



Valorisation des interactions plante-sol pour la nutrition et la santé des plantes

Matthieu Carof, Anne Laperche, Patrice Cannavo, Safya Menasseri-Aubry, Olivier Godinot, Mélanie Jubault, Maria Manzanares-Dauleux, René Guenon, Anne Jaffrézic, Guenola Peres, et al.

► To cite this version:

Matthieu Carof, Anne Laperche, Patrice Cannavo, Safya Menasseri-Aubry, Olivier Godinot, et al.. Valorisation des interactions plante-sol pour la nutrition et la santé des plantes. Innovations Agronomiques, INRA, 2018, 69, pp.71 - 82. <<https://www6.inra.fr/ciag/Revue/Volumes-publies-en-2018/Volume-69-Novembre-2018>>. <hal-01949953>

HAL Id: hal-01949953

<https://hal-agrocampus-ouest.archives-ouvertes.fr/hal-01949953>

Submitted on 10 Dec 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Valorisation des interactions plante-sol pour la nutrition et la santé des plantes

**Carof M.¹, Laperche A.², Cannavo P.³, Menasseri S.¹, Godinot O.¹, Julbault M.²,
Manzanares-Dauleux M.², Guenon R.³, Jaffrezic A.¹, Pérès G.¹, Le Cadre E.¹**

¹ UMR SAS, AGROCAMPUS OUEST, F-35042 Rennes

² UMR IGEPP, AGROCAMPUS OUEST, F-35237 Le Rheu

³ UP EPHor, AGROCAMPUS OUEST, F-49045 Angers

Correspondance : edith.lecadre@agrocampus-ouest.fr

Résumé

Afin de développer une agriculture plus respectueuse de l'environnement, et capable de nourrir la population, les interactions entre le sol et les plantes sont un levier prometteur. En effet, les plantes sont capables de modifier profondément leur environnement racinaire, la rhizosphère, soit directement soit indirectement en établissant des liens avec les autres organismes du sol. Le présent article tente de lister et d'expliquer les potentiels effets bénéfiques sur la nutrition et la santé des plantes. Le transfert de connaissances et la valorisation de ces connaissances sont effectifs dans les systèmes agricoles et horticoles mais il reste des défis à relever notamment au niveau de la sélection variétale, dans la définition de produits biostimulants, ainsi que la conception de systèmes de cultures innovants.

Mots-clefs : Agroécologie ; Conception ; Innovation variétale ; Cultures ; Racines

Abstract : Utilization of soil-plants interaction for plant nutrition and health

In order to develop a type of agriculture able to preserve environment and provide food and fiber to Humankind, soil plant interactions are a promising lever. Indeed, plants are able to alter the volume of soils at the vicinity of roots, the rhizosphere. Plants can directly modify directly soil processes or indirectly by establishing relationships with other soil organisms, which altogether affect plant nutrition and health. Knowledge transfer and its use in crop systems are effective but still challenging, because improvements in terms of plant breeding, biostimulants and cropping system design are still needed.

Keywords : Agroecology ; Conception ; Plant breeding ; Crop ; Roots

Introduction

En 1904, Lorenz Hiltner a le premier introduit le concept de « rhizosphère ». La rhizosphère est le volume de sol autour des racines directement influencé par l'activité des racines vivantes. Les premiers travaux de Hiltner insistaient sur l'influence des composés organiques libérés par les racines, les rhizodépôts. Ces composés libérés impactent la structure des communautés bactériennes, pouvant influencer en retour la dynamique des nutriments ou la capacité des plantes à résister aux maladies (Hartmann et al., 2008). Depuis ces travaux pionniers, les modifications de fonctionnement du sol dans la rhizosphère induites par les racines sont désormais mieux connues. Elles s'étendent au-delà de la

seule composante biologique du fonctionnement des sols. En effet, il est désormais démontré que les plantes sont capables de modifier une grande variété de processus, tant physiques que chimiques (Hinsinger et al., 2009). Dans un contexte d'agriculture plus respectueuse de l'environnement, et économe en intrants, ces interactions entre la plante et le sol, plus particulièrement entre la plante et la remarquable biodiversité hébergée dans le sol, sont de première importance pour relever les défis de la production végétale. En effet, même si les ressources d'un sol sont abondantes, leur acquisition par les racines d'une plante peut être délicate car le sol est un milieu hétérogène, aux ressources spatialement distribuées et présentes sous des formes parfois difficilement utilisables (Hinsinger et al., 2009). Par conséquent, l'ensemble des mécanismes mobilisables par la plante, tant en terme de modification de son système racinaire que d'établissement d'interactions positives avec des organismes du sol, confèrent aux plantes une capacité d'adaptation aux stress biotiques et abiotiques. Dans une première partie, nous rappelons les bases de la description des systèmes racinaires et les différentes interactions qui se mettent en place entre les racines et les organismes du sol. Une deuxième partie décrit les effets positifs de ces interactions sur la disponibilité des nutriments et la santé des plantes. Enfin, la troisième partie discute des possibilités d'intégration de ces connaissances dans la conception de systèmes de cultures ou de schémas de sélection. Des exemples pour des plantes de grandes cultures et horticoles sont présentés.

