinaire aux stress biotiques.

Certains traits complexes, à caractère intégratif, ont également été soulignés :

- Résistance aux stress abiotiques (sécheresse, asphyxie, froid,...).
- Régulation du pH du sol (lien avec capacité d'absorption des minéraux).
- Rendement de la culture (à travers les ratios biomasse aérienne / racinaire et rendement / biomasse racinaire).

III.3 – Les projets de recherche

Le groupe de travail a aussi recensé les projets de recherche (européens et nationaux) récents ou en cours portant sur les interactions plante-sol en soulignant succinctement les services agroécologiques (ou plus largement écosystémiques) ciblés ou concernés, les fonctions du système sol / plante mobilisées et les traits racinaires étudiés (*Tableau 2 en annexe page 21*). Les traits racinaires de morphologie / architecture, de capacité d'absorption (par mycorhization notamment) ou d'excitation sont fréquemment ciblés et analysés dans les projets recensés. Les traits relatifs à l'hydraulique racinaire ou la régulation de pH du sol semblent moins explorés, sans doute en lien avec la complexité des approches techniques et méthodologiques à mettre en œuvre. À noter bien sûr que ce recensement n'est pas exhaustif et que les résistances aux bioagresseurs n'ont pas été considérées, étant travaillées depuis longtemps par les sélectionneurs.



© INRAE

Tableau 1 : Identification des traits du système racinaire associés conjointement à une fonction du système sol / plante et à un service écosystémique.

Services écosystémiques		Services écosystémiques	
Fonctions sol / plante	Régulation des stress biotiques	Fonctions sol / plante	Conservation / restauration de la qualité de l'eau
Régulation naturelle des ravageurs par les auxiliaires	<ul style="list-style-type: none"> - Signalétique (émissions de VOC ou d'exsudats) - Communication via réseaux mycéliens 	Capacité à "purifier" l'eau	<ul style="list-style-type: none"> - Exsudation et stimulation microbiote
Régulation des adventices (dont préddation des graines...)	<ul style="list-style-type: none"> - Signaux de reconnaissance - Système racinaire compétitif pour l'eau / les nutriments 	Atténuation des pertes en N	<ul style="list-style-type: none"> - Profondeur d'enracinement - Capacité de prélèvement racinaire - Ramification racinaire, symbiose mycorhizienne
Régulation des pathogènes (telluriques et non telluriques)	<ul style="list-style-type: none"> - Résistance génétique - Stimulation de l'immunité par le microbiote racinaire (accueil de Rhizobactéries à activité PDS) - Niveau et compositions des exsudats - Communication via réseaux mycéliens - Nature des signaux de reconnaissance - Flux de protons - Caractérisation de l'holobionte - Déterminisme génétique (pathogénicité-mutualisme) 	Atténuation des pertes en P	<ul style="list-style-type: none"> - Capacité de prélèvement racinaire - Ramification racinaire, symbiose mycorhizienne - Fonction des communautés microbiennes racinaires
		Atténuation de la COD ; Demande chimique en O	<ul style="list-style-type: none"> - Exsudation et stimulation microbiote
			Conservation / restauration de la qualité de l'air
		Émissions NH3	<ul style="list-style-type: none"> - Absorption foliaire du NH3 volatilisé - Contrôle du pH du sol
			Conservation / restauration de la qualité des sols
	Régulation du climat (local et global)	Stockage du C dans les sols	<ul style="list-style-type: none"> - Rapport biomasse racinaire/aérienne - Composition/ digestibilité MO - Rhizodéposition de C
Réduction des émissions de GES	<ul style="list-style-type: none"> - CO2 : allocation C souterrain (croissance, rhizodéposition et transfert vers réseau mycélien) - N2O : contrôle des communautés dénitritifiantes rhizosphériques - CH4 : capacité d'aération du sol (enracinement, formation d'aérenchyme racinaire) 	Stabilité des sols	<ul style="list-style-type: none"> - Profondeur d'enracinement - Exsudation racinaire / rhizodéposition
Stockage du C dans les sols	<ul style="list-style-type: none"> - Allocation C souterrain (croissance, rhizodéposition et transfert vers réseaux mycéliens) - Contrôle du "priming effect" rhizosphérique - Dégradabilité des biomasses racinaires - Décomposabilité des tissus 	Structuration du sol	<ul style="list-style-type: none"> - Profondeur d'enracinement - Adaptation texturale
Stockage du C dans la biomasse	<ul style="list-style-type: none"> - Allocation de C vers des compartiments de réserve chez les plantes pérennes 	Capacité d'infiltration	<ul style="list-style-type: none"> - Ramification racinaire
Atténuation de la COD ; Demande chimique en O	<ul style="list-style-type: none"> - Capacité d'aération du sol (enracinement, formation d'aérenchyme racinaire) 	Capacité à stocker l'eau	<ul style="list-style-type: none"> - Profondeur d'enracinement
	Contrôle de l'érosion	Atténuation des pertes en N	<ul style="list-style-type: none"> - Traits racinaires (profondeur d'enracinement, architecture...)
Stockage du C dans la biomasse		Stockage du C dans les sols	Conservation/restauration de la biodiversité
Stabilité des sols			<ul style="list-style-type: none"> - Allocation C souterrain (croissance, rhizodéposition et transfert vers réseaux mycéliens) - Dégradabilité des débris
Structuration du sol	<ul style="list-style-type: none"> - Architecture racinaire - Sécrétion mucilage / "glomaline" - Teneur en lignine des racines 		Fourniture de nutriments
Capacité d'infiltration	<ul style="list-style-type: none"> - Croissance radiale racinaire 	Fourniture NS	<ul style="list-style-type: none"> - Capacité d'absorption de N, enracinement profond - Fixation symbiotique et libre de N2 - Étendue du réseau mycélien (champignons mycorhiziens) - Efficacité du transport de N et S (voie directe et voie mycorhizienne) - Contrôle du "priming effect" rhizosphérique - Système racinaire profond (N) - Capacité de nodulation, régulation de la nodulation
	Circulation de l'eau		<ul style="list-style-type: none"> - Capacité d'absorption de P, enracinement profond - Solubilisation du P via exsudation et pH rhizosphérique - Solubilisation du P via le microbiote rhizosphérique - Étendue du réseau mycélien (champignons mycorhiziens) - Efficacité du transport de P et K (voie directe et voie mycorhizienne) - Système racinaire superficiel (P)
Stockage du C dans les sols	<ul style="list-style-type: none"> - Traits racinaires architecturaux, biomasse racinaire, densité racinaire, angle racinaire, profondeur d'enracinement... 	Fourniture PK	<ul style="list-style-type: none"> - Ramification racinaire, symbiose mycorhizienne - Capacité de prélèvement racinaire - Sécrétion phytosidéophores et autres complexants, modification de pH et redox dans la rhizosphère - Teneur en métaux, homéostasie des métaux
Structuration du sol	<ul style="list-style-type: none"> - Architecture racinaire : biomasse racinaire, angles racinaires, profondeur d'enracinement,... 		
Capacité d'infiltration	<ul style="list-style-type: none"> - Mécanique des apex racinaires (création de biopores) 		
Capacité à stocker l'eau	<ul style="list-style-type: none"> - Adaptation à l'asphyxie 		
Capacité à restituer l'eau	<ul style="list-style-type: none"> - Profondeur d'enracinement 	Fournitures en oligoéléments	

IV – Méthodes et outils pour mesurer ou caractériser les traits des systèmes racinaires

La mise en œuvre d'outils et de méthodes pour mieux explorer le développement et le fonctionnement racinaire a connu un essor important ces dernières années. Sans viser l'exhaustivité, le groupe de travail a cherché à recenser un certain nombre d'entre eux / elles et à les positionner au regard des traits et fonctions du système racinaire identifiés auparavant en lien avec les services écosystémiques.

Ce chapitre présente donc ces méthodes et outils de caractérisation du système racinaire en y intégrant les approches de modélisation et en évoquant la caractérisation des interactions plante × micro-organismes de la rhizosphère (Box 1).

IV.1 – L'architecture racinaire, un facteur clé de la croissance des plantes

Le compartiment racinaire est un facteur clé de la croissance des plantes leur permettant de faire face aux stress abiotiques qu'elles subissent. L'architecture du système racinaire (ASR) est la configuration spatiale du système racinaire d'une plante dans le sol (*de Dorlodot et al. 2007*) ; elle se caractérise par différents traits comme le nombre de racines, leur position et leur angle d'insertion dans le substrat, leur allongement et ramification. La capacité des racines à extraire les nutriments et l'eau du substrat sur lequel la plante pousse est fortement influencée par l'ASR. Cette combinaison de traits constitue ainsi un réseau dynamique ayant des fonctions d'accès aux ressources souterraines (*York et al. 2013*), mais aussi des fonctions d'ancre et de stabilisation de la partie aérienne de la plante. Cette capacité d'extraction des ressources repose également sur des facteurs intrinsèques tels que l'anatomie racinaire et sa conductivité hydraulique, l'efficacité des transporteurs impliqués dans l'absorption et le transport des ressources (N, P, Fe...), ou encore la quantité de poils absorbants et la production d'exsudats racinaires.

L'ASR et le fonctionnement racinaire (absorption et transport) sont modulés par les propriétés physico-chimiques du sol telles que son compactage, son pH, sa teneur en eau et en minéraux. Par exemple, l'apparition et l'allongement des racines primaires ou latérales ou leur angle d'insertion sont modulés en fonction de la disponibilité en ressources hydriques ou nutritionnelles du sol ou de son compactage (*Lynch 2013 ; Lecarpentier et al. 2021*). Cette plasticité du système racinaire est largement influencée par les interactions complexes racines-sol dans la rhizosphère, telles que les relations avec des micro-organismes comme les champignons mycorhiziens, mais aussi les interactions avec les autres composantes végétales dans le cas d'association d'espèces ou de présence d'adventices.

IV.2 – Des méthodes, des outils, des plateformes pour phénotyper les traits racinaires en amont de la sélection

La large variabilité génétique des traits racinaires et leur plasticité font partie intégrante des futures stratégies de sélection visant à maintenir des rendements élevés et stables tout en minimisant l'utilisation d'intrants externes (*Lynch 2018 ; Lecarpentier et al. 2021 ; Mathew & Shimelis 2022 ; Lynch et al. 2024*). Les programmes de sélection peuvent s'appuyer sur des méthodes, des outils et des plateformes de phénotypage innovants pour caractériser la diversité des traits racinaires clés dans les ressources génétiques afin d'identifier des caractéristiques à la fois génériques et spécifiques aux cultures.

Des contenants spécifiques pour phénotyper

En conditions naturelles : En raison de la nature opaque du sol, une observation directe / aisée et à haut débit des caractéristiques souterraines des plantes est difficile. Dans un substrat opaque tel que le sol, les systèmes racinaires ne peuvent pas être visualisés simplement sans avoir été préalablement extraits du sol.

Le bêchage du sol à haut débit (i.e. « shovelomics », *Trachsel et al. 2011*), les mini rhizotrons (*Brown & Upchurch 1987*) qui sont des tubes transparents insérés dans le sol dans lesquels on introduit un dispositif d'imagerie des racines, et le carottage du sol demeurent les techniques les plus utilisées (*Heeraman & Juma 1993*). En shovelomics, les racines profondes ne sont pas accessibles et des mesures dynamiques ne sont pas possibles. Avec des mini rhizotrons, on peut observer à intervalles réguliers les jeunes racines, de couleur plus claire que le sol environnant, et extraire des images de traits tels que la longueur, le diamètre, la densité et la durée de vie des racines (*Zeng et al. 2006*) à différentes profondeurs et dans le temps. Il est également possible d'analyser la distribution de la biomasse racinaire en classes de diamètres (et non son architecture proprement dite) par l'adaptation de la méthode de tamisage utilisée pour déterminer la granulométrie d'un sol à des racines sèches mises en pièces par un broyeur à fléaux (*Blouin et al. 2007*). Cette méthode, validée par comparaison avec l'analyse d'image, permet de traiter des systèmes racinaires de très grande taille, obtenus en pots ou par carottage sur le terrain, sans le temps d'étalement requis en analyse d'image 2D. Des techniques basées sur la quantification d'ADN racinaire dans le sol ont été aussi proposées (*Riley et al. 2010 ; Huang et al. 2013*). Ces techniques ont l'avantage de permettre la mesure de la concentration d'ADN dans le sol associé aux racines vivantes et sont compatibles avec le phénotypage à haut débit, au moins pour une estimation relative de la diversité variétale.

L'utilisation d'ondes radio à haute fréquence (ground-penetration radar ou GPR) ou des mesures de résistivité électrique du sol permettent d'estimer de manière non destructive la biomasse de racine *in situ*. La GPR permet une acquisition rapide mais seules les racines à fort diamètre et superficielles sont aisément détectées. L'imagerie par détection de résistivité électrique utilise des réseaux d'électrodes insérées dans le sol entre lesquelles on mesure la résistivité du sol lors de l'application d'un courant électrique. Ces deux méthodes ne fournissent pas de détail sur l'ASR et ont une résolution réduite (Guo *et al.* 2013).

La mise en place de ces méthodes est relativement simple et rapide mais leur débit ne dépasse pas quelques dizaines de plantes par jour et lorsque l'extraction des racines est nécessaire, les étapes de lavage du sol et de tri des fragments racinaires récoltés sont très laborieuses et chronophages, et de nombreuses racines sont éliminées lors du lavage du sol.

