



**HAL**  
open science

# Croissance racinaire en verger de pêchers - Influence de la disponibilité en assimilats carbonés et des contraintes du sol

Carole Bécel

► **To cite this version:**

Carole Bécel. Croissance racinaire en verger de pêchers - Influence de la disponibilité en assimilats carbonés et des contraintes du sol. Sciences agricoles. Université d'Avignon, 2010. Français. NNT : 2010AVIG0627 . tel-00518376

**HAL Id: tel-00518376**

**<https://theses.hal.science/tel-00518376v1>**

Submitted on 17 Sep 2010

**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.

Ecole doctorale : **SIBAGHE**, Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie,  
Géosciences, Hydrosociences, Environnement  
Spécialité : **Sciences Agronomiques**

## THÈSE

présentée pour obtenir le grade de Docteur en Sciences Agronomiques de  
l'Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse



Croissance racinaire en verger de pêchers.  
Influence de la distribution de l'eau dans le sol et de la disponibilité en  
assimilats carbonés.

*par*

**Carole BÉCEL**

Soutenue le 29 juin 2010 devant le jury composé de

Xavier Draye, Chargé de Cours, Université catholique de Louvain

Rapporteur

Marie-Pascale Prud'Homme, Professeur, Université de Caen

Rapporteur

Alain Mollier, Chargé de recherche, INRA de Bordeaux

Examineur

Huguette Salanon, Professeur, Université d'Avignon

Examineur

Loïc Pagès, Directeur de Recherche, INRA Avignon

Directeur de thèse

Gilles Vercambre, Chargé de Recherche, INRA Avignon

Co-Encadrant de thèse

## Remerciements

Ce travail a été effectué à l'Unité Plantes et Systèmes de Culture Horticoles de l'INRA d'Avignon. Je tiens à remercier en tout premier lieu **Loïc Pagès** et **Gilles Vercambre**, qui m'ont suivi pendant ces trois années, pour leurs conseils, leurs discussions et critiques constructives, leur disponibilité et leur complémentarité. J'ai vraiment apprécié de travailler avec vous, merci pour tout ce que vous m'avez transmis.

Merci à Christophe Jourdan du CIRAD de Montpellier, Claude Doussan de l'Unité Emmah et à Daniel Plénet de l'Unité PSH pour leurs précieux conseils amenés lors des comités de thèse, pour avoir partagé leur connaissance, et rendu cette étude plus pertinente. Merci à Catherine Picon-Cochard de l'INRA de Clermont-Ferrand, pour son aide scientifique et matériel.

Merci aux membres du jury, Marie-Pascale Prud'homme de l'INRA de Caen, Xavier Draye de l'Université de Louvain (Belgique), Alain Mollier de l'INRA de Bordeaux et Huguette Salanon de l'Université d'Avignon, qui ont accepté d'évaluer ce travail, malgré leur importante charge de travail.

Merci à Valérie Serra et Josiane Hostaléry, qui m'ont toujours accompagné sur le terrain avec le sourire et la motivation, équipées de bottes ou d'un chapeau de paille pour se protéger du fameux cagniard provençal. Pour le lavage des monolithes, le dépouillement des filets de recolonisation, et ... et... tout ça. Merci à Christian Vigne pour la conception des outils adéquats pour les différentes expérimentations.

Merci à ceux qui ont contribué à ce travail, de près ou de loin : Fred pour son assistance informatique, l'équipe du laboratoire d'analyse de l'Unité PSH pour leur travail et la priorité qu'elle accorde aux doctorants, le secrétariat de PSH, l'Unité expérimentale du domaine pour leur aide technique et l'entretien du verger, Frédérique Fabre et Olivier Martin pour leur aide en statistiques, Bohdan Konopka pour ses conseils et pour m'avoir accompagné au terrain pour creuser et chercher les racines (les volontaires ne courraient pas les couloirs de l'Unité !). Merci aux adeptes de la pause-thé et à Kiki qui le préparait avec amour.

Merci aux doctorants que j'ai côtoyé pendant ces trois années, Benoît (le calme), Capucine (la speed), Hazem (le mystérieux), Rémy (le p'tit dernier) et surtout à ma Safaa Najla (Safaax pour les intimes) avec qui j'ai partagé mon bureau mais surtout une grande amitié qui n'est pas prête de s'effacer.

Merci aux avignonnais qui n'en sont pas, des autres Unité de l'INRA d'Avignon, Julie, Marie, Myriam, Jérémy, Maxime, Albert (mon coach de la dernière ligne droite), et ceux d'ailleurs, Camille, Isabelle (la folle), Chipo (l'étrangère), François, Julien et ... et Servane Penvern bien sûr ! aux volleyeurs, aux basketteurs...

Merci à mes parents, à mes frères, à toute ma famille en générale, qui ont été loin géographiquement (♪ je voulais revoir ma normandie...♪) mais qui m'ont soutenu tout au long de mon parcours avignonnais. Merci à toi aussi qui m'a accompagné dans cette entreprise qu'est la thèse.

*Merci, Merci, Merci à tous !*



# TABLE DES MATIERES

Remerciements .....	1
<b>Introduction .....</b>	<b>7</b>
Contexte de l'étude et questions scientifiques .....	9
Objectifs et démarche adoptée pour l'étude .....	11
Plan de thèse.....	11
<b>Etude Bibliographique.....</b>	<b>13</b>
<b>1. Le système racinaire des arbres : une architecture complexe.....</b>	<b>15</b>
1.1. Polymorphisme racinaire.....	15
1.1.1. L'ordre.....	15
1.1.2. La couleur.....	15
1.1.3. Le diamètre.....	16
1.1.4. L'âge.....	16
1.1.5. La hiérarchisation.....	17
1.2. Principaux processus d'édification du système racinaire.....	18
1.2.1. Elongation .....	18
1.2.2. Croissance radiale .....	21
1.2.3. Ramification .....	21
1.2.4. Mortalité.....	22
<b>2. Le développement racinaire influencé par des facteurs exogènes et endogènes .....</b>	<b>23</b>
2.1. Allocation en assimilats carbonés .....	23
2.1.1. Les racines : organes puits et source pour le carbone .....	24
2.1.2. Variation de l'offre en assimilats carbonés .....	24
2.2. Régulation hormonale du développement racinaire.....	26
2.3. Facteurs pédoclimatiques .....	26
2.3.1. Disponibilité hydrique.....	27
2.3.2. Température du sol.....	28
2.3.3. Densité apparente .....	29
2.3.4. Fertilisation azotée .....	30
2.4. Croissance racinaire dans le fonctionnement intégré de la plante.....	30
<b>3. La modélisation de l'architecture du système racinaire.....</b>	<b>32</b>
3.1. Modèles intégrant l'allocation en carbone .....	33
3.2. Modèles intégrant les propriétés du sol.....	34

## **Matériels et Méthodes ..... 37**

<b>1. L'expérimentation au verger.....</b>	<b>39</b>
1.1. Conditions environnementales .....	40
1.2. Traitements expérimentaux .....	41
1.2.1. Gestion de l'irrigation .....	41
1.2.2. L'éclaircissage des arbres.....	42
1.2.3. Dispositif expérimental .....	43
1.3. Méthodes d'observation des racines.....	43
1.3.1. Les monolithes .....	43
1.3.2. Les filets de recolonisation.....	45
1.3.3. Les minirhizotrons.....	46
1.3.4. Les cartes d'impacts .....	47
1.4. Caractérisation des propriétés du sol.....	49
1.4.1. L'humidimètre neutron et le densimètre gamma .....	49
1.4.2. La tomographie de résistivité électrique .....	50
1.4.3. La résistance à la pénétration .....	52
1.5. Mesures de la disponibilité en assimilats carbonés dans les racines.....	53
1.5.1. Prélèvement des tissus corticaux de racines.....	53
1.5.2. Prélèvements de pointes racinaires .....	54
1.6. Suivi des parties aériennes .....	54
1.6.1. Croissance des fruits et rendement.....	54
1.6.2. Développement de la partie aérienne végétative.....	55
1.6.3. Evolution de la section de tronc .....	55
1.6.4. Evolution du potentiel hydrique.....	55
<b>2. L'expérimentation en pots sous serre.....</b>	<b>56</b>
2.1. Matériel végétal et conditions de culture .....	56
2.2. Préparation du sol et traitements expérimentaux .....	56
2.3. Suivi de la culture et récolte .....	57
2.4. Propriétés du sol remanié .....	58

## **Croissance du système racinaire et fonctionnement de la plante entière .... 59**

<b>1. Fonctionnement intégré du pêcher .....</b>	<b>63</b>
1.1. Evolution des disponibilités hydriques au verger .....	63
1.2. Statut hydrique de l'arbre .....	64
1.3. Croissance et allocation.....	65
1.3.1. Biomasse aérienne, végétative et reproductive .....	65
1.3.2. Biomasse totale : aérienne végétative et racinaire.....	67
1.3.3. Croissance des fruits.....	68
1.3.4. Section tronc, variable intégrative des contraintes.....	70
1.4. Transpiration et l'acquisition du carbone.....	71
<b>2. Discussion.....</b>	<b>72</b>

## **Variabilité temporelle de la croissance racinaire..... 75**

<b>1. Introduction .....</b>	<b>79</b>
<b>2. Matériel et Méthodes .....</b>	<b>81</b>
2.1. Plant material and treatments .....	81
2.2. Plant measurements .....	82
2.3. Carbohydrate measurements in root tip and root bark .....	83
2.4. Data analyses and statistics .....	83
<b>3. Results .....</b>	<b>85</b>
3.1. Experimental conditions .....	85
3.2. Effects of treatments on pre-dawn water potential and fruit yield .....	85
3.3. Seasonal above-ground development and root growth .....	87
3.4. Carbohydrate contents in the proximal part of roots .....	89
3.5. Carbohydrate contents in the distal part of roots .....	91
<b>4. Discussion .....</b>	<b>91</b>
<b>5. Conclusion .....</b>	<b>94</b>
<b>6. Acknowledgments .....</b>	<b>94</b>

## **Variabilité spatiale des caractéristiques du sol et croissance racinaire..... 95**

<b>1. Caractérisation des différents types de sol.....</b>	<b>99</b>
<b>2. Répartition des racines au verger .....</b>	<b>101</b>
2.1. Propriétés du sol .....	101
2.2. Répartition spatiale des racines .....	103
<b>3. Effets de la résistance à la pénétration sur les processus d'édification du système racinaire .....</b>	<b>108</b>
3.1.1. Elongation .....	108
3.1.2. Ramification .....	111
3.1.3. Degré de hiérarchisation du système racinaire .....	113
<b>4. Discussion .....</b>	<b>115</b>

## **Conclusions et Perspectives .....**

<b>1. Bilan des connaissances acquises .....</b>	<b>121</b>
<b>2. Perspectives de recherche .....</b>	<b>124</b>

## **Références Bibliographiques..... 127**

## **Annexe 1: Estimation de la vitesse d'élongation .....**

<b>141</b>
------------



# Introduction

---



Ce travail de thèse est autonome, mais intégré dans le cadre du projet européen « IRRIVAL ». Ce projet vise à une meilleure gestion de l'irrigation en verger, avec des objectifs d'économie de la ressource en eau (en termes de quantité), et un volet sur la qualité de l'eau (salinité, valorisation d'eau usée). La réduction de l'utilisation de la ressource hydrique est développée autour de 3 axes complémentaires :

- (i) une meilleure compréhension du fonctionnement de l'arbre sous contrainte hydrique jusqu'aux conséquences en termes de rendements et de qualité des produits récoltés,
- (ii) le développement d'outils de diagnostic, à l'échelle de la parcelle et de l'arbre, de la disponibilité en eau du sol et/ou du statut hydrique de la plante,
- (iii) l'établissement de stratégies d'irrigation permettant une meilleure efficacité d'utilisation de la ressource.

Différentes espèces d'arbres fruitiers sont concernées (pêchers, oliviers, amandiers et citrus). Le projet a rassemblé plusieurs équipes du bassin méditerranéen (Maroc, Liban, Grèce, Espagne, Italie, Pays-Bas, France), dont deux équipes françaises du centre INRA d'Avignon (« Plantes et Systèmes de culture Horticoles » et « Environnement Méditerranéen et Modélisation des Agro-Hydrosystèmes »).

### **Contexte de l'étude et questions scientifiques**

Au niveau européen, l'Italie et l'Espagne représentent environ 70 % de la production, contre 16 % pour la Grèce et 9 % pour la France (Agreste 2008). En France, le pêcher constitue au niveau national la deuxième espèce fruitière d'importance économique après le pommier, avec une production en 2008 estimée à 282 000 tonnes. Cette production en 2008 était à 96 % récoltée dans les régions Languedoc-Roussillon, Rhône-Alpes, et Provence-Alpes-Côte d'Azur qui concentraient 91% des surfaces cultivées en pêchers. Dans ces régions, de par les précipitations estivales souvent insuffisantes et la forte demande climatique, les apports d'eau doivent être complétés par l'irrigation en arboriculture. Actuellement, le prix payé au producteur dépend du calibre des fruits, et très rarement des teneurs en sucres solubles. Le calibre final est donc déterminant sur le revenu du producteur et dépend fortement de l'irrigation et de l'éclaircissage des fruits de l'arbre. En effet, l'irrigation, l'éclaircissage des fruits mais aussi la taille des arbres (de formation et d'entretien) représentent des actes techniques clés, dans la conduite d'un verger de pêchers, qui conditionnent les équilibres sources/puits au sein de l'arbre. Ces actes sont décisifs car i) l'irrigation a un impact positif sur le rendement final et le calibre des fruits, mais un impact négatif sur la teneur en sucres solubles (Crisosto et al. 1997, Naor et al. 2001, Mahhou et al. 2006), et ii) l'éclaircissage a un fort impact sur le calibre des fruits et la teneur en sucres

solubles (Crisosto et al. 1997, Mahhou et al. 2006). Au niveau coût, les coûts d'irrigation sont souvent faibles jusqu'à aujourd'hui, contrairement aux coûts de l'éclaircissage et de la taille qui, totalement manuels en pêcher, sont un des postes financiers majeurs, avec des coûts associés à la main d'œuvre environ dix fois plus élevés que ceux consacrés aux produits phytosanitaires (Plénet et al. 2006).

Pour satisfaire aux exigences d'une agriculture durable, l'arboriculture fruitière doit donc mieux gérer ses besoins et faire d'importantes économies en eau en réduisant les apports via l'irrigation, en particulier en milieu méditerranéen. Il convient donc de développer des pratiques culturales et de mettre au point des outils et méthodes permettant de réduire ces apports. Pour ce faire, les techniques d'irrigation localisées, micro-aspersion ou goutte à goutte, sont pertinentes pour l'économie d'eau possible (réduction de l'évaporation) et la diminution des traitements fongicides par rapport à l'aspersion. Mais ces irrigations localisées induisent une très forte hétérogénéité au niveau du sol, avec l'existence de volumes de sols dans lesquels la disponibilité en eau est très différente du reste de la parcelle. La mise en œuvre de ces pratiques d'irrigation demande une meilleure connaissance du fonctionnement de l'arbre dans ces conditions très hétérogènes, et en particulier sur la manière dont les racines colonisent le sol, et déterminent *in fine* l'absorption de l'eau. Pour dépasser le simple constat de l'hétérogénéité de la colonisation des racines, vu classiquement au travers de la variation des densités racinaires en fonction de la profondeur et de la distance aux goutteurs (Ruiz-Sánchez et al. 2005), l'étude de la mise en place de l'architecture racinaire doit permettre de mieux intégrer (i) les processus de développement des racines en lien avec le milieu (teneur en eau notamment, ou encore densité apparente du sol) et (ii) le fonctionnement de la plante entière sous contrainte hydrique. Le développement du système racinaire est en effet affecté par le fonctionnement global de l'arbre. L'irrigation et l'éclaircissage affectent fortement l'activité des sources (photosynthèse) et des puits, et modifient l'allocation du carbone dans la plante. Chez des arbres peu chargés, la quantité de carbone allouée dans les fruits représente 15% de la matière sèche produite à la récolte contre 21% chez des arbres non éclaircis (Miller et Walsh 1988b). L'éclaircissage, en réduisant le nombre de fruits, permettrait une allocation des assimilats carbonés plus importante vers les organes puits restants, et notamment les racines. Or l'architecture du système racinaire est sensible aux variations de teneurs en sucre des tissus racinaires (Bingham et Stevenson 1993, Freixes et al. 2002). La disponibilité en assimilats carbonés pour les racines dépend de l'offre et de la demande qui varient au cours du temps. En effet, le stockage et la mobilisation des réserves carbonées et la mise en place des feuilles photosynthétiquement actives induisent une variation saisonnière forte de l'offre en assimilats carbonés. Et la disponibilité en assimilats pour les racines dépend aussi de la force de puits des autres organes en croissance.

Le développement du système racinaire est donc contraint à la fois par la disponibilité en eau du sol (locale et globale) et par l'allocation des assimilats carbonés, sous

l'influence des relations source/puits. Si les effets de l'irrigation et de l'éclaircissage sur la phénologie et le développement des parties aériennes sont relativement bien renseignés chez les arbres fruitiers (Chalmers et Wilson 1978, Berman et DeJong 1996, Berman et DeJong 1997, Solari et al. 2006), les études sur le développement du système racinaire sont beaucoup plus rares, aussi bien sur la spatialisation du système racinaire que sur sa dynamique de croissance. Aussi, les effets des caractéristiques du sol sur l'architecture racinaire ont souvent été étudiés chez de petites plantes comme les céréales (Barley 1962, Kirby et Bengough 2002, Bingham et Bengough 2003, Konopka et al. 2009) mais assez peu chez les plantes pérennes (Taylor et Ratliff 1969, Thaler et Pages 1999, Lecompte et al. 2005).

### **Objectifs et démarche adoptée pour l'étude**

L'étude traite de la variabilité temporelle et spatiale de la croissance racinaire, et plus précisément de la mise en place de l'architecture racinaire, chez le pêcher, en lien avec les pratiques culturales (l'irrigation et l'éclaircissage).

La démarche adoptée dans l'étude réalisée a donc été:

- d'étudier la dynamique de croissance du système racinaire et des caractéristiques de son architecture, en replaçant la croissance du système racinaire dans le fonctionnement global de l'arbre,
- de localiser spatialement les racines au verger en fonction des caractéristiques locales du sol,
- de quantifier les effets des caractéristiques du sol sur les processus de mise en place de l'architecture racinaire, induisant la répartition spatiale observée au verger.

Ce travail s'appuie sur une expérimentation en verger de pêcher et sur une expérimentation en conditions plus contrôlées (pots sous serre), en modulant la disponibilité en assimilats carbonés de l'arbre, la disponibilité en eau du sol et la densité du sol.

### **Plan de thèse**

Ce manuscrit est organisé en six chapitres principaux. Le chapitre 1 dresse une synthèse bibliographique des recherches portant sur le développement racinaire. Nous aborderons notamment l'architecture racinaire, ses processus d'édification, les facteurs endogènes et exogènes influençant son développement, et enfin les modèles existants sur le développement de l'architecture racinaire.

Dans le chapitre 2, les matériels et méthodes mis en place et développés pour l'étude seront exposés.

Dans le chapitre 3, nous étudierons l'effet de différentes contraintes (disponibilité hydrique, disponibilité en assimilats, compactage du sol) sur le développement global de l'arbre.

Dans le chapitre 4, nous analyserons la dynamique saisonnière de la croissance et des caractéristiques architecturales des racines, en relation avec le développement des parties aériennes (fruits, rameaux), sous l'effet de l'irrigation et de l'éclaircissage.

Dans le chapitre 5, nous étudierons la répartition spatiale des racines au verger en lien avec les propriétés du sol (densité apparente, teneur en eau) et les effets directs de la contrainte mécanique du sol (résistance à la pénétration) sur les processus de développement des racines.

Le chapitre 6 permettra de synthétiser l'ensemble de ces résultats et d'en discuter leurs intérêts et portées.

Etude  
Bibliographique

---



## 1. Le système racinaire des arbres : une architecture complexe

L'architecture du système racinaire détermine la qualité de son ancrage et la capacité de la plante à acquérir et transporter les ressources du sol. Le système racinaire est caractérisé par sa structure et sa forme. La structure définit la nature des éléments (les différentes racines) qui constituent le système et leur arrangement (ordre, disposition, connexions) ; la forme définit la position spatiale des éléments et la géométrie de l'ensemble. Les éléments qui constituent le système racinaire des arbres ne sont pas aussi nettement différenciés que ceux des parties aériennes. En effet, tous les éléments sont appelés racines mais il existe une grande variété de types de racines.

### 1.1. Polymorphisme racinaire

Pour différencier les racines, différents critères peuvent être utilisés : l'ordre, le diamètre, la couleur de la racine, l'âge, et la hiérarchisation qui intègre les critères d'ordre et de diamètre.

#### 1.1.1. L'ordre

Le devenir d'une racine dépend notamment de son ordre. L'axe primaire (hypocotyle-radicule) se développe toujours en une racine pérenne orthogéotrope, le pivot, à croissance rapide, dont seront issues toutes les racines secondaires. Par contre, parmi ces nombreuses racines d'ordre 2, on note une forte hétérogénéité de développement (Pagès 1995). En effet, une large majorité va présenter une croissance définie et disparaître en quelques mois alors que certaines vont se pérenniser et devenir des racines principales ou macrorhizes (Coutts et Philipson 1987). Jourdan et Rey (1997) vont même jusqu'à différencier les caractéristiques de racines du même ordre mais ayant des directions de croissance différente (horizontale, verticale vers le haut et verticale vers le bas). Ainsi l'ordre des racines n'est pas un critère permettant à lui seul de caractériser une racine ; il est d'ailleurs une importante source de variation pour l'estimation des vitesses de croissance et de durée de vie des racines (Pagès et al. 1993).

#### 1.1.2. La couleur

Chez les espèces ligneuses, au moins deux couleurs de racines sont distinguées ; les blanches et les brunes dites « subérisées ». Bien que les termes de racines blanches et brunes soient des abus de langage et qu'il serait plus correct de considérer des segments de racine de

couleurs différentes, la communauté scientifique a communément accepté ce raccourci. Le brunissement de la racine est le résultat de la dégradation progressive des cellules corticales et de l'accumulation de tannin condensé (Esau 1989). Il en résulte une multitude d'états intermédiaires, et donc, de couleurs intermédiaires.

Le brunissement traduit une transition d'un état physiologique à un autre. Comas et al. (2000) ont observé une diminution de 77 % des activités métaboliques de la racine avec le brunissement de la racine. Les racines blanches ont une plus forte respiration que les racines brunes et un taux d'absorption plus important des macroéléments (azote, potassium, magnésium) (Baldi et al. 2010). Cependant le brunissement n'indique pas la détérioration de la racine voire sa mort (McKenzie et Peterson 1995). Au contraire, le brunissement diminue la mortalité racinaire en renforçant la résistance aux micro-organismes du sol (Wells et Eissenstat 2001).

### **1.1.3. Le diamètre**

Le diamètre n'est pas constant le long de la racine et il évolue avec son âge et l'environnement proche de la racine (substrat, obstacle). En effet, le diamètre diminue avec la dégradation des cellules corticales externes mais augmentera avec la mise en place des structures secondaires. Les racines sont souvent classées par classes de diamètres, fines vs grosses. Le seuil entre ces deux classes varie suivant les espèces mais aussi suivant les auteurs. Ainsi, certains considèrent les racines fines inférieures à 1 mm, 2 mm ou encore à 5 mm de diamètre. Les racines fines (<2 mm de diamètre) sont d'une importance primordiale dans la construction du système racinaire car elles peuvent représenter plus de 98% de la longueur totale du système racinaire pour moins de 20 % de la biomasse totale (Atkinson 1980). Joudan et Rey (1997) concluent que le diamètre est un des principaux critères à prendre en compte pour la différenciation des types de racines dans une optique d'analyse architecturale. Des racines de diamètres moyens différents de quelques dixièmes de millimètre peuvent avoir des fonctions et des morphologies bien distinctes (Wells et Eissenstat 2001). Wells et Eissenstat (2001) privilégient alors une classification basée sur les fonctions physiologiques.

### **1.1.4. L'âge**

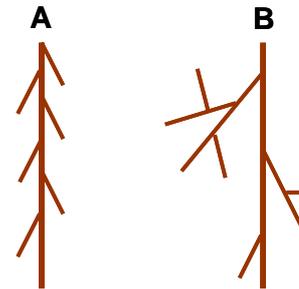
La durée de vie moyenne des racines fines est de l'ordre de 60 jours chez le pommier contre 300 jours chez le citronnier (Bouma et al. 2001). De nombreuses études ont montré que des racines d'âge différent sont aussi différentes d'un point de vue anatomique et physiologique (Atkinson et Wilson 1979, Palta et Nobel 1988, Lopez et Nobel 1991, McKenzie et Peterson 1995, Bouma et al. 2001, Kosola et al. 2002). Une racine âgée aura un

risque de mortalité plus faible et des capacités d'absorption des nutriments moindre qu'une jeune racine (Wells et al. 2002). L'évolution de ces capacités d'absorption dépend de l'espèce et de l'élément mesuré. Plusieurs études sur les plantes pérennes ont noté que les jeunes racines (la région apicale de la racine) avaient les plus fortes capacités d'absorption des nutriments (Atkinson et Wilson 1979, Van Rees et Comerford 1990, Comas et al. 2000, Bouma et al. 2001). Cependant, même si les racines plus âgées ont des capacités d'absorption de l'eau et des nutriments plus faibles, elles ne sont pas négligeables de par leur importante surface d'absorption potentielle.

### 1.1.5. La hiérarchisation

Cette notion de hiérarchisation des racines a été développée par Fitter (1982, 1996). Deux extrêmes types topologiques sont distingués : les systèmes racinaires hiérarchisés et les systèmes racinaires peu hiérarchisés. Un système racinaire hiérarchisé est un système où les racines latérales sont portées essentiellement par un axe racinaire principal (Figure 1). Un système racinaire peu hiérarchisé tend à avoir des racines d'ordre élevé, chaque racine latérale étant aussi racine porteuse d'autres racines.

Figure 1 : Représentation graphique d'un système racinaire hiérarchisé (A) et peu hiérarchisé (B).



Le degré de hiérarchisation s'étudie par la relation entre les diamètres de deux racines d'ordre consécutif, soit la relation entre le diamètre de la racine latérale et le diamètre de la racine porteuse. Le système racinaire se divise de façon à ce que la somme des diamètres des racines produites correspondent au diamètre de la racine divisée (Fitter et Stickland 1992). Par exemple, si une racine se divise en deux : soit les deux racines produites ont des diamètres identiques, soit une racine est grosse et l'autre fine, mais la somme des diamètres de ces deux racines sera toujours égale au diamètre de la racine divisée. Donc plus le système racinaire a des ordres de racines élevés, plus les racines sont fines, et plus leur diamètre sont proches, traduisant un faible degré de hiérarchisation. Au contraire si le système racinaire est peu ramifié, les racines latérales auront un diamètre nettement plus petit que le diamètre de la racine porteuse, le système sera alors davantage hiérarchisé.

Chez le prunier, Vercambre et al. (2003) ont caractérisé 5 types de racines en fonction de leur couleur, de leur vitesse de croissance axiale et radiale, de leur longueur finale, de leur diamètre apical et de leur durée de vie (Figure 2, Tableau 1).

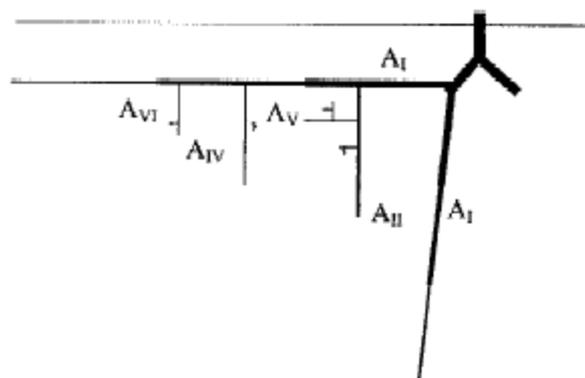


Figure 2: représentation schématique d'un système racinaire de prunier, avec les différents types de racines et leurs caractéristiques.

Tableau 1 : classification des racines en fonction de leurs caractéristiques morphologiques au sein du système racinaire du prunier (d'après Vercambre et al. 2003).

	$A_I$	$A_{II}$	$A_{III}$	$A_{IV}$	$A_V$	$A_{VI}$
Nature	woody	woody	woody	non-woody	non-woody	non-woody
Axial growth	indeterminate	indeterminate	determinate	determinate	determinate	determinate
Radial growth	high	intermediate	low	no	no	no
Range of length (cm)	> 1000	> 10	> 5	> 1	> 0.5	< 1
Apical diameter	1.25	0.90	0.40 ( $\pm 0.16$ )	0.29 ( $\pm 0.1$ )	0.21 ( $\pm 0.04$ )	0.18
Mortality	perennial	abscission	abscission	abscission	abscission	abscission
Carried types	$A_{II}, A_{III}, A_{IV}$	$A_{III}, A_{IV}, A_V$	$A_{IV}$	$A_V$	$A_{VI}$	-

C'est un ensemble de critères à la fois morphologiques, typologiques et physiologiques qui permet de distinguer les différents types de racines.

## 1.2. Principaux processus d'édification du système racinaire

L'architecture racinaire résulte d'un ensemble de processus de développement : l'élongation, la croissance radiale, la ramification et la mortalité des racines.

### 1.2.1. Elongation

La croissance en longueur est localisée à quelques millimètres de l'apex de la racine. Elle associe deux phénomènes : la division cellulaire par mitose au niveau du méristème et l'élongation des cellules produites. La zone de division cellulaire intense est située à

l'extrémité du cylindre vasculaire, et est protégée par la coiffe qui assiste la racine à la pénétration du sol.

### *La vitesse*

La vitesse d'élongation varie suivant l'espèce et peut atteindre  $0.8 \text{ cm.j}^{-1}$  chez le pêcher (Pagès et al. 1993) contre presque  $4 \text{ cm.j}^{-1}$  chez le bananier (Lecompte et al. 2003). Mais cette vitesse varie également suivant le type de racine et au sein d'un même type de racines. En effet, (Jourdan et Rey 1997) ont observé des vitesses d'élongation allant de  $0.44$  à  $1.02 \text{ cm.j}^{-1}$  pour les racines principales et allant de  $0.27$  à  $0.39 \text{ cm.j}^{-1}$  pour les racines latérales.

Plusieurs auteurs ont mis en évidence une corrélation positive entre la vitesse d'élongation d'une racine et son diamètre apical (Cahn et al. 1989, Pagès et al. 1995). Cependant, chez l'hévéa, Thaler et Pagès (1996) ont observé qu'en condition d'ombrage notamment, la relation entre la vitesse d'élongation et le diamètre apical n'était pas aussi bien corrélée. La vitesse d'élongation augmente avec le diamètre particulièrement quand ce dernier est inférieur à  $0.7 \text{ mm}$ , par contre, au-delà de ce diamètre la vitesse d'élongation est maximale (Figure 3). Pour un diamètre de racine donné, il existe une vitesse d'élongation potentielle, qui est atteinte quand aucune contrainte (physique, physiologique, climatique) n'affecte l'élongation de la racine. Au contraire, quand l'élongation d'une racine est contrainte, on parlera d'élongation effective.

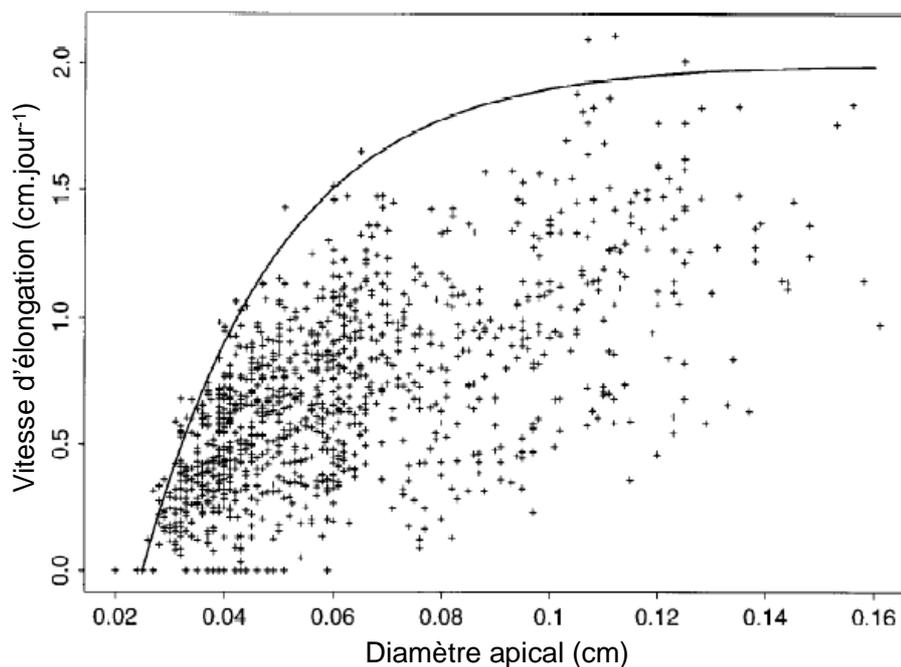


Figure 3 : Relation entre la vitesse d'élongation et le diamètre apical de différents types de racines. Chaque point (+) représente une donnée pour une racine à une date donnée. La courbe enveloppe est une fonction monomoléculaire des quantiles 95% et symbolise la vitesse d'élongation potentielle (d'après Thaler et Pagès 1998).

Une corrélation positive a également été observée entre la vitesse d'élongation d'une racine et la longueur de sa zone apicale non ramifiée, la LZANR, qui correspond à la distance entre l'apex et la première ramification (Pagès et Pellerin 1994, Pellerin et Tabourel 1995, Aguirrezabal et Tardieu 1996, Lecompte et al. 2001) (Figure 4).

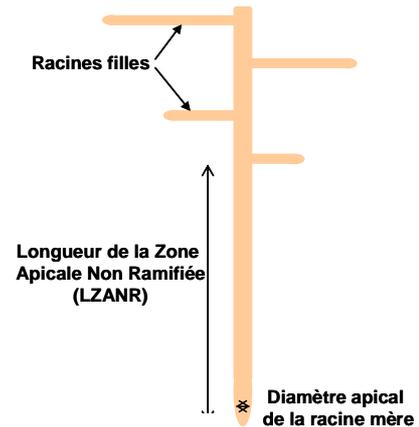


Figure 4 : schéma d'une racine

Les primordia sont initiés au cours de la croissance vers l'extrémité apicale de la racine porteuse. Après un certain temps de développement, correspondant au temps de développement des cellules de la jeune racine dans le cortex de la racine mère, le primordium émerge à la surface de la porteuse à quelques centimètres en retrait de l'apex. Et si le temps d'initiation et/ou d'émergence est identique pour tous les primordia, alors, puisque la zone d'élongation de la racine est située dans une zone plus proche de l'apex que la zone d'initiation, on observera une proportionnalité entre la vitesse d'élongation instantanée d'une racine et la LZANR. Le temps d'émergence du primordium est relativement constant suivant l'espèce et estimé à environ 7.4 jours chez le bananier (Lecompte et al. 2001). Ce temps peut-être décomposé ; il comprend le délai d'initiation du primordium (~ 3,7 jours) et le délai pour son émergence (~ 3,7 jours). Ce temps de développement semble constant pour une espèce malgré des conditions de cultures variables. En effet, Aguirrezabal et Tardieu (1996) ont proposé une relation unique pour les racines principales de tournesol observées en rhizotron en chambre de culture et au champ, et Mollier et Pellerin (1999) ont également trouvé que la relation était stable pour des racines de maïs poussant sous différents teneurs en phosphore. C'est une variable importante car classiquement, la mesure de la vitesse d'élongation est réalisée à travers une vitre (en rhizotron), et la vitesse mesurée reflète alors la vitesse d'élongation des racines à l'interface sol/vitre. Après estimation du temps d'initiation d'un primordium, par une expérimentation en rhizotrons par exemple, il est désormais possible d'estimer la vitesse d'élongation de racines extraites d'un sol non remanié, sorties de monolithes par exemple, à partir d'une donnée morphologique architecturale, la LZANR (Pagès et al. 2010).

Le diamètre apical renseigne sur la vitesse d'élongation potentielle et la LZANR sur la vitesse d'élongation effective des racines (Jourdan et Rey 1997). La différence entre la vitesse d'élongation potentielle et la vitesse d'élongation effective peut être expliquée par un effet de la disponibilité en assimilats et des conditions externes de croissance (Pagès 1995, Lecompte et al. 2003).

### *La durée*

La longueur d'une racine dépend de sa vitesse d'élongation et de la durée de son élongation. La durée de l'élongation varie suivant le type de racines et une racine ayant une élongation rapide aura tendance à croître plus longtemps, et *a contrario*, une racine ayant une faible croissance aura souvent une courte durée de vie (Wilcox 1968, Coutts 1987, Pagès et al. 1993, Pagès et Serra 1994, Lecompte et al. 2001, Lecompte et Pagès 2007).

Les racines qui ont cessé leur croissance, résultat d'une inactivité de leur méristème apical, sont aussi appelées « racines dormantes ». Cette dormance racinaire peut-être programmée ou induite par exemple par une teneur en eau du sol faible et critique (Leshem 1970). Richards et Cockroft (1975) ont même observé une reprise de la croissance des racines dormantes par ré-humidification du milieu.

#### **1.2.2. Croissance radiale**

La croissance radiale résulte de la mise en place de l'assise libéro-ligneuse dont l'activité cyclique engendre vers l'intérieur le bois secondaire, et vers l'extérieur le liber secondaire. La croissance radiale assure un rôle important pour la qualité de l'ancrage (Coutts 1987). L'augmentation de la section de racine augmente davantage chez des arbres jeunes que chez des arbres âgés, et est aussi plus précoce dans les régions basales des racines, proches du tronc (Deans et Ford 1986). La surface en contact avec le sol d'un segment de racines augmente avec son diamètre, mais parallèlement les capacités d'absorption de la racine vont diminuer avec son âge (Atkinson et Wilson 1979, Van Rees et Comerford 1990, Comas et al. 2000, Bouma et al. 2001). Cependant, les racines les plus grosses ont une capacité de conductance hydrique plus grande (Fiscus et Markhart 1979), de par l'augmentation du nombre et/ou du diamètre des vaisseaux conducteurs. En cela, la croissance radiale permet de développer considérablement les capacités conductrices des racines pour le transfert de l'eau

#### **1.2.3. Ramification**

##### *Le processus d'initiation*

La racine fille prend naissance au niveau du péricycle de la racine mère des suites d'une accumulation de cellules, c'est le stade primordium. Le primordium augmente en longueur, pénètre le cortex puis émerge de la surface. L'endoderme est alors percé pour laisser croître le primordium, et les cellules corticales sont déformées voire dégradées par des enzymes. La durée entre l'état de primordium d'une racine et son émergence est relativement constante suivant l'espèce et estimée à 3.7 jours chez le bananier (Lecompte et al. 2001).

### *Caractérisation de la ramification*

La zone de ramification de la racine porteuse s'étend à mesure de sa croissance, ainsi les ramifications les plus proches de l'apex sont en général les plus jeunes, on parle alors de ramification acropète. Mais la ramification n'est pas strictement acropète puisqu'il existe aussi des « reperçements » tardifs. Au-delà de la zone apicale non ramifiée, la densité de ramification augmente rapidement puis diminue en lien avec la mortalité, pouvant entraîner des variations de 0 à 4 racines.cm<sup>-1</sup> le long de l'axe des racines chez le prunier (Vercambre et al. 2003). La densité de ramification est alors d'autant plus faible que la racine est âgée.

#### **1.2.4. Mortalité**

L'étude de la mortalité est souvent basée sur l'observation de la variation de la densité de ramification le long des axes, et sur le fait que l'émergence de racines filles est constante dans le temps et localisée au niveau apical (Pagès et Serra 1994, Jourdan et Rey 1997). Vercambre et al. (2003) ont montré que les durées de vie de différentes racines d'ordre 2 chez le prunier étaient variables (de 50 à 300 jours) suivant leurs caractéristiques morphologiques. Mais la définition de la mort racinaire est problématique car la mort cellulaire arrive progressivement. Comas et al. (2000) ont d'ailleurs comparé l'impact de la définition accordée à la mortalité sur les conclusions tirées dans une même expérimentation.

Wells et al. (2002) concluent qu'outre le fait que la mortalité augmente pour les racines de faible diamètre, les racines d'ordre supérieur et les racines blanches, les facteurs saisonniers restent des paramètres explicatifs essentiels de la mortalité.

La mise en place de l'architecture racinaire résulte d'un ensemble de processus qui apparaissent de façon dynamique. Ces processus ne sont pas observables directement à cause de l'opacité du sol, il convient donc de trouver des variables/critères statiques intégrant la dynamique de développement des racines. Le diamètre apical et la LZANR sont des paramètres cruciaux pour l'étude de la dynamique d'élongation, et la densité de ramification des racines jeunes et âgées pour l'étude de la dynamique de la ramification et de la mortalité respectivement.

## 2. Le développement racinaire influencé par des facteurs exogènes et endogènes

Chez les arbres fruitiers, le développement du système racinaire est rythmé au cours de la saison, avec une alternance de périodes à faible et fort développement qui sont plus ou moins marquées (Head 1966, Head 1967, Atkinson 1974, Eissenstat et al. 2005). La croissance des racines est ponctuée par un ou plusieurs pics saisonniers de croissance racinaire selon l'espèce, les conditions environnementales et les pratiques culturales (Head 1969b, Head 1969, Atkinson 1980, Reid et Bowden 1995). En général, après la dormance hivernale, deux périodes de croissance racinaire intense, séparées par une période de faible croissance en été, surviennent chez les arbres fruitiers comme chez le pommier (Head 1966, Head 1967, Fallahi 1994, Rom 1996), le pêcher (Williamson et Coston 1989, Glenn et Welker 1993, Basile et al. 2007) et la vigne (Eissenstat et al. 2005). Pour expliquer ces variations saisonnières de la croissance racinaire, deux hypothèses principales sont avancées :

- une hypothèse hormono-trophique, basée sur la médiation de facteurs internes à la plante : les sucres et/ou les hormones
- une hypothèse pédoclimatique, basée sur les variations des facteurs externes, et principalement la température et la teneur en eau du sol

### 2.1. Allocation en assimilats carbonés

Le système racinaire est hétérotrophe pour le carbone. Le système racinaire a besoin de l'allocation d'assimilats carbonés pour la croissance, l'entretien et les métabolismes cellulaires, et plus spécifiquement pour son métabolisme respiratoire et les processus d'acquisition des ressources du sol (absorption). Approximativement, la moitié des photo-assimilats produits chaque jour est respirée dans la même période, et la majeure partie de cette respiration intervient au niveau des racines, en lien avec leur croissance, leur maintenance et l'absorption des ions (Lambers et al. 1982). La quantité de carbone perdue par la respiration directement liée à l'absorption des ions, est relativement faible chez des plants de kiwi matures, mais représente jusqu'à 70% de la respiration racinaire totale chez de jeunes plants (Buwalda 1993). Par contre, chez des plants de kiwi matures, la maintenance racinaire est un puits important et peut représenter plus de 50% du carbone utilisé par le système racinaire (Buwalda 1993).

L'acquisition du carbone, sa gestion (utilisation, mise en réserve, mobilisation), ainsi que son allocation dans la plante déterminent la disponibilité locale en assimilats carbonés. L'allocation des assimilats carbonés vers les racines dépend de la quantité de carbone disponible, soit de l'activité photosynthétique et de la mobilisation des réserves, et de la compétition entre les différents organes puits. Or la disponibilité locale en sucres dans les

racines est fortement corrélée au développement racinaire (Farrar et Jones 1986, Bingham and Stevenson 1993, Muller et al. 1998, Freixes et al. 2002). Freixes et al. (2002), chez *Arabidopsis thaliana*, ont observé un effet positif de la concentration locale en hexoses sur la vitesse de croissance et la densité de ramification des racines.

### **2.1.1. Les racines : organes puits et source pour le carbone**

Le carbone nécessaire au fonctionnement du système racinaire vient des parties aériennes, et est véhiculé *via* les tubes criblés du phloème. Le carbone circule dans la plante principalement sous la forme de saccharose et de sorbitol, un sucre-alcool spécifique des Rosaceae (Wallart 1980, Moing et al. 1992). Le carbone alloué au système racinaire est alors directement utilisé pour le métabolisme des cellules ou stocké, principalement sous forme d'amidon dans les tissus de réserves. L'allocation du carbone des parties aériennes vers les racines est un processus qui joue un rôle important dans la pérennité des arbres. A l'automne, la majorité du CO<sub>2</sub> assimilé est stocké dans les réserves racinaires (Lippu 1998), faisant des racines l'organe de stockage par excellence. La teneur en amidon des racines est très fortement augmentée, presque d'un facteur 100, entre septembre et novembre (Nguyen et al. 1990). Les racines, en tant qu'organe de stockage et organe en croissance, sont un puits important pour le carbone.