1. Les racines, un organe spécialisé des plantes

1.1 Description des systèmes racinaires

La connaissance des rôles joués par les racines est plus fragmentaire que celle des rôles joués par la partie aérienne des plantes (fleurs, feuilles, tiges, fruits). L'obstacle à notre connaissance résulte de la difficulté d'observation et de mesure des systèmes racinaires en conditions naturelles, ce qui justifie que les systèmes racinaires soient qualifiés de parties cachées des plantes à l'instar de la partie immergée d'un iceberg (Ryan et al., 2016). Les systèmes racinaires peuvent être caractérisés à l'aide de mesure mais également simulés (Lynch et al. 1997 ; Pierret et al. 2007 ; Postam et al. 2017). L'observation des racines au terrain peut être (i) destructif (excavation, observations dans des tranchées, prélèvements de cubes de sol), et donc avec perturbation du sol ou (ii) non destructif, avec peu de perturbations du sol tels que les rhizotrons (Pierret et al., 2016). Ces observations ont permis de classer les racines en trois catégories : racines primaires, adventives ou secondaires (Doussan et al., 2009). La racine primaire se différencie à partir de la radicule présent dans l'embryon de la graine : sa croissance est principalement verticale (gravitropisme). Son développement conduit généralement à un système racinaire qualifié de pivotant. Les racines adventives sont initiées à partir d'une localisation précise (rhizome, tige) et leur croissance est moins sensible au gravitropisme que les racines primaires. Leur développement donnent souvent naissance à un système racinaire dit fasciculé. Les racines secondaires (ou latérales) sont issues de racines plus anciennes, formées à partir de racines primaires ou adventives. Elles forment avec la racine mère un angle d'embranchement. La répétition de la formation de racines secondaires définit un ordre d'embranchement. L'ensemble de ces étapes définit la morphologie des systèmes racinaires. En fonction de la quantité de racines secondaires issues des racines primaires, deux grands types de systèmes racinaires sont donc définis, à savoir des systèmes racinaires pivotants ou fasciculés (fibreux). Bien que la morphologie du système racinaire soit en grande partie gouverné par un déterminisme génétique, les contraintes environnementales modulent ce déterminisme génétique (Hodge et al., 2009), ce qui explique les fortes variabilités des systèmes racinaires observés y compris au sein d'une même espèce. Les systèmes racinaires sont décrits avec différents critères de structuration, d'activité ou de développement. Néanmoins, la classification dite de Cannon (1949) est la plus courante et repose sur les étapes du développement racinaire décrit précédemment. Cette classification présente l'avantage de refléter la distinction entre les Monocotylédones et Dicotylédones. La nature du système racinaire est capitale car elle permet de comprendre en partie les stratégies d'exploration du sol par les plantes.

1.2 Rôles et fonctions des systèmes racinaires

Les deux principaux rôles joués par les racines sont la nutrition et l'ancrage des plantes dans le sol. Grâce à leur système racinaire, les plantes ont la capacité de s'adapter à leur environnement afin de mieux exploiter leur environnement (Grossman et Rice, 2012) pour acquérir eau et nutriments. En réponse à la perception de son environnement et des ressources du sol, le système racinaire peut alors évoluer pour favoriser un plus grand embranchement, une modification de l'angle d'embranchement, une augmentation de la croissance racinaire, du diamètre des racines, et de la densité de poils racinaires et de leur longueur. Ce type d'adaptation du système racinaire définit une stratégie qualifiée de balayage (« scavenging ») pour acquérir les ressources du sol permettant d'explorer plus efficacement le sol. Ce type d'adaptation est possible si les conditions physico chimiques ne contraignent pas l'exploration racinaire. Parmi les contraintes abiotiques, le pH à des valeurs inférieures à 5 limite fortement l'exploration racinaire par apparition d'une toxicité liée à la présence d'ions Al, Mn, et protons et aux déficiences des ions Ca, Mg, Mo et P. L'aération du sol, en lien avec la structure des sols et la teneur en eau peut également affecter l'exploration racinaire tout comme la température. Ce dernier paramètre influence à la fois la croissance et le développement des racines au travers des processus d'élongation des cellules et donc la longueur des racines et leur diamètre, tandis que le développement influencera la durée de la croissance et l'embranchement et l'orientation des racines. L'effet de la température est très variable selon les plantes, ainsi, les optima, maxima et minima doivent être déterminés pour chaque espèce. Cependant les températures optimales, elles sont généralement comprises entre 17 et 35°C pour la majorité des espèces végétales. En dehors de ces contraintes, la résistance du sol à la pénétration est le facteur commun à toutes les espèces végétales (Taylor et Brar, 1991). Les zones de compaction dans un sol peuvent être dues au travail du sol ou naturels. En présence de zones de sol compactées, les racines tendent à pousser dans les biopores créés par les vers de terre ou les racines d'une précédente culture (Stirzaker et al., 1996) ainsi que dans les anfractuosités naturelles des sols. Une autre stratégie d'acquisition des nutriments, dite d'extraction (« mining ») consiste à modifier l'environnement racinaire afin d'accéder aux ressources présentes sous des formes chimiques ou organiques peu disponibles (voir partie suivante). Concernant la fonction d'ancrage des plantes, la croissance et la structure du système racinaire mais également la symétrie par rapport aux parties aériennes sont des paramètres importants pour résister au vent (pression latérale) ou à l'herbivorie (pression verticale) (Mickovski, 2002). Les autres rôles des racines sont (i) de stocker des éléments (exemple la betterave), et (ii) de libérer des molécules à des fins de communication (Walker et al., 2003).

1.3 Les interactions entre plantes et organismes du sol : rôle de la libération de carbone par les racines

Les plantes libèrent par les racines une grande variété de composés (Jones et al., 2004 ; 2009). Selon (Nguyen, 2003) près de 17% du carbone nouvellement photosynthétisé serait libéré par les racines, en moyenne. Mais les quantités libérées augmentent en réponse à un état de stress, d'origine biotique (ex. herbivorie des racines ou des parties aériennes) ou abiotique (carences, résistance mécanique du sol). Certains auteurs estiment que de 30 à 50% du carbone assimilé serait alloué aux racines, et que la moitié de ce carbone alloué aux racines serait libéré dans le sol. La libération de carbone par les racines est un processus écologique majeur aux multiples conséquences. Par exemple, les plantes via leurs racines sont impliquées dans l'agrégation des particules de sol, et donc dans la structuration du sol. Cet effet peut être direct ou indirects (Bronick et Lal, 2005). Par leurs traits morphologiques (longueur, densité, diamètre), les racines contribuent directement à la formation et la dégradation des agrégats, en exerçant une pression sur ces derniers et en modifiant l'état hydrique du sol (Kay, 1990 cité par Jastrow et al., 1998 ; Bardgett et al., 2014). Comparées aux racines grossières, les racines fines et denses ont un effet particulièrement positif et efficace sur l'agrégation. En effet, elles renforcent les liaisons entre agrégats (Loades et al., 2010). Les effets indirects, plus importants que les effets

