



**HAL**  
open science

# Analyse de la diversité inter et intra-spécifique des paramètres de l'architecture des systèmes racinaires chez les Solanacées

Hong-Hai Bui

► **To cite this version:**

Hong-Hai Bui. Analyse de la diversité inter et intra-spécifique des paramètres de l'architecture des systèmes racinaires chez les Solanacées. Autre [q-bio.OT]. Université d'Avignon, 2015. Français. NNT : 2015AVIG0672 . tel-01299805

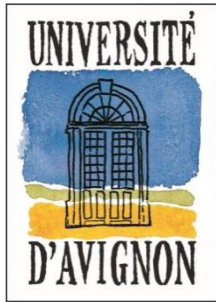
**HAL Id: tel-01299805**

**<https://theses.hal.science/tel-01299805>**

Submitted on 6 Jul 2017

**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.



UNIVERSITÉ D'AVIGNON  
ET DES PAYS DE VAUCLUSE



ACADEMIE D'AIX-MARSEILLE  
UNIVERSITE D'AVIGNON ET DES PAYS DE VAUCLUSE

## Rapport de la thèse

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

Spécialité: Sciences Agronomiques

**“Analyse de la diversité inter et intra-spécifique des paramètres  
de l'architecture des systèmes racinaires chez les Solanacées”**

**par Hong - Hai BUI**

Soutenue le 20 Novembre 2015 devant le jury composé de

Laurent URBAN	Professeur à l'Université d'Avignon	Président
Catherine PICON-COCHARD	Chargée de recherche INRA, Clermont Ferrand	Rapporteur
Frédéric DANJON	Chargé de recherche INRA, Bordeaux	Rapporteur
Alain MOLLIER	Chargé de recherche INRA, Bordeaux	Examineur
Catherine ROUMET	Chargée de recherche CNRS, Montpellier	Examinatrice
Loïc PAGÈS	Directeur de recherche INRA, Avignon	Directeur de thèse

---

L'école doctorale 536 (ED. 536): Agrosociétés et Sciences (A2S)



**Laboratoire d'accueil:**

**INRA - UR. 1115, Plantes et Systèmes de culture Horticoles.**

**Partenaires:**

**Pépiniériste, “Les Plants du Venaissin SCEA”, Pernes-les-Fontaines;**

**INRA - UR.1052, Génétique et Amélioration des Fruits et Légumes.**

*“There is no easy method of uncovering the root system,  
and unless one is willing to spend considerable time and  
energy, and exercise a great deal of patience,  
it is better not to begin.*

*But once started,  
the work, although difficult, is very interesting  
and in fact even fascinating.”*

J. E. Weaver, 1926.

*À mes parents,  
mes sœurs,  
et ma fille, Hieu Van.*

## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier en tout premier lieu Loïc Pagès, le directeur de ma thèse qui m'a suivi pendant ces quatre années, pour son aide, ses conseils, sa disponibilité et ses corrections et aussi ses "petits cours" de Français. J'ai vraiment apprécié de travailler avec vous, merci pour tout ce que vous m'avez transmis.

Ce travail a été effectué à l'Unité Plantes et Systèmes de Culture Horticoles de l'INRA d'Avignon. Je remercie Michel Génard et Hélène Gautier, ancien directeur et nouvelle directrice d'Unité de m'y avoir accueilli.

Je remercie nos collègues de l'Unité Génétique et Amélioration des Fruits et Légumes (GAFL) de nous avoir fourni des graines des espèces de Solanacées étudiées.

Merci à notre partenaire, l'entreprise "Les Plants du Venaissin" (SCEA) à Pernes-les-Fontaines (84), en particulier à Madame et Monsieur Roman qui sont les responsables et aussi à l'équipe de greffage m'ont aidé pendant le stage. Merci pour votre disponibilité, vos matériaux de greffage et pour vos conseils à distance.

Un grand merci à Valérie Serra, José Fabre, Guillaume Garcia, Christian Vigne pour votre aide, votre assistance technique et votre préparation de divers matériels, et votre bonne humeur. J'ai vraiment eu de la chance de travailler avec vous.

Merci à Marie-Christine Daunay d'Unité GAFL, Claude Doussan de l'Unité EMMAH et à Félicie Lopez-Lauri de l'Université d'Avignon pour leurs précieux conseils constructifs amenés lors des comités de thèse, pour avoir partagé leurs connaissances, et rendu cette étude plus pertinente.

Merci aux membres du jury, Catherine Picon-Cochard de l'INRA Clermont-Ferrand, Catherine Roumet du CNRS Montpellier, Alain Mollier de l'INRA Bordeaux, Frédéric Danjon de l'INRA Bordeaux et Laurent Urban de l'Université d'Avignon, qui ont accepté d'évaluer ce travail, malgré leur importante charge de travail.

Merci aux doctorants que j'ai côtoyés pendant ces trois années: Nabil Eldebbagh (doctorant racinaire), Refka Ben-Issa (doctorante du romarin), Mitra Rahmati (doctorante de la pêche), Fatima Adra (apprentissage du vélo), Julie Ripoll (doctorante de la tomate), Virginie Barriere (doctorante de la salade) ... et surtout à Emmanuelle Kichah avec qui j'ai partagé mon bureau pendant 3 années mais surtout une grande amitié qui n'est pas prête de s'effacer.

Merci à ceux qui ont contribué à ce travail, Fred et Pierre Valsesia pour votre assistance informatique, le secrétariat de PSH. Merci aux adeptes de la pause - café et à Kiki qui préparait du café avec amour et qui me salue toujours avec des gros bisous.

Merci à Laurent Gomez de m'avoir présenté à la famille d'accueil et grand merci aux membres de la grande famille, en particulier Madame Huguette Ferraro qui est la propriétaire de la "maison internationale" où j'ai partagé une vie étudiante agréable avec des locataires internationaux. Je remercie aussi mes amis vietnamiens et internationaux pour les bons moments qu'on a partagés pendant mon parcours à Avignon et en Europe.

Merci à mes parents, à mes sœurs, à toute ma famille en général, qui ont été loin géographiquement mais qui m'ont soutenu tout au long de mon parcours avignonnais. Merci sincère du fond de mon cœur à ma petite famille amoureuse avec ma fille de 7 ans qui m'a patiemment attendu avec beaucoup de difficultés pendant les années dernières.

Enfin, je remercie tous les membres de l'unité pour l'accueil chaleureux qu'ils m'ont offert, pour la bonne ambiance générale et particulièrement les échanges pendant la pause-café ou le travail en serre ou dans l'annexe. Grâce à eux j'oublie la fatigue et la difficulté du travail et je garderai toujours un bon souvenir de ce travail.

Ce travail a bénéficié de l'aide financière du Gouvernement Vietnamien (ma bourse de thèse), du département Environnement et Agronomie de l'INRA (projet pari Scientifique), ainsi que de l'aide de la fondation Agropolis, à travers le grand projet fédérateur "Rhizopolis".

***Merci, Merci, Merci à tous !***

## SOMMAIRE

REMERCIEMENTS .....	
INTRODUCTION GENERALE.....	1
I. Introduction et définition des objectifs de la thèse .....	1
II. Solanacées étudiées .....	3
III. Importance du système racinaire.....	4
3.1. Absorption hydro - minérale.....	5
3.2. Ancrage .....	5
IV. Architecture du système racinaire .....	5
4.1. Architecture du système racinaire .....	5
4.2. Processus de développement du système racinaire .....	6
4.2.1. Elongation .....	6
4.2.2. Croissance radiale .....	7
4.2.3. Ramification racinaire .....	7
4.2.4. Mortalité racinaire .....	8
4.2.5. Masse volumique des tissus racinaires.....	9
4.3. Classifications de l'architecture racinaire .....	9
4.4. Modélisation de l'architecture racinaire.....	11
CHAPTER 1. EVALUATION OF ROOT ARCHITECTURE TRAITS IN 32 GENOTYPES OF THE SOLANACEAE FAMILY.....	14
I. Introduction .....	14
II. Root system development and architecture in various genotypes of the Solanaceae family .....	15
2.1. Résumé .....	15
2.2. Abstract .....	15
2.3. Introduction .....	16
2.3. Materials and methods .....	17
2.3.1. Experiment .....	17
2.3.2. Measurements.....	21
2.3.3. Data analysis .....	21
2.4. Results .....	22
2.4.1. Whole plant data.....	22
2.4.2. Apical diameter .....	23
2.4.3. Relationship between elongation rate and apical diameter .....	24
2.4.4. Branching density.....	26
2.4.5. Duration before branching .....	26
2.4.6. Relationship between apical diameter of mother and daughter roots.....	27
2.4.7. Adventitious rooting.....	27
2.4.8. Synthesis through Principal Component Analysis, and correlations between traits.....	28

<b>2.5. Discussion .....</b>	<b>30</b>
2.5.1. <i>Several common patterns on the 29 genotypes.....</i>	30
2.5.2. <i>The adventitious root system is an important component of the mature root system .....</i>	30
2.5.3. <i>Genetic variation of several developmental characteristics .....</i>	31
2.5.4. <i>Correlations between traits.....</i>	32
<b>2.6. Conclusion.....</b>	<b>33</b>
<b>III. Complementary results on the 32 genotypes .....</b>	<b>33</b>
<b>IV. Conclusions générales et perspectives au chapitre sur l'évaluation des traits de l'architecture sur les 32 génotypes .....</b>	<b>36</b>
<b>V. References .....</b>	<b>37</b>
<b>CHAPITRE 2. EVALUATION DES TRAITS DE L'ARCHITECTURE DU SYSTEME RACINAIRE EN CONDITIONS HYDROPONIQUES. COMPARAISON AVEC LA CROISSANCE EN POTS SUR SUBSTRAT ..</b>	<b>40</b>
<b>I. Introduction .....</b>	<b>40</b>
<b>II. Cultures hydroponiques et influence du sol sur l'architecture racinaire .....</b>	<b>41</b>
2.1. <i>Types de cultures hydroponiques.....</i>	41
2.2. <i>Influence des facteurs environnementaux sur l'architecture du système racinaire .....</i>	42
<b>III. Protocoles expérimentaux.....</b>	<b>44</b>
3.1. <i>Dispositifs expérimentaux .....</i>	44
3.2. <i>Suivis dynamiques.....</i>	45
3.3. <i>Protocole des récoltes .....</i>	45
3.4. <i>Analyse des images scannées.....</i>	45
3.5. <i>Analyse des données .....</i>	45
<b>IV. Résultats .....</b>	<b>46</b>
4.1. <b>Développement global des plantes.....</b>	<b>46</b>
4.1.1. <i>Evaluation du développement global des plantes dans la culture hydroponique.....</i>	46
4.1.2. <i>Comparaison des traits globaux de développement avec la culture en pots.....</i>	47
4.2. <b>Analyse des traits dynamiques de l'architecture.....</b>	<b>48</b>
4.2.1. <i>Evolution des vitesses de croissance au cours du temps.....</i>	48
4.2.2. <i>Evolution de diamètre apical et relation avec la vitesse de croissance.....</i>	49
4.2.3. <i>Durée de développement des primordia .....</i>	50
4.2.4. <i>Comparaison des traits dynamiques avec l'expérimentation en pots.....</i>	51
4.3. <b>Analyse du diamètre apical .....</b>	<b>52</b>
4.3.1. <i>Variations du diamètre apical dans la culture hydroponique .....</i>	52
4.3.2. <i>Comparaison du diamètre apical avec la culture en pots .....</i>	53
4.4. <b>Analyse de la vitesse de croissance et de la durée de développement des primordia .....</b>	<b>55</b>
4.4.1. <i>Vitesse de croissance et durée de développement des primordia en culture hydroponique .....</i>	55
4.4.2. <i>Comparaison de la vitesse de croissance et de la durée de développement des primordia avec la culture en pots.....</i>	56
4.5. <b>Traits de la ramification .....</b>	<b>56</b>

4.5.1. Densité de ramification dans la culture hydroponique .....	56
4.5.2. Comparaison des densités de ramification entre les 2 modes de culture .....	58
<b>4.6. Emission des racines adventives .....</b>	<b>58</b>
4.6.1. Emission des racines adventives dans la culture hydroponique.....	58
4.6.2. Comparaison de l'émergence des racines adventives avec la culture en pots.....	59
<b>4.7. Corrélations entre les traits descriptifs des plantes et des systèmes racinaires.....</b>	<b>59</b>
<b>4.8. Synthèse globale de la comparaison de traits entre hydroponique et en pots .....</b>	<b>60</b>
4.8.1. Synthèse globale des comparaisons des traits.....	60
4.8.2. Classification Hiérarchique sur Composantes Principales (HCPC).....	61
<b>V. Discussion .....</b>	<b>62</b>
<b>VI. Conclusions .....</b>	<b>65</b>
<b>CHAPITRE 3. IDENTIFICATION DES CHANGEMENTS D'ARCHITECTURE RACINAIRE INDUITS PAR LE GREFFAGE .....</b>	<b>66</b>
<b>I. Introduction .....</b>	<b>66</b>
<b>1.1. Amélioration de la tolérance du plant aux maladies et aux stresses abiotiques .....</b>	<b>66</b>
<b>1.2. Augmentation du rendement et de la qualité du produit végétal .....</b>	<b>66</b>
<b>1.3. Applications du greffage aux recherches biologiques .....</b>	<b>67</b>
1.3.1. Etude du transport des substances .....	67
1.3.2. Recherches sur le contrôle à longue distance chez les plantes .....	68
1.3.3. Identification du changement d'architecture du système racinaire .....	69
<b>II. Compatibilité de greffe entre trois groupes d'espèces étudiées chez les solanacées .....</b>	<b>70</b>
<b>III. Expérimentation.....</b>	<b>71</b>
<b>3.1. Génotypes et espèces choisis.....</b>	<b>71</b>
<b>3.2. Choix des modalités .....</b>	<b>71</b>
<b>3.3. Technique utilisée et processus d'opération .....</b>	<b>72</b>
3.3.1. Technique et matériel de greffage .....	72
3.3.2. Etapes du greffage .....	72
3.3.3. Récolte et échantillonnage des racines .....	74
3.3.4. Analyses d'images et analyse statistique des données .....	75
<b>IV. Résultats .....</b>	<b>75</b>
<b>4.1. Analyse des modifications du diamètre apical après greffage .....</b>	<b>75</b>
4.1.1. Analyse du développement global des plantes .....	75
4.1.2. Analyse de l'évolution du diamètre après greffage .....	77
4.1.3. Influence du greffage sur la vitesse de croissance de racines .....	81
<b>4.2. Analyse des modifications de la densité de ramification par le greffage .....</b>	<b>81</b>
4.2.1. Développement global des plantes .....	81
4.2.2. Modification de la densité de ramification par le greffage.....	83
4.2.3. Emission des racines tardives .....	84
<b>V. Discussion .....</b>	<b>85</b>



<i>5.1. Le diamètre apical des racines serait en partie contrôlé à longue distance. ....</i>	<i>85</i>
<i>5.2. La densité de ramification serait contrôlée à courte distance. ....</i>	<i>86</i>
<b>VI. Conclusion.....</b>	<b>88</b>
<b>CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES .....</b>	<b>89</b>
<i>1. Conclusions .....</i>	<i>89</i>
<i>2. Perspectives.....</i>	<i>91</i>
<b>REFERENCE BIBLIOGRAPHIQUE.....</b>	<b>93</b>
<b>RESUME .....</b>	<b>110</b>
<b>ABSTRACT .....</b>	<b>112</b>



## **INTRODUCTION GENERALE**



## I. Introduction et définition des objectifs de la thèse

Le nouveau contexte agricole nous impose une réduction drastique et urgente des intrants, aussi bien pour ce qui concerne l'eau que les éléments minéraux ou l'énergie mécanique utilisée lors du travail du sol. Pour réaliser cette évolution dans les meilleures conditions, il est impératif de mieux connaître les potentialités offertes par les plantes en matière de diversité et de performances pour la colonisation du sol et l'utilisation économe des ressources du sol. Partout dans le monde, les ressources en sols, eau et éléments minéraux deviendront de plus en plus précieuses, en lien avec l'augmentation de la population et avec l'évolution du climat. Il faudra donc être capable de choisir des espèces et des cultivars intéressants pour une alimentation diversifiée et ayant une capacité optimale d'adaptation à ces contraintes et de colonisation du sol, ainsi qu'une efficacité élevée pour l'utilisation des ressources (Condon, Richards et al. 2004). Les racines sont probablement au cœur de cette évolution, les clés d'une nouvelle révolution verte dans l'agriculture (Lynch 2007; Gewin 2010; Herder, Van Isterdael et al. 2010). De plus, et bien que les racines représentent une partie importante (entre 40 et 85%) de la production primaire nette de matière végétale (Fogel 1985), on a beaucoup de retard sur la compréhension du développement et du fonctionnement des systèmes racinaires, par rapport à nos connaissances sur le système aérien.