Chez les arbres fruitiers, la reprise de la croissance végétative après la période hivernale s'effectue grâce à la mobilisation des réserves de l'arbre (Kandiah 1979, Oliveira et Priestley 1988, Loescher et al. 1990, Kozłowski 1992) et notamment des réserves racinaires (Jordan et Habib 1996). Pendant cette mobilisation des réserves, les racines sont des organes sources pour le carbone. La mobilisation de l'amidon à la reprise de végétation au printemps peut être partielle (Oliveira et Priestley 1988, Jordan et Habib 1996) laissant un pool d'amidon disponible pour permettre de pallier un éventuel stress au cours de la saison.

### **2.1.2. Variation de l'offre en assimilats carbonés**

Le carbone disponible pour le développement du système racinaire provient soit de la mobilisation des réserves, soit directement de la photosynthèse. Or, le statut des réserves et l'assimilation du carbone (liée à la surface foliaire) sont variables au cours de la saison. De plus, le carbone disponible pour les racines dépend aussi de l'intensité de la compétition entre les organes, et donc du rapport offre/demande (ou source/puits) à l'échelle de l'arbre entier et des phénomènes éventuels de compétition.

Le partage des assimilats carbonés dépend de la distance sources/puits (BenMimoun et al. 2000) et des priorités d'allocation entre organes. A l'échelle de l'organe, c'est le rapport offre/demande en assimilats, soit le taux de satisfaction de l'organe, qui va déterminer sa

croissance effective. Si et seulement si l'offre est supérieure ou égale à la demande, l'organe pourra atteindre sa croissance potentielle.

#### *Compétition entre la partie racinaire et la partie aérienne*

La croissance du système racinaire est asynchrone avec celle de la partie aérienne chez le pêcher (Basile et al. 2007, Abrisqueta et al. 2008), l'abricotier (Perez-Pastor et al. 2004), le citronnier (Bevington et Castle 1985), soulignant une possible compétition pour les assimilats carbonés. La production de racines est importante au printemps et après la récolte des fruits, mais basse dans les semaines qui précèdent la récolte et en hiver (Williamson et Coston 1989, Basile et al. 2007). Comas et al. (2005) précisent une rapide augmentation de la population de racines blanches jusqu'au changement de couleur du fruit. En pleine saison, une diminution de la production de racines correspondrait à une demande en assimilats importante pour la maturation des fruits, comme le suggèrent Grossman et DeJong (1995).

Willaume et Pages (2006) ont étudié ces relations entre la croissance racinaire et la croissance des parties aériennes chez le chêne qui est une espèce particulièrement intéressante de par sa phénologie caractérisée par des pics de croissance foliaire successifs et réguliers. Ces auteurs ont noté que la croissance racinaire était asynchrone avec la croissance aérienne, avec, immédiatement après l'arrêt de l'élongation foliaire, une rapide augmentation de l'élongation racinaire et une diminution du diamètre apical jusqu'à l'initiation du prochain pic de croissance foliaire. En supprimant les organes sources (feuilles matures et cotylédons), les pics de croissance racinaire ont été moins importants. Au contraire, en supprimant les jeunes feuilles, qui représentent un puits important, la croissance racinaire n'a pas présenté de pics de croissance racinaire marqués mais davantage une croissance continue et stable. Quand la compétition entre les organes est augmentée, par une diminution des sources (ablation) ou de leur activité (ombrage), le diamètre apical et les diamètres moyens sont aussi réduits (Aguirrezabal et al. 1993, Lecompte et Pagès 2007), mais la ramification ne semble pas affectée (Aguirrezabal et al. 1993).

#### *Compétition entre les différents types de racines*

L'ablation de l'extrémité apicale du pivot provoque une redistribution du carbone équivalente à la demande du pivot vers les autres racines du système racinaire (Atzmon et Vanstaden 1994). De même, la suppression des apex de racines porteuses stimule l'apparition et l'élongation des racines latérales et augmente leur diamètre (Hackett 1971, Lloret et al. 1988, Thaler et Pagès 1997). La vitesse d'élongation des racines principales est plus sensible aux variations de la disponibilité en assimilats que celle des racines latérales, et réagit davantage à la contrainte que le diamètre apical (Thaler et Pagès 1996a, Willaume et Pages 2006).

L'offre en assimilats carbonés pour le système racinaire dépend d'un certain équilibre source/puits à l'échelle de l'arbre et de la compétition entre les différents organes puits. Une contrainte appliquée à la partie aérienne visant à limiter la disponibilité en assimilats aura tendance à réduire le développement des racines (croissance, diamètre) tandis qu'une contrainte apportée au sein du système racinaire aura tendance à stimuler les racines non contraintes.

## 2.2. Régulation hormonale du développement racinaire

Les phytohormones sont d'importants facteurs endogènes pour l'intégration des stimuli environnementaux et la régulation du développement de l'arbre, et notamment des racines. Toutes les hormones connues sont potentiellement capables d'influencer le développement racinaire (Thimann 1977, Audus 1983, Pilet and Barlow 1987), *via* l'équilibre entre les médiateurs stimulant et inhibant le développement. La croissance saisonnière des racines dépend en effet des cytokinines et des auxines qui contrôlent la croissance saisonnière et la densité de ramification des racines (Torrey 1976). En contrôlant le développement racinaire, ces hormones ont un rôle important dans la modulation de l'absorption et de l'assimilation des nutriments (Rubio et al. 2009).

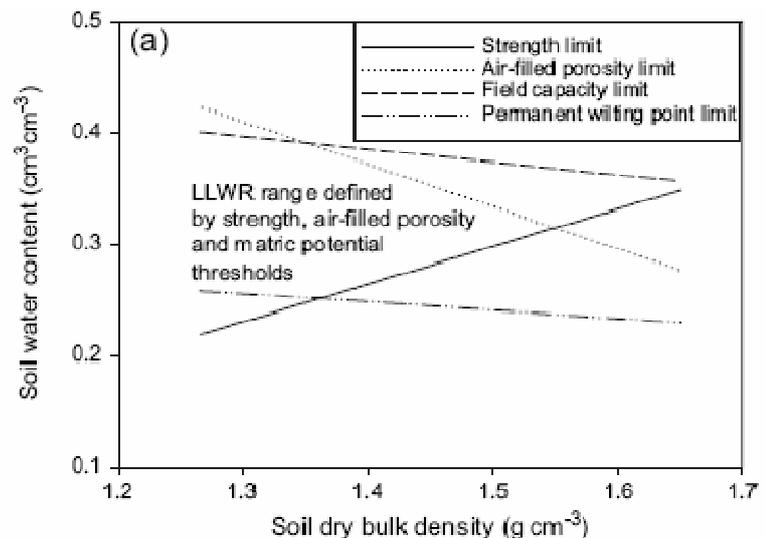
Au niveau des racines, l'accumulation de l'acide abscissique (ABA) stimule la croissance racinaire, et au niveau des parties aériennes, son accumulation a une action inhibitrice (Sharp 1996). Au contraire, l'augmentation de la concentration en acide gibbéréllique (AG) inhibera la croissance racinaire, et notamment des racines latérales, et stimulera la croissance aérienne (Chaves et al. 2007, Gou et al. 2010). L'équilibre entre ces deux hormones est donc très intéressant, mais d'autres signaux chimiques peuvent participer comme éthylène qui a une action antagoniste de l'ABA (Sharp 1996). Aussi, la concentration en acide indole-acétique (AIA) dans les racines est négativement corrélée à la vitesse d'élongation de la racine (Pilet and Barlow 1987, Pilet and Saugy 1987). Mais l'AIA stimule considérablement l'initiation et la croissance des racines latérales (Calenza et al. 1995, Casimiro et al. 2001, Laskowski et al. 2006), en affectant des processus du développement cellulaire (Teale et al. 2005). Au contraire, les cytokinines inhibent l'initiation des racines latérales et la vitesse d'élongation des racines en général (Laplaze et al. 2007). Les hormones sont en interaction constante et peuvent affecter les différents processus de la croissance des racines de façon différentes.

## 2.3. Facteurs pédoclimatiques

Outre les facteurs endogènes comme la disponibilité en assimilats carbonés et le contrôle hormonal, le développement du système racinaire est aussi affecté par les contraintes

locales du milieu. En effet, la croissance des racines est fortement liée aux propriétés du sol comme la teneur en eau, la densité apparente ou encore la température. D'autres propriétés peuvent être évoquées comme la composition du sol, la porosité, la taille des agrégats, la matière organique, le taux d'oxygène du sol... mais l'effet de ces critères sur le développement racinaire est moins renseigné dans la littérature. Ces propriétés sont étroitement reliées (Figure 5), et, pour une densité apparente donnée, la résistance mécanique du sol s'accroît généralement lorsque la teneur en eau diminue (Bar-Yosef and Lambert 1981, Ehlers et al. 1983, Veen and Boone 1990, Stirzaker et al. 1996).

Figure 5 : Relation entre différents critères pédologiques dans un sol argilo-limoneux en relation avec la densité apparente du sol et la teneur en eau (d'après da Silva et al. (1994)).



### 2.3.1. Disponibilité hydrique

L'orientation de la croissance des racines s'effectue en partie suivant un gradient hydrique, c'est l'hydrotropisme (Takahashi 1997, Eapen et al. 2005). Les racines dans le sol vont préférentiellement se développer dans des zones humides par rapport à des zones plus sèches (Phene et al. 1991, Ruiz-Sánchez et al. 2005), mais un surplus d'eau entraîne aussi une réduction du développement racinaire (Kramer 1983) voire l'asphyxie racinaire en diminuant la teneur en oxygène du sol (Drew and Stolzy 1991). On distinguera, au sein d'une même espèce, des variétés plus ou moins tolérantes à la sécheresse, comme chez le pêcher (Rieger et al. 2003). Une faible disponibilité en eau sur l'ensemble du système racinaire va stimuler la croissance et augmenter la biomasse racinaire (Kramer 1983, Kozłowski and Pallardy 2002) et une faible disponibilité en eau sur une partie du système racinaire va stimuler la croissance des racines dans les volumes de sol où l'eau est la plus disponible (Abrisqueta et al. 2008). C'est un phénomène de compensation qui s'exerce.

La répartition de l'eau dans le sol n'est pas homogène et on observe une grande variabilité des teneurs en eau au champ. La disponibilité en eau dans le sol varie à la fois verticalement (précipitations, évaporation, nappe en profondeur) et horizontalement en lien avec le système d'irrigation. Le fonctionnement même des racines participe à cette

distribution hétérogène de l'eau puisque les racines entraînent l'assèchement du sol autour d'elles (absorption). Le type de système d'irrigation (aspersion, gravitaire, goutte à goutte), ainsi que les fréquences et durées des apports engendrent également de très grandes différences dans la distribution de l'eau dans le volume de sol. Ces techniques d'apports ont des répercussions sur la colonisation racinaire. Un système d'aspersion entraînerait une colonisation des racines de pommiers plus étendue horizontalement qu'un système de goutte à goutte, qui entraînerait par contre une colonisation dans une plus large gamme d'horizons de sol (Huguet 1976, Cabibel 1978). La répartition des racines dans le sol n'est pas homogène, et les densités racinaires varient fortement suivant la profondeur et la distance à l'émetteur (goutteurs, asperseurs) (

Figure 6).

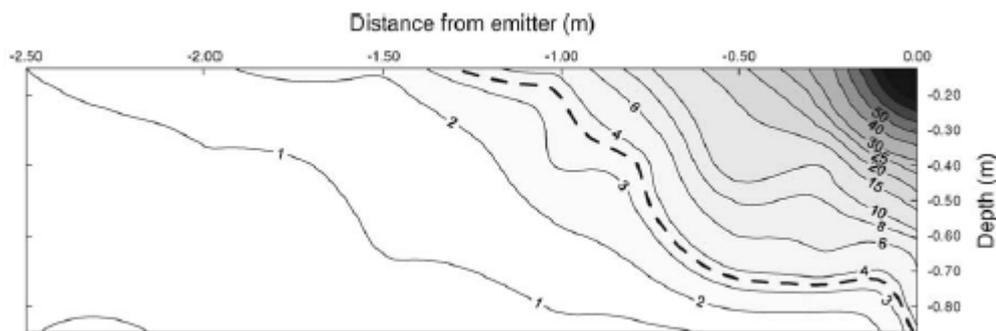


Figure 6 : Cartographie de la densité racinaire ( $\text{cm.cm}^{-3}$ ), en fonction de la profondeur et de la distance au goutteur. La ligne tiretée représente la distance à laquelle la densité racinaire est significativement plus faible. (d'après Ruiz-Sánchez et al. 2005)

L'étude de la mise en place du système racinaire en fonction des conditions du sol permet une meilleure compréhension de la répartition des racines dans le sol. En effet, une diminution de la teneur en eau réduit le diamètre apical et la vitesse d'élongation des racines (Hippis et al. 1995), donc les variations de la répartition des densités racinaires peuvent être associées à des variations de la teneur en eau. Cependant, des études ont aussi montré que la baisse de la disponibilité de l'eau dans le sol tendait à augmenter la densité de ramification des racines principales chez le chêne (Pagès et al. 1992).

### 2.3.2. Température du sol

La température du sol joue un rôle important pour de nombreuses réactions chimiques et interactions biologiques. Par exemple, le taux de minéralisation, qui correspond à la dégradation de la matière organique du sol, est augmenté avec la température. La température du sol varie au cours de la saison et en fonction de la profondeur. La température du sol à 10 cm de profondeur varie de 2 à 34 °C entre les saisons d'hiver et d'été sous climat méditerranéen (données de la station météorologique de l'INRA d'Avignon).

Allen et Vu (2009) ont noté qu'une augmentation de la température augmentait la biomasse des racines principales et des racines fines chez l'oranger. Cependant il existe des seuils de température critique en-dessous et au-dessus desquels la croissance de la plante est ralentie et ces seuils varient avec l'espèce. (McMichael et Burke 1998) ont résumé la température optimale pour la croissance racinaire de dix huit espèces : la plus haute température optimum a été observée pour le palmier à huile autour de 30-35°C (Agamuthu et Broughton 1986) et la plus basse pour le fraisier autour de 10-20°C (Brouwer 1962). Les hautes températures (> 36°C) et les basses températures (< 9°C) semblent restreindre la croissance racinaire (Bevington et Castle 1985, Pregitzer et al. 2000, Alvarez-Uria et Körner 2007). Les faibles températures seraient d'ailleurs le principal facteur explicatif de la faible croissance racinaire en hiver (Pregitzer et al. 2000, Alvarez-Uria et Körner 2007) où les processus de mortalité (Forbes et al. 1997, King et al. 1999) et de brunissement (Head 1966, Wells et Eissenstat 2001) sont aussi fortement réduits. Au contraire, l'augmentation des températures stimule la respiration et le taux d'absorption des nutriments (BassiriRad 2000, Bryla et al. 2001, Dong et al. 2001) et au niveau de l'architecture racinaire, augmente la densité de ramification et le taux de mortalité (Kaspar et Bland 1992). Chez le pêcher, l'élongation des racines est réduite environ trente fois à une température de 8°C par rapport à des racines évoluant dans le même milieu à 24°C (Tagliavini et Looney 1991).

### 2.3.3. Densité apparente

La densité apparente s'exprime en masse de sol sec par volume de sol. Contrairement à la teneur en eau et à la température du sol, la densité apparente du sol varie peu au cours de la saison au point de pouvoir être considérée comme stable. Cependant la densité du sol peut varier avec la profondeur et notamment dans les couches supérieures avec la pratique du labour et la teneur en matière organique (épandage). Le compactage du sol, qui peut être dû au passage d'engins, engendre une diminution du taux de macroporosité, de l'infiltration de l'eau, de la diffusion des gaz et du taux d'oxygène dans le sol, et augmente la teneur en dioxyde de carbone, rendant le sol moins favorable à la croissance des racines (Stolzy et Letey 1964, Craul 1992). La capacité d'une plante à pénétrer des sols compactés est variable avec l'espèce (Place et al. 2008).

Le compactage du sol à une densité de 1.58 g.cm<sup>-3</sup> par rapport à un sol non compacté d'une densité 1.27 g.cm<sup>-3</sup> entraîne une diminution de 2 à 4 fois de la densité racinaire chez le chêne (Watson et Kelsey 2006). Cela peut s'expliquer par le fait que lorsque les densités apparentes sont élevées, la vitesse de croissance (Bengough et al. 1997, Lecompte et al. 2003) et la longueur de la zone d'élongation des cellules à l'apex des racines sont réduites (Croser et al. 1999). Aussi Bengough et al. (1997) ont observé une augmentation du diamètre proche de l'apex quand les racines sont soumises à une contrainte mécanique, et cela au-delà de 10 mm

de l'apex. Cette augmentation du diamètre serait principalement due à une augmentation en diamètre des cellules corticales (Wilson et al. 1977) et dans un deuxième temps à l'augmentation de leur nombre (Croser et al. 1999). Au niveau de l'architecture racinaire, Konopka et al. (2009) ont aussi noté que les racines étaient plus tortueuses, avec une densité de ramification plus importante et des racines latérales plus courtes.

Plusieurs études ont montré que le potentiel osmotique des cellules d'une racine contrainte diminuait et que le potentiel de turgescence augmentait, permettant à la racine d'exercer une pression plus importante sur le sol pour sa croissance (Greacen et Ho 1972, Atwell 1988, Bengough et al. 1997, Croser et al. 2000).

#### **2.3.4. Fertilisation azotée**

L'azote est l'élément minéral dont la plante a le plus besoin en quantité et dont la disponibilité limite souvent la productivité de la plante.

Le nitrate agit comme un signal externe modulant la croissance de la racine principale et l'architecture des racines en général chez *Arabidopsis* (Walch-Liu et Forde 2008). En utilisant la technique du « split-root » chez le maïs, (Granato et Raper 1989) ont observé que la biomasse accumulée en plus dans le sous-système racinaire en présence de nitrate était principalement due à une augmentation à la fois de la densité de ramification et de la vitesse d'élongation des racines latérales. La prolifération des racines latérales dans une zone plus riche en azote est la propriété de beaucoup d'espèces (Robinson 1994, Hodge 2004) dont les plantes à feuilles caduques (Gloser et al. 2008). Cependant il a aussi été trouvé que de fortes teneurs en nitrate inhibaient l'élongation des racines latérales (Zhang et al. 1999, Linkohr et al. 2002).

Le sol est un milieu très hétérogène, dont les propriétés varient spatialement et temporellement. La mise en place du système racinaire, via la dynamique de ces processus d'édification, est en forte interaction avec les propriétés du sol. Ces propriétés peuvent s'exprimer sous forme de contrainte (forte densité, haute température) et/ou sous forme de disponibilité pour les ressources (eau, azote...).

#### **2.4. Croissance racinaire dans le fonctionnement intégré de la plante**

Le fonctionnement du système racinaire est à replacer dans le fonctionnement global de l'arbre. Le système racinaire et l'appareil aérien sont en forte interaction. Le système aérien dépend du système racinaire pour les ressources hydrominérales, et le système racinaire dépend du système aérien pour les ressources carbonées. L'environnement micro-pédo-climatique, ainsi que les actes techniques vont modifier le système sol-plante, et *in fine* le

fonctionnement intégré de la plante entière. La modification du fonctionnement concerne à la fois des processus (acquisition des ressources, croissance, osmorégulation) ainsi que la répartition de la biomasse dans la plante.

Face à une restriction hydrique, la fermeture des stomates permet de limiter la perte en eau de l'arbre. Mais les stomates sont aussi le lieu de captage du CO<sub>2</sub> atmosphérique pour la photosynthèse. En effet, la conductance stomatique, la photosynthèse et la transpiration sont réduites en réponse à une restriction hydrique (Bois et al. 1985, Arndt et al. 2001) mais aussi en réponse à une faible charge en fruits (DaMatta et al. 2008). La baisse de l'activité photosynthétique pour des arbres ayant une faible charge en fruits est davantage liée à la diminution de la conductance stomatique qu'à une demande en assimilats carbonés moins forte pour les fruits (DaMatta et al. 2008). Une autre hypothèse suggère que cette réduction de la photosynthèse pour des arbres faiblement chargés serait due à une accumulation d'amidon dans les feuilles (BenMimoun 1997). Et beaucoup d'études supposent que la photosynthèse est régulée par une rétro-action négative par les assimilats carbonés dans les feuilles (Foyer 1988, Goldschmidt et Huber 1992). Pour lutter contre la sécheresse, certaines plantes accumulent aussi des substances osmoprotectrices comme la proline (Arndt et al. 2001, Lobato et al. 2008), le malate (Dichio et al. 2009) ou encore des sucres solubles comme le sorbitol chez le pêcher (Lo Bianco et al. 2000, Rieger et al. 2003).

En terme d'allocation des ressources, une diminution de la surface foliaire par une opération de taille, ou une défoliation suite à une attaque de ravageur, va entraîner une réduction de l'acquisition du carbone par la plante. La plante va y répondre en (i) augmentant l'activité photosynthétique des feuilles restantes, augmentation d'autant plus forte que la taille est sévère (Pinkard et al. 1998, Turnbull et al. 2007), et (ii) en modifiant le schéma d'allocation du carbone dans la plante, avec une croissance plus forte des parties aériennes couplée une baisse de la densité racinaire (Head 1967, Head 1969 a, Atkinson 1972, Eissenstat et Duncan 1992). Une restriction hydrique ou minérale va également avoir des répercussions sur l'ensemble du fonctionnement de l'arbre, avec une diminution des disponibilités endogènes pour ces ressources et une restriction éventuelle de la croissance. En effet, la contrainte hydrique entraîne une diminution marquée de la croissance des parties aériennes et plus faible sur le système racinaire, de par une allocation plus importante de biomasse vers les racines (Kramer 1983, Jupp et Newman 1987, Masle et al. 1990, Sharp 1996, Kozlowski et Pallardy 2002), entraînant une diminution du rapport des biomasses aérienne et racinaires.

L'équilibre fonctionnel de l'arbre vise à favoriser le développement des organes responsables de l'acquisition de la ressource limitée, pour minimiser l'effet de la contrainte et assurer un meilleur fonctionnement global de l'arbre (Bloom et al. 1985).

### 3. La modélisation de l'architecture du système racinaire

Un modèle est une représentation simplifiée de la réalité conçue pour répondre à des questions qui peuvent être d'ordre varié, sur un même objet. Les modèles sont des outils d'intégration des connaissances acquises sur des processus, qui sont souvent observés à l'échelle de l'organe, et que la modélisation permet de replacer dans le fonctionnement de la plante. Les modèles d'architecture racinaire ont pour but de comprendre les processus dynamiques de croissance et de morphogenèse et de décrire ou prédire la structure et/ou la répartition spatiale du système racinaire dans l'objectif (i) d'analyser ses capacités en tant que système d'absorption et de transport des nutriments minéraux et (ii) d'estimer sa performance en tant que système d'ancrage.

Les premiers modèles développés pour décrire la morphologie racinaire généraient des profils de densité racinaire, évoluant en fonction de la profondeur et au cours du (Page et Gerwitz 1974, Huck et Hillel 1983, Protopapas et Bras 1987). Puis la prise en compte de l'architecture racinaire a permis de préciser la dynamique de la mise en place du système racinaire. Les modèles sont alors fondés sur des hypothèses fortes: élongation constante pour un ordre et ramification strictement acropète, avec une distance inter-ramifications et une vitesse de ramification constante (Hackett et Rose 1972, Rose 1983). A partir de concepts proches de ceux des modèles précédents, Lungley (1973) a proposé une approche basée sur une certaine plasticité du développement du système racinaire, qui permet des hypothèses de départ moins contraignantes et donne quelques renseignements sur la forme du système racinaire : chaque ordre racinaire est caractérisé par une vitesse d'élongation, une orientation de croissance des racines (modulable), et la notion de zone apicale non ramifiée est introduite. Mais la vitesse de croissance des racines est considérée constante. La modélisation dynamique permet de caractériser plus finement la mise en place du système racinaire, puisqu'il est représenté par des modules élémentaires générés pendant un pas de temps. Les processus de développement sont caractéristiques du type d'axe racinaire. Les types racinaires correspondent souvent aux ordres de branchement (Diggle 1988, Pagès et Aries 1988), mais ils peuvent aussi faire intervenir des différences dans les processus de développement pour un même ordre racinaire (Le Roux 1994, Jourdan et al. 1995, Pagès et al. 1995). Les processus essentiels régissant l'évolution du système racinaire sont la croissance axiale et radiale, la ramification, la mortalité, l'orientation de la croissance. La modélisation du développement de l'architecture racinaire chez le pêcher a été *merveilleusement* avancée par Vercambre et al. (2003) mais l'influence des facteurs internes et externes sur les différents processus n'a pas été traitée.

### 3.1. Modèles intégrant l'allocation en carbone

Comme vu précédemment, la croissance et l'architecture des racines est fortement influencée par la disponibilité en carbone. Les modèles prenant en compte ce facteur sur le développement du système racinaire nécessitent de caractériser la demande et l'offre en assimilats carbonés pour les racines.

Clausnitzer et Hopmans (1994) introduisent dans leur modèle le terme de racine-puits et précisent, d'un côté la demande en assimilats carbonés (proportionnelle à l'absorption) de chaque apex racinaire, et de l'autre l'offre comme fonction de la transpiration, de la photosynthèse et du rapport partie aérienne/rayonnement global. Mais l'élongation potentielle de chaque racine est considérée identique et les différents types racinaires sont alors confondus. Thaler et Pagès (1998) proposent alors un modèle plusieurs types racinaires sont différenciés, par leur ordre et leur temps d'apparition. La vitesse d'élongation potentielle d'une racine est alors estimée par son diamètre apical, qui reflète la taille de son méristème et donc sa force de puits. Deux priorités d'allocation sont testées par ce modèle : (i) avec priorité : la plante représente une série de puits et un puits commence à être alimenté en carbone à partir du moment où le précédent puits est pleinement satisfait en assimilats ou (ii) sans priorité : l'allocation dépend de la force de puits de l'organe, c'est-à-dire de sa demande en carbone par rapport à la somme des demandes de l'arbre. Ce modèle, développé par Thaler et Pagès (1998), met en évidence que la compétition pour les assimilats détermine l'architecture du système racinaire, avec des forces de puits variables entre les racines, et que le diamètre apical est un bon indicateur de l'élongation potentielle des racines. En conditions environnementales contrôlées, ce type de modèle simule bien le développement de l'architecture racinaire mais ne permet pas de rendre compte de la mise en place de l'architecture lorsque l'environnement exerce des contraintes sur le développement racinaire (compactage, disponibilité en eau...) (Lacointe et al. 1995). Aussi ce modèle ne prend pas en compte les distances source-puits à l'échelle de l'arbre ni à l'échelle du système racinaire, or, les racines les plus proches d'une racine bloquée profiteront d'avantage de la redistribution des assimilats par rapport aux racines plus éloignées (Pagès et al. 1992). Bidet et al. (2000) ont alors développé un modèle où la concentration en assimilats dans chaque méristème dépend de sa taille, de la distance de la source, et de la compétition entre les autres méristèmes. Ce modèle répond davantage aux variations environnementales, et permet de rendre compte (i) de la plus forte sensibilité de certaines racines à la compétition pour le carbone et (ii) de phénomènes de compensation observés à l'intérieur même du système racinaire. Mais le nombre de paramètres d'entrée du modèle est alors important, rendant son utilisation complexe.

Pour parfaire la modélisation de l'architecture racinaire, les modèles doivent intégrer des mécanismes de contrôles hormonaux de la croissance. Malheureusement les contrôles

hormonaux sont complexes, surtout étudiés chez *Arabidopsis*, et la modélisation de ces mécanismes régissant la croissance du système racinaire est encore peu avancée.

### 3.2. Modèles intégrant les propriétés du sol

Pour décrire l'interaction sol-racine, il est important de combiner des modèles de développement racinaire aux variations des caractéristiques du sol. La difficulté est d'estimer les effets du sol sur les processus de croissance et de ramification du système racinaire. (Diggle 1988) a proposé un modèle où les processus varient en fonction de la température du sol, des températures seuils de croissance des racines, ainsi que la résistance du sol. Dans d'autres modèles similaires, la température peut être variable dans le temps (Clausnitzer et Hopmans 1994). Les modèles prenant en compte la résistance mécanique du sol utilisent le paramètre « résistance à la pénétration » qui intègre les notions de teneur en eau et de densité apparente du sol (Tsegaye et al. 1995, Bengough 1997). Bengough (1997) propose un modèle prenant en compte l'augmentation de la résistance à la pénétration du sol avec la profondeur. Il considère alors plusieurs couches de sol horizontales de résistances différentes. Cependant, seul le processus d'élongation racinaire est affecté par la résistance mécanique du sol, écartant les effets de cette contrainte sur la ramification et la croissance radiale par exemple.

Si le système racinaire est sensible aux disponibilités des ressources et aux contraintes du milieu, il est également central dans l'évolution des propriétés même du sol de par l'absorption. Clausnitzer et Hopmans (1994) ont combiné un modèle décrivant le développement racinaire et un modèle décrivant les flux d'eau dans le sol, permettant de prendre en compte la variabilité spatiale et temporelle de la disponibilité en eau au voisinage des racines. Ils ont simulé l'absorption de l'eau des apex racinaires et introduit le terme de racine-puits. Doussan et al. (1998) proposent de modéliser l'absorption de l'eau et le flux de l'eau dans le système racinaire en prenant en compte l'architecture hydraulique du système, avec des conductances hydrauliques et des lois des flux variables suivant les racines. Ainsi ils considèrent la conductance axiale et radiale de l'eau dans le système racinaire. Ce type de modèle a été appliqué à des systèmes d'architecture racinaire variés sous des conditions de transfert d'eau dans le sol non limitante. Par exemple, en utilisant les données de conductance hydraulique sur pêcher de Vercambre et al. (2003), les gradients de potentiels hydriques ainsi que les flux d'eau dans le système racinaire ont pu être approchés.

Les modèles présentés ci-dessus ont été élaborés sur différentes plantes : le blé (Diggle 1988), le maïs (Pagès et al. 1989), le pois (Tsegaye 1995), le pêcher (Pagès et al 1992, Vercambre et al 2002), l'hévéa (Pagès et al 1995), le palmier (Jourdan et Rey 1997)... (Pagès et al. 2004) ont alors proposé un modèle générique « Root Typ » pour une analyse globale des systèmes d'architecture racinaire et la simplification de la représentation architecturale, en

prenant en compte, l'émission racinaire, la croissance radiale et axiale, la ramification, la réitération, la transition, le décès et l'abscission. Ce modèle permet de rendre compte de la très grande plasticité des systèmes racinaires et mime relativement bien les systèmes racinaires décrits et dessinés par (Kutschera 1960).



# Matériels et Méthodes

---



Une expérimentation principale a été réalisée en verger sur le site expérimental Saint Paul de l'INRA d'Avignon en 2007 et 2008. L'objectif de cette expérimentation a été de caractériser la dynamique de croissance des différents organes (croissance végétative et des fruits), et particulièrement des racines et de l'architecture racinaire en fonction de l'irrigation et de la charge en fruits. Aussi, la répartition spatiale des racines au verger a été étudiée et sera mise en parallèle avec la répartition des propriétés du sol (densité du sol, teneur en eau, résistance à la pénétration).

Deux expérimentations annexes ont été effectuées sur le site expérimental Saint Paul de l'INRA d'Avignon, une en pot sous serre et une avec des rhizotrons en phytotron. L'expérimentation en pots sous serre (mars – mai 2008) a été entreprise pour étudier le lien direct entre le développement de l'architecture racinaire et les propriétés locales de sol, qui ont été contrôlées (densité du sol et teneur en eau). L'expérimentation avec les rhizotrons en phytotron (septembre - octobre 2008) a permis d'estimer le temps de latence d'initiation des primordia pour convertir les LZANR mesurées au verger et dans les pots en vitesse d'élongation. Cette expérimentation est présentée dans l'Annexe 1.

## 1. L'expérimentation au verger

L'étude a porté sur une variété de forte vigueur, Magique® Maillarmagie cov, variété de mi-saison de nectarine à chair blanche, généralement récoltée vers le 10 juillet. Son potentiel de production est remarquable et est estimé à 30-35 t.ha<sup>-1</sup> pour un poids moyen de 160 g au minimum et 220 000 fruits à l'hectare.

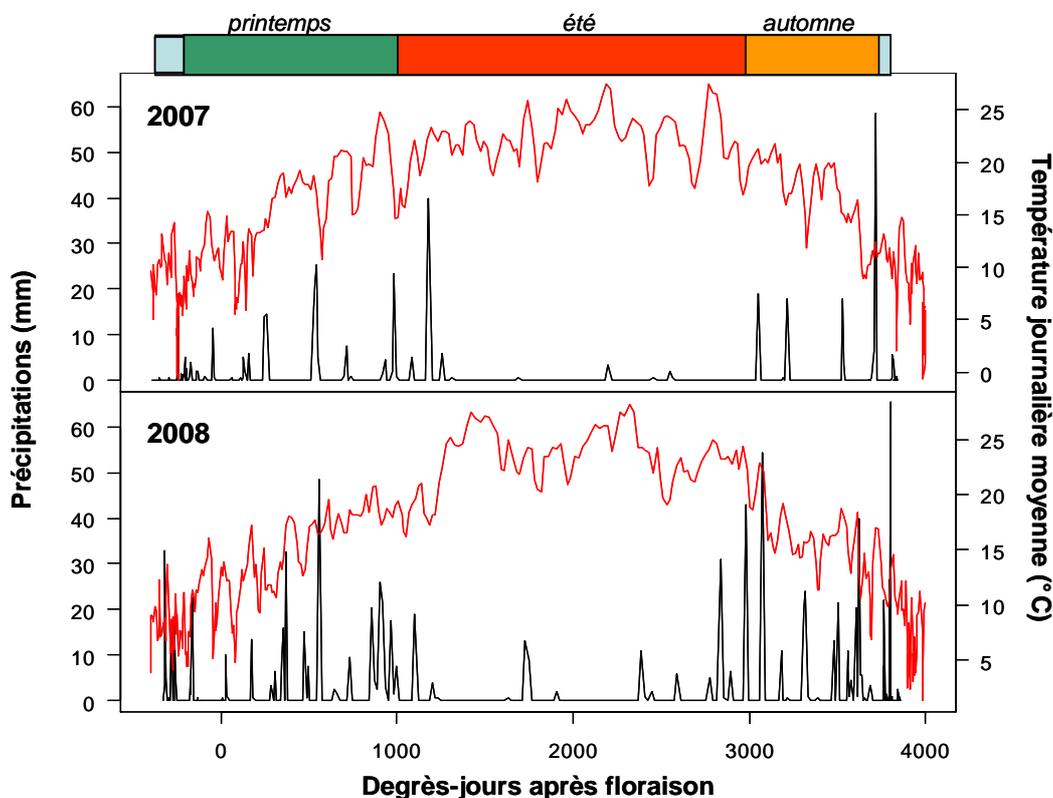
Les pêchers ont été greffés sur le porte-greffe « GF-677 » choisi pour sa forte vigueur (Layne 1994). Après une année en pépinière, les jeunes arbres ont été plantés au printemps 2006 à 3.5 x 5 m, soit à une densité de 571 plants.ha<sup>-1</sup>. Le système d'irrigation en place était un goutte-à-goutte avec une rampe de part et d'autre de chaque rang d'arbre et des goutteurs espacés de 50 cm soit environ 7 goutteurs par arbre. Chaque goutteur avait un débit de 2 litres/heure. Ce type d'installation présente de nombreux avantages, par rapport à l'aspersion ou à une irrigation localisée sur une rampe avec un goutteur à 5 litres.heure<sup>-1</sup>, en assurant un ancrage général solide et un système racinaire réparti efficacement par rapport aux gradients d'humidité (Huguet 1976).

Tableau 2 : Dates clés des expérimentations menées en 2007 et 2008 au verger, exprimées en jour julien (Lacointe et al.) et en degrés-jours après floraison (DAF).

	2007		2008	
	JJ	DAF	JJ	DAF
<b>Floraison</b>	12 mars	0	3 mars	0
<b>Début irrigation</b>	9 mai	629.3	27 mars	144.6
<b>Eclaircissage</b>	21 avril	375	26 avril	450.3
<b>Récolte</b>	5 juillet	1624.7	12 juillet	1746.9
<b>Fin irrigation</b>	22 octobre	3506.2	31 août	2774.1

### 1.1. Conditions environnementales

Le sol du verger est argilo-limoneux : 35 % d'argile, 53 % de limon et 12 % de sable, et caractérisé par un horizon de galets de la Durance situé à une profondeur variant entre 1 m et 1.3 m. Le site est équipé d'une station météorologique permettant l'obtention de données climatiques précises (Figure 7). Les précipitations et les températures de l'air journalières sont typiques du climat méditerranéen, avec des fortes pluies printanières et automnales, et une haute température l'été. Le printemps en 2008 a été particulièrement pluvieux, avec un cumul des précipitations deux fois plus important qu'en 2007 (401 mm contre 203 mm).



## 1.2. Traitements expérimentaux

Un désherbage initial a été appliqué sur l'ensemble de la parcelle. Cette opération a ensuite été répétée localement pendant les expérimentations afin de faciliter l'observation des racines de pêcher.

Les arbres ont subi un itinéraire technique standard concernant la taille et la fertilisation. Une fertilisation de 225 Kg.ha<sup>-1</sup> de 0-25-25 (NPK) a été apportée dans la première quinzaine de février en 2007 et en 2008. La taille d'hiver a été effectuée en février/mars et les arbres ont été taillés en gobelet en laissant quatre ou cinq charpentières. La taille en vert a été effectuée en mai/juin pour supprimer les gourmands.

Une protection sanitaire classique a été menée quand le degré d'infestation des arbres était important. Les principaux traitements ont visé les pucerons, les cicadelles, les tordeuses orientales, et parfois l'oïdium et la cloque.

### 1.2.1. Gestion de l'irrigation

Figure 7 : Précipitations (mm) en noir et températures de l'air journalières moyennes (°C) en rouge en 2007 et 2008.

En 2007, l'irrigation a été effective du 10 mai au 22 octobre, et en 2008 du 28 mars au 31 août. L'eau a été apportée en fonction de l'ETp calculé avec l'équation de Penman et de la pluviométrie (P), tous deux mesurés par la station météorologique du site. L'intensité d'irrigation a été ajustée tous les 2 jours, en fonction des données climatiques des 2 jours précédents. En 2007 et 2008, la moitié des arbres ont reçu une quantité d'eau (Qeau) non limitante (traitement I+) telle que :

$$Q_{\text{eau (I+)}} = (ET_p \times K_c) - P$$

avec Kc le coefficient cultural, qui a pris la valeur de 0.5 en mars, 0.6 puis 0.7 en avril, 0.8 puis 0.9 en mai, 1 en juin et juillet, 0.9 en août, 0.8 et 0.7 en septembre et 0.6 en octobre

En 2007 et 2008, la moitié des arbres ont reçu une quantité d'eau limitante (traitement I-) représentant 30 % de Qeau (I+) (Figure 8). En 2008, pour pallier les apports importants liés aux fortes précipitations printanières et ainsi assurer une contrainte hydrique marquée, l'irrigation a été arrêtée jusqu'à 1500 DAF.

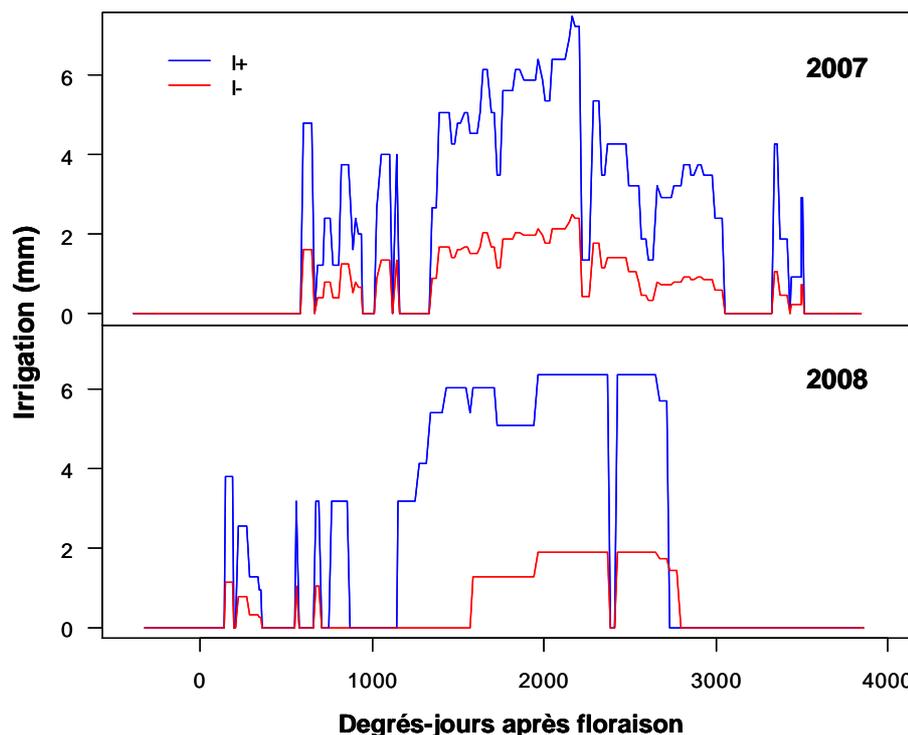


Figure 8 : Irrigation appliquée en 2007 et 2008 pour chaque traitement, I+ et I-.

Comme l'irrigation n'a pas été pilotée sur l'ensemble de l'année (de janvier à décembre), les quantités d'eau apportées en I- ne représentent pas 1/3 des quantités d'eau apportées en I+. Les apports cumulés de l'irrigation et des précipitations en I- représentent 2/3 et 3/4 des apports cumulés en I+, respectivement en 2007 et 2008. Ce rapport des apports cumulés est plus fort en 2008 de par une pluviométrie particulièrement importante (952 mm contre 429 mm en 2007).

### 1.2.2. L'éclaircissage des arbres

Plusieurs approches peuvent être utilisées pour mesurer la charge en fruits : c'est un nombre de fruits par arbre, ou un nombre de fruits normalisé par rapport à la taille de l'arbre, la section de tronc (TCA ; cm<sup>2</sup>), la taille de la canopée, la surface foliaire de la canopée, la fraction de lumière interceptée, ou encore le poids du bois restant après la taille. La TCA est le facteur de normalisation le plus communément utilisé.

La charge en fruits dans notre expérience a été mesurée en nombre de fruits par arbre et deux traitements ont été appliqués. L'éclaircissage a été réalisé environ 1 mois et demi après floraison.

En 2007, la moitié des arbres a été éclaircie sévèrement et l'autre moitié a été exempte d'éclaircissage. Le nombre de fruits moyen par arbre mesuré à la récolte est de 80 et 5 pour la forte (C+) et la faible charge (C-) respectivement.

En 2008, la charge en fruits a été plus importante pour les deux traitements. Nous avons choisi de déterminer un nombre de rameaux mixtes par arbre identique après la taille d'hiver (environ 100 rameaux par arbre). La charge a été imposée au moment de l'éclaircissage. Le dénombrement des fruits à la récolte indique des charges en fruits moyennes de 350 et 170 fruits par arbre pour C+ et C- respectivement.

### 1.2.3. Dispositif expérimental

Les traitements irrigations et charges en fruit ont été couplés, donnant quatre modalités différentes de conduite culturale : I+ C+, I+ C-, I- C+, I- C-.

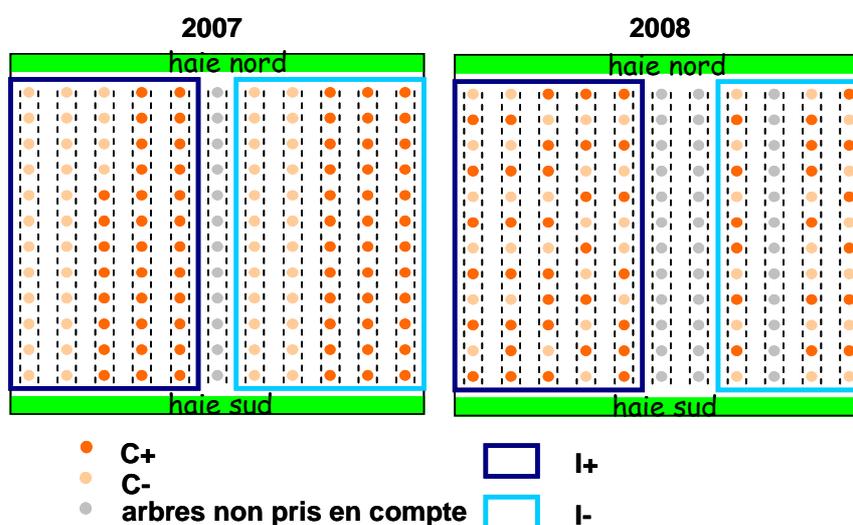


Figure 9 : plan du verger et des modalités de culture des arbres en 2007 et 2008.

### 1.3. Méthodes d'observation des racines

La croissance des racines a été approchée par différentes méthodes complémentaires, décrites par (Böhm and Waisel 1979) et adaptées pour notre étude. Chacune à son échelle nous a permis d'estimer la répartition des racines dans le sol et/ou la dynamique de croissance des racines. On distinguera la répartition verticale en profondeur et horizontale (effet rang / inter-rang).

#### 1.3.1. Les monolithes

##### *Objectifs*

Cette technique d'échantillonnage consiste à extraire un volume de sol non remanié pour une étude quantitative des racines (matière sèche, longueur, architecture). La répartition spatiale des racines peut être étudiée en variant le site d'échantillonnage. Parallèlement, les

caractéristiques du sol (humidité et résistance à la pénétration) proches du site d'extraction du monolithe peuvent être mesurées pour mettre en lien la croissance racinaire et les propriétés locales du sol.

