

PGEN-BW : Phosphorus use efficiency and genetics of bread wheat (Déterminants génétiques de l'efficacité d'utilisation du phosphore chez le blé tendre)

Francesca DEGAN^{1*}, Alexia CREZE¹, Christophe Salon², Fabiano Sillo³, Malcolm Hawkesford⁴, Andrew Riche⁴, Roger Sylvester Bradley⁵, Alison Rollett⁵, Pete Berry⁵, Tally Wright⁶, Camila Zanella⁶, Delphine Hourcade¹, Raffaella Balestrini³, Christian Jeudy², Yann Manes⁷, Ivan Ortiz-Monasterio⁸

1 - Arvalis Institut du Végétal

2 - INRAE UMR Agroécologie

3 - IPSP CNR (Istituto per la Protezione Sostenibile delle Piante – Consiglio Nazionale delle Ricerche), Italie

4 - Rothamsted Research, Royaume Uni

5 - ADAS, Royaume Uni

6 - NIAB, Royaume Uni

7 - International Maize Improvement Programs, ex-Syngenta France

8 - CIMMYT

*Coordinateur du projet : Francesca DEGAN, f.degan@arvalis.fr

INTRODUCTION

Le blé tendre (*Triticum aestivum* L.) est la première céréale cultivée au monde en termes de surface et la seconde en termes de production (FAO, 2025). Il représente à lui seul environ 95 % de la production mondiale de blé (Mastrangelo & Cattivelli, 2021). Cette culture occupe une place centrale dans la sécurité alimentaire mondiale, mais elle se caractérise également par une forte dépendance aux engrais phosphatés, consommant davantage de phosphore (P) que le maïs (*Zea mays*) et le riz (*Oryza sativa*) (Heffer, 2013). Depuis le milieu du XX^e siècle, les pays européens ont appliqué des doses de fertilisants parfois excessives, notamment en P (Billen et al., 2021; Valkama et al., 2009). Ces pratiques ont pu conduire les sélectionneurs à négliger la tolérance au stress phosphaté, dans la mesure (Wissuwa et al., 2009). Cette situation devient préoccupante alors que plusieurs études prévoient l'épuisement progressif des gisements de roches phosphatées, ressource non renouvelable, dans les prochaines décennies (Li et al., 2016; Schoumans et al., 2015). La découverte récente d'importants dépôts en Norvège pourrait temporairement repousser cette échéance, mais ne remet pas en cause la nécessité de réduire la dépendance agricole au P.

À cela s'ajoute le problème sanitaire lié à la contamination des engrais phosphatés par des métaux lourds, notamment le cadmium (Cd), dont l'Union européenne a récemment abaissé la limite réglementaire dans les grains de blé à 0,15 mg kg⁻¹ (European Commission, 2021). Réduire l'usage des engrais phosphatés constitue donc également un levier pour limiter le transfert de Cd aux grains et améliorer la qualité sanitaire des productions (Genchi et al., 2020).

Cependant, une carence en phosphore réduit fortement la biomasse et le rendement, caractère majeur de sélection en blé. En effet, le phosphore joue pourtant un rôle essentiel dans le fonctionnement cellulaire : synthèse de l'ADN, production d'ATP, constitution des membranes, croissance et développement. Malgré son importance agronomique, les bases génétiques et physiologiques de l'efficacité d'utilisation du P restent encore mal comprises en blé.

Dans le passé, l'étude de l'efficacité du phosphore (PUE – phosphorus use efficiency) s'est centrée davantage sur l'efficacité d'acquisition du phosphore (PAE) du sol, appelée

plus correctement Phosphorus uptake efficiency PupE, qui mesure la capacité de la culture à extraire le P du sol et des engrais, sans cependant comptabiliser l'efficacité d'utilisation du phosphore (PutE) définie comme la biomasse produite par unité de P accumulée (Wissuwa et al., 2009) plus difficile à évaluer (Rose & Wissuwa, 2012). Plusieurs versions de la PUE se trouvent dans la littérature, en fonction du type de biomasse considéré (plante entière, grain...) et de comment le P disponible est calculé. L'analyse détaillée du PutE en composantes de grain, de partie aérienne et de racines révèle des informations supplémentaires sur la contribution des différentes parties de la plante à l'efficacité globale. Par exemple, bien que le ratio d'efficacité du P (PER) relie la matière sèche des grains au P dans la partie aérienne, il est souvent davantage corrélé à l'indice de récolte (HI) qu'à des traits physiologiques associés à l'utilisation interne du P. Cela signifie qu'une augmentation apparente du PER peut refléter un HI plus élevé plutôt qu'une amélioration de l'utilisation interne du P.

D'un point de vue physiologique, une réduction de la force du puits de phosphore dans les grains en développement est considérée comme un trait idéal pour améliorer l'efficacité d'usage du P et réduire les exportations agricoles de P (Richardson et al., 2011; Rose et al., 2010). Des études montrent que les niveaux de P dans les grains ne limitent pas directement le potentiel de rendement une fois un certain seuil atteint, ce qui suggère que le rendement des grains n'est généralement pas affecté par la quantité de P dans le grain (Batten et al., 1986; Raboy, 2020). Cependant, il est essentiel de maintenir une concentration minimale de P dans le grain pour éviter une baisse de la vigueur des plantules, notamment dans les sols pauvres en P.

Les corrélations entre la PUE, la biomasse et le rendement montrent également que des valeurs élevées de PUE ou de PER peuvent indiquer une limitation en P plutôt qu'une véritable amélioration de l'efficacité. Par ailleurs, la concentration critique en P (Pc) nécessaire pour un rendement maximal diminue à mesure que la biomasse aérienne augmente, en relation avec les concentrations en azote (Bélanger et al., 2015; Cadot et al., 2018; Ziadi et al., 2008). L'indice de nutrition en P (PNI), un outil de diagnostic basé sur la plante pour évaluer la suffisance en P, considère Pc comme une fonction de la concentration en N, offrant une évaluation robuste et indépendante des

variations des concentrations du P du sol et des effets liées à la nutrition azotée.

La difficulté consiste à disposer des sols à très basse teneur en phosphore pour pouvoir mesurer des carences en phosphore observables au champ sur blé tendre d'hiver. Cependant, cette situation peut aussi provoquer d'autres facteurs limitants du point de vue agronomique (autres carences nutritionnelles, attaques de pathogènes du sol...), rendant plus difficile l'interprétation des résultats. De plus, la carence en phosphore est souvent très hétérogène, suivant ou non des propriétés pédologiques. Des dispositifs statistiques d'essais spécifiques sont donc nécessaires pour prendre en compte cette hétérogénéité spatiale. Enfin, la dynamique et la disponibilité du phosphore fourni par le sol ou les engrais peut être fortement impactée par les pratiques agricoles, entraînant des interactions Génotype × Environnement × Management significatives (voir pour un exemple sur orge, en lien avec des pratiques contrastées de travail du sol (George et al., 2011). Cependant, de nombreux débats méthodologiques sont encore d'actualité à propos de leurs interactions et de la meilleure composante à activer pour améliorer rapidement la PUE (Rose et al., 2011; F. Wang et al., 2016, 2017).

Les traits racinaires de surface sont une des clefs pour mieux comprendre et améliorer la PUE. Cependant, les étudier au champ implique encore beaucoup d'incertitudes et des mesures destructives (Neumann et al., 2009), parce que les techniques de phénotypages racinaires actuellement disponibles au champ ne sont pas adaptées à l'évaluation des nombreux génotypes nécessaires pour une étude génétique (200 lignées au minimum). L'utilisation d'outils de phénotypages en conditions contrôlées (comme celui décrit dans Jeudy et al., 2016) est donc incontournable, mais ceux-ci doivent être employés avec précaution (Zhao et al., 2018).

Si de nombreuses études ont identifié une variabilité phénotypique en réponse au stress phosphaté (Rose & Wissuwa, 2012; Soumya et al., 2021), les QTLs associés sont encore peu nombreux et dispersés, souvent difficiles à comparer entre études (Cu et al., 2020).