Dans ce travail, c'est la dynamique de l'architecture racinaire que nous étudierons, car cette dynamique englobe un ensemble de processus importants pour l'efficacité du fonctionnement des racines, comme il a été montré par de nombreux auteurs (Coutts 1983; Coutts 1987; Tardieu and Manichon 1987; Fitter 1991; Lazof, Rufty et al. 1992; Waisel and Eshel 1992; Le Roux and Pagès 1994; Jourdan 1995; Tamasi, Stokes et al. 2005; Lynch 2007). Ce travail portera sur les solanacées, parce que ce sont des plantes horticoles importantes du point de vue alimentaire, et parce qu'elles occupent une place importante dans la mission de notre unité de recherches (Plantes et Systèmes de culture Horticoles).

Pour aborder l'architecture racinaire de cette famille de plantes, sous l'angle de l'analyse de sa diversité, nous proposons une démarche en 3 volets qui sont destinés à apporter des éléments de réponse à trois grandes questions qui se posent aujourd'hui dans le domaine de la caractérisation de l'architecture racinaire. A la faveur de ce nouveau contexte, ce domaine de recherche connaît actuellement un regain d'intérêt, et il est souvent dénommé "phénotypage" racinaire dans les articles actuels.

La première question est celle de la caractérisation quantitative de l'architecture racinaire à travers un ensemble de critères que l'on appelle des traits. Quels traits faut-il choisir pour synthétiser au mieux l'architecture racinaire? Il convient de quantifier des traits pertinents qui aient un sens prédictif pour l'architecture racinaire et qui permettent de distinguer les génotypes que l'on étudie.

Ces traits doivent être mesurables et associés aux performances des systèmes racinaires. Nous utiliserons des traits employés en tant que paramètres dans un modèle d'architecture récemment développé dans l'unité (Pagès 2011; Pagès, Bruchou et al. 2012) car nous savons que la combinaison de ces valeurs permet de simuler la dynamique de l'architecture racinaire sur différentes espèces. Il convient d'évaluer au sein de cette famille (Solanacées), les différences d'origine génétique qui existent d'une part entre différentes espèces, et entre génotypes d'une même espèce d'autre part. Pour mesurer ces traits, nous choisirons des conditions de croissance favorables aux plantes, et en particulier aux racines, et pour lesquelles l'observation de ces racines est possible. Les bonnes conditions de croissance (rayonnement, température, nutrition hydrique et minérale, disponibilité en oxygène, absence de stress divers) permettent aux espèces d'exprimer leur potentiel de développement et ainsi des valeurs de traits en conditions "standard".

La seconde question importante de ce travail, qui revient très souvent dans la problématique du phénotypage, est celle du choix des conditions environnementales particulières dans lesquelles on caractérise les traits. Cette question est particulièrement importante pour les racines, car on sait que le système racinaire est plastique vis-à-vis de son environnement (sol en particulier) (Hodge 2009; Zolla, Heimer et al. 2010), et aussi parce qu'on ne peut pas multiplier le nombre de conditions expérimentales. Si le système racinaire est plastique, les valeurs des traits peuvent être a priori différentes suivant les conditions que l'on utilisera. Mais comme il est extrêmement coûteux ou même impossible d'évaluer les traits racinaires dans différents sols qui se rapprocheraient des sols de culture, on est conduit à utiliser des conditions de culture différentes, qui facilitent les mesures de traits. Il est donc nécessaire de savoir si les traits que l'on mesure dans des conditions différentes gardent des valeurs similaires, ou au moins que les classements entre génotypes vis-à-vis de ces traits sont préservés. En effet, si les valeurs de traits ne peuvent pas être corrélées, les mesures que l'on peut faire en conditions simplifiées n'ont plus d'intérêt prédictif pour d'autres conditions. Nous avons donc décidé de comparer les mesures réalisées en hydroponie avec des mesures réalisées en substrat granulaire plus proche d'un sol. L'avantage des conditions hydroponiques, qui sont largement utilisées pour le phénotypage (Hoagland and Arnon 1950; Koyama, Toda et al. 1995; Tocquin, Corbesier et al. 2003, Mathieu, Lobet et al. 2015) est la possibilité d'accéder facilement aux racines. Dans ces conditions, les racines deviennent visibles, propres et mesurables à partir de photos. En mesurant dans deux conditions différentes (substrat, hydroponie) un ensemble de traits, nous pourrions voir ceux qui sont stables et ceux qui sont au contraire variables.

La troisième question que nous souhaitons aborder est celle du contrôle des valeurs de traits racinaires par des effets de corrélations au sein de la plante entière. Il a été démontré par exemple que les conditions d'environnement et de croissance de la partie aérienne peuvent influencer sur le développement du système racinaire (Street and McGregor 1952; Del Castillo, Acock et al. 1989;

Aguirrezabal, Pellerin et al. 1993; Thaler and Pagès 1996a; Muller, Stosser et al. 1998; Lecompte, Pagès et al. 2005). Les traits racinaires que l'on mesure résultent ainsi à la fois d'un contrôle local (exercé au niveau des racines) par le génotype que l'on considère, mais ils résultent également des conditions dans lesquelles se trouvent les autres parties de la plante, et en particulier le système aérien. Il s'agit alors d'un contrôle global exercé à plus longue distance, entre système aérien et système racinaire en particulier. Pour étudier cette question complexe, nous proposons de conduire une expérimentation originale de comparaison de plantes composites obtenues par le greffage entre différents génotypes qui ont des traits racinaires aussi contrastés que possible. L'observation des traits obtenus pour différentes combinaisons de génotypes devrait nous aider à traiter cette question.

Ces 3 questions scientifiques complémentaires sont traitées dans 3 chapitres indépendants.

Notre travail de thèse a bénéficié de l'aide financière du Gouvernement Vietnamien (bourse de thèse de l'auteur), du Département Environnement et Agronomie de l'INRA (projet pari Scientifique) et de la fondation Agropolis (Grand Projet Fédérateur "Rhizopolis"). Nous avons aussi été aidés par 2 partenaires principaux: l'entreprise "Les Plants du Venaissin SCEA", à Pernes-les-Fontaines (84) qui nous a appris les techniques de greffage, et l'UR-INRA. 1052 (Génétique et Amélioration des Fruits et Légumes) qui nous a proposé une collection de génotypes et fourni les graines.

## II. Solanacées étudiées

La famille des *Solanacées* (A. L. Jussieu, 1789) comprend environ 2.500 espèces réparties en près de 95 genres ([The Angiosperm Phylogeny 2003](#)). Plusieurs d'espèces de cette famille jouent un rôle important dans la production alimentaire, en particulier les tomates, piments et aubergines.

La tomate (*Solanum lycopersicum* L., 1753) est une espèce originaire du nord-ouest de l'Amérique du Sud, largement cultivée dans de nombreux pays dans le monde. C'est un des fruits les plus importants dans l'alimentation humaine. Sa production a atteint 163 millions de tonnes en 2013 ([FAO 2013](#)). La tomate est devenue un produit incontournable de la gastronomie de nombreux pays, en particulier en Grèce (72 kg par habitant par an). En France, la tomate est à la position de 19/20 des plus importantes productions de produits alimentaires et agricoles. Sa production est de 593.249 tonnes ([FAO 2013](#)). Compte tenu de son importance économique, elle est l'objet de nombreuses recherches scientifiques et est considérée comme une plante modèle en génétique.

L'aubergine (*Solanum melongena* L., 1753) est une plante potagère annuelle (mais pouvant vivre plusieurs années en climat tropical). Elle est aussi un légume très important. Sa production a atteint 49 millions tonnes en 2013 ([FAO 2013](#)). Elle est cultivée surtout dans le sous-continent Indien. Sa domestication peut être retracée grâce à d'anciens écrits chinois. Les premiers pays producteurs d'aubergine au niveau mondial sont la Chine, l'Inde et la Turquie. La symbiose avec des champignons

mycorhiziens ont des effets sur la croissance de l'aubergine et l'absorption de P et Zn (Ortas, Sari et al. 2011; Yamaguchi, Mori et al. 2011; Saha, Purkayastha et al. 2012).

Le poivron, ou le piment (*Capsicum annuum* L., 1753), est une plante annuelle originaire du Mexique, d'Amérique centrale et d'Amérique du Sud. La production mondiale de poivrons est estimée à 17,5 millions de tonnes (FAO 2013). Les poivrons ont été cultivés depuis très longtemps au Mexique, entre 7000-5000 ans avant J.C., et ils sont l'ingrédient indispensable d'un certain nombre de plats comme la ratatouille. Ils sont un constituant important des menus basiques de ce pays (Heiser 1987). Ils sont une source riche en vitamine A, C et en acides aminés essentiels (Pathirana 2013). Le poivron est aussi une culture commune dans les latitudes tempérées, et un légume majeur dans la zone de production horticole en Argentine (Davies and al 2000; Ronco, Ruscitti et al. 2008).

Des études ont été effectuées sur le système racinaire de ces espèces, mais rarement d'un point de vue dynamique des processus développementaux. Une exception notable, l'ancien travail de Weaver et Bruner (1927) qui comprend des descriptions détaillées et à plusieurs stades de croissance. Cette étude est restée qualitative et concerne quelques cultivars ("John Baer" et "Bonney Best" de tomate; "Black beauty" et "Black Pekin" d'aubergine; "Large Bell" et "Bull Nose" de piment).

D'autres études, sur un nombre limité de cultivars et concernant quelques facteurs environnementaux ou culturels, ont porté sur quelques caractéristiques racinaires, telles que la masse totale, la longueur ou le nombre de racines (p. ex.: Nakano 2007; Gamalero, Pivato et al. 2010; Gautam, Singh et al. 2012; Tracy, Black et al. 2012) ou leur distribution en profondeur dans le sol (Thomas 1999; Gough 2001; Ibarra-Jimenez, Lira-Saldivar et al. 2011).

La diversité génétique de certains attributs morphologiques racinaires a été adressée récemment sur des poivrons par Kulkarni et Phalke (2009) et par Peláez-Anderica et al. (2011). Ces travaux ont souligné de grandes différences entre les cultivars concernant la longueur des racines, le nombre de racines latérales et le diamètre moyen. Chez les aubergines, Rouhani et al. (1987) ont montré de grandes variations du nombre de racines latérales entre les cultivars et ils ont suggéré d'utiliser ce critère pour la sélection dans les programmes de reproduction.

### III. Importance du système racinaire

L'architecture du système racinaire est un élément fondamental de la productivité des plantes (Lynch 1995). Elle est directement liée à plusieurs fonctions vitales de la plante (Le Roux and Pagès 1994). Le système racinaire des plantes remplit deux fonctions principales: l'acquisition des ressources du sol (l'eau et les éléments minéraux), et l'ancrage. Les autres fonctions du système racinaire, comme le stockage, les synthèses de régulateur de croissance, la propagation et la dispersion, peuvent être considérées comme secondaires (Fitter 1991).

### 3.1. Absorption hydro - minérale

L'absorption hydro - minérale ne s'effectue pas sur toute la longueur racinaire. Environ 10% et 30% de la longueur totale du système racinaire sont respectivement impliqués dans l'absorption du nitrate et de l'eau (Hodge, Berta et al. 2009). Chaque portion de racine a un rôle spécifique. Cette diversité anatomique, physiologique et morphologique a été appelée "heterorhizy" (Noelle (1910), Waisel et Eshel (1992), Hishi (2007) cité par Hodge, Berta et al. 2009).

L'efficacité de l'acquisition des ressources souterraines dépend de la forme et la structure du système racinaire (Fitter 1991 ; Lynch 2007). Les critères plus importants pour caractériser l'absorption de l'eau et des nutriments sont la profondeur d'enracinement, la longueur des racines (Tardieu and Manichon 1987), leur diamètre (Jourdan 1995) et les types de racines (Lazof, Fufty et al. 1992; Waisel and Eshel 1992). Certains ions (notamment le potassium et le phosphore) sont peu mobiles dans le sol (Sattelmacher, Gerendas et al. 1993). Leur absorption va donc dépendre de la vitesse de croissance des racines (Bosc and Maertens 1981). Il est nécessaire que les racines augmentent le volume de la rhizosphère pour assurer l'acquisition de ces ions.

### 3.2. Ancrage

Le rôle des racines dans l'ancrage est très important. Le succès des plantes terrestres dépend de leur capacité à se tenir "debout". Les racines augmentent aussi la stabilité du sol sur les pentes (Hellmers, Horton et al. 1955).

La stabilité des plantes est liée à l'architecture de leur système racinaire (géométrie, croissance radiale de la partie proximale des racines). Ceci a été étudié principalement sur les arbres où l'ancrage est un problème très important (Coutts 1983; Coutts 1987; Tamasi, Stokes et al. 2005). Le diamètre basal des racines et leur nombre de ramifications apparaissent comme des facteurs déterminants de la résistance du système racinaire exposé aux vents (Coutts 1983; Genet, Stokes et al. 2007); les racines fines sont plus importantes que les grosses racines pour la lutte contre l'érosion (Gyssels, Poesen et al. 2005).

## IV. Architecture du système racinaire

### 4.1. Architecture du système racinaire

La forme et la structure sont les deux notions fondamentales contenues dans le terme architecture (Larousse 1970). La forme du système racinaire, qui relève de la distribution spatiale de ses éléments (p. ex. le caractère plus ou moins traçant ou pivotant, l'extension latérale ou en profondeur, la densité de racines par unité de volume de sol), est particulièrement importante pour son rôle dans l'absorption d'eau et d'éléments minéraux (Pagès 1995b). La structure du système racinaire décrit la variété des éléments qui le constituent (racines et des segments de racines) et

leurs relations (p. ex.: la topologie, la connexion entre les racines, les gradients le long des racines) (Clarkson 1996). L'architecture d'un système racinaire, qui est une structure tridimensionnelle, englobe l'agencement topologique de ses différents composants et leurs caractéristiques géométriques (Danjon and Reubens 2008).

La morphologie du système racinaire d'une plante est fixée génétiquement, mais est susceptible de variation selon les facteurs de l'environnement (Tardieu 1989; Lucot and Bruckert 1992; Robinson 1994; Stirzaker, Passioura et al. 1996). Les racines individuelles présentent de nombreuses variations, qui peuvent être caractérisées en utilisant des traits morphologiques (diamètre, couleur, vitesse de croissance) et des traits physiologiques (p. ex. la capacité de transport, le contenu en hormones, ou la composition des membranes) (Waisel and Eshel 1996).

#### 4.2. Processus de développement du système racinaire

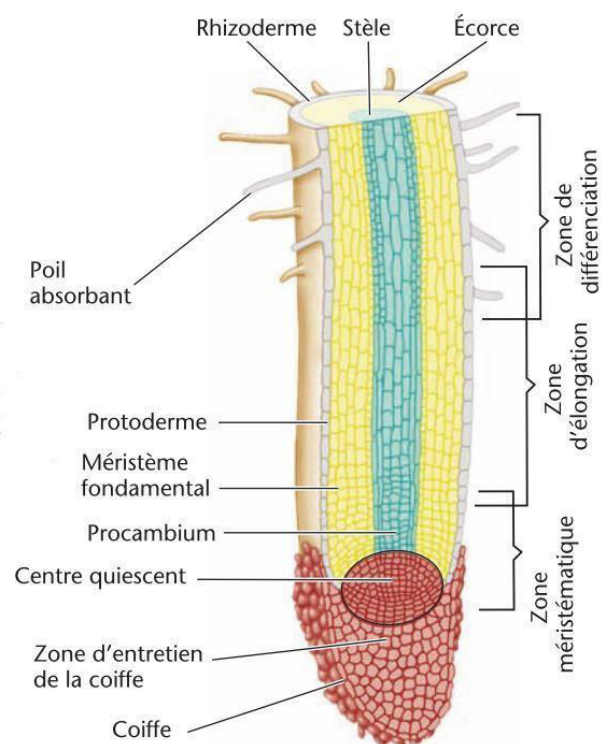
L'architecture racinaire résulte d'un ensemble de processus de développement dont les principaux sont: l'élongation, la croissance radiale, l'émission, la ramification et la mortalité des racines.

##### 4.2.1. Elongation

C'est la croissance axiale de la racine qui se déroule à proximité de l'apex (dans la zone d'élongation) (Fig. 1). La croissance axiale définit la longueur et la trajectoire des racines qui contribuent à la colonisation dynamique de nouvelles zones de sol (Hodge, Berta et al. 2009).

L'allongement de la racine résulte de l'augmentation du nombre de cellules (la division cellulaire) et de l'élongation des cellules produites. Ces deux processus (division et allongement cellulaire) vont repousser les méristèmes en avant dans le sol (Champagnat, Ozenda et al. 1969). La vitesse et la durée d'allongement de chaque racine varie en fonction de son type (Coutts 1987; Pagès, Kervella et al. 1993) et au sein d'un même type (Jourdan, Rey et al. 1995). Le type peut

**Fig. 1.** Structure anatomique d'apex de racine d'après Duhoux and Nicole (2004).



**Note:** Le méristème apical racinaire est à l'origine de trois zones méristématiques: le protoderme, le méristème fondamental et le procambium. Au-dessus, les zones d'élongation et de différenciation cellulaires. Le passage d'une zone à la suivante se fait de façon progressive (zone méristématique). La coiffe possède son propre méristème, appelé zone d'entretien de la coiffe. Entre ces deux méristèmes se situe au centre quiescent au niveau duquel les cellules se divisent peu souvent.