### *Avantages et limites*

C'est une des seules méthodes permettant l'étude des racines dans un sol intact non remanié. Les monolithes renseignent sur la variabilité spatiale, verticale et horizontale, des racines. Mais l'extraction et l'isolement des racines sont laborieux dans un sol argilo-limoneux avec des racines fragiles et cassantes.

### *Protocole utilisé*

Deux monolithes ont été prélevés dans chaque modalité, à 1.5 m du tronc dans le rang et dans l'inter rang mensuellement de mars à novembre en 2007. Les monolithes ont été prélevés à l'aide de cylindres en PVC d'un volume d'environ 0.025 m<sup>3</sup> (diamètre de 25 cm, hauteur de 50 cm). Les cylindres ont été enfoncés progressivement dans le sol en dégageant le sol autour, extraits délicatement puis ouverts pour récupérer les monolithes. Les monolithes ont été séparés en deux blocs : un bloc de la couche supérieure de sol (0-25 cm de profondeur) et un de la couche plus profonde (25-50 cm). Chaque bloc a alors été mis sous un jet d'eau à travers deux tamis (maille de 5 mm puis de 1.25 mm) pour isoler les racines. Les racines sont ensuite lavées soigneusement et numérisées avec un scanner classique pour une analyse des paramètres globaux (longueur, surface) et architecturaux (diamètres, LZANR, densité de ramification). La biomasse sèche a été pesée après séchage à 70°C pendant 48h.

### *Analyses d'images*

Les paramètres globaux et architecturaux ont été mesurés grâce au logiciel libre « ImageJ » (<http://rsbweb.nih.gov/ij/>). Une macro développée à l'Unité nous a permis d'automatiser partiellement la mesure des paramètres globaux : la longueur totale et la surface totale de racine sur chaque image. Le diamètre moyen a alors pu être déduit (surface/longueur). Les paramètres architecturaux cités ci-dessous ont été mesurés manuellement:

- le diamètre apical (1),
- la LZANR (2),
- la densité de ramification,
- le diamètre moyen de la racine porteuse (3)
- le diamètre moyen des racines filles (4),
- le diamètre apical moyen des racines filles (5).

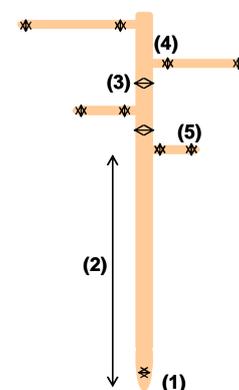


Figure 10 : Schéma d'une pointe de racine avec les mesures architecturales effectuées.

### *Mesures sol associées*

Parallèlement à l'extraction des monolithes, des mesures de résistance à la pénétration du sol ont été effectuées à l'intérieur des monolithes à 10, 20, 30 et 40 cm de profondeur à l'aide du pénétromètre de poche (Terratest CL-700) présenté ci-contre. A ces mêmes profondeurs, un échantillon de sol a été prélevé pour déterminer l'humidité du sol et la mettre en relation avec la résistance à la pénétration.



### **1.3.2. Les filets de recolonisation**

#### *Objectifs*

Les filets de recolonisation sont des filets de fine maille introduits dans le sol et remplis de substrat (sol remanié, sable, tourbe...). Les filets, une fois installés, sont colonisés par les racines fines produites par les racines voisines. Les filets sont alors extraits du sol après un temps plus ou moins long et les variations de masse sèche et/ou des longueurs de racines récoltées pendant ces différentes périodes permettent d'estimer la dynamique de la croissance racinaire. Aussi, l'utilisation de différents substrats, qui peuvent aussi être plus ou moins humides ou compactés, permet de tester la croissance des racines en fonction des conditions du milieu. Certains auteurs recommandent l'utilisation de filets à court et à long terme pour pallier le manque d'information quant au taux de mortalité des racines dans les filets (Fahey et al. 1999).

#### *Avantages et limites*

Des perturbations lors de l'installation des filets peuvent affecter la croissance racinaire (Fahey et al. 1999). Par rapport à la méthode des monolithes, l'isolement des racines du substrat est facilité, et les segments de racines récupérés d'autant plus complets. L'étude de l'architecture des racines ne reflète pas la croissance des racines dans le sol non remanié, mais en utilisant un substrat léger où les racines ne rencontreront pas de résistance mécanique, et où les conditions hydriques ne seront pas limitantes, il est possible d'étudier les variations de la croissance potentielle au cours de la saison en lien avec la disponibilité en carbone.

#### *Protocole utilisé*

Les filets de recolonisation utilisés étaient de forme cylindrique (diamètre de 25 cm, hauteur de 20 cm), avec une maille de 2 mm. Les trous (diamètre de 25 cm, hauteur de 60 cm)

recevant les filets ont été creusés à 1.50 m du tronc dans l'inter-rang et sont suffisamment profonds pour superposer trois filets. Quatre trous par modalité soit seize trous au total ont été creusés. Les filets ont été placés en mars 2007 et remplis avec un substrat léger de tourbe et de vermiculite. De mars 2007 à octobre 2008 les filets ont été extraits, vidés de leurs racines puis réinstallés chaque mois sauf pendant la période hivernale 2007-2008. La numérisation des racines et les analyses d'images ont été réalisées pour étudier les variations de la biomasse sèche racinaire (pesée après séchage à 70 °C pendant 48h) et des paramètres architecturaux (diamètres, LZANR, densité de ramification).

En 2008, cette méthode nous a également permis de récolter des pointes blanches de racines pour un dosage biochimique des sucres (cf. 1.5.2).

### **1.3.3. Les minirhizotrons**

#### *Objectifs*

Cette technique d'observation des racines, non destructrice, renseigne sur la dynamique de croissance des racines et leur architecture ainsi que sur la répartition verticale et horizontale des racines (en lien avec le site des tubes). Elle consiste à visiter un tube transparent, inséré dans le sol, à l'aide d'une caméra miniature spécifique (Bartz Technology Corporation, Santa Barbara, CA, USA), à différents intervalles de temps. Le but de cette technique est d'estimer les périodes d'apparition de racines fines, de suivre leur croissance, leur ramification ou encore leur vitesse de brunissement. Cette technique est plus couramment utilisée sur des graminées et petites plantes ayant un système racinaire plus dense que les arbres fruitiers.

#### *Avantages et limites*

Le caractère non destructeur de cette méthode d'observation des racines au champ est un avantage certain. Cependant l'installation des tubes transparents, entraînant des perturbations (compactage du sol) (Joslin and Wolfe 1999), ainsi que la nature du matériau composite du tube (Withington et al. 2003) affectent la croissance du système racinaire. Aussi, le volume de sol à l'étude est très petit et n'est pas forcément représentatif de l'ensemble (Reid and Bowden 1995), d'autant plus que les conditions locales de température et de teneur eau (par infiltration le long du tube) sont particulières. Au niveau de l'interprétation des image, la disparition d'une racine peut être interprétée de différentes manières : la racine est soit morte, soit cachée par le sol, soit a été mangée par la [macro]faune du sol.

#### *Protocole utilisé*

Dans notre étude, des tubes transparents en polyméthylmétacrylate (plexiglas) de 1.60 m de long et de 5,2 cm de diamètre interne ont été placés dans le sol de façon à laisser environ

30 cm de tube à l'extérieur du sol. Les tubes ont été insérés dans le sol à 1.50 m du tronc avec une inclinaison de 30° par rapport à la verticale et dirigés vers le tronc (Figure 11). Les trous ont été faits à l'aide d'un marteau à percussion muni d'une tarière. Les parois des trous ont été grattées pour enlever la couche superficielle qui a été compactée par le passage de la tarière. Pour chaque modalité de traitement, deux arbres sont équipés avec deux tubes, un dans le rang et un dans l'inter-rang. Les tubes ont été installés en mars 2007 et visités à l'aide d'une caméra miniature (Bartz Technology Corporation, Santa Barbara, CA, USA) avec une fréquence de 2 fois par mois, sauf pendant la période hivernale 2007/2008.

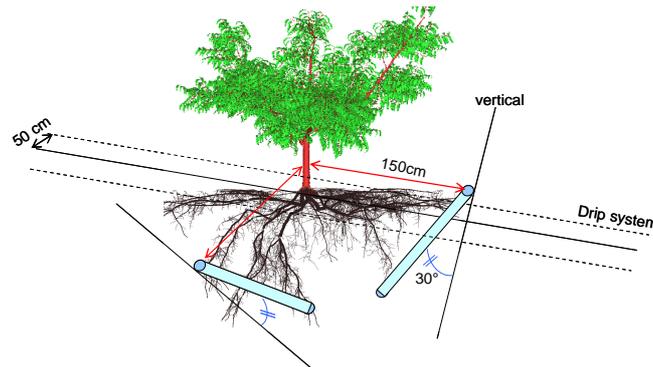


Figure 11 : Schéma du positionnement des tubes à minirhizotrons

### *Analyses d'images*

L'analyse des images venant des minirhizotrons a été réalisée avec le logiciel « WinRhizotron » (WinRhizo, Regent Instruments, Canada), spécialement conçu à cet effet. Ce logiciel permet une compilation rapide des d'images d'un même tube pour chaque date. Les images sont ensuite visualisées et les racines repérées et annotées. Pour chaque segment de racine, le diamètre et la couleur ont été relevés.

#### **1.3.4. Les cartes d'impacts**

##### *Objectifs*

Cette technique consiste à creuser une tranchée pour effectuer une cartographie des impacts de racines sur un profil vertical et horizontal. L'objectif est alors de déterminer les zones de fortes densités racinaires et d'approcher la colonisation du système racinaire en profondeur et par rapport à la distance aux goutteurs. La dynamique de croissance peut aussi être approchée avec cette méthode comme le propose (Vocanson et al. 2006).

##### *Avantages et limites*

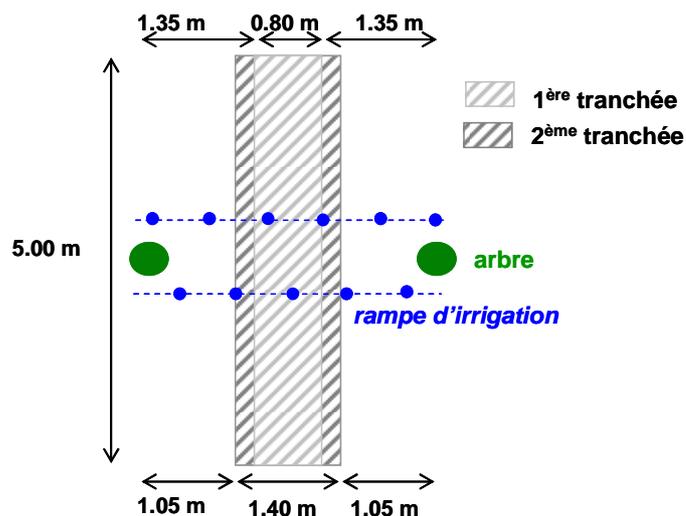
La cartographie des impacts racinaires sur un front de tranchée est un outil essentiel pour l'étude de la répartition spatiale des racines dans le sol. Mais les perturbations sont importantes sur le site lors de la formation des tranchées et la technique de cartographie assez

laborieuse. Dans une étude dynamique, les propriétés du sol sur le profil sont plus sensibles aux variations climatiques, représentant un biais pour l'étude.

### *Protocole utilisé*

Une tranchée pour chaque traitement d'irrigation a été creusée perpendiculairement au rang des arbres en mars 2009. Les tranchées ont été creusées grossièrement au tractopelle, puis plus finement à la pelle-bêche.

Pour chaque traitement d'irrigation, une première tranchée a été creusée, profonde de 1.30 m, large de 0.80 m et longue de 5.00 m. Une première série de cartographie a été faite sur les deux fronts de tranchées, de chaque côté de la tranchée. La tranchée a ensuite été élargie de 0.30 m et une deuxième série de cartographie a été faite.



La répartition des racines sur chaque profil a été relevée en utilisant une grille métallique ayant une maille de 3,65 cm de côté. Dans chaque cellule, la présence ou l'absence de racine a été notée. Cette tranchée a permis d'établir une cartographie des impacts de racines d'environ 4,3 m de large x 1 m de profondeur.

### *Mesures sol associées*

La résistance à la pénétration du sol a été mesurée avec un pénétromètre de poche (Terratest CL-700) à différentes profondeurs et distances au tronc et a été associée à des prélèvements de sol. Le sol a été extrait à l'aide de cylindres métalliques de 100 cm<sup>3</sup>, pesé puis séché à 110°C pour déterminer la teneur en eau et la densité du sol proche de la mesure de résistance à la pénétration. Les fronts de tranchées ont été plus ou moins humidifiés pour relier les trois variables (teneur en eau, densité du sol, résistances à la pénétration) dans une plus large gamme de teneur en eau. La relation entre ces trois variables permettra de caractériser les variations de la résistance à la pénétration du sol du verger en fonction de la teneur en eau et de la densité du sol.

## 1.4. Caractérisation des propriétés du sol

Pour notre étude, les observations de croissance et de répartition des racines au verger doivent être reliées aux variations temporelles et spatiales des propriétés du sol. La température du sol a été mesurée à la station météorologique du site Saint Paul de l'INRA d'Avignon à 10 et 50 cm de profondeur. Des mesures « sols » ont été entreprises lors de l'extraction des monolithes (teneur en eau, résistance à la pénétration), mais la densité du sol n'a pas été mesurée.

En 2008, pour une meilleure approche de la densité du sol et de l'évolution de la teneur en eau dans le sol, le verger a été équipé d'un humidimètre à neutrons et d'un densimètre à gamma, présentés ci-après. Aussi dans cette partie, sont exposés les avantages et les limites de la mesure de la résistance à la pénétration au pénétromètre.

### 1.4.1. L'humidimètre neutron et le densimètre gamma

La teneur en eau et la densité du sol ont été mesurées avec des sondes à neutrons et à rayons gamma respectivement, à différentes profondeurs et sur différents profils.

#### *Principe*

Les sondes émettrices de neutrons et de rayons gamma, ainsi que le détecteur associé, sont introduites dans des tubes en aluminium installés dans le sol. La sonde se présente sous la forme d'un cylindre métallique qui contient une source radioactive émettrice de neutrons rapides, un détecteur (ou deux pour la sonde à gamma) et un pré-amplificateur. Le signal de sortie est ensuite transmis par l'intermédiaire d'un câble au système électronique de comptage externe.

La sonde émettrice de neutrons : une fois dans le sol, jusqu'à une distance de 30 cm de la source, les neutrons rapides émis par la source sont dispersés dans toutes les directions et ralentis, principalement par le noyau d'hydrogène présent dans le sol, et atteignent des niveaux d'énergie thermique (= neutrons thermiques). Ces neutrons thermiques revenant vers la source sont détectés et leur quantité est proportionnelle à la quantité d'atomes d'hydrogène. L'eau étant le principal pourvoyeur en hydrogène, cette technique permet de caractériser la teneur en eau du sol au voisinage de la sonde, après étalonnage.

La sonde émettrice de rayons gamma : les rayons gamma sont diffusés dans le sol et atténués lorsqu'ils traversent la matière. Cette atténuation est comptée par deux détecteurs. Pour le sol cette atténuation est liée à l'eau et à la matrice solide (l'air étant « transparent » au gamma). Par une loi type Beer-Lambert, en connaissant la teneur en eau pondérale et le comptage gamma, il est possible d'estimer la densité apparente du sol en place.

### *Avantages et limites*

Par rapport à un échantillonnage manuel d'un volume de sol pour y mesurer la densité et la teneur en eau, l'emploi de ces sondes permet une mesure moins laborieuse, plus rapide, non destructive (après l'installation des tubes), et donc périodiquement répétable, aux mêmes sites et profondeurs. Les principaux désavantages sont la faible résolution spatiale, une moins bonne mesure de la teneur en eau en surface, et les contraintes d'utilisation (d'usage et réglementaires) liées aux sources radioactives.

### *Protocole utilisé*

Les tubes en aluminium (45 mm de diamètre) recevant les sondes ont été disposés à différentes distances du tronc dans le rang (140 cm) et dans l'inter rang (4, 12, 25, 50, 113 cm) jusqu'à 1 m de profondeur en juin 2007 sur un arbre par traitement irrigation (Figure 13).

La sonde à neutron (Troxler 4310) avait une source radioactive de Americium-Béryllium ( $^{241}\text{Am}/\text{Be}$ ). La sonde à gamma (CPN 501 DR) avait une source de Césium radioactif ( $^{137}\text{Cs}$ ). Les sondes ont été étalonnées avec des prélèvements de sol effectués lors de l'installation des tubes, sur lesquels la teneur en eau a été mesurée par séchage à 105 °C. La teneur en eau du sol a été mesurée régulièrement au cours de l'année, environ 8 fois par mois de juin à octobre en 2007 et de mars à octobre en 2008. La densité du sol a été mesurée en mars 2008 sur un arbre par traitement irrigation et est supposée constante sur la durée de l'expérimentation.

## **1.4.2. La tomographie de résistivité électrique**

La tomographie de résistivité électrique permet d'obtenir une « image électrique » du sous-sol, c'est à dire une section verticale de la répartition de la résistivité du sol. Cette résistivité caractérise la capacité du courant électrique à circuler dans le milieu, et est liée à la lithologie du sous-sol. Cette technique permet alors de cartographier la répartition des teneurs en eau dans le sol. Les instruments principaux pour cette mesure sont : un système de multiplexage, un résistivimètre, et des électrodes reliées par des câbles formant une ligne électrique.

### *Principe*

Le principe consiste à injecter un courant électrique via deux électrodes métalliques plantées dans le sol puis à mesurer des différences de potentiel électrique via deux autres électrodes. En faisant varier l'écartement des électrodes et en déplaçant les électrodes d'injection et de mesure le long de la ligne électrique, on obtient des sections de résistivités électriques apparente. Il est ensuite possible d'utiliser plusieurs électrodes, plantées le long d'un profil et de les connecter pour augmenter la précision et la profondeur du profil électrique.

### *Avantages et limites*

C'est une technique non destructive, de haute résolution, flexible car on peut facilement changer le volume de mesures et la profondeur d'investigation en variant la distance entre les électrodes. Cependant cette technique nécessite un bon contact électrique entre le sol et les électrodes insérées dans le sol. Par conséquent, dans les sols secs ou pierreux, la qualité des mesures peut être diminuée, voire impossible à effectuer.

### *Protocole utilisé*

Les mesures de tomographie de la résistance électrique (résistivimètre ABEM SAS 4000) ont été effectuées deux fois par semaine de mai à septembre en 2007 et 2008, sur un site par traitement d'irrigation. Deux lignes de 32 électrodes espacées de 20 cm, ont permis d'obtenir d'une « image électrique » de 6.3 m (Figure 13). Une ligne électrique a été installée parallèlement au rang, entre la rampe d'irrigation et l'arbre, et l'autre ligne a été installée plus ou moins perpendiculairement au rang, en passant entre deux zones de goutteurs et s'arrêtant au milieu de l'inter-rang. La résistivité apparente, acquise par le résistivimètre en utilisant un protocole Wenner alpha, est convertie résistivité « vraie » avec le logiciel d'inversion Res2Dinv (logiciel Geotomo) en imposant la résistivité 300 ohm.m-1 au niveau de la couche de galets. Une conversion en teneur en eau est ensuite effectuée en étalonnant la résistivité en fonction de la teneur en eau mesurée pour différents horizons de sol identifiés.

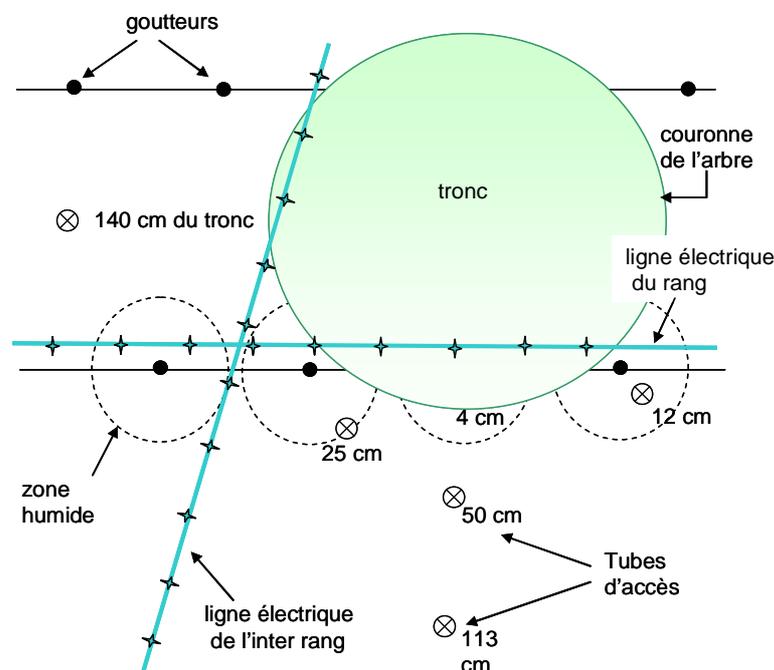


Figure 13 : Schéma de l'installation des tubes d'accès pour les sondes émettrices de neutrons et de rayons gamma, et des lignes électriques pour la mesure de la résistivité électrique.

### 1.4.3. La résistance à la pénétration

La résistance à la pénétration est une variable pertinente pour l'étude du développement racinaire en fonction des caractéristiques de sol. La résistance à la pénétration peut être mesurée à l'aide d'un pénétromètre plus ou moins sophistiqué, qui simule la résistance du sol à la croissance des racines. Malgré ces limites, le pénétromètre est la seule méthode disponible pour une mesure directe de la résistance à la pénétration des racines et reste un bon outil de cette mesure (Bengough et Mullins 1990).

Classiquement, la résistance à la pénétration se calcule avec l'équation suivante :

$$RP = F / A$$

avec RP, la résistance à la pénétration exprimée en MPa,  
F, la force nécessaire pour enfoncer le pénétromètre dans le sol en Newton,  
et A, l'aire à la base du cône.

Cependant, Bengough et Mullins (1990) ont observé que la résistance à la pénétration mesurée au pénétromètre dépendait aussi de l'angle du cône de la sonde, et du coefficient de friction entre le sol et la sonde.

#### *Limites*

Le rapport entre la résistance au pénétromètre et la résistance à la croissance des racines dépend largement du contexte expérimental et peut varier d'un facteur 2 à 9 suivant les études (Stolzy et Barley 1968, Voorhees et al. 1975, Bengough et Mullins 1990). Plusieurs raisons peuvent être évoquées pour expliquer ces différences :

- (i) Les géométries des déformations du sol par les racines et les sondes ne sont pas identiques.
- (ii) Les sondes se déplacent suivant une direction rectiligne tandis que les racines se développent préférentiellement dans les pores et interstices du sol (Dexter 1986).
- (iii) La longueur, le diamètre, l'angle et la vitesse d'avancement des sondes déterminent les forces nécessaires à la pénétration et par conséquent la mesure de la résistance. Plus les sondes ont un angle de cône et une vitesse de pénétration élevés, plus les forces de friction et par conséquent la résistance à la pénétration sont fortes (Voorhees et al. 1975, Bradford 1980).
- (iv) Les racines sécrètent des mucilages et les cellules de la coiffe peuvent se desquamer lors de contraintes mécaniques (Souty 1987), tandis que les sondes subissent dans le sol des forces de friction probablement plus importantes. Les racines d'autre part sont capables de modifications morphologiques facilitant leur pénétration dans les substrats indurés.

### *Protocole utilisé*

La calibration du pénétromètre s'est réalisée avec une balance pour relier les kilos force (1 kgF = 9.8 N) à la lecture du pénétromètre.

La résistance à la pénétration a été mesurée dans les monolithes au moment de leur extraction, à 10, 20, 30 et 40 cm de profondeur et un échantillonnage du sol à ces mêmes profondeurs a également été effectuée pour mesurer la teneur en eau. Aussi, à la réalisation des tranchées, des mesures de résistance à la pénétration ont été faites et associées à des mesures de densité et de teneur en eau du sol à différentes profondeurs et distances au rang.

## **1.5. Mesures de la disponibilité en assimilats carbonés dans les racines**

### **1.5.1. Prélèvement des tissus corticaux de racines**

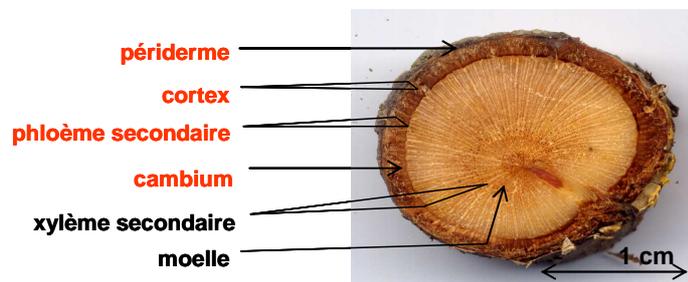
#### *Objectifs*

Cette technique de prélèvement est basée sur la méthode des micro-prélèvements de tissus corticaux. L'intérêt de ces prélèvements est de pouvoir accéder aux composés biochimiques contenus dans les tissus corticaux et phloémiens au cours de la saison et de les doser. Les variations saisonnières des teneurs mesurées sont des indicateurs de la disponibilité en carbone dans la plante. Ces prélèvements nous renseignent sur (i) la dynamique de mobilisation et d'accumulation de l'amidon dans les réserves, (ii) la dynamique des flux phloémiens à travers les teneurs en sorbitol et en saccharose, (iii) la disponibilité en glucose et fructose. Il aurait même été envisageable d'isoler soigneusement les différents tissus prélevés et de doser séparément leur composition biochimique respective.

#### *Protocole utilisé*

Les micro-prélèvements de tissus corticaux (~ 1 cm<sup>2</sup>) ont été effectués sur des macrorhizes, proches du collet. Les tissus prélevés sont indiqués Figure 14.

Figure 14 : Coupe transversale d'une racine de pêcher. En rouge, les tissus prélevés.



Pour chaque modalité, quatre segments de racine principale de 20 cm de long ont été soigneusement isolés du sol puis recouverts d'un substrat léger. En 2007, seulement une répétition par modalité a été faite chaque mois entre mars et novembre. La fréquence des prélèvements ainsi que le nombre de répétitions des prélèvements ont été augmentés en 2008 à la vue des résultats prometteurs. Ainsi, pour chaque modalité, quatre prélèvements ont été

faits toutes les deux semaines de février à octobre 2008. Les échantillons ont été prélevés toujours à la même heure le matin puis immédiatement plongés dans l'azote liquide pour éviter la dégradation des composés organiques, et enfin stockés au congélateur à -80 °C. Les sucres solubles (glucose, fructose, saccharose et sorbitol) et l'amidon ont été extraits puis dosés par détermination enzymatique en utilisant un lecteur de micro-plaque, en suivant le protocole de Gomez et al. (2007).

### **1.5.2. Prélèvements de pointes racinaires**

#### *Objectifs*

Ce type de prélèvement n'a été réalisé qu'en 2008 et est une extension de la technique des filets. L'objectif était de doser les composés biochimiques dans des pointes racinaires et d'évaluer ainsi l'activité métabolique de celles-ci en s'appuyant sur l'étude de Freixes et al. (2002) qui montrent notamment une forte corrélation entre les teneurs en hexoses des pointes racinaires et la vitesse de croissance.

#### *Protocole utilisé*

Des pointes blanches de racines poussant à l'extérieur des filets ont été récoltées lors de l'extraction mensuelle des filets. Les échantillons ont été immédiatement plongés dans l'azote liquide pour éviter la dégradation des composés organiques, puis stockés au congélateur à -80°C jusqu'à analyse. Les sucres solubles (glucose, fructose, saccharose et sorbitol) et l'amidon ont été extraits et dosés de la même manière que dans les tissus corticaux.

## **1.6. Suivi des parties aériennes**

### **1.6.1. Croissance des fruits et rendement**

En 2007, le diamètre des fruits a été mesuré sur dix fruits en C+ pour chaque traitement d'irrigation. En 2008, ce sont seize et quatre diamètres de fruits qui ont été mesurés respectivement en C+ et C- pour chaque traitement d'irrigation. Les mesures ont été faites à l'aide d'un pied à coulisse au niveau de l'équateur du fruit d'avril jusqu'à la récolte. A la récolte, la matière fraîche de fruits par arbre a été pesée, et la matière sèche de fruits par arbre estimée à partir d'un échantillonnage. Aussi, en 2008, le calibre des fruits a été relevé à l'aide d'une plaque de calibrage et les indices BRIX ont été mesurés deux fois sur soixante fruits par modalité de traitement.

### **1.6.2. Développement de la partie aérienne végétative**

Le suivi du développement a été réalisé sur trois rameaux par modalité et sur huit rameaux par modalité en 2007 et 2008 respectivement. Le suivi a consisté à mesurer la longueur des rameaux, leur diamètre basal (à 1 cm du nœud) et le nombre de feuilles matures, environ toutes les deux semaines d'avril à octobre.

En octobre 2008, deux arbres ayant reçu une alimentation en eau non restrictive et porté une forte charge en fruits ont été coupés au niveau du collet. Différents compartiments ont été séparés : les feuilles, les rameaux jeunes (de l'année et de l'année précédente) et le vieux bois (charpentières et tronc). La biomasse sèche de chacun des compartiments a été mesurée, ainsi que la biomasse fraîche et sèche des feuilles et la surface foliaire totale de l'arbre.

### **1.6.3. Evolution de la section de tronc**

La section des troncs a été mesurée tous les ans de façon à encadrer les deux saisons d'expérimentation. La mesure de la circonférence a été faite à environ 5 cm au-dessus du point de greffe. Le suivi de la section du tronc est un indicateur de la vigueur de l'arbre et de sa croissance. Un stress hydrique entraîne sa diminution particulièrement chez les jeunes arbres (Nortes et al. 2005).

### **1.6.4. Evolution du potentiel hydrique**

#### *Principe*

Le potentiel hydrique de la plante est un bon indicateur du degré de l'effet de la contrainte hydrique sur la plante (Garnier and Berger 1985, McCutchan and Shackel 1992). La technique de référence est incontestablement aujourd'hui le potentiel hydrique foliaire, qui se mesure à l'aide d'une chambre à pression (Scholander et al. 1965). On distingue le potentiel hydrique de base et le potentiel hydrique minimal.

Le potentiel de base se mesure avant le lever du soleil, alors que les tomates de la plante sont fermées. Durant la nuit la plante a rééquilibré son état hydrique avec celui de la réserve en eau de la fraction du sol exploitable par les racines. Le potentiel de base indique donc l'état hydrique de la plante et est équivalent au potentiel hydrique du sol.

Le potentiel de tige se mesure en journée, alors que la photosynthèse est active et la demande climatique importante, sur un échantillon de feuilles préalablement ensachées sur pied et laissées en l'état le temps nécessaire pour que, la transpiration étant ainsi arrêtée, le potentiel hydrique de la feuille s'équilibre avec le potentiel hydrique du rameau, représentatif du statut hydrique de la plante entière. Le potentiel de tige renseigne sur la capacité de la

plante à conduire l'eau du sol à l'atmosphère, elle fournit une information fiable sur l'état hydrique du végétal en condition de transpiration.

La relation entre le potentiel de base et le potentiel minimal n'est pas linéaire. C'est pour cela qu'il faut associer les deux types de potentiels pour raisonner de façon fiable l'évolution du statut hydrique de la plante.

### *Protocole utilisé*

Le potentiel hydrique de base a été mesuré avant le lever du soleil et le potentiel hydrique minimal au midi solaire, sur des feuilles préalablement ensachées. Les potentiels de base et minimal ont été mesurés à l'aide d'une chambre à pression (Scholander et al. 1965). En 2007 les potentiels ont été mesurés à quatre dates sur quatre répétitions par modalité en juillet-août. En 2008, les mesures ont été effectuées une à deux fois par semaine sur huit répétitions par modalité de la mi-mai à fin août en 2008.

## **2. L'expérimentation en pots sous serre**

Cette expérimentation nous a permis de faire un lien plus direct entre la croissance des racines et les propriétés locales du sol.

### **2.1. Matériel végétal et conditions de culture**

Les plants utilisés étaient de jeunes porte-greffes « GF 677 », issus d'une pépinière et ayant poussé dans des godets de fibres de coco. Parmi le lot de jeunes plants disponibles, une sélection en tenant compte du diamètre du tronc a été faite de façon à homogénéiser la gamme de vigueur des plants.

Le sol provenait du domaine Saint Paul de l'INRA, donc était de composition similaire au sol du verger. Le sol a été tamisé afin d'éliminer les cailloux et les débris de diamètre supérieurs à 5 mm puis séché pour déterminer le taux d'humidité initial du sol. La serre était équipée d'auvents à ouverture automatique et d'un système de brumisation afin de réguler la température. Les températures moyennes journalières ont varié entre 19 et 25 °C. La brumisation a été réglée afin d'avoir un minimum d'environ 70 % d'humidité relative.

### **2.2. Préparation du sol et traitements expérimentaux**

Les pots (30 cm de diamètre et 30 cm de haut) ont été remplis du sol « sec » et compactés à l'aide d'un marteau à percussion de façon à obtenir deux densités apparentes, 1.2 et 1.5 g.cm<sup>-3</sup>. Pour éviter une certaine déformation des pots suite à la compaction, ceux-ci étaient cerclés d'une armature métallique adaptée. Une fois les pots remplis de sol « sec »,

l'eau a été ajoutée de manière à obtenir trois niveaux de teneur en eau du sol : 0.14, 0.17 et 0.20 g.g<sup>-1</sup>. En couplant chaque traitement (densité et teneur en eau), six modalités de traitement ont été étudiées. Chaque modalité a fait l'objet de cinq répétitions.

Une fois l'eau ajoutée, les pots ont été recouverts d'une toile plastique opaque pour limiter l'évaporation et pesés, et une semaine plus tard les jeunes plants ont été plantés et défoliés pour laisser cinq feuilles sur chaque plant (Figure 15).



Figure 15 : Photographie de l'installation

### 2.3. Suivi de la culture et récolte

Les pots ont été pesés toutes deux semaines pour maintenir la teneur en eau initiale *via* un apport d'eau. Après deux mois de culture, les plantes ont été récoltées et des mesures ont été effectuées sur le système racinaire, les propriétés du sol et la partie aérienne.

Les racines ont été soigneusement extraites du sol par l'application d'un jet d'eau à travers un tamis (5 mm de maille). Le système racinaire obtenu comportait des « vieilles » racines présentes à la plantation dans des fibres de coco. Les « jeunes » racines, facilement reconnaissables à leur couleur, ont poussé en dehors des fibres de coco. De « jeunes » racines ont été sélectionnées pour être numérisées. L'analyse d'image a été faite selon le même protocole que pour les monolithes et les filets. Enfin, les « jeunes » racines ont été séchées à 70°C puis pesées.

La résistance à la pénétration a été mesurée dans les pots à l'aide d'un pénétromètre de poche (Terratest CL-700) à différentes profondeurs (8, 16 et 24 cm). Un échantillon du sol a été prélevé au même endroit pour mesurer la teneur en eau.

La surface foliaire totale du plant a été mesurée à l'aide d'un planimètre (Li-Cor 3100, Lincoln, NE, USA). Les biomasses fraîche et sèche du tronc, de la tige et des feuilles ont été mesurées ainsi que le nombre de feuilles par plants.

#### 2.4. Propriétés du sol remanié

Le lien entre les différentes propriétés du sol (densité du sol, teneur en eau, résistance à la pénétration) dans le sol remanié a été étudié lors d'une petite expérimentation.

Le même sol que celui utilisé dans les pots, et ayant subi la même préparation (tamisage à 2,5 mm puis séchage), a été plus ou moins compacté (1.2 et 1.4 et 1.6 g.cm<sup>-3</sup>) et plus ou moins humidifié (0.14, 0.17 et 0.20 g.g<sup>-1</sup>), dans une vingtaine de cylindres en plastique (longueur 20 cm, Ø intérieur 52 mm). Après le compactage, l'eau a été ajoutée par le haut des cylindres et les cylindres ont été fermés hermétiquement pendant 2 semaines.

Après deux semaines, pour atteindre une répartition plus homogène de l'eau dans les cylindres, les mesures ont été faites. A chaque extrémité des cylindres (en haut et en bas), la résistance à la pénétration a été mesurée à l'aide d'un pénétromètre de poche (Terratest CL-700), et un échantillon de sol a été prélevé puis séché pour mesurer la teneur en eau proche de la mesure.

Croissance  
du système racinaire  
et fonctionnement de la plante entière

---



### Résumé de chapitre

La croissance du système racinaire est replacée dans le cadre général du fonctionnement de la plante entière. Le fonctionnement de la plante entière est affecté par les pratiques culturales qui modulent les caractéristiques du sol, comme la teneur en eau (irrigation) et la densité du sol (compactage), et la disponibilité en assimilats carbonés (éclaircissage). Une restriction hydrique va diminuer le statut hydrique de la plante et entraîner une diminution de la croissance des racines, et de tous les organes de la plante. L'acquisition du carbone est réduite par la baisse de la surface foliaire, et des échanges gazeux à l'échelle de la feuille. L'intensité de l'allocation en carbone est réduite mais les priorités d'allocation ne semblent pas changer, en particulier le ratio système racinaire/système aérien n'est pas modifié. Le compactage du sol tend également à diminuer la croissance des différents organes de la plante mais dans une moindre mesure. Une forte charge en fruits entraîne une compétition pour les assimilats carbonés entre les fruits, qui se présentent comme un puits majeur.

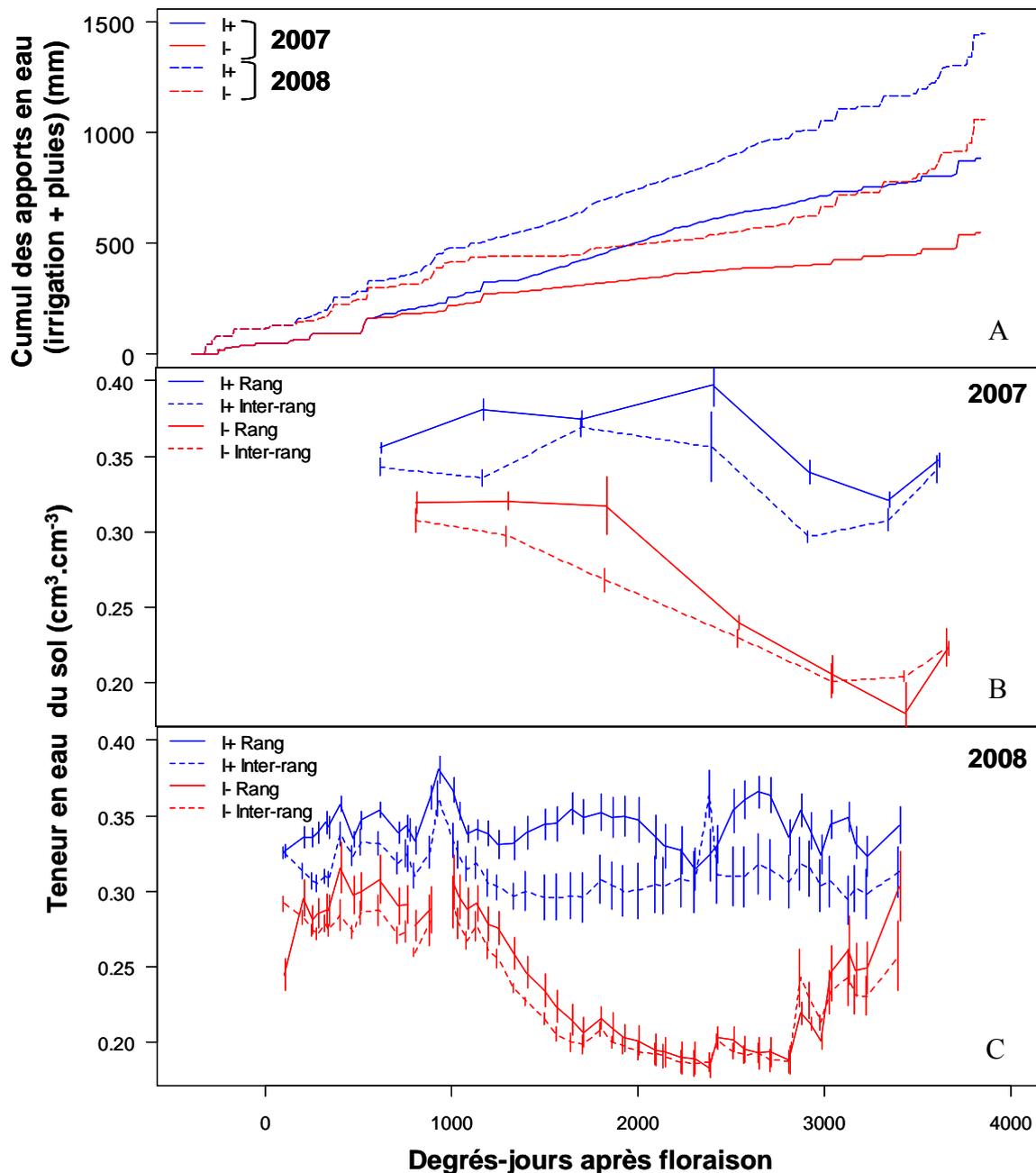


Figure 16 : Apports cumulés de l'eau apportée par l'irrigation et les pluies en 2007 et 2008 pour chaque traitement irrigation, I+ et I- (A), et évolution des teneurs en eau en I+ et I- à 1.5 m du tronc dans le rang et l'inter-rang en 2007 (B) et 2008 (C). Les données de 2007 ont été obtenues à partir des prélèvements de sol lors de l'extraction des monolithes et correspondent à une moyenne des 40 premiers cm de sol. Les données de 2008 ont été obtenues par les sondes émettrices de neutrons et correspondent à une moyenne des 90 premiers cm de sol.

Le développement de l'arbre résulte d'un ensemble d'interactions qui peuvent affecter à la fois la croissance des organes et l'acquisition du carbone *via* la photosynthèse. Les facteurs climatiques, les pratiques culturales et les contraintes du sol, qui interagissent fortement, entraînent une adaptation de l'arbre à son milieu. Dans cette partie la croissance des différents organes de la plante (feuilles, fruits, rameaux, tronc, racines) et la transpiration foliaire (liée à la photosynthèse) sont étudiées en fonction de la charge en fruits, de l'irrigation et du compactage de sol. Ces résultats permettent situer la croissance du système racinaire dans le cadre général du fonctionnement de la plante entière.

## 1. Fonctionnement intégré du pêcher

### 1.1. Evolution des disponibilités hydriques au verger

Les disponibilités hydriques au verger dépendent de l'irrigation et des précipitations. A partir du moment où les pluies ne suffisent plus à compenser l'évapotranspiration potentielle (ETp), l'irrigation joue un rôle important dans l'évolution du statut hydrique de l'arbre, et par voie de conséquence sur son fonctionnement.

Les différences des apports cumulés entre les deux traitements d'irrigation (I+ et I-) ont été davantage observés pendant la période estivale, soit de 1000 à 2800 degrés-jours après floraison (DAF), quand l'irrigation est la source principale des apports (Figure 16-A). L'évolution des apports cumulés en 2007 et 2008 en I+ est régulière et compense l'ETp, la disponibilité en eau du sol varie peu, et restant toujours forte. Au contraire, la disponibilité en eau est fortement diminuée l'été en I-. Les fortes et nombreuses pluies survenues au printemps en 2008 peuvent expliquer le décalage d'environ 200 mm observé entre les années 2007 et 2008.

Dès le démarrage de l'irrigation, les teneurs en eau du sol se sont différenciés en fonction du traitement (I+/I-) et de la zone (rang/inter-rang) (Figure 16-B et C). Les teneurs en eau en I- ont fortement diminué, de 0.30 à 0.15 cm<sup>3</sup>.cm<sup>-3</sup>, entre 1000-1500 DAF et 3000 DAF. En I-, la différence de teneur en eau entre le rang et l'inter-rang est peu marquée voire absente en 2007 et 2008. Au contraire, les teneurs en eau du sol sont relativement stables en I+ au cours de la saison et varient entre 0.35 et 0.40 cm<sup>3</sup>.cm<sup>-3</sup> et 0.30 et 0.35 cm<sup>3</sup>.cm<sup>-3</sup> respectivement en 2007 et 2008. Les teneurs les plus faibles en I+ sont observées dans l'inter-rang. De plus faibles teneurs en eau en 2008 peuvent s'expliquer par le fait que les mesures ont été faites jusqu'à 90 cm en profondeur contre jusqu'à 40 cm en profondeur en 2007.