Récemment, 28 QTL majeurs et 18 clusters de QTL ont été identifiés sur plusieurs chromosomes dont 2B, 4B et 7B pour des traits liés à l'absorption et l'utilisation du P (K. Wang et al., 2014; Zhang & Wang, 2015). Plusieurs gènes candidats impliqués dans le transport et la régulation du P ont également été caractérisés, notamment **TaPHO2-A1**, régulateur négatif de l'homéostasie du phosphate. Sa suppression augmente l'absorption du P et le rendement sous carence en P (Ouyang et al., 2016). La famille des transporteurs **TaPHT1** sont impliqués dans l'absorption racinaire du phosphate et sont régulés dans la réponse à la carence en P (Teng et al., 2017), ainsi que **TaPSTOL**, homologue du gène **OsPSTOL1** du riz connu pour améliorer la tolérance à la carence en P (Milner et al., 2018).

Dans ce contexte, les approches de génétique d'association (GWAS) constituent un outil efficace pour détecter les QTLs impliqués dans la tolérance à la carence en P au sein de larges panels de diversité (Uffelmann et al., 2021). Parallèlement, la sélection génomique représente une méthode prometteuse pour prédire des caractères complexes, contrôlés par de nombreux loci à faible effet, comme ceux liés à la PUE et au stress phosphaté (Atanda et al., 2022; Meuwissen et al., 2001; Xu et al., 2018).

Dans cette étude, 199 accessions de blé tendre ont

été évaluées dans trois essais contrastés en P afin de caractériser leur réponse au stress phosphaté. Des analyses phénotypiques, de puissance statistique et de structure génétique ont été menées, permettant la réalisation de GWAS multi sites et l'élaboration de modèles de prédiction génomique. Les objectifs étaient (i) d'évaluer la diversité de réponse d'un panel européen de blé tendre à différents niveaux de fertilisation phosphatée, (ii) d'identifier des QTLs associés à la tolérance à la carence en P, et (iii) d'évaluer le potentiel de la sélection génomique pour améliorer l'adaptation du blé aux sols pauvres en P.

Bien que la plupart des études sur l'efficacité d'utilisation du phosphore (PUE) soient menées au champ, les composantes liées à l'architecture et au fonctionnement du système racinaire jouent un rôle déterminant dans l'acquisition du phosphore, un élément faiblement mobile dans le sol. La variabilité génétique de traits tels que la longueur racinaire, la densité des racines fines, la surface d'exploration, l'angle d'insertion ou encore le ratio racines/parties aériennes constitue un levier essentiel dans les stratégies d'acquisition du P. Cependant, ces traits restent difficilement accessibles en conditions de plein champ en raison de la forte hétérogénéité du sol, de la structure racinaire complexe du blé et des contraintes méthodologiques liées au déterrage.

Pour dépasser ces limitations, le projet FSOV PGEN BW a intégré un second volet complémentaire de **phénotypage racinaire en conditions contrôlées**, basé sur l'utilisation de **RhizoTubes®** dans deux plateformes expérimentales (ALSIA - Italie ; 4PMI - INRAE Dijon, France). Un sous-panel de génotypes européens et CIMMYT a ainsi été évalué en conditions contrastées de phosphore (P+ vs P-), permettant d'étudier de manière non destructive la dynamique de croissance racinaire, l'absorption du P, la plasticité des réponses racinaires à la carence et leur contribution potentielle à la PUE. Ce dispositif complète l'évaluation en plein champ en apportant une lecture mécanistique des stratégies variétales liées à l'acquisition du P.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

► Phénotypage de la partie aérienne au champ

En France

Un panel de 199 génotypes de blé tendre d'hiver (*Triticum aestivum* L.) a été utilisé pour étudier la tolérance à la carence en phosphore. Ce panel comprend des variétés élites représentatives de la diversité génétique cultivée en Europe, incluant des cultivars issus de programmes de sélection récents. Les semences ont été fournies par les partenaires du projet FSOV PGEN BW.

En France, quatre essais au champ ont été conduits entre 2021 et 2023 sur deux localisations françaises : à Gironssens (acronyme GIR, code postale 81500) en 2021, 2022 et 2023 et à Vievy le Rayé (acronyme VIE code postale 41290), un essai en 2021. Chaque essai comportait deux modalités de fertilisation phosphatée : i) P+ (AP) : apport phosphaté élevé, correspondant à la dose agronomiquement recommandée ; ii) P- (NP) : absence ou forte réduction d'apport en P afin d'induire une contrainte limitante. Les essais ont été conduits en **dispositif en blocs randomisés** avec deux répétitions. En fonction des configurations du terrain, les dispositifs étaient soit en split-plot (GIR21) soit en cris-cross (tous les autres essais). Le suivi agronomique standard (désherbage, régulation, protection fongicide) a été

appliqué de manière homogène à toutes les modalités. À maturité, les composantes de rendement et le rendement grain ont été mesurés sur chaque micro-parcelle. Des sous échantillons de grains ont été prélevés pour analyser la **teneur en phosphore** et calculer le **Grain Phosphorus Yield (GPY)**, correspondant au rendement grain × concentration en P du grain. Trois indicateurs principaux ont été calculés : i) **Phosphorus Use Efficiency (PUE)**, la capacité de la plante à produire du rendement par unité de P disponible (sol + fertilisation) ; ii) **Phosphorus Uptake Efficiency (PUPE)**, la capacité de la plante à absorber le P présent dans le sol et l'engrais ; iii) **Indice de sensibilité à la carence en P (ΔP)** :

$$\Delta P = 100 \times (GY_{AP} - GY_{NP}) / GY_{AP}$$

Les drones ont été utilisés pour collecter des données spectrométriques sur chaque parcelle des différents essais à cinq dates réparties entre la mi-décembre et la mi-avril. Ces cinq dates correspondent aux stades suivants : au début du tallage, courant tallage, fin tallage, élongation de la tige, deuxième nœud.

Plusieurs **indices de végétation sensibles à la chlorophylle** ont été estimés : **NDVI** (Normalized Difference Vegetation Index) (Kriegler et al., 1969; Rouse et al., 1974), **CI_{red edge}** (Red Edge Chlorophyll Index) (Gitelson et al., 2005), **CI_{green}** (Green Chlorophyll Index) (Xie et al., 2018), **MCARI2** (Modified Chlorophyll Absorption in Reflectance Index) (Haboudane, 2004), **MTCI** (MERIS Terrestrial Chlorophyll Index) (Dash & Curran, 2007), **NDRE** (Normalized Difference Red Edge Index) (Tucker, 1979). Les formules correspondantes sont présentées dans le Tableau 1.

Acronyme	Equation
NDVI	$\frac{NIR - Red}{NIR + Red}$
CI _{red edge}	$\frac{NIR}{Red_edge} - 1$
CI _{green}	$\frac{NIR}{Green} - 1$
MTCI	$\frac{1.5 [2.5(NIR - Red) - 1.3(NIR - Green)]}{\sqrt{(2 \cdot NIR + 1)^2 - (6 \cdot NIR - 5\sqrt{Red})}} - 0.5$
MTCI	$\frac{NIR - Red_edge}{Red_edge - Red}$
MTCI	$\frac{NIR - Red_edge}{NIR + Red_edge}$

Tableau 1 : Formules des indices de végétation. Red : réflectance dans le rouge (~660 nm). NIR : réflectance dans le proche infrarouge (~750–800 nm). Red_{edge} : réflectance dans la bande red-edge (~705–740 nm). Green : réflectance dans le vert (~550 nm)

Ces indices ont été mesurés par drone pour chaque parcelle, en conditions **AP** et **NP**, afin d'évaluer leur potentiel en tant que **proxys de l'efficacité d'utilisation du phosphore (PUE)**. Pour chaque index, une cinétique multi dates a permis de calculer l'**aire sous la courbe (AUC)**, puis la déviation ΔAUC entre P+ et P-. Ces déviations ont été corrélées à ΔP afin d'identifier les indices les plus discriminants.

Les données ont été analysées via un **modèle mixte** différent par essai, incluant : un effet fixe de la modalité P (P+ vs P-), un effet fixe du génotype, un effet génotype × modalité, des effets aléatoires liés au dispositif expérimental et aux stress éventuels. L'héritabilité des traits a été estimée, et des moyennes ajustées (BLUPs) ont été calculées par essai et par modalité.