être défini par l'origine de la racine (exemple: séminale vs adventive) ou suivant son ordre de ramification ou les 2 associés. La vitesse d'élongation varie aussi suivant l'espèce:  $0.8 \text{ cm.j}^{-1}$  chez le pêcher (Pagès, Kervella et al. 1993) contre  $0.6$  à  $4.2 \text{ cm.j}^{-1}$  chez le bananier (Lecompte, Ozier-Lafontaine et al. 2001).

La vitesse de croissance n'est généralement pas facile à mesurer, sauf quand on peut suivre les racines individuellement, dans des rhizotrons par exemple. Cependant, on peut faire différentes mesures qui sont corrélées à cette vitesse pour l'approcher (Pagès, Serra et al. 2010), comme la longueur de la zone apicale non-ramifiée (LZANR) par exemple. Le diamètre apical, qui reflète la taille du méristème, est considéré comme un indicateur du potentiel de croissance (Pagès 1995a; Thaler and Pagès 1996b; Lecompte, Ozier-Lafontaine et al. 2001).

La LZANR correspond à la distance entre l'apex et la ramification la plus distale (de plus de  $0,5 \text{ mm}$  de longueur) (Pagès, Serra et al. 2010). Une corrélation positive a été observée entre la vitesse d'élongation et la LZANR dans un milieu sans contraintes particulières (Jourdan 1995; Pellerin and Tabourel 1995; Lecompte, Ozier-Lafontaine et al. 2001). Cette corrélation est utilisée pour estimer la vitesse d'élongation des racines sur une période de plusieurs jours (Lecompte, Ozier-Lafontaine et al. 2001). Cette corrélation positive peut être considérée comme un outil utile pour approcher la croissance racinaire dans des conditions diverses de sol (Pagès and Serra 1994; Aguirrezabal and Tardieu 1996; Lecompte, Ozier-Lafontaine et al. 2001).

#### 4.2.2. Croissance radiale

Chez les dicotylédones, certaines racines présentent une croissance radiale qui résulte de l'activité des méristèmes secondaires. Ce processus conduit à l'augmentation de diamètre des racines concernées. Il est lié à l'activité du cambium, une assise génératrice qui est initiée d'abord dans la zone de la racine jouxtant la tige puis se propage vers la région apicale (Fayle 1968).

La croissance radiale augmente la surface en contact avec le sol d'un segment de racines, mais parallèlement les capacités d'absorption de la racine vont diminuer avec son âge à cause de la faible perméabilité des nouveaux tissus produits (Atkinson 1983). Par contre, les racines plus grosses ont une capacité de conductance hydrique axiale plus grande, par l'augmentation du nombre et/ou du diamètre des vaisseaux conducteurs (Fiscus and Markhart III 1979). Elles ont également une plus grande résistance mécanique (Le Roux 1994), ce qui leur permet de résister au vent (Tamasi, Stokes et al. 2005) et d'assurer leur rôle d'ancrage (Coutts 1987).

#### 4.2.3. Ramification racinaire

Les racines latérales ne sont pas émises directement à partir des cellules du méristème apical, mais par dé-différentiation de cellules du péricycle (Himanen, Vuylsteke et al. 2004; Malamy

2005; Barthélémy and Caraglio 2007; Nibau, Gibbs et al. 2008). La racine fille commence son développement dans la racine mère, par une accumulation de cellules durant le stade primordium. Le primordium se développe, pénètre le cortex puis émerge à la surface. La durée entre l'initiation du primordium d'une racine et son émergence est relativement constante suivant l'espèce (Lecompte, Ozier-Lafontaine et al. 2001) même sous des concentrations différentes en P (Mollier and Pellerin 1999) et suivant les ordres de ramification (Lecompte, Ozier-Lafontaine et al. 2001).

L'initiation des racines latérales est sous le contrôle de différents nutriments (Drew and Saker 1978; Zhang and Forde 1998; Linkohr, Williamson et al. 2002) et des régulateurs de croissance (Torrey 1976; Rani Debi, Taketa et al. 2005; Li, Mo et al. 2006; Laplaze, Benkova et al. 2007; Nibau, Gibbs et al. 2008), dont l'auxine qui joue également un rôle majeur à la fois dans l'initiation des racines latérales, leur développement (Dubrovsky, Sauer et al. 2008) et leur émergence à l'extérieur de la racine mère (Laskowski, Biller et al. 2006).

Un aspect important de la ramification est la hiérarchie entre les diamètres apicaux des filles et des mères (Pagès 2014). Quand les filles ont un diamètre proche des mères, elles leur ressemblent beaucoup. Le système est alors peu hiérarchisé, proche d'un système dichotomique. Au contraire, quand les filles sont beaucoup plus fines que leurs mères, elles restent en général nettement plus courtes, et le système est hiérarchisé, en arête de poisson selon Fitter and Stickland (1992).

#### 4.2.4. Mortalité racinaire

La mortalité racinaire et le turnover sont des processus importants du développement et de la fonction des systèmes racinaires, en particulier chez les plantes vivaces. La définition de la mortalité racinaire diffère selon les études, ce qui rend difficile la comparaison des résultats obtenus (Wang, Burch et al. 1995; Vogt, Vogt et al. 1998; Comas, Eissenstat et al. 2000).

La croissance des racines n'est pas continue et la fin de la croissance des racines ne signifie pas leur mort (Bloomfield, Vogt et al. 1996), mais la mort est considérée comme un arrêt définitif de la croissance (Jourdan 1995). En effet, une partie de la racine peut mourir et arrêter ses fonctions, alors qu'une autre partie peut maintenir ses fonctions notamment le transport de nutriments (Hodge, Berta et al. 2009). Le remplacement des racines nécrosées par de nouvelles plus efficaces (renouvellement racinaire) peut correspondre à 30% de la production globale primaire nette (Jackson, Mooney et al. 1997).

La mortalité racinaire est sous le contrôle de plusieurs facteurs incluant l'allocation de carbone aux racines, la nutrition azotée et la présence des mycorhizes (King, Albaugh et al. 2002) et le diamètre de la racine (Thaler and Pagès 1999). Wells et al. (2002) montrent que la mortalité est plus rapide pour les racines de faible diamètre, les racines d'ordre supérieur.

#### 4.2.5. Masse volumique des tissus racinaires

La masse volumique de tissu, qui est défini comme le ratio de la masse sèche au volume frais, est devenu un trait important dans l'écologie comparative fonctionnelle de plantes. Elle appartient à un ensemble de traits impliqués dans le compromis d'acquisition-conservation (Wilson, Thompson et al. 1999; Craine, Froehle et al. 2001). La masse volumique est l'expression de l'investissement en matière sèche des tissus qui ont des fonctions différentes (Garnier and Laurent 1994; Ryser 1996; Wahl and Ryser 2000). Comme il est difficile de mesurer le volume des racines fraîches, on l'estime souvent à partir de la masse fraîche (Shipleigh and Vu 2002; Birouste, Zamora-Ledezma et al. 2014). Cette approximation est valable pour des racines qui ont une forte teneur en eau.

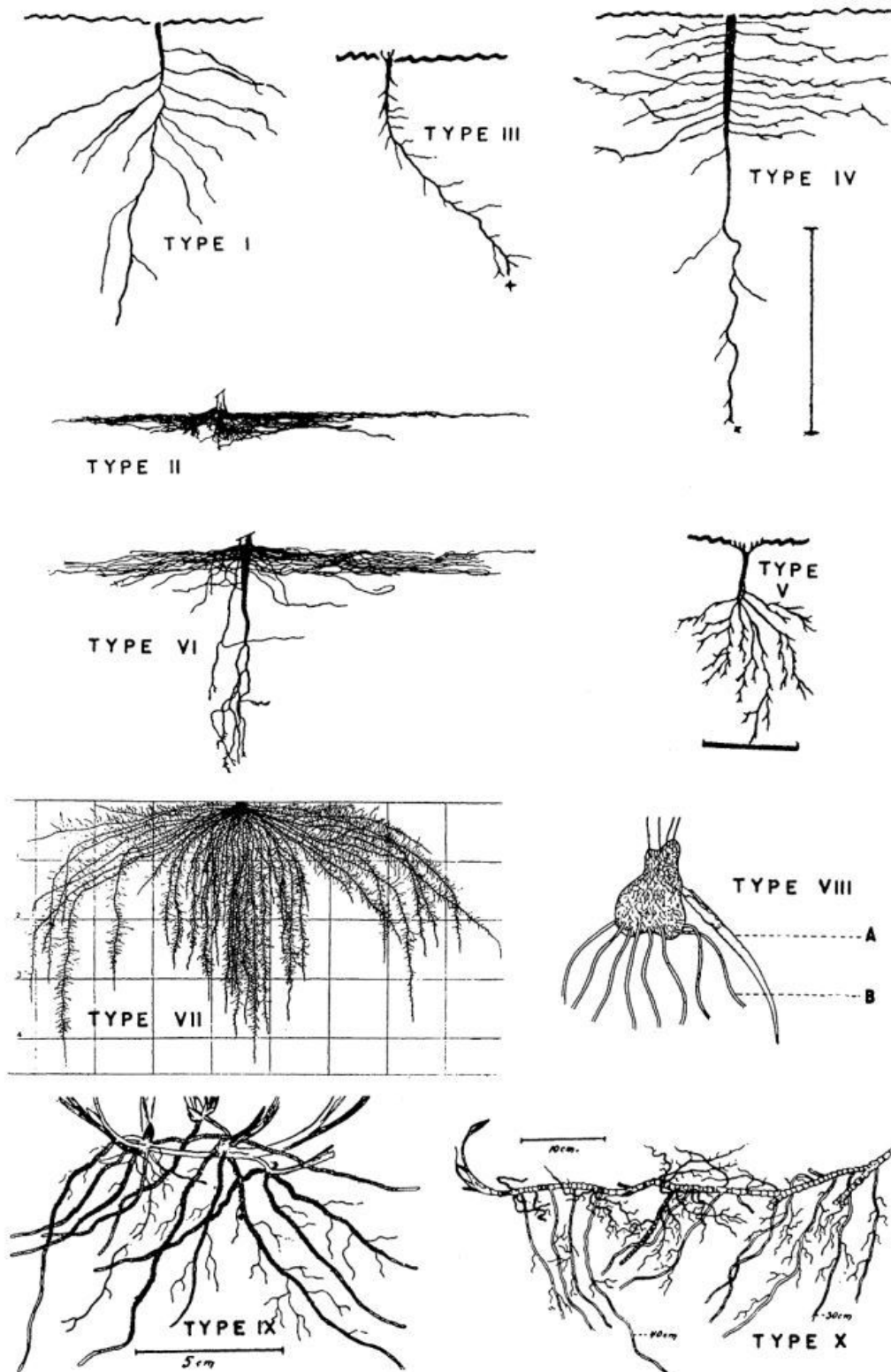
La masse volumique est considérée comme un prédicteur intéressant des stratégies d'utilisation des ressources par les différentes espèces de plantes (Westoby 1998; Wilson, Thompson et al. 1999; Craine, Froehle et al. 2001). Elle est corrélée à de nombreux aspects essentiels de la croissance et de la survie de la plante, comme la longévité des racines (Ryser 1996; Craine, Berin et al. 1999), ou la résistance aux stress mécaniques des systèmes racinaires (Craine, Froehle et al. 2001).

#### 4.3. Classifications de l'architecture racinaire

La morphologie "in situ" d'un système racinaire est généralement complexe et peut varier considérablement, même au sein d'une espèce (Weaver and Bruner 1926; Cannon 1949; Kutschera 1960), reflétant l'interaction entre les processus de développement et les contraintes environnementales. La complexité des systèmes racinaires a conduit à proposer plusieurs classifications. Ces classifications peuvent être basées sur la structure de ramification (topologie) (Fitter 1987), l'activité des racines (Wahid 2000) ou le développement (Cannon 1949).

Cannon (1949) et Kahn (1977) distinguent 3 types principaux de systèmes racinaires: (1) Le système racinaire primaire possède un axe racinaire orthotrope (que nous appellerons arbitrairement d'ordre 1) qui élabore un système plagiotrope par ramification (axes d'ordre 2, puis 3, etc.). On parle dans ce cas d'un système "pivotant"; (2) Le système racinaire adventif (ou secondaire) est émis par la base de la tige, qui joue le rôle de l'ordre 1, et donne naissance à des racines adventives (arbitrairement d'ordre 2) qui se ramifient également. On parle alors de système "fasciculé"; (3) Le système racinaire mixte est la combinaison des deux précédents, avec un système primaire dominant dans les phases juvéniles, et un système adventif devenant prépondérant dans les stades âgés (Fig. 2) (Cannon 1949). Cette classification est utile dans la compréhension de la croissance ainsi que dans l'obtention d'une vision plus globale de l'architecture des racines.

Fig. 2. Des exemples de types du système racinaire d'après Cannon (1949).



**Note: Le système racinaire primaire:** Type I, *Annsinckia spectabilis* (Cannon 1911), échelle naturelle; Type II, *Castanica tuwggurut* (Coster 1935), échelle: 1 cm=4m; Type III, *Dysoda papposa* (Cannon 1911), échelle: 1cm=2.5 cm; Type IV, *Ratibida coluimnaris* (Weaver 1919), échelle: 1cm = 91.14 cm; Type V, *Eritchium argeiiteurn* (Daubenmire 1941), échelle: 1cm=10 cm; Type VI, *Altingia excelsa* (Coster 1935), échelle: 1 cm=4 m.

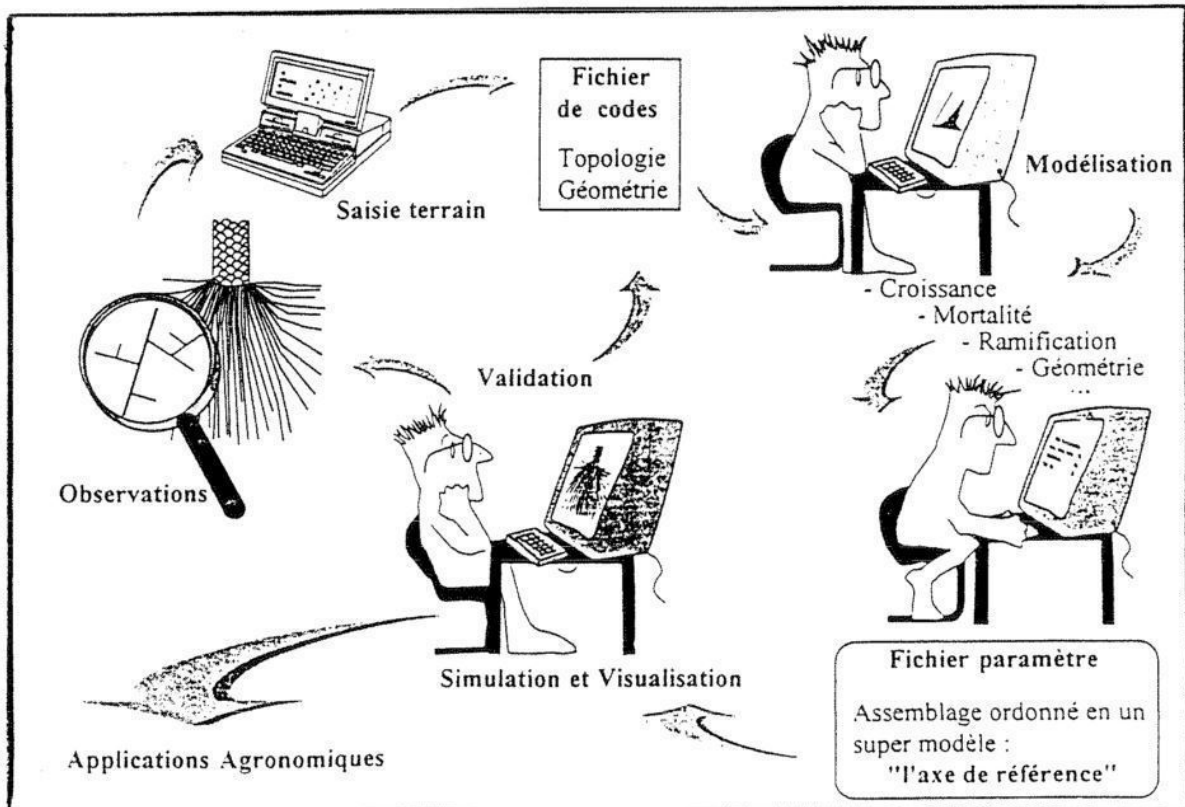
**Le système racinaire adventif:** Type VII, système racinaire uniforme et centralisé de *Zea mays* (Weaver, Jean, et Crist 1922), échelle: carrés=0.83m<sup>2</sup>; Type VIII, système racinaire multiforme et centralisé de *Brodiaea lactea*, racine contractile (A), et racines d'absorption et d'ancrage (B) (Smith 1930), échelle: 1/3 size naturelle; Type IX, système racinaire uniforme et décentralisé de *Carex irrigua* (Metsavainio 1931), échelle: 1cm=5 cm; Type X, système racinaire multiforme et décentralisé de *Menyanthes trifoliata* (Metsdvainio 1931), échelle: 1cm=10 cm.