En conditions contrôlées : La culture et l'imagerie des plantes sur papier de germination (Le Marié *et al.* 2014) ou en substrats artificiels sont fréquemment utilisées bien que moins représentatives des conditions de terrain. Ainsi la culture hydroponique, l'aérohydroponie ou des substrats (gels, billes de verres...) remplis de solution nutritive (Fang *et al.* 2009, Clark *et al.* 2013, Judd *et al.* 2015) permettent d'observer le système racinaire, d'analyser la dynamique de croissance ou de réponse à des contraintes, de collecter des exsudats et ainsi d'analyser les interactions entre plantes et microbes bénéfiques spécifiques de la rhizosphère (Lopez-Guerrero *et al.* 2022). Ce sont des substrats plutôt polyvalents car l'hétérogénéité peut être limitée ou induite en plaçant des billes ayant des propriétés variées dans différentes parties du milieu.

■ Diverses techniques d'imagerie pour du phénotypage morphologique ou fonctionnel

Les méthodes d'imagerie non invasives permettent de caractériser dynamiquement l'architecture du système racinaire en 2D et 3D et utilisent le plus souvent la lumière visible (Kryzaniak *et al.* 2021), les rayons X (Teramoto *et al.* 2020) ou l'imagerie par résonance magnétique (IRM, van Dusschoten *et al.* 2016). La tomographie à rayons X produit une image 3D issue des différences de densité entre l'énergie des rayons X projetée et détectée. Elle est plutôt utilisée pour des pots de taille réduite et ne permet pas d'identifier toutes les racines. De plus l'image obtenue est affectée par l'humidité, le type et l'hétérogénéité du sol. L'IRM (van Dusschoten *et al.* 2016) et la tomographie aux rayons X (Metzner *et al.* 2015) permettent une visualisation des systèmes racinaires en profondeur du sol ou de substrat opaque. Comme la tomodensitométrie, l'IRM est coûteuse et nécessite de longs temps d'analyse. De plus, l'imagerie peut être affectée par les composants paramagnétiques et l'eau présents dans le sol. La technique de tomographie par émission de positons (Jahnke *et al.* 2009) permet de tracer le carbone à partir d'injection de ¹¹CO₂ depuis les parties aériennes vers les autres parties des plantes dont les racines qui peuvent simultanément être phénotypées par IRM (Metzner *et al.* 2022). Ces techniques permettent une évaluation non invasive morphologique et fonctionnelle des traits de l'ASR (Jahnke *et al.* 2009). Cependant la mise à disposition du traceur est

complexe car il faut avoir un cyclotron à proximité, et le substrat doit être homogène sinon les images doivent être corrigées.

L'imagerie hyperspectrale fournit pour chaque pixel d'une image un spectre lié à la nature physico-chimique de l'élément sur lequel il a été acquis. Cette technique prometteuse a comme avantages sa facilité d'utilisation, sa reproductibilité, sa capacité à analyser rapidement et simultanément différents composants, le faible coût par analyse et sa nature non invasive, non destructive (Bodner *et al.* 2018). Cette caractérisation fonctionnelle est nécessaire pour élargir la gamme de traits de fonctionnement des plantes qui peuvent être étudiés, pour alimenter des modèles (par exemple, les modèles « structure-fonction », cf. section IV.3) en interaction avec des partenaires microbiens.

■ Des proxys

Des proxys peuvent permettre, sans les complications associées au phénotypage haut débit en champ ou en conditions contrôlées, d'avoir accès à l'efficience des plantes à acquérir des ressources hydrominérales ou à s'adapter à des environnements contraignants. Ainsi, en conditions contrôlées, la sélection de génotypes de blé sur leur efficience d'utilisation de l'eau peut se faire à l'aide d'un proxy sur l'observation du diamètre des vaisseaux du xylème dans les racines séminales de plantules avec un microscope à dissection en laboratoire (Richards & Passioura 1981a, 1981b). La discrimination isotopique du carbone ($\Delta^{13}\text{C}$) a aussi été utilisée pour cibler pour l'efficacité d'utilisation de l'eau (Lopes & Mullan, 2012). La discrimination de l'isotope lourd lors de la photosynthèse renseigne de façon intégrative sur un ensemble de processus de la plante lié à l'absorption d'eau et à son utilisation (ouverture stomatique, flux xylémien,...). Par mesure de la température de leur canopée, des génotypes de blé ayant un système racinaire plus profond ont pu être caractérisés pour leur meilleure performance en conditions de stress hydriques (Pinto & Reynolds 2015) et cela peut être vérifié par la profondeur d'enracinement déterminée par carottage (Li *et al.* 2022). La mesure de biomasse des plantules et leur teneur en phosphore en conditions naturelles à faible disponibilité en phosphore a permis d'établir des liens avec le fonctionnement racinaire chez le riz (Wissuwa *et al.* 2016).

■ Face au besoin de haut débit : des plateformes

Des plateformes de phénotypage sont disponibles depuis plusieurs années afin de caractériser une diversité de traits, en particulier racinaires, d'un grand nombre de génotypes, dans une palette de scénarios et de conditions environnementales, pour une gamme d'espèces, à haute résolution de manière dynamique et non destructive.

En conditions contrôlées, la majeure partie des plateformes hautement instrumentées visent à identifier les mécanismes physiologiques associés à la réponse des racines aux conditions environnementales, sous divers stress (a)biotiques, la combinaison de caractères et l'architecture génétique associée. La manipulation automatisée des contenants (boîtes de Petri, pots, rhizotrons) permet de phénotyper des centaines à des milliers de plantes

par jour. L'imagerie qui est implantée dans ces plateformes est conditionnée par la manière dont sont cultivées les plantes et le contenant. Par exemple, sur boîte de Petri ou papier buvard, plusieurs milliers de plantes peuvent être caractérisées par simple appareil photo à des stades jeunes (Fernandez *et al.* 2022). En conditions contrôlées en serres, plusieurs centaines de plantes adultes cultivées dans des contenants spécifiques plus «volumineux» comme les RhizoTubes (Jeudy *et al.* 2016) se voient associer des cabines d'imagerie automatisées spécifiques. Les plateformes à haut débit dans des conditions contrôlées fonctionnent de manière optimale du niveau de l'organe jusqu'à la plante entière, mais dans la plupart des cas sur des durées de quelques jours à quelques semaines. La durée de l'observation des racines dépend de leur taux de croissance car les racines s'accumulent au fond du contenant après quelques semaines empêchant une caractérisation détaillée de l'ASR.



© INRAE-4PMI

Les plateformes haut débit en conditions naturelles sont le plus souvent destructrices, et ont peu de résolution mais permettent d'effectuer des mesures jusqu'à des stades tardifs, en particulier lorsque le système racinaire est très largement développé, et de quantifier la contribution des composantes de l'ASR, du trait au rendement et à l'efficience d'utilisation des ressources (Friedli *et al.* 2019). Mais cela suppose de pouvoir mesurer précisément non seulement la valeur des traits aériens et racinaires mais aussi l'environnement abiotique dans lequel les plantes poussent (Poorter *et al.* 2016). Le phénotypage racinaire sur le terrain a ainsi tendance à fournir aux sélectionneurs des données «réelles» concernant l'ASR, bien que plus limitées par rapport aux plateformes en conditions contrôlées qui permettent d'accéder davantage à une grande diversité de caractères racinaires. Cependant, les faibles corrélations entre résultats obtenus sur différentes plateformes en conditions contrôlées, ou entre plateformes et champs, posent des questions en matière d'application (Nguyen *et al.* 2024). Le phénotypage de terrain présente aussi l'avantage de mieux caractériser la plasticité racinaire et les interactions GxE.

Les plateformes de phénotypage morphologique se voient désormais dotées de nouveaux développements technologiques et de nouvelles méthodes afin de réaliser du phénotypage métabolique en parallèle. Des échantillons de plantes peuvent être collectés durant les étapes de

phénotypage sur des postes dédiés et permettent par exemple de réaliser en parallèle (i) la calibration des abaqes reconstituant les traits en fonction des images capturées, (ii) la caractérisation de l'expression des gènes ayant conduit au phénotype (transcriptomique), mais aussi (iii) la quantification d'autres caractères tels que la composition en métabolites ou en minéraux (métabolomique et ionomique). La combinaison des approches de phénotypage de la variabilité génétique et de modélisation doit s'élargir à l'étude des interactions entre plantes et microorganismes, ce qui nécessite des équipements et des méthodes permettant l'acquisition de nouveaux traits, en particulier fonctionnels, pour mieux caractériser / exploiter les liens trophiques et signalétiques (ex. exsudats) entre plante, microorganismes, et caractéristiques physico-chimiques du sol. Afin de déchiffrer la diversité génétique et l'implication des voies métaboliques à plus grande échelle, la mise en place de plateformes de métabolomique performantes (Gibon *et al.* 2004), regroupées au sein de grands projets (ex. <http://www.metabohub.fr/>), permettra des avancées majeures sur les méthodes, amplifiant le succès des développements de fluxomique (Salon *et al.* 2017).

■ Besoin de haut débit aussi dans les activités amont et aval du phénotypage

Le très haut débit du phénotypage *stricto sensu* (i.e. la capture d'images rapide pour des milliers de plantes observées quotidiennement) implique en amont et en aval le développement de méthodes et d'outils automatisés pour i) rempoter de grandes quantités de contenants (ex. pots ou Rhizotubes), ii) semer à haut débit les graines au sein des RhizoTubes, iii) désassembler et laver les contenants. Il s'agit aussi de réduire l'investissement en personnel (technique permanent ou en CDD) sur des tâches répétitives à faible valeur ajoutée (e.g. convoyer des chariots, réaliser le lavage, désinfection, séchage des différentes pièces ou zones) pour les redéployer sur des activités plus valorisantes et plus technologiques. Ces besoins sont assurés plus ou moins totalement dans les plateformes de phénotypage. Par exemple, dans la plateforme 4PMI (<https://plateforme4pmi.dijon.hub.inrae.fr/>), des cobots (robots à assistance humaine) véhiculent plantes et contenants entre les différentes zones de la chaîne de traitement (lavage, séchage, désinfection). De même l'installation de nombreuses unités automatisées d'arrosage et de drainage permet de réaliser des traitements variés (fréquence, volume et nature des solutions nutritives apportées aux plantes). Au final, cela élargit le spectre de conditions climatiques et de leurs régulations (e.g. augmentation des gammes de température ou hygrométrie) envisageables pour une palette de scénarios climatiques.

■ Organiser et analyser de grands ensembles de données

La gestion des données est également un problème clé, car des giga-octets peuvent être générés pour chaque image numérisée, puis traités de manière approfondie et segmentés de manière experte pour éviter les artefacts. À titre d'exemple, une expérience menée durant 3 semaines avec 600 RhizoTubes phénotypés 3 fois par semaine dans la plate-forme 4PMI génère approximativement 75 000 images (13 images sommitales de parties aériennes et 1 image pour les racines), ce qui représente 2,4 téraoctets de données.

Plusieurs logiciels sont disponibles afin de traiter ces grands lots d'images. Ces logiciels, récemment sujet d'une revue (Li *et al.* 2022), permettent d'extraire des traits racinaires à partir d'images issues de dispositifs artificiels (cf. ci-dessus) ou de plateformes en conditions contrôlées. Ainsi des logiciels associés à une plateforme et spécifiques d'un type racinaire comme les racines de couronne de soja ou de blé (Seethepalli *et al.* 2020), de céréales comme GiA roots (Galkovskyi *et al.* 2012) ou GT-RootS (Borianne *et al.* 2018) ou encore plus versatiles comme SmartRoot (Lobet *et al.* 2011) sont à disposition. Pour analyser de grands jeux d'images, le deep learning est d'une aide capitale (Gaggion *et al.* 2021) car il accélère le processus de segmentation lors de l'analyse d'image et augmente sa qualité. Par exemple, Root Nav (Pound *et al.* 2013) a été amélioré par approche de réseau neuronal qui permet, avec un jeu réduit d'images, des améliorations substantielles en termes de vitesse et de qualité (Yasrab *et al.* 2019). La caractérisation de traits racinaires issus d'images obtenues sur le terrain demeure cependant complexe, en particulier du fait des interférences avec l'hétérogénéité du sol, de la perte d'une partie des racines (faible diamètre), du chevauchement des racines débarrassées du substrat, et nécessite de nouveaux efforts de développement.

IV.3 - Approches de modélisation pour l'intégration d'ensembles de données complexes

Les connaissances acquises, depuis les caractéristiques des plantes jusqu'aux mécanismes physiologiques et aux bases moléculaires, produisent des ensembles de données massifs qui doivent être intégrés et interprétés, du niveau de l'organe puis de la plante entière jusqu'à celui de la communauté (*OpenSimRoot*, Postma *et al.* 2017) en considérant les interactions plante-sol, plante-plante et plante-microbiome (Box 1). La modélisation est ainsi cruciale pour analyser les interactions complexes entre parties aériennes et racinaires, entre ces compartiments et leur environnement abiotique et biotique. Les différents scénarios environnementaux, tels qu'une disponibilité réduite en eau ou en minéraux, impactent fortement le comportement des parties aériennes et les procédés de transpiration et photosynthèse, eux-mêmes en interaction avec la mise en place et le fonctionnement du système racinaire. Les partenaires biotiques du sol qu'ils soient symbiotiques ou pas ont aussi un rôle clé dans la performance des systèmes racinaires à acquérir les ressources hydro-minérales telluriques (Compaat *et al.* 2019).