Enfin, un modèle mixte ajuste les valeurs des indicateurs

rendement grain (GY), Grain Phosphorus Yield (GPY) et la Phosphorus Use Efficiency (PUE) pour l'ensemble des essais au champs en France :

Equation 1

$$Y_{ijn} = \mu + managn \times cult_j + |trial_i| + |cult_j \times trial_i| + \epsilon_{ijn}$$

Ce modèle statistique représente l'analyse d'un trait mesuré au champ en tenant compte à la fois des effets de conduite, de génotype et d'essai. La variable Y_{ijn} correspond à la valeur observée pour le génotype j , dans l'essai i , sous la conduite n . Le terme μ représente la moyenne globale de l'ensemble des observations. L'effet combiné $managn \times cult_j$ traduit l'interaction entre la conduite et la variété, c'est à dire la manière dont chaque génotype réagit à une modalité de gestion donnée (par exemple P+ ou P-). L'effet $trial_i$ correspond aux différences entre essais, incluant les variations de sol, de climat et d'organisation expérimentale propres à chaque site ou année. L'interaction $cult_j \times trial_i$ décrit la manière dont les génotypes modifient leur performance selon les environnements, reflétant des effets G × E (génotype × environnement). Enfin, ϵ_{ijn} représente le terme résiduel, intégrant toutes les sources de variabilité non expliquées par les autres facteurs.

Les génotypes ont été génotypés par SNP. Les marqueurs ont été filtrés selon la fréquence allélique minoritaire (MAF > 5 %), le taux de génotypage (> 90 %), l'équilibre de Hardy Weinberg.

Une analyse en composantes principales (ACP) et un modèle d'ascendance (K-matrix) ont permis de caractériser la structure de population. Des GWAS ont été menées séparément pour chaque essai et chaque modalité en utilisant un modèle mixte (MLM) intégrant la matrice de relations génétiques (kinship), les composantes principales (structure), le génotype comme effet fixe. Les seuils de significativité ont été déterminés par contrôle du taux de fausses découvertes (FDR). Les analyses ont permis d'identifier 85 marqueurs SNP associés, regroupés en 16 régions génomiques (QTL) impliquées dans : la PUE, le GPY, la sensibilité au stress phosphaté (ΔP), le rendement sous P-, les indices de végétation liés à la chlorophylle.

Au Royaume-Uni

Les essais britanniques avaient pour objectif de caractériser la réponse variétale à la disponibilité en phosphore dans des environnements océaniques tempérés contrastés. Deux plateformes ont contribué à cette étude : Rothamsted Research, avec des essais conduits entre 2022 et 2023, et ADAS, avec un essai récolté en 2024.

À Rothamsted, l'objectif principal était de construire une courbe de réponse au phosphore sur plusieurs niveaux de P Olsen, croisée avec six variétés contrastées pour le rendement, la concentration en phosphore des grains et les paramètres d'efficacité. Les variétés étudiées sont Soissons, Rubisko, RGT Saki, LG Quasar, Siskin et Hereward. Elles couvrent un gradient de précocité et de potentiel de rendement. Les niveaux de P Olsen du sol s'étendaient de faibles valeurs à plus de 15 ppm. Les observations sur deux années montrent que le rendement augmente avec le P Olsen jusqu'à atteindre un plateau vers 15-20 ppm, tandis que la teneur en phosphore des grains se stabilise autour de 10 ppm. Les mesures incluaient le rendement grain, la concentration en phosphore du grain, le P uptake total et

divers paramètres agronomiques. Les analyses statistiques portaient sur l'estimation du plateau de rendement, du seuil de saturation du P grain et sur la stabilité interannuelle des classements variétaux.

L'essai conduit par ADAS visait à évaluer la sensibilité variétale à la disponibilité en phosphore dans des conditions modernes de production. La parcelle expérimentale présentait un contraste pédologique marqué, avec un P Olsen de 13 mg·L⁻¹ en modalité P- et de 24 mg·L⁻¹ en modalité P+. Le semis a été effectué le 25 septembre 2023. Le suivi du couvert a reposé sur des mesures de NDVI réalisées dès décembre 2023, puis de nouveau en avril 2024.

► Phénotypage racinaire en conditions contrôlées

Un sous panel de 26 génotypes issus du panel européen PGEN BW a été sélectionné pour les études racinaires. Ces génotypes représentent une diversité d'origines, incluant des variétés européennes récentes et des lignées de printemps issues du CIMMYT, et présentent des contrastes supposés ou avérés de tolérance à la carence en phosphore.

Deux infrastructures de phénotypage non destructif ont été mobilisées : la plateforme 4PMI de l'INRAE Dijon, utilisant des RhizoTubes® à membrane semi-perméable permettant une observation externe du système racinaire sous solution nutritive contrôlée ; et la plateforme ALSIA à Metaponto (Italie), équipée de tubes cylindriques transparents de 60 cm × 10 cm remplis de sol naturel pauvre en phosphore. Ces deux environnements permettaient de comparer la croissance racinaire dans des contextes contrôlés mais contrastés en termes de substrat, de climat et de durée d'expérimentation.

Deux niveaux de disponibilité en phosphore ont été appliqués : une modalité P+ correspondant à une solution nutritive contenant 0,3 mM NH₄H₂PO₄ (équivalent d'environ 162 kg P/ha), et une modalité P- fixée à 0,0032 mM NH₄H₂PO₄ (environ 1,7 kg P/ha). Les autres éléments nutritifs ont été ajustés pour garantir l'homogénéité des conditions d'alimentation entre modalités.

Les conditions climatiques étaient contrôlées à 4PMI, avec des températures de 23,3 °C le jour et 19,3 °C la nuit, une humidité relative de 65 % et un éclairage artificiel de 355 μmol m⁻² s⁻¹. À ALSIA, les plantes étaient cultivées à 19 °C le jour et 15 °C la nuit, dans une atmosphère à 80 % d'humidité relative, sous lumière naturelle. Chaque génotype était répété entre quatre et six fois selon la plateforme et la modalité.

À 4PMI, les images étaient acquises trois fois par semaine avec une résolution de 12 000 × 12 000 pixels via le système RhizoCab HD, puis segmentées à l'aide d'algorithmes de deep learning développés par l'INRAE afin d'extraire les surfaces et longueurs racinaires ainsi que les cinétiques de croissance. À ALSIA, six images étaient prises à 60° d'intervalle, puis assemblées en un panorama 360°. La segmentation reposait sur un filtrage multi échelle (LoG) et une réduction de bruit par décomposition en valeurs singulières (SVD). Les mesures permettaient d'estimer la surface racinaire cumulée et sa dynamique temporelle.

En fin d'essai, après 28 jours à 4PMI et 96 jours à ALSIA, les plantes étaient récoltées. Les racines et les parties aériennes étaient séparées, pesées fraîches puis séchées, avant analyse des biomasses respectives, du nombre de tiges, de la hauteur, et des teneurs en phosphore des tissus par ICP OES ou ICP MS. Le phosphore du sol était également analysé à ALSIA.

Cinq indicateurs racinaires ou physiologiques d'efficacité du phosphore ont été calculés : la Phosphorus Acquisition Efficiency (PAE), la Phosphorus Use Efficiency (PUE), la Root P Relative Acquisition Efficiency (PRAE), l'Agronomic P Use Efficiency (APUE) et la P Relative Efficiency (PRE). Un indicateur composite, appelé « P indicator », a été construit en normalisant et combinant ces cinq mesures pour chaque génotype (Sillo et al., 2025). Sur la base des valeurs APUE et du poids sec de la biomasse, les génotypes ont été catégorisés en quatre groupes : Efficient and Responsive (ER) ; Efficient and Nonresponsive (ENR) ; Nonefficient and Responsive (NER) ; Nonefficient and Nonresponsive (NENR) (Neto et al., 2016).

Les analyses statistiques reposaient sur des modèles mixtes intégrant les effets du génotype, de la modalité phosphore, du temps et de leurs interactions. Des courbes de croissance ont été ajustées par splines B, et des comparaisons ont été réalisées par tests t au seuil de 5 %. La concordance entre plateformes était évaluée à partir des corrélations de Pearson, du coefficient de concordance de Lin et d'une analyse de Bland Altman.