Les références sont citées par Cannon (1949).

#### 4.4. Modélisation de l'architecture racinaire

La modélisation est un outil intéressant permettant d'assembler des informations dispersées sur des systèmes qui sont trop complexes pour être observés dans leur ensemble avec les méthodes usuelles (Pagès 2000; Vercambre, Pagès et al. 2003; Reubens, Poesen et al. 2007) (Fig. 3). C'est donc un complément méthodologique.

**Fig. 3.** Chaîne de traitement de l'information. Schéma des différentes étapes nécessaires à la création des maquettes virtuelles d'après Jourdan (1995).



L'architecture du système racinaire a été modélisée de différentes manières. Par exemple, en utilisant les fractales, sachant que les dimensions fractales permettent de représenter comment l'espace est rempli par les racines (Tatsumi, Yamauchi et al. 1989). Ces modèles donnent aussi des relations entre des dimensions mesurées à la base du système racinaire et sa taille totale (van Noordwijk and Mulia 2002). D'autres modèles portent sur la topologie du système racinaire (Fitter 2002) ou les processus de développement des racines (Reubens, Poesen et al. 2007)... Ainsi, les modèles d'architecture tridimensionnels actuels sont des modèles génériques et dynamiques (Reubens, Poesen et al. 2007) qui représentent les phénomènes de développement. Les premiers modèles d'architecture racinaire 3D ont été développés sur des plantes annuelles présentant une faible extension de la croissance racinaire, "Rootmap" (Diggle 1988), et "SARAH" (Pagès and Aries 1988) par exemple. Cependant les modèles les plus récents développés sur des systèmes racinaires des plants âgés, tiennent compte du volume, de la croissance radiale et de la mortalité racinaire

(Jourdan and Rey 1997; Vercambre, Pagès et al. 2003; Pagès, Vercambre et al. 2004). Ils ont été développés et validés grâce à des données de terrain (Fitter, Stickland et al. 1991; Pagès 2000; Vercambre, Pagès et al. 2003; Dupuy, Fourcaud et al. 2007).

Un modèle architectural simple dynamique avec six paramètres a permis d'établir un lien entre la performance de prospection des systèmes racinaires et les processus de développement (Pagès 2011). Nous allons présenter plus en détail les grandes lignes de ce modèle, car il servira de guide pour la suite de l'analyse des données. Dans ce modèle, le temps a été divisé en pas de un jour au cours desquels les racines existantes sont allongées, et les nouveaux axes latéraux peuvent apparaître par ramification. Le taux d'allongement est supposé être une fonction linéaire du diamètre apical, avec une pente donnée (E). Ce paramètre "E" représente la force de puits des méristèmes racinaires. Le diamètre des pointes est supposé varier dans une plage définie, entre deux valeurs de seuil ( $D_{\min}$  et  $D_{\max}$ ). Le diamètre minimum ( $D_{\min}$ ) est la valeur en deçà de laquelle il n'y a pas d'allongement. C'est aussi le diamètre des racines les plus fines que la plante est capable de développer. La valeur maximale ( $D_{\max}$ ) est attribuée à la première (principale) racine. Ce paramètre peut être estimé par le diamètre des racines les plus épaisses. Ainsi, l'allongement (L) d'une racine quelconque est calculé à chaque pas de temps à partir de son diamètre apical (D) en utilisant l'équation suivante:

$$\begin{aligned} \text{Si } (D < D_{\min}) & \rightarrow L = 0 \\ \text{Sinon } (D \geq D_{\min}) & \rightarrow L = E \cdot (D_{\max} - D_{\min}) \end{aligned}$$

Au cours de l'élongation des racines, chaque pointe est également supposée initier des primordia latéraux qui sont régulièrement espacés le long de la racine. La distance entre les primordia successifs est donnée par le paramètre de distance inter-ramification (IBD). Les primordia deviennent les méristèmes et commencent à allonger leurs racines latérales 5 jours après l'initiation. Comme dans d'autres modèles (Leitner, Klepsch et al. 2010), la direction de croissance initiale de chacune des racines latérales est définie par deux angles. L'angle radial, dans le plan perpendiculaire à la racine mère, est aléatoire. L'angle d'insertion, dans le plan contenant à la fois la racine mère et la fille, est fixé à 80 degrés. Cette valeur a été estimée à partir des photos de Kutschera (1960) et des données personnelles non publiées de l'auteur. Le diamètre des racines latérales est attribué à l'initiation, au cours de la ramification. Il est tiré au hasard dans une distribution définie par deux paramètres (MRDB et V, voir ci-dessous). Pour chaque racine latérale, on calcule son diamètre apical (DI) en fonction du diamètre de la racine mère (Dm) selon l'équation suivante:

$$DI = Dm \cdot MRDB \cdot \exp(V \cdot \mathfrak{R}) / \exp(V)$$

$\mathfrak{R}$  est un nombre aléatoire tiré dans une distribution uniforme entre 0 et 1. Le paramètre MRDB représente le diamètre maximal de la racine latérale par rapport à sa mère. Le paramètre  $V$  module la variance de la distribution (Pagès 2011).



## **CHAPTER 1.**

# **EVALUATION OF ROOT ARCHITECTURE TRAITS IN 32 GENOTYPES OF THE SOLANACEAE FAMILY**





## I. Introduction

Ce chapitre correspond à notre premier objectif d'évaluation de traits quantitatifs de l'architecture racinaire prévu initialement sur un ensemble de 30 génotypes appartenant à 3 groupes très importants au sein de la famille des solanacées: 10 aubergines, 10 piments et 10 tomates. Les génotypes utilisés ont été choisis après concertation avec nos collègues généticiens de l'UR.1052-INRA d'Avignon, afin de représenter la variabilité connue a priori au sein de ces groupes.

Nous avons eu des problèmes pour faire germer l'un des génotypes de piments, si bien qu'au total notre étude a porté initialement sur 29 génotypes.

Nous avons choisi de faire pousser les plantes dans des pots avec des volumes adaptés, ayant jusqu'à 80 cm de longueur, pour gêner le moins possible la croissance des pivots. Nous avons utilisé un substrat qui avait été testé auparavant, permettant une bonne croissance des racines et pouvant être lavé facilement lors des récoltes. Par ailleurs, les plants ont été arrosés et fertilisés fréquemment jusqu'au drainage avec une solution nutritive du commerce. Lors des excavations, nous avons pu confirmer la vigueur générale des plantes et l'état de santé remarquable de leurs racines (blancheur, poils absorbants).

Ce travail a fait l'objet d'un article scientifique qui a été accepté dans le journal "Botany", Volume 93 (8), page: 465-474, Avril 2015 ([dx.doi.org/10.1139/cjb-2015-0008](https://doi.org/10.1139/cjb-2015-0008)).

Par ailleurs, suite aux recommandations du comité de pilotage de thèse, nous avons complété le panel des génotypes par 2 supplémentaires conseillés car jugés très importants (1 aubergine et 1 tomate). De plus, nous avons fini par réussir le semis du piment récalcitrant. Le complément fut donc de 3 génotypes au total, ce qui a porté le nombre total de génotypes à 32. Nous présentons les résultats complémentaires obtenus sur les 32 génotypes à la fin de ce chapitre. Ils n'ont pas été inclus dans l'article qui était déjà soumis.

## II. Root system development and architecture in various genotypes of the Solanaceae family

Hong Hai Bui, Valérie Serra, and Loïc Pagès\*

INRA Centre d'Avignon, UR. 1115 PSH, Site Agroparc, 84914 Avignon cedex 9, France

\* Corresponding author: Loïc Pagès (e-mail: [loic.pages@avignon.inra.fr](mailto:loic.pages@avignon.inra.fr)).

### 2.1. Résumé

Nous présentons une étude dynamique et quantitative de l'architecture racinaire des Solanaceae conduite sur 29 génotypes parmi 3 groupes (aubergines, piments et tomates). Les traits quantitatifs ont été obtenus essentiellement à partir de mesures faites sur des images haute-résolution de différentes parties de la plante.

Le schéma de développement est commun à tous les génotypes. Plusieurs traits présentent des variations génétiques significatives: diamètres apicaux des racines (reflétant la taille des méristèmes), ratio des diamètres entre racines latérales et racines mères, distances inter-ramification et pentes des régressions entre diamètre apical et vitesse d'élongation. Sur l'ensemble des génotypes, le système racinaire initial est complété par un système adventif puissant composé de multiples racines ayant de gros méristèmes apicaux.

Des corrélations existent entre traits racinaires d'une part (p. ex. entre distance inter-ramification et ratio de diamètres latérales sur leur mère) et entre traits aérien et racinaire d'autre part (vitesse relative de croissance des feuilles et vitesse d'élongation de racines individuelles). Ces corrélations révèlent des compromis de développement et des coordinations entre parties de la plante.

Au-delà des résultats, nous avons démontré l'intérêt de caractériser les phénotypes racinaires à travers de multiples critères, en considérant aussi la plante entière et en intégrant des stades avancés.

**Mots clés:** croissance racinaire; ramification racinaire; variabilité génotypique; phénotype; *Capsicum annuum*; *Capsicum baccatum*; *Capsicum chinense*; *Solanum lycopersicum*; *Solanum melongena*; *Solanum linnaeanum*

### 2.2. Abstract

We present an extensive, dynamic and quantitative study of the root system architecture of Solanaceae based on 29 genotypes from 3 important groups (aubergines, capsicums and tomatoes).

Quantitative traits were essentially obtained from measurements made on high resolution images of different plant parts at several stages.

The developmental schema was common to all genotypes. Several traits showed significant genetic variations: root apical diameter (reflecting meristem size), inter-branch distances, slopes of

the regression lines of elongation rate versus apical diameter and ratios of diameters of laterals to mother roots. On all genotypes, the initial root system was complemented by a strong adventitious system emerging near the plant collar, made up of a set of fast growing roots with large apical diameters.

Correlations between traits were evidenced within the root systems on one hand (e.g. inter-branch distance and diameter ratio of laterals to their mother) and between shoot and root on the other hand (e.g. leaf area growth rate and root elongation rate). They revealed both trade-offs in developmental processes and coordination between plant parts.

Beyond these results, we demonstrated the importance of characterizing phenotypes through multiple criteria, considering the whole plant and including late stages.

**Key words:** root growth; root branching; genotype variations; phenotype; *Capsicum annuum*; *Capsicum baccatum*; *Capsicum chinense*; *Solanum lycopersicum*; *Solanum melongena*; *Solanum linnaeanum*

### 2.3. Introduction

Improving water- and nutrient-use efficiency in agriculture is becoming an important issue in the new global context (Condon, Richards et al. 2004). Indeed, in many terrestrial ecosystems, plant productivity is limited by these resources the uptake of which depends on the roots (e.g. water, nitrogen and (or) phosphorus). Therefore, more knowledge of the root system architecture (RSA) dynamics and behavior is required for a lower-input form of agriculture, denoted “the second green revolution” by Lynch (2007). In this context, a better evaluation of the genetic variation of the components of RSA would be particularly useful to undertake new breeding programs (De Dorlodot, Forster et al. 2007).

Many plant species involved in food production are concerned. Among them, we will focus on some important crops and their wild related species belonging to the Solanaceae family: tomatoes (*Solanum lycopersicum* L.), chili peppers or capsicums (*Capsicum annuum* L., *Capsicum baccatum* L., *Capsicum chinense* Jacq.) and eggplants or aubergines (*Solanum melongena* L., *Solanum linnaeanum* Hepper & Jaeger). Tomatoes are grown in many countries throughout the world. Their production reached 160 million metric tons in 2011 (FAO 2011). Chili peppers have long been grown in Mexico, and remain qualitatively and quantitatively an important constituent of the basic diet in that country (Heiser 1987). It is also a common crop in temperate latitudes, and a major one in the horticultural belt of Argentina (Davies, Olalde-Portugal et al. 2000; Ronco, Ruscitti et al. 2008). Its world production exceeded 32 million metric tons in 2011 (FAO 2011). Aubergine is also a very important vegetable crop whose production reached 47 million metric tons in 2011 (FAO 2011). It is grown particularly in the Indian subcontinent.

Significant work has been done on the roots of these species, although it has been rarely devoted to the dynamic study of the RSA with an extensive view of developmental processes. A notable exception is the old work of [Weaver and Bruner \(1927\)](#), consisting of detailed descriptions and drawings at several growth stages, but this study remained rather qualitative and concerned with only one or a few cultivars of each species. It does not allow the evaluation of inter- and intra-specific variations. Other studies investigated, on a very limited number of cultivars, the effects of various environmental or cultural factors on particular root characteristics, such as total mass, length or number (e.g., [Gamalero, Trotta et al. 2004](#); [Nakano 2007](#); [Gamalero, Pivato et al. 2010](#); [Gautam, Singh et al. 2012](#); [Tracy, Black et al. 2012](#)), or their depth distribution in the field (e.g., [Thomas 1999](#); [Gough 2001](#); [Ibarra-Jimenez, Lira-Saldivar et al. 2011](#)). The genetic diversity of some root morphological attributes was addressed recently on peppers by [Kulkarni and Phalke \(2009\)](#) and by [Peláez-Anderica et al. \(2011\)](#). These works pointed out large differences between cultivars regarding root length, number of lateral roots and average diameter. On aubergines, [Rouhani et al. \(1987\)](#) showed large variations in the number of lateral roots on seedlings and suggested the use of this criterion for selection in breeding programs.

In this paper, our purpose is to extend this type of study on the genetic variations of root traits among these three crops considering simultaneously inter- and intra-specific variations. We propose to take a dynamic view, based on the characterization and quantification of the main developmental processes through a number of architectural traits, following the guidelines given by the simulation model of [Pagès \(2011\)](#). The model defines the processes to consider and the quantitative values (parameters or traits) to measure or estimate. This approach should ensure that the collected data can be used for further RSA simulations in 3D and calculations of other integrated variables (e.g. root length, distribution) with the model, as suggested by [Pagès and Picon-Cochard \(2014\)](#). Specifically, the questions we want to address deal with: (i) the qualitative and quantitative characterization of the RSA dynamics; (ii) the magnitude of inter- and intra-specific variations of architectural traits; (iii) the possible correlations between these quantitative traits; and (iv) their relationships with integrated shoot and whole plant traits.

### **2.3. Materials and methods**

#### **2.3.1. Experiment**

This study was based on 29 genotypes belonging to three groups of species, with 10 aubergines and related species (*Solanum melongena* L., *Solanum linnaeanum* Hepper & Jaeger), 9 Chili peppers (*Capsicum annuum* L., *Capsicum baccatum* L., *Capsicum chinense* Jacq.) and 10 tomatoes (*Solanum lycopersicum* L.). The genotypes were chosen to represent a large phenotypic diversity in each species, on the basis of previous personal experience of local breeders (M. Causse,

R. Damidaux, M.-C. Daunay, A.-M. Sage-Palloix, personal communications). [Table 1](#) presents the main information available on these genotypes.

Four plants per genotype were grown from seeds in cylindrical PVC pots (diameter: 16 cm; height: 30, 50 and 80 cm) made from two half-cylinders. The seeds were germinated directly in the pots, with five seeds per pot. After emergence of the seedlings, the plants were thinned to one per pot.

These plants were grown in a greenhouse (near Avignon, south-east France) from April to June 2012 under natural radiation. The greenhouse was white-washed at the end of May to avoid excessive heating. The air temperature was maintained between 20 and 30°C and pots were covered with aluminum foil.

The substrate was a mixture of 60 % (by volume) of sepiolite (0.6 - 1.4 mm; Haléco at Sorgues, France) and 40 % of expanded clay pellets (4-10 mm; Argex at Burcht, Belgium).

The substrate was watered to field capacity at the beginning of the experiment, just before seeding, and then fertirrigated until drainage every third day with a standard commercial nutrient solution (Liquoplant Bleu, Engrais Plantin at Courthézon, France) containing macro (N, P, K), secondary (Mg, Ca, S) and micro-elements (Fe, B, Cu, Mn, Mo, Zn). After dilution of the parent solution with deionized water, the following concentrations (in g/l) were used: 0.075 for nitrate N, 0.05 for ammonia N, 0.25 for P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> and 0.125 for K<sub>2</sub>O. Just after irrigation with the nutrient solution, the pH was 6.3. Bulk density was 0.57 and resistance to penetration (measured with a hand penetrometer) fluctuated between 55 and 105 kPa.