## 1.2. Statut hydrique de l'arbre

Le statut hydrique de l'arbre dépend du continuum sol/plante/atmosphère, c'est-à-dire à la fois de la disponibilité en eau dans le milieu, de l'état de développement de la plante, et de la demande évaporative. Le potentiel de base permet d'estimer le potentiel hydrique moyen du sol et le potentiel minimal représente le statut hydrique de la plante lorsque la demande évaporative est maximale. Les potentiels hydriques présentés sont ceux mesurés en 2008, les mesures en 2007 étant moins nombreuses. Cependant les observations et tendances sont identiques. L'analyse de variance révèle un effet significatif de l'irrigation, mais aucun effet de la charge en fruits (C+ et C-) sur les potentiels hydriques (Figure 17). En I+, le potentiel de base et le potentiel minimal des arbres ont été relativement stables au cours de la saison, avec des valeurs de -0,3 MPa et -0,8 MPa respectivement. Par contre, en I-, le potentiel de base a diminué fortement dès 1200 DAF et jusqu'à la récolte pour atteindre -1,2 MPa. Ensuite, le potentiel de base a augmenté pour approcher une valeur de -0.6 MPa en fin de saison. Cette augmentation du potentiel peut s'expliquer par une irrigation légèrement plus importante et une régulation plus forte des flux transpiratoires de l'arbre à partir de 1500 DAF. Le potentiel hydrique de tige des arbres en I- a également diminué tôt dans la saison, jusqu'à atteindre une valeur de -2.2 MPa à 2200 DAF. A cette période, bien que l'irrigation soit légèrement plus importante, la demande climatique est encore forte. Le stress devient de plus en plus sévère avec la diminution de la disponibilité en eau du sol.

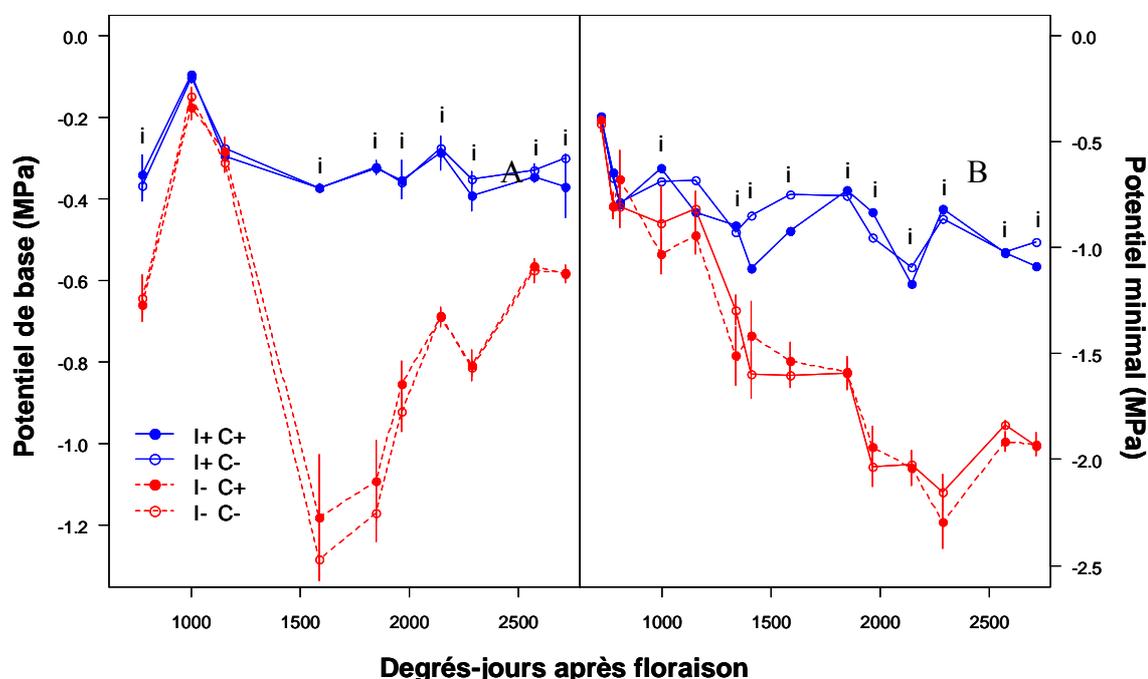


Figure 17 : Potentiels moyens de base (A) et minimal (B) en 2008 pour chaque modalité : I+ C+, I+ C-, I- C+ et I- C-. Les barres représentent les écart-types de la moyenne et les « i » indiquent les effets de l'irrigation à chaque date (ANOVA,  $P < 0.05$ ).

### 1.3. Croissance et allocation

L'évolution des disponibilités en eau a classiquement un effet fort sur la croissance des plantes ainsi que sur l'acquisition des ressources. Pour estimer l'effet des contraintes sol sur la croissance des différents organes de la plante, les différentes expérimentations ont permis de réaliser des observations sur la croissance de la partie aérienne, ainsi que du système racinaire.

#### 1.3.1. Biomasse aérienne, végétative et reproductive

Les parties aériennes végétatives de deux arbres recevant une irrigation non limitante et ayant une forte charge en fruits ont été récoltées en octobre 2008, et la biomasse des fruits a été mesurée à la récolte. Ainsi la biomasse de l'année (résultant de la croissance des feuilles et des fruits), la biomasse du bois de l'année et de l'année précédente (bois jeune) et la biomasse des parties pérennes âgées de 4 ans (charpentières, troncs) ont été mesurées. La mesure de la biomasse de la partie racinaire n'a pas été entreprise car l'excavation de système racinaire aurait été particulièrement laborieuse dans le sol argilo-limoneux du verger.

La biomasse sèche aérienne totale représente presque 50 kg (Figure 18). Cette biomasse est principalement répartie dans le bois jeune et les parties pérennes. Cependant, les fruits représentent une part importante, avec 1/5ème de la biomasse totale de l'arbre en seulement 4 mois (durée entre la floraison et la récolte, de mi-mars à mi-juillet).

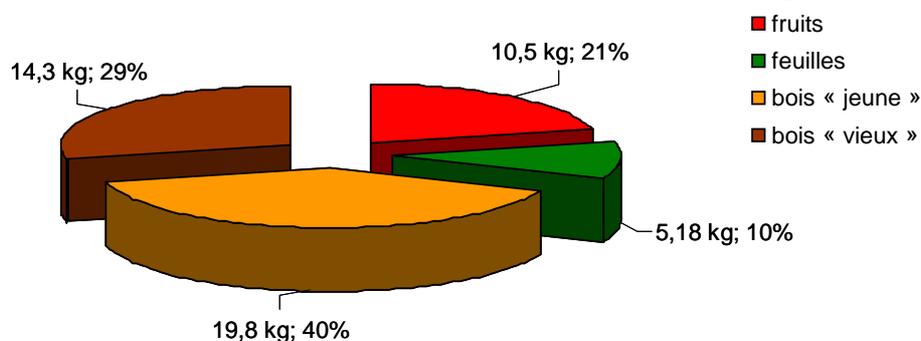


Figure 18 : Répartition de la biomasse aérienne en 2008 pour des arbres en I+ et ayant une charge en fruits forte. La biomasse en fruits a été mesurée à la récolte (10 juillet) et la biomasse des parties végétatives en octobre, avant la chute des feuilles.

*La rapide et forte accumulation de matière sèche dans les fruits, suggère que les fruits représentent un puits important pour le carbone. Or pendant la croissance des fruits, la capacité d'acquisition du carbone n'est pas maximale car la surface foliaire se met encore en place. Si la disponibilité en assimilats carbonés est insuffisante à la demande de l'ensemble des puits de la plante pendant ces 4 mois, une forte compétition intra- et inter-organes pour les assimilats carbonés pourrait s'opérer. Le rôle des réserves carbonées pourrait être important.*

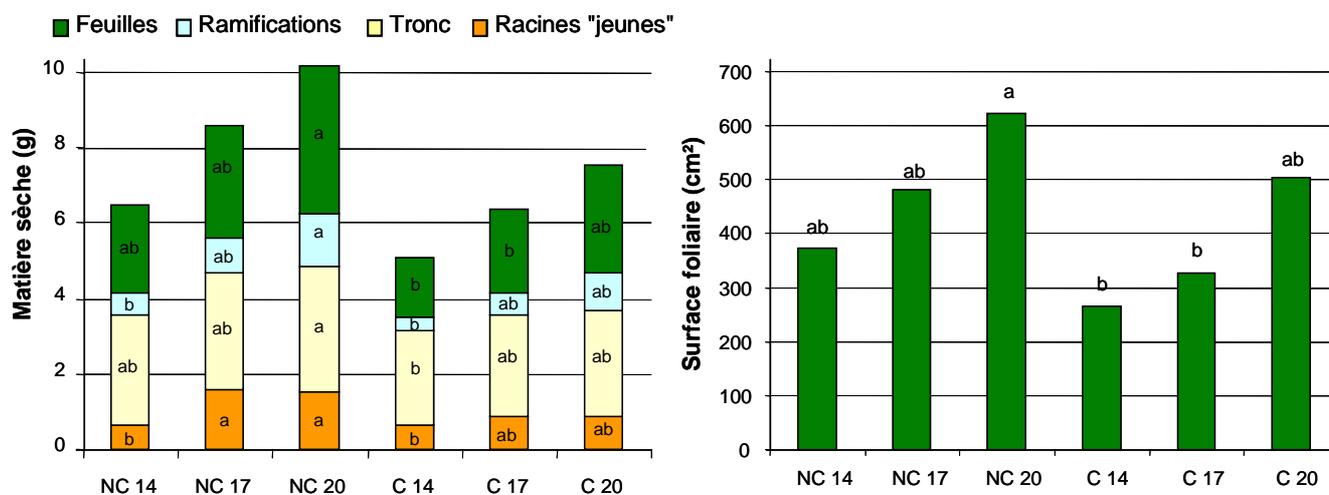


Figure 19 : Histogrammes des matières sèches (g) des différents compartiments de la plante (racines « jeunes », tronc, ramifications, feuilles) (A), et de la surface foliaire (cm<sup>2</sup>) (B), pour chaque modalité : NC et C, indiquent le degré de compactage du sol, non compacté (1.2 g.cm<sup>-3</sup>) ou compacté (1.5 g.cm<sup>-3</sup>), et les chiffres qui suivent la teneur en eau du sol, 0.14, 0.17 ou 0.20 g.g<sup>-1</sup>. Les lettres indiquent une différence significative des moyennes (test de Duncan, P<0.05).

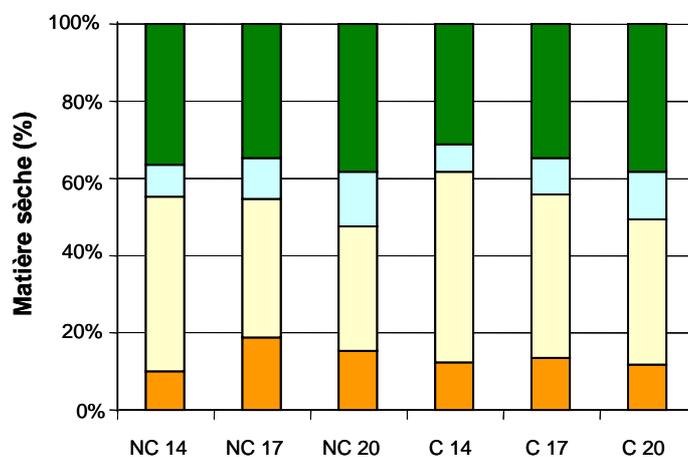


Figure 20 : Histogramme des pourcentages de matière sèche des différents compartiments de la plante (racines « jeunes », tronc, ramifications, feuilles) pour chaque modalité : NC et C, indiquent le degré de compactage du sol, non compacté (1.2 g.cm<sup>-3</sup>) ou compacté (1.5 g.cm<sup>-3</sup>), et les chiffres qui suivent la teneur en eau du sol, 0.14, 0.17 ou 0.20 g.g<sup>-1</sup>. Les lettres indiquent une différence significative des moyennes (test de Duncan, P<0.05).

### 1.3.2. Biomasse totale : aérienne végétative et racinaire

La surface foliaire au verger a été mesurée en octobre 2008, sur deux arbres par traitement d'irrigation ayant porté une forte charge en fruits. En I+ C+ les arbres avaient une surface foliaire de  $67 \text{ m}^2 \cdot \text{arbre}^{-1}$  contre  $62 \text{ m}^2 \cdot \text{arbre}^{-1}$  en I- C+.

L'expérimentation en pot a permis de lier le fonctionnement global de la plante avec la croissance de la partie aérienne et du système racinaire, pour des contraintes hydriques et de compactage de sol variables.

L'analyse de variance a révélé un effet de la densité et de l'humidité du sol sur la biomasse sèche de tous les compartiments de la plante (feuilles, ramifications, racines « jeunes »), sauf pour le tronc où seul un effet de la densité a été détecté. La matière sèche totale des plantes varie entre 5 et 10 g suivant les modalités de culture (Figure 19-A). La matière sèche de chaque compartiment est systématiquement la plus forte pour les sols non compactés avec une forte teneur en eau (NC 20) et systématiquement la plus faible pour les sols compactés avec de faibles teneurs en eau (C 14). La baisse de la disponibilité en eau dans le sol, ainsi que la compaction du sol, tendent à réduire la croissance en matière sèche des organes. L'augmentation de la matière sèche avec les forts niveaux de disponibilité en eau est davantage marquée quand le sol n'est pas compacté.

La surface foliaire dans les pots a été affectée par la disponibilité en eau et par la densité du sol ( $P < 0.05$ ). La surface foliaire varie entre 260 et 620  $\text{cm}^2$  suivant les modalités de culture (Figure 19-B). La plus forte surface foliaire a été observée pour les plants en NC 20 et la plus faible en C 14. Peu de différences significatives entre les modalités sont détectées mais de fortes tendances, semblables à celles de la répartition de la matière sèche sont à noter. Pour une même densité de sol, la surface foliaire est presque doublée avec l'augmentation de la teneur en eau. Cette différence est remarquable en seulement deux mois de culture. Aussi, pour une même teneur eau, la surface foliaire est systématiquement plus faible pour les plants évoluant dans un sol compacté.

La répartition de la matière sèche, c'est-à-dire l'allocation du carbone, entre les différents organes, varie peu suivant les modalités de culture (Figure 20). Les rapports de matière sèche entre les différents organes sont donc relativement stables.

*L'acquisition du carbone par la plante résulte de la croissance des feuilles, de la photosynthèse et de régulations internes. Une réduction de leur surface, implique une baisse de la capacité d'acquisition du carbone. La quantité de matière sèche totale des compartiments végétatifs est affectée, et la croissance des racines semble être autant diminuée que les autres organes de la plante.*

### 1.3.3. Croissance des fruits

En 2007, la croissance en matière fraîche par fruit n'a pas été affectée par les traitements d'irrigation et de charge en fruits (Tableau 3). Les charges en fruits en 2007 en C+ et C- n'étaient pas assez contrastées et les arbres encore jeunes pour la fructification. Par contre, en 2008, la croissance en matière fraîche des fruits a été affectée à la fois par l'irrigation et par la charge en fruits. Typiquement, une irrigation limitante réduit significativement la croissance en matière fraîche des fruits, ainsi qu'une forte charge en fruits. Au niveau de l'accumulation de matière sèche et la teneur en matière sèche, peu de différences sont observées entre les différentes modalités de culture. Cependant, rapporté à l'arbre entier, la matière fraîche de fruits est doublée et la matière sèche plus que doublée pour les arbres fortement chargés.

Tableau 3 : Nombre de fruits moyen par arbre, matières fraîche (MF) et sèche (MS) et teneurs en matières sèches moyennes par fruit en 2007 et 2008 pour chaque modalité de traitement : I+ C+, I+ C-, I- C+ et I- C-. Les lettres après les moyennes indiquent, quand elles sont différentes, une différence significative des moyennes (test de Duncan,  $P < 0.05$ ). Les effets de l'irrigation et de la charge en fruit ont été testés avec une ANOVA à deux facteurs. Signification des codes, ns (non significatif), \* (significatif à  $P < 0.05$ ), \*\* (significatif à  $P < 0.01$ ), \*\*\* (significatif à  $P < 0.001$ ).

		I+		I-		Effet irrigation	Effet charge
		C-	C+	C-	C+		
Nb de fruits.arbre <sup>-1</sup>	2007	3 b	77 a	6 b	81 a	-	-
	2008	128 b	350 a	120 b	356 a	-	-
MF .fruits <sup>-1</sup> (g)	2007	158 ab	162 ab	187 a	155 b	ns	ns
	2008	227 a	182 c	190 b	138 d	***	***
MS .fruits <sup>-1</sup> (g)	2008	31 ab	30 ab	35 a	24 b	ns	*
Teneur en MS .fruits <sup>-1</sup> (g.g <sup>-1</sup> )	2008	0.14 b	0.16 ab	0.17 ab	0.17 a	ns	ns
MF fruits.arbre <sup>-1</sup> (kg)	2008	23 b	47 a	22 b	44 a	*	***
MS fruits.arbre <sup>-1</sup> (kg)	2008	4 c	10 a	4 c	9 b	ns	***

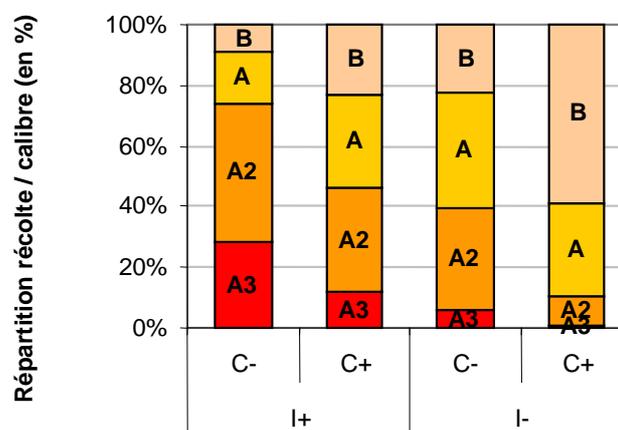
Sur le plan économique, les rendements bruts, commercialisables, ainsi que les produits commercialisables, ont été affectés significativement par l'irrigation et la charge en fruits (Tableau 4). La restriction en eau a diminué les rendements et le produit commercialisable, surtout pour les arbres fortement chargés. Ceci est expliqué par une baisse du calibre des fruits, avec une diminution jusqu'à 38 % du pourcentage de fruits de calibre A et + chez les arbres fortement chargés (Figure 21). Les fortes charges ont également baissé le

pourcentage de fruits de calibre A et + de 38 % en I-. Cependant en I-, le pourrissement, associé à la présence de *Monilia*, et la chute des fruits (-4 à -7 % de chutes suivant la charge) avant récolte ont été réduits, et la teneur en sucres solubles a été significativement augmentée.

Tableau 4 : Performances agronomiques et économiques en 2008 pour chaque modalité de traitement : I+ C+, I+ C-, I- C+ et I- C-. Les lettres après les moyennes indiquent, quand elles sont différentes, une différence significative des moyennes (test de Duncan,  $P < 0.05$ ). Les effets de l'irrigation et de la charge en fruit ont été testés avec une ANOVA à deux facteurs. Signification des codes, ns (non significatif), \* (significatif à  $P < 0.05$ ), \*\* (significatif à  $P < 0.01$ ), \*\*\* (significatif à  $P < 0.001$ ).

	I+		I-		Effet irrigation	Effet charge
	C-	C+	C-	C+		
<b>Rendement brut (kg/arbre)</b>	27,2 c	60,4 a	21,4 d	47,5 b	*	***
<b>Rendement commercialisable (kg/arbre<sup>-1</sup>)</b>	22,6 c	49,9 a	18,5 d	42,9 b	*	**
<b>Produit commercialisable (€/arbre<sup>-1</sup>)</b>	15,8 c	31,9 a	12,4 b	25,6 d	*	*
<b>% de fruits de calibre A et +</b>	91,0 a	77,2 c	77,6 b	41,2 d	**	***
<b>% fruits tombés avant récolte</b>	15,9 a	16,3 a	12,9 b	9,1 b	*	ns
<b>IR moyen pondéré</b>	11,54 c	11,37 c	14,81 a	14 a	***	ns

Figure 21 : Histogramme de la répartition des calibres de fruits pour chaque modalité d : I+C+, I+C-, I-C+,I-C-.



*La disponibilité en eau dans le milieu affecte très fortement l'accumulation d'eau dans les fruits, mais dans une moindre mesure l'accumulation des sucres. Au contraire, une charge en fruits élevée entraîne une forte compétition pour les assimilats carbonés entre les organes, et en particulier entre les fruits. L'accumulation de matière sèche à l'échelle du fruit est particulièrement affectée par la charge. A contrario, à l'échelle de l'arbre, la croissance en matière sèche de l'ensemble des fruits est supérieure pour les fortes charges. La*

*compétition pour le carbone apparaît donc entre les fruits et entre les fruits et les autres organes. La compétition intra-fruits traduit une disponibilité pour les assimilats inférieure à la demande de l'ensemble des organes de la plante, et les fruits sont affectés malgré leur forte force de puits.*

#### 1.3.4. Section tronc, variable intégrative des contraintes

La section de tronc est classiquement utilisée comme indice de vigueur en arboriculture (Nesme et al. 2005). Cet indice a été significativement affecté par l'irrigation et la charge en fruit en 2007 et par l'irrigation en 2008 (Figure 22). La section du tronc est réduite pour une irrigation limitante et une charge forte. Fin 2008, c'est-à-dire après deux saisons de croissance et de traitements, la section de tronc a été significativement supérieure en I+ C- à celles des arbres sous-alimentés en eau de 40 cm<sup>2</sup> (soit ~20%).

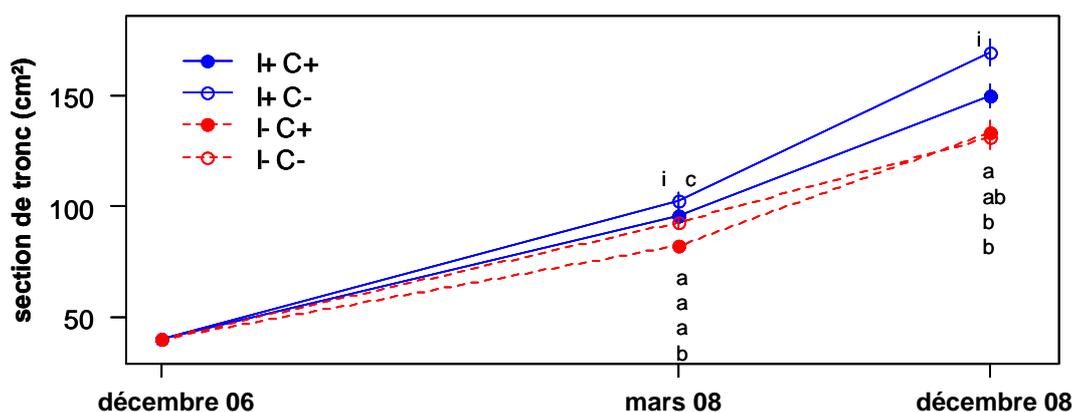


Figure 22 : Evolution de la moyenne de la section de tronc pendant les deux années d'expérimentation pour chaque modalité : I+ C+, I+ C-, I- C+, I- C-. Les barres représentent les déviations standard de la moyenne. Les « i » et les « c » sont indiqués respectivement quand un effet significatif de l'irrigation et/ou de la charge en fruits est détecté avec une ANOVA à deux facteurs ( $P < 0.05$ ). Les lettres en dessous des moyennes indiquent une différence significative des moyennes (test de Duncan,  $P < 0.05$ ).

*Les conditions de culture (irrigation, charge en fruits et densité du sol) affectent la croissance de la plante, aussi bien sur le plan végétatif que reproductif. La restriction hydrique et le compactage du sol entraînent une diminution globale de la croissance de la plante, et notamment de la surface foliaire. Une forte charge en fruits entraîne des phénomènes de compétitions pour les assimilats carbonés. La disponibilité en assimilats carbonés dans la plante est réduite face à ces contraintes.*

#### 1.4. Transpiration et l'acquisition du carbone

A l'échelle de la feuille, la transpiration est en effet très liée à la photosynthèse, via l'ouverture des stomates (Bois et al. 1985, Arndt et al. 2001). Quand la transpiration est réduite pour des disponibilités hydriques faibles, la photosynthèse et la conductance stomatique le sont aussi. A l'échelle foliaire, l'estimation de la transpiration est un indicateur de la photosynthèse.

Les effets de la disponibilité en eau et de la densité du sol sur la transpiration ont été estimés au cours de l'expérimentation en pots, où l'évolution du poids des pots a été suivie. La transpiration foliaire surfacique [ $\text{mmole.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ] a été estimée sur la semaine précédant la récolte, à partir de la perte en poids des pots pendant cette période et de la surface foliaire à la récolte. La transpiration totale de la plante est globalement affectée par la teneur en eau du sol ( $P < 0.01$ ). Son évolution au cours de la culture souligne une transpiration plus forte pour les plants ayant une teneur en eau élevée et une densité de sol faible (Figure 23-A). La transpiration de la plante augmente au cours de l'expérimentation en lien avec l'augmentation de la surface foliaire. En effet, la transpiration est fortement corrélée à la surface foliaire finale de la plante ( $R^2 = 0.74$ ). La variabilité de la transpiration foliaire est importante et varie entre 0.3 et 1.7  $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  (Figure 23-B). Seul un effet de la teneur en eau est détecté globalement ( $P < 0.05$ ). La transpiration foliaire augmente avec la teneur en eau du sol et la plus faible transpiration foliaire est observée pour les plants évoluant dans un milieu pauvre en eau et compacté, soit chez les plantes ayant la plus faible croissance en matière sèche.

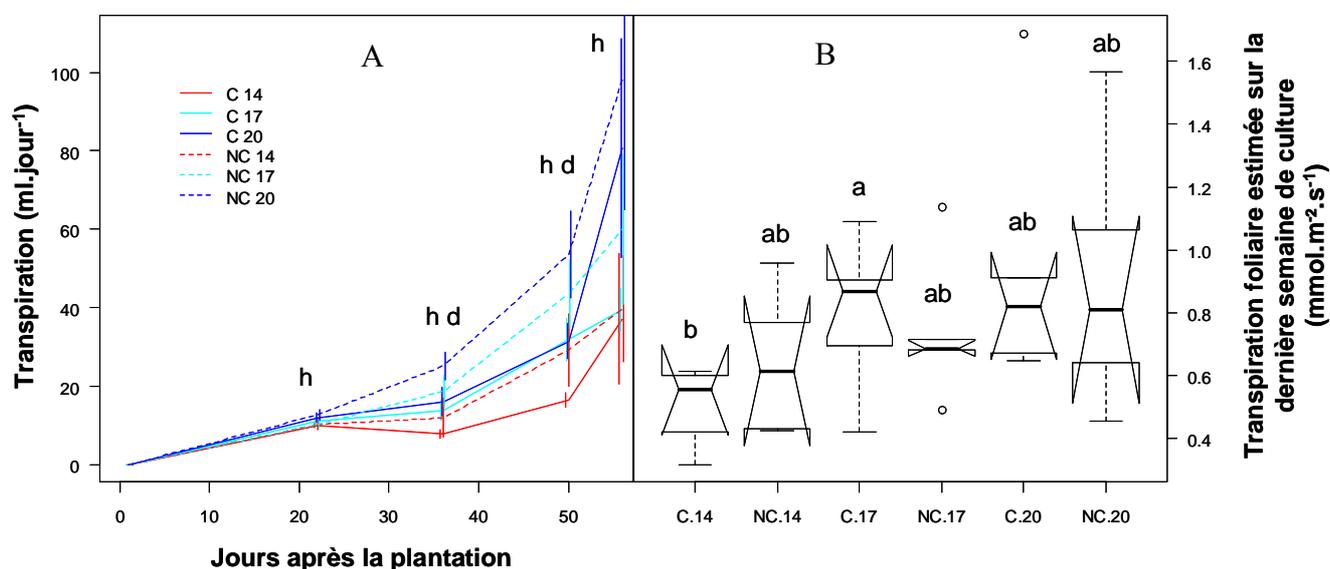


Figure 23 : A- Evolution de la transpiration des plantes au cours du temps pour chaque modalité : NC et C, indiquent le degré de compactage du sol, non compacté ( $1.2 \text{ g.cm}^{-3}$ ) ou compacté ( $1.5 \text{ g.cm}^{-3}$ ), et les chiffres la teneur en eau, 0.14, 0.17 ou 0.20  $\text{g.g}^{-1}$ . Les lettres « h » et les « d » sont indiqués respectivement quand un effet significatif de la teneur en eau et/ou du compactage (ANOVA à deux facteurs,  $P < 0.05$ ). B- Boîtes à moustache de la transpiration foliaire estimée sur la dernière semaine de culture (en fonction des modalités. Les lettres au-dessus des boîtes indiquent une différence significative des moyennes (test de Duncan,  $P < 0.05$ ).

*La disponibilité en eau du sol affecte très fortement la croissance des feuilles, mais seulement dans une moindre mesure la transpiration foliaire surfacique, et seulement pour les contraintes extrêmes (faible disponibilité en eau et forte compaction). La faible variation de la transpiration foliaire est un indicateur de la variation des échanges gazeux à l'échelle de la feuille en particulier de la photosynthèse. La capacité d'acquisition du carbone est donc réduite par les contraintes sol, essentiellement par une forte diminution de la surface foliaire, et plus faiblement par une réduction de la photosynthèse, en lien avec la régulation stomatique*

## **2. Discussion**

Le fonctionnement et le développement de la plante sont dépendants de son programme morphogénétique et des conditions de culture. Les pratiques culturales en arboriculture, et notamment l'irrigation, la taille et l'éclaircissage, entraînent la modification de la croissance des organes, de la transpiration et de la photosynthèse. Dans cette étude, les modifications fonctionnelles et de développement de la plante suivant les contraintes du sol (disponibilité en eau et densité du sol) et la charge en fruits (disponibilité en assimilats carbonés) ont été étudiées.

La biomasse totale de l'arbre et sa répartition entre les différents organes sont affectées par les propriétés du sol et la charge en fruits. La biomasse aérienne de pêchers de 4 ans bien irrigués, et fortement chargés, s'est élevée à 50 kg avec une part importante allouée aux fruits (1/5ème) ; qui se présentent donc comme un puits important pour les assimilats carbonés. Une forte charge en fruits a entraîné à la fois une diminution de la matière sèche par fruit et du calibre moyen des fruits, et une diminution de la section de tronc. La disponibilité en eau et la densité du sol ont également affecté la biomasse totale et sa répartition dans des plantes âgées de quelques mois. La diminution de la teneur en eau du sol et l'augmentation de la densité a réduit la biomasse de tous les organes végétatifs de la plante (feuilles, ramifications, tronc, racines). Et la biomasse des fruits et la section de tronc ont également été réduite par un déficit hydrique. Cependant, le rapport des biomasses entre les différents organes apparaît relativement stable. La biomasse totale des arbres en I+ C+ et la répartition de la biomasse dans les différents compartiments aériens de l'arbre sont similaires à celles rapportées par Miller et Walsh (1988) sur pêcher de 8 ans non éclaircis. Ces auteurs ont aussi mesuré la biomasse racinaire totale (8.3 kg). Dans la littérature, de nombreuses études ont traité des effets de l'éclaircissage et de l'irrigation, surtout concernant la partie aérienne des arbres. Une forte charge en fruit diminue le calibre final des fruits et diminue la croissance des ramifications (Grossman et DeJong 1995b, Berman et DeJong 1997, Naor 2001), ainsi que la section du tronc (Grossman et DeJong 1995b, Intrigliolo et Castel 2007). Cela peut s'expliquer par une compétition pour les assimilats plus forte, les fruits pouvant représenter

plus de 50 % de l'augmentation de la biomasse totale de l'arbre à la récolte (Pavel et DeJong 1993). La restriction hydrique diminue aussi la croissance des organes aériens, végétatifs et reproducteurs (Hipps et al. 1995, Berman et DeJong 1996, Naor et al. 2008), de même que la densité du sol (Masle et Passioura 1987, Stirzaker et al. 1996). Les sols compactés ou secs offrent une résistance mécanique plus forte comparé aux sols plus meubles, humides. La croissance des parties aériennes est particulièrement sensible à une restriction de la croissance des racines, et une augmentation de la contrainte mécanique du sol, résulte souvent (mais pas toujours), en un plus faible rapport des biomasses des parties aériennes et de la partie racinaire. En effet, en cas de restriction hydrique, plusieurs auteurs ont montré que la croissance de la partie aérienne était davantage réduite que la croissance racinaire (Sharp 1996), qui peut également être maintenue constante (Bingham et Bengough 2003). La biomasse allouée aux racines peut aussi être augmentée au détriment des parties aériennes (Kramer 1983, Masle et al. 1990, Kozlowski et Pallardy 2002). En générale, la croissance de l'organe responsable de l'acquisition de la ressource limitée est stimulée (Bloom et al. 1985). Mais en cas de restriction hydrique forte et rapide sur de jeunes plants, le rapport des biomasses aérienne et racinaire peut également être identique à celui de plantes bien alimentées en eau (Lopez et al. 2009). L'intensité de la restriction hydrique a pu dépasser le seuil de tolérance, au-delà duquel l'adaptation morphologique de la plante est nulle.

La disponibilité en assimilats carbonés et en eau, ainsi que la densité du sol affectent la transpiration. Or la transpiration est liée à l'ouverture des stomates, comme la photosynthèse (Bois et al. 1985, Arndt et al. 2001). Nos observations sur les variations de la transpiration suivant les conditions de sol peuvent alors permettre d'estimer la variation de la photosynthèse foliaire en lien avec ces contraintes. L'ouverture des stomates est influencée par les caractéristiques du sol et les signaux endogènes venant des racines, plus que par la teneur en eau des feuilles (Graan et Boyer 1990, Davice et Zhang 1991, Kobata et Hara 1994, Roberts et al. 2002). Tardieu et al. (1991) ont montré que la conductance stomatique était contrôlée par le potentiel hydrique des racines à travers une augmentation de la concentration en ABA dans le xylème. La restriction hydrique a entraîné une diminution de la photosynthèse foliaire. De même que le compactage du sol mais dans une moindre mesure. Nos observations sont confirmées par d'autres travaux mêmes si les intensités de réponses peuvent varier au sein d'une même espèce, comme pour le pêcher (Rieger et al. 2003). Pour une même demande évaporative, les arbres sous contrainte hydrique ont une surface et une transpiration foliaire moindre (Arndt 2001, Rieger et al. 2003). La densité du sol réduit la photosynthèse et la transpiration de façon significative à partir de 1.4 g.cm<sup>-3</sup> chez la vigne (Ferree et Streeter 2004). Outre un effet direct de la disponibilité en eau sur la régulation stomatique, des arbres faiblement chargés présentent une baisse de la conductance stomatique et de la photosynthèse (DaMatta et al. 2008). BenMimoun (1997) montrent que la réduction de la photosynthèse pour des arbres faiblement chargés est due à une accumulation d'amidon

dans les feuilles. La photosynthèse est régulée également par une rétroaction négative de l'accumulation d'assimilats carbonés dans les feuilles (Foyer 1988, Goldschmidt et Huber 1992).

Les effets des pratiques culturales sur la croissance des organes et sur l'acquisition des ressources sont confirmés par la littérature. Les études portant sur les variations de croissance des parties aériennes sont d'ailleurs nombreuses. Par contre les études traitant de l'impact des pratiques culturales sur le développement du système racinaire sont plus rares, surtout pour les arbres. Pourtant le système racinaire est un organe puits, en compétition pour le carbone avec les autres organes de la plante, notamment pendant la croissance des fruits. Dans ce cadre, l'étude de la dynamique temporelle de croissance du système racinaire est importante pour mieux appréhender les relations sources-puits au cours de la saison, en lien avec la phénologie de l'arbre. De façon complémentaire, la croissance du système racinaire se distribue dans le volume du sol en fonction de l'architecture du système racinaire. La construction de l'architecture racinaire résulte d'un ensemble de processus et de leurs sensibilités aux contraintes du sol.

# Variabilité temporelle de la croissance racinaire

---



### Résumé de chapitre

La croissance racinaire n'est pas constante tout au long de la saison et plusieurs périodes de croissance racinaire intenses sont observées. Les différents organes (feuilles, fruits, rameaux, racines) ont des dynamiques de croissances spécifiques et leur vitesse de croissance peut être modulée par la gestion de l'arbre (irrigation et charge en fruits). La première période de croissance racinaire intense intervient tôt dans la saison, après une période de forte croissance des organes aériens, et précisément pendant la phase de durcissement du noyau des fruits. L'amidon des tissus corticaux de racines est fortement mobilisé en début de saison. La restriction hydrique diminue la croissance des parties aériennes tandis que la charge affecte les racines et les fruits. La croissance des racines est plus forte pour les arbres fortement chargés que pour les arbres faiblement chargés en fruits. Après la récolte, une seconde période de croissance racinaire intense est observée et l'amidon est accumulé. Cette accumulation indique une plus grande sensibilité de la croissance que de la photosynthèse à la restriction hydrique. Les variations de la vitesse d'élongation des racines et de leur diamètre apical, ainsi que les variations des teneurs en sucres solubles dans les pointes racinaires sont de bons indicateurs de la dynamique de croissance des racines.



La croissance des racines dépend de la phénologie de l'arbre et des pratiques culturales, notamment de l'irrigation et de l'éclaircissage. Dans un premier temps, la dynamique de croissance des différents organes de l'arbre (fruits rameaux, feuilles, racines) et des paramètres architecturaux racinaires (LZANR, diamètre apical) sont étudiés. Dans un deuxième temps, la disponibilité en assimilats carbonés dans les racines est analysé et mise en lien avec la variabilité temporelle de la croissance racinaire.

Les résultats présentés font l'objet d'un article, actuellement soumis (depuis le 03/03/2010) à « Environmental and Experimental Botany » et s'intitulant : « Seasonal root growth of peach trees submitted to crop load and irrigation treatments. Relationship with carbohydrate availability. ».

## 1. Introduction

Studies dealing with root systems are of prime importance to insure sustainable orchard irrigation in fruit tree production. Fruit tree root growth varies with species. For example root growth rate can reach 8 mm d<sup>-1</sup> in peach (Pagès et al. 1993) against nearly 4 cm d<sup>-1</sup> in banana (Lecompte et al. 2003). In addition, changes in root morphology, growth and function have been shown to be affected by soil properties such as temperature and moisture (McMichael and Quisenberry 1993, McMichael and Burke 1998, Wraith and Wright 1998). McMichael and Burke (1998) reviewed the optimum temperature for root growth of eighteen species: the highest optimum temperature was observed in oil palm around 30-35°C (Agamuthu and Broughton 1986) and the lowest in strawberry around 10-20°C (Brouwer 1962). Also, root growth is diminished by low soil moisture as already emphasized in peach (Hippis et al. 1995) and by flooding leading to depletion of oxygen and then to root asphyxia (Drew and Stolzy 1991). Therefore external conditions play an important role for root growth. In addition cultural practices such as pruning and thinning, which are used to control fruit tree production, can also modify root growth. Pruning tends to reduce root growth (Head 1967) whereas heavy crop load may increase root growth, at least before fruit harvest (Ben Mimoun and DeJong 2005). Temporal variations in root growth are also important since root growth varies seasonally from dormancy periods to active periods which can be more or less marked (Head 1966, Head 1967, Atkinson 1974, Eissenstat et al. 2005). In general, after the winter dormancy two periods of intense root growth, separated by a period of low root growth in summer, occurred in fruit trees such as apple (Head 1966, Head 1967, Fallahi 1994, Rom 1996), peach (Williamson and Coston 1989a, Glenn and Welker 1993, Basile et al. 2007) and grapevine (Eissenstat et al. 2005).

To explain seasonal variations of root growth, two main hypotheses were proposed: a pedo-climatic and a hormono-trophic hypothesis. The first hypothesis is based on variations of soil temperature and moisture. Low soil temperatures in winter were shown to be

responsible for low root growth (Pregitzer et al. 2000, Alvarez-Uria and Körner 2007). Alvarez-Uria and Körner (2007), reported that for six species of deciduous and evergreen temperate trees in controlled conditions, 85 % of the new roots were confined in the rooting zone above 9°C. In peach, root growth seems to be reduced at root-zone temperature of 8°C in comparison to root-zone temperature of 16 and 24°C (Tagliavini et al. 1991). In tropical climates, seasons are defined by rainfall rather than temperature. In this case seasonality of rainfall and fine root growth are closely related (M'Bou et al. 2008). The second hypothesis explaining seasonal variations suggested that root growth depended on internal signals mediated by sugars and/or hormones. Cytokinins inhibit root growth in *Arabidopsis thaliana* (Auer 1996), as well as gibberellic acid in peach by reducing of 45 % the final root volume (Tagliavini and Looney 1991). In addition carbohydrate supply is a key factor for root metabolism (growth and respiration) and root growth is tightly linked to changes in carbohydrate contents of correspondent roots (Farrar and Jones 1986, Bingham and Stevenson 1993, Muller et al. 1998, Freixes et al. 2002).

In Mediterranean climates, summer root growth depletion could be explained either by warm temperature or by a limitation in carbohydrate supply due to high demand from vegetative and reproductive organs. Seasonal root growth was often found asynchronous in regard to above-ground growth in peach (Basile et al. 2007, Abrisqueta et al. 2008), apricot (Perez-Pastor et al. 2004) and lemon (Bevington and Castle 1985). These results supported the fact that carbohydrate supply could be limited and that carbohydrate competition occurred between organs in summer. Indeed, Basile et al. (2007) noted that root production was high in spring and after fruit harvest and low during winter and few weeks before fruit harvest. However root growth depletion in summer can also result from a low carbohydrate demand from roots, i.e. a morphogenetical program.

Previous peach studies in orchards have described seasonal pattern of root growth as seen above but none has taken into account both fruit growth and shoot growth during the entire growth season. In this study, root, shoot and fruit growth were each investigated with regard to source-sink relationships. In addition, different cultural practices of thinning and irrigation have been applied. Thinning allowed control of crop load and hence the number of sinks for carbohydrate whereas different irrigation managements were used to study root growth following soil water availability. The aims of the present study were to investigate: (i) the seasonal root growth in relation with other organ growth; (ii) the effects of treatments (crop load and irrigation) on each of these root growth indicators, and (iii) the possible usefulness of carbohydrates availability in roots to explain such pattern, and illustrating the source-sink relationships. Orchard conditions justified the use of several techniques giving a collection of complementary root growth indicators. Root data gathered with measurements of the above-ground development (fruit and shoot), should allow to build an integrated view of the plant development.

## 2. Matériel et Méthodes

### 2.1. Plant material and treatments

The experiment was conducted in 2008, on three-year old peach trees (*Prunus persica* Magique cv.), grafted on “GF 677” rootstock. This cultivar is known for its high vigour and its moderate drought tolerance. The orchard is located in the INRA research centre Avignon (45° 57' N, 4° 49' E) in south-eastern France. Trees were spaced 3.5 x 5 m and goblet trained. Soil was silty-clay (53.9 % silt and 34.4 % clay) and fertilized with 225 kg ha<sup>-1</sup> with 0-25-25 of NPK.

Rain and potential evapo-transpiration (ETp) estimating from the Penman equation were measured at the meteorological station of the centre. Water supply was controlled via trickle irrigation according to ETp. All data were expressed on the base of cumulated degree-days from time of bloom, a developmental index that integrates the effects of time and temperature on growth (Zalom et al. 1983). Water supply, applied from 144 degree-days after bloom (DAB), corresponded to either 100 % of ETp (I+) or 30 % of ETp (I-), dividing the orchard in two zones. In each zone, the trees in each row were thinned at 450 DAB in an alternating pattern of either high (C+) or low crop load (C-) corresponding to 359.5 (± 28.3) and 139.1 (± 27.3) fruits per tree respectively. Recommended crop load for this cultivar is 270 fruits per tree for an optimal production. The combination of the irrigation and crop load treatments lead consideration of four modalities: I+C+, I+C-, I-C+ and I-C-. Key dates of the experiment are summarized in Table 1.

Table 1: Key dates

Date	Julian day	Degree-days after bloom
Full bloom	3 March	0
Start of irrigation	27 March	144
Thinning	26 April	450
Fruit harvest	12 July	1746
End of irrigation	31 August	2774

## 2.2. Plant measurements

Number of mature leaves and the elongation of one new current-year shoot were measured on eight different trees per modality, twice a month from March to September. The cumulated shoot leaf area was estimated as the number of mature leaves multiplied by this mean leaf area, measured in October from the sampling of two hundred leaves in each irrigation treatment.

Fruit growth rate was determined from the weekly fruit diameter measurements of sixteen fruits per tree in C+ and four fruits per tree in C- for each irrigation treatment. Yield per tree and the fresh and dry matter of one fruit were weighted at fruit harvest on four trees of each modality.

Four holes (25 cm diameter, 60 cm depth) per modality, considered as repetitions, were augered before winter in the inter-row at 1.5 m from the trunk. Into each hole, three nylon mesh bags (25 cm diameter, 20 cm height), with a mesh width of 2 mm, were inserted and filled with substrate of peat and vermiculite (1:1 in volume) to avoid mechanical resistance for root re-growth. Piling up meshes allowed us to collect high volume of substrate (29.5 dm<sup>3</sup>) colonized by roots up to 60 cm depth. Mesh bags were removed monthly from February to October and watered twice a month, at the installation and after two weeks, in order to keep sufficient water availability in meshes. In addition, to limit substrate drying by evaporation, holes were covered with an opaque piece tissue. Both low mechanical resistance for root growth and watering twice a month, allowed considering the holes as patches of favourable conditions and to study the potential root re-growth. Collected roots were separated from the substrate, washed with water using a fine brush and scanned. Mesh bags were re-inserted in the holes and filled with substrate free of roots. Scanned images were analyzed using the ImageJ freeware (<http://rsb.info.nih.gov/ij/>) to measure root growth indicators: the root length, representing the cumulative root growth of few weeks, the length of the apical unbranched zone and the apical diameter, both being indicators of root growth rate (Pellerin and Tabourel 1995). In order to account for between holes variations, we estimated the relative root growth throughout the season by dividing root lengths by the total length cumulated over the season for each hole.