➤ RÉSULTATS

► Essais au champ (France, 2021-2023)

Conditions expérimentales et variabilité des sols

En 2021-2022, trois essais ont été conduits en France : GIR21 (Giroussens), VIE21 (Vievy le Rayé) et GIR22 (Giroussens). Les sols présentaient des niveaux de P Olsen contrastés (0-30 cm) : GIR21 ≈ 38 mg·kg⁻¹ (zone fertilisée) vs ≈ 20 mg·kg⁻¹ (zone non fertilisée), VIE21 ≈ 32 mg·kg⁻¹, GIR22 ≈ 28 mg·kg⁻¹ (avant fertilisation). Deux modalités étaient implantées : AP/P+ (apport 120 kg P₂O₅·ha⁻¹, superphosphate 45) vs NP/P- (sans apport). En 2023, un 4^e essai GIR23 a été implanté (Giroussens) sur un sol à P Olsen ≈ 15 mg·kg⁻¹, confirmant un contexte plus carencé qu'en 2021-2022.

Effets "Génotype" et "Fertilisation P" sur rendement et P des grains

L'essai VIE21 (2021) montre que le génotype explique 93,9 % de la variance de rendement (p<0,01) ; la conduite P et l'interaction G×P ne sont pas significatives. Pour le P des grains, le génotype explique 54,4 % (p<0,05), l'interaction reste non significative. Ce résultat est cohérent avec l'absence de stress P marqué à VIE21. À GIR21 (2021) le génotype est significatif (66,5 % de variance), et l'interaction G×P significative (30,3 %). Cependant, la conduite est marginale (p<0,1). Pour la concentration du P dans le grain, le génotype est significatif (p<0,001). La présence de mauvaises herbes a interagi avec la modalité P et affecté rendement et P grain en NP, illustrant la compétition exacerbée en situation de stress hydrique et thermique. À GIR22 (2022) le génotype est significatif (77,8 % de variance du rendement), la conduite et l'interaction G×P non significatives sur le rendement. Un effet marginal est observé de la conduite sur P grain.

En synthèse, le génotype domine la variance du rendement dans tous les sites/années ; l'effet P apparaît lorsque la contrainte est avérée (GIR21, GIR22, GIR23), beaucoup moins sinon (VIE21). Les statistiques descriptives (min-max-moyenne-CV) détaillent des étendues larges pour le rendement en grain, GY de 14,2 à 122,3 q·ha⁻¹ (selon essais/modalités), la quantité de phosphore récoltée dans le grain,

GPY de 3,4 à 58,2 kg P-ha⁻¹ ; la PUE médiane plus élevée en NP qu'en AP, ce qui est attendu puisque le dénominateur "P disponible" est plus faible en NP.

Variable	Conduite	Génotype	GxP
GY	7.38% (*)	3.61% (***)	2.01% (***)
PUE	18.51% (*)	2.22% (***)	2.74% (***)
GPY	6.39% (*)	1.26% (*)	1.64% (***)

Tableau 2 : Résultats du modèle mixte entre tous les essais conduits en France.
*** = hautement significatif ($p < 0,001$). ** = significatif ($p < 0,01$). * = significatif ($p < 0,05$). • = tendance à la significativité ($p < 0,1$)

Le Tableau 2 illustre les résultats du modèle mixte appliqué aux indicateurs du projet pour tous les essais. Ce modèle permet ainsi d'isoler l'effet propre du génotype, celui de la conduite, ainsi que leurs interactions, tout en tenant compte explicitement des variations liées aux essais et aux interactions génotype $\times$ site. Les indicateurs développés pour évaluer l'efficacité du phosphore, tels que le rendement grain (GY), le Grain Phosphorus Yield (GPY) et la Phosphorus Use Efficiency (PUE), montrent que la variété exerce un rôle déterminant sur tous les traits liés à l'utilisation et à l'accumulation du phosphore. Le rendement grain est fortement influencé par la variété, avec une interaction significative avec la conduite, indiquant que les variétés réagissent différemment selon les pratiques culturales. Pour la PUE, la conduite et la variété ont toutes deux un effet significatif, et leur interaction très marquée montre que les réponses variétales en conditions contrastées sont complexes. Le GPY est également fortement influencé par la variété, tandis que la conduite présente un effet plus faible, bien que l'interaction variété $\times$ conduite soit hautement significative. Dans l'ensemble, ces résultats soulignent que l'optimisation de l'efficacité du phosphore repose à la fois sur le choix variétal et sur des stratégies de conduite adaptées aux conditions de disponibilité en P.

Indices de végétation et proxys de tolérance P

Les cinétiques d'indices (5-7 vols drone selon site) ont permis d'intégrer la réponse de la canopée via l'AUC (Area Under the Curve). L'écart d'AUC (AP-NP) a été mis en relation avec l'indice de tolérance à la carence en phosphore (Tableau 3). $Cl_{red\ edge}$ ressort comme le meilleur, avec $r = 0,47$ à GIR21 et $r = 0,34$ à VIE21, supérieurs à NDVI/NDRE/MTCI/MCARI2 (MTCI non significatif à VIE21). Cette cohérence multi sites appuie l'usage de $Cl_{red\ edge}$ comme proxy du stress P en conditions de terrain, sous réserve d'une calibration site spécifique.

Héritabilités, GWAS et prédiction génomique

Les héritabilités, au sens large H^2 , varient selon les traits : élevées pour GY ($\approx 0,61$), intermédiaires pour PUE ($\approx 0,43$), plus modestes pour des dérivés comme PUE_delta ou des résiduels (RRY) — reflétant la forte composante environnementale et la difficulté à "isoler" l'efficacité interne de l'acquisition.

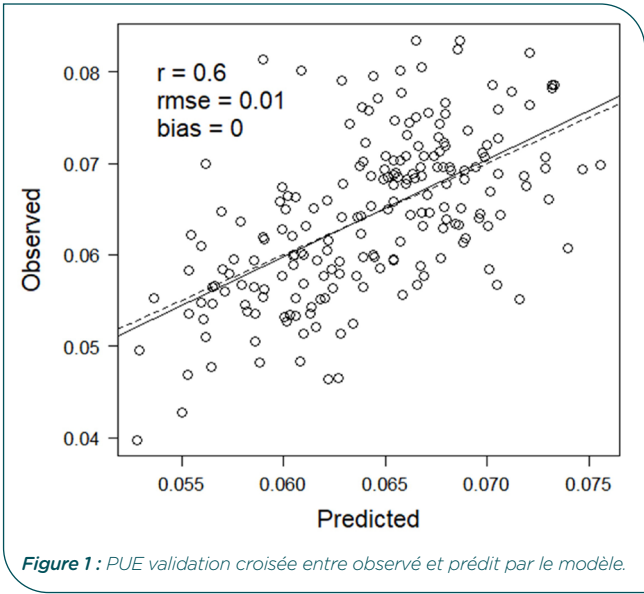
L'analyse GWAS (modèles MLM intégrant kinship et structure), sur 199 accessions génotypées (TaBW280K, 90K, 35K + imputation), a identifié 85 associations regroupées en 17 QTL sur 10 chromosomes (2A, 2B, 2D, 3A, 4B, 4D, 5A, 5B, 6B, 7B), couvrant PUE, GY, GPY, indices drone et indices de tolérance (RRY, RRGPy). Un QTL majeur sur 2D correspond à *Ppd D1* (photopériode), expliquant jusqu'à

29,7 % de la variance pour PUE dans certaines conditions ; des QTL robustes ont été identifiés pour GPY en 4B/5A et pour $Cl_{red\ edge}$ en 6B.

Trial	Delta P (%)	Delta AUC (%)	Coefficient de corrélation de Pearson					
			$Cl_{red\ edge}$	Cl_{green}	MTCI	MCARI2	NDRE	NDVI
GIR21	-40 to 60	30 to 70	0.47	0.45	0.45	0.37	0.43	0.36
VIE21	-5 to 10	-10 to 10	0.34	0.33	0.13 ⁺	0.33	0.25	0.19
GIR22	-10 to 40	-180 to 60	0.56	0.62	0.56	0.37	0.5	0.51
GIR23	-10 to 30	-10 to 19	0.13 ⁺	0.16 ⁺	-0.11 ⁺	-0.07 ⁺	-0.07 ⁺	-0.23 ⁺

Tableau 3 : Coefficient de corrélation de Pearson entre le Delta AUC et le Delta P. ⁺Not significative ($p > 0.05$)

Les prédictions génomiques (BGLR, RKHS) affichent des précisions r de 0,03 à 0,65 selon le trait ; les meilleures précisions concernent GY en NP ($\approx 0,65$) et PUE ($\approx 0,60$), indiquant un potentiel opérationnel pour réduire les coûts de phénotypage sous contrainte P à moyen terme (Figure 1).