**Table 1.** List and main features of the genotypes ((A) aubergine, (B) capsicum, (C) tomato) used in the experiment.

<b>(A) Aubergine</b>						
Label	Species	Accession	Other name or code	Collection	Reference seeds	Comments
A01	<i>Solanum melongena</i>	MM 197	Liu Yé Qié	ColAub Chine	2A/2008	Far Eastern ecotype (adapted to wet conditions), very early, with low vigor
A02	<i>S. melongena</i>	MM 108 bis	LF3-24	ColAub	current utilisation	Mediterranean ecotype (adapted to dry conditions), good vigor
A03	<i>S. linnaeanum</i>	MM 195	Unnamed	ColSol	P8/2003	Wild species from South Africa, parent of population of the recombinant lines (MM 195 x MM 738)
A04	<i>S. melongena</i>	A0416	Jaune douce	ColRes	INRA 2003	Very prostrate, intermediate vigor, unknown geographical origin
A05	<i>S. melongena</i>	MM 960	AG 91-25	ColAub	8A/2007	Tropical type with slow growth, late but rather vigorous
A06	<i>S. melongena</i>	MM 1597	Mysore green	ColAub	1A/2000	Erect and tall, coming from India
A07	<i>S. melongena</i>	A0150 (MM 143)	Jordanie	ColAub	1A/2003	Mediterranean ecotype (adapted to dry conditions), vigorous, tall, erect
A08	<i>S. melongena</i>	MM 64	Ronde de Valence	ColAub	1A/2008	Intermediate ecotype, selected in the Mediterranean conditions from Far Eastern material. Southeastern France. Anthocyanin, average vigor. Semi-erect, tall
A09	<i>S. melongena</i>	MM 103	Shinkuro	ColAub	1A/2010	Far Eastern ecotype (Japan) adapted to wet conditions, very early, low vigor, with a small root system
A10	<i>S. melongena</i>	MM 738	Unnamed breeding line	ColAub	1A/2002	Commercial European type adapted to the greenhouse
A11	<i>S. torvum</i>					A wild species, resistance to pathogens ( <i>V. dahliae</i> , <i>M. incognita</i> , <i>R. solanacearum</i> )

Chapter 1. Evaluation of root architecture traits in 32 genotypes of the Solanaceae family

<b>(B) Capsicum</b>					
Label	Species	Code collection	Names	Origin	Observations
C01	<i>C. annuum</i>	PM0702	Criollo de Morelos	Mexico	Resistance to virus and phytoparasites
C02	<i>C. annuum</i>	PM0031	Yolo Wonder	USA	Big square fruit (parent mapping)
C03	<i>C. baccatum</i>	PM1034	Peruano 2	Bolivia	Very strong rooting
C04	<i>C. annuum</i>	PM0641	Turrialba	Costa Rica	Wild type, slow germination
C05	<i>C. annuum</i>	PM0659	Perennial	India	Resistance to virus and phytoparasites
C06	<i>C. chinense</i>	PM0987	Baili 3	Tchad	Strong rooting
C07	<i>C. annuum</i>	PM1010	Especial	Cuba	Few roots, adapted to tropical conditions
C08	<i>C. baccatum</i>	PM1022	Cristal blanco	Chile	Medium rooting
C09	<i>C. annuum</i>	PM1430	Pikuti	Nepal	Strong rooting
C10	<i>C. annuum</i>	PM1747	Lagnes (P0087)	France	Local Mediterranean variety
<b>(C) Tomato</b>					
T01	<i>S. lycopersicum</i>	T100791	Plovdiv 24A	Bulgaria	Small fruit, cocktail type, derived from <i>S. pimpinellifolium</i> (program MAGICTOM (M. Cause))
T02	<i>S. lycopersicum</i>	T101359	Moboglan	-	Medium fruit size, resistance to corky root and strong root system (lined INRA)
T03	<i>S. lycopersicum</i>	-	Cervil	-	Cherry type, control quality (program MAGICTOM (M. Cause))
T04	<i>S. lycopersicum</i>	-	Levovil	-	Big fruit, control quality (program MAGICTOM (M. Cause))
T05	<i>S. lycopersicum</i>	T101889	LA 0147	Honduras	Chery type, medium fruit (program MAGICTOM (M. Cause))
T06	<i>S. lycopersicum</i>	-	Ferum	-	Medium fruit (program MAGICTOM (M. Cause), parent of the F1 Ferline (INRA))
T07	<i>S. lycopersicum</i>	T101013	Stupicke Polni Rane	Czech Republic	Medium fruit (program MAGICTOM (M. Cause))
T08	<i>S. lycopersicum</i>	T101625	Criollo	Mexico	Cherry type (program MAGICTOM (M. Cause))
T09	<i>S. lycopersicum</i>	T101859	LA 1420	Equator	Cherry type, cocktail type (program MAGICTOM (M. Cause))
T10	<i>S. lycopersicum</i>	T101249	Deveipyl	-	Medium fruit, resistance to corky root and strong root system (lined INRA)
T11	<i>S. lycopersicum</i>	-	Maxifort	-	Interspecific hybrid variety ( <i>S. lycopersicum</i> x <i>S. habrochaitaes</i> ), resistance to corky root, strong root system, very vigorous, commercialized rootstock

### 2.3.2. Measurements

Samplings and observations were made on different dates (three per genotype) distributed between day 17 and day 56 after seeding. We sampled the plants in short pots first (two plants per genotype), and then those in the intermediate ones (one plant per genotype) and finally those in the long ones (one plant per genotype). We checked during the observations that the taproot had not reached the bottom of the pot. It was necessary to adapt the sampling dates to the development rate of each genotype, which was estimated from a preliminary experiment using root observation boxes. Otherwise we would have got either small root systems for some slow-growing genotypes or very large (and pot constrained) ones for the fast-growing ones.

At sampling, the substrate was gently washed off the roots with running tap water. The type of substrate and the design of the pots (in two halves) made it possible to separate the root system without damage. Some of the measurements (see below) were made immediately in a tray of water; the other ones were made later on scanned images. We measured the total length of the tap root with a ruler and counted the numbers of laterals on 5 cm pieces from the base. Then, its tip was excised with at least 20 of the most distal (youngest) lateral roots and was carefully spread out in a flat transparent tray containing water. It was scanned at 1200 dpi resolution (Epson Expression 10000XL). Apical diameters of the main and lateral roots were then measured on the scanned images at 1 - 5 mm from the tip, where the root becomes nearly cylindrical. The lengths of each individual root and of the apical unbranched zone (LAUZ) were also measured on these images. The LAUZ was measured from the very tip to the most distal lateral at least 1 mm long. The same measurements were made on the longest lateral root found on the successive 5 cm pieces of taproots. The distance of their origin to the base of the taproot was recorded. At the second and third harvests, the same measurements were made using the same procedure on a sample of third-order lateral roots. The measurements on the images were made using DART software (Le Bot, Serra et al. 2010; <http://www6.paca.inra.fr/psh/Modeles-et-logiciels/Dart>) for lengths, and ImageJ (<http://rsbweb.nih.gov/ij/>) for diameters.

More than 500 roots were measured for each genotype.

Total leaf area was measured on each harvested plant with a surface area meter (Li-Cor, Model LI-3100, Lincoln, USA Nebraska). We also measured the dry mass (after drying for 48 hours at 70°C) of the leaves, the shoot, and the root system.

### 2.3.3. Data analysis

All graphs, intermediate calculations, and data analyses were done using R software (R Development Core Team, 2013; <https://www.r-project.org/>). We used extensively the linear model functions (called “lm” and “anova”) to make the parameter estimates, analyses of variance and



covariance) and the regression smoother (“lowess”). In addition, a particular package (quantreg, by [Koenker and Hallock 2001](#)) was used for quantile regressions, which are useful for estimating potential values instead of mean values.

We obtained the mean elongation rate of each individual sampled root by dividing its measured total length by its estimated age. For these calculations, the age of order 1 roots was equal to the duration between germination and harvest. For other roots we calculated it using the following equation:

$$[1] \quad A = A_m * (1 - ((DB + LAUZ_m) / L_m))$$

where  $A$  is the age of the lateral root,  $A_m$  the age of its mother,  $DB$  the distance between the base of the root to that of its mother,  $LAUZ_m$  the length of the unbranched zone of the mother, and  $L_m$  the total length of the mother. These estimates were discarded for very young roots (when estimates were below 3 days) because we considered that the relative accuracy of their age was not sufficient, and also for laterals developed on stopped or impeded roots ( $LAUZ_m < 0.5 \text{ cm}$ ). In this case their position could not accurately indicate their age, since we did not know when the mother root stopped to grow. When using equation [1], we assumed that the elongation rate had been approximately constant for the mother root.

From these root samples, we also estimated the “duration before branching” ( $dbb$ ), i.e. the time elapsed between the development of a root segment at the apical end of the root and the emergence of a lateral root at this site ([Lecompte, Ozier-Lafontaine et al. 2001](#); [Pagès, Serra et al. 2010](#)). It was estimated from a sub-sample of roots, distributed evenly over diameter classes, with a high continuous growth, i.e. above the 0.75 quantile regression of length versus age and length of the apical unbranched zone (LAUZ).

$$[2] \quad dbb = LAUZ * age / length$$

Using the leaf area and dry weight data, we calculated relative growth rates (RGR) using the classical formula of Fisher ([Fisher 1921](#); [Hunt, Causton et al. 2002](#)):

$$[3] \quad RGR = (\log_e(W_2) - \log_e(W_1)) / (t_2 - t_1)$$

where  $W_1$  and  $W_2$  are dry weights (or leaf areas) measured at successive harvests at times  $t_1$  and  $t_2$ , respectively.

## 2.4. Results

### 2.4.1. Whole plant data

In order to summarize the data and compare the genotypes and the plants which were sampled at different dates (only 4 plants per genotype), we estimated relative growth rates for total

dry weight (*RGR*), for root dry weight (*RRGR*) and for leaf area (*RLAGR*). Results are given in Table 2. ANOVAs made on these variables showed that the species group had a significant effect, but not the individual genotypes (data not shown). Tomato had the highest relative growth rates, and Capsicum had the lowest.

**Table 2.** Growth traits (relative growth rates and proportion of root mass) measured at the plant level.

Group	Relative growth rate, <i>RGR</i> , per day	Relative root growth rate, <i>RRGR</i> , per day	Relative leaf area growth rate, <i>RLAGR</i> , per day	Root mass proportion, <i>PROOT</i>
Aubergine	0.224 (0.016)	0.227 (0.015)	0.190 (0.015)	0.339 (0.0060)
Capsicum	0.180 (0.020)	0.183 (0.022)	0.156 (0.019)	0.360 (0.0062)
Tomato	0.296 (0.021)	0.285 (0.019)	0.250 (0.026)	0.298 (0.0069)

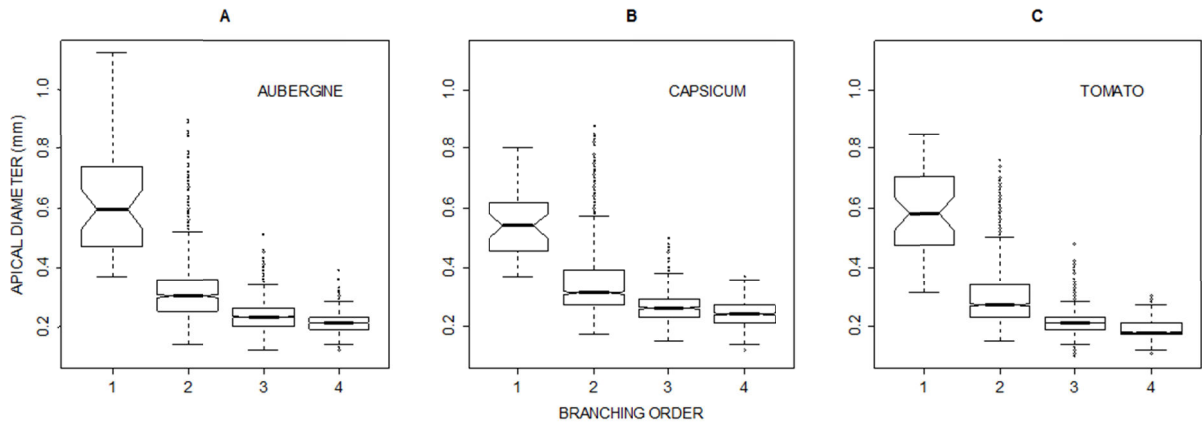
**Note:** Values in parentheses are standard errors. Abbreviations are those used in the principal component analysis (Fig.5).

The proportion of root dry weight in the total plant dry weight (*PROOT* in Table 2) was significantly dependent on the genotype. Capsicum genotypes invested relatively more biomass into their root systems, followed by aubergines and then tomatoes.

#### 2.4.2. Apical diameter

Root systems were branched until order 4 or 5 on the last sampling date. Apical diameters tended to decrease from order 1 to order 4, as illustrated in Fig. 1 for each group of species. The decrease between branching orders became lower with increasing branching order. An ANOVA was performed on diameter versus the two factors “branching order” and “genotype” as additive. It showed the highly significant effect of these two factors on root diameter ( $P < 10^{-3}$  for both factors). In addition, we studied the apical diameter range (as used in Pagès’ 2011 model) for each genotype. The apical diameter of order 1 roots (*dmax*) and the minimal apical diameter (i.e. that of the finest roots, calculated as the 2 % quantile in our root sample, named *dmin*) are given in Table 3. When considering the population of all genotypes, these two characteristics were not correlated, but they were correlated for aubergines ( $R = 0.70$ ;  $P = 0.02$ ). The ratio of order 1 diameter to minimal diameter ranged typically between 2.5 and 5. Aubergines had the biggest roots (large *dmax*), whereas tomatoes had the finest (low *dmin*), and capsicums had the narrowest range (low *ranged*).

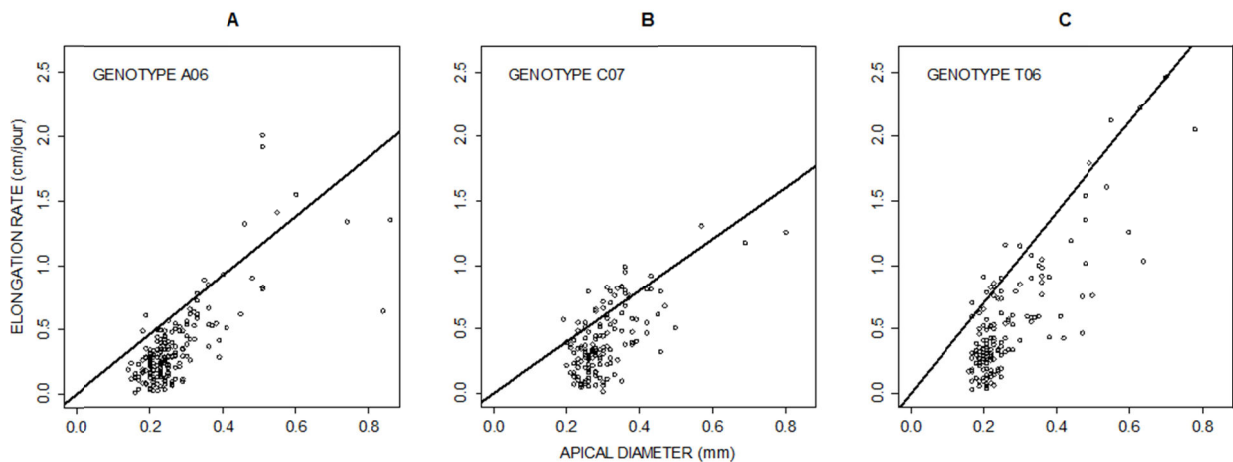
**Fig. 1.** Distribution of apical diameters per branching order for each group of species.



**2.4.3. Relationship between elongation rate and apical diameter**

Within each genotype, the correlation between elongation rate and apical diameter was highly significant. The correlation coefficient ranged between 0.41 and 0.88 ( $P < 10^{-16}$  for all genotypes). Some of these relationships are illustrated in Fig. 2 for one genotype of each group of species. We estimated a potential elongation rate for each genotype using quantile regression (probability level: 0.90) with no intercept (Fig. 2; *elong* in Table 3). Considering this upper regression line was justified by the fact that several roots had stopped growing before sampling, especially among the fine and intermediate ones, either because they were too old to maintain their growth or because they were impeded by clay pellets. Both cases could be observed during sampling or on the scanner images. In these cases, the root tip looked healthy, but less sharp and regular, and the LAUZ (when branched) was short (typically less than 5 mm). In the covariance analysis of the elongation rate, with the diameter as the covariate, the genotype effect was highly significant. Tomato genotypes tended to have the highest values for the slopes, whereas aubergines and capsicums had similar and lower values.