Compte tenu du grand nombre de composantes impliquées dans certains traits complexes et de leurs interactions avec les états internes de la plante (trophiques, signalétiques) et l'environnement biotique et abiotique, la modélisation des plantes est un outil désormais indispensable (Louarn & Song 2020; Mathew & Shimelis 2022). Elle permet de tester le comportement de diverses plantes et leurs interactions avec le milieu environnant, et pourrait être utilisée pour du profilage virtuel et nous guider vers des combinaisons de paramètres microbiome / racines / parties aériennes permettant de maintenir le rendement et la qualité sous stress abiotiques (Bodner *et al.* 2021). Dans cette optique, la modélisation apporte plusieurs éléments complémentaires à l'expérimentation et la mesure directe qui en font un outil

essentiel au phénotypage de l'ASR.

En premier lieu, les modèles fonctionnels, dits « structure-fonction », offrent un moyen de synthétiser les connaissances sur la physiologie des racines, leur morphogenèse et leur plasticité en réponse à l'environnement (Dunbabin *et al.* 2013). Le phénotype complexe d'une ASR y émerge de processus élémentaires simples, tels que l'allongement des pointes racinaires, la ramifications latérale ou la différenciation des tissus / fonctions des racines, qui se succèdent et se combinent dans le temps. Les paramètres de modèles qui contrôlent ces processus élémentaires peuvent offrir une représentation fonctionnelle synthétique des génotypes qu'ils représentent et offrir un cadre d'analyse cohérent pour comparer différents génotypes ou espèces. À titre d'exemple, le modèle Archisimple (Pagès *et al.* 2014) permet de synthétiser la ramifications et la vitesse de croissance de l'ASR pour un gradient large d'espèces au moyen d'un faible nombre de paramètres « observables ». Il a également été utilisé pour analyser la diversité génétique et l'hérabilité des paramètres architecturaux pour différentes espèces cultivées à partir d'images issues de plateformes de phénotypage (colza : Lecarpentier *et al.* 2021 ; luzerne et trèfle : Aillery *et al.* 2024 ; blé : Nguyen *et al.* 2024). Les paramètres de tels modèles représentent des cibles de choix pour le phénotypage, puis la sélection, car ils ont une valeur prédictive concernant la dynamique de mise en place de l'ASR et permettent une certaine inférence des systèmes racinaires développés (difficiles à observer) à partir de zones ou stades particulier d'observation qui peuvent être relativement précoce (Zhao *et al.* 2017). Le phénotypage haut débit d'une majorité de ces paramètres reste cependant encore un challenge et constitue un front très actif de recherche.

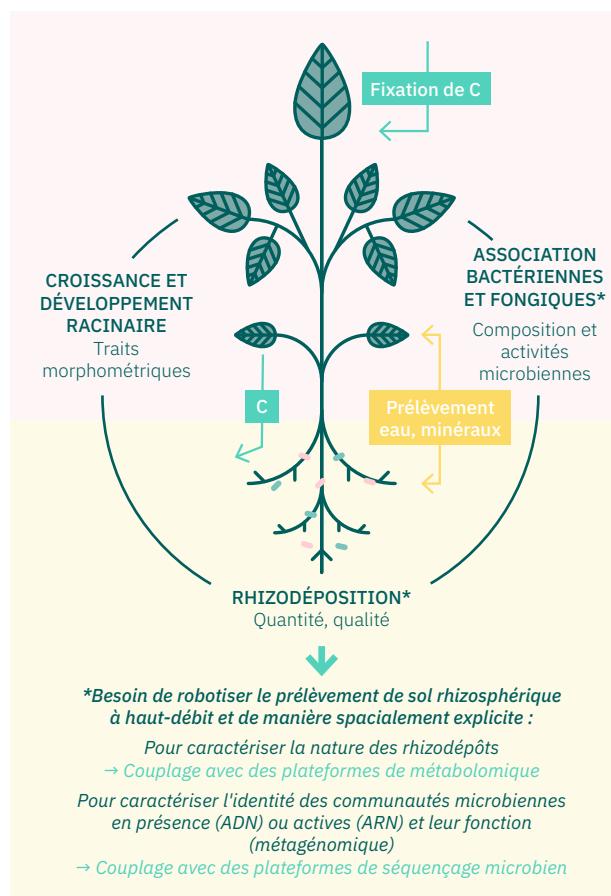
Un deuxième atout des modèles fonctionnels est la possibilité d'exploration *in silico* qu'ils offrent et qui permet de quantifier l'impact relatif de différents processus dans le fonctionnement de la plante et ainsi de hiérarchiser les cibles d'intérêt pour la sélection. Des exemples d'utilisation à ce niveau concernent par exemple la recherche de traits déterminants pour le système hydraulique racinaire et les capacités de prélèvement d'eau (Passot *et al.* 2019), les capacités de prélèvement d'azote minéral (Lynch *et al.* 2024) ou la compétitivité relative des espèces en association (Louarn *et al.* 2020). Outre l'exploration théorique, les modèles peuvent aussi être une base de dialogues entre acteurs, permettant d'objectiver des points de vue sur la plante et les systèmes de culture ou de tester des scénarios alternatifs. Dans d'autres domaines que celui de la sélection, des démarches participatives ont par exemple été mises en œuvre en mobilisant des sorties de modèles pour co-concevoir des systèmes diversifiés assurant différents services écosystémiques (Gaudio *et al.* 2022).

Enfin, un usage en développement rapide, qui s'intéresse davantage à la structure et la géométrie réaliste permises par les modèles 3D, est la possibilité de les utiliser pour produire des données synthétiques et construire ou améliorer les algorithmes utilisés dans les chaînes de traitement de phénotypage haut débit (Ubbens *et al.* 2018). Un goulot d'étranglement de la mise en œuvre de méthodes d'intelligence artificielle est en effet très souvent la disponibilité de grands jeux de données correctement annotés.

Les modèles structure-fonction sont un moyen de fournir rapidement et à faible coût des images ou nuages de points similaires à ceux collectés sur les plateformes et pour lesquels les données d'annotation sont directement accessibles via les modèles. Les démarches de ce type sont à

présent assez courantes sur les parties aériennes (e.g. *Ubbens et al. 2020* ; *Chaudhury et al. 2020*) et devraient se développer aussi sur les systèmes racinaires. Des données synthétiques de racines ont par exemple déjà été utilisées à bas débit pour la validation de divers outils d'analyse.

Box 1 – Vers le phénotypage haut débit des interactions entre plantes et microorganismes du sol ?



C'est au sein de la rhizosphère que des interactions dynamiques ont lieu entre plantes et microorganismes du sol. La plante, par l'intermédiaire de la morphologie de son système racinaire, de son activité de prélèvement d'eau et de nutriments, et de sa rhizodéposition, va moduler la composition et l'activité des communautés microbiennes du sol. En retour, les microorganismes rhizosphériques modifient la biodisponibilité des minéraux et peuvent jouer un rôle clé pour la santé des plantes.

De nombreuses avancées méthodologiques ont permis d'étudier l'interface sol – racines – microorganismes au cours de ces 30 dernières années (*Gregory et al. 2022*), mais nous sommes encore loin d'être capables de phénotypier ces interactions à haut débit. Aujourd'hui, il est possible de caractériser à haut débit des composantes microbiennes très ciblées, comme la présence de nodosités chez les racines de légumineuses (*Maslard et al. 2021*), ou la présence de certaines colonies bactériennes grâce à l'utilisation de protéines rapportrices fluorescentes (*Downie et al. 2014*). Des plateformes comme GenoSol (*INRAE Dijon*) permettent de réaliser ce type de caractérisation moléculaire haut-débit de la diversité microbienne des sols au voisinage ou dans les racines (https://www2.dijon.inrae.fr/plateforme_genosol/). Toutefois, un challenge de taille réside dans le phénotypage de traits fonctionnels pour mieux comprendre les liens trophiques et signalétiques entre plantes et microorganismes du sol. Les rhizodépôts, qui sont au cœur de ces liens, correspondent à l'ensemble de la matière organique libérée par les racines. Ils sont de différentes natures : exsudats, composés organiques volatiles (COV), mucilage et cellules bordantes de la racine, et sont répartis de manière hétérogène le long des racines (*Kuzyakov & Razavi 2019*). Pour les caractériser, et mieux comprendre les mécanismes qui régissent les interactions avec les microorganismes du sol, il est de ce fait nécessaire d'avoir une approche spatialement explicite. Pour cela, des méthodes de zymographie (empreinte enzymatique de la rhizosphère ; *Razavi et al. 2019*) ou d'optodes planaires (capteur chimique et optique utilisé pour mesurer des paramètres comme le pH, la concentration en O₂ ou CO₂, *Daudin et al. 2020*) pourraient être adaptées à des systèmes de rhizotrons/rhizobox pour une caractérisation à haut débit. Pour une approche plus holistique, le prélèvement spatialisé de sol rhizosphérique couplé à du marquage isotopique et à de l'imagerie racinaire garantirait d'obtenir sur un même échantillon à la fois les caractéristiques morphométriques racinaires, la signature métabolique des rhizodépôts et la composition des communautés microbiennes associées. Caractériser à haut débit les relations entre plantes et microorganismes sur de nombreuses espèces / génotypes et sous diverses conditions environnementales, permettra *in fine* de progresser dans la compréhension mécanistique de l'écosystème rhizosphérique, de mieux l'exploiter et mieux le préserver.

V – Mise en œuvre en sélection : motivations, freins, challenges...

Compte tenu du cadre global de travail (systèmes de culture agroécologiques) et des outils et méthodes disponibles pour explorer le système racinaire et son environnement, le groupe de travail s'est concentré sur la mise en œuvre concrète de la démarche de sélection sur le système racinaire avec les questions suivantes : quels traits cibler en sélection ?, dans quels buts ?, avec quelles méthodologies de sélection ?, quels sont les problèmes rencontrés ?, quelles informations ou moyens manquent pour cette mise en œuvre concrète ?... La réflexion se voulait générique, même si les particularités propres à chaque espèce ou groupe d'espèces ne pouvaient être ignorées. À partir d'exposés illustratifs de différentes situations, le groupe a d'abord recensé les traits racinaires déjà ciblés aujourd'hui dans les programmes de sélection des espèces cultivées (hors cultures de légumes-racines telles que les betteraves, carottes, etc.). Un sondage a aussi permis de recenser et discuter les facteurs les plus fréquemment considérés comme bloquants pour que les traits racinaires soient davantage ciblés dans le cadre des schémas de sélection. Les éléments les plus significatifs évoqués lors de ces échanges sont repris ci-dessous. Des objectifs prioritaires de recherche ont pu être identifiés.

État des lieux – Constats

Malgré la difficulté d'accès au système racinaire, la sélection des traits racinaires poursuit une grande diversité d'objectifs. Parmi l'ensemble des espèces cultivées, les traits les plus couramment ciblés concernent la tolérance à différents stress biotiques. En effet, les bioagresseurs du sol constituent une menace constante pour les cultures, à laquelle la sélection variétale répond par le développement de résistances génétiques. Bien que les agents pathogènes et ravageurs telluriques soient très variés, ils partagent une caractéristique commune : leurs interactions avec la plante s'initient au niveau des racines.

La majorité des résistances racinaires mises en œuvre dans les programmes de sélection reposent sur une base génétique qualitative ou monogénique, ce qui a conduit à une sélection particulièrement efficace. Ainsi, de nombreuses résistances ont été identifiées et intégrées dans diverses espèces cultivées au cours des dernières décennies (ex., résistance au piétin-verse chez le blé : *Maia* 1967 ; *Pasquariello et al. 2017* ; résistance aux nématodes à galle chez les espèces pérennes : *Saucet et al. 2016*). Cependant de nombreuses résistances quantitatives ont aussi été identifiées et exploitées en sélection (ex., résistance à la hernie des crucifères chez le colza : *Werner et al. 2008* ; résistance à *Aphanomyces* chez le pois : *Hamon et al. 2013*).

D'autres traits racinaires, tout aussi importants pour l'amélioration variétale, relèvent d'une base génétique polygénique. Ces caractères sont généralement sélectionnés de manière indirecte, car ils influencent fortement des critères agronomiques majeurs tels que la résistance à la sécheresse, à l'asphyxie racinaire, à la verse ou l'efficience d'utilisation de l'azote. Ces traits, bien qu'ayant un impact fort sur le rendement, sont souvent sélectionnés sans ciblage explicite du système racinaire, mais dans le cadre de programmes d'amélioration visant à optimiser la productivité dans des conditions pédoclimatiques spécifiques ou atypiques en prévision des évolutions possibles du climat. Certains traits comme la résistance à la verse sont cependant ciblés plus spécifiquement, mais avec un degré d'évaluation variable du système racinaire (*Niu et al. 2022*). Dans le cas des porte-greffes des espèces pérennes (vigne, arbres fruitiers), la capacité à émettre des racines adventives est aussi un caractère ciblé spécifiquement en sélection.

Des caractéristiques spécifiques de l'architecture ou / et du fonctionnement du système racinaire ont cependant déjà fait l'objet d'études approfondies et de clonage des gènes sous-jacents impliqués, débouchant sur leur utilisation directe dans des schémas de sélection via la sélection assistée par marqueurs. C'est le cas notamment des gènes *DRO1* (*DEEPER ROOTING 1*, contrôlant l'angle de croissance et la profondeur des racines ; *Uga et al. 2013*) et *SUB1* (*SUBMERGENCE 1*, conférant une forte tolérance à la submersion ; *Xu et al. 2006*) chez le riz, associés respectivement à la tolérance à la sécheresse et à l'asphyxie racinaire.