► Essais au champ (Royaume Uni, 2022-2024) Rothamsted (2022-2024) : courbe de réponse P (6 variétés)

Dans les campagnes successives, une courbe de réponse a été conduite avec plusieurs niveaux de P du sol et d'apport d'engrais sur 6 variétés. En contexte britannique tempéré et sur sols à gamme Olsen P faible moyenne, le rendement grain augmente avec P Olsen jusqu'à ~15-20 ppm, puis tend à plafonner tandis que la concentration en P des grains augmente jusqu'à ~10 ppm (cohérent avec un effet de dilution inverse du rendement). Les variétés ont montré des classements de rendement similaires entre les années. Les variétés à rendement plus élevé

(Siskin, LG Quasar et RGT Saki) présentent des teneurs en P grain plus faibles à Olsen P élevée, suggérant un meilleur couplage acquisition utilisation et une moindre exportation de P à rendement donné. L'analyse met également en évidence une corrélation positive entre le rendement et la concentration en P du grain, bien que certaines variétés s'écartent de cette tendance générale. Hereward et Soissons présentent une déviation négative, avec à la fois un rendement et une teneur en P du grain plus faibles que prévu. À l'inverse, Robigus montre une déviation positive, caractérisée par une teneur en P du grain plus élevée pour un niveau de rendement donné. Dans les situations de faible disponibilité en phosphore, Quasar et RGT Saki maintiennent par ailleurs des niveaux de rendement relativement élevés, indiquant une bonne tolérance au déficit en P. La variété Siskin, quant à elle, associe rendement élevé et faible concentration en P du grain, ce qui en fait une variété particulièrement intéressante pour limiter les exportations de phosphore via la récolte. Les résultats indiquent également que le prélèvement total de phosphore est principalement déterminé par le niveau de rendement, tandis que la teneur en P du grain ne constitue pas un bon prédicteur du rendement. La Figure 2, qui présente les courbes de PUE en fonction du phosphore disponible dans le sol, met en évidence les différences de réponse entre variétés.

ADAS (2024) : suivi NDVI et contraste P sol

Un essai multi variétés a été suivi avec P Olsen $\approx 13 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ (NP) vs $\approx 24 \text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ (P+). Dès décembre 2023, le NDVI est plus

élevé en P+ qu'en NP (différences inter variétés présentes, sans interaction variétés $\times$ P détectée au premier passage). Ces résultats confirment la sensibilité précoce de proxys de vigueur (NDVI) à la nutrition P, en interaction avec la nutrition azotée et la biomasse pour des stades précoces, et instruisent la fenêtre optimale d'acquisition pour discriminer les réponses variétales en hiver océanique doux.

► Phénotypage racinaire

Divergence et plasticité des stratégies d'acquisition

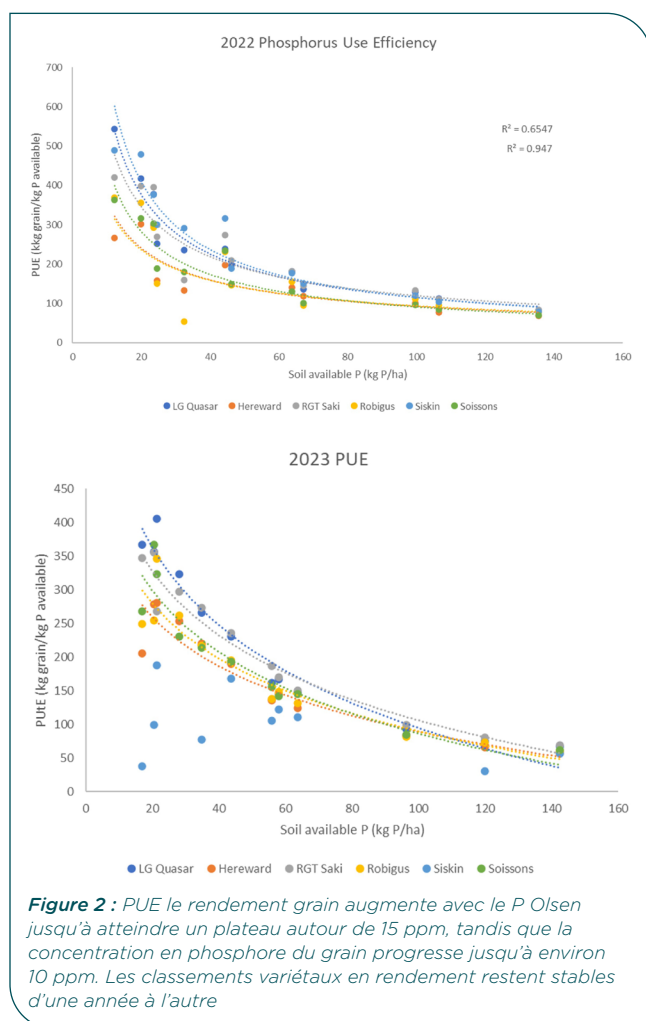
Sur 26 génotypes évalués à 4PMI (Dijon, 28 j en en RhizoTubes®) et ALSIA (Metaponto, 96 j), la plasticité racinaire et la coordination acquisition utilisation ont été quantifiées via PAE, PUE, PRAE, APUE et un indicateur composite ("P indicator"). La corrélations PAE-PUE montre que la modalité P+ est positive à 4PMI ($r = 0,81$), mais négative à ALSIA ($r = -0,89$), suggérant qu'à long terme et sous P abondant, l'acquisition accrue peut se faire au détriment de l'utilisation interne. En revanche, dans la modalité P- est positive dans les deux plateformes ($r = 0,67$ et $0,49$), montrant l'ajustement coordonné acquisition + utilisation en carence P. Le classement des variétés selon l'indicateur APUE avec la méthode de Neto (ER/ENR/NER/NENR) montre pour le dispositif ALSIA, le classement suivant : ER = Alessio, CIMMYT10, CIMMYT15 ; plusieurs lignées CIMMYT en ENR (efficaces mais peu réactives à l'apport) ; NENR inclut Johnson, Crusoe, Robigus. Dans la plateforme 4PMI, le classement était : ER = CIMMYT15, Gedser, RGT Libravo, Hyking, Soissons ; ENR fréquent chez CIMMYT (cohérent avec des stratégies "conservatives" d'utilisation interne). En résumé, sous P-, les variétés avec PAE élevé sont : Hyking, Ionesco, Soissons (ALSIA) ; Complice, Gedser, CIMMYT10 (4PMI). En revanche, sous P+, les variétés avec PUE élevé sont Robigus, CIMMYT11, Donator (ALSIA) ; Soissons, CIMMYT14, Ionesco (4PMI). Ces contrastes illustrent la diversité des stratégies racinaires (prospection vs efficacité d'utilisation) et leur dépendance à l'échelle de temps de l'essai (28 vs 96 jours) et au substrat (inerte vs sol naturel).

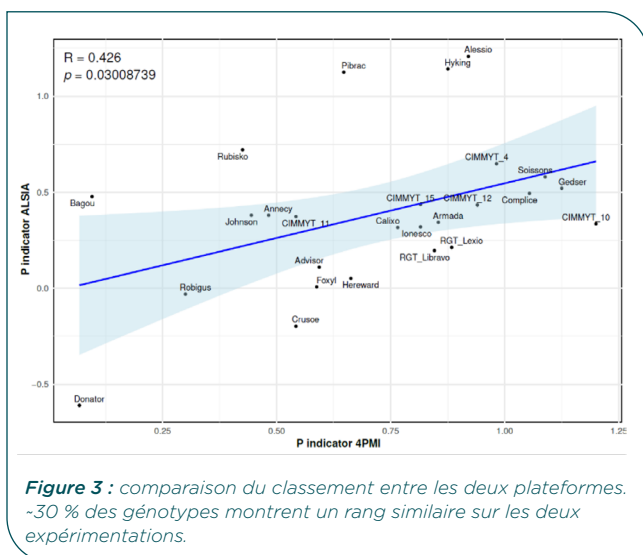
Concordance inter plateformes et robustesse de l'indicateur composite

Malgré des protocoles différents (période, substrat, schéma d'apport), $\sim 30\%$ des génotypes gardent un rang cohérent entre plateformes (Figure 3). Le coefficient de corrélation de Pearson entre P indicator (P-) ALSIA vs 4PMI atteint $R = 0,426$ ($p=0,03$) ; la concordance de Lin est $R = 0,424$ ($p=0,0069$) ; Bland Altman confirme une bonne accordabilité, avec un seul génotype en dehors des limites (Pibrac). Cela valide l'utilité opérationnelle d'un indicateur synthétique combinant acquisition et utilisation pour pré sélection de tolérance P en conditions contrôlées complémentaires du champ.