**Fig. 2:** Relationship between apical diameter and elongation rate on three genotypes. The solid line is the quantile regression (quantile 0.9)



**Table 3.** Main traits of the root system architecture.

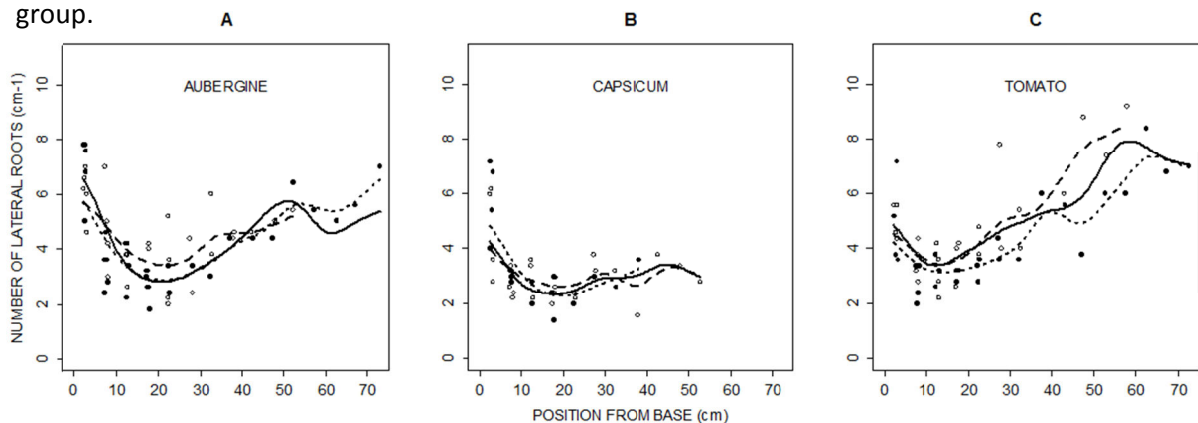
Genotype code	Apical diameter for order 1, $d_{max}$ (mm)	Minimal apical diameter, $d_{min}$ (mm)	Relative range of diameters, $d_{range} = 2*(d_{max}-d_{min})/(d_{max}+d_{min})$	Potential elongation rate, $elong$ ( $cm.mm^{-1}.day^{-1}$ )	Inter-branch distance, $ibd$ (mm)	Duration before branching, $dbb$ (day)	Hierarchy coefficient, $hiera$	Rate of adventitious root emission, $emis$ , per day
A01	1.09	0.170	1.46	1.56	2.63	4.66	0.236	2.45
A02	0.919	0.159	1.41	1.87	2.63	5.07	0.276	2.32
A03	0.81	0.158	1.35	1.80	3.57	4.95	0.357	1.44
A04	0.941	0.163	1.41	1.74	2.94	4.76	0.278	0.587
A05	0.779	0.154	1.34	1.64	2.94	6.31	0.304	2.01
A06	0.859	0.157	1.38	2.01	4.17	4.59	0.300	2.87
A07	0.861	0.154	1.39	1.62	2.94	4.74	0.292	2.31
A08	1.12	0.160	1.50	1.54	2.78	3.87	0.288	1.97
A09	1.01	0.161	1.45	1.74	3.23	5.31	0.228	1.74
A10	0.929	0.164	1.40	2.23	3.85	5.30	0.330	2.35
A11	0.840	0.160	1.36	1.69	2.56	8.39	0.128	0.31
C01	0.701	0.197	1.12	2.12	3.85	5.97	0.360	2.84
C02	0.890	0.178	1.33	1.56	3.57	6.39	0.282	1.30
C03	0.589	0.194	1.01	1.51	3.85	8.43	0.319	1.13
C04	0.840	0.173	1.32	2.47	4.17	6.47	0.178	0.12
C05	0.610	0.183	1.08	2.11	5.00	7.99	0.328	1.46
C06	0.679	0.179	1.17	1.37	4.55	8.92	0.302	1.16
C07	0.799	0.191	1.23	2.17	3.57	5.68	0.270	0.689
C08	0.769	0.179	1.25	1.50	2.78	6.28	0.305	0.893
C09	0.719	0.191	1.16	1.42	3.85	8.04	0.325	1.46
C10	0.799	0.191	1.23	1.52	4.55	6.64	0.348	2.08
T01	0.761	0.151	1.34	2.21	2.38	2.67	0.228	0.977
T02	0.789	0.146	1.37	2.35	2.63	2.95	0.322	2.80
T03	0.850	0.147	1.41	2.66	2.50	3.08	0.205	0.877
T04	0.710	0.159	1.27	2.49	2.78	3.01	0.279	0.216
T05	0.710	0.138	1.35	3.01	2.27	2.88	0.272	1.39
T06	0.781	0.163	1.31	3.16	2.94	1.97	0.273	0.535
T07	0.761	0.154	1.33	2.35	2.08	2.87	0.255	1.30
T08	0.721	0.135	1.37	2.94	2.63	2.86	0.290	0.75
T09	0.829	0.162	1.35	2.47	2.27	1.99	0.229	0.219
T10	0.691	0.146	1.30	2.06	2.50	2.79	0.253	1.09
T11	0.800	0.140	1.40	2.89	3.57	3.86	0.127	0.16

**Note:** Abbreviations are those used in the principal component analysis (Fig.5).

#### 2.4.4. Branching density

Branching density along the taproot presented a typical pattern that was observable on most genotypes (Fig. 3): it decreased for the first 10-20 proximal centimeters and then it either increased slightly along the next few centimeters or stabilized, depending on the genotypes. The exact position of the minimum depended on the species. Such longitudinal variations were not observed on the main order 2 roots that we sampled (data not shown), where the branching density was rather stable, and generally slightly lower (around 80 % on average). In the population of genotypes, the mean branching density on order 1 roots (for each genotype) was significantly correlated with the mean branching density on order 2 roots ( $R^2 = 0.50$ ;  $P < 0.001$ ). The ANOVA performed on branching density confirmed the additive effects of both factors “genotype” and “branching order”. Moreover, it is worth noting that finer roots observed on the scanned images tended to be less densely branched or even not branched. Table 3 indicates the average inter-branch distances calculated on order 1 and order 2 segments (*ibd*). Values were uniform and low among tomato genotypes. They were more variable and often higher among the two other groups, especially the capsicum.

**Fig. 3.** Branching density along the taproots (number of roots per centimetre), illustrated for the three groups of species. Solid line is the smooth trend for the whole population. Dashed lines (with open symbols) and dotted lines (with black symbols) each represent a particular genotype in the group.



#### 2.4.5. Duration before branching

Another important aspect of branching is *dbb*, the time elapsed since the development of a given root segment near the tip to the emergence of a lateral root on this segment (see method section). Since the calculated values were negatively correlated to diameter, we used a linear covariance model including both the apical diameter ( $D$ ) as an independent continuous variable and the genotype ( $G$ ) as a factor. After several tests, we selected the following model:

$$[4] \quad dbb = d_{0,G} + d_1 \cdot D$$

Parameter  $d_1$  had a negative value ( $-4.2 \text{ day} \cdot \text{mm}^{-1}$ ), quantifying the overall decreasing trend of *dbb* with diameter. It was not significantly different from one genotype to another. Conversely,

the intercept ( $d_{0,G}$ ) was significantly influenced by the genotype ( $P < 10^{-15}$ ). In Table 3, we present  $dbb$  values calculated using equation [4] with  $D$  being the average order 1 diameter. From these estimated values, groups could be roughly ordered: capsicum > aubergine > tomato. It means that capsicum roots branched significantly more slowly than those of aubergine and tomato.

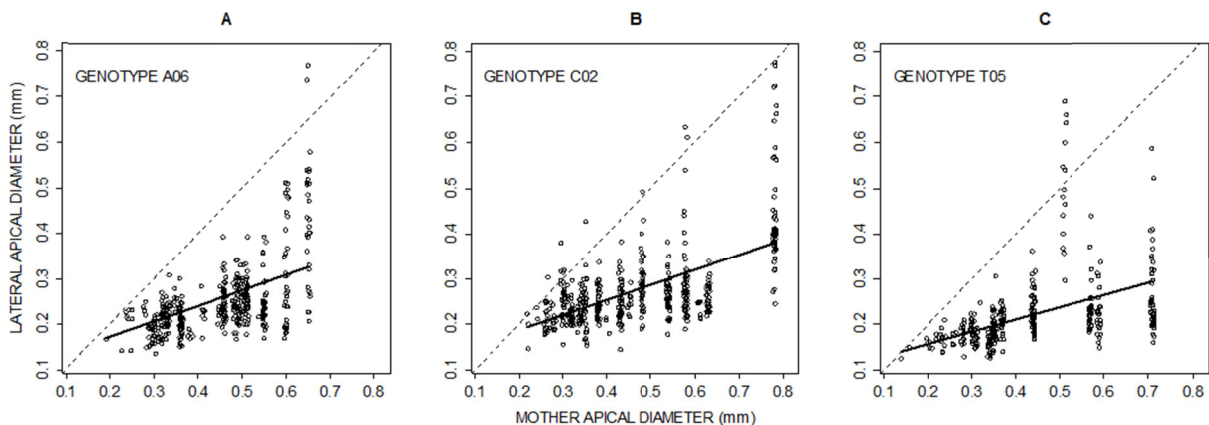
#### 2.4.6. Relationship between apical diameter of mother and daughter roots

In order to analyze the hierarchy (or dominance) between a given root and its laterals, we plotted the relationships of the apical diameter of the daughter root ( $D_d$ ) versus that of its mother ( $D_m$ ), as illustrated in Fig. 4 for three genotypes. The linear correlation between these variables was highly significant for all genotypes (all  $P < 2.3 \times 10^{-9}$ ). Since the trend was approximately linear between these two variables, we estimated the following linear regression model:

$$[5] \quad D_d = dmin_G + hiera_G \cdot (D_m - dmin_G)$$

$dmin_G$  was the minimal diameter estimated previously for each genotype, and  $hiera_G$  was a slope value summarizing the hierarchy level for each genotype (presented in Table 3). The constraint applied to this model to pass by the points of coordinates ( $dmin_G, dmin_G$ ) was justified by the fact that the finest roots, when they branched, gave roots very similar to them. Tomatoes tended to have the lowest values of  $hiera_G$ , so exhibiting the stronger dominance between mother and daughter roots.

Fig. 4. Relationship between daughter and mother root diameter, illustrated for three genotypes. Symbols represent the individual root. Solid lines illustrate the linear regressions.



#### 2.4.7. Adventitious rooting

On the last sampling times, we observed that lateral adventitious roots had appeared either at the base of the shoot (on epicotyl), or among the proximal lateral branches of the taproot. They were adventitious in the sense that they did not appear in the acropetal sequence (Sutton and Tinus 1983). They could be distinguished easily from the other sequential roots because they had a large

apical diameter, and they were still young and short at these times. We counted them separately on plants sampled after the beginning of their emergence. From the relationship of the number of adventitious roots ( $N_{adv}$ ) to plant age (A) we estimated the following linear regression model:

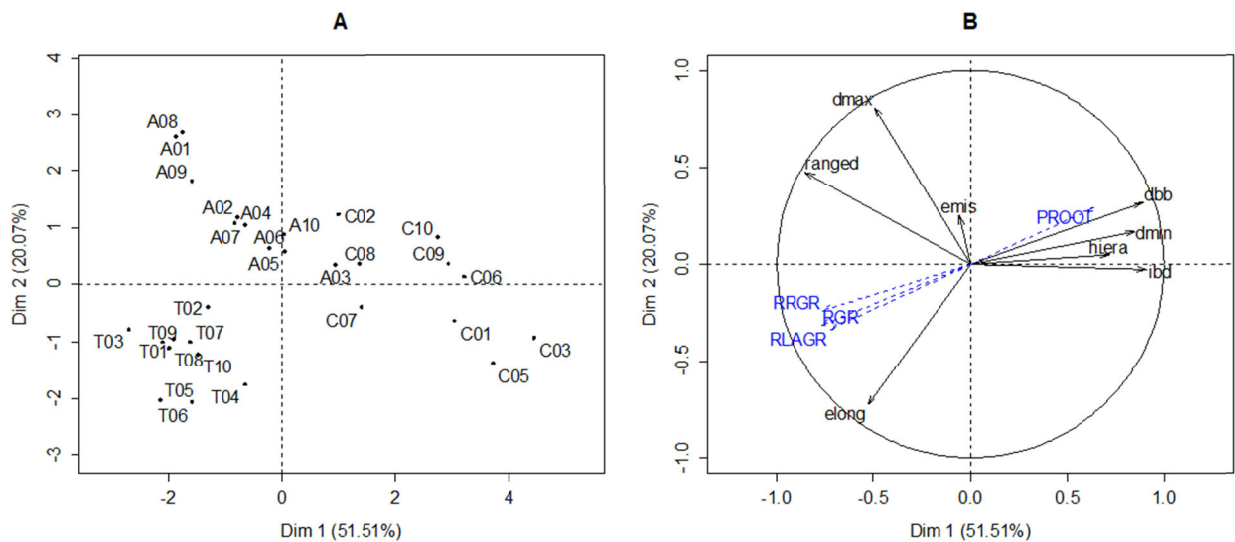
$$[6] \quad N_{adv} = N_{0,G} + emis_G \cdot A$$

From this model, we obtained estimates of the emergence rate ( $emis$ , in Table 3). Since we did not sample many plants after the beginning of emergence of the adventitious roots, these estimates were not accurate, and should be only taken as orders of magnitude.

#### 2.4.8. Synthesis through Principal Component Analysis, and correlations between traits

We performed a Principal Component Analysis (PCA) on the set of genotypes, including root architectural traits as active variables and relative growth rates as illustrative variables (Tables 2 and 3 and Fig. 5). This analysis separated the 3 groups (Fig. 5A), which appeared in distinct locations on the first plane made by axes 1 and 2. Moreover, capsicum and aubergine genotypes made up a particularly elongated cloud revealing correlations between traits (see below), while tomatoes were grouped outside.

**Fig. 5.** First plane (defined by axes 1 and 2) of the Principal Component Analysis (PCA). Individuals are the genotypes (A). Their codes are given in Table 1. Variables (B) are those presented in Table 3. The traits characterizing the root system architecture (Table 3) were included as active variables (solid arrow and black characters). Other global variables (Table 2) represented in upper case and dotted arrows were included in the PCA as illustrative variables.



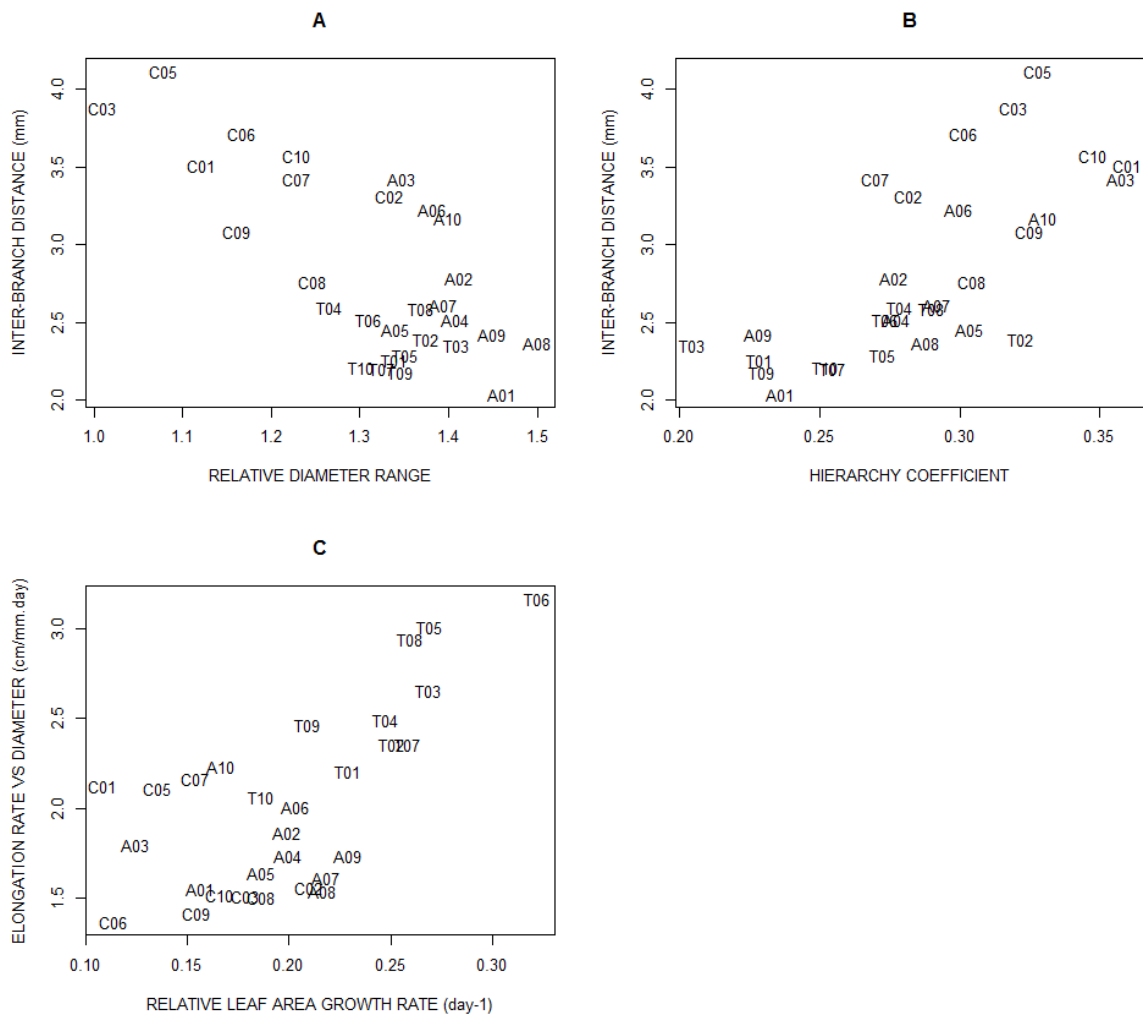
Regarding the variables (Fig. 5B), this plane is interesting because it represents a large fraction of inertia (72%) and it includes most variables: diameters ( $dmin$ ,  $dmax$ ,  $ranged$ ), branching characteristics ( $ibd$  and  $hiera$ ) and dynamic variables ( $elong$  and  $dbb$ ). A strong and interesting correlation appeared on this plane, between  $ranged$  and  $ibd$  (Fig. 6A;  $R = -0.73$ ,  $P = 8.3 \cdot 10^{-6}$ ), as well

as between *dmin* and *ibd* ( $R = 0.72$ ,  $P = 9.6 \cdot 10^{-6}$ ). Within the overall set, the correlation between *ranged* and *ibd* also existed within the aubergines group ( $P = 0.059$ ) and within the capsicums group ( $P = 0.061$ ). The two dynamic variables (*elong* and *dbb*) were in opposition, with a highly significant negative correlation ( $R = -0.73$ ,  $P = 6.8 \cdot 10^{-6}$ ). The branching hierarchy coefficient (*hiera*) was correlated to the inter-branch distance *ibd* (Fig. 6B;  $R = 0.70$ ,  $P = 2.1 \cdot 10^{-5}$ ).