directs, sont à relier à un autre trait racinaire : l'exsudation de composés carbonés, et tout particulièrement de polysaccharides présents dans le mucilage des racines. En effet, le mucilage renforce la cohésion entre particules et entre agrégats, ce qui diminue la vitesse d'infiltration de l'eau dans l'agrégat et ainsi, l'éclatement et la désagrégation de ce dernier (Le Bissonais et al., 2018). La proportion de ces molécules dans les exsudats dépend des espèces végétales (Jones et al., 2009 ; Nguyen, 2003). De ce fait, la densité et l'architecture du système racinaire peut influencer les distributions de taille des agrégats (Miller et Jastrow, 1990, cité par Jastrow et al., 1998). Enfin, les micorhizes portées par les racines jouent le même rôle que les exsudats en produisant également des exo-polysaccharides. Les champignons sécrètent de plus une protéine hydrophobe, la glomaline, qui, accumulée à la surface de l'agrégat le protège du risque de désagrégation par éclatement. Les hyphes mycéliens assurent également un maillage physique autour des agrégats les rendant plus résistants vis-à-vis d'une agression extérieure. D'une manière générale, la stabilité structurale sous prairie et couvert permanent est supérieure à celle sous cultures annuelles en rotation (Amezteka et al., 1999), elle-même supérieure à celle sous monoculture (Angers et Caron, 1998). Cela étant, la stabilité structurale des sols sous prairie reste fortement conditionnée par la diversité floristique et fonctionnelle (Pérès et al., 2012).

1.4 Les racines et les autres organismes du sol

Selon (Kuzyakov et Blagodatskaya, 2015), la rhizosphère est une zone de sol particulièrement importante passé l'horizon Ap des sols. Premièrement, l'activité microbienne dans la rhizosphère est de 2 à 20 fois supérieure à celle d'un sol non influencé par l'activité racinaire (Kuzyakov et Blagodatskaya, 2015). Comparée aux autres hotspots écologiques du sol comme la résidusphère, la drilosphère ou l'agrégatosphère, la rhizosphère est caractérisée par l'apport continu de carbone labile et en quantité importante. Deuxièmement, les racines peuvent explorer divers horizons de sol, contrairement aux autres hotspots écologiques du sol plus restreintes en terme de nombre d'horizons de sol impactés. L'apport continu de carbone favorise le développement d'une activité microbienne intense au voisinage des racines, mais permet également aux plantes d'interagir avec les bactéries et les autres organismes du sol. Ce processus, appelé « boucle microbienne », contribue à libérer des nutriments à proximité des racines (Bonkowski et al., 2004). En effet, la minéralisation de la matière organique des sols n'est pas le seul fait des bactéries du sol, car elle implique d'autres organismes comme la microfaune et mésofaune. Les protozoaires et les nématodes bactérivores sont connus pour être particulièrement importants dans la libération de nutriments au voisinage des racines. Deux mécanismes permettent cette libération, l'un direct en stimulant la croissance bactérienne par élimination des cellules bactériennes sénescentes, et l'autre indirect par libération de nutriments lors de l'ingestion (Trap et al., 2016). Les nématodes bactérivores joueraient donc un rôle de contrôle de la compétition pour les nutriments entre les plantes et les microorganismes au voisinage de la rhizosphère (Schimel and Bennett, 2004). Ainsi, Irshad et al. (2012) ont montré que des nématodes bactérivores permettaient la mobilisation de P à partir de phytate, une forme organique de phosphore non disponible directement par les plantes. Dans leur récente méta analyse, (Trap et al., 2016) ont également montré que, lorsqu'ils sont présents, les nématodes bactérivores peuvent doubler la minéralisation de l'azote. Cependant, les protozoaires sembleraient plus efficaces que les nématodes bactérivores pour libérer des nutriments par prédation des bactéries car leur taux de reproduction est plus élevé et qu'ils ont accès à une porosité du sol non accessible aux nématodes. De plus, les protozoaires n'utiliseraient que 10 à 40% du carbone contenu dans les bactéries prédatées, et comme les ratios C :N :P des protozoaires et des bactéries diffèrent peu, l'excès de N et P des bactéries est libéré dans le milieu au bénéfice des plantes. Afin de comprendre l'effet de causalité entre la libération de carbone par les racines et la libération de nutriments dans la rhizosphère des plantes, l'étude des ratios stoechiométriques est donc d'importance cruciale (Mooshammer et al., 2012 ; Zechmeister-Boltenstern et al., 2015). {Zechmeister-Boltenstern, 2015 #2061} expliquent la dépendance aux ratios stoechiométriques en décrivant que les organismes

du sol peuvent contrôler leur ratio stœchiométrique (homéostasie) en ajustant l'efficacité d'utilisation des ressources (unité de biomasse produite par unité d'élément utilisée), ou produire des exoenzymes afin de mobiliser des ressources leur permettant de lever la limitation par un élément. Ces connaissances récentes permettent de mieux comprendre les dynamiques des éléments C, N et P lors de la minéralisation de la matière organique et donc à terme lorsqu'ils seront incorporés dans les modèles de les prédire.