Rôle des traits racinaires

Les données ALSIA indiquent, sous P-, des taux de croissance racinaire accentués chez Advisor, Crusoe, Donator, Ionesco, RGT Lexio, RGT Pulko, avec accélération en fin de cycle, signe d'une réallocation vers le compartiment racinaire pour compenser la carence, tandis que des génotypes comme Rubisko n'expriment cette dynamique qu'en P+. L'interaction à trois voies (temps $\times$ génotype $\times$ traitement) est hautement significative, confirmant la forte dépendance génotypique des trajectoires de croissance racinaire en fonction de P.





DISCUSSION

► Une discrimination variétale forte, modulée par l'intensité réelle de la contrainte en phosphore

Les analyses multi sites montrent que la variabilité génétique constitue le principal facteur expliquant le rendement, avec une part de variance atteignant 94 % à VIE21 et 66 % à GIR21. L'effet du phosphore ne devient apparent que lorsque la carence est significative. À GIR21, environnement clairement limitant, l'interaction génotype $\times$ modalité P explique près de 30 % de la variance en rendement, alors qu'elle est quasiment nulle à VIE21 où le P Olsen est élevé. Ces contrastes soulignent la nécessité de caractériser précisément le statut phosphaté du sol, par exemple 15 mg.kg⁻¹ à GIR23 contre 32 mg.kg⁻¹ à VIE21, afin de bien interpréter les réponses AP/NP et d'éviter de surestimer la sensibilité variétale lorsque la contrainte est insuffisante.

► Les proxys issus du red edge complètent les indices classiques pour détecter le stress P

L'intégration temporelle des indices de végétation (AUC) met en évidence la performance supérieure du CI_red edge pour détecter les situations de stress phosphaté par rapport aux autres indices de végétation. Les corrélations entre Δ AUC et Δ rendement atteignent $r = 0,47$ à GIR21 et $r = 0,34$ à VIE21, supérieures à celles obtenues avec NDVI, NDRE ou MCARI2. Le CI_red edge, sensible aux variations précoces de chlorophylle et d'architecture foliaire, apparaît ainsi comme un indicateur précoce et robuste de la contrainte P. L'essai ADAS confirme par ailleurs que les différences NDVI entre P+ et P- sont détectables dès décembre, sans interaction variétés $\times$ traitement, ce qui valide l'existence d'une fenêtre hivernale de détection utile, avant la montaison et l'interaction avec l'azote, tant pour la sélection que pour le pilotage agronomique.

► L'architecture génétique de la PUE est fortement conditionnée par la phénologie

Le GWAS conduit sur 199 lignées a permis d'identifier 17 QTL répartis sur 10 chromosomes. Parmi ceux ci, un QTL majeur sur 2D correspond à Ppd D1, gène clé du contrôle de la photopériode. Ce locus influence simultanément la PUE, le GPY et le rendement (GY), ce qui montre que

la phénologie conditionne la dynamique d'acquisition et d'utilisation du phosphore. Les QTL mettant en jeu la PUE doivent donc être interprétés avec prudence : certains reflètent vraisemblablement des effets phénologiques plutôt qu'un déterminisme direct de l'absorption du P. La faible stabilité des associations entre sites français et britanniques renforce l'importance de validations multi environnements. Malgré cela, plusieurs QTL récurrents sur 4B, 5A, 6B et 7B, associés à la concentration du P dans le grain et la PUE, révèlent l'existence de déterminants génétiques robustes.

► La sélection génomique montre un potentiel opérationnel élevé

Les modèles de prédiction génomique (RKHS) atteignent des précisions élevées, de l'ordre de $r \approx 0,65$ pour le rendement en NP et $r \approx 0,60$ pour la PUE. Ces niveaux de performance indiquent que la sélection génomique peut réduire fortement les besoins en phénotypage, en particulier sous P limité, et qu'elle est adaptée à des traits complexes, fortement influencés par l'environnement. Combinée aux proxys drone, elle permet de concevoir un pipeline réaliste de sélection intégrée, fondé sur un pré criblage via les indices AUC CI_red edge, suivi d'une prédiction génomique du rendement NP et de la PUE, puis d'une validation ciblée sur sols dont le P Olsen est inférieur ou égal à 15 ppm, seuil identifié comme discriminant au Royaume Uni.

► Les essais britanniques éclairent les mécanismes de la réponse au P

Les données obtenues à Rothamsted révèlent un plateau de réponse autour de 15 ppm P Olsen, ainsi qu'un plateau de P grain proche de 10 ppm, constants sur plusieurs années d'expérimentation. Au delà de ces niveaux, le phosphore du sol seule ne limite plus le rendement. Les variétés les plus productives se caractérisent par une teneur en P grain plus faible, ce qui traduit une efficacité d'absorption-utilisation plus forte du phosphore : elles produisent davantage de biomasse et de grain pour une quantité de P absorbée donnée. Ce résultat s'inscrit pleinement dans les objectifs d'une agriculture plus économe en intrants, qui vise à maximiser le rendement tout en réduisant l'exportation minérale et donc les besoins d'apports compensatoires.

► Les techniques de phénotypage racinaire révèlent des compromis subtils entre acquisition et utilisation du P

Les observations réalisées dans les différentes plateformes mettent en évidence des comportements contrastés selon le niveau de phosphore. En condition P-, l'acquisition (PAE) et l'utilisation interne (PUE interne) sont systématiquement corrélées positivement, avec des coefficients compris entre 0,49 et 0,67. En condition P+, la relation est initialement positive, comme observé dans le dispositif 4PMI ($r = 0,81$), mais devient négative à plus long terme, notamment à ALSIA ($r = -0,89$). Cette inversion montre que les génotypes fortement acquisitifs dégradent leur efficacité interne lorsque le phosphore n'est pas limitant, révélant un compromis physiologique entre exploration agressive du sol et conversion efficace du P absorbé en biomasse utile.

Les catégories APUE (ER, ENR, NER, NENR) permettent d'identifier des idéotypes adaptés aux différents contextes : les profils ER sont particulièrement performants dans les

milieux pauvres en P, comme CIMMYT15 ou Alessio, tandis que les profils ENR constituent des candidats intéressants pour les systèmes visant à limiter l'exportation de phosphore. La concordance entre plateformes, avec des corrélations Pearson et Lin autour de 0,43, démontre qu'un indicateur composite normalisé (P indicator) peut servir de critère robuste de présélection malgré la diversité des protocoles expérimentaux.

► Implications agronomiques et perspectives de sélection

Les convergences entre essais français, britanniques et conditions contrôlées montrent que la tolérance au déficit en phosphore repose sur une coordination efficace entre acquisition précoce et utilisation interne du P, ainsi que sur la capacité à maintenir le rendement sans augmenter la teneur en P du grain. Les signatures précoces du red edge, les profils racinaires ER en conditions carencées et les génotypes ENR adaptés à des systèmes à faible exportation constituent des leviers majeurs pour la sélection.

Ces résultats convergent vers une stratégie intégrée combinant un pré criblage racinaire basé sur le P indicator, une sélection génomique centrée sur le rendement NP et la PUE, des validations champ sur sols ≤ 15 ppm P Olsen, et l'utilisation du CI_red edge comme proxy standardisé des pertes de rendement.



CONCLUSION GÉNÉRALE

Le projet FSOV PGEN BW constitue, à l'échelle européenne, l'un des premiers dispositifs intégrés visant à caractériser de manière conjointe la variabilité génétique, les réponses physiologiques et les déterminants racinaires de l'efficacité d'utilisation du phosphore (PUE) chez le blé tendre d'hiver. L'approche multi échelle mobilisée — essais au champ en France et au Royaume Uni, phénotypage à haut débit, analyses génétiques pangénomiques, et phénotypage racinaire non destructif, a permis d'obtenir une vision cohérente et mécanistique des stratégies variétales impliquées dans la tolérance à la carence en P.