Des études menées sur le blé et le soja (*Colombo et al. 2022* ; *Dayoub et al. 2022*) ont montré que la variabilité génétique des traits d'architecture racinaire est très élevée (ex., nombre et angle d'insertion des racines séminales, développement et profondeur racinaire, biomasse racinaire vs aérienne). Bien qu'ils n'aient pas toujours été des cibles directes de sélection, ces traits ont connu une évolution notable dans les programmes d'amélioration moderne, preuve tangible d'une sélection indirecte. Chez le blé, l'effet de certains QTL de traits racinaires mesurés en plateforme sur les performances agronomiques en plein champ s'est révélé dépendre des conditions environnementales du terrain. Cette spécificité environnementale des effets des QTL a parfois pu être reliée à des variables environnementales comme l'ampleur du stress hydrique ou l'intensité du rayonnement solaire (*Colombo et al. 2022*). Ces relations restent cependant faibles et semblent plus importantes dans les environnements stressants, d'où un recours nécessaire à la définition d'idoypes incluant le comportement racinaire pour des environnements cibles.

Pour envisager une sélection plus ciblée des caractères racinaires, une meilleure compréhension de leur complexité morphologique et fonctionnelle, et de leur plasticité, est nécessaire (Mathew & Shimelis 2022). Cela passe par une décomposition fine de ces caractères intégratifs pour comprendre leurs bases génétiques et moléculaires, ainsi que par le développement de protocoles de phénotypage plus précis et spécifiques à des caractères d'intérêt. À titre d'illustration, les travaux menés à l'Institut des Sciences des Plantes de Montpellier (IPSiM, équipe Aqua) sur l'architecture hydraulique du système racinaire de maïs ont été présentés au groupe de travail. La caractérisation fine de la diversité génétique d'une core collection de maïs denté pour les caractères « nombre de racines séminales », « surface racinaire » et « conductance hydraulique » de la racine primaire permet d'identifier des QTLs et leurs gènes sous-jacents, et d'estimer l'effet des variants alléliques sur le comportement agronomique en conditions de sécheresse ou d'hydromorphie (Jeonghwa *et al.* 2024). L'identification de certains gènes associés à ces traits, même si leur déterminisme est polygénique, permet ainsi la mise au point de marqueurs moléculaires, facilitant le suivi et l'introduction d'allèles favorables ou l'élimination d'allèles défavorables dans les programmes de sélection. Au-delà de cet exemple, il ressort néanmoins un manque important de connaissances du déterminisme génétique et des gènes à la base des traits écophysiologiques et de leur association aux performances agronomiques.

Qu'est-ce qui bloque / manque pour que les traits racinaires soient davantage considérés en sélection ?

Les principaux freins à la prise en compte des traits racinaires par une sélection directe ont été répertoriés puis évalués à travers un sondage reposant sur la question suivante : “À votre avis, qu'est-ce qui bloque / manque pour que les traits racinaires soient davantage considérés en sélection ?” où chaque participant devait indiquer les 3 raisons majeures selon lui parmi une liste de 8 réponses possibles (Figure 4).

Les 60 réponses recueillies au sein du groupe de travail et lors d'un séminaire interne de PlantAlliance (janvier 2025) permettent d'identifier et hiérarchiser les principaux obstacles à l'intégration des traits racinaires dans les démarches de sélection. Les principaux enseignements sont les suivants :

1. L'obstacle principal : faible accessibilité et lourdeur de phénotypage

La difficulté à observer et mesurer efficacement les systèmes racinaires est logiquement le frein le plus largement cité en réponse à ce sondage. Le caractère destructif, chronophage ou / et coûteux des méthodes actuelles constitue une barrière majeure et souligne un besoin urgent d'outils ou méthodes plus simples, rapides et accessibles pour étudier les racines, comme illustré dans le chapitre IV précédent.

2. Forte plasticité et complexité du système racinaire

Les deux éléments principaux liés à la variabilité intrin-

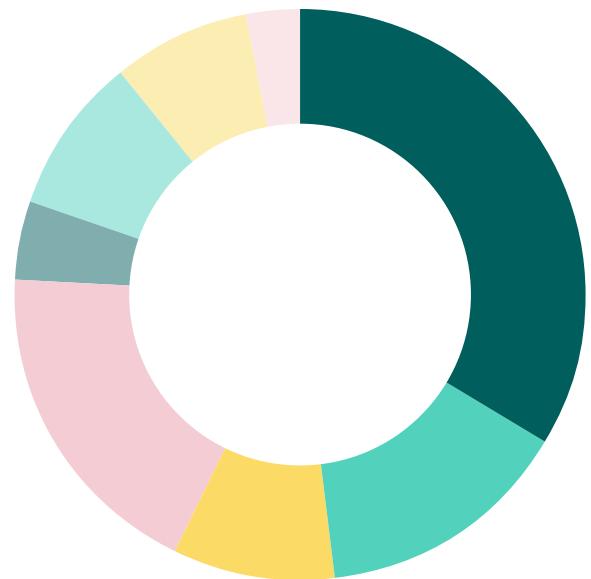


Figure 4. À votre avis, qu'est-ce qui bloque / manque pour que les traits racinaires soient davantage considérés en sélection ?

Faible accessibilité du système racinaire / lourdeur du phénotypage	Manque de modèles écophysiologiques en appui de la sélection
Trop grande plasticité de l'ASR ; trop fort effet du milieu / pédoclimat	Trop peu de preuves de concept / manque de preuves de l'intérêt de leur sélection
Trop grande complexité de l'ASR (grand nombre de composantes + interactions)	Trop d'incertitudes sur le rapport coût/bénéfice
Manque de traits ASR / fonctionnels clairement reliés aux performances agro-environnementales	Manque de bonus pour l'inscription au catalogue

sèque du système racinaire sont 1) sa plasticité selon les conditions pédoclimatiques et les caractéristiques physiques, chimiques, et biotiques du sol, et 2) sa complexité, résultant d'un grand nombre de composantes en interaction, tel qu'illustré par le déterminisme fortement polygénique des traits considérés. Ces deux éléments rendent difficile l'identification de traits stables et prédictifs à des fins de sélection dans différents contextes agroclimatiques.

3. Liens avec les performances agronomiques

Parmi les freins, le manque de relations causales clairement établies entre les traits racinaires et les performances en conditions réelles – en termes de rendement, de résilience ou d'efficience d'utilisation des intrants – limite leur adoption par les sélectionneurs. De même, l'absence de preuves de concept concrètes de l'efficacité de la sélection directe sur les traits racinaires pour améliorer les performances agronomiques actuellement mises en avant par les filières de production est régulièrement citée comme un frein. Cela souligne la nécessité de recherches visant à établir des liens robustes entre traits racinaires et résultats agronomiques, notamment par la découverte et la validation des composantes génétiques impliquées et le déploiement de modèles écophysiologiques pour guider la sélection.

4. Freins structurels et stratégiques

Le contexte économique et réglementaire apparaît peu incitatif. L'incertitude persistante autour du rapport coût / bénéfice associé à la sélection de traits racinaires, combinée à l'absence de mécanismes de valorisation — tels que des bonus à l'inscription variétale puis à la plantation pour les services agroécologiques rendus par les racines — limite encore l'engagement des acteurs dans cette voie, même si ces deux raisons ne sont pas ressorties majoritairement dans le sondage.

En résumé, les résultats de ce sondage mettent en évidence un double enjeu : technique (phénotypage, complexité génétique et plasticité pédoclimatique des traits racinaires) et stratégique (valeur démontrée, incitations, outils d'aide à la sélection). Surmonter ces freins nécessite un effort conjoint de recherche et d'innovation technologique pour avancer dans les domaines du phénotypage et de la modélisation, ainsi qu'un accompagnement réglementaire plus incitatif. Certains éléments de discussion sont repris ci-dessous :

Sélection « indirecte » versus « directe » sur les traits racinaires

Face à la question de la rentabilité économique ou stratégique de passer de la sélection « indirecte » sur des traits « intégratifs » (ex. rendement, verse, tolérance à la sécheresse) à une sélection « directe » sur des traits liés au système racinaire, les recherches citées ci-dessus pour le blé ou le maïs indiquent que la définition d'idéotypes racinaires est nécessaire et que celle-ci va fortement dépendre des conditions environnementales ciblées. En effet, la valeur adaptative de l'architecture racinaire (ou de son fonctionnement) varie d'un environnement à l'autre (Mathew & Shimelis 2022). Sur blé, Colombo *et al.* (2022) indiquent par exemple qu'en Australie, où les environnements sont très contrastés entre le nord-est et le sud-ouest du “wheat belt” et principalement déterminés par le type de stress hydrique, le choix des idéotypes racinaires (capturant moins d'eau au stade juvénile pour maintenir la ressource hydrique lors du remplissage du grain, au nord-est, *versus* un fort développement précoce de biomasse racinaire en volume et en profondeur, au sud-ouest) a été relativement simple et efficace à mettre en œuvre. Mais les auteurs indiquent qu'en France, où les différences entre régions reposent sur davantage de variables pédoclimatiques expliquant chacune une plus faible proportion de la variabilité de la performance agronomique et donc de la valeur adaptative de l'architecture ou du fonctionnement racinaire, la définition d'idéotypes est moins triviale. Comprendre la valeur adaptative d'un trait racinaire particulier vis-à-vis d'un stress donné requiert une caractérisation plus fine des diverses ressources de l'environnement et donc la mesure de nombreuses variables environnementales.

Les études du système hydraulique du maïs permettent de faire ressortir des gènes sous-jacents à des QTL contrôlant des traits de conductance, mais le lien direct sur les performances agronomiques dans des environnements plus ou moins stressants au niveau abiotique n'est pas encore établi. L'analyse de séries alléliques naturelles (core col-

lection, espèces sauvages apparentées) ou induites (mutagenèse, édition génomique) reste à réaliser pour évaluer la plus-value de certains allèles en matière de performance agronomique dans certaines situations édaphiques.

On peut donc s'interroger sur quels sont les éléments (existants et surtout manquants) qui permettraient de répondre à la question de la rentabilité de passer de la sélection indirecte à la sélection directe sur des traits racinaires définis. Une manière de répondre à cette nouvelle question pourrait être de raisonner sur l'équation du sélectionneur (ΔG / unité de temps et de coût = $i \cdot r \cdot \sigma A$ / Temps.Cout) en la déclinant en parallèle dans le cas d'une sélection ciblant uniquement la performance agronomique et dans le cas d'une sélection passant par des traits racinaires. [Pour rappel, le gain génétique (ΔG) est égal au produit de l'intensité de sélection (i) par la précision de prédiction (r , « selection accuracy » en anglais) et l'écart-type de la variance génétique additive (σA)]. Le gain génétique de performance agronomique (ou de sa stabilité) serait alors fonction de la variabilité génétique des traits considérés, de la précision de prédiction qui combine leur heritabilité et leurs corrélations génétiques (entre traits racinaires et performance agronomique), mais aussi d'un chiffrage des coûts et temps de phénotypage nécessaires. Il est à noter qu'avec les coûts de génotypage toujours à la baisse, la sélection assistée par marqueurs pour des caractères racinaires devient de plus en plus accessible ou réaliste, y compris les associations génétiques aux effets modestes ou conditionnels. Bien que ces effets ne soient pas toujours significatifs selon les environnements ou les fonds génétiques, la possibilité d'ajuster les fréquences d'allèles favorables ou défavorables représente pour le sélectionneur un levier intéressant pour améliorer la valeur des pools génétiques à un niveau plus global.

Méthodologies de sélection à mettre en œuvre - recours à la modélisation

Le déterminisme très polygénique de la plupart des traits racinaires pousse à considérer en priorité la mise en œuvre de la sélection génomique pour améliorer ces traits. Le phénotypage détaillé d'une population d'entraînement génotypée adéquate permettra d'entraîner un modèle de prédiction à appliquer à la population à sélectionner. Cette approche est aussi la plus cohérente pour limiter et concentrer l'investissement en coût et en temps du phénotypage à mettre en œuvre sur le compartiment racinaire. Ce phénotypage pourra se faire sur une plateforme en conditions contrôlées ou sur le terrain (cf. chapitre IV).

Comme présenté en section IV.3, le recours à de la modélisation fonctionnelle peut s'avérer déterminant pour mieux représenter les génotypes au travers de paramètres décrivant la dynamique de mise en place du système racinaire, et en particulier sa plasticité face à des stress hydriques ou des carences minérales, sous forme de courbes de réponse aux principaux facteurs environnementaux. Même si le phénotypage nécessaire pour bien estimer ces paramètres pour chaque génotype est considérable, le couplage de cette modélisation avec l'approche de sélection génomique précédente est un front de recherche à explorer pour évaluer les gains génétiques potentiels sur les performances agronomiques associées ou leur stabilité.

lité. Pour cela, les liens entre la mise en place du système racinaire et celle du système aérien menant à l'élaboration du rendement en fonction des conditions pédoclimatiques semblent représenter un front de recherche clé à investir, à nouveau grâce à la modélisation. Ces approches permettront notamment de prendre en compte le « coût carbone » du système racinaire, si ce dernier est plus développé ou profond, qui pourrait se faire au détriment des parties aériennes généralement récoltées.