In order to assess the plant water stress, the pre-dawn water potential was measured on a leaf of ten trees in each modality from May to August.

### 2.3. Carbohydrate measurements in root tip and root bark

An average of 5 mg of white and young root tips were collected from the holes during mesh bag removals and immediately placed in liquid nitrogen to avoid carbohydrate spoiling. Samples of root barks, composed of the periderm, the cortex and the secondary phloem, were harvested twice a month from February to October. Careful excavation at the root collar allows access to the proximal part of the root system, which was covered thereafter with the same substrate used for the mesh bags. A piece of root bark (~1 cm<sup>2</sup> with 2 mm thickness) was collected using a scalpel, from a thick root on 4 trees per modalities. Pieces of root bark were immediately placed in liquid nitrogen after sampling. Then samples were stored at -20°C, freeze dried and ground in liquid nitrogen. Glucose, fructose, sucrose, sorbitol and starch were extracted and enzymatic analyses using micro-plate reader were carried out following the protocol of Gomez et al. (2007).

### 2.4. Data analyses and statistics

All mean and standard error determinations, means separation tests, and ANOVAs were done using R statistical free software (<http://www.r-project.org/>). Particular attention was given to transform data in order to approximate a Gaussian distribution using a specific package of R (function `box.cox.powers`) and to the distribution of residues. Analyses of variance were done on the different measured variables considering date, irrigation, crop load and the interaction between irrigation and crop load as fixed factors. In addition, repeated measures in time are clearly non-independent and have been analyzed as random effects. Also, for each date, variables were subjected to an analysis of variance to test the effects of irrigation and crop load and their interaction. Data set analyses based on the dynamic study has been approached by comparison of means with a Tukey's test from date to date for each modality. Fresh and dry matters of fruits at harvest were analyzed using the Duncan's means separation test.

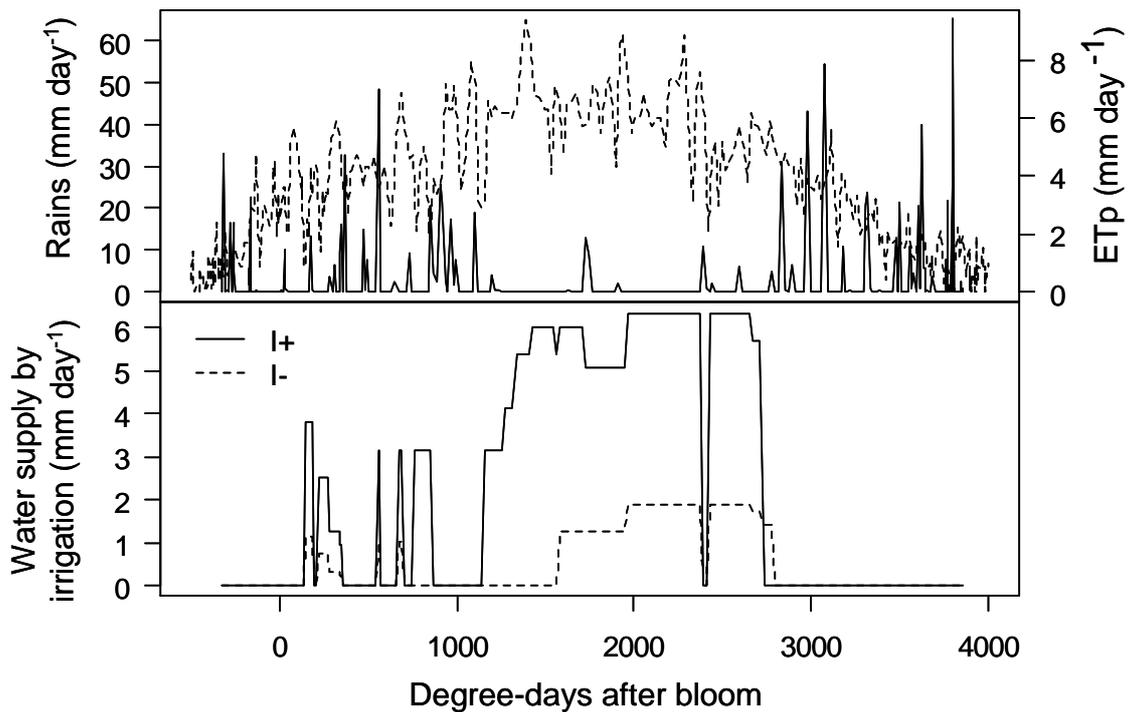


Figure 1: Rains and evapotranspiration (ETp) (A) in 2008 measured at the domain of the experimentation (A) and water supplied by irrigation (B) in I+ and I-.

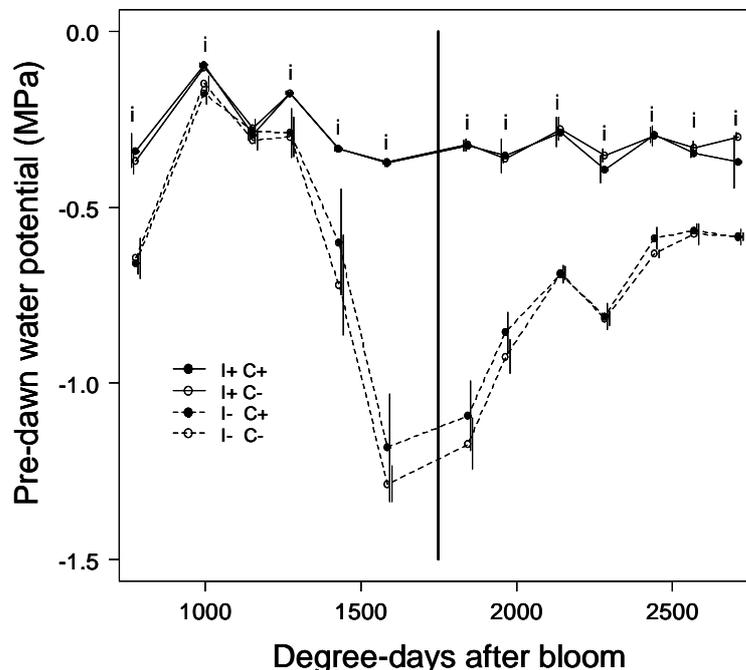


Figure 2: Pre-dawn water potential in well-irrigated trees with high crop load trees (I+ C+), well-irrigated trees with low crop load (I+ C-), deficit-irrigated trees with high crop load (I- C+), and deficit-irrigated trees with low crop load (I- C-). Vertical bars indicate  $\pm$  SE. Vertical solid lines give the fruit harvest date. Significant effects ( $P < 0.05$ ) of irrigation, crop load and their interaction at each date are indicated by i, c and \* respectively.

### 3. Results

#### 3.1. Experimental conditions

Climatic conditions were typical of a Mediterranean climate with important rains in spring and autumn and high ETp from 1000 DAB (June) to 2800 DAB (September) ranged between 4 and 8 mm per day (Figure 1-A). Figure 1-B shows periods and quantities of water supply by irrigation along the experimental period. Irrigation in I- was stopped few days in June to compensate the spring rains. Cumulated quantities corresponded to 498 mm and 111 mm for I+ and I- respectively.

#### 3.2. Effects of treatments on pre-dawn water potential and fruit yield

The pre-dawn water potential and the fresh and dry matters of fruits are common integrated indicators of the irrigation and crop load treatments respectively. Pre-dawn water potential was rather constant in well-irrigated trees during the experimental period with value of -0.3 MPa (Figure 2). Spring rains had increased the pre-dawn water potential of deficit-irrigated trees during nearly 300 degree-days. Afterwards deficit-irrigated trees had a significant decline ( $P < 0.001$ ) of their pre-dawn water potential from 1200 DAB to reach -1.2 MPa at harvest. Except during spring rains the deficit irrigation reduced significantly the pre-dawn water potential ( $P < 0.001$ ).

Irrigation and crop load treatments had both a significant effect on fresh and dry matters of fruits per tree and on fresh and dry matters of one fruit at harvest (Table 2). The fresh matter of fruits per tree and the fresh matter of one fruit were different between all modalities. For the same crop load, the deficit irrigation had none effect on the dry matter of fruits per tree. The dry matter per fruit was reduced in trees with high crop load in water deficit conditions.

Table 2: Fruit fresh and dry matters per tree and fresh and dry matter per fruit in well-irrigated trees with high crop load trees (I+ C+), well-irrigated trees with low crop load (I+ C-), deficit-irrigated trees with high crop load (I- C+), and deficit-irrigated trees with low crop load (I- C-). Means not labelled with a common letter are significantly different from one another (Duncan's means separation test,  $P < 0.05$ ).

	Fruit fresh matter per tree (kg tree <sup>-1</sup> )	Fruit dry matter per tree (kg tree <sup>-1</sup> )	Fresh matter of one fruit (g)	Dry matter of one fruit (g)
I+ C+	60.4 a	12.6 a	182.1 c	35.8 ab
I+ C-	27.2 c	4.5 b	227.4 a	36.0 ab
I- C+	47.5 b	10.20 ab	138.2 d	28.1 b
I- C-	21.4 d	4.5 b	190.4 b	37.0 a

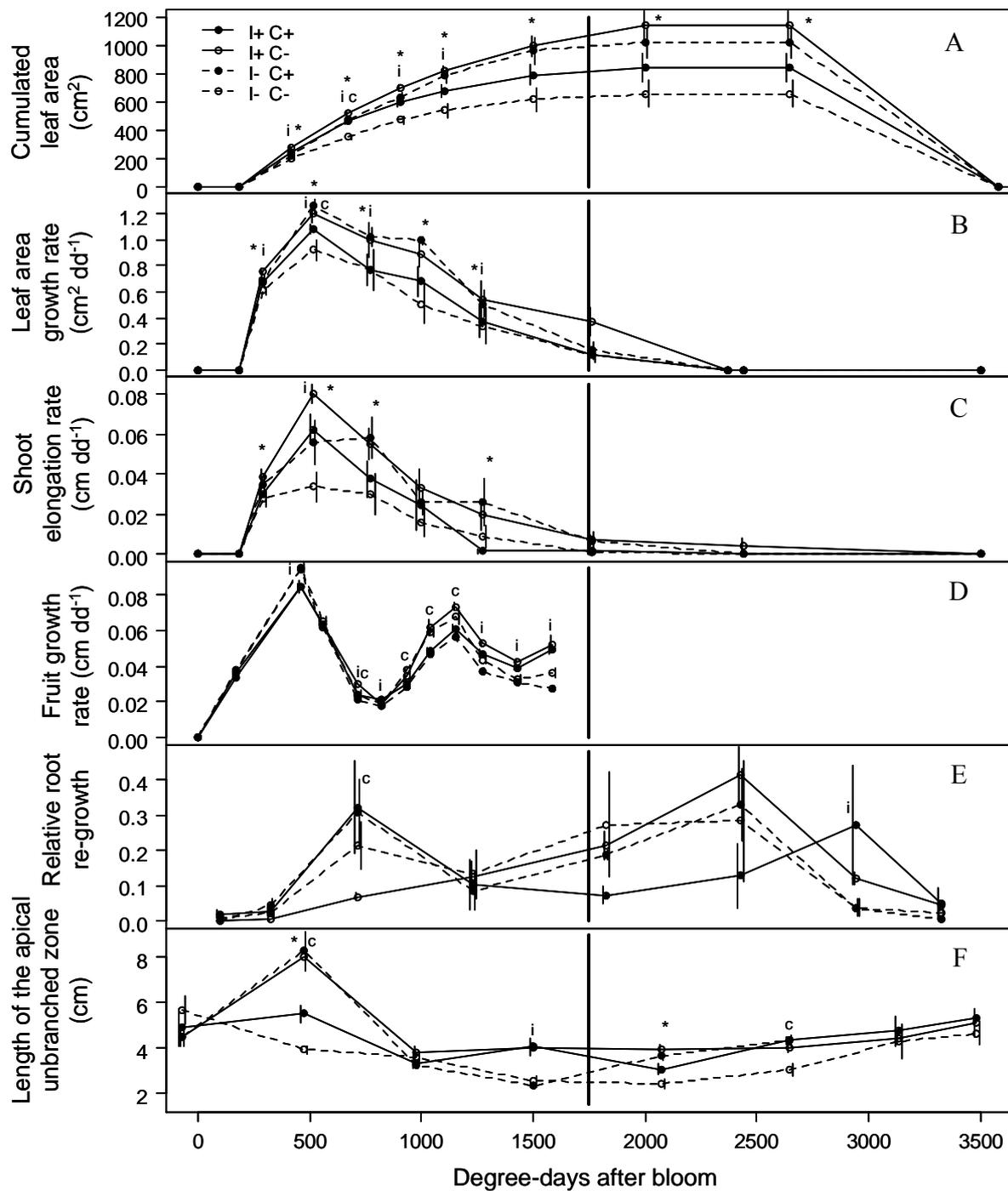


Figure 3: Mean ( $\pm$  SE) of shoot leaf area (A), of shoot leaf growth rate (B), of shoot elongation rate (C), of the fruit growth rate (D), of the relative root growth (E) and of the length of apical unbranched zone (F) in well-irrigated trees with high crop load trees (I+ C+), well-irrigated trees with low crop load (I+ C-), deficit-irrigated trees with high crop load (I- C+), and deficit-irrigated trees with low crop load (I- C-). Vertical bars indicate  $\pm$  SE. Vertical solid lines give the fruit harvest date. Significant effects ( $P < 0.05$ ) of irrigation, crop load and their interaction at each date are indicated by i, c and \* respectively.

### 3.3. Seasonal above-ground development and root growth

The date had highly significant effects on all the different studied variables (Table 3). An effect of irrigation was detected on leaf area, leaf growth rate, shoot growth rate and fruit level, as well as on the root length of the apical unbranched zone. Crop load has affected leaf area, fruit growth rate and more intensively the root length of the apical unbranched zone. However the interaction between irrigation and crop load suggests the need for care with interpreting of individual effects of each treatment.

Table 3: Analyses of variance of cumulated leaf area, leaf area growth rate, shoot elongation rate, fruit growth rate, relative root re-growth and length of apical unbranched zone.

	Cumulated leaf area	Leaf area growth rate	Shoot elongation rate	Fruit growth rate	Relative root re-growth	Length of apical unbranched zone
I	***	*	*	***	ns	***
C	*	ns	ns	**	ns	***
I*C	***	***	***	ns	ns	ns
Date	***	***	***	***	***	***

Signification code: P <0.05 (\*), P <0.01 (\*\*), P <0.001 (\*\*\*) and ns indicates non significant differences.

The first leaves appeared around at 180 DAB, four weeks after full bloom (Figure 3-A). Then the leaf area showed a large increase. From 420 to 900 DAB, this increase was more important in well-irrigated trees than in deficit irrigated trees (P <0.01). The maximum leaf area was reached around fruit harvest in all treatments and was the highest for the well-irrigated with low crop load trees. At harvest in trees with low crop load, the shoot leaf area of deficit-irrigated trees was only half of the well-irrigated trees. Leaves began to fall around 2700 DAB, in September, leading to decrease in shoot leaf area.

Early in the season shoot leaf area growth rate, shoot elongation rate and fruit growth rate increase quickly and peaked around 500 DAB (Figure 3-B, 1-C and 1-D). Then well-irrigated trees had higher shoot leaf growth and shoot elongation rate than deficit-irrigated trees (P <0.01). Afterwards rates decreased slowly until 700 DAB whatever the modality. After 700 DAB, leaf area and shoot elongation growth rates declined down to no growth from fruit harvest to the end of the season whatever the modality. On the contrary, a second peak of fruit growth occurred around 1100 DAB (P <0.001). Fruit growth rate was higher during the first peak. High crop load reduced the fruit growth rate during the second peak of growth (P <0.01), whereas water deficit decreased the fruit growth rate during the whole fruit growth (P <0.01).

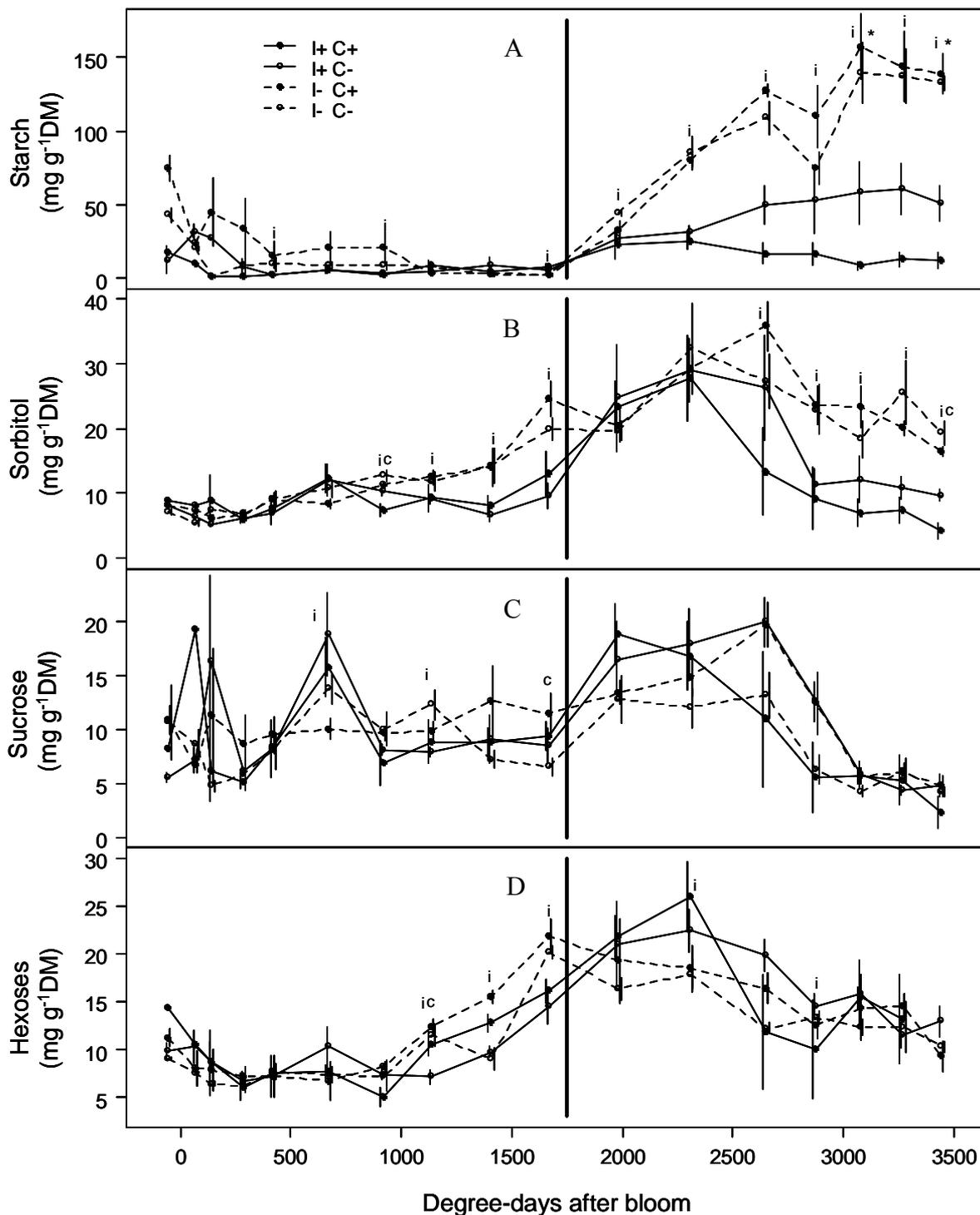


Figure 4: Mean ( $\pm$  SE) of starch (A), sorbitol (B), sucrose and hexoses contents in root barks, in well-irrigated trees with high crop load trees (I+ C+), well-irrigated trees with low crop load (I+ C-), deficit-irrigated trees with high crop load (I- C+), and deficit-irrigated trees with low crop load (I- C-). Vertical bars indicate  $\pm$  SE. Vertical solid lines give the fruit harvest date. Significant effects ( $P < 0.05$ ) of irrigation, crop load and their interaction at each date are indicated by i, c and \* respectively.

The seasonal pattern of relative root re-growth showed one peak early in the season, around 700 DAB for three of the modalities and a longer period after harvest (Figure 3-D). This peak was particularly marked for trees with high crop load with a significant increase of their relative root re-growth between 320 and 710 DAB ( $P < 0.001$ ) resulting in a crop load effect ( $P < 0.05$ ). In well irrigated conditions, the root re-growth for high crop load trees during the first peak was more than 3-fold higher than in trees with low crop load. On the opposite, during the second period of intense root growth, well-irrigated trees with low crop load had a root re-growth more than 3-fold higher than in well-irrigated trees with high crop load. In all modalities, a period of root re-growth depression was observed during 500 DAB before harvest.

Seasonal pattern of the length of the apical unbranched zone was similar to the seasonal pattern of the apical diameter (data not shown). The lowest values were observed between 1000 and 2000 DAB whatever the modality even if these variations were not always significant ( $P < 0.05$ ). A peak was observed for two of the modalities with a significant increase of their length of apical unbranched zone between -70 and 470 DAB ( $P < 0.001$ ). As noted in root re-growth variations, a crop load effect was detected early in the season ( $P < 0.05$ ).

#### **3.4. Carbohydrate contents in the proximal part of roots**

From the onset of the experiment to fruit harvest, variations of starch contents in root barks were similar whatever the modality (Figure 4-A). Starch was mobilized until around 500 DAB and then starch content remained very low until fruit harvest. After fruit harvest, an important starch accumulation occurred in deficit-irrigated trees. Indeed, starch contents at 2300 DAB were significantly higher than at 1660 DAB ( $P < 0.01$ ), and reached around 150 mg g<sup>-1</sup> DM at the end of the experiment. In contrast, starch content remained low in well-irrigated trees, reaching at most one third (50 mg g<sup>-1</sup> DM for trees with low crop load) of the final starch content of the deficit-irrigated trees. Hence, water deficit leads to higher starch accumulation from 2300 DAB to the end of the season ( $P < 0.001$ ).

Globally, the trend of seasonal patterns of the different soluble carbohydrates was similar (Figure 4-B, C, D); contents were under 15 mg g<sup>-1</sup> DM until fruit harvest and then increased during around 1000 DAB. However this increase was more or less marked depending on the soluble carbohydrate considered and the irrigation treatment. No crop load effect was noticed whatever the soluble carbohydrate considered. The highest variations of content were observed in sorbitol which increased 3-fold from 1130 to 2300 DAB on either modality. More precisely, from 920 to 1660 DAB, sorbitol and hexoses contents highly increased in deficit-irrigated trees ( $P < 0.05$ ) leading to significant effect of the irrigation treatment ( $P < 0.01$ ). Sorbitol content in root bark remained higher in deficit-irrigated trees

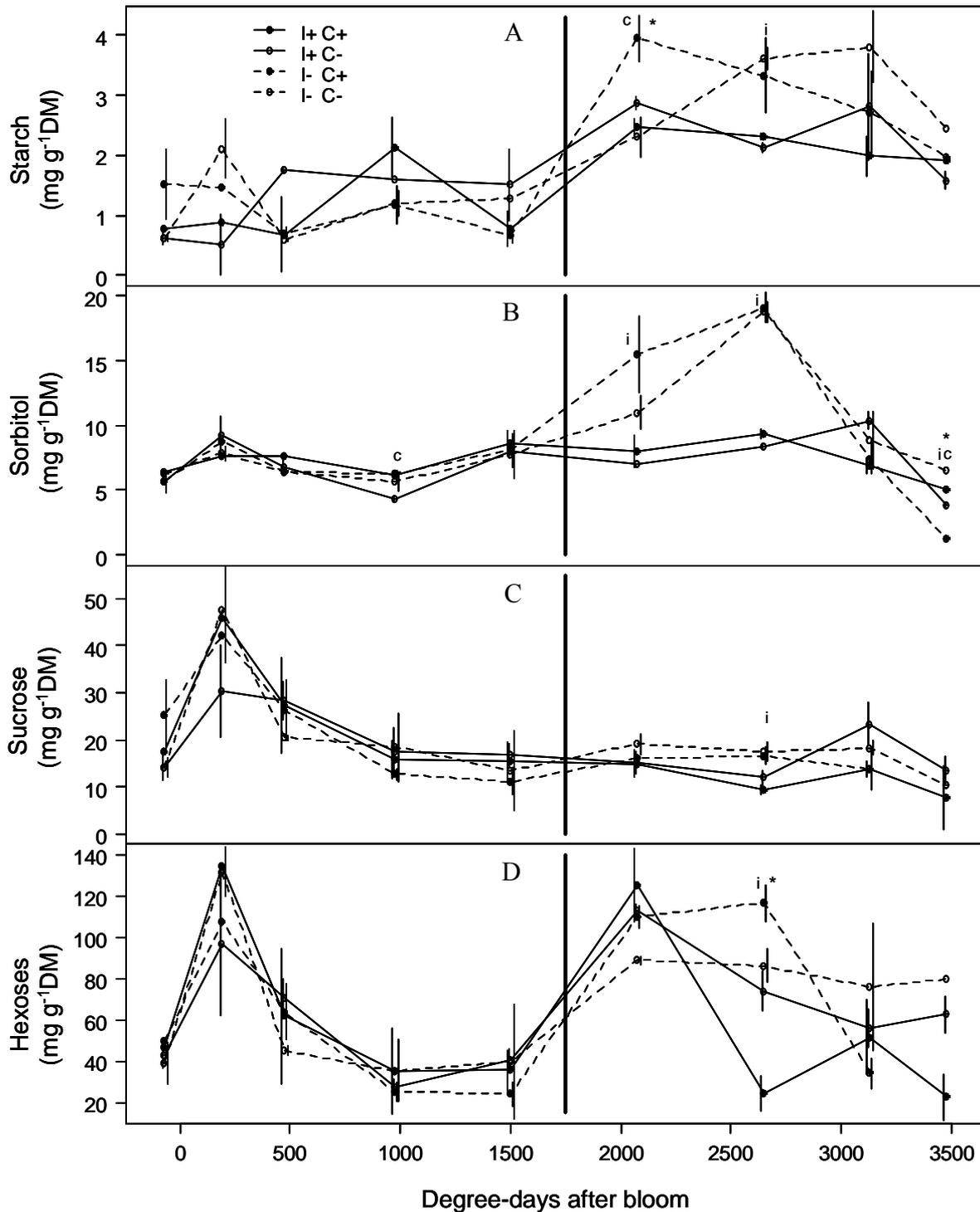


Figure 5: Mean ( $\pm$  SE) of starch (A), sorbitol (B), sucrose and hexoses contents in root tips, in well-irrigated trees with high crop load trees (I+ C+), well-irrigated trees with low crop load (I+ C-), deficit-irrigated trees with high crop load (I- C+), and deficit-irrigated trees with low crop load (I- C-). Vertical bars indicate  $\pm$  SE. Vertical solid lines give the fruit harvest date. Significant effects ( $P < 0.05$ ) of irrigation, crop load and their interaction at each date are indicated by i, c and \* respectively.

than in well-irrigated trees and a significant effect of irrigation treatment was detected, during the whole end season ( $P < 0.01$ ). Except for sorbitol in deficit-irrigated trees, contents of soluble carbohydrates at the end of the season were similar to their initial contents.

### 3.5. Carbohydrate contents in the distal part of roots

Although starch content remained less than 4 mg g<sup>-1</sup> DM along the season, an increase can be noted at fruit harvest whatever the modality (Figure 5-A). This increase was significant in deficit-irrigated trees with high crop load ( $P < 0.05$ ). No significant irrigation effects have been detected ( $P < 0.05$ ) but starch contents tended to be higher in deficit-irrigated trees than in well-irrigated trees after fruit harvest.

From the onset of the experiment to the end, the sorbitol content in root tips (Figure 5-B) remained less than 10 mg g<sup>-1</sup> DM in well-irrigated trees. By contrast, deficit-irrigated trees had significant increase of their sorbitol content after the fruit harvest, leading to a significant difference of contents between 1500 and 2650 DAB ( $P < 0.01$ ). Thereafter, sorbitol content decreased in deficit-irrigated trees to reach similar contents to well-irrigated trees at the end of the season (around 5 mg g<sup>-1</sup> DM).

Sucrose content increased early in the season and peaked at 190 DAB whatever the modality and then declined quickly (Figure 5-C). After 470 DAB, content remained between 10 and 20 mg g<sup>-1</sup> DM.

The seasonal pattern of hexose content in root tips was rather similar whatever the modality with two distinct peaks (Figure 5-D). Content peaked early in the season to increase more than 3-fold between -71 and 190 DAB. After fruit harvest, hexose contents tended to re-increase, more punctually in well-irrigated trees than in deficit-irrigated trees. Hence, from 2650 DAB to the end of the season, deficit-irrigated trees had higher hexose content than well-irrigated trees (at 2650 DAB,  $P < 0.01$ ).

## 4. Discussion

Growth of organs varies throughout the growing season and periods of intense growth of organs are time specific for each one. The seasonal patterns of leaf area growth rate and shoot elongation rate had one peak occurring early in the season, which are reduced by water deficit. These results are in agreement with previous findings (Li et al. 1989, Hipps et al. 1995, Girona et al. 2005). Moreover reduction in water supply after fruit harvest is commonly used to reduce shoot and watersprout growths, and therefore winter pruning (Dichio et al. 2007). The seasonal pattern of fruit growth rate had two peaks. The first peak corresponds to cell division (stage I), whereas the second peak is associated with cell enlargement (stage III). A slight growth rate between these stages is linked to stone hardening (stage II). In our

results, from the stage I to the fruit harvest a significant decrease of fruit growth rate in deficit-irrigated trees was observed, whereas crop load effects appeared only in stage III. Dry matter per tree supported that high crop load induced a larger competition for assimilates between fruits, leading to possible carbohydrate shortage for fruits due to source limitation. The second phase of fruit growth with no crop load effects whatever the modality traduced a period of low sink strength. High crop load decreased fruit growth rate during the stage I and III of fruit growth, which is also in accordance with previous studies (Grossman and DeJong 1995a, Berman and DeJong 1996, Naor et al. 2008). Effects of water stress especially during the last weeks of fruit growth were also already noted (Berman and DeJong 1996, Naor et al. 2008).

The low mechanical resistance and non limiting water availability in meshes was not representative of surrounding soil properties. However, our objective was to study the potential root growth dynamics of trees using the root re-growth in meshes and root architectural indicators of growth rate. Indeed, it has already demonstrated that root growth rate was correlated to both the length of the apical unbranched zone (Pellerin and Tabourel 1995, Lecompte et al. 2001) and the apical root diameter (Pagès 1995). The apical diameter, reflecting the size of meristem, was also correlated to carbohydrate supply (Thaler and Pagès 1996). In our study, root re-growth and indicators of root growth dynamics allowed the distinction of two periods of intense root growth which are separated by a period of root growth depression few weeks before fruit harvest. A crop load effect was found during the first period of intense root growth with higher root growth in trees with high crop load. Previous studies found a first flush in spring and a second one after fruit harvest (Williamson and Coston 1989a, Ben Mimoun and DeJong 2005, Basile et al. 2007) but none have been focused on root growth dynamics following both irrigation and crop load treatments. Taking treatments individually, during the first period, higher root growth was observed peach in trees with higher crop load (Ben Mimoun and DeJong 2005) and in well-irrigated trees (Abrisqueta et al. 2008). In accordance with our results, these authors emphasized that the first period of intense root growth occurred during the stage II of fruit, a period of low sink strength. Sink organs are numerous early in the season and leaf area allowing carbohydrates assimilation not maximal yet. Therefore a high competition for carbohydrates between organs might occur.

Also, this study allowed investigation of the variations of root growth dynamics in relation to the sugar availability in different parts of the root system. Root bark as well as root tip samplings are an original way to estimate non destructively the seasonal pattern of various carbohydrates in the root system, carbohydrates involved in storage (starch), transport in phloem (sorbitol and sucrose) and growth (glucose and fructose) in the root system at different location (proximal vs distal). Seasonal pattern of starch contents in root bark allowed an estimation of the carbohydrates mobilization and storage throughout the season. Reserves

were mobilized early in the season, even before leaf emergence and were used thereafter to insure growth recovery after winter dormancy period. After this reserve mobilization, starch contents were nearly null in the bark whatever the modality, indicating that (i) the carbon mobilization was almost total and (ii) and that the newly carbon gained by the plant was completely used for organs growth and respiration. Indeed, during this period, roots, fruits and shoots present a large growth, and therefore a high demand in carbohydrates. In this time, carbohydrates competition between organs is supposed to be very high. Fruits removal and water deficit alter organs growth: water deficit decreasing both vegetative and fruit growth, and low thinning increasing the dry matter of one fruit. Hence, carbohydrate competition between sinks is altered by reducing both vegetative and/or reproductive growth and allowed starch accumulation observed especially for deficit-irrigated trees. In the literature, there is a common agreement that initial growth of organs of deciduous tree species are supported by reserves mobilization, and especially of starch (Kandiah 1979, Oliveira and Priestley 1988, Loescher et al. 1990, Kozlowski 1992, Jordan and Habib 1996). This mobilization was sometimes noticed to be partial and the substantial amount of starch would be available at any time if needed, in stress conditions for example (Jordan and Habib 1996). The competition for carbohydrates is reduced after fruit harvest and by water stress hence allowing a greater starch accumulation during the summer and autumn. Indeed, the plant water status has an effect on photosynthesis and growth, but the growth process is more severely affected (Latt et al. 2001). Therefore, the water stress decreased the competition for carbohydrates, as growth could be greatly reduced or even stopped. (Lopez et al. 2007) found a higher starch accumulation after a water stress but in their experiment the water stress was applied only during the phase III of fruit growth which would certainly have less affected the organ growth of the whole plant. Sorbitol contents in root barks increased at fruit harvest and even before in water stress conditions, up to a maximum and then progressively declined. In root tips, sorbitol content in well-irrigated trees was constant and low throughout the season whereas in deficit-irrigated trees a significant increase was observed after fruit harvest. The increase of sorbitol contents in root bark whatever the modality traduced an increase of carbohydrates fluxes to the root system. This can be explained by low carbohydrate demand from above-ground part after fruit harvest. On the contrary the increase of sorbitol in root tips in water stress conditions and before fruit harvest in root bark could be explained by the role of the sorbitol in the osmotic adjustment. Although sorbitol and sucrose are circulating carbohydrates, their seasonal patterns are different, especially in root tips. The role of sorbitol in osmotic adjustment and the different roles of sorbitol and sucrose had already been pointed out in water stress conditions for matures leaves and shoot tips (Lo Bianco et al. 1999, Lo Bianco et al. 2000). Regarding the seasonal pattern of hexose contents in root tips, two significant accumulations occurred whatever the modality. The first peak could result from sucrose import via starch mobilization. The second after harvest could be supported mainly from sorbitol import via

newly-assimilated carbon. Both in root barks and root tips irrigation effect have been detected with higher content observed in water stress conditions. Seasonal patterns of hexose contents in root tips had large variations occurring throughout the season with two distinct peaks. Previous studies have linked the root hexose content to the root growth rate of the corresponding root (Farrar and Jones 1986, Bingham and Stevenson 1993, Muller et al. 1998, Freixes et al. 2002). In this way, hexose contents in root tips are an indicator of root growth rate, supporting the period of root growth early in the season. The delay observed between peaks of the root re-growth, the length of apical unbranched zone and hexoses in root tips early in the season can be caused by methodology used. Indeed, hexoses content corresponded to an instantaneous data, length of the apical unbranched zone to a data integrating few days of root growth and root re-growth in mesh to a cumulative length of three or four weeks.

## 5. Conclusion

This study allowed the investigation of root growth dynamics in relation to above-ground organs growth, and carbohydrates contents in distal and proximal parts of the root system. Seasonal growth patterns of roots, shoots, leaves and fruits are rather asynchronous whatever the modality with intensive growth of each organ occurring at a specific time depending on a morphogenetic program. Furthermore, water stress and the large competition for carbohydrates between these organs greatly affect their growth, depending on their sensitivity to water stress and on sink priority within the plant. Early in the season, the competition for carbohydrates between organs was important and supported by the entire starch mobilization and its low content until harvest. After fruit harvest, the resulting carbohydrate demand of above-ground organs is limited, whereas the carbohydrate assimilation is maximal (leaves completely deployed), allowing the second intense root growth, re-accumulation of starch and the osmotic adjustment in water stress conditions. Sugar analysis allowed a good estimation of the carbohydrate availability for the root system.

## 6. Acknowledgments

The authors thank Mr. D. Plénet for advice on data, Mrs V.Serra and Mrs J. Hostalery for field assistance, the staff of Experimental Unity of the INRA Avignon for horticultural operations, and Dr. R. H.Griffiths for English corrections of the manuscript. This study was financed by the European Project “Irriqua” (UE N°FP6-FOOD-CT-2006-023120).

Variabilité spatiale  
des caractéristiques du sol  
et croissance racinaire

---



### Résumé de chapitre

Dans ce chapitre, la croissance du système racinaire est mise en lien avec la variabilité des caractéristiques du sol, modulée par les pratiques culturales et en particulier l'irrigation et le compactage. La répartition des racines dans le sol est très variable, et semble dépendre de la teneur en eau et de la densité du sol. De par une irrigation très localisée (goutte à goutte), les teneurs en eau du sol ont varié à la fois dans le temps et dans l'espace, en particulier avec la profondeur, tandis que la densité du sol a surtout varié en fonction de la profondeur. Les racines ont colonisé davantage les horizons de surface proches des goutteurs, où la contrainte mécanique est moins forte. Plus en profondeur et plus vers l'inter-rang, l'intensité de l'irrigation a fortement influencé la répartition spatiale des racines. La restriction hydrique a favorisé la colonisation des volumes de sol en surface dans le rang et dans l'inter-rang. Et en condition hydrique non limitante, les racines ont colonisé davantage les volumes de sol sous le rang sur toutes les profondeurs. Pour dépasser le simple constat de la répartition spatiale des racines, l'étude a également porté sur l'impact de la résistance mécanique du sol (intégrant la densité du sol et la teneur en eau) sur les processus d'édification du système racinaire. L'élongation des racines est plus forte quand la contrainte mécanique est faible, notamment pour les grosses racines. Les racines fines sont moins sensibles à des contraintes mécaniques fortes. Si la densité de ramifications semble peu varier avec la contrainte mécanique, la hiérarchisation des systèmes racinaires en croissance est diminuée avec la contrainte mécanique.

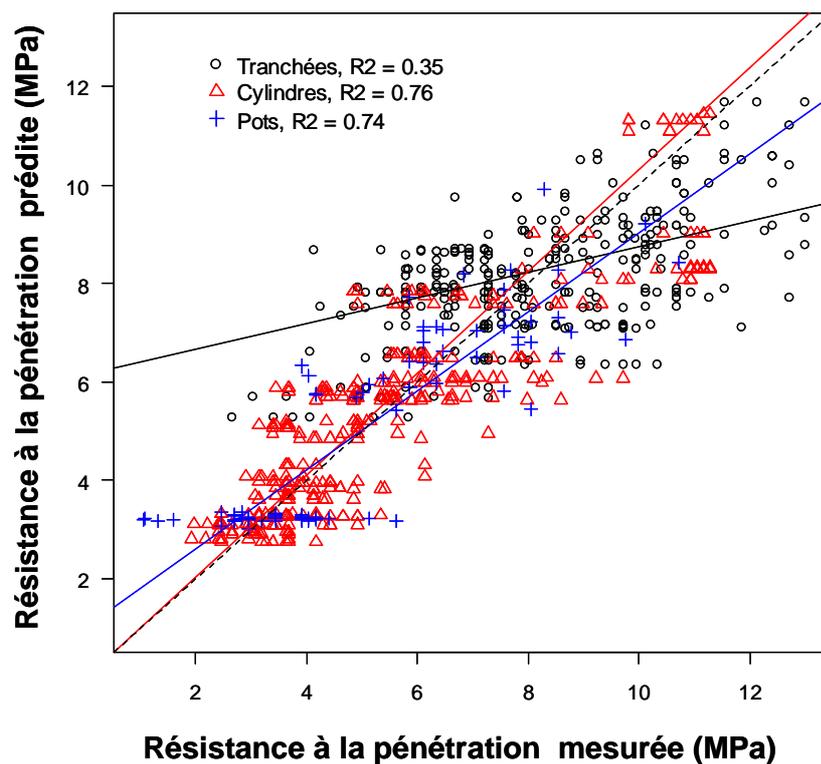


Figure 24 : Relation entre la résistance à la pénétration mesurée dans les tranchées, les cylindres et les pots, par rapport à la résistance à la pénétration prédite par le modèle (1). Les droites représentent l'ajustement entre les valeurs prédites et mesurées pour chaque jeu de données. La première bissectrice est indiquée (ligne tiretée).

Dans un premier temps, les résistances à la pénétration des différents types de sols utilisés (sol en place *vs.* sol remanié) ont été caractérisées et mises en relation avec des variables physiques (teneur en eau, densité apparente). Dans un deuxième temps, la répartition spatiale de ces différentes variables physiques du sol au verger a été étudiée, ainsi que la répartition des racines (monolithes, minirhizotrons, tranchées) et de leurs caractéristiques architecturales (densité de ramifications, diamètres). Dans un troisième temps, les effets directs des propriétés sur la mise en place de l'architecture racinaire ont été étudiés.

## 1. Caractérisation des différents types de sol

Au verger, les mesures sur les fronts de tranchée ont permis d'obtenir des données de résistance à la pénétration pour une gamme de teneur en eau et de densité de sol. La résistance à la pénétration a varié de 3 à 12 MPa, pour une large variation de la densité de sol de 1.3 à 1.8 g.cm<sup>-3</sup>. Par contre, la gamme de teneur en eau a été relativement faible en variant de 0.15 à 0.19 cm<sup>3</sup>.cm<sup>-3</sup>.

Dans les cylindres et les pots, le sol a été remanié (tamisé avec une maille de 2.5 mm), puis plus ou moins compacté et humidifié. Trois densités de sol ont été appliquées dans les cylindres (1.2, 1.4 et 1.6 g.cm<sup>-3</sup>) et deux dans les pots (1.2 et 1.5 g.cm<sup>-3</sup>). Dans les cylindres, la résistance à la pénétration a varié de 2 à 12 MPa, et la teneur en eau de 0.05 à 0.40 cm<sup>3</sup>.cm<sup>-3</sup>. Dans les pots la résistance à la pénétration a varié de 1 à 11 MPa et la teneur en eau de 0.15 à 0.40 cm<sup>3</sup>.cm<sup>-3</sup>.

Les trois variables ont été mises en relation de façon à ce que la densité du sol ( $\rho$ , en g.cm<sup>-3</sup>) et la teneur en eau ( $\theta$ , en cm<sup>3</sup>.cm<sup>-3</sup>) soient les variables explicatives de la résistance à la pénétration (RP, en MPa). L'équation correspondante est la suivante :

$$RP = a * \theta + b * \rho + c * (\theta * \rho) + d \quad (1),$$

avec a, b, c et d des coefficients variables suivant le type sol considéré (tranchées, cylindres ou pots).

La résistance à la pénétration est bien décrite par le modèle (1) dans les pots et les cylindres avec un coefficient de corrélation de 0.75 entre les valeurs mesurées et prédites par le modèle (Figure 24). Par contre, la résistance à la pénétration dans le sol du verger est surestimée par le modèle pour les faibles résistances (< 8 MPa) et sous-estimée pour les fortes résistances à la pénétration (> 8 MPa). Plusieurs raisons peuvent être avancées pour expliquer cette mauvaise prédiction en verger de la résistance à la pénétration. En particulier, si la texture du sol est la même en verger et pour les sols en pots et en cylindre, le tamisage modifie profondément la structure du sol (modification de la taille des agrégats ainsi que absence de cailloux). De plus, bien qu'au verger, la résistance à la pénétration ait été mesurée

à côté du volume extrait pour mesurer la teneur en eau et la densité du sol, il existe une forte hétérogénéité sur des échelles d'espace petites (nature et taille des agrégats, porosité du sol).

Pour évaluer l'impact de chacune des variables explicatives (teneur en eau et densité du sol) sur la résistance à la pénétration, la densité du sol peut être introduite comme un facteur. L'équation du modèle correspondant s'écrit alors :

$$RP = a_p * \theta + b_p \quad (2)$$

avec  $a_p$  et  $b_p$  des coefficients variables suivant la densité du sol considérée : 1.2, 1.4, 1.6 g.cm<sup>-3</sup> pour le sol remanié, et 1.59 g.cm<sup>-3</sup>, valeur moyenne de la densité du sol obtenue dans les tranchées. Le modèle (2) n'a pas été appliqué aux données venant des pots car le nombre de données était insuffisant.

Le modèle (2) est présenté graphiquement Figure 25. D'une façon générale, la résistance à la pénétration augmente quand la teneur en eau diminue et quand la densité du sol augmente. Pour une densité de sol faible, la résistance à la pénétration est faible (< 6 MPa) et sa variation est réduite, quelle que soit la teneur en eau du sol. Au contraire, pour une forte densité de sol, la résistance à la pénétration peut être forte (jusqu'à 12 MPa), et est davantage affectée par la variation de la teneur en eau. Malgré une valeur moyenne de densité de sol au verger équivalente à la densité la plus forte appliquée dans les cylindres, les pentes de chacune des relations sont significativement différentes ( $P < 0.01$ ), en lien avec les différences de structure des sols (sol en place vs sol remanié), et la forte hétérogénéité de la densité du sol au verger qui n'est prise en compte en utilisant la valeur moyenne.