Complementary variables, representing the whole-plant characteristics, were also rather well represented in this plane. The relative growth rates of the different plant compartments were positively correlated, and were in opposition to the proportion of roots (*PROOT*). The root elongation rate (*elong*) and the duration before branching (*dbb*) were correlated with the mean relative growth rates (*RGR*, *RRGR*, *RLAGR*). One of these relationships is presented in Fig. 6C between *RLAGR* and *elong* ( $R = 0.65$ ;  $P = 1.2 \cdot 10^{-4}$ ). The correlation was also significant among tomato genotypes ( $P = 3.8 \cdot 10^{-3}$ ).

Axis 3 (16 % of inertia; not shown) was only correlated to the emergence rate of adventitious roots (*emis*). We could not detect any significant correlation between this variable and others.

Fig. 6. Relationships between several correlated variables.  
Each code corresponds to one genotype (Table 1).





## 2.5. Discussion

### 2.5.1. Several common patterns on the 29 genotypes

From a qualitative point of view, the pattern of development was similar on all species and genotypes. We observed a primary root system first (*sensu* Cannon 1949), with a distinct tap root originating from the radicle (seminal embryonic root), and then the emergence of additional (adventitious, according to Sutton and Tinus, 1983) roots. Only the precise location of these adventitious roots varied from one species to the other. This general pattern fits to the “mixed” type of root system as defined by Krasilnikov (1968).

Several relationships were found highly significant on all genotypes. This was the case for the relationships of elongation rate versus apical diameter, and apical diameter of the daughter root versus that of its mother. These results confirm the general value of such relationships for modeling the root system architecture, as proposed by Pagès (2011), especially when the aim is to develop a common and simple inter-specific model. Such common patterns, which can be characterized simply, by one regression slope in this case, are very interesting for comparing species or genotypes. Thus, the associated parameters would be possible candidates for use as quantitative developmental traits, in quantitative genetics (De Dorlodot, Forster et al. 2007) or in ecology (Cornelissen, Lavorel et al. 2003).

Another interesting and common pattern was the decrease of branching density along the taproots, in the proximal 10 to 20 centimeters. This decrease was often followed by an increase, before a relative stabilization towards the average value. In soil conditions, it is often difficult to know whether these variations should be attributed to soil gradients, particularly for nutrients availability. In our case, it is unlikely that it was due to variation in the growth medium, since the substrate was rather homogenous and regularly watered by a nutrient solution which drained easily. Such a decrease or longitudinal fluctuations of branching densities have already been mentioned, and is shared by many different species: pea (Yorke and Sagar 1970), peach tree (Pagès, Kervella et al. 1993), rubber tree (Thaler and Pagès 1998) and maize (Varney, Canny et al. 1991; Roux and Pagès 1994). It has probably a physiological significance, and could be linked to source - sink relationships, as suggested by Thaler and Pagès (1998) in their modeling approach.

### 2.5.2. The adventitious root system is an important component of the mature root system

Adventitious rooting strongly modified the initial root system, because these roots were rather numerous and they had a big tip comparable to that of the taproot. In our experiment, such rooting was just beginning, but we noted that it was shared by most genotypes, and not caused by specific events like wounding or flooding. Adventitious roots appeared in particular positions, and these positions, either on the plant base or along the proximal centimeters of the taproots,

depended on the species. The regular emergence of adventitious roots has been observed and studied quantitatively mainly on monocot species (e.g. on rice by Yamazaki, Katano et al. 1980; on maize by Picard, Jordan et al. 1985; on various grasses by Rickman, Klepper et al. 1995). For dicotyledonous species, late adventitious roots have already been mentioned (Krasilnikov 1968; Chiatante, Di Iorio et al. 2007; Nakano 2007) as roots emerging later than for monocots, and sometimes associated with some traumatic or stressful events (Krasilnikov 1968; Chiatante, Di Iorio et al. 2007; Nakano 2007). On rubber tree, adventitious lateral roots have been described by Le Roux and Pagès (1994), and called “late lateral roots”. On *Platanus* species, Atger and Edelin (1994) also observed this kind of adventitious rooting. The generality and quantitative significance of this process among dicotyledonous species in the “normal” sequence is still an open question. Its further characterization is an important topic, because it can represent a large part of the whole root system and it facilitates root renewal in the surface layers. The quantitative phenotyping of this particular and functionally significant trait requires well established plants and not only very young ones.

### *2.5.3. Genetic variation of several developmental characteristics*

The experimental design was probably not optimal to quantify accurately the genotypic variations of all the architectural parameters, because it was generally not possible to observe several plants from the same genotype at the same date. Nevertheless, several traits, like the branching density along the taproot, did not depend on plant age (data not shown), because lateral roots emerged according to an acropetal sequence. After a root segment has branched, at a given distance from the tip, it remains with the same number of laterals for quite a long time. Therefore, branching densities could be estimated on different plants of different ages, treating them as replicates. Other traits, like the elongation rate, were estimated on several different plants by regression, so that the estimates were neither associated with particular plants nor particular stages, and integrated inter-plant variations. We used a particular growing medium which was necessary to facilitate the extraction and washing of the roots, including the finest, on such well-developed plants. The levels of growth that we obtained (e.g. relative growth rates, Table 2) in this medium were rather high, and all plant parts were vigorous and healthy. Regarding the roots, the values were consistent with those reported in soil conditions by Weaver and Brunner (1927) for diameters, elongation rates and branching densities. Several lateral roots reached the sides of the pots at the last harvest, but their morphology was not very different along these sides. The genotypic effects were statistically significant regarding the various traits on which we could make such statistical tests. Regarding maximal apical diameters, we obtained about a two-fold difference between the extreme genotypes. These differences are considered to be very large, since they have obvious consequences for the construction cost (Eissenstat, Wells et al. 2000). Four-fold differences can be expected (keeping the same mass per volume) for constructing the same length of root. The

elongation rate slope (against diameter) was also genotype-dependent. It reflects the activity level per unit size of meristem, depending on the division and elongation rates of the meristematic cells. It might also be interpreted as the sink strength of meristems, or as the carbohydrate availability in their vicinity. Indeed, the elongation rate of roots has been shown to be correlated with carbohydrate availability within the whole plant (Thaler and Pagès 1996) or even with hexose concentration close to the apex for different species (wheat: Bingham and Stevenson 1993; maize: Freixes, Thibaud et al. 2002; oak trees: Willaume and Pagès 2011). Tomato genotypes had clearly the fastest-growing roots in our experiment, in accordance with the observations of Weaver and Brunner (1927) many years ago. Branching density also exhibited rather large (two-fold) differences between genotypes, which had a considerable impact on the total length of root systems, because it defines the number of first and higher order lateral roots. For several traits, such as elongation rate versus diameter, branching hierarchy and branching density, we clearly saw two strata for the variations: a species effect and a genotype effect within species. For these criteria, it was possible to order the species. Incidentally, the intra-group variations were generally larger among aubergines and capsicums, in which several species were represented (2 in the aubergine group and 3 in the capsicum group).

#### 2.5.4. Correlations between traits

Apart from studying genotypic variations for each trait separately, it was interesting to investigate possible correlations between them. These correlations could reveal common physiological controls or they could reflect tradeoffs that occur during root development. We could not find any data in the literature about correlations between these traits.

For example, it was new and revealing to link whole-plant traits, such as relative growth rates of plant parts, to root system architecture characteristics. We observed that the genotypes with a high relative growth rate also had fast-growing and densely-branched roots. Thus, the correlation was not only an overall correlation between shoot and root mass increment, but it also concerned separately two developmental components of root mass increment, namely elongation rate and branch production. The value of the former correlation was reinforced by the fact that it was also significant among the tomato genotypes.

Another clear correlation was observed between the duration before branching and the elongation rate, confirming the possible common genetic determinism of both characters. Indeed, both variables involve rates of cell division.

The positive correlation between the inter-branch distance and the hierarchy coefficient reflected an interesting tradeoff, since these two variables could be seen as two components of the

branching intensity. We interpret this correlation as a necessary compensation of the development of relatively big lateral roots by a larger spacing between these lateral roots.

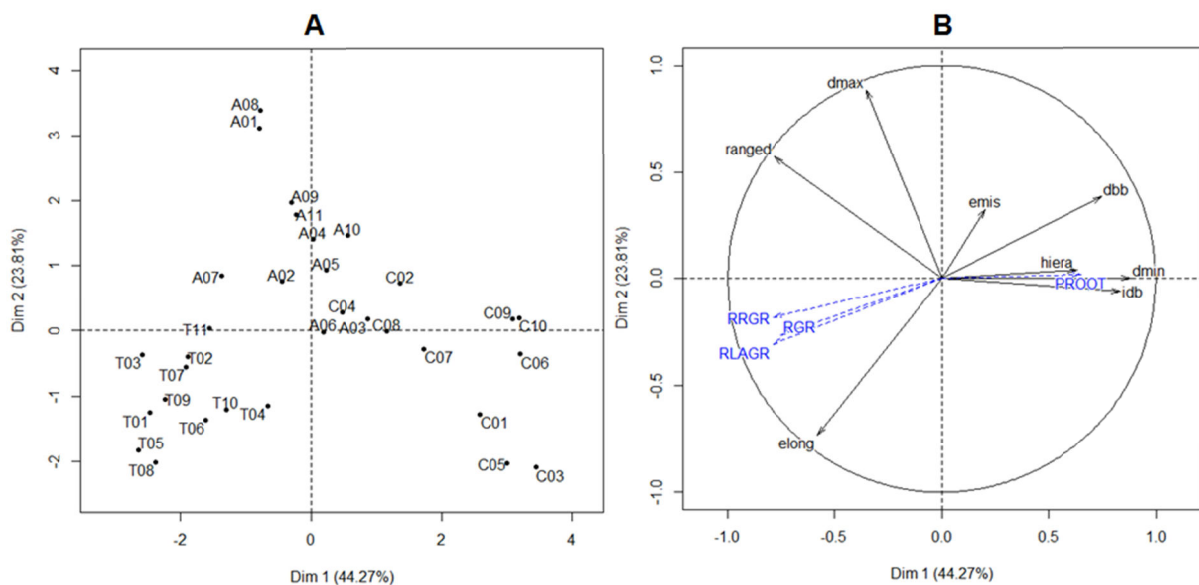
## 2.6. Conclusion

Although these results were obtained on a relatively large number of different genotypes, we think that all these correlations deserve to be studied on additional sets of species or genotypes in order to confirm their general value. This study opened the way, showing the potential value of measuring simultaneously a large number of plant and root traits reflecting several developmental processes. It revealed several hidden features in the organization of these intricate objects.

## III. Complementary results on the 32 genotypes

We made a complementary experiment on three genotypes, one for each group of specie: *S. lycopersicum* cv. Maxifort for tomatoes, *S. torvum* Sw. for aubergines and *C. annuum* L. 1753 for capsicums. The experiment took place from February to May 2014 in the same greenhouse keeping the same experimental protocols. Main information was added in Table 1. Values of main traits of the root system architecture were presented on Table 3.

**Fig. 7.** First plane of the Principal Component Analysis (A) in which the complementary individuals (A11, C04 and T11 were added). Their codes are given also in Table 1. Variables (B) are those presented in Table 3. The traits characterizing the root system architecture (Table 3) were included as active variables (solid arrow and black characters). Other global variables (Table 2) represented in upper case and dotted arrows were included in the PCA as illustrative variables.

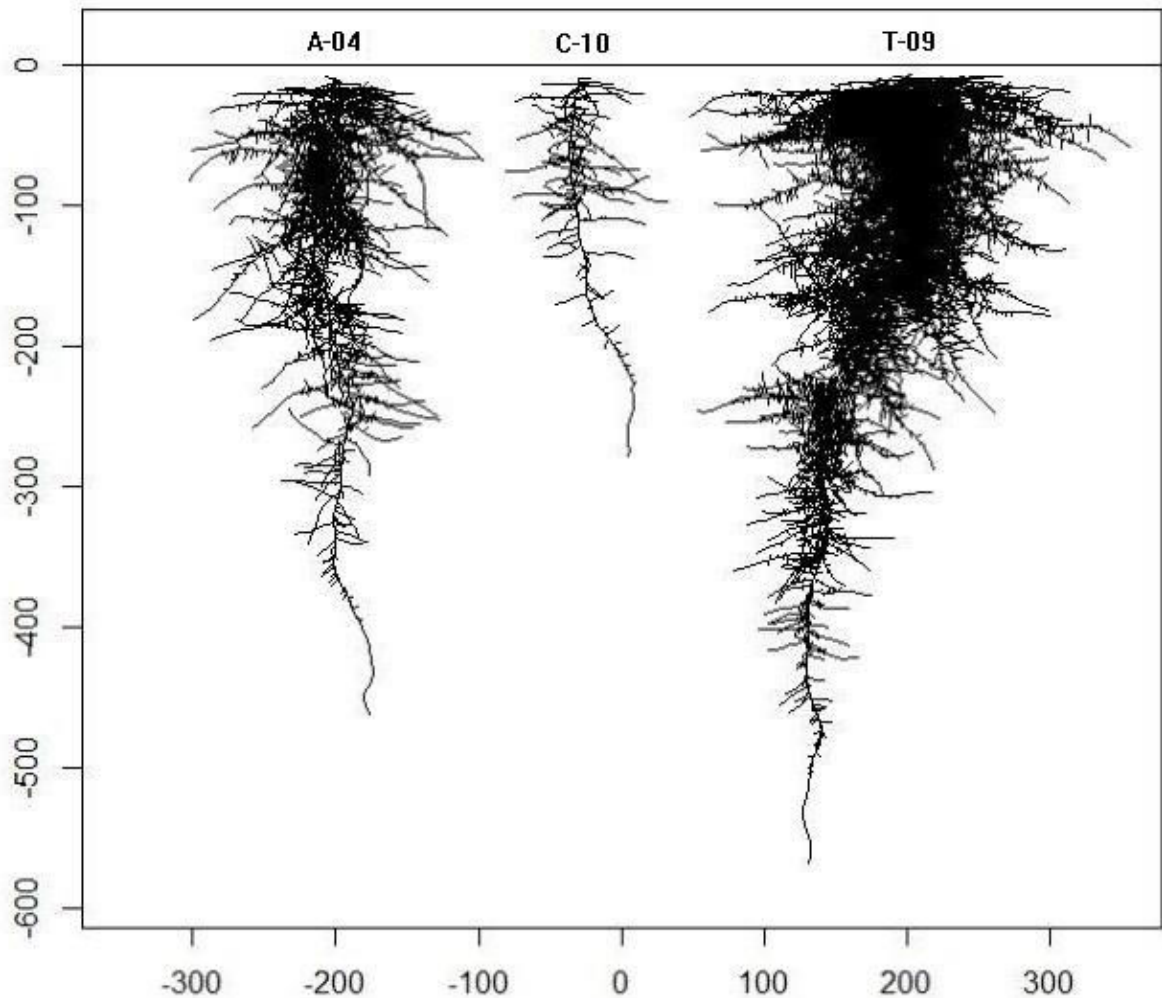


For the overview of all studied genotypes, we performed a PCA on the 32 genotypes. This analysis also separated the three groups and the additional genotypes were inserted into their group (Fig. 7).

The results show also that with increasing of root order, root apical diameter and elongation rate decreased, like the observation made on oaks (Pagès 1995a; Lecompte and Pagès 2007). We also observed that duration before branching was longer for roots of higher order. This result differs from observation on banana (Lecompte, Ozier-Lafontaine et al. 2001) but matches with observation on oaks (Pagès and Serra 1994). This trait may be different for different species.

The synthesis of results can be presented through simulations with the architectural model. It gives a comprehensive idea of the differences, and a dynamic representation of root distribution. The model was estimated for each genotype (Fig. 8), the simulations obtained at 40 days after sowing.