Les modèles décrits en section IV.3 reposent souvent sur des données phénotypiques acquises sur des plateformes haut débit. L'enjeu de la prédiction de performances au champ à partir de ce type de données représente là aussi un challenge à relever (Nguyen *et al.* 2024). Des premiers exemples montrent cependant qu'il est possible de relever le défi, comme illustré chez le maïs pour des traits adaptatifs de la partie aérienne (Bouidghaghen *et al.* 2023).

Du fait du caractère aléatoire des effets du changement climatique (sécheresses ponctuelles et à répétitions, pics de chaleur brutaux, possibles inondations ou coups de froid en début de cycle,...), les caractéristiques de résilience des futures variétés vont devenir de plus en plus importantes à sélectionner. La résilience, qui combine la robustesse et la capacité de récupération après perturbation (Serrie *et al.* 2024), est pourtant particulièrement complexe à phénotyper tant en matière de critères que de dispositifs expérimentaux permettant de l'évaluer. Le système racinaire est vraisemblablement un des acteurs majeurs de la résilience des cultures face aux aléas climatiques. Des mesures du système racinaire dans une combinaison d'expérimentations en conditions contrôlées (où des « aléas climatiques » sont possibles à simuler) et sur le terrain (en diversifiant les sites expérimentaux pour capter davantage d'aléas) pourraient permettre d'initier une évaluation de ces paramètres de résilience dans les ressources génétiques, avec à nouveau l'appui de la modélisation.

Pour des conditions environnementales particulières (forte hydromorphie, sol pauvre en éléments minéraux essentiels), l'identification de gènes ayant un effet significatif sur le développement ou le fonctionnement racinaire pourra néanmoins déboucher sur de la sélection assistée par marqueurs (SAM) plus traditionnelle comme évoquée pour les gènes *DRO1* ou *SUB1* ci-dessus.

Meilleure prise en compte de l'environnement « sol » : nécessité d'un envirotypage « augmenté » du sol

La capacité à prédire le comportement racinaire (mais aussi aérien) des génotypes dans différents environnements repose sur une caractérisation dédiée des sols — qu'il s'agisse de leurs propriétés physico-chimiques, de leur teneur en matière organique ou de leur biodiversité, incluant microbiote, microfaune et macrofaune. L'envirotypage du sol, discipline en plein essor dans le cadre de la transition agroécologique, demeure encore très peu intégré de façon systémique à la sélection végétale. Comme souligné dans Colombo *et al.* (2022), un envirotypage plus détaillé du sol (ciblant différents horizons du sol, avec une résolution parcellaire voire intra-parcellaire accrue), mené de manière

dynamique (c. à. d., prenant en compte l'évolution temporelle, saisonnière ou pluriannuelle et les précédents cultureaux) et multicritères permettra de mieux caractériser les environnements et de mieux prédire les performances variétales dans le cadre de la sélection génomique. Une meilleure compréhension des interactions plante-sol et de leur influence sur la santé des sols ouvrira de nouvelles perspectives pour l'étude des interactions génotype × environnement × pratiques culturales (G×ExM), auxquelles les traits racinaires sont particulièrement sensibles.

Comme décrit en *Box 1*, les communautés microbiennes associées aux racines sont connues pour influencer la physiologie, la croissance et la santé des plantes, et apparaissent désormais comme une voie prometteuse pour orienter et renforcer la sélection variétale (Trivedi *et al.* 2022, Wei & Jousset 2017). Un envirotypage spécifique du microbiote du sol pourra donc faire l'objet d'une attention particulière et régulière pour tenir compte de l'impact des antécédents cultureaux et variétaux sur la constitution des communautés microbiennes. Une question majeure est celle de l'ampleur des interactions entre microbiote et génotype des plantes par rapport aux effets propres de chaque composante, sans oublier les interactions potentielles avec l'environnement et l'itinéraire technique (Oyserman *et al.* 2021). Le groupe de travail a bien mesuré l'importance de creuser spécifiquement cette question dans une animation scientifique dédiée à venir.



Nouveaux objectifs de sélection dans une perspective d'agroécologie et d'adaptation / atténuation face au changement climatique : performances agronomiques versus « services » sol / climat

Comme mentionné précédemment, dans les programmes de sélection variétale, les traits racinaires sont souvent abordés de manière indirecte, à travers des caractères intégratifs dans lesquels le système racinaire et les interactions plante-sol et plante-microbiote jouent un rôle crucial mais non détaillés. Ces caractères visent principalement des objectifs de performance agronomique tels que le rendement, la tolérance aux stress (a)biotiques ou encore la résistance à la verse. Cependant, dans une perspective agroécologique, et plus largement d'adaptation / atténuation face au changement climatique, de nouvelles cibles de sélection émergent, orientées vers des objectifs environnementaux à petite, moyenne ou grande échelle, tels que le maintien ou la restauration de la santé des sols, la réduction du lessivage de l'azote ou de sa volatilisation sous forme d'ammoniac ou de protoxyde d'azote, ou le stockage de carbone dans le sol (Gouleau *et al.* 2021 ; Poeplau *et al.* 2021). Le fait de s'intéresser aux traits racinaires pour leur capacité à stocker du carbone dans le sol pourrait néanmoins être incompatible avec l'amélioration du rendement, du fait de trade-offs (compromis) dans l'allocation d'énergie entre les organes de la plante ; mais cela pourrait ne pas être toujours le cas notamment en fonction du type de sol (cas d'une étude comparant des variétés anciennes et récentes de blé dans différents sols, Rouch *et al.* 2023). Il est cependant évident que le système racinaire et le rhizobiotte associé fournissent des services agroécologiques et écosystémiques majeurs, aux impacts dépassant le seul champ de la productivité, mais qui restent aujourd'hui largement négligés dans les programmes classiques de sélection variétale, principalement par manque de cibles de sélection évidentes mais aussi en l'absence de politiques de compensations financières du manque à gagner probable pour les agriculteurs en matière de rendement.

Pourtant, intégrer les services agroécologiques et écosystémiques liés à la santé des sols ou à leurs capacités de stockage du carbone comme critères de sélection constituerait une avancée majeure. Une telle démarche impose de repenser les compromis entre rendement et services écosystémiques, et nécessite le recours à des outils adaptés à la complexité des nouveaux caractères ciblés, généralement à forte composante quantitative. Le développement de modèles écophysiologiques et d'approches de sélection génomique s'impose ici à nouveau, et devra être soutenu par des recherches approfondies visant à mieux identifier et exploiter les bases génétiques des traits porteurs des services agroécologiques recherchés. Une sélection variétale ciblant plus spécifiquement la composition des exsudats notamment pour la régulation des bioagresseurs telluriques et des interactions plante-plante ou la stimulation des symbioses (bactériennes ou mycorhiziennes) est aussi à envisager (Becker *et al.* 2023, Lefebvre 2020). De nombreux travaux et projets de recherche en cours ont été évoqués ou présentés au sein du groupe de travail et montrent le dynamisme des recherches dans ce secteur.

Les cultures intermédiaires multi-services (piège à nitrate, lutte contre les bioagresseurs telluriques, effets allélopathiques contre les adventices et les plantes parasites...) semblent constituer une cible particulièrement intéressante pour faire l'objet d'une sélection visant plus spécifiquement leur développement ou leur fonctionnement racinaire et les services agroécologiques associés. En effet, les objectifs de sélection n'étant pas la production de rendement (grain ou biomasse récoltable), il est pertinent de cibler des caractéristiques fonctionnelles telles que la profondeur et la densité du système racinaire, la capacité à mobiliser certains nutriments, ou encore les interactions bénéfiques à la vie du sol. Cette approche permettrait de renforcer leur efficacité en tant que leviers agroécologiques, dans un contexte de transition vers des systèmes agricoles plus durables.

Des ressources génétiques à caractériser dans des situations environnementales étendues

La sélection variétale, en se concentrant principalement sur des critères agronomiques de rendement, de qualité et d'homogénéité, généralement évalués en conditions non limitantes d'intrants, a conduit à une érosion de la diversité génétique au sein des espèces cultivées. Des caractéristiques de résilience au stress, d'acclimatation rapide, ou d'adaptation à des conditions de faibles intrants ont pu être contre-sélectionnées sur des décennies. Les ressources génétiques disponibles, largement sous-exploitées à ce jour, constituent une source importante de diversité allélique susceptible de fournir des leviers innovants pour améliorer les interactions plante-sol dans un contexte de transition agroécologique. L'identification de caractéristiques racinaires originales qui pourraient présenter une valeur adaptative dans certaines situations environnementales extrêmes ou de faibles intrants, nécessite d'explorer la diversité des ressources génétiques disponibles hors des pools génétiques élites en les soumettant à des conditions pédoclimatiques particulièrement stressantes, soit en conditions contrôlées dans le cadre de plateformes haut débit, soit sur le terrain. À titre d'exemple, les conditions climatiques particulièrement pluvieuses de l'automne 2023 en France ont pu entraîner des destructions de parcelles expérimentales pour des cultures d'hiver (blé, colza) où seuls quelques génotypes ont réussi à survivre au sein des collections évaluées. De tels génotypes méritent d'être repérés puis caractérisés plus finement au niveau phénotypique et de leur déterminisme génétique, de manière à identifier des gènes / allèles / mécanismes particuliers et rares pouvant ensuite être mobilisés dans les futurs programmes de sélection. De manière similaire, des fonctionnements racinaires particulièrement performants en matière d'efficience d'utilisation de l'eau, de l'azote ou du phosphore (WUE, WUN, WUP) pourraient être découverts dans le cadre d'expérimentations dédiées en conditions de faibles intrants.

Pour les espèces pérennes généralement greffées sur des porte-greffes résistants et / ou nanisants (ex., vigne, arbres fruitiers), la caractérisation du système racinaire de ces porte-greffes au sein des ressources génétiques disponibles, notamment les espèces sauvages apparentées, est un enjeu majeur qui peut s'avérer particulièrement

lourd à mettre en place en amont des croisements et du schéma de sélection. Le recours à des infrastructures spécifiques et à la modélisation doit permettre de raisonner sur des idéotypes adaptés à différents types de sol.



© INRAE

Approche stratégique : prise de risques et besoin de preuves de concept, breeding zones, mélanges et portefeuille variétal

Comme évoqué précédemment, la prise de risques en ciblant de manière plus directe des traits racinaires plutôt que des caractères intégratifs conduisant à une sélection indirecte n'est pas encore validée : le ratio entre le coût d'un investissement lourd à mettre en place et le gain génétique attendu en matière de performances agronomiques n'est pas suffisamment établi pour convaincre les sélectionneurs de s'engager dans cette voie. Le besoin de preuves de concept se fait sentir, et il serait utile que des expérimentations de sélection impliquant plus directement des traits racinaires et s'appuyant sur la sélection génomique articulée à la modélisation fonctionnelle soient mises en place pour mieux évaluer les potentialités et les écueils de ce type d'approche, tout en rappelant que le principal frein reste à ce stade la faible accessibilité du système racinaire conduisant à une lourdeur du phénotypage.

Du fait de l'existence d'effets opposés de certains traits racinaires selon les scénarios climatiques ou itinéraires techniques, la notion de « breeding zones » revêt une importance particulière, à prendre en compte pour définir

des idéotypes adaptés. La notion même d'idéotype doit être repensée dans le contexte actuel, marqué par une accentuation des incertitudes climatiques et une augmentation de la fréquence des aléas extrêmes. Elle soulève la question de l'orientation des efforts de sélection : faut-il privilégier des génotypes optimisés pour une performance maximale dans des conditions moyennes correspondant à une évolution climatique tendancielle ou modérée, ou bien orienter la sélection vers une plus grande tolérance aux stress abiotiques sévères, devenus plus fréquents dans un environnement caractérisé par une forte variabilité ? Le recours à un portefeuille variétal intégrant certains génotypes plus adaptés ou plus plastiques face à la variabilité des conditions pédoclimatiques, notamment en matière de systèmes racinaires, est un axe à privilégier pour réduire les risques lors des futures décennies, mais nécessite de pouvoir inscrire ces variétés au profil potentiellement atypique dans le cadre d'une évaluation adaptée à leurs usages potentiels puis de soutenir leur développement par des politiques incitatives adéquates. Parallèlement, le développement de préconisations variétales (seules, au sein de mélanges variétaux ou d'associations interspécifiques) intégrant la prise de risques face aux aléas climatiques apparaît également comme une stratégie à renforcer. Dans les mélanges variétaux, mais surtout dans les associations interspécifiques, une diversification des architectures et des fonctionnements racinaires des variétés et espèces retenues est potentiellement le gage d'une réduction des risques sur la production face aux aléas climatiques. Par ailleurs, la forte variabilité des systèmes de culture, de l'agriculture conventionnelle intensive à l'agriculture biologique (*Le Campion et al. 2020*), est également un facteur de variabilité accrue des conditions (notamment pédologiques) dans lesquelles les cultures doivent être adaptées. Dans ce cadre également, le recours à l'idéotypage assisté par la modélisation permettra d'orienter la sélection des systèmes aériens et racinaires des futures variétés, aussi bien pour les espèces cultivées que les cultures de services.

L'ensemble de ces incertitudes ou / et de ces sources de variabilité renforce la nécessité de développer des analyses de risques et des méthodologies de prises de décision en situation d'incertitudes adaptées à la sélection variétale comme celles développées en économie. Bien que cela dépasse le cadre des interactions plante-sol étudiés dans ce groupe de travail, ces approches pourront bénéficier des réflexions présentées dans ce Livre blanc.