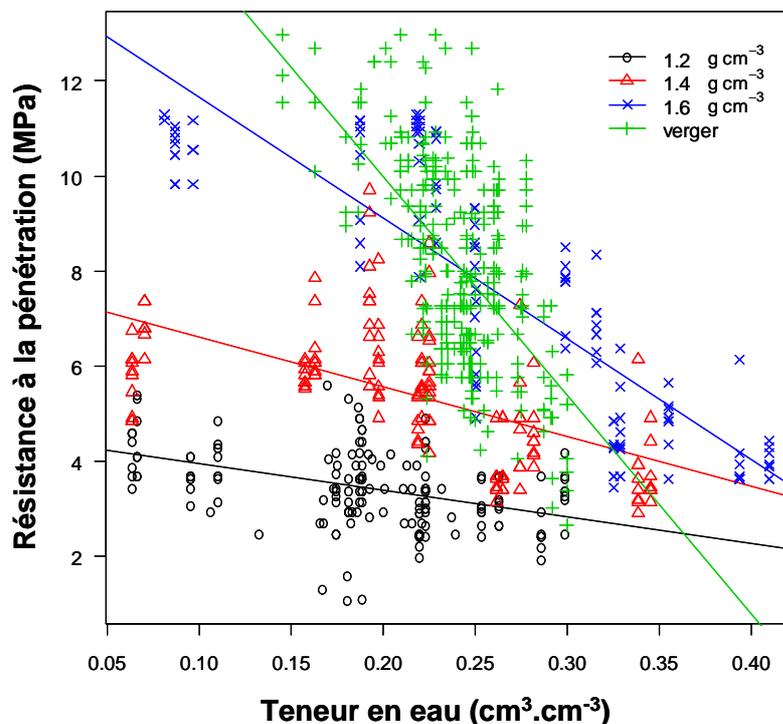


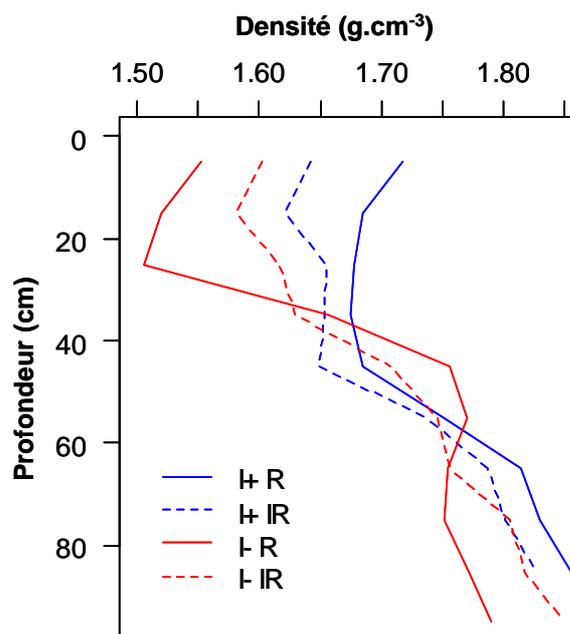
Figure 25 : A- Relation entre la résistance à la pénétration et la teneur en eau pour les différentes densités de sol appliquées dans les cylindres (1.2, 1.4 et 1.6 g.cm<sup>-3</sup>) et pour la densité de sol moyenne obtenue au verger (1.59 g.cm<sup>-3</sup>).

## 2. Répartition des racines au verger

### 2.1. Propriétés du sol

Une caractérisation des propriétés physiques du sol a été réalisée au verger. Cette caractérisation a été complétée par un suivi des teneurs en eau dans le volume de sol. La densité du sol jusqu'à 1 m en profondeur a varié de 1,5 et 1,9 g.cm<sup>-3</sup> (Figure 26). D'une façon générale, les densités les plus faibles ont été relevées en surface et les densités les plus fortes en profondeur, quelles que soient l'irrigation (I+/I-) et la zone considérée (rang/inter-rang). Jusqu'à 40 cm de profondeur, les densités du sol sont très variables entre les traitements d'irrigation, surtout dans le rang. En effet, les densités sont les plus faibles lorsque l'irrigation est réduite dans le rang (1.55 g.cm<sup>-3</sup>), et les densités sont les plus fortes quand l'irrigation est non limitante dans le rang (1.7 g.cm<sup>-3</sup>). L'irrigation a pu influencer le compactage du sol en surface. De 40 à 100 cm en profondeur, l'évolution de la densité est similaire pour les différents sites considérés, et a augmenté progressivement d'environ 1,65 à 1,8 g.cm<sup>-3</sup>.

Figure 26 : Evolution de la densité du sol avec la profondeur pour chaque traitement d'irrigation (I+/I-), et en fonction de la zone (R=rang, IR= inter rang) à 1.5 m du tronc. Mesures réalisées en 2008 à l'aide une sonde émettrice de rayons gamma.



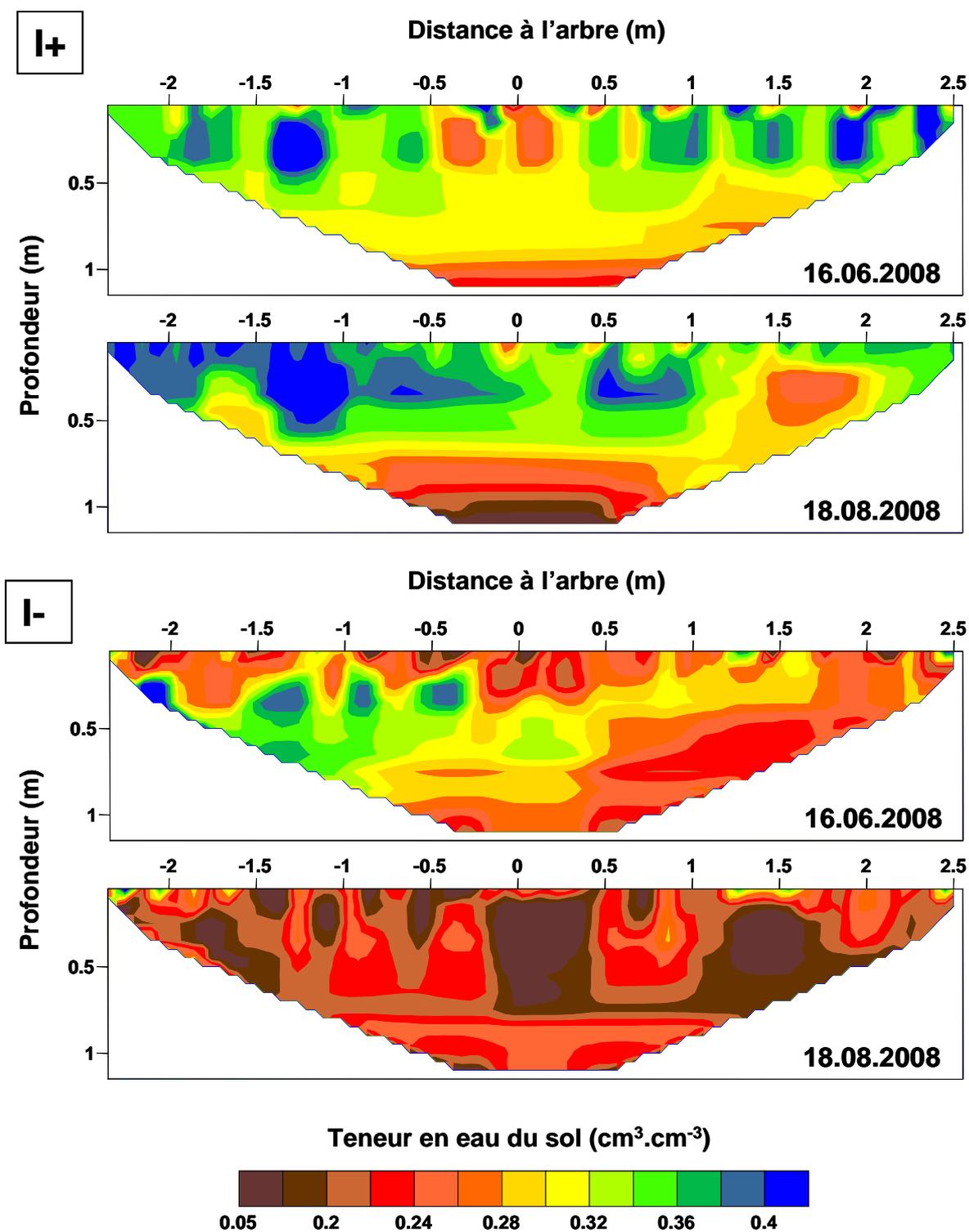


Figure 27 : Teneur en eau en fonction de la distance au rang et de la profondeur, pour chaque traitement d'irrigation (I+/I-) dans le rang, au 16/06/2008 et 18/08/2008. Mesures estimées à partir de la tomographie de résistivité électrique. La position des électrodes par rapport à l'arbre et aux goutteurs est présentée Figure 12.

La teneur en eau du sol est fortement variable en fonction de la profondeur, de la distance au rang et aux goutteurs, ainsi qu'en fonction des dates. D'une manière générale, la teneur en eau a varié entre 0.2 et 0.4  $\text{cm}^3.\text{cm}^{-3}$ . A chaque date et pour chaque traitement d'irrigation, peu de différences ont été observées entre les profils de teneur en eau observés perpendiculairement ou parallèlement au rang. C'est avant tout la profondeur qui permet de structurer la variabilité des teneurs en eau au verger. Ensuite et jusqu'à 50 cm de profondeur en I+, la variation des teneurs en eau n'a pas été homogène, avec des volumes de sol où les teneurs en eau ont augmenté (à 1-1.5 m du tronc) et d'autres, au contraire, où les teneurs en eau ont diminué (volumes proches du tronc) (Figure 27). Pour les couches plus profondes (de 0.5 à 1 m en profondeur), les teneurs en eau ont fortement diminué. En I-, bien que quelques volumes de sol très localisés aient des teneurs en eau supérieures à 0.32  $\text{cm}^3.\text{cm}^{-3}$  en juin, un assèchement progressif et généralisé est observé à toutes les profondeurs. L'irrigation en I+ a permis d'assurer une teneur en eau au moins supérieure à 0.32  $\text{cm}^3.\text{cm}^{-3}$  sur presque l'ensemble de la surface et du profil (sauf dans le rang et en profondeur). Par contre, en I-, les teneurs en eau ont fortement diminué sur l'ensemble de la surface et du profil.

## 2.2. Répartition spatiale des racines

Quatre cartes d'impacts racinaires perpendiculaires au rang de 5m de large et 1m en profondeur, ont été obtenues sur les fronts de tranchées, en notant l'occupation des cellules ainsi que le type de racines présentes (fines/grosses, seuil fixé à 2 mm). Ces observations sur la colonisation résultent de la croissance du système racinaire après 2 années de traitement d'irrigation. Le pourcentage de cellules occupées sur l'ensemble des profils en I+ et en I- est équivalent, avec environ 50 % des cellules occupées. Cependant, sur chaque profil, en moyenne 22 grosses racines ont été observées en I+ contre 38 en I-. L'irrigation a également entraîné une répartition spatiale des racines fines différente. La colonisation racinaire a été plus importante dans le rang (entre 0 et 40 cm du tronc), surtout dans les horizons de surface (0-40 cm de profondeur) (Figure 28), où environ 80 % de cellules sont occupées à la fois en I+ et en I- (Figure 29). Mais, en dessous de 40 cm de profondeur et au-delà de 40 cm du tronc, la répartition des racines est différente entre les traitements d'irrigation. Les racines en I+ ont davantage colonisé l'horizon de sol compris entre 40 et 80 cm en profondeur, quelle que soit la distance au rang considérée. En dessous de 80 cm en profondeur, la proportion de cellules occupées en I+ et I- est inférieure en 50 %. Au-delà de 40 cm du tronc, et jusqu'à 120 cm du tronc, la proportion de cellules occupées en I- est plus forte en surface (entre 0 et 40 cm de profondeur). La colonisation racinaire a donc marqué des différences importantes entre les traitements. Cette différence s'exprime en terme de nombre de grosses racines, et dans l'occupation du volume de sol. Les racines des arbres en I+ ont préférentiellement colonisé le volume de sol sous les goutteurs avec des profondeurs d'enracinement plus importantes. Et les racines des arbres en I- ont colonisé préférentiellement l'horizon de surface, avec une extension latérale plus importante.

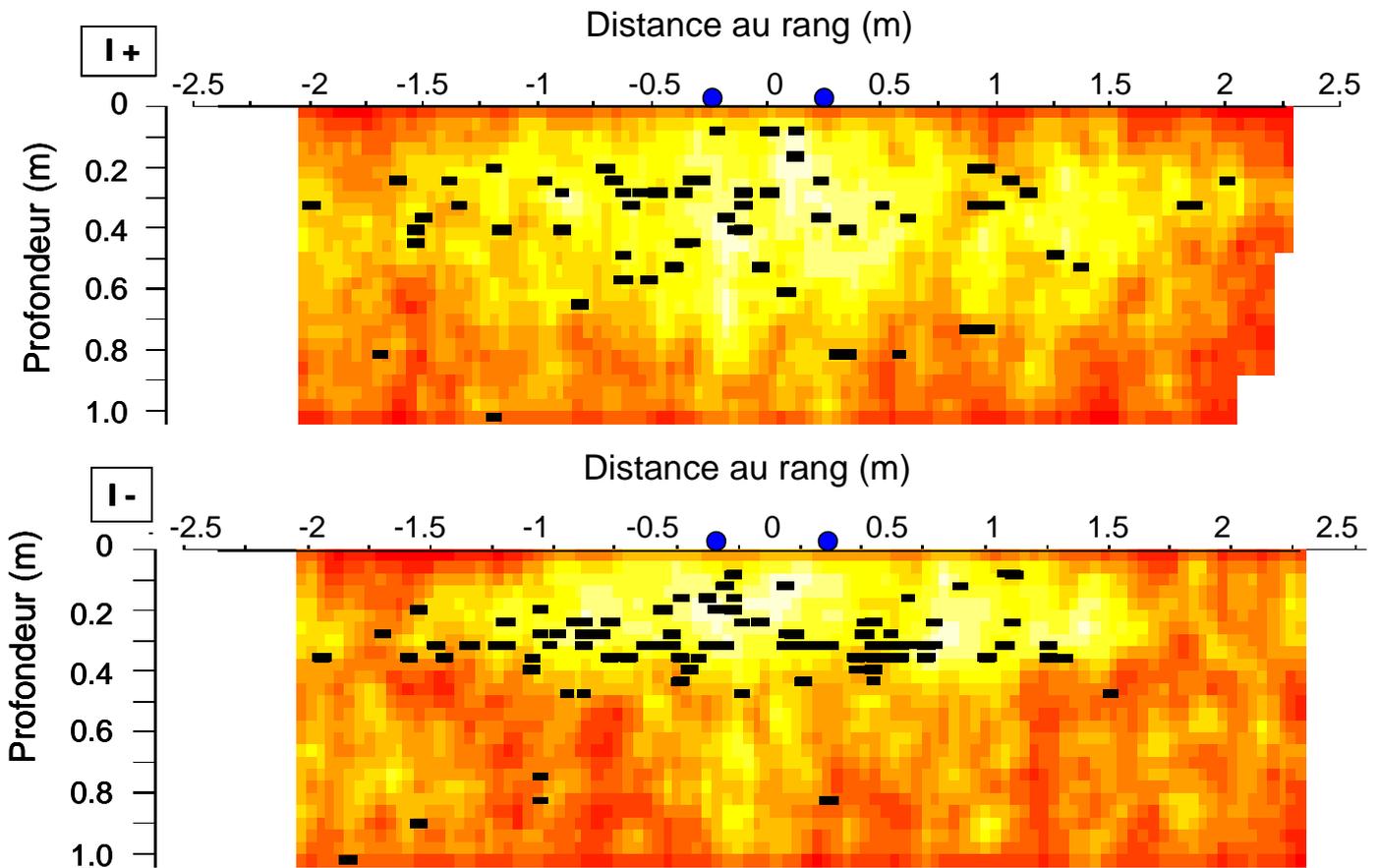


Figure 28 : Cartographies des impacts racinaires de quatre profils de tranchée en I+ et en I- en mars 2009. La gamme de couleur contient neuf teintes, du blanc au rouge, qui reflètent l'intensité de la colonisation. Le blanc signifie que les huit cellules autour de la cellule considérée et que la cellule considérée elle-même, sont occupées. Le rouge signifie qu'aucune des neuf cases (8+1) ne sont occupées. Les cellules noires symbolisent la présence d'une ou plusieurs racines d'au moins 2 mm de diamètre. La localisation des goutteurs est symbolisée par les ronds bleus.

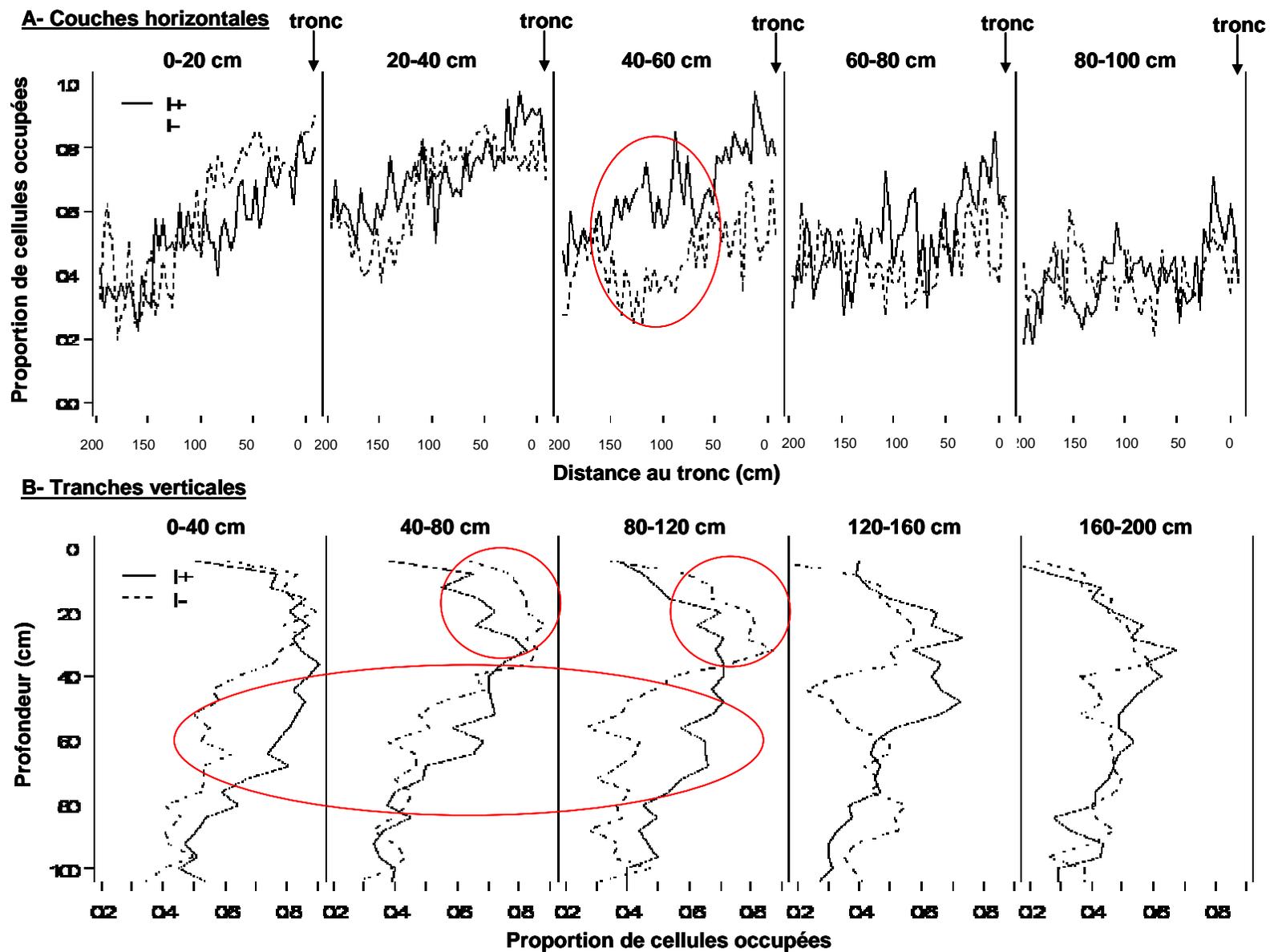


Figure 29 : A- Proportion de racines par couches horizontales de 20 cm d'épaisseur en fonction de la distance au tronc pour chaque traitement d'irrigation (I+/I-). B- Proportion de racines par tranches verticales de 20 cm de large en fonction de la profondeur pour chaque traitement d'irrigation (I+/I-).

Tableau 5 : Pourcentage d'impacts racinaires visualisés entre 0 et 40 cm et entre 40 et 75 cm de profondeur, en fonction de l'irrigation (I+/I-) et de la zone (Rang/Inter Rang) en 2007 et 2008. Résultats obtenus à partir des observations faites avec les minirhizotrons.

	% racines entre 0 et 40 cm	% de racines entre 40 et 75 cm
I+ IR	35	65
I+ R	52	48
I- IR	36	64
I- R	68	32

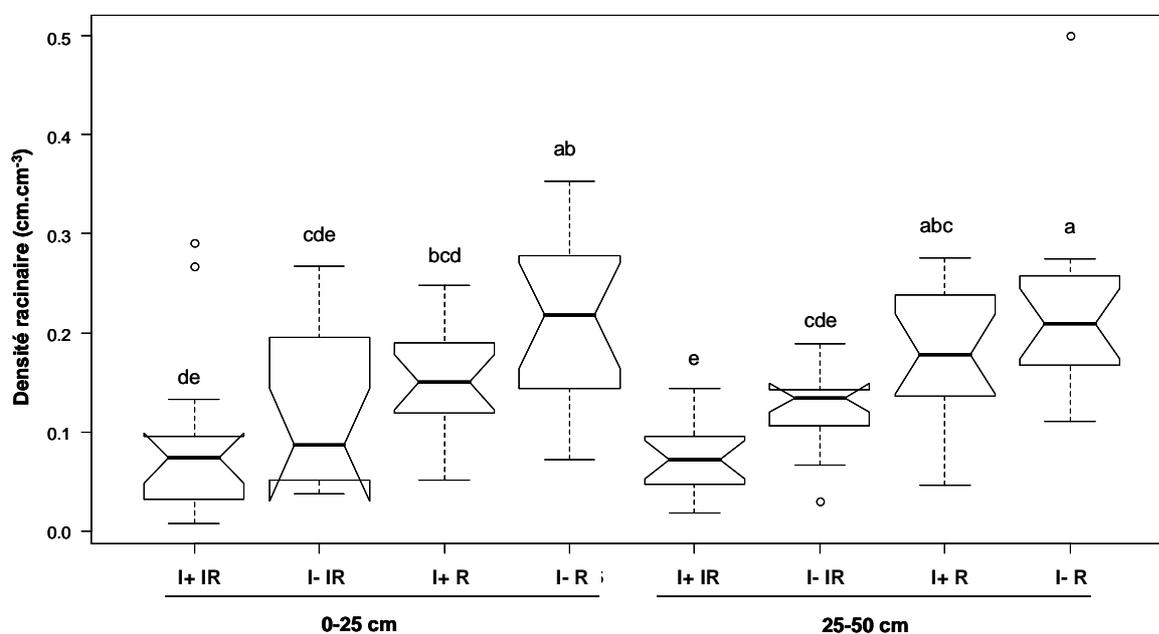


Figure 30: Boîtes à moustache de la densité racinaire en fonction de l'irrigation (I+/I-), de la zone (Rang/Inter rang) et de la profondeur, P (P0-25 cm et P25-50 cm). Les lettres indiquent une différence significative entre les moyennes (test de Duncan, P<0.05). Données obtenues avec les monolithes extraits à 1.5 m du tronc en 2007.

L'étude de la répartition des racines a également été réalisée *via* les minirhizotrons. Les tubes ayant été inclinés par rapport à la verticale (30°) pour éviter des croissances ainsi que des infiltrations préférentielles, la distance au rang dépend de la profondeur de l'observation. En surface, l'observation est réalisée à 1.5m du tronc, alors qu'à 40cm et 75 cm de profondeur, l'observation à travers le tube est réalisée respectivement à 100 et 70 cm de la verticale du tronc. La désignation des zones est donc schématique. De plus, le petit volume de sol exploré avec cette technique d'observation des racines ne permet que d'avoir un aperçu de la colonisation, au moins en verger par opposition aux grandes cultures où les densités racinaires sont beaucoup plus fortes. Dans notre expérimentation au verger seul le pourcentage d'impacts de racines en fonction de la profondeur est étudié. Les impacts de racines visualisés indiquent que les racines en I+ ont colonisé, dans le rang, autant les horizons de surface (0-40 cm en profondeur) à 1-1.5 m du tronc que les horizons en profondeur (40-75 cm) plus proches du tronc (Tableau 5). Par contre, en I+ dans l'inter-rang, les horizons en profondeur, plus proches du tronc, ont été davantage colonisés que les horizons de surface, plus loin du tronc. En I-, la colonisation racinaire a été plus importante dans le rang en surface (à 1-1.5 m du tronc) qu'en profondeur (à 1-5-0.7 m du tronc). Et dans l'inter-rang en I-, la tendance est inversée, les racines ont plus colonisé les horizons profonds et proches du tronc que les horizons superficiels en surface.

L'extraction des monolithes a permis d'estimer les densités racinaires au verger. Deux horizons de sols, de 0-25 cm et de 25-50 cm de profondeur, ont été distingués. Peu de différences ont été observées, la variabilité des densités étant forte, avec des densités comprises entre 0 et 0.5 cm.cm<sup>-3</sup> (Figure 30). La densité a été trois fois plus importante sur le rang en I-, que dans l'inter-rang en I+ (de 0.07 à 0.22 cm.cm<sup>-3</sup>), avec un classement identique quelle que soit la profondeur tel que I- R > I+ R > I- IR > I+ IR. L'analyse de variance a révélé un effet de l'irrigation (P<0.05) et un effet de la zone (P<0.1). Ces résultats mettent en évidence une densité racinaire plus importante pour le traitement I-, quelque soit la profondeur (jusqu'à 50 cm) et la zone considérée.

*Chacune de ces techniques d'observations a contribué à étudier la répartition spatiale des racines au verger. Malgré des profondeurs et des zones d'étude différentes, ces observations complémentaires donnent un schéma cohérent avec des tendances identiques. Pour chaque site étudié (I+/I-, rang/inter-rang), la répartition des racines est homogène dans les 40-50 premiers cm. Avec potentiellement, davantage de racines dans le rang par rapport à l'inter-rang, et davantage de racines vers l'inter-rang en I- par rapport à I+ (monolithes, tranchées et minirhizotrons). La colonisation racinaire en I+ a été principalement concentrée dans le rang ou proche du rang, où les racines ont couverts tous les horizons de sols (tranchée, minirhizotrons), et de façon marquée par rapport à I- entre 40 et 60 cm en profondeur (tranchée). Malgré une répartition des racines en I- réduite en profondeur, la*

*capacité d'exploration du sol est plus importante, de par notamment la présence plus importante de grosses racines (tranchées). Aussi, la capacité d'exploitation du sol en I- apparaît plus forte localement en surface, de par des densités racinaires plus importantes (monolithes).*

### **3. Effets de la résistance à la pénétration sur les processus d'édification du système racinaire**

La colonisation du sol par le système racinaire est très hétérogène suivant la distance au tronc ou la profondeur, et des différences marquées apparaissent entre les traitements d'irrigation. La mise en place de l'architecture racinaire résulte d'un ensemble de processus, les contraintes du milieu ou de la plante pouvant en affecter leur intensité. Les processus étudiés concernent l'élongation et la ramification, et le degré de hiérarchisation du système racinaire mis en place est également traité.

Les différentes expérimentations ayant permis de mesurer des paramètres architecturaux ont servi à cette étude. Les paramètres architecturaux racinaires utilisés sont issus (i) des monolithes, où la résistance à la pénétration a été mesurée au moment de l'extraction, (ii) des filets de recolonisation, où la résistance à la pénétration est très faible et considérée égale à 0 MPa, et (iii) des pots, où la résistance à la pénétration a été mesurée à la récolte et varie entre 1 et 11 MPa.

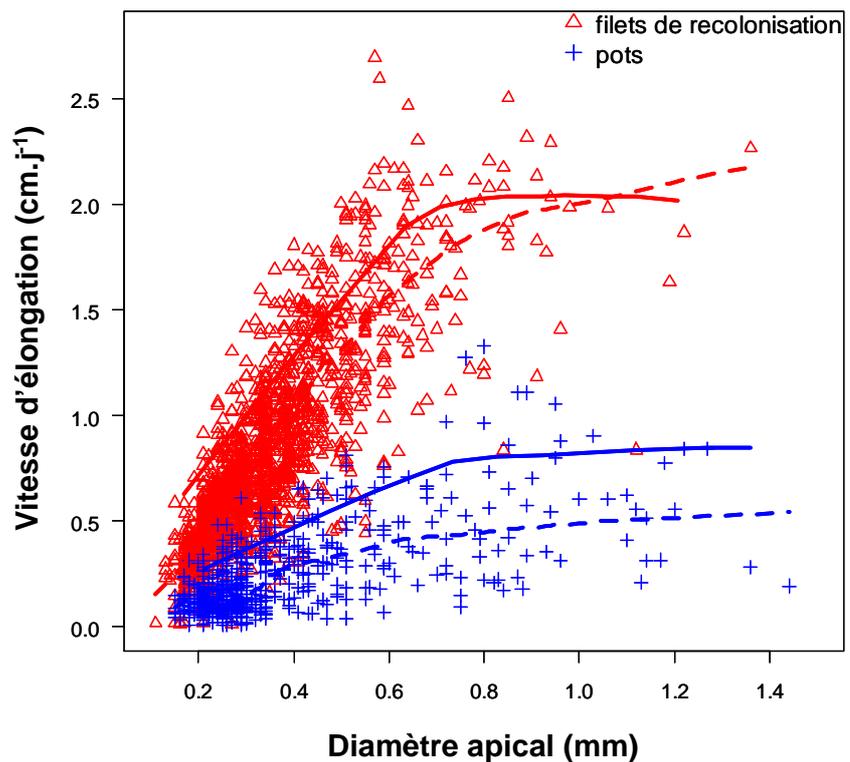
#### **3.1.1. Elongation**

La longueur de la zone apicale non ramifiée (LZANR) est un indicateur de la vitesse de croissance, car le temps de latence pour l'initiation des *primordia* est constant et identique pour les différents diamètres apicaux de racines. Ce temps de latence a été estimé à 4.93 jours (cf. Annexe 1). La vitesse d'élongation journalière d'une racine [ $\text{cm}\cdot\text{jour}^{-1}$ ] correspond donc à sa LZANR [cm] divisée par 4.93 [jours]. Ce temps de latence est stable pour différentes conditions d'éclairage (Aguirrezabal et Tardieu 1996) ou pour différentes intensité d'alimentation azotée (Mollier et Pellerin 1999). Dans notre étude, ce temps de latence est stable pour différentes racines de différents diamètres apicaux mais n'a pas été mesuré sous différentes résistances à la pénétration.

Dans les monolithes, la vitesse d'élongation des racines n'a pas pu être traitée à cause du nombre insuffisant de données lié au faible nombre de parties apicales échantillonnées et à la très grande variabilité de la résistance à la pénétration au verger. Dans les filets et les pots, la vitesse d'élongation dépend du diamètre apical. La vitesse d'élongation des racines augmente jusqu'à un diamètre apical seuil au-delà duquel la vitesse d'élongation est stable et

maximale (Figure 31). Le diamètre apical seuil est de 0.7 mm quelles que soient les conditions expérimentales. La vitesse d'élongation maximale des racines récoltées dans les filets est environ quatre fois plus forte (moyenne  $\approx 2 \text{ cm.j}^{-1}$ ) que celle des racines récoltées dans les pots (moyenne  $\approx 0.5 \text{ cm.j}^{-1}$ ). De telles différences entre les vitesses d'élongations maximales peut s'expliquer par (i) des conditions de croissance très différentes (tourbe + vermiculite *vs.* sol), (ii) les racines de filets sont issues d'un système racinaire beaucoup plus développé (les types de racines récoltées ont un ordre important) et (iii) les racines récoltées dans les filets ont évolué dans un milieu très différent, plus favorable par rapport au milieu dans lequel ont évolué les autres racines de l'arbre.

Figure 31 : Evolution de la vitesse d'élongation d'une racine en fonction de son diamètre apical, pour deux conditions expérimentales, les filets de recolonisation et les pots. Les courbes représentent un lissage (lowess) du quantile 0.5 (ligne tiretée) et du quantile 0.9 (ligne pleine), représentant la vitesse d'élongation potentielle dans les conditions de sol considérées.



L'élongation racinaire a été modélisée au travers de sa vitesse d'élongation maximale et du diamètre apical seuil au-dessous duquel la racine ne croît pas (Thaler and Pagès 1998). L'équation du modèle de Thaler et Pagès est la suivante :

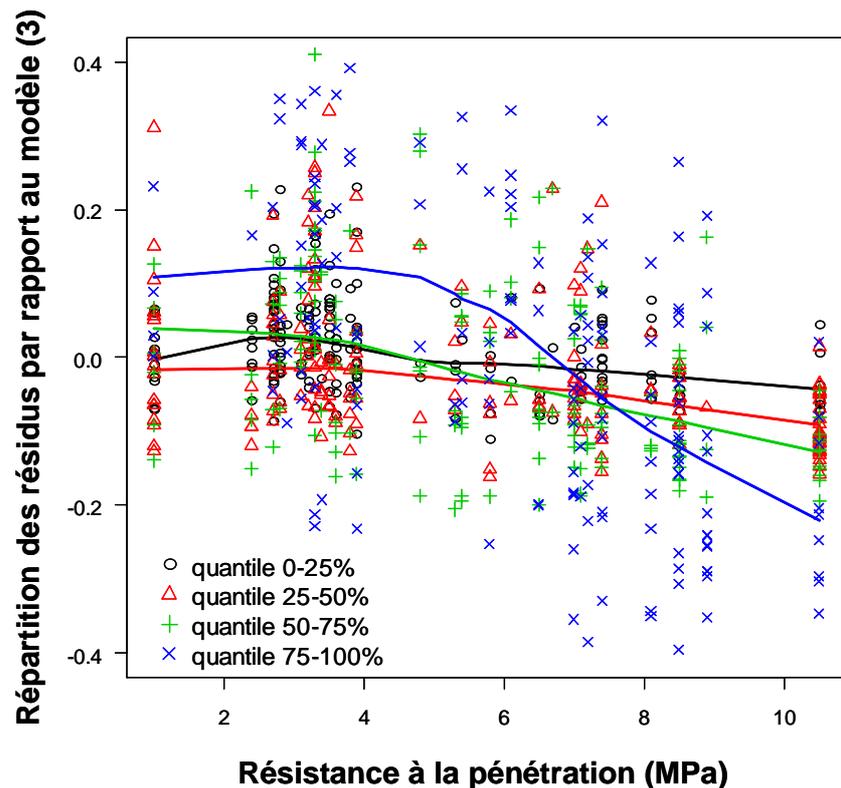
$$VE = VE_{\max} * (1 - \exp^{-P(D-D_{\min})}) \quad (3)$$

avec VE, la vitesse d'élongation,  $VE_{\max}$ , la vitesse d'élongation maximale, P, la pente à  $D_{\min}$ , qui est le diamètre apical minimal (= 0.15 mm), et D, le diamètre apical.

Le modèle a été appliqué à l'ensemble des données venant des pots. Et la répartition des résidus en fonction de la résistance à la pénétration est étudiée pour différentes classes de diamètres apicaux. Les classes considérées correspondent aux quantiles 0-25 %, 25-50 %, 50-75 % et 75-100 % où les diamètres apicaux sont respectivement compris entre 0.15-0.23 mm, 0.23-0.29 mm, 0.29-0.39 mm et 0.39-1.4 mm. La répartition des résidus du modèle (3) en fonction de la résistance à la pénétration pour chaque classe de diamètre apical est présentée

Figure 32. La vitesse d'élongation pour les fortes résistances à la pénétration ( $> 6$  MPa) est diminuée, surtout pour les racines ayant un gros diamètre apical (0.39-1.4 mm). Aussi, pour ces grosses racines, la vitesse d'élongation est plus forte que pour les autres classes de racines quand la résistance à la pénétration est faible ( $< 6$  MPa). Les racines les plus fines, bien que leur vitesse de croissance soient plus faibles aux faibles résistances à la pénétration, sont moins affectées par l'augmentation de la résistance mécanique du sol, car peuvent pénétrer des pores plus fins et profiter davantage de microfissures.

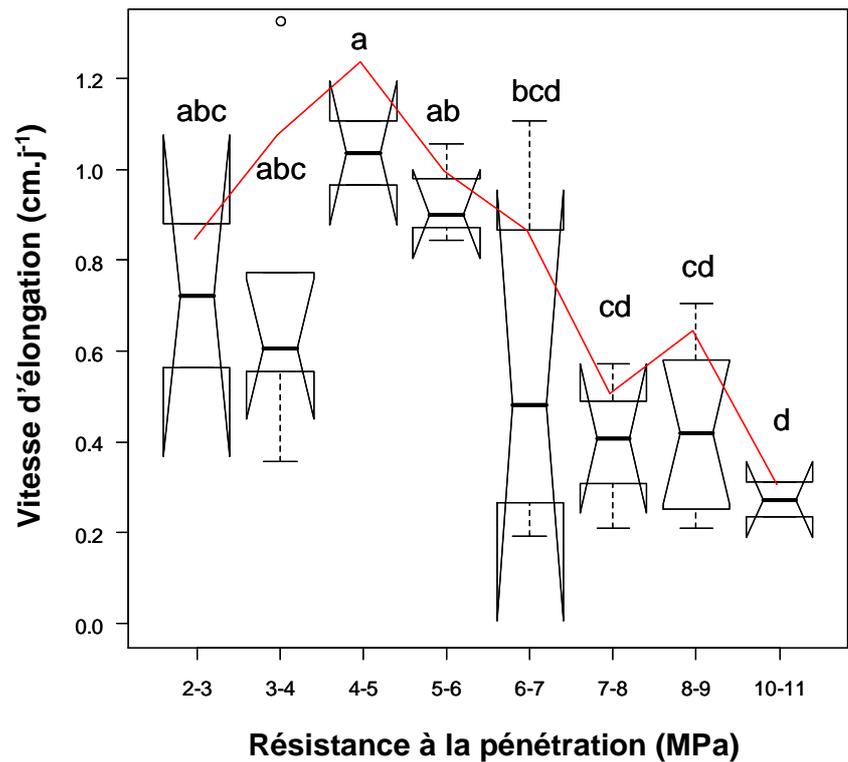
Figure 32: Répartition des résidus du modèle (3) en fonction de la résistance à la pénétration, pour les différents quantiles de diamètres apicaux (0.-25%, 25-50%, 50-75%, 75-100%). Les courbes représentent un lissage (lowess) des données pour chaque quantile.



Alors que les variations du paramètre P de l'équation (3) (la pente au diamètre apical seuil au-dessous duquel la racine ne croît pas) varient peu en fonction de la résistance à la pénétration, les variations de  $VE_{max}$  (la vitesse d'élongation maximale), évolue avec la résistance à la pénétration. L'évolution de  $VE_{max}$  a été étudiée pour les racines de gros diamètres ( $> 0.7$  mm) en fonction de classes de résistances à la pénétration.

Bien que extrêmement variable pour une même classe de résistance à la pénétration, la vitesse d'élongation maximale évolue avec la résistance à la pénétration (Figure 33). Les vitesses d'élongations maximales sont les plus fortes (entre  $0.6$  et  $1.1 \text{ cm.j}^{-1}$ ) pour des résistances à la pénétration faibles, inférieures à  $6$  MPa. Au-delà de  $6$  MPa, la vitesse maximale d'élongation est réduite de façon significative ( $< 0.4 \text{ cm.j}^{-1}$ ).

Figure 33 : Evolution de la vitesse d'élongation maximale des racines en fonction de classes de résistances à la pénétration. La courbe représente l'évolution du quantile 0.9 des vitesses d'élongation maximales en fonction de la résistance à la pénétration. Les lettres indiquent une différence significative des vitesses d'élongations moyennes entre les classes de résistances à la pénétration (Test de Duncan à  $P < 0.05$ ).



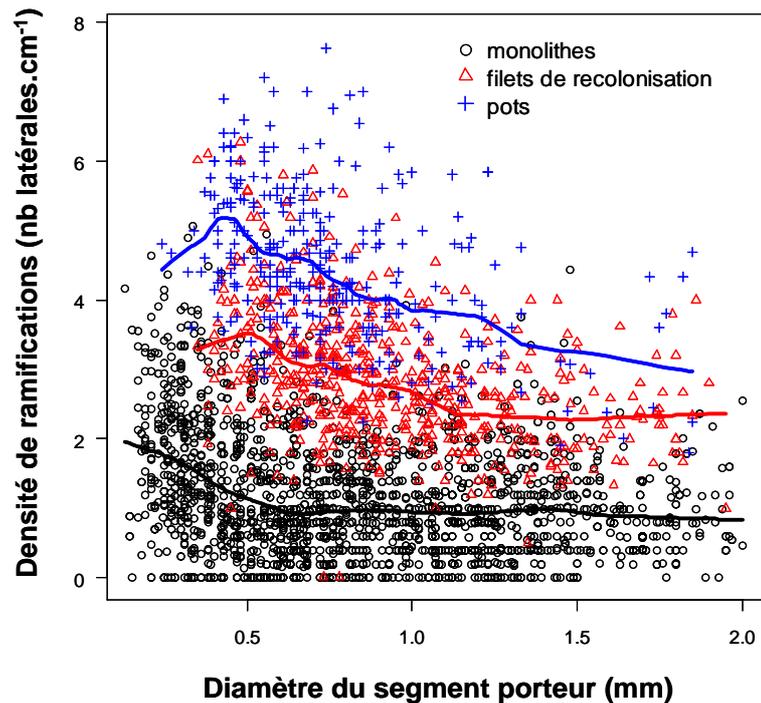
### 3.1.2. Ramification

L'étude de la ramification passe par l'analyse de la densité de ramification en fonction du diamètre du segment porteur. Étant un processus acropète, son étude s'entreprind sur des segments de racines ramifiés jeunes, proches de la zone apicale, qui n'auront subi ni élagage de racines latérales (dû à la mortalité), ni croissance radiale. Donc, les racines récoltées dans les monolithes, qui peuvent être âgées de plusieurs mois, ne sont pas considérées dans l'étude. L'étude de ce processus s'appuie alors sur les observations des segments de racines ramifiées, venant des pots et des filets, pour des diamètres inférieurs à 2 mm (racines les plus jeunes) et proches des zones apicales. En complément, les données provenant des monolithes sont présentées pour montrer la variabilité de la ramification en sol non remanié.

Le diamètre minimal d'une racine ramifiée est de 0.13 mm dans les monolithes, et de environ 0.33 mm dans les filets et les pots. La densité de ramification est extrêmement variable, entre les différentes racines, le long d'une racine, et entre les conditions expérimentales. Les densités mesurées sont comprises entre 0 et près de 8 latérales.cm<sup>-1</sup>. La densité de ramification diminue quand le diamètre du segment porteur augmente, quel que soit le milieu considéré (Figure 34). Cette tendance est davantage observée pour des segments très fins (< 1 mm de diamètre), la diminution de la densité de ramification étant moins marquée ensuite. Pour chaque milieu considéré, la densité moyenne de ramifications est de 1.1, 2.8 et 4.4 latérales.cm<sup>-1</sup> respectivement pour les segments ramifiés venant des monolithes, des filets et des pots. Les densités racinaires observées sont donc beaucoup plus faibles sur les

arbres au verger, quel que soit les conditions de croissance et le substrat. Plusieurs critères peuvent expliquer ces différences entre les différentes conditions expérimentales : (i) les segments racinaires considérés ne concernent pas exclusivement les segments les plus proches de la ZANR, et pour les monolithes les segments de racines observés peuvent avoir été partiellement élagués, (ii) les racines des filets et des monolithes sont issues d'un système racinaire plus développé (arbre/plante dans les pots), (iii) d'autres facteurs jouent un rôle important, comme l'oxygénation et/ou les disponibilités hydrominérales.

Figure 34: Relation entre la densité de ramification et le diamètre du segment porteur, pour les trois conditions expérimentales. Les courbes représentent un lissage des données (lowess).



L'émergence des racines latérales s'effectue sur les premiers centimètres contigus à la zone apicale non ramifiée (ZANR). Or, dans les pots, les différents segments ramifiés analysés ont été numérotés et situés par rapport à la ZANR. Dans les filets, cette annotation n'a malheureusement pas été faite. Le segment ramifié sur lequel porte l'étude prend donc en compte la dernière racine latérale émergée (la plus proche de l'apex), et les racines latérales suivantes sur une longueur de 4 cm en moyenne. Ce segment a une densité de ramifications moyenne de  $4.1 \text{ latérales.cm}^{-1}$  pour un diamètre moyen de  $0.86 \text{ mm}$ .