Les plantes interagissent également avec des champignons du sol. En particulier, la symbiose avec les champignons mycorhiziens repose sur un échange de carbone photosynthétisé vers le champignon (4 à 30% du carbone photosynthétisé peut être transféré au champignon symbiotique), qui en retour contribue à l'alimentation hydro minérale de la plante (Lambers et al., 1998a). Toutes les espèces d'intérêt agricole sont mycorhizées, à l'exception des *Brassicaceae*. Les deux grands types de mycorhization sont les endomycorhizes vasculaires à arbuscules, et les ectomycorhizes (Jansa et al., 2013). Le rôle du mycélium des mycorhizes est d'explorer les zones de sol riches en nutriments inaccessibles aux racines et poils racinaires. Ainsi, la longueur d'hyphes peut être de près de 11 m par cm^{-1} de racine pour l'espèce *Trifolium* avec le champignon *Acaulospora laevis* (Lambers et al., 2008). La mycorhization peut également favoriser la libération de nutriments par libération d'anions organiques, d'exoenzymes comme les phytases ou en favorisant l'activité microbienne à proximité de leurs hyphes (mycorhizosphère). Un autre type de symbiose, également d'importance écologique majeure est la symbiose avec des bactéries du genre *Rhizobium* permettant à la plante d'obtenir de l'azote à partir du diazote (N_2) de l'atmosphère. L'infection des bactéries du genre *Rhizobium* est possible après libération par les racines des plantes de composés phénoliques particuliers comme les flavonoïdes. Cette symbiose est très efficace car l'azote de la plante provenant du N_2 peut représenter jusqu'à 96% de l'azote total de la plante (Lambers et al., 2008). Enfin, les racines des plantes peuvent héberger des champignons ou bactéries endophytes, qui se développent à l'intérieur des tissus racinaires sans causer de dommages à la plante ou induire une réponse négative de l'hôte (Mayerhofer et al., 2013). L'effet de ces endophytes est très variable. Les effets mentionnés sont une stimulation de la croissance des plantes, et la nutrition ou encore un protecteur vis à vis des pathogènes ou des ravageurs (Gaiero et al., 2013 ; Lambers et al., 1998b). Au vu des multiples interactions au sein de la rhizosphère, la plante ne doit donc pas être considérée comme isolée et autonome (Vandenkoornhuysen et al., 2015). Une vision plus holistique de son fonctionnement doit s'imposer car la fitness des plantes est la conséquence de la plante elle-même mais également des symbiotes et des organismes qu'elle héberge. Il faut dès lors envisager la plante comme un super organisme ou *holobionte* dont le génome est étendu à celui de son microbiome. Le microbiome rhizosphérique contribue aux performances de la plante, mais on retiendra que d'autres microbiomes de la plante, comme celui de la phyllosphère sont également d'une importance cruciale. Les interactions entre les plantes et les vers de terre, sont également, mentionnées dans la littérature. La méta-analyse produite par van Groenigen et al. (2014) souligne que la présence de vers de terre est associée en moyenne à une augmentation de 25% des rendements et pourrait être liée notamment à l'accès facilité à la ressource phosphate. Cependant la réponse des plantes à l'abondance des vers de terre est complexe. (Agapit et al., 2018) estiment que la réponse des plantes à la présence de vers de terre serait de nature systémique plutôt que spécifique par effet direct sur la croissance racinaire. Les processus liés à la réponse systémique seraient une modification de la structure du sol (structures grumeleuse et tubulaire favorisant le développement racinaire), une libération de nutriments dans les déjections des vers de terre déposées dans le sol ou tapissant les parois des dans les galeries de vers de terre, des effets hormonaux ou de stimulation des symbiotes des plantes (Blouin et al., 2013). Le rôle de ces signaux hormonaux engendrés par les organismes du sol, qu'ils soient de taille micrométrique jusque centimétriques, apparaît de plus en plus comme un trait majeur dans les interactions entre les plantes et organismes du sol conduisant à la croissance de la plante, à son développement et à sa défense (Puga-Freitas et Blouin, 2015).

2. Conséquences des modifications de l'environnement racinaire

2.1 Effets sur la disponibilité des éléments – nutrition des plantes

La libération des éléments N et P peut être influencée par la minéralisation de la matière organique impliquant les bactéries mais également nombre d'organismes du sol (voir partie ci-dessus). Cependant d'autres processus physico-chimiques induits par les plantes peuvent être impliqués modifiant la disponibilité des éléments majeurs comme le phosphore, le potassium ou d'autres éléments potentiellement toxiques si présents en grandes quantités. Parmi les différents processus physico-chimique, la modification du pH par les plantes au voisinage de la rhizosphère est souvent soulignée dans la littérature comme un processus majeur modifiant la disponibilité des éléments (Hinsinger et al., 2003). L'origine des variations de pH induites par les plantes réside dans divers processus. Afin de préserver l'électroneutralité de ses tissus et du pH cytosolique, les plantes excrètent des charges opposées sous la forme d'ions hydroxyles ou de protons pour contrebalancer les charges positives ou négatives absorbées. Par conséquent, la différence entre la quantité de cations et d'anions absorbés par la plante influence la libération d'ions hydroxyles ou protons, et modifie le pH du sol autour des racines. La libération d'acides organiques par les plantes est une autre possibilité d'acidification de la rhizosphère ainsi que la respiration des racines et des organismes du sol de la rhizosphère. En effet, le CO₂ respiré génère de l'acide carbonique au voisinage des racines, qui en se dissociant peut modifier le pH. Enfin, des processus d'oxydo-réduction peuvent également contribuer à la modification du pH de la rhizosphère. Etant donné que le pH est un facteur impliqué dans nombre de réactions chimiques du sol, les variations de pH induites par les plantes vont contribuer à la nutrition des plantes. Par exemple, la désorption des ions orthophosphate à partir des minéraux du sol est fortement influencé par le pH (Devau et al., 2009). La modification du pH peut également contribuer à la dissolution de divers précipités formant des familles de minéraux retenant les ions orthophosphates avec du calcium (sols calcaires) ou avec le fer ou l'aluminium (sols acides) (Hinsinger, 2001). Les acides organiques (citrate, malate, oxalate, ...) libérés par les plantes en réponse à une carence en fer ou en phosphore font également partie des stratégies adaptatives des plantes dans les sols calcaires. Certaines plantes comme le lupin (*Lupinus albus*) ainsi que d'autres plantes de la famille des légumineuses peuvent excréter de fortes quantités d'acides organiques. Johnson et al. (1996) cité par (Hinsinger, 2001) évaluent que un équivalent de près de 12% de la biomasse totale d'un lupin blanc âgé de 3 semaines, et cultivé dans un sol calcaire est exsudée sous la forme de citrate. Les anions organiques peuvent alors par échange de ligands, chélation des métaux impliqués dans la précipitation des ions orthophosphates, influencer la nutrition phosphatée des plantes. Ces anions peuvent également être impliqués dans la nutrition en fer des plantes, ou d'autres éléments essentiels des plantes comme le manganèse ou molybdène.