VI – Synthèse - Conclusion

Au cours des différentes réunions, le groupe de travail «Agronomie & Génétique» du consortium PlantAlliance a pu mobiliser les expertises et expériences de ses membres dans un cadre pluridisciplinaire pour réfléchir sur les traits racinaires, les méthodes et outils utilisables, les approches et stratégies (encore) à développer pour favoriser la sélection de nouvelles variétés contribuant à la résilience des cultures face aux aléas climatiques, et dans une moindre mesure à la préservation de la qualité des sols, dans le cadre de la transition agroécologique. Les exposés et le travail collectif ont permis de dégager un ensemble d'éléments repris dans ce Livre blanc. Sans viser l'exhaustivité, les échanges ont permis de souligner un ensemble d'objets de recherche sur lesquels il sera bénéfique de progresser pour mieux mobiliser et valoriser les interactions plante-sol en sélection :

- Le goulet d'étranglement que représente le phénotypage haut-débit du système racinaire, tant au niveau de son architecture que de son fonctionnement hydraulique et physiologique, est un défi majeur à relever, même si des progrès très significatifs ont déjà eu lieu ; la prise en compte de la dimension dynamique du développement et du fonctionnement racinaire, et de leur plasticité, est notamment cruciale avec de gros enjeux de modélisation.
- L'interaction de la racine avec son environnement physico-chimique et micro / macrobiotique doit aussi faire l'objet d'un investissement de recherche majeur ; une question restant à explorer au sein du groupe de travail sera la possibilité et l'intérêt de mettre en œuvre une «sélection récurrente réciproque» de la variété et de son microbiote racinaire associé.

- Des recherches visant à établir des liens robustes entre traits racinaires et résultats agronomiques sont à promouvoir pour mieux éclairer la définition d'idéotypes variétaux adaptés à différents environnements, en explorant davantage les caractéristiques de résilience face aux aléas climatiques croissants ; à nouveau le recours à la modélisation écophysiologique couplée aux approches de prédition génomique représente un levier puissant à mobiliser davantage ; des expérimentations de type «preuves de concept» ou «essai / erreur» sont souhaitables pour approfondir les potentialités et les écueils rencontrés.
- Le groupe de travail a logiquement souligné l'importance d'un envirotypage «augmenté» du compartiment «sol» pour renforcer les potentialités de modélisation et de prédition des interactions GxExM ; il a aussi insisté sur l'intérêt de l'évaluation des ressources génétiques dans des conditions pédoclimatiques extrêmes et à faibles intrants pour identifier puis caractériser des allèles / mécanismes rares à haute valeur adaptative.
- Dans le cadre de la transition agroécologique et des enjeux croissants d'adaptation / atténuation des cultures face au changement climatique, la diversification variétale au niveau racinaire reste à promouvoir dans le cadre des mélanges variétaux, associations de cultures, et plantes de services ; de nouveaux traits sont à explorer pour accentuer le stockage du carbone dans le sol et réduire le lessivage de l'azote ou sa volatilisation sans trop impacter le rendement ; de tels compromis nécessiteront une réflexion approfondie sur le système d'évaluation variétale et les soutiens nécessaires au développement de ces nouveaux types variétaux.

Face aux enjeux climatiques et de maintien de la production agricole valorisant la qualité des sols, la concertation multidisciplinaire et la collaboration public-privé mises en œuvre dans le cadre d'instances comme le consortium PlantAlliance sont hautement souhaitables et utiles pour croiser les points de vue et identifier les orientations de recherche prioritaires à promouvoir.



Annexes

Tableau 2 : Recensement des projets récents ou en cours sur les interactions plantes-sol : services agro-écologiques ciblés, fonctions du système sol / plante mobilisées et traits étudiés

Projet	Modèle	Services agro-écologiques	Fonctions	Traits	Années
Root2Res – Root phenotyping and genetic improvement for rotational crops resilient to environmental change → Projet UE Horizon Europe https://root2res.eu/	Céréales à paille (orge, blé), pomme de terre, légumineuses (fèverole, lentille), patate douce	Résilience des systèmes de production face aux stress abiotiques et contribution au stockage de carbone dans les sols (régulation du climat)	Tolérance au stress hydrique et à l'excès d'eau Tolérance à la carence en phosphore Stockage de carbone dans les sols	<ul style="list-style-type: none"> Traits racinaires architecturaux, biomasse racinaire, densité racinaire, angle racinaire, profondeur d'enracinement...) Traits rhizosphère (fonctions des communautés microbiennes racinaires, exsudats...) 	2022-2027
MAXROOT-C – Optimizing C inputs in annual cropping systems (Optimizing roots for sustainable crop production in Europe – pure cultures and cover crops) → Projet UE EJP Soil https://ejpsoil.eu/ https://mixmaxroot.com/	Blé et maïs (comparaison de génotypes), intercultures	Séquestration de carbone dans les sols (régulation du climat)	Rhizodéposition, Turnover racinaire	<ul style="list-style-type: none"> Biomasse aérienne et racinaire, Traits morphologiques racinaires, Croissance nette (ingrowth cores), Rhizodéposition nette (marquage ¹³CO₂ au champ) 	2021-2024
MIXROOT-C – Optimizing C inputs through diversification (Are mixed species systems fostering belowground C inputs and C sequestration?) → Projet UE EJP Soil https://ejpsoil.eu/ https://mixmaxroot.com/	Couverts associés (e.g. orge-légumineuse, colza-fèverole), Prairies, Agroforesterie	Séquestration de carbone dans les sols (régulation du climat)	Rhizodéposition, Turnover racinaire	<ul style="list-style-type: none"> Biomasse aérienne et racinaire, Traits morphologiques racinaires, Croissance nette (ingrowth cores), Rhizodéposition nette (marquage ¹³CO₂ au champ) 	2021-2024
INVITE – INNovations in plant Variety Testing in Europe to foster the introduction of new varieties better adapted to varying biotic and abiotic conditions and to more sustainable crop management practices → Projet UE H2020 https://www.h2020-invite.eu/	Multicultures ; blé tendre pour l'étude spécifique des traits racinaires	Multiples ; gestion raisonnée de l'eau spécifiquement pour l'étude des traits racinaires sur blé tendre	Blé tendre : tolérance au stress hydrique	<ul style="list-style-type: none"> Traits racinaires architecturaux (biomasse racinaire, densité racinaire, angle racinaire, profondeur d'enracinement...) 	2019-2024
SolACE – Solutions for improving Agroecosystem and Crop Efficiency for water and nutrient use → Projet UE H2020 https://www.solace-eu.net/index.html	3 espèces cultivées : blé tendre, blé dur et pomme de terre	Réduction de l'apport de N ou P Résilience face au changement climatique (contrainte hydrique notamment)	Flux d'azote, de phosphore et/ou d'eau (lien efficience d'acquisition) Élaboration du rendement	<ul style="list-style-type: none"> Traits morphologiques (longueur, diamètre des racines...) Traits architecturaux (angles d'insertion, profondeur d'enracinement,...) Taux de mycorhization 	2017-2022
HoloE2Plant – Exploring the Holobiont concept through a Plant Evolutionary Experiment study → Projet UE Horizon ERC https://cordis.europa.eu/project/id/101039541	Brassica rapa (fast-cycling)	Contrôle des stress biotiques	Interactions plante-sol	<ul style="list-style-type: none"> Microbiotes racinaire et rhizosphérique Coévolution plantes – microbes Fitness des plantes Résistance des plantes aux stress biotiques 	2022-2028
HyArch – Targeting Root Hydraulic Architecture to improve Crops under Drought → Projet UE H2020 ERC Advanced https://cordis.europa.eu/project/id/788553/fr	Maïs	Résilience face au changement climatique (contrainte hydrique notamment)	Transport racinaire d'eau et tolérance au stress hydrique	<ul style="list-style-type: none"> Conductivité hydraulique racinaire Conductivité du xylème Architecture du système racinaire (dont nombre de racines séminales) 	2018-2024
Crop SustainN – BNI wheat mission → Novo Nordisk Fundation - Cimmyt https://www.cimmyt.org/projects/cropsustain-bni-wheat-mission/	Blé tendre	Réduction des émissions de GES	Efficience pour l'acquisition de N	<ul style="list-style-type: none"> Biological Nitrification Inhibition – Introgression depuis <i>Leymus racemosus</i> 	2024-2028

Projet	Modèle	Services agro-écologiques	Fonctions	Traits	Années
RhizoSeq-C – Optimizing rhizodeposition to increase carbon sequestration in agrosystems → Projet ANR (PEPR FairCarboN) https://faircarbon.custom.hub.inrae.fr/content/download/746/7159?version=1	Sorgho	Stockage du carbone Contrôle des stress abiotiques	Interactions plante-sol	▪ Rhizodéposition	2024-2029
SOYSTAINABLE – Towards a local and sustainable production of soyfood resilient to climate change → Projet ANR/France Relance https://anr.fr/ProjetIA-22-PLEG-0003	Soja	Résilience face aux stress abiotiques : sécheresse, froid	Interactions plante-sol	▪ Traits aériens et racinaires (morphologie et architecture) et nodulation	2023-2028
SorDrought – Characterization of new physiological traits to support breeding for post-flowering drought tolerance in sorghum → Projet ANR (PRCE avec RAGT et LIDEA) https://anr.fr/Project-ANR-23-CE20-0052	Sorgho	Tolérance au stress hydrique, efficience d'utilisation de l'eau	Interactions plante-sol	▪ Architecture ▪ Anatomie racinaire ▪ Agrégation du sol rhizosphérique ▪ Résistance à la cavitation	2024-2027
Plant2Mi – Plant-plant interaction mediated by microbial activity in the rhizosphere → Projet ANR https://anr.fr/Project-ANR-22-CE20-0004 https://us2b.univ-nantes.fr/projets/plant2mi/	Brassicaceae (Colza, Arabidopsis) /orobanche rameuse	Contrôle des stress biotiques Gestion des adventices	Interactions plante-plante	▪ Exsudation de glucosinolates (et isothiocyanates associés) et impact sur ctés microbiennes du sol ▪ Rôle des ctés microbiennes sur profils métaboliques en GLS et ITC	2022-2026
STIGO – Contrôle de l'orobanche du tournesol : identification des stimulants de germination chez l'hôte et récepteur(s) chez l'orobanche → Projet ANR https://anr.fr/Projet-ANR-21-CE20-0026	Tournesol / orobanche	Contrôle des stress biotiques Gestion des adventices	Interactions plante-plante	▪ Exsudats racinaires (molécules inductrices de germination de l'orobanche, gènes candidats) ▪ Récepteurs des molécules inductrices chez l'orobanche	2021-2025
PlastiMil – Plasticité racinaire adaptative chez le mil → Projet ANR https://anr.fr/Projet-ANR-20-CE20-0016	Mil	Tolérance au stress hydrique, efficience d'utilisation de l'eau	Interactions plante-sol	▪ Anatomie racinaire	2021-2025
RootAdapt – Traits racinaires pour l'adaptation du mil au climat futur en Afrique de l'Ouest → Projet ANR https://anr.fr/Projet-ANR-17-CE20-0022	Mil	Tolérance aux stress abiotiques	Interactions plante-sol	▪ Architecture ▪ Agrégation du sol rhizosphérique	2018-2023
GxACBlé – Potentiel génétique du blé tendre en agriculture de conservation → Projet Carnot Plant2Pro https://plant2pro.fr/wp-content/uploads/GxACble.pdf	Blé tendre	Réduction de l'apport de N, P et K Résistance aux stress	Efficience pour l'acquisition des nutriments et l'allocation des ressources	▪ Trait agronomiques ▪ Taux de mycorhization ▪ Composition des ctés de champignons mycorhiziens associés aux racines ▪ Expression des transporteurs/canaux de N, P et K impliqués dans la nutrition via la mycorhize ▪ Flux d'azote via la mycorhize (marquage ¹⁵ N)	2023-2026