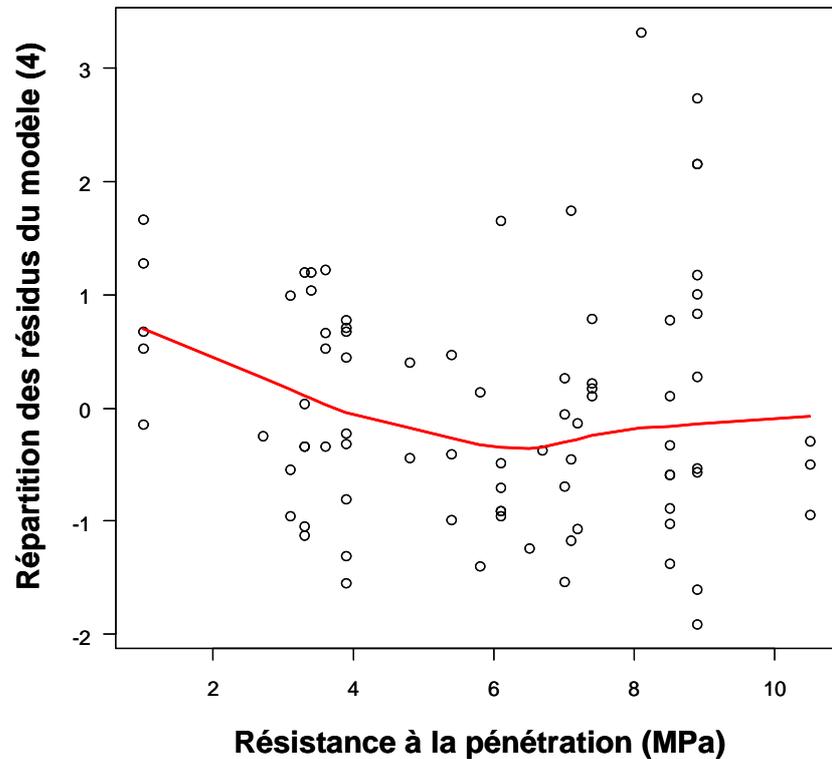
Pour caractériser l'effet de la résistance à la pénétration du sol sur le processus de ramification, la relation entre la densité de ramification et le diamètre moyen du segment ramifié le plus proche de l'apex a été modélisée avec l'équation suivante :

$$DR = DR_0 * \exp^{-P_0 * DiamP} \quad (4)$$

avec DR et DiamP, respectivement la densité de ramification et le diamètre du segment porteur,  $DR_0$ , la densité de ramification à l'origine, et  $P_0$ , la pente à  $DR_0$ .

L'équation (3) a été appliquée à l'ensemble des données venant des pots. Le traitement de la répartition des résidus en fonction de la résistance à la pénétration pour différente classe de diamètre n'a pas été possible de par le nombre insuffisant de données. La densité de ramifications varie peu avec la résistance à la pénétration (Figure 35). Et l'analyse de variance des densités de ramifications ne permet pas non plus de souligner un effet de la résistance à la pénétration.

Figure 35 : Répartition des résidus du modèle (4) en fonction de la résistance à la pénétration. La courbe représente un lissage (lowess) des données.



### 3.1.3. Degré de hiérarchisation du système racinaire

L'étude du degré de hiérarchisation du système racinaire passe par l'investigation de la relation entre le diamètre d'un segment racinaire ramifié et le diamètre moyen de ses racines latérales. Dans un système racinaire hiérarchisé, les racines latérales sont localisées sur un axe principal et ont un diamètre bien inférieur à celui du segment porteur. Au contraire, dans un système racinaire peu hiérarchisé, les racines latérales apparaissent sur tous les axes racinaires et ont un diamètre proche de celui du segment ramifié porteur.

Le degré de hiérarchisation a été étudié pour les racines venant des pots et des filets, et les données venant des monolithes sont présentées à titre indicatif, pour montrer la variabilité de la relation en sol non remanié. Graphiquement, la relation entre ces diamètres nous indique que globalement le diamètre des racines filles est au moins deux fois plus faible que le diamètre du segment porteur (Figure 36). Pour chaque condition expérimentale, la variabilité du diamètre moyen des racines latérales augmente avec le diamètre du segment

porteur. Le diamètre des racines latérales est corrélé positivement à celui du segment porteur dans les pots ( $R^2= 0.56$ ), les filets ( $R^2=0.49$ ) et les monolithes ( $R^2= 0.51$ ). Les systèmes racinaires dans les filets apparaissent plus hiérarchisés que dans les pots mais moins que dans les monolithes. Mais dans les monolithes, la comparaison est délicate car les racines récoltées peuvent être âgées de plus d'un mois. Le manque d'informations pour des segments porteurs en dessous de 0.2 mm indique que les racines de diamètre inférieur à 0.2 mm ne se ramifient pas.

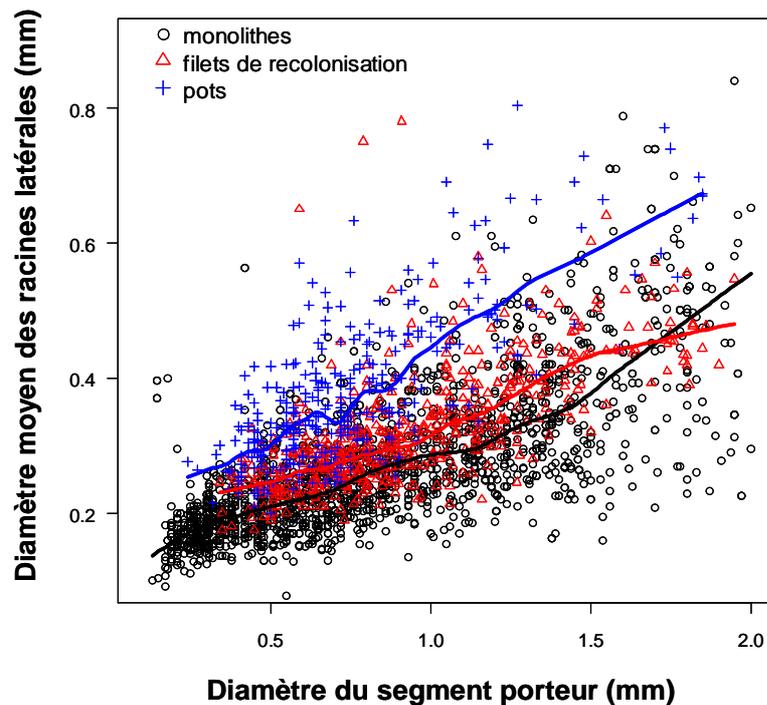


Figure 36 : Relation entre le diamètre du segment racinaire porteur et le diamètre moyen des racines latérales, pour les trois conditions expérimentales. Les courbes représentent un lissage des données (lowess).

Le degré de hiérarchisation du système racinaire en fonction de la résistance à la pénétration a été étudié sur les segments ramifiés les plus proches de l'apex dans les pots. Ainsi la croissance radiale et la mortalité ne biaisent pas l'étude. La relation entre les diamètres de segments porteurs et des racines latérales est linéaire, tel que :

$$\text{DiamL}_{rp} = P * \text{DiamP}_{rp} + \text{DiamL0}_{rp} \quad (5)$$

avec  $\text{DiamP}_{rp}$  et  $\text{DiamL}_{rp}$ , respectivement les diamètres des segments porteurs et des racines latérales pour chaque classe de résistance à la pénétration,  $P$ , la pente, qui définit le rapport entre les diamètres, et  $\text{DiamL0}_{rp}$ , le diamètre des racines latérales à l'origine pour chaque classe de résistance à la pénétration.

L'ajustement du modèle (5) a été réalisé sur quatre classes de résistances à la pénétration, 3-4 MPa, 6-7 MPa, 7-8 MPa et 8-9 MPa ; car le nombre de données des autres classes était insuffisant. L'ajustement du modèle (5) pour différentes classes de résistances à la pénétration révèle que  $\text{DiamL0}_{rp}$  n'est pas ou peu différent pour chaque classe de résistance à la pénétration. Ce paramètre est donc fixé à 0.15 pour chaque ajustement. Le rapport entre

les diamètres des segments porteurs et des racines latérales augmente avec la résistance à la pénétration (Figure 37-A et B). Cela traduit une diminution du degré de hiérarchisation du système racinaire.

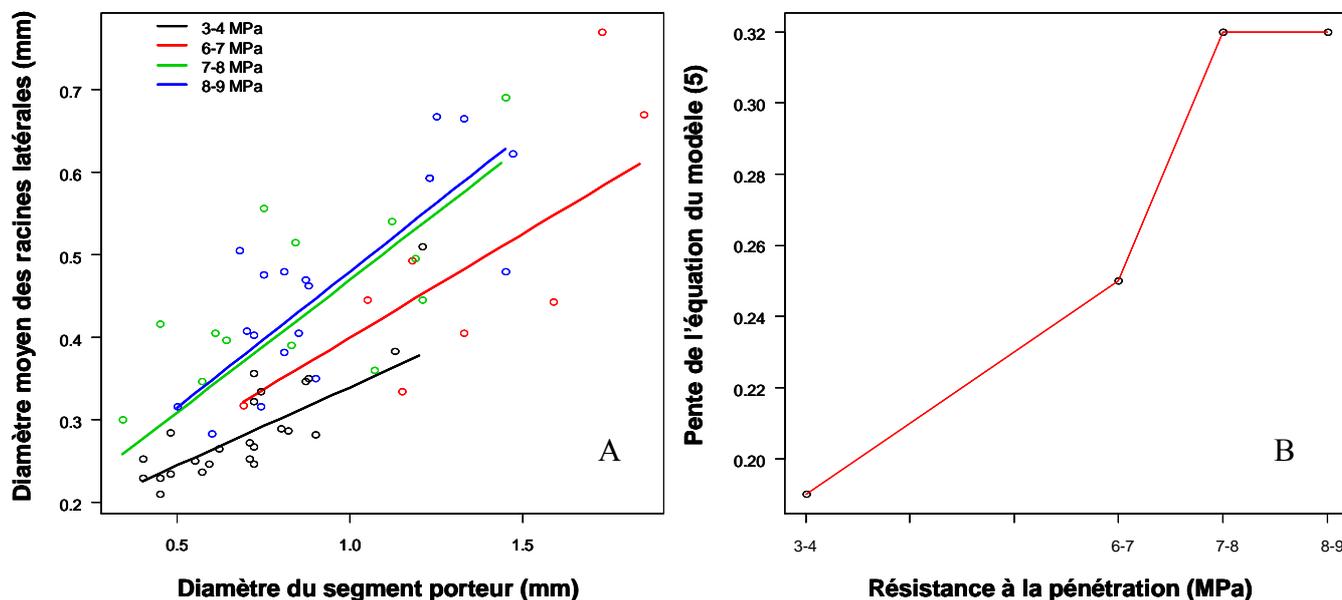


Figure 37 : A- Relation entre le diamètre de la racine mère et le diamètre moyen de ses racines filles, pour chaque résistance à la pénétration. Les courbes représentent le modèle issu de l'équation (5) pour différentes classes de résistances à la pénétration (3-4, 6-7, 7-8 et 8-9 MPa). B- Evolution de la pente du modèle (5) en fonction de la résistance à la pénétration.

#### 4. Discussion

La répartition des racines dans le sol dépend du fonctionnement de la plante (acquisition des ressources, croissance) et des propriétés du sol (densité apparente, teneur en eau). La variable « résistance à la pénétration » a été introduite et intègre bien la densité du sol et la teneur en eau, notamment dans le sol remanié. L'impact de la résistance à la pénétration sur les processus d'édification du système racinaire (l'élongation et la ramification), et sur le degré de hiérarchisation des racines, a été analysé à travers différentes conditions expérimentales, permettant d'explorer une large gamme de variations des propriétés du sol. Dans le sol remanié, la gamme de résistance à la pénétration a varié de 1 à 11 MPa. La vitesse d'élongation varie de 0 à  $1.2 \text{ cm.j}^{-1}$ , et cette variabilité peut en partie s'expliquer par des variations de résistance à la pénétration. Les fortes vitesses d'élongation sont observées pour les faibles résistances à la pénétration ( $< 6 \text{ MPa}$ ) et les faibles vitesses d'élongation aux fortes résistances à la pénétration ( $> 6 \text{ MPa}$ ). Les racines de différents diamètres (grosses et fines) répondent de façon similaire, mais les intensités de réponses diffèrent. Les racines fines apparaissent moins sensibles à l'augmentation de la résistance à la pénétration, et ont même des vitesses d'élongation supérieures aux grosses racines, aux fortes résistances à la

pénétration. La ramification est également très variable, avec entre 2 et 7 latérales.cm<sup>-1</sup>. Mais cette variabilité ne semble pas dépendre de la résistance à la pénétration. Les diamètres des segments porteurs et des racines latérales ont également une forte variabilité, et sont positivement corrélés ( $R^2 = 0.63$ ). Le degré de hiérarchisation est diminuée par la résistance mécanique du sol, donc les différents axes racinaires se ramifient davantage. Le compactage du sol entraîne un ajustement compensatoire où les racines latérales plus fines sont favorisées. Ces racines fines pénètrent plus facilement les micropores, et ont une vitesse d'élongation supérieure à celle de la racine porteuse. La variabilité de la vitesse d'élongation des racines observée est identique à celle rapportée par (Pagès et al. 1993) sur pêcher. Ces auteurs attribuent cette variabilité aux différents ordres de racines. Mais au sein d'un même ordre de racines, la vitesse d'élongation est aussi très variable (Jourdan et Rey, 1997). Thaler et Pagès (1998) ont mis en évidence que la vitesse d'élongation était bien décrite par le diamètre apical et la vitesse d'élongation maximale chez l'hévéa. Nos résultats montrent que cette relation s'applique aussi aux racines de pêcher, et que la variabilité de la vitesse d'élongation peut s'expliquer par la contrainte mécanique du sol. Face à une contrainte mécanique, la vitesse d'élongation des racines est diminuée (Zou et al. 2001, Lecompte et al. 2003). Pour le pin, les vitesses d'élongations diminuent fortement entre 0 et 4 MPa (de 0.8 à 0.2 cm.j<sup>-1</sup>) pour différents types de sol (Zou et al. 2001). La diminution de l'élongation avec l'augmentation de la résistance à la pénétration du sol peut s'expliquer par une division et une élongation cellulaire plus faible (Eavis 1967). Plusieurs études ont montré que les racines les plus grosses avaient une plus grande sensibilité que les fines racines face à la résistance mécanique du sol (Misra et Gibbons 1996, Thaler et Pages 1999, Bingham et Bengough 2003, Willaume et Pages 2006, Bingham et al. 2010). Cette différence de sensibilité peut être expliquée car les racines fines pénètrent plus facilement les pores fins du sol compacté. Vercambre et al. (2003) ont observé des densités de ramifications plus faibles, variant entre 0 et 4 latérales.cm<sup>-1</sup> le long de la racine chez le prunier. Les plus fortes densités étant observées proches de l'apex de la racine. Les effets du compactage du sol sur les densités de ramifications sont partagés dans la littérature et il faut premièrement différencier les études où la racine porteuse est fortement contrainte (obstacle impénétrable, cailloux, bille), des études où la racine porteuse est ralentie. Plusieurs études ont montré une augmentation de la densité de ramifications face des obstacles impénétrables (Goss 1977, Groleau-Renaud et al. 1998). Ce phénomène peut être dû à une stimulation de l'initiation des primordia, liée à une redistribution des assimilats carbonés, qui augmente la disponibilité locale en sucres (Thaler et Pagès 1997). Les effets sur le processus de ramification quand la racine est ralentie sont plus controversés. La densité de ramification est soit augmentée (Konopka 2009), soit diminuée (Pagès et Pellerin 1994) soit stable (Bingham et Bengough 2003). Ce processus apparaît fortement variable et les facteurs l'influençant sont encore peu caractérisés surtout pour de grandes plantes. La teneur en azote pourrait être un facteur important pour expliquer la variabilité de la densité de ramification

(Granato et Raper 1989, Robinson 1994, Hodge 2004). Une relation étroite entre le diamètre du segment porteur et des racines latérales a déjà été reportée pour l'érable (Pregitzer et al, 1997), le hêtre (Le Roux 1994) et le bananier (Lecompte et al. 2005), ainsi que chez beaucoup de petites plantes (Cahn et al. 1989, Jordan et al. 1993, Tsegaye et Mullins 1994, Pregitzer et al. 1997). L'évolution de cette relation en fonction de la résistance à la pénétration n'est peu étudiée, mais les résultats de Iijima et al. (1991) confirment nos observations, à savoir que le compactage réduit la hiérarchisation du système racinaire. D'autres variables caractéristiques du sol, comme l'oxygénation et la porosité peuvent jouer un rôle important dans la mise en place de l'architecture racinaire (Zou et al 2001). Les propriétés du sol (densité du sol, teneur en eau, oxygénation, porosité) sont fortement liées mais chaque propriété peut affecter différemment les processus d'édification du système racinaire. Par exemple une baisse de la teneur en eau du sol entraîne la diminution de la densité de ramifications (Malamy et Ryan 2001), mais augmente parallèlement la résistance à la pénétration, qui aura par contre tendance à augmenter la densité de ramifications (Goss 1977, Groleau-Renaud 1997, Konopka 2009). Alors, la mise en place de l'architecture racinaire bien que fortement dépendante de la résistance à la pénétration, pourrait aussi dépendre des propriétés du sol qu'elle intègre.

Au verger la répartition spatiale de la résistance à la pénétration est très hétérogène de par une variabilité spatiale importante de la teneur en eau et de la densité du sol. La teneur en eau du sol est directement liée au système d'irrigation et à sa gestion. L'irrigation au goutte à goutte a entraîné une répartition de l'eau dans le sol très hétérogène dans l'espace et dans le temps. En I+, l'irrigation a permis de maintenir une teneur en eau supérieure à  $0.32 \text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$  en surface (jusqu'à 50 cm de profondeur), mais en I-, un assèchement progressif et généralisé à toutes les profondeurs a été observé. La densité du sol a varié aussi spatialement, surtout dans les 40 premiers centimètres, au niveau des différents sites de mesures (I+/I-, rang/inter-rang). En surface, la densité du sol est la plus faible en I- dans le rang. Plus en profondeur, c'est à dire au-delà de 40 cm, la densité du sol est équivalente et supérieure à  $1.6 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$  quel que soit le site considéré. La variabilité spatiale de la résistance à la pénétration est donc très forte en intégrant la teneur en eau et la densité du sol. Mais la relation entre ces trois variables laisse supposer que d'autres paramètres influencent la résistance à la pénétration au verger (cohésion du sol, structure). L'hétérogénéité spatiale des propriétés du sol influence la distribution des racines au verger. En I+, les racines ont colonisé un grand volume de sol en privilégiant les volumes de sol dans le rang, en surface et en profondeur. En I-, la colonisation racinaire a été plus importante en superficie qu'en I+ avec un potentiel d'exploration (nombre de grosses racines) et d'exploitation (densités racinaires) du sol plus fort. Par contre le volume de sol colonisé a été « restreint » aux horizons de surface (où la densité du sol est plus faible), à la fois dans le rang et dans l'inter-rang. Les racines ont donc colonisé les volumes de sol les plus favorables en I+ et surtout en I- où ces volumes sont davantage localisés. Ce phénomène

de compensation, visant à développer le système racinaire dans les volumes les plus favorables a aussi certainement participé à l'assèchement important du sol en I- au cours de la saison. En I+, la diminution de la teneur en eau au niveau du tronc peut aussi être due à une absorption racinaire plus importante dans cette zone. Peu d'études ont traité de la répartition des racines au verger en fonction à la fois de la teneur en eau et de la densité du sol. La répartition des racines est influencée par la distribution de la teneur en eau du sol (Phene et al. 1991, Riuz-Sánchez et al. 2005). D'un point de vue quantitatif, les densités racinaires obtenues au verger ( $0.07-0.22 \text{ cm.cm}^{-3}$ ) sont plus fortes en I-, dans le rang et l'inter-rang en surface (jusqu'à 50 cm de profondeur). Ces densités racinaires sont du même ordre de grandeur que celles obtenues par Cockroft et Wallbank (1966) et Abrisqueta et al (2008) sur pêchers. En conditions de déficit hydrique, une plus forte densité racinaire dans les zones favorables (humides) a déjà été reportée (Pérez-Pastor et al. 2001, Romero et al. 2004, Abrisqueta et al. 2008). Certains auteurs observent aussi une stimulation de développement du système racinaire par une allocation de biomasse plus importante vers les racines au détriment des parties aériennes en conditions de déficit hydrique (Kozłowski 1992, Heilmeyer et al. 2001), ainsi qu'en condition de forte densité de sol (Masle et Passioura 1987, Young et al. 1997). Mais cette stimulation ne peut pas être vérifiée dans notre étude où la biomasse totale du système racinaire n'a été pas mesurée.

Les variations de la vitesse d'élongation, de la ramification et du degré de hiérarchisation du système racinaire en construction, ont été caractérisées en fonction d'une large gamme de résistance à la pénétration. Cette étude présente un jeu de données important pour la considération de la résistance mécanique dans les modèles de croissance des systèmes racinaires. En effet, elle permet déjà de rendre compte de la répartition spatiale des racines au verger, même si l'étude est à replacer avec le fonctionnement intégré de l'arbre entier. Dans ce cadre général, les facteurs exogènes et endogènes doivent être intégrés pour mieux rendre compte de la mise en place du système racinaire.

# Conclusions et Perspectives

---



## 1. Bilan des connaissances acquises

Dans l'objectif d'améliorer la gestion des vergers en arboriculture, et en particulier pour améliorer l'efficacité d'utilisation de l'eau sous climat méditerranéen, une meilleure connaissance de la croissance des racines et de leur répartition dans le sol est essentielle. La croissance racinaire est connue pour être très variable dans le temps et l'espace. Plusieurs causes en sont responsables : génétiques (entre espèces et variétés), caractéristiques de sol (température, résistance mécanique du sol liée à la densité du sol et à la teneur en eau), fonctionnement global de l'arbre (phénologie, équilibre hormonal, disponibilité en carbone). Les pratiques culturales, l'irrigation et l'éclaircissage notamment, modifient les caractéristiques du sol et le fonctionnement global de l'arbre, et peuvent alors potentiellement affecter la croissance racinaire dans le temps et l'espace.

Le travail entrepris a visé à mieux appréhender la croissance des racines chez le pêcher, soumis à différentes pratiques culturales (irrigation et éclaircissage). Dans ce cadre, l'objectif a été d'une part de caractériser la variabilité temporelle de la croissance des racines, en fonction de la disponibilité en assimilats carbonés, à travers l'étude de la phénologie de l'arbre ; et d'autre part, de caractériser la répartition spatiale des racines au verger, en fonction des propriétés du sol, pour mieux localiser les zones d'exploration et d'exploitation des racines. Les résultats expérimentaux permettent de discuter de la dynamique de croissance racinaire et de la répartition spatiale des racines, en passant par une étude de l'évolution de paramètres architecturaux racinaires.

Chaque organe a une période privilégiée pour sa croissance. La dynamique de croissance des racines est ponctuée par deux périodes de croissance intense. Ces périodes sont identiques pour les deux années suivies et relativement synchrones pour chaque modalité de traitements (irrigation x éclaircissage). La première période de croissance racinaire intense se situe tôt dans la saison, en avril-mai. Cette période est précédée par une forte croissance des rameaux, des feuilles et des fruits, et intervient pendant la phase de ralentissement de croissance des fruits. La demande en assimilats carbonés au sein de l'arbre en début de saison est particulièrement importante et l'offre dépend du niveau des réserves et de la capacité d'acquisition du carbone, en lien avec la surface foliaire. L'amidon des tissus de réserves et notamment des racines, est presque totalement mobilisé très tôt dans la saison ; donnant certainement une place très importante au carbone directement assimilé *via* la photosynthèse pour alimenter en carbone les organes en croissance. Mais la restriction hydrique a entraîné une diminution de la croissance des feuilles, réduisant la surface photosynthétiquement active. La photosynthèse pourrait également être diminuée par la fermeture des stomates pour limiter la transpiration, comme observé chez de petites plantes. La disponibilité en assimilats

carbonés est réduite pour les arbres sous contrainte hydrique par rapport aux arbres bien-alimentés en eau. Cela se traduit par une baisse importante de la croissance de tous les organes aériens (fruits, rameaux) et qui s'exprime par une diminution de la croissance en diamètre du tronc, indicateur de la vigueur de l'arbre. La croissance racinaire est également ralentie. Les effets de la charge en fruits sur la croissance des organes sont d'abord observés au niveau de la croissance des racines puis au niveau de la croissance des fruits pendant la phase de grossissement. En effet, la croissance des racines pour les arbres fortement chargés en fruits est significativement plus forte que pour les arbres faiblement chargés en fruits. Cette observation, bien que contradictoire avec l'hypothèse d'une compétition pour les assimilats augmentée par une forte charge en fruits, a déjà été rapportée par Ben Mimoun et DeJong (2006). Et aucune autre étude ne traite de la dynamique de croissance des fruits et des racines pour des arbres plus ou moins chargés en fruits. Les filets de recolonisation présentent un volume de sol aux conditions très favorables pour la croissance racinaire, où un phénomène de compensation peut s'exercer. Mais dans l'objectif d'étudier la croissance racinaire potentielle en fonction de la charge en fruits, cette technique reste un très bon outil.

La deuxième période de croissance racinaire intense intervient en juillet-août, après la récolte et quand les feuilles et les rameaux ont fini leur croissance. Pendant cette période, la compétition pour les assimilats est plus faible, ce qui peut aussi expliquer que la deuxième période de croissance racinaire intense soit plus étalée dans le temps, et varie un peu en fonction de l'irrigation et de la charge en fruits. Pendant cette période, la capacité d'acquisition du carbone est maximale, avec une surface foliaire totalement développée, de 67 et 62 m<sup>2</sup> respectivement en I+ et I-. L'activité photosynthétique est encore réduite, pour les arbres sous contrainte hydrique, par la fermeture des stomates, le statut hydrique de l'arbre indiquant un stress marqué (potentiel de base et minimal proches,  $\sim -2$  MPa). Malgré une acquisition du carbone plus faible, la diminution de la croissance des organes de la plante avant la récolte permet une accumulation importante (i) d'amidon dans les tissus de réserves des racines, et (ii) de sucres solubles, et notamment de sorbitol, dans les tissus réserves et les pointes racinaires en croissance. Le sorbitol apparaît comme une molécule osmoprotectrice. En cela le saccharose et le sorbitol, toutes deux molécules de transport du carbone dans la plante, ont des rôles différents.

La méthode des filets de recolonisation a permis d'établir des indicateurs de la dynamique de croissance racinaire, des paramètres architecturaux et la teneur en sucres solubles dans les pointes racinaires. Le diamètre apical et la longueur de la zone apicale non ramifiée des racines, qui reflètent respectivement la vitesse potentielle et la vitesse effective d'élongation racinaire, sont augmentés pendant les périodes de croissance racinaire intense. Ces paramètres sont donc de bons indicateurs de la dynamique de croissance des racines. Les variations de ces paramètres architecturaux sont concomitantes avec les augmentations des teneurs en sucres solubles (glucose, fructose, saccharose, sorbitol) dans les pointes racinaires.

Les variations des teneurs en sucres solubles dans les pointes racinaires pourront être utilisées pour alimenter un modèle d'architecture racinaire en lien avec la disponibilité en assimilats carbonés.

La dynamique de croissance des racines a également été étudiée par la méthode des monolithes qui ont été prélevés mensuellement au cours de la saison et par la méthode des minirhizotrons. Ces approches auraient permis d'étudier les variations saisonnières de la croissance des racines en milieu non remanié, mais les résultats de ces deux méthodes n'ont pas été concluants. Dans les monolithes, trop peu de jeunes racines ont été récoltées et le travail s'est trouvé particulièrement laborieux dans le sol argilo-limoneux du verger. De plus, la variabilité spatiale de l'enracinement est très forte, avec de très fortes variations des densités racinaires. Les minirhizotrons n'ont permis d'étudier qu'un très petit volume de sol où les racines ont été faiblement présentes. Cette technique est davantage adaptée pour des cultures annuelles avec des enracinements beaucoup plus denses.

La répartition des racines au verger est le résultat de l'histoire, à la fois locale et globale, des conditions de cultures et du continuum sol-plant-atmosphère. Quelle que soit l'intensité de l'irrigation au goutte à goutte, la colonisation racinaire a été majoritairement localisée sous le rang des arbres, proche des goutteurs, dans les horizons de surface (jusqu'à 50 cm en profondeur). Dans ce volume de sol, la densité racinaire des arbres sous contrainte hydrique est supérieure à celle des arbres bien alimentés en eau. La même observation est faite dans l'inter-rang dans les horizons de surface. La croissance des racines des arbres en contrainte hydrique pourrait être stimulée dans ces volumes de sol, qui ont une densité de sol plus faible et une teneur en eau plus forte que les volumes de sol en profondeur. Le système racinaire se développe davantage dans les volumes de sol favorables, et d'autant plus quand ces volumes sont restreints. C'est un phénomène compensatoire. Les racines des arbres bien alimentés en eau ont colonisé le sol de façon plus homogène, en profondeur, avec une proportion de racines encore importante jusqu'à 80 cm en profondeur. A cette profondeur, malgré une densité de sol forte, la disponibilité en eau est encore supérieure à  $0.28 \text{ cm}^3 \cdot \text{cm}^{-3}$  à la mi-août. Ainsi la répartition spatiale des racines paraît fortement dépendante des propriétés du sol, et notamment de la teneur en eau et de la densité du sol.

Ce travail a aussi consisté à expliquer plus finement comment les propriétés du sol influençaient la répartition des racines dans le sol. A travers une expérimentation en pots, l'impact de la résistance à la pénétration (qui intègre la teneur en eau et la densité du sol) sur certains processus d'édification du système racinaire a été étudié. La vitesse d'élongation et le degré de hiérarchisation du système en construction varient en lien avec la résistance à la pénétration. Par contre la variabilité de la densité de ramification semble peu dépendre de la contrainte mécanique du sol. Aux faibles résistances à la pénétration, la vitesse d'élongation des racines et le degré de hiérarchisation sont plus forts. Autrement dit, aux faibles résistances

à la pénétration, l'élongation racinaire des axes principaux est favorisée et le système racinaire en construction est davantage hiérarchisé. La caractérisation et la quantification des effets de la résistance à la pénétration du sol sur les processus d'édification du système racinaire pourront être utilisées pour alimenter un modèle d'architecture racinaire en interaction avec les contraintes du sol.

## 2. Perspectives de recherche

D'un point de vue méthodologique, l'étude menée devra être complétée en combinant des approches complémentaires. La disponibilité en assimilats dans la plante a été estimée en suivant à la fois le développement de la surface foliaire ainsi que des teneurs locales en sucres solubles. Des mesures de la photosynthèse devront également être réalisées de façon à mieux appréhender l'effet des contraintes hydriques et de la charge en fruit sur la photosynthèse à l'échelle de la feuille. Le suivi de l'évolution saisonnière de la disponibilité en assimilats dans les autres organes de la plante, et à différentes distances du collet (des parties proximales aux parties distales de la racine) permettra d'approfondir les connaissances sur les relations source-puits à l'échelle de l'arbre.

Si nos observations ont permis de rendre compte de la dynamique saisonnière de la croissance racinaire, la biomasse du système racinaire reste très difficile à estimer au verger. L'excavation est une mesure directe, si tant est que l'on puisse espérer récolter la totalité des racines, mais aussi laborieuse. Une estimation indirecte de la biomasse des racines pourrait alors être réalisée en s'aidant de relation allométrique basée sur le principe des « pipe models » (Van Noordwijk 1994). La biomasse est alors estimée à partir des sections des macrorhizes en partie proximale des racines.

Pour compléter l'étude de la vitesse d'élongation en fonction des contraintes du sol, il faudrait vérifier que le temps de latence des primordia est stable avec différentes résistances à la pénétration. Mais cette étude ne paraît pas aisée à mener, car ce paramètre est estimé à partir d'observation de racines à travers une vitre en rhizotron, de manière à pouvoir simultanément dater un segment de racine et l'émergence de ramification sur ce segment. Le rhizotron force une croissance dans le plan et la résistance à la pénétration est difficile à contrôler en particulier du fait de la présence de l'interface sol-vitre.

Au niveau de la thématique de l'étude, d'autres aspects pourront également être complétés. Les contraintes du sol dans notre étude ont essentiellement porté sur la densité du sol et la contrainte hydrique. D'autres contraintes (oxygénation/asphyxie) ou la variation d'autres disponibilités (en azote en particulier suivant le niveau de fertilisation) peuvent avoir des impacts forts sur l'enracinement. Certaines études ont déjà montré les effets de la teneur en azote du sol (Granato et Raper 1989, review Hodge 2004), notamment sur la densité de

ramifications et l'élongation, mais ces études n'ont pas caractérisé finement la sensibilité des processus de croissance à cette contrainte.

Le sol est un milieu complexe et les caractéristiques du sol ainsi que la disponibilité pour les différentes ressources peuvent profondément affecter les propriétés du sol. Dans ce travail, la densité du sol ainsi que la teneur en eau dans le sol a affecté profondément la résistance à la pénétration. Cependant, la résistance à la pénétration au verger semble également affectée par la granulométrie et la porosité du sol. Il serait également intéressant d'étudier cette relation dans des sols de textures variées (proportion de limons-argile-sable).

Dans cette étude, l'accent a été porté sur la disponibilité en assimilats carbonés comme facteur endogène influençant la croissance du système racinaire. De façon complémentaire, les variations saisonnières de la concentration en ABA et en AIA dans les pointes racinaires seraient intéressantes pour appréhender l'évolution saisonnière de l'équilibre hormonal.

Les pratiques culturales prises en compte dans cette étude sont la charge en fruits et l'irrigation, et plus particulièrement l'irrigation localisée. Mais d'autres pratiques peuvent affecter la croissance racinaire, comme la taille et la fertilisation, de même qu'une irrigation moins localisée (gravitaire ou par aspersion, enterré). De nombreux scénarii d'irrigation peuvent être envisagés, comme l'alternance de la partie racinaire bénéficiant de l'irrigation (« partial root drying »), ou encore un arrêt complet de l'irrigation sur l'ensemble du système racinaire pendant certaines périodes de l'année.

Bien que cette thèse ait permis d'approfondir les connaissances quant à la dynamique de croissance des racines et la répartition spatiale des racines dans le sol, des travaux complémentaires sont nécessaires pour mieux appréhender les interactions sols-racines. La modélisation apparaît également comme un outil incontournable, permettant d'agréger des observations réalisées à des échelles spatiales et temporelles très différentes, de l'échelle de la zone apicale et de disponibilités locales en sucre à des dynamiques pluriannuelles de croissance de la plante entière et du système racinaire.

Les données déjà acquises pourront servir à construire un modèle de l'architecture racinaire sur la base conceptuelle des modèles de Vercambre et al (2003) et de Thaler et Pagès (1998). Le modèle de Vercambre et al. (2003) décrit l'architecture du système racinaire sur pêcher à travers les processus de croissance principaux, l'élongation, la ramification, la mortalité et la croissance radiale. Cependant le modèle ne prend pas en compte (i) l'effet des contraintes du sol sur la mise en place des racines et (ii) la disponibilité en assimilats carbonés dans les racines. Le modèle de Thaler et Pagès (1998) est un modèle d'architecture racinaire prenant en compte la disponibilité endogène en assimilats carbonés chez de jeune

semis d'hévéa. Les pointes racinaires sont des puits pour le carbone, qui sont alimentés par une source commune (la partie aérienne). Le modèle proposé présentera une architecture racinaire, pour des propriétés de sol données et pour des pas de temps long. Le modèle s'appuiera sur l'ensemble des processus de croissance proposé par Vercambre et al (2003), et sur la loi de répartition des assimilats entre les différentes racines proposé par Thaler et Pagès (1998). Les processus de croissance seront influencés par des facteurs endogènes (disponibilité en assimilats) et exogènes (propriétés du sol). Concrètement, l'élongation de chaque racine est dépendante de son diamètre apical, qui sera plus ou moins affecté par la disponibilité en assimilats et la contrainte du sol. La disponibilité en assimilats correspondra aux variations de teneurs en sucres solubles obtenues dans les pointes racinaires. Et la contrainte du sol sera introduite sous la forme d'un coefficient réducteur variant de 1 à 0, pour les milieux contraignants à favorables par exemple.

Références  
Bibliographiques

---



- Abrisqueta, J.M., O. Mounzer, S. Álvarez, W. Conejero, Y. García-Orellana, L.M. Tapia, J. Vera, I. Abrisqueta and M.C. Ruiz-Sánchez. 2008. Root dynamics of peach trees submitted to partial rootzone drying and continuous deficit irrigation. *Agric. Water Manag.* 95:959-967.
- Agamuthu, P. and W.J. Broughton. 1986. Factors affecting the development of the rooting system in young oil palms (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Agr. Ecosystem Environ.* 17:173-179.
- Agreste. <http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/peche0809note.pdf>
- Aguirrezabal, L.A.N., S. Pellerin and F. Tardieu. 1993. Carbon nutrition, root branching and elongation: can the present state of knowledge allow a predictive approach at a whole-plant level? *Environ. Exp. Bot.* 33:121-130.
- Aguirrezabal, L.A.N. and F. Tardieu. 1996. An Architectural analysis of the elongation of field-grown sunflower root systems. Elements for modelling the effects of temperature and intercepted radiation. *Environ. Exp. Bot.* 411-420.
- Allen, L.H. and J.C.V. Vu. 2009. Carbon dioxide and high temperature effects on growth of young orange trees in a humid, subtropical environment. *Agric. For. Meteorol.* 149:820-830.
- Alvarez-Uria, P. and C. Körner. 2007. Low temperature limits of root growth in deciduous and evergreen temperate tree species. *Funct. Ecol.* 21:211-218.
- Arndt, S.K., S.C. Clifford, W. Wanek, H.G. Jones and M. Popp. 2001. Physiological and morphological adaptations of the fruit tree *Ziziphus rotundifolia* in response to progressive drought stress. *Tree Physiol.* 21:705-715.
- Atkinson, D. 1980. The distribution and effectiveness of the roots of tree crops. *Hortic. Rev.* 2
- Atkinson, D. 1974. Some observations on the distribution of root activity in apple trees. *Plant Soil.* 40:333-342.
- Atkinson, D. 1972. Seasonal periodicity of black currant root growth and the influence of simulated mechanical harvesting. *J. Hortic. Sci.* 47:165-172.
- Atkinson, D. and S.A. Wilson. 1979. The growth and distribution of fruit tree roots: some consequences for nutrient uptake. *Acta Horticulturae.* 92
- Atwell, B.J. 1988. Physiological response of lupin roots to soil compaction. *Plant Soil.* 111:277-281.
- Atzmon, N. and J. Vanstaden. 1994. Métabolism of  $^{14}\text{C}$  trans-zeatin by intact and decapitated tap roots of *Pinus pinea*. *S. Afr. J. Bot.* 60:27-30.
- Audus, L.J. 1983. Abscisic acid in root growth and geotropism. *In* Abscisic Acid Ed. F.T. Addicott, New-York, pp 421-477.
- Auer, C. 1996. Cytokinin inhibition of Arabidopsis root growth: An examination of genotype, cytokinin activity, and N<sup>6</sup>-benzyladenine metabolism. *J. Plant Growth Regul.* 15:201-206.
- Baldi, E., C.E. Wells and B. Marangoni. 2010. Nitrogen absorption and respiration in white and brown peach roots *J. Plant Nutr.* 33:461-469.
- Bar-Yosef, B. and J.R. Lambert. 1981. Corn and cotton root growth in response to soil impedance and water potential. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 45:930-935.
- Basile, B., D.R. Bryla, M.L. Salsman, J. Marsal, C. Cirillo, R.S. Johnson and T.M. DeJong. 2007. Growth patterns and morphology of fine roots of size-controlling and invigorating peach rootstocks. *Tree Physiol.* 27:231-241.
- BassiriRad, H. 2000. Kinetics of nutrient uptake by roots: responses to global change. *New Phytol.* 147:155-169.
- Bengough, A.G., C. Croser and J. Pritchard. 1997. A biophysical analysis of root growth under mechanical stress. *Plant Soil.* 189:155-164.

- Bengough, A.G. and C.E. Mullins. 1990. Mechanical impedance to root-growth - a review of experimental-techniques and root-growth responses. *Journal of Soil Science*. 41:341-358.
- BenMimoun, M. 1997. Vers la maîtrise de la variabilité des fruits au sein de l'arbre: étude et modélisation de la croissance des pêches (*Prunus persica*) à l'échelle du rameau. PhD thesis, INAPG.
- BenMimoun, M. and T.M. DeJong. 2005. Effect of fruit crop load on peach root growth. *In* 6th International Peach Symposium Ed. R. Infante. International Society Horticultural Science, Santiago, CHILE, pp 169-175.
- BenMimoun, M., M. Génard, R. Habib and J. Bresset. 2000. Effect of sink-source distance on peach fruit growth. *Acta Horticulturae*. 516:83-87.
- Berman, M.E. and T.M. DeJong. 1997. Crop load and water stress effects on daily stem growth in peach (*Prunus persica*). *Tree Physiol*. 17:467-472.
- Berman, M.E. and T.M. DeJong. 1996. Water stress and crop load effects on fruit fresh and dry weights in peach (*Prunus persica*). *Tree Physiol*. 16:859-864.
- Bevington, K.B. and W.S. Castle. 1985. Annual root-growth pattern of young citrus trees in relation to shoot growth, soil-temperature, and soil-water content. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 110:840-845.
- Bidel, L.P.R., L. Pages, L.M. Riviere, G. Pelloux and J.Y. Lorendeau. 2000. MassFlowDyn I: a carbon transport and partitioning model for root system architecture. *Ann. Bot.* 85:869-886.
- Bingham, I.J. and A.G. Bengough. 2003. Morphological plasticity of wheat and barley roots in response to spatial variation in soil strength. *Plant Soil*. 250:273-282.
- Bingham, I.J., A.G. Bengough and R.M. Rees. 2010. Soil compaction-N interactions in barley: Root growth and tissue composition. *Soil Tillage Res.* 106:241-246.
- Bingham, I.J. and E.A. Stevenson. 1993. Control of root growth: effects of carbohydrates on the extension, branching and rate of respiration of different fractions of wheat roots. *Physiol. Plant*. 88:149-158.
- Bloom, A.J., F.S. Chapin and H.A. Mooney. 1985. Resource limitation in plants - an economic analogy. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 16
- Böhm, W. and Y. Waisel. 1979. *Methods of studying root systems* Ed. E.s.S.B. Heidelberg, New York.
- Bois, J.F., P. Couchat and G. Lasceve. 1985. Relationships between transpiration and photosynthesis during a water stress. *Acta Horticulturae*. 171:297-304.
- Bouma, T.J., R.D. Yanai, A.D. Elkin, U. Hartmond, D.E. Flores-Alva and D.M. Eissenstat. 2001. Estimating age-dependent costs and benefits of roots with contrasting life span: comparing apples and oranges. *New Phytol.* 150:685-695.
- Bradford, J.M. 1980. The penetration resistance in a soil with well-defined structural units. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 44:601-606.
- Brouwer, R. 1962. Influence of temperature of the root medium on the growth of seedling of various crop plants. *Jaarb. Inst. Biol. Scheik. Onderz. Landb. Gewass.* 234:11-18.
- Bryla, D.R., T.J. Bouma, U. Hartmond and D.M. Eissenstat. 2001. Influence of temperature and soil drying on respiration of individual roots in citrus: integrating greenhouse observations into a predictive model for the field. *Plant, Cell & Environment*. 24:781-790.
- Buwalda, J.G. 1993. The carbon cost of root systems of perennial fruit crops. *Environ. Exp. Bot.* 33:131-140.
- Cabibel, B. 1978. Influence du mode d'irrigation sur la structure et le fonctionnement du système racinaire de jeunes pommiers. INRA Avignon, Station de Science du Sol.