Les essais français ont mis en évidence une forte discrimination variétale, avec une contribution dominante du facteur génotype au rendement dans tous les environnements limitants en phosphore, et un effet phosphore détectable uniquement en présence d'une contrainte réelle et documentée du sol. Parallèlement, les analyses de télédétection ont montré que les indices issus de la bande red edge, notamment CI_red edge, constituent les proxys les plus sensibles pour détecter la carence en phosphore et prédire les pertes de rendement, surpassant les indices tels que NDVI ou NDRE.

L'analyse génétique, basée sur un panel représentatif de 199 génotypes, a permis d'identifier 17 QTL sur 10 chromosomes, incluant un locus majeur sur 2D associé au gène Ppd D1, soulignant le rôle structurant de la phénologie dans l'expression de la PUE et de ses composantes. Les performances obtenues en prédiction génomique, avec des précisions allant jusqu'à $r \approx 0,65$ pour GY en condition P et $\approx 0,60$ pour la PUE, ouvrent la voie à une intégration opérationnelle de la sélection génomique dans les programmes d'amélioration variétale ciblant la sobriété en intrants.

Les essais conduits au Royaume Uni ont apporté une perspective complémentaire en caractérisant la courbe de réponse au P : un plateau de rendement dès -15 ppm P Olsen, et une stabilisation du P grain autour de -10 ppm. Ces valeurs constituent des repères agronomiques majeurs pour la gestion raisonnée du phosphore et confortent la pertinence des variétés combinant haut rendement et faible exportation de P.

L'apport le plus innovant du projet repose sur le phénotypage racinaire, qui révèle des stratégies contrastées d'exploration et d'utilisation du P. Sous carence, l'acquisition (PAE) et l'utilisation interne (PUE) sont coordonnées positivement, tandis qu'en conditions non limitantes, un trade-off émerge entre forte acquisition et efficacité interne, particulièrement marqué dans les essais de longue durée (ALSIA). La classification fonctionnelle des génotypes en catégories ER, ENR, NER, NENR, ainsi que la cohérence inter plateformes obtenue avec l'indicateur composite P indicator, offrent un cadre robuste pour la pré-sélection racinaire.

Dans l'ensemble, les résultats convergent vers une vision opérationnelle cohérente : la tolérance à la carence en P repose sur une intégration dynamique entre l'architecture racinaire, la phénologie, la vigueur foliaire, la capacité à maintenir la biomasse sous stress, et une allocation raisonnée du phosphore dans les grains. Le projet montre que ces composantes peuvent être phénotypées, quantifiées et intégrées dans un schéma de sélection moderne reliant, pour la première fois, racines → canopée → rendement → génétique.

Ainsi, PGEN BW apporte non seulement des résultats scientifiques majeurs, mais propose aussi un itinéraire technologique complet pour développer des variétés plus efficaces et compatibles avec les enjeux actuels de réduction des intrants phosphatés. Ce pipeline — Les techniques de phénotypage racinaire → indices drone → GWAS → prédiction génomique → validation champ sur sols ≤ 15 ppm — offre une base solide pour accélérer l'amélioration génétique et orienter l'agronomie vers une utilisation plus durable et stratégique du phosphore, dans un contexte où cette ressource devient, plus que jamais, un facteur limitant de la résilience des systèmes céréaliers.

Références bibliographiques

- Atanda, S. A., Steffes, J., Lan, Y., Al Bari, M. A., Kim, J., Morales, M., Johnson, J. P., Saldares, R., Worral, H., Piche, L., Ross, A., Grusak, M., Coyne, C., McGee, R., Rao, J., & Bandido, N.** (2022). Multi-trait genomic prediction improves selection accuracy for enhancing seed mineral concentrations in pea. *The Plant Genome*, 15(4), e20260. <https://doi.org/10.1002/tpg2.20260>
- Batten, G., Wardlaw, I., & Aston, M.** (1986). Growth and the distribution of phosphorus in wheat developed under various phosphorus and temperature regimes. *Australian Journal of Agricultural Research*, 37(5), 459. <https://doi.org/10.1071/ar9860459>
- Bélanger, G., Ziadi, N., Pageau, D., Grant, C., Högnäsbacka, M., Virkajärvi, P., & others.** (2015). A model of critical phosphorus concentration in the shoot biomass of wheat. *Agronomy Journal*, 107(3), 963-970. <https://doi.org/10.2134/agronj14.0451>
- Billen, G., Aguilera, E., Einarsson, R., & others.** (2021). Reshaping the European agro-food system and closing its nitrogen cycle. *One Earth*, 4, 839-850. <https://doi.org/10.1016/j.oneear.2021.05.008>
- Cadot, S., Bélanger, G., Ziadi, N., Morel, C., & Sinaj, S.** (2018). Critical plant and soil phosphorus for wheat, maize, and rapeseed after 44 years of P fertilization. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 112(3), 417-433. <https://doi.org/10.1007/s10705-018-9956-0>
- Cu, S. T., Guild, G., Nicolson, A., Velu, G., Singh, R. P., & Stangoulis, J.** (2020). Genetic dissection of zinc, iron, copper, manganese and phosphorus in wheat grain and rachis at two developmental stages. *Plant Science*, 291, 110338. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2019.110338>
- Dash, J., & Curran, P. J.** (2007). Evaluation of the MERIS terrestrial chlorophyll index (MTCI). *Advances in Space Research*, 39(1), 100-104. <https://doi.org/10.1016/j.asr.2006.02.034>
- European Commission.** (2021). Commission Regulation (EU) 2021/1323 of 10 August 2021 amending Regulation (EC) No 1881/2006 as regards maximum levels of contaminants in foodstuffs (L 288/13 (Journal officiel)). *Official Journal of the European Union*. <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/EN/TXT/?uri=CELEX%3A32021R1323>
- Genchi, G., Sinicropi, M. S., Lauria, G., Carocci, A., & Catalano, A.** (2020). The Effects of Cadmium Toxicity. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 17(11), 3782. <https://doi.org/10.3390/ijerph17113782>
- George, T. S., Brown, L. K., Newton, A. C., Hallett, P. D., Sun, B. H., Thomas, W. T. B., & White, P. J.** (2011). Impact of soil tillage on the robustness of the genetic component of variation in phosphorus (P) use efficiency in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Plant and Soil*, 339(1-2), 113-123. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-0209-5>
- Gitelson, A. A., Viña, A., Ciganda, V., Rundquist, D. C., & Arkebauer, T. J.** (2005). Remote estimation of canopy chlorophyll content in crops. *Geophysical Research Letters*, 32(8), 2005GL022688. <https://doi.org/10.1029/2005GL022688>
- Haboudane, D.** (2004). Hyperspectral vegetation indices and novel algorithms for predicting green LAI of crop canopies : Modeling and validation in the context of precision agriculture. *Remote Sensing of Environment*, 90(3), 337-352. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2003.12.013>
- Heffer, P.** (2013). Assessment of Fertilizer Use by Crop at the Global Level 2010-2010/11. *International Fertilizer Association (IFA)*. <https://www.fertilizer.org/resource/assessment-of-fertilizer-use-by-crop-at-the-global-level-2010-2010-11/>
- Jeudy, C., Adrian, M., Baussard, C., Bernard, C., Bernaud, E., Bourion, V., & others.** (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, 31. <https://doi.org/10.1186/s13007-016-0125-8>
- Kriegler, F. J., Malila, W. A., Nalepka, R. F., & Richardson, W.** (1969). Preprocessing transformations and their effects on multispectral recognition. *Proceedings of the Sixth International Symposium on Remote Sensing of Environment*.
- Li, B., Boiarkina, I., Young, B., Yu, W., & Singhal, N.** (2016). Prediction of Future Phosphate Rock : A Demand Based Model. *Journal of Environmental Informatics*. <https://doi.org/10.3808/jei.201700364>
- Mastrangelo, A. M., & Cattivelli, L.** (2021). What Makes Bread and Durum Wheat Different? *Trends in Plant Science*, 26(7), 677-684. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.01.004>
- Meuwissen, T. H. E., Hayes, B. J., & Goddard, M. E.** (2001). Prediction of Total Genetic Value Using Genome-Wide Dense Marker Maps. *Genetics*, 157(4), 1819-1829. <https://doi.org/10.1093/genetics/157.4.1819>
- Milner, M. J., Howells, R. M., Craze, M., Bowden, S., Graham, N., & Wallington, E. J.** (2018). A PSTOL-like gene, TaPSTOL, controls a number of agronomically important traits in wheat. *BMC Plant Biology*, 18(1), 115. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1331-4>
- Neto, A. P., Favarin, J. L., Hammond, J. P., Tezotto, T., & Couto, H. T. Z.** (2016). Analysis of Phosphorus Use Efficiency Traits in Coffea Genotypes Reveals Coffea arabica and Coffea canephora Have Contrasting Phosphorus Uptake and Utilization Efficiencies. *Frontiers in Plant Science*, 7. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00408>
- Neumann, G., George, T. S., & Plassard, C.** (2009). Strategies and methods for studying the rhizosphere—The plant science toolbox. *Plant and Soil*, 321, 431-456. <https://doi.org/10.1007/s11104-009-9990-9>
- Ouyang, X., Hong, X., Zhao, X., Zhang, W., He, X., Ma, W., Teng, W., & Tong, Y.** (2016). Knock out of the PHOSPHATE 2 Gene TaPHO2-A1 Improves Phosphorus Uptake and Grain Yield under Low Phosphorus Conditions in Common Wheat. *Scientific Reports*, 6(1), 29850. <https://doi.org/10.1038/srep29850>
- Raboy, V.** (2020). Low phytic acid Crops : Observations Based on Four Decades of Research. *Plants*, 9(2), 140. <https://doi.org/10.3390/plants9020140>
- Richardson, A. E., Lynch, J. P., Ryan, P. R., Delhaize, E., Smith, F. A., Smith, S. E., Harvey, P. R., Ryan, M. H., Veneklaas, E. J., Lambers, H., Oberson, A., Culvenor, R. A., & Simpson, R. J.** (2011). Plant and microbial strategies to improve the phosphorus efficiency of agriculture. *Plant and Soil*, 349(1-2), 121-156. <https://doi.org/10.1007/s11104-011-0950-4>