2.2 La santé des plantes

Le contrôle biologique est une alternative aux intrants de synthèse utilisés pour lutter contre les maladies et ravageurs des cultures. Concernant les maladies ou les ravageurs des cultures du sol, le biocontrôle s'intéresse au compartiment rhizosphérique. Il existe divers agents de biocontrôle tels que les bactéries *Bacillus*, *Burkholderia*, *Pseudomonas*, ou les champignons de type *Trichoderma* ou *Gliocadum* (Lugtenberg et Leveau, 2007). Ces microorganismes peuvent délivrer des molécules antibiotiques ralentissant ou détruisant les bactéries pathogènes, ou altérer la perception des bactéries pathogènes de la densité de bactéries présentes au voisinage des racines (*quorum sensing*), ralentissant leur croissance. Les agents de biocontrôle peuvent également être des prédateurs ou des parasites d'autres organismes, comme pour le champignon *Trichoderma*. Un autre mécanisme est d'induire une compétition pour les nutriments, et notamment pour le fer, Fe³⁺. Le fer est un élément indispensable à la croissance de tous les organismes. En diminuant la disponibilité du fer pour les pathogènes, certains agents de biocontrôle peuvent contribuer à la santé des plantes. Toutefois,

quelque soit l'action de ces microorganismes spécifiques (directe ou indirecte), l'efficacité dépend beaucoup du reste de la communauté microbienne de la rhizosphère. En effet, les microorganismes doivent être en nombre suffisamment important pour avoir un effet significatif sur les populations de pathogènes. De plus, les microorganismes établissant une relation de type commensalisme avec la plante, ne doivent pas développer des antagonismes avec les agents de biocontrôle introduits. Enfin, grâce aux exsudats racinaires, les plantes sélectionnent un nombre restreint d'organismes du sol dans la rhizosphère à partir d'un réservoir initial présent dans le sol (Berg et Smalla, 2009 ; Hunter et al., 2014). Certains de ces organismes recrutés, comme les bactéries peuvent augmenter les défenses des plantes, provoquant une résistance systémique induite (Berendsen et al., 2012) des plantes.

3. Mobilisation des connaissances pour la conception de systèmes de cultures et l'amélioration des plantes

La conception de nouveaux systèmes de culture est une étape importante pour les agriculteurs désireux de faire évoluer leurs pratiques de gestion des agroécosystèmes. De nombreuses études portent sur les méthodes de conception et sur leur mise en œuvre concrète. Dans les documents récents, en langue française, nous pouvons citer le guide d'Havard et al. (2017). A notre connaissance, le système racinaire – que ce soit au travers de son architecture, de sa biomasse, de sa vitesse d'élongation, ou de ses interactions avec les autres organismes du sol – est rarement explicitement pris en compte, dans ces méthodes de conception, comme l'un des critères de choix d'un système de culture par rapport à un autre, sauf par le biais d'indicateurs de productivité lorsque le produit récolté est la racine (e.g., les cultures de betteraves sucrières et fourragères, la culture de légumes-racines). Pourtant, les chapitres précédents montrent bien l'intérêt qu'il y aurait à intégrer la diversité des systèmes racinaires dans la conception de systèmes de culture. En effet, les systèmes racinaires pourraient être considérés comme des leviers de gestion remplaçant ou complétant des pratiques agricoles telles que la fertilisation, le travail du sol, le désherbage (Doré et al., 2011). Par exemple, lors des associations de cultures céréales-légumineuses, la présence d'une légumineuse peut permettre à la céréale d'accéder au phosphore non disponible par action directe modifiant la disponibilité du phosphore ou indirecte via la stimulation des activités microbienne (Hinsinger et al., 2011). Dans des conditions limitantes, cette association peut se révéler plus productive que si les plantes étaient cultivées seules (Bedoussac et al., 2015). Si la structure du sol affecte le développement et la croissance du système racinaire, l'inverse s'observe également : la structure du sol évolue selon le système racinaire en place. Par exemple, Uteau et al. (2013) montrent que le système racinaire pivotant de la luzerne, au bout de trois années de culture, améliore la structure du sol au-delà de 75 cm de profondeur ; en revanche, les systèmes racinaires de la chicorée et de la fétuque n'ont pas un tel effet. Cette idée que le système racinaire pourrait être un moyen d'améliorer la structure du sol en l'absence de tout travail du sol est à la base des systèmes de culture en semis direct sous couvert végétal (SCV). En France, ceci a déjà été testé il y a quelques années mais les résultats de l'époque n'étaient pas probants, pour partie parce que les expérimentations ont été menées sur un temps trop court (voir par exemple, Carof, 2006). Dans la même idée, Jin et al. (2017) soutiennent qu'il existerait des interactions optimales, à mieux identifier, entre les systèmes racinaires et les sols et qu'ainsi, des idéotypes racinaires, adaptés à des conditions de sol différentes, seraient à sélectionner pour optimiser l'acquisition des ressources édaphiques (eau, nutriments). L'allélopathie, *i.e.*, le relargage, par une plante, de composés chimiques (terpènes, quinones, phénols, glucosinolates) favorisant son développement (Sforza et al., 2018), est une autre voie à explorer pour la conception de systèmes de culture. Différentes recherches confirment l'intérêt de l'allélopathie comme levier de gestion agroécologique pour diminuer la présence des adventices et des ravageurs sur une parcelle (Jabran et al., 2015). Lors de la (re)conception d'un système de culture, il faudrait être capable d'identifier les espèces végétales dont les exsudats racinaires apporteraient un avantage, direct ou non, aux espèces de rente de la succession de cultures. Il faudrait aussi être capable de quantifier cet avantage (en

termes, par exemple, du nombre d'adventices éliminées). Ces espèces d'intérêt pourraient être les espèces de rente elles-mêmes, des espèces associées non rémunératrices (de telles espèces sont souvent regroupées sous le terme de « couvert végétal » ou « plante de couverture ») ou des espèces implantées pendant la période d'interculture comme la moutarde, le seigle ou le trèfle violet (Haramoto et Gallandt, 2004). L'une des difficultés pour l'agriculteur qui générerait un système de culture conçu en intégrant explicitement le rôle des systèmes racinaires des différentes espèces cultivées est l'absence de moyen simple pour apprécier le développement et la croissance des racines et pour évaluer les conséquences de ceux-ci. Ceci est pourtant nécessaire afin de savoir si des pratiques complémentaires sont nécessaires pour corriger, par exemple, un défaut de développement.