Projet	Modèle	Services agro-écologiques	Fonctions	Traits	Années
NextVitRoot – Analyse des déterminants génétiques des réponses au déficit hydrique et de l'assimilation des éléments minéraux induites par les porte-greffes de la vigne → Projet Carnot Plant2Pro https://plant2pro.fr/wp-content/uploads/CP_NextVitRoot.pdf	Vigne	Résilience face au changement climatique (contrainte hydrique notamment)	Tolérance au stress hydrique	▪ Traits racinaires	2020-2023
VITOMICS – Integrative study of Vitis biodiversity for next-generation breeding of grapevine rootstocks → Projet Carnot Plant2Pro https://plant2pro.fr/wp-content/uploads/vitomics-2023.pdf	Vigne	Résilience face au changement climatique (contrainte hydrique notamment)	Tolérance au stress hydrique	▪ Traits racinaires (identification de proxy moléculaires des phénotypes racinaires)	2023-2025
ARECOVER – Architecture racinaire nodulée et tolérance au stress hydrique chez le pois → Projet Carnot Plant2Pro https://plant2pro.fr/wp-content/uploads/ARECOVER.pdf	Pois	Résilience face au changement climatique (contrainte hydrique notamment)	Tolérance au stress hydrique	▪ Traits racinaires	2020-2023
ALLELO – Bases génétiques des interactions plante-plante liées à l'excitation dans la rhizosphère de métabolites spécialisés → Projet Carnot Plant2Pro https://plant2pro.fr/wp-content/uploads/ALLELO.pdf	Brassicaceae (colza, Arabidopsis)	Régulation des adventices Adaptation aux associations végétales pour une application chez le colza	Interactions plante-plante	▪ Identification des glucosinolates, ou dérivés, à fonction allélopathique (et gènes associés)	2020-2024
EFFORT : Ecologie et Fonctionnement du microbrite Rhizosphérique impliqué dans l'amélioration de la nutrition en fer du pois → Projet Carnot Plant2Pro https://plant2pro.fr/wp-content/uploads/EFFORT-2023.pdf	Pois	Régulation de la fertilité en fer, N et S	Nutrition de la plante	▪ Aptitude du pois à interagir avec le microbiote	2023-2025
POSITIF : Promouvoir la tolérance du pois aux stress abiotique (Fer) et biotique (phytopathogène) via les interactions biotiques dans la rhizosphère → Projet Carnot Plant2Pro https://plant2pro.fr/wp-content/uploads/POSITIF.pdf	Pois	Régulation de la santé de la plante	Nutrition de la plante	▪ Aptitude du pois à recruter les bactéries <i>Pseudomonas</i> et à prélever le fer chélatisé par les bactéries-sidérophores	2018-2021
MYCOBLE – Variabilité génétique du blé tendre pour les réponses aux champignons mycorhiziens à arbuscules (CMA) → Projet FSOV https://www.fsov.org/variabilite-genetique-du-ble-tendre-pour-les-reponses-aux-champignons-mycorhiziens-a-arbuscules	Blé tendre	Réduction de l'apport de N, P et K Résistance aux stress	Efficacité pour l'acquisition des nutriments et l'allocation des ressources	▪ Taux de mycorhization ▪ Stimulation de croissance et de résistance à la septoriose par la mycorhize (avec ou sans inoculation par un champignon mycorhizien- conditions contrôlées et au champ)	2020-2025
ArchiRac – Analyse de la diversité d'architecture racinaire chez le blé tendre et le blé dur en lien avec la tolérance au stress hydrique → Projet FSOV https://www.fsov.org/01	Blé tendre, blé dur	Gestion raisonnée de l'eau	Tolérance au stress hydrique	▪ Traits racinaires architecturaux (biomasse racinaire, densité racinaire, angle racinaire, profondeur d'enracinement...)	2017-2020
IMiPG – Comprendre les interactions entre les porte-greffes <i>Prunus</i> et leur microbiote du sol et racinaire, levier agroécologique pour la santé du verger. → Projet SFR TERSYS https://tersys.univ-avignon.fr/wp-content/uploads/sites/18/2024/07/P6_IMiPG_Quilot-McLeod_GAFL-A2M_RenouvellementAAPTERSYS.VF_.pdf	Prunus	Contrôle des stress biotiques et abiotiques	Interactions plante-sol	▪ Traits racinaires liés à la replantation	2023-2025

Références

1 Aillery, V., Vleugels, T., Cnops, G., De Swaef, T., Gentelet, F., Jeudy, C.,... & Louarn, G. (2024). Genetic variation and morphogenetic determinants of root-shoot allocation in two perennial forage legumes. *Plant and Soil*, 507, 433 – 449.

2 Becker, C., Berthomé, R., Delavault, P., Flutre, T., Fréville, H.,... & Roux, F. (2023). The ecologically relevant genetics of plant – plant interactions. *Trends in Plant Science*, 28, 31 – 42.

3 Blouin, M., Barot, S., & Roumet, C. (2007). A quick method to determine root biomass distribution in diameter classes. *Plant and Soil*, 290, 371 – 381.

4 Blouin, M., Dubs, F., & Ponge, J.-F. (2025). Harnessing trait-environment interactions to predict ecosystem functions. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 23(4), e2826.

5 Bodner, G., Nakhforoosh, A., Arnold, T., & Leitner, D. (2018). Hyperspectral imaging: a novel approach for plant root phenotyping. *Plant Methods*, 14, 1 – 17.

6 Bodner, G., Leitner, D., Rewald, B., Zhao, J., Nakhforoosh, A., & Schnepf, A. (2021). Phenotyping – Modelling Interfaces to Advance Breeding for Optimized Crop Root Systems. In: *The Root Systems in Sustainable Agricultural Intensification*, Publisher: Wiley-Blackwell, Chap. 15, 375 – 424.

7 Bouidghaghen, J., Moreau, L., Beauchêne, K., Chapuis, R., Mangel, N.,... & Tardieu, F. (2023). Robotized indoor phenotyping allows genomic prediction of adaptive traits in the field. *Nature Communications*, 14, 6603.

8 Borianne, P., Subsol, G., Fallavier, F., Darrou, A., & Audebert, A. (2018). GT-RootS: an integrated software for automated root system measurement from high-throughput phenotyping platform images. *Computers and Electronics in Agriculture*, 150, 328 – 342.

9 Brown, D. A., & Upchurch, D. R. (1987). Minirhizotrons: a summary of methods and instruments in current use. In: *Minirhizotron observation tubes: methods and applications for measuring rhizosphere dynamics*, edited by H.M. Taylor. Proceedings of a symposium, December 3, 1986, New Orleans, Louisiana. ASA-special-publication-American-Society-of-Agronomy (USA), 50, 15 – 30.

10 Chaudhury, A., Boudon, F., & Godin, C. (2020). 3D plant phenotyping: All you need is labelled point cloud data. In: *European conference on computer vision* (pp. 244 – 260). Cham: Springer International Publishing.

11 Clark, R. T., Famoso, A. N., Zhao, K., Shaff, J. E., Craft, E. J., Bustamante, C. D.,... & Kochian, L. V. (2013). High-throughput two-dimensional root system phenotyping platform facilitates genetic analysis of root growth and development. *Plant, Cell & Environment*, 36(2), 454 – 466.

12 Colombo, M., Roumet, P., Salon, C., Jeudy, C.,... & Rincent, R. (2022). Genetic analysis of platform-phenotyped root system architecture of bread and durum wheat in relation to agronomic traits. *Frontiers in Plant Science* 13, 853601.

13 Compart, S., Samad, A., Faist, H., & Sesitsch, A. (2019). A review on the plant microbiome: ecology, functions, and emerging trends in microbial application. *Journal of Advanced Research*, 19, 29 – 37.

14 Daudin, G., Obermaier, D., Bertrand, I., Guillot, E., Marsden, C., Robin, A., & Hinsinger, P. (2020). Le pH en image ! Suivi spatio-temporel du pH dans la rhizosphère à l'aide d'optodes planaires. *Cahier des Techniques de l'INRA*, 102, 16 p.

15 Dayoub, E., Lamichhane, J.R., Debaeke, P., & Maury, P. (2022). Genotypic differences in root traits to design drought-avoiding soybean ideotypes. *Oilseeds and fats, Crops and Lipids*, 29, 26.

16 de Dorlodot, S., Forster, B., Pagès, L., Price, A., Tuberosa, R., & Draye, X. (2007). Root system architecture: opportunities and constraints for genetic improvement of crops. *Trends in Plant Science*, 12 (10), 474 – 481.

17 Downie, H.F., Valentine, T.A., Otten, W., Spiers, A.J., & Dupuy, L.X. (2014). Transparent soil microcosms allow 3D spatial quantification of soil microbiological processes *in vivo*. *Plant Signaling & Behavior*, 9 (10).

18 Dunbabin, V. M., Postma, J. A., Schnepf, A., Pagès, L., Javaux, M., Wu, L.,... & Diggle, A. J. (2013). Modelling root – soil interactions using three – dimensional models of root growth, architecture and function. *Plant and Soil*, 372, 93 – 124.

19 Duru, M., & Therond, O. (2021). L'évaluation des systèmes agricoles à l'aune des services écosystémiques et de l'économie circulaire. *Agronomie, Environnement & Sociétés*, 11 (1), 14p.

20 Fang, S., Yan, X., & Liao, H. (2009). 3D reconstruction and dynamic modeling of root architecture *in situ* and its application to crop phosphorus research. *The Plant Journal*, 60 (6), 1096 – 1108.

21 Fernandez, R., Crabos, A., Maillard, M., Nacry, P., & Pradal, C. (2022). High-throughput and automatic structural and developmental root phenotyping on *Arabidopsis* seedlings. *Plant Methods*, 18 (1), 127.

22 Friedli, C.N., Abiven, S., Fossati, D., & Hund, A. (2019). Modern wheat semi-dwarfs root deep on demand: response of rooting depth to drought in a set of Swiss era wheats covering 100 years of breeding. *Euphytica* 215, 85.

23 Gaggion N., Ariel F., Daric V., Lambert E., Legendre S., Roulé T., Camoirano A., Milone D.H., Crespi M., Blein T., & Ferrante E. (2021). ChronoRoot: High-throughput phenotyping by deep segmentation networks reveals novel temporal parameters of plant root system architecture, *GigaScience*, Volume 10, Issue 7.

24 Galkovskyi, T., Mileyko, Y., Bucksch, A., Moore, B., Symonova, O., Price, C. A.,... & Weitz, J. S. (2012). GiA Roots: software for the high throughput analysis of plant root system architecture. *BMC Plant Biology*, 12, 1 – 12.

25 Gaudio, N., Louarn, G., Barillot, R., Meunier, C., Vezy, R., & Launay, M. (2022). Exploring complementarities between modelling approaches that enable upscaling from plant community functioning to ecosystem services as a way to support agroecological transition. *in silico Plants*, 4 (1), 1 – 13.

26 Gibon, Y., Blaesing, O.E., Hannemann, J., Carillo, P., Höhne, M.,... & Stitt, M. (2004). A robot-based platform to measure multiple enzyme activities in *Arabidopsis* using a set of cycling assays: comparison of changes of enzyme activities and transcript levels during diurnal cycles and in prolonged darkness. *The Plant Cell*, 16 (12), 3304 – 3325.

27 Gouleau, A., Gauffreteau, A., This, P., Tailliez, D., Gombert, J.,... & Huyghe, C. (2021). Saisine du Comité Scientifique CTPS - Quelles variétés pour l'agroécologie ? [Rapport de recherche] CTPS.

28 Gregory, P.J., George, T.S. & Paterson, E. (2022). New methods for new questions about rhizosphere / plant root interactions. *Plant and Soil*, 476, 699 – 712.

29 Guo, L., Chen, J., Cui, X., Fan, B., & Lin, H. (2013). Application of ground penetrating radar for coarse root detection and quantification: a review. *Plant and Soil*, 362, 1 – 23.

30 Hamon, C., Coyne, C.J., McGee, R.J., Lesné, A., Esnault, R.,... & Pilet-Nayel, M.L. (2013). QTL meta-analysis provides a comprehensive view of loci controlling partial resistance to *Aphanomyces euteiches* in four sources of resistance in pea. *BMC Plant Biology*, 13, 45.

31 Hazard, L., Monteil, C., Duru, M., Bedoussac, L., Justes, E., & Theau, J.-P. (2024). Définition de l'Agroécologie. In : Batifol V., Couix N., Giuliano S., Magrini M.-B., coord. *Dictionnaire d'Agroécologie*. Versailles, éditions Quæ, 228 ps.

32 Heeraman, D. A., & Juma, N. G. (1993). A comparison of minirhizotron, core and monolith methods for quantifying barley (*Hordeum vulgare* L.) and fababean (*Vicia faba* L.) root distribution. *Plant and Soil*, 148, 29 – 41.

33 Huang, C., Kuchel, H., Edwards, J., Hall, S., Parent, B.,... & McKay, A.C. (2013). A DNA-based method for studying root responses to drought in field-grown wheat genotypes. *Scientific Reports*, 3, 3194.

34 Jahnke, S., Menzel, M. I., Van Dusschoten, D., Roeb, G. W., Bühl, J., Minwuyelet, S.,... & Schurr, U. (2009). Combined MRI – PET dissects dynamic changes in plant structures and functions. *The Plant Journal*, 59(4), 634-644.

35 Jeonghwa, O., Rishmawi, L., Tournaire-Roux, C., Bauland, C., Gallo, L.,... & Maurel, C. (2024). Natural variation in maize root hydraulic architecture may offer new insights into plant drought responses. *66th Annual Maize Genetics Meeting*, Feb 2024, Raleigh, US, oral comm.

36 Jeudy, C., Adrian, M., Baussard, C., Bernard, C., Bernaud, E., Bourion, V.,... & Salon, C. (2016). RhizoTubes as a new tool for high throughput imaging of plant root development and architecture: test, comparison with pot grown plants and validation. *Plant Methods*, 12, 1-18.

37 Judd, L.A., Jackson, B.E., & Fonteno, W.C. (2015). Advancements in root growth measurement technologies and observation capabilities for container-grown plants. *Plants*, 4, 369 – 392.

38 Krzyzaniak, Y., Cointault, F., Loupiac, C., Bernaud, E., Ott, F., Salon, C.,... & Trouvelot, S. (2021). In situ phenotyping of grapevine root system architecture by 2D or 3D imaging: advantages and limits of three cultivation methods. *Frontiers in Plant Science*, 12, 638688.

39 Kuzyakov, Y., & Razavi, B.S. (2019). Rhizosphere size and shape: Temporal dynamics and spatial stationarity. *Soil Biology and Biochemistry*, 135, 343-360.

40 Labreuche, J., Laurent, F., & Roger-Estrade, J. (2014). Faut-il travailler le sol ? *Acquis et innovations pour une agriculture durable*. Versailles, éditions Quæ, 192 ps.