Rose, T. J., Pariasca-Tanaka, J., Rose, M. T., Fukuta, Y., & Wissuwa, M. (2010). Genotypic variation in grain phosphorus concentration, and opportunities to improve P-use efficiency in rice. *Field Crops Research*, 119(1), 154-160. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2010.07.004>

Rose, T. J., Rose, M. T., Pariasca-Tanaka, J., Heuer, S., & Wissuwa, M. (2011). The Frustration with Utilization : Why Have Improvements in Internal Phosphorus Utilization Efficiency in Crops Remained so Elusive? *Frontiers in Plant Science*, 2. <https://doi.org/10.3389/fpls.2011.00073>

Rose, T. J., & Wissuwa, M. (2012). Rethinking Internal Phosphorus Utilization Efficiency. In *Advances in Agronomy* (Vol. 116, p. 185-217). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394277-7.00005-1>

Rouse, J. W., Haas, R. H., Schell, J. A., & Deering, D. W. (1974). Monitoring vegetation systems in the Great Plains with ERTS (NASA Special Publication 351). NASA Goddard Space Flight Center.

Schoumans, O. F., Bouraoui, F., Kabbe, C., Oenema, O., & Van Dijk, K. C. (2015). Phosphorus management in Europe in a changing world. *AMBIO*, 44(S2), 180-192. <https://doi.org/10.1007/s13280-014-0613-9>

Sillo, F., Salon, C., Lamboeuf, M., Montesano, V., Summerer, S., Petrozza, A., Conte, A., Bergese, F., Degan, F., Balestrini, R., & Jeudy, C. (2025). A novel P indicator to evaluate bread wheat (*Triticum aestivum*) genotypes to identify tolerance to phosphorus deficiency based on two distinct root phenotyping platforms. *Annals of Botany*, 136(5-6), 1203-1218. <https://doi.org/10.1093/aob/mcaf091>

Soumya, P. R., Burrridge, A. J., Singh, N., Batra, R., Pandey, R., Kalia, S., Rai, V., & Edwards, K. J. (2021). Population structure and genome-wide association studies in bread wheat for phosphorus efficiency traits using 35 K Wheat Breeder's Affymetrix array. *Scientific Reports*, 11(1), 7601. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-87182-2>

Teng, W., Zhao, Y.-Y., Zhao, X.-Q., He, X., Ma, W.-Y., Deng, Y., Chen, X.-P., & Tong, Y.-P. (2017). Genome-wide Identification, Characterization, and Expression Analysis of PHT1 Phosphate Transporters in Wheat. *Frontiers in Plant Science*, 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00543>

Tucker, C. J. (1979). Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote Sensing of Environment*, 8(2), 127-150. [https://doi.org/10.1016/0034-4257\(79\)90013-0](https://doi.org/10.1016/0034-4257(79)90013-0)

Uffellmann, E., Huang, Q. Q., Munung, N. S., De Vries, J., Okada, Y., Martin, A. R., Martin, H. C., Lappalainen, T., & Posthuma, D. (2021). Genome-wide association studies. *Nature Reviews Methods Primers*, 1(1), 59. <https://doi.org/10.1038/s43586-021-00056-9>

Valkama, E., Uusitalo, R., Ylivainio, K., Virkajarvi, P., & Turtola, E. (2009). Phosphorus fertilization : A meta-analysis of 80 years of research in Finland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 130(3-4), 75-85. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2008.12.004>

Wang, F., King, J. D. M., Rose, T., Kretzschmar, T., & Wissuwa, M. (2017). Can natural variation in grain P concentrations be exploited in rice breeding to lower fertilizer requirements? *PLOS ONE*, 12(6), e0179484. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0179484>

Wang, F., Rose, T., Jeong, K., Kretzschmar, T., & Wissuwa, M. (2016). The knowns and unknowns of phosphorus loading into grains, and implications for phosphorus efficiency in cropping systems. *Journal of Experimental Botany*, 67(5), 1221-1229. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv517>

Wang, K., Cui, K., Liu, G., Xie, W., Yu, H., Pan, J., Huang, J., Nie, L., Shah, F., & Peng, S. (2014). Identification of quantitative trait loci for phosphorus use efficiency traits in rice using a high density SNP map. *BMC Genetics*, 15(1), 155. <https://doi.org/10.1186/s12863-014-0155-y>

Wissuwa, M., Mazzola, M., & Picard, C. (2009). Novel approaches in plant breeding for rhizosphere-related traits. *Plant and Soil*, 321(1-2), 409-430. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9693-2>

Xie, Q., Dash, J., Huang, W., Peng, D., Qin, Q., Mortimer, H., Casa, R., Pignatti, S., Laneve, G., Pascucci, S., Dong, Y., & Ye, H. (2018). Vegetation Indices Combining the Red and Red-Edge Spectral Information for Leaf Area Index Retrieval. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, 11(5), 1482-1493. <https://doi.org/10.1109/JSTARS.2018.2813281>

Xu, C., Zhang, H., Sun, J., Guo, Z., Zou, C., Li, W.-X., Xie, C., Huang, C., Xu, R., Liao, H., Wang, J., Xu, X., Wang, S., & Xu, Y. (2018). Genome-wide association study dissects yield components associated with low-phosphorus stress tolerance in maize. *Theoretical and Applied Genetics*, 131(8), 1699-1714. <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3108-4>

Zhang, H., & Wang, H. (2015). QTL mapping for traits related to P-deficient tolerance using three related RIL populations in wheat. *Euphytica*, 203(3), 505-520. <https://doi.org/10.1007/s10681-014-1248-4>

Zhao, D. N., Zheng, S. S., Naeem, M. K., Niu, J. Q., Wang, N., Li, Z. J., & others. (2018). Screening wheat genotypes for better performance on reduced phosphorus supply by comparing glasshouse experiments with field trials. *Plant and Soil*, 430, 349-360. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3728-4>

Ziadi, N., Bélanger, G., Cambouris, A. N., Tremblay, N., Nolin, M. C., & Claessens, A. (2008). Relationship between phosphorus and nitrogen concentrations in spring wheat. *Agronomy Journal*, 100(1), 80-86. <https://doi.org/10.2134/agronj2007.0119>