La production végétale hors-sol, particulièrement utilisée pour les plantes horticoles, présente de nombreuses spécificités en comparaison aux sols naturels et cultivés. La principale particularité est la croissance des végétaux dans un pot ou conteneur, signifiant un volume racinaire limité. La première conséquence directe est le faible pouvoir tampon de ces milieux au regard des variations de teneur en eau, de température et en éléments nutritifs qui peuvent être très fortes à l'échelle de la journée. Les conséquences des variations de teneur en eau se traduisent soit en excès d'eau avec risques d'anoxie, soit en déficit hydrique où les substrats organiques prennent un caractère hydrophobe et où un phénomène d'hystérèse se met en place, avec une mauvaise réhumectation du substrat (Naasz et al., 2008). Les conséquences des variations d'éléments nutritifs peuvent se traduire soit par une carence minérale, soit par un excès d'éléments nutritifs générant des problèmes de salinité du substrat. Ainsi, le contrôle de la gestion de l'eau et des fertilisants est cruciale pour que les végétaux se développent dans des conditions non stressantes. Cet enjeu est à croiser avec le système racinaire et en particulier, l'impact de la croissance racinaire sur les modifications des propriétés hydrodynamiques du substrat. Dans les cultures hors-sol, certains substrats sont de nature biologique. Le caractère biologique de ces matériaux, peu biodégradables, leur confère une bonne stabilité physique. Néanmoins, cette faible activité peut avoir des conséquences sur la dégradation des engrais organiques, très en vogue dans la production horticole hors-sol, mais mal maîtrisée cependant. Les substrats organiques hébergent naturellement des micro-organismes, spécifiques à chaque substrat (Montagne et al., 2015), certains pouvant avoir des effets suppressifs contre certains pathogènes comme le *Fusarium oxysporum* (Montagne et al., 2016). Ils sont donc capables *a priori* de dégrader les engrais organiques, à condition que ces micro-organismes disposent des enzymes cataboliques nécessaires. Un travail de caractérisation est nécessaire dans ce domaine, permettant de choisir les engrais organiques et biostimulants les plus adaptés aux substrats horticoles. Ainsi, l'élaboration de substrats innovants, la valorisation des interactions substrats-plantes sont des enjeux cruciaux pour l'avenir de la production hors-sol agroécologique. La manipulation de la rhizosphère ou des interactions entre la plante et le sol au moyen d'organismes spécifiques qualifiés de bioinoculants comme les PGPR (« Plant Growth Promoting Rhizobacteria ») ou les endophytes sont un autre levier mais dont les conséquences en terme de bénéfices pour la plante peuvent être très hétérogènes (Ahkami et al. 2017 ; Dessaux et al. 2016).

Parmi les leviers permettant de valoriser les interactions plante-sol, le choix variétal doit être particulièrement instruit (Berg et Smalla, 2009). On propose ici de faire un focus sur le choix variétal, comme un des éléments de l'itinéraire technique permettant de participer à la définition de nouveaux systèmes de cultures, plus durables, plus économes en intrants. La définition de tels systèmes a pour but de mieux valoriser différents processus, comme l'accès aux ressources (eau, éléments nutritifs,...), ou la capacité des plantes à collaborer de manière efficace (notamment lors de mélange d'espèces ou des variétés), entre elles et avec leur milieu. La création de cultivars avec des systèmes racinaires qui permettent une meilleure exploration des sols, ainsi qu'une meilleure absorption des nutriments, apparaît comme une piste prometteuse. Cependant, il faut constater que la prise en compte des systèmes racinaires dans les programmes d'amélioration des plantes est assez récente et reste très limitée. Cela résulte à la fois de la difficulté à caractériser le système racinaire pour un nombre

important de géotypes, et à la fois d'une sélection historiquement concentrée sur le développement de cultivars à haut potentiel, et adaptés à des itinéraires techniques intensifs où l'accès aux ressources était rarement limitant. Ainsi, les programmes de sélection mis en place lors de la révolution verte dans les années 60, ont mis en avant des variétés très productives (notamment chez les céréales), avec des indices de récolte plus importants (l'indice de récolte correspond à la part de biomasse totale allouée aux grains), ayant pour conséquence la réduction significative du système racinaire. Associée à des pratiques culturales intensives, l'utilisation de ces variétés à haut potentiel a permis d'augmenter significativement les rendements. Toutefois, dans des conditions où les ressources deviennent plus difficilement accessibles, et où l'intensification des pratiques est remise en cause, il devient important de redéfinir de nouveaux idéotypes, prenant en compte notamment le compartiment souterrain.

Le système racinaire a principalement pour fonction de pourvoir à la capture d'eau et d'éléments nutritifs. L'amélioration de l'accès aux ressources dépend à la 1) de la capacité de la plante à efficacement le profil de sol, 2) de sa capacité à absorber efficacement les ressources disponibles ; et enfin, 3) de sa capacité de modifier le fonctionnement du sol. Ces trois aspects peuvent être considérés comme des pistes pour l'amélioration variétale. Quelques exemples sont illustrés ci-après.

L'architecture racinaire est contributive à l'ancrage de la plante dans le sol, mais aussi à sa capacité d'exploration du profil de sol, et donc de son accès aux ressources. Parmi les différentes caractéristiques d'architecture. L'angle du système racinaire est une caractéristique architecturale assez simple à évaluer dont la prise en compte dans des programmes de sélection, et qui a permis une amélioration notable des performances, notamment du riz, en conditions notamment hydrique. Chez le riz par exemple et en conditions non limitantes d'eau, un système racinaire superficiel avec un large front d'exploration, c'est-à-dire présentant un angle très ouvert, sera plus adapté, alors qu'en conditions limitantes, un système racinaire plus profond, présentant un angle fermé, permettra d'accéder plus efficacement aux ressources. Chez cette espèce, ce caractère est contrôlé principalement par un QTL¹ à effet majeur, le QTL *Dro1*, (Uga et al., 2013) dont l'allèle favorable permet d'augmenter les rendements en conditions de contrainte hydrique de 10% (par rapport à des lignées quasi-isogéniques ne possédant pas le QTL, mais ayant le même fonds génétique) (Arai-Sanoh et al., 2014). Des travaux complémentaires, ont montré que ce même gène pourrait être intéressant pour améliorer l'architecture d'autres espèces, notamment des espèces pérennes du genre *Prunus* (Guseman et al, 2017). Ces premiers éléments « simples » d'architecture racinaire semblent prometteurs et ouvrent la voie à des investigations plus larges de l'intérêt de considérer le système racinaire dans sa complexité (longueur du système racinaire, ramifications, volume de sol exploré, nombre de racines latérales,...), mais aussi dans les processus mis en œuvre et leur régulation, comme l'absorption, (N, P, K, micro-nutriments) par unité de surface de racine. L'interaction des variétés avec leur environnement souterrain s'illustre aussi par leur capacité à recruter des communautés microbiennes bénéfiques. La rhizosphère joue une influence non négligeable sur la productivité des plantes, et ce, par la mise en place d'interactions bénéfiques plante-microorganismes. Le microbiome peut moduler la croissance, le développement, la réponse aux bioagresseurs, ainsi que l'acquisition des ressources (eau, N, etc..). Il a été montré chez le maïs (Peiffer et al., 2013 ; Emmet et al., 2017) et le riz (Edwards et al., 2015) que les microbiomes associés étaient dépendants du géotype de la plante et présentaient des fonctions différentes notamment liées au cycle de l'azote et à la fourniture d'azote à la plante. La sélection de géotypes présentant des rhizosphères plus efficaces dans la gestion de l'azote, représente ainsi une piste intéressante notamment pour diminuer les doses d'engrais chimiques apportées aux cultures (Wissuwa et al., 2009).