41 Lecarpentier, C., Pagès, L., & Richard-Molard, C. (2021). Genotypic diversity and plasticity of root system architecture to nitrogen availability in oilseed rape. *PloS One*, 16 (5), e0250966.

42 Le Campion, A., Oury, F. X., Heumez, E., & Rolland, B. (2020). Conventional versus organic farming systems: dissecting comparisons to improve cereal organic breeding strategies. *Organic Agriculture*, 10, 63 – 74.

43 Lefebvre, B. (2020). An opportunity to breed rice for improved benefits from the arbuscular mycorrhizal symbiosis? *New Phytologist*, 225, 1404 – 1406.

44 Le Marié, C., Kirchgessner, N., Marschall, D., Walter, A., & Hund, A. (2014). Rhizoslices: paper-based growth system for non-destructive, high throughput phenotyping of root development by means of image analysis. *Plant Methods*, 10, 1 – 16.

45 Li, A., Zhu, L., Xu, W., Liu, L., & Teng, G. (2022). Recent advances in methods for in situ root phenotyping. *PeerJ*, 10, e13638.

46 Lobet, G., Pagès, L., & Draye, X. (2011). A Novel Image-Analysis Toolbox Enabling Quantitative Analysis of Root System Architecture. *Plant Physiology*, 157(1), 29 – 39.

47 Lopes, M., & Mullan, D. (2012). Carbon isotope discrimination. In: *Physiological breeding II: A field guide to wheat phenotyping*. Eds. : Pask A., Pietragalla J., Mullan D., Reynolds M., CIMMYT, Mexico, p28-30.

48 Lopez-Guerrero, M. G., Wang, P., Phares, F., Schachtman, D. P., Alvarez, S., & van Dijk, K. (2022). A glass bead semi-hydroponic system for intact maize root exudate analysis and phenotyping. *Plant Methods*, 18 (1), 25.

49 Louarn, G., Barillot, R., Combes, D., & Escobar-Gutiérrez, A. (2020). Towards intercrop ideotypes: non-random trait assembly can promote overyielding and stability of species proportion in simulated legume-based mixtures. *Annals of Botany*, 126(4), 671 – 685.

50 Louarn, G., & Song, Y. (2020). Two decades of functional – structural plant modelling: now addressing fundamental questions in systems biology and predictive ecology. *Annals of Botany*, 126(4), 501 – 509.

51 Lynch, J.P. (2013). Steep, cheap and deep: an ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. *Annals of Botany*, 112(2), 347 – 357.

52 Lynch, J.P. (2018). Rightsizing root phenotypes for drought resistance, *Journal of Experimental Botany*, 69(13), 3279 – 3292.

53 Lynch, J.P., Galindo-Castañeda, T., Schneider, H.M., Sidhu, J.S., Rangarajan, H., & York, L.M. (2024). Root phenotypes for improved nitrogen capture. *Plant and Soil*, 502, 31 – 85.

54 Maia, N. (1967). Obtention de blés tendres résistants au piétin-verse par croisements interspécifiques. *Comptes-rendus de l'Académie d'Agriculture de France*, 53, 149 – 154.

55 Maslard, C., Arkoun, M., Salon, C., & Prudent, M. (2021). Root architecture characterization in relation to biomass allocation and biological nitrogen fixation in a collection of European soybean genotypes. *Oilseeds and Fats, Crops and Lipids*, 28, 48.

56 Mathew, I., & Shimelis, H. (2022). Genetic analyses of root traits: Implications for environmental adaptation and new variety development: A review. *Plant Breeding*, 141, 695 – 718.

57 Metzner, R., Eggert, A., van Dusschoten, D., Pflugfelder, D., Gerth, S., Schurr, U.,... & Jahnke, S. (2015). Direct comparison of MRI and X-ray CT technologies for 3D imaging of root systems in soil: potential and challenges for root trait quantification. *Plant Methods*, 11, 1 – 11.

58 Metzner, R., Chlubek, A., Bühl, J., Pflugfelder, D., Schurr, U., Huber, G.,... & Jahnke, S. (2022). In vivo imaging and quantification of carbon tracer dynamics in nodulated root systems of pea plants. *Plants*, 11 (5), 632.

59 Nguyen, H.A., Martre, P., Collet, C., Draye, X., Salon, C., Jeudy, C., Rincent, R., & Muller, B. (2024). Are high-throughput root phenotyping platforms suitable for informing root system architecture models with genotype-specific parameters? An evaluation based on the root model ArchiSimple and a small panel of wheat cultivars. *Journal of Experimental Botany*, 75 (8), 2510 – 2526.

60 Niu, Y., Chen, T., Zhao, C., & Zhou, M. (2022). Lodging prevention in cereals: Morphological, biochemical, anatomical traits and their molecular mechanisms, management and breeding strategies. *Field Crops Research*, 289, 108733.

61 Oyserman, B.O., Cordovez, V., Flores, S.S., Leite, M.F.A., Nijveen, H., Medema, M.H., & Raaijmakers, J.M. (2021). Extracting the GEMs: Genotype, Environment, and Microbiome Interactions Shaping Host Phenotypes. *Frontiers in Microbiology*, 11, 1 – 8.

62 Pagès, L., Bécel, C., Boukrim, H., Moreau, D., Nguyen, C., & Voisin, A. S. (2014). Calibration and evaluation of ArchiSimple, a simple model of root system architecture. *Ecological Modelling*, 290, 76 – 84.

63 Pasquarello, M., Ham, J., Burt, C., Jahier, J., Paillard, S., Uauy, C., & Nicholson, P. (2017). The eyespot resistance genes Pch1 and Pch2 of wheat are not homoeologous. *Theoretical and Applied Genetics* 130, 91 – 107.

64 Passot, S., Couvreur, V., Meunier, F., Draye, X., Javaux, M., Leitner, D.,... & Lobet, G. (2019). Connecting the dots between computational tools to analyse soil – root water relations. *Journal of Experimental Botany*, 70(9), 2345 – 2357.

65 Pinto, R.S., & Reynolds, M.P. (2015). Common genetic basis for canopy temperature depression under heat and drought stress associated with optimized root distribution in bread wheat. *Theoretical and Applied Genetics*, 128, 575 – 585.

66 Poeplau, C., Don, A., & Schneider, F. (2021). Roots are key to increasing the mean residence time of organic carbon entering temperate agricultural soils. *Global Change Biology*, 27(19), 4921 – 4934.

67 Poorter, H., Fiorani, F., Pieruschka, R., Wojciechowski, T., van der Putten, W.H., Kleyer, M., Schurr, U., & Postma, J. (2016). Pampered inside, pestered outside? Differences and similarities between plants growing in controlled conditions and in the field. *New Phytologist*, 212, 838 – 855.

68 Postma, J.A., Kuppe, C., Owen, M.R., Mellor, N., Griffiths, M., Bennett, M.J.,..., & Watt, M. (2017). OpenSimRoot: widening the scope and application of root architectural models. *New Phytologist*, 215 (3), 1274 – 1286.

69 Pound, M.P., French, A.P., Atkinson, J.A., Wells, D.M., Bennett, M.J., & Pridmore, T. (2013). RootNav: navigating images of complex root architectures. *Plant Physiology*, 162(4), 1802 – 1814.

70 Razavi, B.S., Zhang, X., Bilyera, N., Guber, A., & Zarebanadkoufi, M. (2019). Soil zymography: Simple and reliable? Review of current knowledge and optimization of the method. *Rhizosphere*, 11, 100161.

71 Richards, R.A., & Passioura, J.B. (1981a). Seminal root morphology and water use of wheat I. Environmental effects. *Crop Science*, 21 (2), 249 – 252.

72 Richards, R.A., & Passioura, J.B. (1981b). Seminal root morphology and water use of wheat II. Genetic variation. *Crop Science*, 21 (2), 253 – 255.

73 Riley, I.T., Wiebkin, S., Hartley, D., & McKay, A.C. (2010). Quantification of roots and seeds in soil with real-time PCR. *Plant and Soil*, 331, 151 – 163.

74 Rouch, L., Follain, S., Pimet, E., Bizouard, F., Cognard, E., Mathieu, O., & Blouin, M. (2023). Ancient and modern wheat varieties: A trade-off between soil CO₂ emissions and grain yield? *Journal of Sustainable Agriculture and Environment*, 2 (3), 238 – 250.

75 Salon, C., Avice, J. C., Colombié, S., Dieuaide-Noubhani, M., Gallardo, K., Jeudy, C.,..., & Rolin, D. (2017). Fluxomics links cellular functional analyses to whole-plant phenotyping. *Journal of Experimental Botany*, 68(9), 2083 – 2098.

76 Saucet, S.B., Van Ghelder, C., Abad, P., Duval, H., & Esmenjaud, D. (2016). Resistance to root-knot nematodes Meloidogyne spp. in woody plants. *New Phytologist*, 211, 41 – 56.

77 Sebillotte, M. (1990). Système de culture, un concept opératoire pour les agronomes. In : L. Combe et D. Picard, coord. *Les systèmes de culture*. Inra, Versailles, p165 – 196.

78 Seethepalli, A., Dhakal, K., Griffiths, M., Guo, H., Freschet, G.T., & York, L.M. (2021). RhizoVision Explorer: Open-source software for root image analysis and measurement standardization. *AoB Plants*, 13 (6), plab056.

79 Serrie, M., Ribeyre, F., Brun, L., Audergon, J.M., Quilot, B., & Roth, M. (2024). Dare to be resilient: the key to future pesticide-free orchards? *Journal of Experimental Botany*, 75(13), 3835 – 3848.

80 Teramoto, S., Takayasu, S., Kitomi, Y., Arai-Sanoh, Y., Tanabata, T., & Uga, Y. (2020). High-throughput three-dimensional visualization of root system architecture of rice using X-ray computed tomography. *Plant Methods*, 16, 1 – 14.

81 Therond, O., Tichit, M., Tibi, A., Accatino, F., Biju-Duval, L., Bockstaller, C., Bohan, D., Bonaudo, T., Boval, M.,..., & Tardieu, L. (2017). Volet "écosystèmes agricoles" de l'Évaluation Française des Écosystèmes et des Services Écosystémiques. Rapport d'étude, Inra, 966 p.

82 Trachsel, S., Kaepller, S.M., Brown, K.M., & Lynch, J.P. (2011). Shovelomics: high throughput phenotyping of maize (*Zea mays* L.) root architecture in the field. *Plant and Soil*, 341, 75 – 87.

83 Trivedi, P., Batista, B.D., Bazany, K.E., & Singh, B.K. (2022). Plant – microbiome interactions under a changing world: responses, consequences and perspectives. *New Phytologist*, 234(6), 1951 – 1959.

84 Ubbens, J., Cieslak, M., Prusinkiewicz, P., & Stavness, I. (2018). The use of plant models in deep learning: an application to leaf counting in rosette plants. *Plant Methods*, 14, 1 – 10.

85 Ubbens, J., Cieslak, M., Prusinkiewicz, P., Parkin, I., Ebersbach, J., & Stavness, I. (2020). Latent space phenotyping: automatic image-based phenotyping for treatment studies. *Plant Phenomics*, ID 5801869.

86 Uga, Y., Sugimoto, K., Ogawa, S., Rane, J., Ishitani, M., Hara, N.,..., & Yano, M. (2013). Control of root system architecture by DEEPER ROOTING 1 increases rice yield under drought conditions. *Nature Genetics*, 45 (9), 1097 – 102.

87 van Dusschoten, D., Metzner, R., Kochs, J., Postma, J. A., Pflugfelder, D., Bühl, J.,..., & Jahnke, S. (2016). Quantitative 3D analysis of plant roots growing in soil using magnetic resonance imaging. *Plant Physiology*, 170(3), 1176 – 1188.

88 Wei, Z., & Jousset, A. (2017). Plant breeding goes microbial. *Trends in Plant Science*, 22(7), 555 – 558.

89 Werner, S., Diederichsen, E., Frauen, M., Schondelmaier, J., & Jung, C. (2008). Genetic mapping of clubroot resistance genes in oilseed rape. *Theoretical and Applied Genetics* 116, 363 – 372.

90 Wissuwa, M., Kretzschmar, T., & Rose, T.J. (2016). From promise to application: root traits for enhanced nutrient capture in rice breeding. *Journal of Experimental Botany*, 67(12), 3605 – 3615.

91 Xu, K., Xu, X., Fukao, T., Canlas, P., Maghirang-Rodriguez, R., Heuer, S.,..., & Mackill, D. (2006). Sub1A is an ethylene-response-factor-like gene that confers submergence tolerance to rice. *Nature*, 442(7103), 705 – 8.

92 Yasrab, R., Atkinson, J. A., Wells, D. M., French, A. P., Pridmore, T. P., & Pound, M. P. (2019). RootNav 2.0: Deep learning for automatic navigation of complex plant root architectures. *GigaScience*, 8(11), giz123.

93 York, L.M., Nord, E.A., & Lynch, J.P. (2013). Integration of root phenes for soil resource acquisition. *Frontiers in Plant Science*, 4, e355.

94 Zeng, G., Birchfield, S.T., & Wells, C.E. (2006). Detecting and measuring fine roots in minirhizotron images using matched filtering and local entropy thresholding. *Machine Vision and Applications*, 17, 265 – 278.

95 Zhao, J., Bodner, G., Rewald, B., Leitner, D., Nagel, K.A., & Nakhforoosh, A. (2017). Root architecture simulation improves the inference from seedling root phenotyping towards mature root systems. *Journal of Experimental Botany*, 68(5), 965 – 982.