- Cahn, M.D., R.W. Zobel and D.R. Bouldin. 1989. Relationship between root elongation rate and diameter and duration of growth of lateral roots of maize. *Plant Soil*. 119:271-279.
- Carbonneau, A. 1998. Aspects qualitatifs. *Traité d'irrigation*. Tiercelin J. R, Tec et Doc Lavoisier. 258-276 p.
- Chalmers, D.J. and I.B. Wilson. 1978. Productivity of peach trees - Tree growth and water stress in relation to fruit growth and assimilate demand. *Ann. Bot.* 42:285-294.
- Clausnitzer, V. and J. Hopmans. 1994. Simultaneous modelling of transient three-dimensional root growth and soil water flow. *Plant Soil*. 164:299-314.
- Comas, L.H., D.M. Eissenstat and A.N. Lakso. 2000. Assessing root death and root system dynamics in a study of grape canopy pruning. *New Phytol.* 147:171-178.
- Coutts, M.P. 1987. Developmental processes in tree root systems. *Can. J. For. Res.-Rev. Can. Rech. For.* 17:761-767.
- Coutts, M.P. and J.J. Philipson. 1987. Structure and physiology of sitka spruce roots. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh Section B-Biological Sciences*. 93:131-144.
- Craul, P.J. 1992. *Urban soil in landscape design*. Wiley, New-York.
- Crisosto, C.H., R.S. Johnson, T.M. DeJong and K.R. Day. 1997. Orchard factors affecting postharvest stone fruit quality. *Hortscience*. 29:1169-1171.
- Croser, C., A.G. Bengough and J. Pritchard. 2000. The effect of mechanical impedance on root growth in pea (*Pisum sativum*). II. Cell expansion and wall rheology during recovery. *Physiol. Plant*. 109:150-159.
- Croser, C., A.G. Bengough and J. Pritchard. 1999. The effect of mechanical impedance on root growth in pea (*Pisum sativum*). I. Rates of cell flux, mitosis, and strain during recovery. *Physiol. Plant*. 107:277-286.
- da Silva, A.P., B.D. Kay and E. Perfect. 1994. Characterization of the least limiting water range of soils. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 58:1775-1781.
- DaMatta, F.M., R.L. Cunha, W.C. Antunes, S.C. Martins, W.L. Araujo, A.R. Fernie and G.A. Moraes. 2008. In field-grown coffee trees source-sink manipulation alters photosynthetic rates, independently of carbon metabolism, via alterations in stomatal function. *New Phytol.* 178:348-357.
- Davice, W.J. and J. Zhang. 1991. Root signals and regulation of growth and development of plants in drying soils. *Annual Review of Plant Physiology*. 42:55-76.
- Deans, J.D. and E.D. Ford. 1986. Seasonal patterns of radial root growth and starch dynamics in plantation-grown Sitka spruce trees of different ages. *Tree Physiol.* 1:241-251.
- Dexter, A.R. 1986. Root penetration and compaction pans in relation to soil structure and strength. *Soil Tillage Res.* 8:332-332.
- Dichio, B., G. Margiotta, C. Xiloyannis, S.A. Bufo, A. Sofo and T.R.I. Cataldi. 2009. Changes in water status and osmolyte contents in leaves and roots of olive plants (*Olea europaea* L.) subjected to water deficit. *Trees-Struct. Funct.* 23:247-256.
- Dichio, B., C. Xiloyannis, A. Sofo and G. Montanaro. 2007. Effects of post-harvest regulated deficit irrigation on carbohydrate and nitrogen partitioning, yield quality and vegetative growth of peach trees. *Plant Soil*. 290:127-137.
- Diggle, A.J. 1988. ROOTMAP - a model in three-dimensional coordinates of the growth and structure of fibrous root systems. *Plant Soil*. 105:169-178.
- Dong, S., C.F. Scagel, L. Cheng, L.H. Fuchigami and P.T. Rygielwicz. 2001. Soil temperature and plant growth stage influence nitrogen uptake and amino acid concentration of apple during early spring growth. *Tree Physiol.* 21:541-547.
- Doussan, C., G. Vercambre and L. Pages. 1998. Modelling of the hydraulic architecture of root systems: an integrated approach to water absorption-distribution of axial and radial conductances in maize. *Ann. Bot.* 81:252-232.

- Drew, M.C. and L.H. Stolzy. 1991. Growth under oxygen stress. *In* Y. Waisel, A. Eshel, and U. Kafkafi. Plant roots: The hidden half. Marcel Dekker, New York, pp 331-350.
- Eapen, D., M.L. Barroso, G. Ponce, M.E. Campos and G.I. Cassab. 2005. Hydrotropism: root growth responses to water. *Trends Plant Sci.* 10:44-50.
- Eavis, B.W. 1967. Mechanical impedance and root growth. *In* Symposium of Institut of Agricultural Engineering, Silsoe UK, pp 1-11.
- Eissenstat, D.M., T.L. Bauerle, L.H. Comas, A.N. Lakso, D. Neilsen, G.H. Neilsen and D.R. Smart. 2005. Seasonal patterns of root growth in relation to shoot phenology in grape and apple. *In* 5th International Symposium on Mineral Nutrition of Fruit Plants Ed. J.B. Retamales. International Society Horticultural Science, Talca, CHILE, pp 21-26.
- Eissenstat, D.M. and L.W. Duncan. 1992. Root growth and carbohydrate responses in bearing citrus trees following partial canopy removal. *Tree Physiol.* 10:245-257.
- Esau. 1989. Anatomy of seed plants. Ed. J.W. 2nd edition, New-York, , p 550 p.
- Fahey, T.J., C.S. Bledsoe, F.P. Day, R.W. Ruess and A.M. Smucker. 1999. Fine root production and demography. Oxford University Press, New-York. 437-455 p.
- Fallahi, E. 1994. Root physiology, development and mineral uptake. *In* A.B. Perterson and R.G. Stevens (eds), Tree Fruit Nutrition: A Comprehensive Manual of Deciduous Tree Fruit Needs. Good Fruit Grower, Yakima, Washington, USA., pp 19-30.
- Farrar, J.F. and C.L. Jones. 1986. Modification of respiration and carbohydrate status of barley roots by selective pruning. *New Phytol.* 102:513-521.
- Ferree, D.C. and J.G. Streeter. 2004. Response of container-grown grapevines to soil compaction. *Hortscience.* 39:1250-1254.
- Fiscus, E.L. and A.H. Markhart. 1979. Relationships between root system water transport properties and plant size in phaseolus. *Plant Physiology.* 64:770-773.
- Fitter, A.H. and T.R. Stickland. 1992. Fractal characterization of root system architecture. *Funct. Ecol.* 6:632-635.
- Foyer, C.H. 1988. Feedback inhibition of photosynthesis through source-sink regulation in leaves. *Plant Physiology and Biochemistry* 26:483.
- Freixes, S., M.C. Thibaud, F. Tardieu and B. Muller. 2002. Root elongation and branching is related to local hexose concentration in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Plant Cell Environ.* 25:1357-1366.
- Garnier, E. and A. Berger. 1985. Testing water potential in peach-trees as an indicator of water-stress. *J. Hortic. Sci.* 60:47-56.
- Gerwitz, A. 1974. Empirical mathematical-model to describe plant root systems. *J. Appl. Ecol.* 11:773-781
- Girona, J., M. Gelly, M. Mata, A. Arbonès, J. Rufat and J. Marsal. 2005. Peach tree response to single and combined deficit irrigation regimes in deep soils. *Agric. Water Manag.* 72:97-108.
- Glenn, D.M. and W.V. Welker. 1993. Root development patterns in field-grown peach-trees. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 118:362-365.
- Gloser, V., K. Libera and C.M. Oriens. 2008. Contrasting below- and aboveground responses of two deciduous trees to patchy nitrate availability. *Tree Physiol.* 28:37-44.
- Goldschmidt, E.E. and S.C. Huber. 1992. Regulation of photosynthesis by end-product accumulation in leaves of plants storing starch, sucrose, and hexose sugars. *Plant Physiology.* 99:1443-1448.
- Gomez, L., D. Bancel, E. Rubio and G. Vercambre. 2007. The microplate reader: an efficient tool for the separate enzymatic analysis of sugars in plant tissues - validation of a micro-method. *J. Sci. Food Agric.* 87:1893-1905.

- Goss, M.J. 1977. Effects of mechanical impedance on root growth in barley (*Hordeum vulgare* L.). I. Effets on the elongation and branching seminal roots axes. J. Exp. Bot. 28:96-111.
- Graan, T. and J.S. Boyer. 1990. Very high CO<sub>2</sub> partially restores photosynthesis in sunflower at low water potentials. Planta. 181:378-384.
- Granato, T.C. and C.D. Raper. 1989. Proliferation of maize (*Zea-mays* L.) roots in response to localized supply of nitrate. J. Exp. Bot. 40:263-275.
- Greacen, E.L. and J.S. Ho. 1972. Physics of root growth. Nature. 235:24-25.
- Groleau-Renaud, V., S. Plantureux and A. Guckert. 1998. Effet de la contrainte mécanique sur le système racinaire nodal et séminal du maïs. Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie. 321:63-71.
- Grossman, Y.L. and T.M. DeJong. 1995 a. Maximum vegetative growth-potential and seasonal patterns of resource dynamics during peach growth. Ann. Bot. 76:473-482.
- Grossman, Y.L. and T.M. DeJong. 1995 b. Maximum fruit-growth potential and seasonal patterns of resource dynamics during peach growth. Ann. Bot. 75:553-560.
- Hackett, C. and D.A. Rose. 1972. A model of the extension and branching of a seminal root of barley, and its use in studying relations between root dimensions. I. The model. Aust. J. Biol. Sci. 25:669-679.
- Head, G.C. 1969. The effect of fruiting and defoliation on seasonal trends in new root production on apple trees. J. Hortic. Sci. 44:175-181.
- Head, G.C. 1967. Effects of seasonal changes in shoot growth on the amount of unsubsized root on apple and plum trees. J. Hortic. Sci. 42:169-180.
- Head, G.C. 1966. Estimating seasonal changes in the quantity of white unsubsized root on fruit trees. J. Hortic. Sci. 41:197-206.
- Heilmeyer, H., M. Erhard, A. Wartinger, E. Brinckmann, H. R. and E.D. Schulze. 2001. Biomass partitioning in response to soil drought: A pot experiment with *Prunus dulcis* trees during four years. Basic Appl. Ecol. 2:165-175.
- Hipps, N.A., L. Pagès, J.G. Huguet and V. Serra. 1995. Influence of controlled water supply on shoot and root development of young peach trees. Tree Physiol. 15:95-103.
- Hodge, A. 2004. The plastic plant: root responses to heterogeneous supplies of nutrients. New Phytol. 162:9-24.
- Huck, M.G. and D. Hillel. 1983. A model of root growth and water uptake accounting for photosynthesis, respiration, transpiration, and soil hydraulics. Advances in Irrigation. 2:273-333.
- Huguet, J.G. 1976. Influence d'une irrigation localisée sur l'enracinement de jeunes pommiers. Annales Agronomiques. 27 (3)
- Iijima, M., Y. Kono, A. Yamauchi and J.R. Pardales. 1991. Effects of soil compaction on the development of rice and maize root systems. Environ. Exp. Bot. 31:333-342.
- Intrigliolo, D.S. and J.R. Castel. 2007. Crop load affects maximum daily trunk shrinkage of plum trees. Tree Physiol. 27:89-96.
- Jordan, M.O. and R. Habib. 1996. Mobilizable carbon reserves in young peach trees as evidenced by trunk girdling experiments. J. Exp. Bot. 47:79-87.
- Jordan, M.O., J. Harada, C. Bruchou and K. Yamazaki. 1993. Maize nodal root ramification: Absence of dormant primordia, root classification using histological parameters and consequences on sap conduction. Plant Soil. 153:125-143.
- Joslin, J.D. and M.H. Wolfe. 1999. Disturbances during minirhizotron installation can affect root observation data. Soil Sci. Soc. Am. J. 63:218-221.
- Jourdan, C. and H. Rey. 1997. Architecture and development of the oil-palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) root system. Plant Soil. 189:33-48.

- Jourdan, C., H. Rey and Y. Guedon. 1995. Architectural analysis and modelling of the branching process of the young oil-palm root system. *Plant Soil*. 177:63-72.
- Jupp, A.P. and E.I. Newman. 1987. Morphological and anatomical effects of severe drought on the roots of *Lolium perenne*. *New Phytol.* 105:393-402.
- Kandiah, S. 1979. Turnover of carbohydrates in relation to growth in apple trees. I. seasonal variation of growth and carbohydrate reserves. *Ann. Bot.* 44:175-183.
- Kaspar, T.C. and W.L. Bland. 1992. Soil temperature and root growth. *Soil Sci.* 154 (4):290-299.
- Kobata, T. and S. Hara. 1994. A convenient method for determining the effect of abscisic-acid on the stomatal aperture of rice (*oryza-sativa* L) by feeding solution to the leaf tip *Jpn. J. Crop Sci.* 63:638-642.
- Konopka, B., L. Pages and C. Doussan. 2009. Soil compaction modifies morphological characteristics of seminal maize roots. *Plant Soil Environ.* 55:1-10.
- Kosola, K.R., D.I. Dickman and D. Parry. 2002. Carbohydrates in individual poplar fine roots: effects of root age and defoliation. *Tree Physiol.* 22:741-746.
- Kozlowski, T.T. 1992. Carbohydrate sources and sinks in woody-plants *Bot. Rev.* 58:107-222.
- Kozlowski, T.T. and S.G. Pallardy. 2002. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Bot. Rev.* 68:270-334.
- Kramer, P.J. 1983. Water relations of plants. Academic Press, New-York, p 489.
- Kutschera, L. 1960. Wurzelatlas mitteleuropäischer Ackerunkräuter und Kulturpflanzen. DLG verlag, Frankfurt am main, Germany
- Lacointe, A., A. Kajji, F.A. Daudet, P. Archer and J.S. Frossard. 1995. Seasonal-variation of photosynthetic carbon flow-rate into young walnut and its partitioning among the plant organs and functions. *J. Plant Physiol.* 146:222-230.
- Lambers, H., R.J. Simpson, V.c. Beilharz and M.J. Dalling. 1982. Translocation and utilization of carbon in wheat (*Triticum aestivum* L.). *Physiol. Plant.* 56:18-22.
- Latt, C.R., P.K.R. Nair and B.T. Kang. 2001. Reserve carbohydrate levels in the boles and structural roots of five multipurpose tree species in a seasonally dry tropical climate. *For. Ecol. Manag.* 146:145-158.
- Layne, R.E.C. 1994. Prunus rootstocks affect long-term orchard performance of redhaven peach on brookston clay loam. *Hortscience.* 29:167-171.
- Le Roux, Y. 1994. Mise en place de l'architecture d'*Hevea braesilienses*. Etude comparée du semis et de la microbouture. *In* Université d'Aix-Marseilles III.
- Lecompte, F., H. Ozier-Lafontaine and L. Pagès. 2003. An analysis of growth rates and directions of growth of primary roots of field-grown banana trees in an andisol at three levels of soil compaction. *Agronomie.* 23:209-218.
- Lecompte, F., H. Ozier-Lafontaine and L. Pagès. 2001. The relationships between static and dynamic variables in the description of root growth. Consequences for field interpretation of rooting variability. *Plant Soil.* 236:19-31.
- Lecompte, F. and L. Pagès. 2007. Apical diameter and branching density affect lateral root growth in banana. *Environ. Exp. Bot.* 59:243-251.
- Lecompte, F., L. Pagès and H. Ozier-Lafontaine. 2005. Patterns of variability in the diameter of lateral roots in the banana root system. *New Phytol.* 167:841-850.
- Leshem, B. 1970. Resting roots of *Pinus halepensis*: structure, function, and reaction to water stress. *Botanical Gazette.* 131:99-104.
- Li, S.H., J.G. Huguet, P.G. Schoch and P. Orlando. 1989. Response of peach tree growth and cropping to soil water deficit at various phenological stages of fruit development. *J. Hort. Sci.* 64:541-552.

- Linkohr, B.I., L.C. Williamson, A.H. Fitter and H.M.O. Leyser. 2002. Nitrate and phosphate availability and distribution have different effects on root system architecture of *Arabidopsis*. *The Plant Journal*. 29:751-760.
- Lippu, J. 1998. Redistribution of <sup>14</sup>C-labelled reserve carbon in *Pinus sylvestris* seedlings during shoot elongation. *Silva Fenn.* 32:3-10.
- Lloret, P.G., P.J. Casero, J. Navascués and A. Pulgarin. 1988. The effects of removal of the root tip on lateral root distribution in adventitious roots of anion. *New Phytol.* 110:143-149.
- Lo Bianco, R., M. Rieger and S.J.S. Sung. 2000. Effect of drought on sorbitol and sucrose metabolism in sinks and sources of peach. *Physiol. Plant.* 108:71-78.
- Lo Bianco, R., M. Rieger and S.J.S. Sung. 1999. Activities of sucrose and sorbitol metabolizing enzymes in vegetative sinks of peach and correlation with sink growth rate. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 124:381-388.
- Lobato, A.K.D., C.F.D. Neto, B.G. dos Santos, R.C.L. da Costa, F.J.R. Cruz, H.K.B. Neves and M.J.D. Lopes. 2008. Physiological and biochemical behavior in soybean (*Glycine max* cv. Sambaiba) plants under water deficit. *Aust. J. Crop Sci.* 2:25-32.
- Loescher, S.H., T. McCamant and J.D. Keller. 1990. Carbohydrate reserves, translocation and storage in woody plant roots. *Hortscience.* 25:274-281.
- Lopez, F.B. and P.S. Nobel. 1991. Root hydraulic conductivity of two cactus species in relation to root age, temperature and soil water statut. *J. Exp. Bot.* 42:143-149.
- Lopez, G., J. Girona and J. Marsal. 2007. Response of winter root starch concentration to severe water stress and fruit load and its subsequent effects on early peach fruit development. *Tree Physiol.* 27:1619-1626.
- Lopez, R., J. Rodriguez-Calcerrada and L. Gil. 2009. Physiological and morphological response to water deficit in seedlings of five provenances of *Pinus canariensis*: potential to detect variation in drought-tolerance. *Trees-Struct. Funct.* 23:509-519.
- Lungley, D.R. 1973. The growth of the root systems. A numerical computer simulation model. *Plant Soil.* 38:145-159.
- M'Bou, A.T., C. Jourdan, P. Deleporte, Y. Nouvellon, L. Saint-André, J.P. Bouillet, F. Mialoundama, A. Mabilia and D. Epron. 2008. Root elongation in tropical eucalyptus plantations: effect of soil water content. *Ann. For. Sci.* 65:609.
- Mahhou, A., T.M. DeJong, K.S. Shackel and T. Cao. 2006. Water stress and crop load effects on yield and fruit quality of Elegant Lady peach [*Prunus persica* (L.) Batch]. *Fruits.* 61:407-418.
- Malamy, J.E. and K.S. Ryan. 2001. Environmental regulation of lateral root initiation in *Arabidopsis*. *Plant Physiology.* 127:899-909.
- Masle, J., G.D. Farquhar and R.M. Gifford. 1990. Growth and carbon economy of wheat seedlings as affected by soil resistance to penetration and ambient partial pressure of CO<sub>2</sub>. *Aust. J. Plant Physiol.* 17:465-487.
- Masle, J. and J.B. Passioura. 1987. The effect of soil strength on the growth of young wheat plants. *Aust. J. Plant Physiol.* 14:643-656.
- McCutchan, H. and K.A. Shackel. 1992. Stem-water potential as a sensitive indicator of water-stress in prune trees (*Prunus domestica* cv. french). *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 117:607-611.
- McKenzie, B.E. and C.A. Peterson. 1995. Root browning in *Pinus-banksiana* lamb. and *Eucalyptus-pilularis* Sm.1. Anatomy and permeability of the white and tannin zones. *Bot. Acta.* 108:127-137.
- McMichael, B.L. and J.J. Burke. 1998. Soil temperature and root growth. *Hortscience.* 33:947-951.

- McMichael, B.L. and J.E. Quisenberry. 1993. The impact of the soil environment on the growth of root systems. *Environ. Exp. Bot.* 33:53-61.
- Miller, A.N. and C.S. Walsh. 1988. Growth and seasonal partitioning of dry-matter in 8-year-old loring peach-trees. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 113:309-314.
- Misra, R.K. and A.K. Gibbons. 1996. Growth and morphology of eucalypt seedling-roots, in relation to soil strength arising from compaction. *Plant Soil.* 182:1-11.
- Moing, A., F. Carbonne, M.H. Rashad and J.P. Gaudillere. 1992. Carbon fluxes in mature peach leaves. *Plant Physiology.* 100:1878-1884.
- Mollier, A. and S. Pellerin. 1999. Maize root system growth and development as influenced by phosphorus deficiency. *J. Exp. Bot.* 50:487-497.
- Muller, B., M. Stosser and F. Tardieu. 1998. Spatial distributions of tissue expansion and cell division rates are related to irradiance and to sugar content in the growing zone of maize roots. *Plant Cell Environ.* 21:149-158.
- Naor, A. 2001. Irrigation and crop load influence fruit size and water relations in field-grown 'spadona' pear. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 126:252-255.
- Nesme, T., D. Plenet, B. Hucbourg, G. Fandos and P.E. Lauri. 2005. A set of vegetative morphological variables to objectively estimate apple (*Malus x domestica*) tree orchard vigour. *Scientia Horticulturae.* 106:76-90.
- Nguyen, P.V., D.I. Dickmann, K.S. Pregitzer and R. Hendrick. 1990. Late-season changes in allocation of starch and sugar to shoots, coarse roots, and fine roots in two hybrid poplar clones. *Tree Physiol.* 7:95-105.
- Nortes, P.A., A. Pérez-Pastor, G. Egea, W. Conejero and R. Domingo. 2005. Comparison of changes in stem diameter and water potential values for detecting water stress in young almond trees. *Agric. Water Manag.* 77:296-307.
- Oliveira, C.M. and C.A. Priestley. 1988. Carbohydrate reserves in deciduous fruit trees. *Hortic. Rev.* 10:403-430.
- Pagès, L. 1995. Growth patterns of the lateral roots of young oak (*Quercus robur*) tree seedlings. Relationship with apical diameter. *New Phytol.* 130:503-509.
- Pagès, L. and F. Aries. 1988. SARAH: modèle de simulation de la croissance, du développement et de l'architecture des systèmes racinaires. *Agronomie.* 8:888-897.
- Pagès, L., J. Kervella and J. Chadoeuf. 1993. Development of the root system of young peach trees (*Prunus persia* L. Batsch): A morphometrical analysis. *Ann. Bot.* 71:369-375.
- Pagès, L. and S. Pellerin. 1994. Evaluation of parameters describing the root system architecture of field grown maize plants (*Zea mays* L.). *Plant Soil.* 164:169-176.
- Pagès, L. and V. Serra. 1994. Growth and branching of the taproot of young oak trees: a dynamic study. *J. Exp. Bot.* 45:1327-1334.
- Pagès, L., V. Serra, X. Draye, C. Doussan and A. Pierret. 2010. Estimating root elongation rates from morphological measurements of the root tip. *Plant Soil.* 328:35-44.
- Pagès, L., N. Souty and C. Rode. 1992. Effect of the soil water potential on the growth of the root system of young oak trees. In *Root Ecology and its Practical Application* Ed. H.E. Kutschera L., Lichtenegger E., Persson H., Sobotik M., 3. ISRR Symp. Wien, Univ. Bodenkultur.
- Palta J. and P.S. Nobel. 1988. Root respiration for *Agave deserti*: influence of temperature, water status, and root age on daily patterns. *J. Exp. Bot.* 40:181-186.
- Pavel, E.W. and T.M. DeJong. 1993. Source-limited and sink-limited growth periods of developing peach fruits indicated by relative growth-rate analysis. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 118:820-824.
- Pellerin, S. and F. Tabourel. 1995. Length of the apical unbranched zone of maize axile roots - its relationship to root elongation rate. *Environ. Exp. Bot.* 35:193-200.

- Perez-Pastor, A., M.C. Ruiz-Sanchez, R. Domingo and A. Torrecillas. 2004. Growth and phenological stages of *Buñilda* apricot trees in south-east Spain. *Agronomie*. 24:93-100.
- Phene, C.J., K.R. Davis, R.B. Hutmacher, B. Bar-Yosef, D.W. Meek and J. Misaki. 1991. Effect of high frequency surface and subsurface drip irrigation on root distribution of sweet corn. *Irrig. Sci.* 12:135-140.
- Pinkard, E.A., C.L. Beadle, N.J. Davidson and M. Battaglia. 1998. Photosynthetic responses of *Eucalyptus nitens* (Deane and Maiden) Maiden to green pruning. *Trees-Struct. Funct.* 12:119-129.
- Pilet, P.E. and P.W. Barlow. 1987. The role of abscisic acid in root growth and gravireaction. *Plant Growth Regul.* 6
- Pilet, P.E. and M. Saugy. 1987. Effect on root-growth of endogenous and applied IAA and ABA - A critical reexamination. *Plant Physiology*. 83:33-38.
- Place, G., D. Bowman, M. Burton and T. Rufty. 2008. Root penetration through a high bulk density soil layer: differential response of a crop and weed species. *Plant Soil*. 307:179-190.
- Plénet, D., J.M. Legave, B. Sauphanor and F. Lescouret. 2006. Les facteurs de préoccupations agronomiques, climatiques et environnementaux. Réunion Groupe Filière Fruits, Angers, France.
- Pregitzer, K.S., J.S. King, A.J. Burton and S.E. Brown. 2000. Responses of tree fine roots to temperature. *New Phytol.* 147:105-115.
- Pregitzer, K.S., M.E. Kubiske, C.K. Yu and R.L. Hendrick. 1997. Relationships among root branch order, carbon, and nitrogen in four temperate species. *Oecologia*. 111:302-308.
- Protopapas, A.L. and R.L. Bras. 1987. A model for water uptake and development of root systems. *Soil Sci.* 144:352-366.
- Reid, J.B. and M. Bowden. 1995. Temporal variability and scaling behaviour in the fine-root system of kiwifruit (*Actinidia deliciosa*). *Plant, Cell and Environment*. 18:555-564.
- Richards, D. and B. Cockroft. 1975. The effect of soil water on root production of peach trees in summer. *Aust. J. Agric. Res.* 23:173-180.
- Rieger, M., R. Lo Bianco and W.R. Okie. 2003. Responses of *Prunus ferganensis*, *Prunus persica* and two interspecific hybrids to moderate drought stress. *Tree Physiol.* 23:51-58.
- Roberts, J.A., A. Hussain, I.B. Taylor and C.R. Black. 2002. Use of mutants to study long-distance signalling in response to compacted soil. *J. Exp. Bot.* 53:45-50.
- Robinson, D. 1994. The response of plants to nonuniform supplies of nutrients. *New Phytol.* 127:635-674.
- Rom, C.R. 1996. Coordination of root and shoot growth: roots and rootstocks. In K.M. Maib, P.K. Andrews, G.A. Lang and K. Mullinix (eds), *Tree Fruit Physiology: Growth and Development*. Good Fruit Grower, Yakima, Washington, USA., pp 53-67.
- Rose, D.A. 1983. The description of the growth of root systems. *Plant Soil*. 75:405-415.
- Rubio, V., R. Bustos, M. Irigoyen, X. Cardona-López, M. Rojas-Triana and J. Paz-Ares. 2009. Plant hormones and nutrient signaling. *Plant Mol. Biol.* 69:361-373.
- Ruiz-Sánchez, M.C., V. Plana, M.F. Ortuño, L.M. Tapia and J.M. Abrisqueta. 2005. Spatial root distribution of apricot trees in different soil tillage practices. *Plant Soil*. 272:211-221.
- Scholander, P.F., H.T. Hammel, E.D. Bradstreet and E.A. Hemmingsen. 1965. Sap pressure in vascular plants. *Science* 148:339-346.
- Sharp, R.E. 1996. Regulation of plant growth responses to low soil water potentials. *Hortscience*. 31:36-39.

- Solari, L.I., S. Johnson and T.M. Dejong. 2006. Relationship of water status to vegetative growth and leaf gas exchange of peach (*Prunus persica*) trees on different rootstocks. *Tree Physiol.* 26:1333-1341.
- Souty, N. 1987. Aspect mécanique de la croissance des racines. I. Mesure de la force de pénétration. *Agronomie.* 7:623-630.
- Stirzaker, R.J., J.B. Passioura and Y. Wilms. 1996. Soil structure and plant growth: Impact of bulk density and biopores. *Plant Soil.* 185:151-162.
- Stolzy, L.H. and K.P. Barley. 1968. Mechanical resistance encountered primary roots of maize. *Soil Sci.* 105:297-301.
- Stolzy, L.H. and J. Letey. 1964. Correlation of plant response to soil oxygen diffusion rate. *Hilgardia.* 35
- Tagliavini, M., E.J. Hogue and G.H. Neilsen. 1991. Influence of phosphorus-nutrition and root zone temperature on growth and mineral uptake of peach seedlings. *J. Plant Nutr.* 14:1267-1276.
- Tagliavini, M. and N.E. Looney. 1991. Response of peach seedlings to root-zone temperature and root-applied growth regulators. *Hortscience.* 26:870-872.
- Takahashi, H. 1997. Hydrotropism: The current state of our knowledge. *J. Plant Res.* 110:163-169.
- Tardieu, F., N. Katerji, O. Bethenod, J. Zhang and W.J. Davies. 1991. Maize stomatal conductance in the field - its relationship with soil and plant water potentials, mechanical constraints and ABA concentration in the xylem sap. *Plant Cell Environ.* 14:121-126.
- Teale, W.D., I.A. Paponov, F. Ditengou and K. Palme. 2005. Auxin and the developing root of *Arabidopsis thaliana*. *Physiol. Plant.* 123:130-138.
- Thaler, P. and L. Pagès. 1996 a. Root apical diameter and root elongation rate of rubber seedlings (*Hevea brasiliensis*) show parallel responses to photoassimilate availability. *Physiol. Plant.* 97:365-371.
- Thaler, P. and L. Pagès. 1996 b. Periodicity in the development of the root system of young rubber trees (*Hevea brasiliensis*): relationship with shoot development. *Plant, Cell and Environment.* 19:56-64.
- Thaler, P. and L. Pagès. 1997. Competition within the root system of rubber seedlings (*Hevea brasiliensis*) studied by root pruning and blockage. *J. Exp. Bot.* 48:1451-1459.
- Thaler, P. and L. Pagès. 1998. Modelling the influence of assimilate availability on root growth and architecture. *Plant Soil.* 201:307-320.
- Thimann, K.V. 1977. Hormone action in the whole life of plants Ed. A. University of Massachusetts Press.
- Torrey, J.G. 1976. Root hormones and plant-growth. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 27:435-459.
- Tsegaye, T. and C.E. Mullins. 1994. Effect of mechanical impedance on root growth and morphology of two varieties of pea (*Pisum sativum* L.). *New Phytol.* 126:707-713.
- Van Rees, K.C.J. and N.B. Comerford. 1990. The role of woody roots of slash pine seedlings in water and potassium absorption. *Can. J. For. Res.* 20:1183-1191.
- Veen, B.W. and F.R. Boone. 1990. The influence of the mechanical resistance and soil water potential on the growth of seminal roots of maize. *Soil Tillage Res.* 16:219-226.
- Vercambre, G., L. Pagès, C. Doussan and R. Habib. 2003. Architectural analysis and synthesis of the plum tree root system in an orchard using a quantitative modelling approach. *Plant Soil.* 251:1-11.
- Vocanson, A., M.H. Jeuffroy and J. Roger-Estrade. 2006. Effect of sowing date and cultivar on root system development in pea (*Pisum sativum* L.). *Plant Soil.* 283:339-352.

- Voorhees, W.B., D.A. Farrell and W.E. Larson. 1975. Soil strength and aeration effects on root elongation. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 39:948-953.
- Walch-Liu, P. and B.G. Forde. 2008. Nitrate signalling mediated by the NRT1.1 nitrate transporter antagonises L-glutamate-induced changes in root architecture. *Plant J.* 54:820-828.
- Wallart, R.A.M. 1980. Distribution of sorbitol in Rosaceae. *Phytochemistry.* 19:2607-2610.
- Watson, G.W. and P. Kelsey. 2006. The impact of soil compaction on soil aeration and fine root density of *Quercus palustris*. *Urban For. Urban Green.* 4:69-74.
- Wells, C.E. and D.M. Eissenstat. 2001. Marked differences in survivorship among apple roots of different diameters. *Ecology.* 82:882-892.
- Wells, C.E., D.M. Glenn and D.M. Eissenstat. 2002. Changes in the risk of fine-root mortality with age: a case study in peach, *Prunus persica* (Rosaceae). *Am. J. Bot.* 89:79-87.
- Willaume, M. and L. Pages. 2006. How periodic growth pattern and source/sink relations affect root growth in oak tree seedlings. *J. Exp. Bot.* 57:815-826.
- Williamson, J.G. and D.C. Coston. 1989. The relationship among root-growth, shoot growth, and fruit-growth of peach *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 114:180-183.
- Wilson, A.J., A.W. Robards and M.J. Goss. 1977. Effects of mechanical impedance on root growth in barley, *Hordeum vulgare* L.: II. Effects on cell development in seminal roots. *J. Exp. Bot.* 28:1216-1227.
- Withington, J.M., A.D. Elkin, B. Bulaj, J. Olesinski, K.N. Tracy, T.J. Bouma, J. Oleksyn, L.J. Anderson, J. Modrzyński, P.B. Reich and D.M. Eissenstat. 2003. The impact of material used for minirhizotron tubes for root research. *New Phytol.* 160:533-544.
- Wraith, J.M. and C.K. Wright. 1998. Soil water and root growth. *Hortscience.* 33:951-959.
- Young, I.M., K. Montagu, J. Conroy and A.G. Bengough. 1997. Mechanical impedance of root growth directly reduces leaf elongation rates of cereals. *New Phytol.* 135:613-619.
- Zalom, F.G., P.B. Goodell, L.T. Wilson, W.W. Barnett and W.J. Bentley. 1983. Degree-days: The calculation and use of heat units in pest management. Berkeley, California: Division of Agriculture and Natural Resources, University of California, Leaflet 21373.
- Zhang, J., H. Nguyen and A. Blum. 1999. Genetic analysis of osmotic adjustment in crop plants. *J. Exp. Bot.* 50:291-302.
- Zou, C., C. Penfold, R. Sands, R.K. Misra and I. Hudson. 2001. Effects of soil air-filled porosity, soil matric potential and soil strength on primary root growth of radiata pine seedlings. *Plant Soil.* 236:105-115.



## Annexe 1:

# Estimation de la vitesse d'élongation

Une méthode d'estimation de la vitesse d'élongation consiste à utiliser la corrélation souvent reportée (Pagès et Serra...) entre la longueur de la zone apicale non ramifiée (LZANR) et la vitesse de croissance d'une racine. En effet, si le temps de latence pour l'émergence des racines est identique pour tous les primordia, alors, puisque la zone d'élongation de la racine est située dans une zone plus proche de l'apex que la zone d'initiation, on observera une proportionnalité entre la vitesse d'élongation instantanée d'une racine et sa LZANR.

### Matériel et méthodes

Dix rhizotrons (30 cm de largeur, 80 cm de hauteur et 2.5 cm d'épaisseur) ayant une face transparente de polycarbonate (LEXAN), ont été remplis d'un substrat léger (tourbe et vermiculite 1:1 en volume). La moitié des rhizotrons a été équipée d'une toile à bluter en nylon (30 microns, NYCOM PA 03-30/18), perméable à l'eau et aux éléments minéraux, pour piéger les racines pour les contraindre à croître le long de la vitre. Chaque rhizotrons a accueilli un jeune plant de porte-greffe « GF 677 ». Les rhizotrons ont été placés sur un châssis en acier de façon à les incliner d'environ 30° par rapport à la verticale pour favoriser la croissance des racines contre la vitre. Ce châssis a été placé dans un phytotron ayant une humidité relative de 70 %, une température de 22°C et une photopériode de 15h/9h. De l'eau a été apportée régulièrement en haut des rhizotrons qui été couverts d'une toile opaque pour maintenir à l'obscurité le milieu de croissance.

Une dizaine de racines par rhizotron a été suivi tous les deux jours pendant 3 semaines en notant leur diamètre apical initial, puis en traçant au crayon leur architecture sur un calque placé devant la vitre (avec à chaque date une couleur de crayon différente). Les calques obtenus ont été numérisés à l'aide du logiciel DART (Le Bot et al. 2010), pour encoder les systèmes racinaires observés en notant la date d'apparition des racines et leur positionnement. Le traitement des données a été réalisé avec le logiciel R. Le temps de latence minimal correspond au temps pour l'émergence de la racine latérale la plus proche de l'apex. C'est précisément ce temps de latence minimal qui nous intéresse.

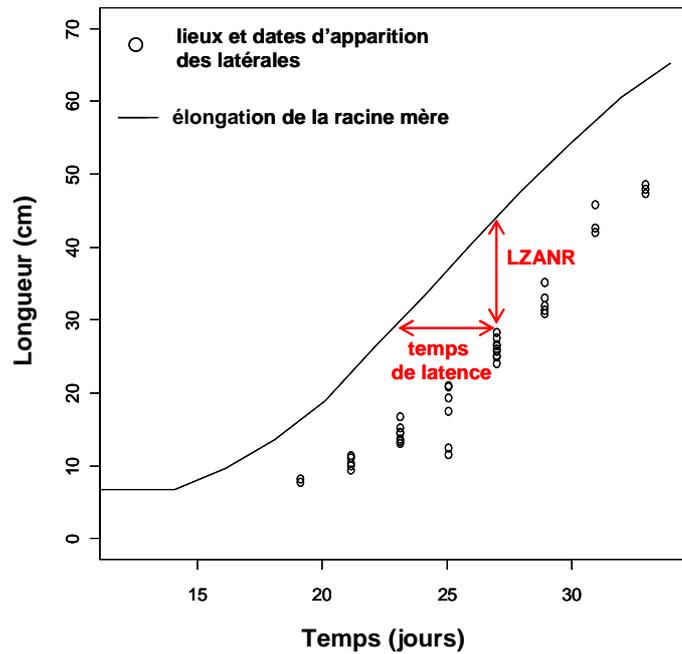


Figure 38 : Elongation de la racine mère en fonction du temps et notations des lieux et dates d'apparition des racines latérales.

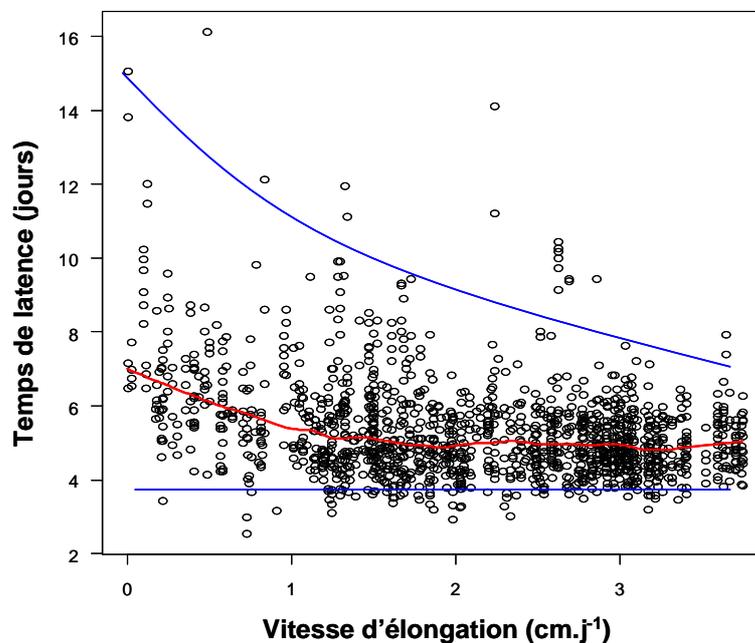


Figure 39: Relation entre la vitesse d'élongation des racines et le temps de latence pour l'émergence des primordia. La courbe rouge est un lissage des données. Les courbes bleues représentent les courbes enveloppes

## Résultats

Pour chaque racine étudiée, les temps de latence de chaque racine latérale ont été mesurés ainsi que la LZANR (Figure 38).

La distribution des fréquences des temps de latence est plus étalée dans les rhizotrons équipés avec la toile à bluter que dans les rhizotrons non équipés, mais la médiane et la moyennes sont peu différentes et les relations analysées sont globalement semblables. Les deux jeux de données ont été alors poolés. Aussi les racines ont été classées suivant leur diamètre apical, mais celui n'a pas affecté ou très peu la relation entre la vitesse de croissance des racines et le temps de latence.

La relation entre la vitesse de croissance des racines et le temps de latence est donc représenté Figure 39, pour tous rhizotrons et tous diamètres apicaux confondus. Le temps de latence minimal est peu affecté et le quantile 0-5 % du temps de latence est de 3.93 jours.

Pour prendre en compte le fait que les mesures ont été faites tous les deux jours, une journée est rajoutée au temps de latence minimal, qui est alors de 4.93 jours.

**Les LZANR [cm] mesurées sur les racines récoltées au verger et dans les pots seront divisées par 4.93 [jours], pour estimer la vitesse de croissance des racines.**



Root growth in peach orchard -  
Effects of carbohydrates availability and of soil properties.

**RESUME**

---

Fruit tree production in Mediterranean climate needs water supply via irrigation, particularly during summer. To improve water use efficiency, it is necessary to better understand the water need of tree and to localize soil volumes colonized by roots. Root growth varies in time and space following endogenous factors, like carbohydrate availability, and exogenous factors like soil properties. These factors are affected by cultural practices and particularly by irrigation, soil compaction and thinning.

Root growth dynamics is marked by two intensive root growth periods. The first period of intensive root growth occurs early in the season, in April-May, during the phase of stone hardening of fruit. Early in the season, carbohydrates demand at tree scale is high (leaves, fruits, shoots, roots are growing) and leads to an intense mobilization of starch reserve. Crop load affects root and fruit growth, and the deficit irrigation affects principally the aerial growth. The second period of intensive root growth occurs after the fruit harvest in July-August, when leaves and shoot stopped their growth. Competition for carbohydrates is reduced and starch contents rise, particularly in trees submitted to deficit irrigation. Starch accumulation traduces a higher sensibility of growth than photosynthesis under deficit irrigation. During intensive root growth periods, apical diameter and the length of apical unbranched zone are increased, and water soluble carbohydrates contents in root tips too. Root architectural parameters and water soluble carbohydrates contents are good indicators of root growth dynamics.

Root distribution in orchard is variable and depends of soil properties. Roots of well-irrigated trees colonized especially soil volumes in the row (under drippers) until 1 m in depth. On the opposite, root of trees submitted to deficit irrigation colonized the first 50 cm in depth, both in the row and the inter-row. Root colonized soil volumes where soil mechanical resistance was the lowest, and these soil volumes are more reduced in deficit irrigation. Low soil mechanical resistance, with low bulk density and high water content, allows a higher root elongation and particularly for thick roots. On the opposite, fine roots have a higher elongation in strength soil than thick roots. The soil mechanical resistance leads to reduce the root system hierarchy; lateral roots were more branched.

**Mots-clé** : root growth ; architecture ; carbohydrates ; soil mechanical resistance ; *Prunus persica*.

Croissance racinaire en verger de pêchers -  
Influence de la disponibilité en assimilats carbonés et des contraintes du sol.

**RESUME**

---

L'arboriculture en milieu méditerranéen nécessite un apport d'eau *via* l'irrigation important, notamment pendant la période estivale. Pour améliorer l'efficacité d'utilisation de l'eau, il convient de mieux connaître les besoins en eau de l'arbre et les zones d'exploration et d'exploitation des racines. La croissance des racines varie dans le temps et dans l'espace en lien avec des facteurs endogènes, en particulier la disponibilité en assimilats carbonés, et des facteurs exogènes comme les propriétés du sol. Ces facteurs sont modulés par les pratiques culturales, et en particulier l'irrigation, le compactage du sol et l'éclaircissage, qui affectent la croissance racinaire, et d'une manière générale le fonctionnement global de l'arbre.

La dynamique de croissance des racines est ponctuée par deux périodes de croissance intense. La première période de croissance intense se situe tôt dans la saison, en avril-mai, pendant la phase de durcissement du noyau des fruits. En début de saison la demande en carbone à l'échelle de l'arbre est importante (forte croissance des feuilles, fruits, rameaux, racines) et nécessite la mobilisation intense des réserves carbonées présentes sous forme d'amidon. La charge en fruits affecte la croissance des racines et des fruits, et la restriction hydrique affecte surtout la croissance de la partie aérienne. La deuxième période de croissance racinaire intense intervient après la récolte en juillet-août, quand les feuilles et les rameaux ont fini leur croissance. La compétition est moins forte et l'amidon s'accumule, surtout chez les arbres sous restriction hydrique. L'accumulation d'amidon résulte d'une plus grande sensibilité de la croissance au déficit hydrique que la photosynthèse. Pendant les périodes de croissances racinaires intenses, le diamètre apical et la longueur de leur zone apicale non ramifiée des racines sont augmentés, ainsi que les teneurs en sucres solubles dans les pointes racinaires. Les paramètres architecturaux racinaires et les teneurs en sucres solubles dans les pointes racinaires sont de bons indicateurs de la dynamique de croissance racinaire.

La répartition des racines au verger est très variable et dépend des propriétés du sol. Les racines des arbres bien alimentés en eau ont colonisé surtout les volumes de sol sous le rang des arbres (proches des goutteurs) jusqu'à 1 m de profondeur. Au contraire les racines des arbres sous-alimentés en eau ont colonisé surtout les 50 cm en profondeur sous le rang et vers l'inter-rang. Les racines se sont réparties dans les zones les moins contraignantes pour leur croissance, qui sont plus restreintes quand l'irrigation est restrictive. En conditions non contraignantes, de par une faible densité de sol ou une forte teneur en eau, la vitesse de croissance, et notamment des grosses racines, est forte. Par contre, les fines racines ont une vitesse de pénétration des sols contraignants plus rapide. La contrainte mécanique entraîne aussi une baisse de la hiérarchisation des systèmes racinaires, les racines latérales seront davantage ramifiées.

**Mots-clé** : croissance racinaire ; architecture ; sucres solubles ; résistance mécanique du sol ; *Prunus persica*.