¹ Un QTL « Quantitative Trait Locus » région du génome qui contrôle un caractère quantitatif de la plante

Conclusion

Les interactions sol-plante méritent d'être examinées comme levier de la transition agroécologique. Bien que complexes, et constituant un front de recherche parfois limité par les outils actuellement disponibles, un certain nombre de valorisations sont déjà possibles en terme d'association de cultures, de recherche de bouquets variétaux, de schémas de sélection, ou de conception de systèmes de cultures intégrant une plus grande diversification des cultures.

Références bibliographiques

- Agapit C., Gigon A., Blouin M., 2018. Earthworm effect on root morphology in a split root system. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology* 152, 780-786.
- Amezetka A., 1999. Soil aggregate stability : review. *Journal of sustainable agriculture* 14, 82-151.
- Angers D.A., Caron J., 1998. Plant-induced changes in soil structure : processes and feedbacks. *Biogeochemistry* 42, 55-72.
- Ahkami A.H., Allen White R., Handakumbura P.P., Jansson C. 2017. Rhizosphere engineering: Enhancing sustainable plant ecosystem productivity. *Rhizosphere* 3:233-243.
- Dessaux Y., Grandclément C., Faure D. 2016. Engineering the Rhizosphere. *Trends Plant Sci* 21 (3):266-278.
- Bais H.P., Weir T.L., Perry L.G., Gilroy S., Viranco J.M., 2006. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annu. Rev. Plant Biol.* 57, 233-236.
- Bardgett R.D., Mommer L., De Vries F.T., 2014. Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends Ecol. Evol.* 29, 692-699.
- Bedoussac L., Journet E.P., Hauggaard-Nielsen H., Naudin C., Corre-Hellou G., Jensen E., Prieur L., Justes E., 2015. Ecological principles underlying the increase of productivity achieved by cereal-grain legume intercrops in organic farming. A review. *Agron. Sustain. Dev.* 35, 911-935.
- Berendsen R.L., Pieterse C.M.J., Bakker P., 2012. The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends Plant Sci.* 17, 478-486.
- Berg G., Smalla K., 2009. Plant species and soil type cooperatively shape the structure and function of microbial communities in the rhizosphere. *Fems Microbiology Ecology* 68, 1-13.
- Bronick C.J., Lal R., 2005. Manuring and rotation effects on soil carbon concentration for different aggregate size fractions on two soils in northeastern Ohio, USA. *Soil&Tillage Research* 81, 239-252.
- Blouin M., Hodson M.E., Delgado E.A., Baker G., Brussaard L., Butt K.R., Dai J., Dendooven L., Peres G., Tondoh J.E., Cluzeau D., Brun J.-J., 2013. A review of earthworm impact on soil function and ecosystem services. *European Journal of Soil Science* 64, 161-182.
- Bonkowski M., Cheng W., Griffiths B.S., Alpeh J., Scheu S., 2004. *New Phytologist* 162, 617-631.
- Devau N., Le Cadre E., Hinsinger P., Jaillard B., Gérard F., 2009. Soil pH controls the environmental availability of phosphorus: Experimental and mechanistic modelling approaches. *Applied Geochemistry* 24, 2163-2174.
- Doré T., Makowski D., Malézieux E., Munier-Jolain N., Tchamitchian M., Tittone P., 2011. Facing up to the paradigm of ecological intensification in agronomy: Revisiting methods, concepts and knowledge. *European Journal of Agronomy* 34, 197-210.
- Doussan C., Pagès L., Pierret A., 2009. Soil Exploration and Resource Acquisition by Plant Roots: An Architectural and Modelling Point of View.
- Gaiero J.R., McCall C.A., Thompson K.A., Day N.J., Best A.S., Dunfield K.E., 2013. Inside the root microbiome: Bacterial root endophytes and plant growth promotion. *Am. J. Bot.* 100, 1738-1750.
- Grossman J.D., Rice K.J., 2012. Evolution of root plasticity responses to variation in soil nutrient distribution and concentration. *Evolutionary Applications* 5, 850-857.
- Hartmann A., Rothballer M., Schmid M., 2008. Lorenz Hiltner, a pioneer in rhizosphere microbial ecology and soil bacteriology research. *Plant and Soil* 312, 7-14.

- Hinsinger P., 2001. Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes : a review. *Plant Soil* 237, 173-195.
- Hinsinger P., Bengough A.G., Vetterlein D., Young I.M., 2009. Rhizosphere: biophysics, biogeochemistry and ecological relevance. *Plant and Soil* 321, 117-152.
- Hinsinger P., Betencourt E., Bernard L., Brauman A., Plassard C., Shen J., Tang X., Zhang F., 2011. P for Two, Sharing a Scarce Resource: Soil Phosphorus Acquisition in the Rhizosphere of Intercropped Species. *Plant Physiology* 156, 1078-1086.
- Hinsinger P., Plassard C., Tang C., Jaillard B., 2003. Origins of root-mediated pH changes in the rhizosphere and their responses to environmental constraints: a review. *Plant and Soil* 248.
- Hodge A., Berta G., Doussan C., Merchan F., Crespi M., 2009. Plant root growth, architecture and function. *Plant and Soil* 321, 153-187.
- Hunter P.J., Teakle G.R., Bending G.D., 2014. Root traits and microbial community interactions in relation to phosphorus availability and acquisition, with particular reference to *Brassica*. *Frontiers in Plant Science* 5.
- Irshad U., Brauman A., Villenave C., Plassard C., 2012. Phosphorus acquisition from phytate depends on efficient bacterial grazing, irrespective of the mycorrhizal status of *Pinus pinaster*. *Plant and Soil* 358, 148-161.
- Jansa J., Bukovská P., Gryndler M., 2013. Mycorrhizal hyphae as ecological niche for highly specialized hypersymbionts – or just soil free-riders? *Frontiers in Plant Science* 4, 134.
- Jastrow, J.D., Miller, R.M., Lussenhop, J., 1998. Contributions of interacting biological mechanisms to soil aggregate stabilization in restored prairie. *Soil Biol. Biochem.* 30, 905-916.
- Jones D.L., Hodge A., Kuzyakov Y., 2004. Plant and mycorrhizal regulation of rhizodeposition. *New Phytologist* 163, 459-480.
- Jones D.L., Nguyen C., Finlay R.D., 2009. Carbon flow in the rhizosphere: carbon trading at the soil-root interface. *Plant and Soil* 321, 5-33.
- Kuzyakov Y., Blagodatskaya E., 2015. Microbial hotspots and hot moments in soil: Concept & review. *Soil Biology and Biochemistry* 83, 184-199.
- Lambers H., Chapin F.S., Pons T.L., 1998a. *Plant physiological ecology*, Second edition ed. Springer-Verlag New York Inc., New York USA.
- Lambers H., Chapin III S.F., Pons T.L., 2008. *Plant physiological ecology*. Springer.
- Lambers H., Stuart Chapin F., Pons T.L., 1998b. *Plant physiological ecology*.
- Le Bissonnais Y., Blavet D., De Noni G., Laurent JY, Asseline J., Chenu C. 2008. Erodibility of Mediterranean vineyard soils: Relevant aggregate stability methods and significant soil variables. *European Journal of Soil Science* 58, 188-195
- Loades K.W., Bengough A.G., Bransby M.F., Hallett P.D., 2010. Planting density influence on fibrous root reinforcement of soils. *Ecol. Eng.* 36, 276-284.
- Lugtenberg B., Leveau J., 2007. Biocontrol of Plant Pathogens: principles, Promises and Pitfalls, in: Pinton R., Varanini Z., Nannipieri, P. (Eds.), *The rhizosphere : biochemistry and organic substances at the soil-plant interface*. CRC Press, pp. 267-295.
- Lynch J.P., Nielsen K.L., Davis R.D., JablOKow A.G. 1997. SimRoot: Modelling and visualization of root systems. *Plant and Soil* 188, 139-151.
- Mayerhofer M.S., Kernaghan G., Harper K.A., 2013. The effects of fungal root endophytes on plant growth: a meta-analysis. *Mycorrhiza* 23, 119-128.
- Mooshammer M., Wanek W., Schneckner J., Wild B., Leitner S., Hofhansl F., Blochl A., Hammerle I., Frank A.H., Fuchslueger L., Keiblinger K.M., Zechmeister-Boltenstern S., Richter A., 2012. Stoichiometric controls of nitrogen and phosphorus cycling in decomposing beech leaf litter. *Ecology* 93, 770-782.
- Nguyen C., 2003. Rhizodeposition of organic C by plants: mechanisms and controls. *Agronomie* 23, 375-396.

- Pierret A., Doussan C., Capowiez Y., Bastardie F., Pages L., 2007. Root functional architecture: A framework for modeling the interplay between roots and soil. *Vadose Zone Journal* 6, 269-281.
- Pierret A., Maeght J.-L., Clément C., Montoroi J.-P., Hartmann C., Gonkhamdee S., 2016. Understanding deep roots and their functions in ecosystems: an advocacy for more unconventional research. *Annals of Botany* 118, 621-635.
- Postma J.A., Kuppe C., Owen M.R., Mellor N., Griffiths M., Bennett M.J., Lynch J.P., Watt M., 2017. OPENSIMROOT: widening the scope and application of root architectural models. *New Phytologist* 215, 1274-1286.
- Ryan P.R., Delhaize E., Watt M., Richardson A.E., 2016. Plant roots: understanding structure and function in an ocean of complexity. *Annals of Botany* 118, 555-559.
- Schimel J.P., Bennett J., 2004. Nitrogen mineralization: Challenges of a changing paradigm. *Ecology* 85, 591-602.
- Stirzaker R.J., Passioura J.B., Wilms Y., 1996. Soil structure and plant growth: Impact of bulk density and biopores. *Plant and Soil* 185, 151-162.
- Taylor H.M., Brar G.S., 1991. Effect of soil compaction on root development. *Soil and Tillage Research* 19, 111-119.
- Trap J., Bonkowski M., Plassard C., Villenave C., Blanchart E., 2016. Ecological importance of soil bacterivores for ecosystem functions. *Plant and Soil* 398, 1-24.
- Vandenkoornhuysen P., Quaiser A., Duhamel M., Le Van A., Dufresne A., 2015. The importance of the microbiome of the plant holobiont. *New Phytologist* 206, 1196-1206.
- Walker T.S., Bais H.P., Grotewold E., Vivanco J.M., 2003. Root exudation and rhizosphere biology. *Plant Physiology* 132, 44-51.
- Wissuwa M., Mazzola M., Picard C., 2009. Novel approaches in plant breeding for rhizosphere-related traits. *Plant and Soil* 321, 409-430.
- Zechmeister-Boltenstern S., Keiblinger K.M., Mooshammer M., Peñuelas J., Richter A., Sardans J., Wanek W., 2015. The application of ecological stoichiometry to plant-microbial-soil organic matter transformations. *Ecological Monographs* 85, 133-155.

Cet article est publié sous la licence Creative Commons (CC BY-NC-ND 3.0)



<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/3.0/fr/>

Pour la citation et la reproduction de cet article, mentionner obligatoirement le titre de l'article, le nom de tous les auteurs, la mention de sa publication dans la revue « Innovations Agronomiques », la date de sa publication, et son URL)