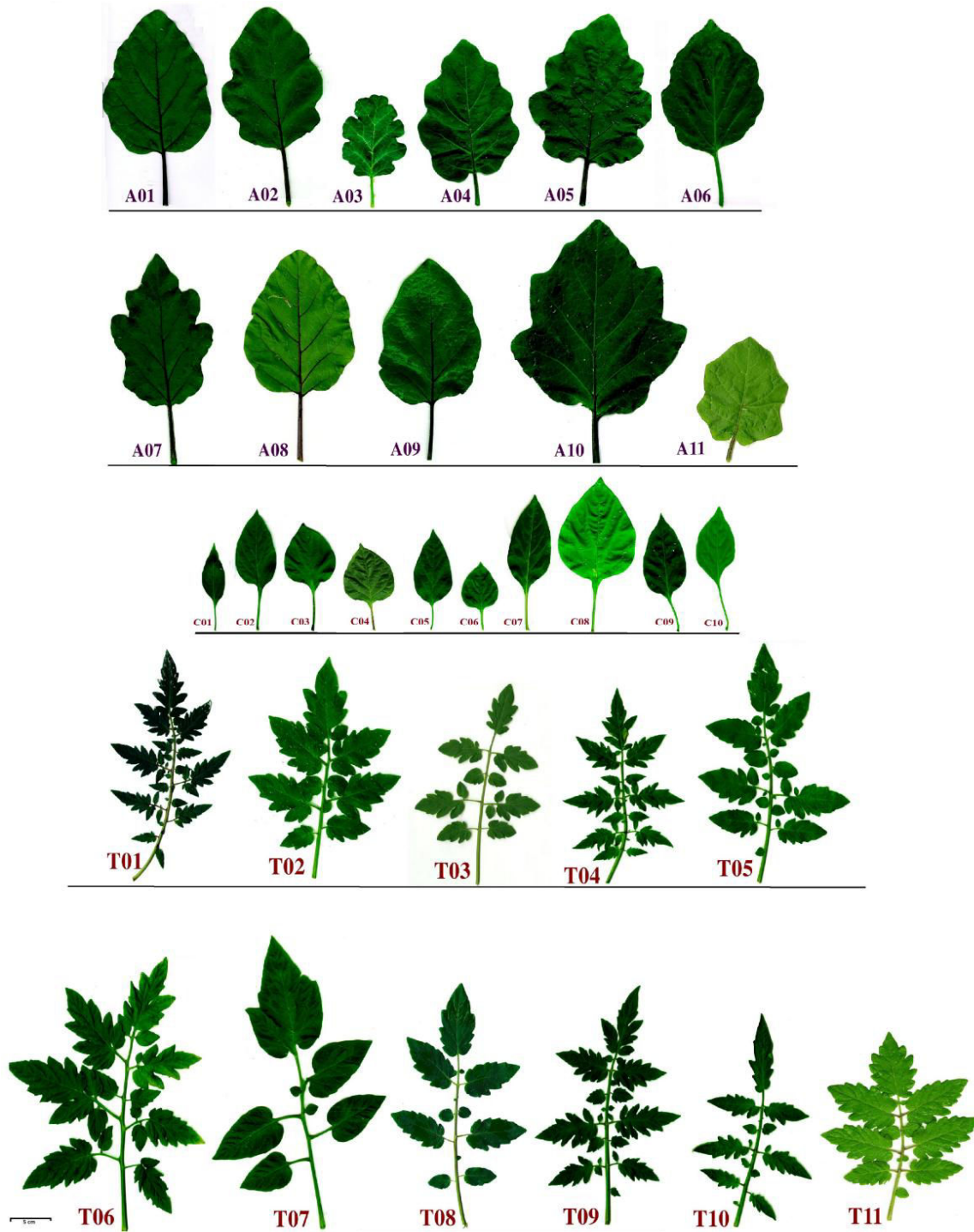
Fig. 8. Simulation of root system architecture for the three groups of studied species.



Note: Their codes, which were given in Table 1, present the particular genotype. Width and depth units are millimeter.

Beside of RSA, the leaves form show also inter- and intra-specific diversity on studied genotypes. We collected the typical leaf form of each genotype which is presented in Fig. 9.

Fig. 9. Typical leaf shape for each genotype about 50 days after sowing.



Note: Their codes are given in Table 1. The bar indicates 5 cm.

#### IV. Conclusions générales et perspectives au chapitre sur l'évaluation des traits de l'architecture sur les 32 géotypes

**Variabilité inter et intra spécifique des traits.** Nous avons montré que les différents traits choisis présentent des différences significatives, et parfois importantes, entre les géotypes. La variabilité inter-spécifique (ou inter-groupe) est généralement plus grande que la variabilité intra-spécifique, ce qui a conduit à une séparation des 3 groupes dans les plans de l'ACP. Cette variabilité d'origine génétique, obtenue dans un environnement favorable commun, est potentiellement intéressante dans l'objectif d'améliorer les caractéristiques du système racinaire pour différentes caractéristiques fonctionnelles.

**Intérêt de ces traits d'architecture racinaire.** Nous avons également montré l'intérêt des traits choisis, pour différentes raisons. Ils ont permis de distinguer les géotypes dans des conditions environnementales communes, donc ils ont bien un déterminisme génétique qui conduit à des différences souvent fortes. Ils correspondent et quantifient de manière synthétique différents processus de développement bien différents (par exemple allongement ou ramification), en ayant un lien direct avec ceux-ci. Ils ont été choisis pour pouvoir être intégrés, grâce à un modèle d'architecture racinaire notamment, afin de prévoir des caractéristiques dynamiques de l'architecture plus ou moins synthétiques qui sont en lien avec le fonctionnement racinaire, comme la distribution spatiale des densités racinaires, ou la profondeur d'enracinement, etc.

**Corrélations entre certains traits.** Ces corrélations se sont exprimées à la fois au sein des groupes et au sein de la population globale. Elles révèlent des compromis ou des régulations physiologiques communes. Elles sont importantes car elles nous aident à explorer les relations fonctionnelles et leurs causalités. Parmi celles-ci, nous avons noté des corrélations à confirmer entre les traits aériens et racinaires, ou entre des traits généraux à la plante (comme le *RGR*) et des traits spécifiques à la croissance racinaire (trait *elong*). La généralité de cette corrélation serait vraiment importante à confirmer.

Sur les 3 aspects mentionnés ci-dessus, il reste bien sûr beaucoup de travail à faire, en élargissant notamment le panel des espèces et des géotypes pour conforter les différentes relations obtenues. Sur des populations de géotypes où des marqueurs ont été cartographiés, il serait intéressant de rechercher des QTL associés aux traits pour aller plus loin dans la connaissance du déterminisme génétique. Diversifier les conditions d'environnement des racines pour étudier la stabilité ou la réponse des traits est également un objectif majeur, que nous poursuivons dans les 2 autres chapitres.

## V. References

- Atger, C., and Edelin, C. 1994. Strategies of underground occupation by the root systems of trees. *Revue d'écologie, la terre et la vie.* **49**: 343-356.
- Bingham, I.J., and Stevenson, E.A. 1993. Control of root growth. Effects of carbohydrates on the extension, branching and rate of respiration of different fractions of wheat roots. *Physiologia Plantarum.* **88**: 149-158.
- Cannon, W.A. 1949. A tentative classification of root systems. *Ecology.* **30**: 542-548.
- Chiatante, D., Di Iorio, A., and Scippa, G.S. 2007. Modification of root architecture in woody plants is possible for the presence of two different mechanisms of lateral root production: The effect of slope in *Spartium junceum* L. seedlings. *Plant Biosystems.* **141**: 502-511.
- Condon, A.G., Richards, R.A., Rebetzke, G.J., and Farquhar, G.D. 2004. Breeding for high water-use efficiency. *Journal of Experimental Botany.* **55**: 2447-2460.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N. et al. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany.* **51**: 335-380.
- Davies, F.T., Olalde-Portugal, V., Alvarado, M.J., Escamilla, H.M., Ferrera-Cerrato, R.C., and Espinosa, J.I. 2000. Alleviating phosphorus stress of Chile ancho pepper (*Capsicum annuum* L. 'San Luis') by arbuscular mycorrhizal inoculation. *Horticultural Science and Biotechnology.* **75**: 655-661.
- De Dorlodot, S., Forster, B., Pagès, L., Price, A., Tuberosa, R., and Draye, X. 2007. Root system architecture: opportunities and constraints for genetic improvement of crops. *Trends in Plant Science.* **12**: 474-482.
- Eissenstat, D.M., Wells, C.E., Yanai, R.D., and Whitbeck, J.L. 2000. Building roots in a changing environment: implications for root longevity. *New Phytologist.* **147**: 33-42
- FAO. 2011. Faostat. <http://faostat.fao.org/>.
- Fisher, R.A. 1921. Some remarks on the methods formulated in a recent article on "The quantitative analysis of plant growth". *Annals of Applied Biology.* **7**: 367-372.
- Freixes, S., Thibaud, M.C., Tardieu, F., and Muller, B. 2002. Root elongation and branching is related to local hexose concentration in *Arabidopsis thaliana* seedlings. *Plant Cell and Environment.* **25**: 1357-1366.
- Gamalero, E., Trotta, A., Massa, N., Copetta, A., Martinotti, M.G., and Berta, G. 2004. Impact of two fluorescent pseudomonads and an arbuscular mycorrhizal fungus on tomato plant growth, root architecture and P acquisition. *Mycorrhiza.* **14**: 185-192.
- Gamalero, E., Pivato, B., Bona, E., Copetta, A., Avidano, L., Lingua, G., and Berta, G. 2010. Interactions between a fluorescent pseudomonad, an arbuscular mycorrhizal fungus and a hypovirulent isolate of *Rhizoctonia solani* affect plant growth and root architecture of tomato plants. *Plant Biosystems.* **144**: 582-591.
- Gautam, M., Singh, A.K., and Johri, R.M. 2012. Root morphology of tomato and brinjal as influenced by Cr toxicity. *Indian Journal of Horticulture.* **69**: 205-208.



- Gough, R.E. 2001. Color of plastic mulch affects lateral root development but not root system architecture in pepper. *Hortscience*. **36**: 66-68.
- Heiser, C. 1987. *Capsicum y cultura: La historia del Chilli*. *Economic Botany*. **41**: 410-410.
- Hunt, R., Causton, D.R., Shipley, B., and Askew, A.P. 2002. A modern tool for classical plant growth analysis. *Annals of Botany*. **90**: 485-488.
- Ibarra-Jimenez, L., Lira-Saldivar, R.H., Valdez-Aguilar, L.A., and Lozano-Del Rio, J. 2011. Colored plastic mulches affect soil temperature and tuber production of potato. *Acta Agriculturae Scandinavica Section B-Soil and Plant Science*. **61**: 365-371.
- ImageJ software. Available from <http://rsbweb.nih.gov/ij/>.
- Koenker, R., and Hallock, K.F. 2001. Quantile regression. *Journal of economic perspectives*. **15**: 143-156.
- Krasilnikov, P.K. 1968. On the classification of the root systems of trees and shrubs. In Ghilanov, M.S. et al. (eds.): *Methods of Productivity Studies in Root Systems and Rhizosphere Organisms*. Leningrad: Nauka (URSS Academy of Sciences): 106-114.
- Kulkarni, M., and Phalke, S. 2009. Evaluating variability of root size system and its constitutive traits in hot pepper (*Capsicum annum* L.) under water stress. *Scientia Horticulture*. **120**: 159-166.
- Le Bot, J., Serra, V., Fabre, J., Adamowicz, S., Draye, X., and Pagès, L. 2010. DART: a software to analyse root system architecture and development from captured images. *Plant and Soil*. **326**: 261-273.
- Le Roux, Y., and Pagès, L. 1994. Développement et polymorphisme racinaire chez de jeunes semis d'hévéa (*Hevea brasiliensis*). *Canadian Journal of Botany*. **72**: 924-932.
- Lecompte, F., Ozier-Lafontaine, H., and Pagès, L. 2001. The relationships between static and dynamic variables in the description of root growth. Consequences for field interpretation of rooting variability. *Plant and Soil*. **236**: 19-31.
- Lynch, J.P. 2007. Roots of the second Green Revolution. *Australian Journal of Botany*. **55**: 493-512.
- Nakano, Y. 2007. Response of tomato root systems to environmental stress under soilless culture. *Jarq-Japan Agricultural Research Quarterly*. **41**: 7-15.
- Pagès, L. 2011. Links between root developmental traits and foraging performance. *Plant, Cell and Environment*. **34**: 1749-1760.
- Pagès, L., and Pellerin, S. 1994. Evaluation of parameters describing the root system architecture of field grown maize plants (*Zea mays* L.). II. Density, length, and branching of first-order lateral roots. *Plant Soil*. **164**: 169-176.
- Pagès, L., Kervella, J., and Chadoeuf, J. 1993. Development of the root system of young peach trees (*Prunus persica* L. Batsch): a morphometrical analysis. *Annals of Botany*. **71**: 369-375.
- Pagès, L., and Picon-Cochard, C. 2014. Modelling the root system architecture of Poaceae. Can we simulate integrated traits from morphological parameters of growth and branching? *New Phytologist*. **204**: 149-158.
- Pagès, L., Serra, V., Draye, X., Doussan, C., and Pierret, A. 2010. Estimating root elongation rates from morphological measurements of the root tip. *Plant and Soil*. **328**: 35-44.

- Peláez-Anderica, E., Rodríguez-Burruezo, A., Prohens, J., and Fita, A. 2011. Root seedling morphology diversity in *Capsicum spp.* Bulletin UASVM Horticulture. **68**: 535-536.
- Picard, D., Jordan, M.O., and Trendel, R. 1985. Rate of appearance of primary roots of maize. 1. Detailed study of one cultivar at one site. Agronomie. **5**: 667-676.
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from <https://www.r-project.org/>.
- Rickman, R.W., Klepper, B., and Ball, D.A. 1995. An algorithm for predicting crown root axes of annual grasses. Agronomy Journal. **87**: 1182-1186.
- Ronco, M.G., Ruscitti, M.E., Arango, M.C., and Beltrano, J. 2008. Glyphosate and mycorrhization induce changes in plant growth and in root morphology and architecture in pepper plants (*Capsicum annuum L.*). Journal of Horticultural Science and Biotechnology. **83**: 497-505.
- Rouhani, I., Vines, H.M., Kormanik, P.P., and Black Jr, C.C. 1987. Effect of number of lateral roots on eggplant growth and yield. Canadian Journal of Plant Science. **67**: 305-313.
- Sutton, R.F., and Tinus, R.W. 1983. Root and root system terminology. Forest Science Monograph. **24**: 135 p.
- Thaler, P., and Pagès, L. 1996. Root apical diameter and root elongation rate of rubber seedlings (*Hevea brasiliensis*) show parallel responses to photoassimilate availability. Physiologia Plantarum. **97**: 365-371.
- Thaler, P., and Pagès, L. 1998. Modelling the influence of assimilate availability on root growth and architecture. Plant and Soil. **201**: 307-320.
- Thomas, T.H. 1999. The physiology of vegetable crops. Ed: H.C. Wien. Plant Growth Regulation. **27**: 137-138.
- Tracy, S.R., Black, C.R., Roberts, J.A., Sturrock, C., Mairhofer, S., Craigon, J., and Mooney, S.J., 2012. Quantifying the impact of soil compaction on root system architecture in tomato (*Solanum lycopersicum*) by X-ray micro-computed tomography. Annals of Botany. **110**: 511-519.
- Varney, G.T., Canny, M.J., Wang, X.L., and McCully, M.E. 1991. The branch roots of *Zea*. I. First order branches, their number, sizes and division into classes. Annals of Botany. **67**: 357-364.
- Weaver, J.E., and Bruner, W.E. 1927. Root development of vegetable crops. Mc Graw-Hill Book Company, Inc., New-York, London, **1<sup>st</sup>** edition.
- Willaume, M., and Pagès, L. 2011. Correlated responses of root growth and sugar concentrations to various defoliation treatments and rhythmic shoot growth in oak tree seedlings (*Quercus pubescens*). Annals of Botany. **107**: 653-662.
- Yamazaki, K., Katano, M., and Kawata, S.I. 1980. The relationship between the number of ears and the number of crown roots on a hill of rice plants. Japanese Journal of Crop Science. **49**: 317-322.
- Yorke, J.S., and Sagar, G.R. 1970. Distribution of secondary root growth potential in the root system of *Pisum sativum*. Canadian Journal of Botany. **48**: 699-704.



## **CHAPITRE 2.**

# **EVALUATION DES TRAITS DE L'ARCHITECTURE DU SYSTEME RACINAIRE EN CONDITIONS HYDROPONIQUES. COMPARAISON AVEC LA CROISSANCE EN POTS SUR SUBSTRAT.**



## **I. Introduction**

La culture hydroponique stricte, c'est-à-dire la culture avec un système racinaire plongeant dans un bain de solution nutritive sans substrat, est une méthode de choix pour visualiser le système racinaire, car le milieu de culture est alors transparent. Si en plus, le système racinaire est contraint à pousser dans un plan contre une paroi transparente du bac de culture, il devient possible de faire des images planes des systèmes racinaires qui peuvent être exploitées pour réaliser des mesures. De plus, la visualisation peut être non destructive, ce qui permet de voir les mêmes plantes à différents stades et favorise ainsi la mesure de traits dynamiques.

Si ce milieu de culture (hydroponique) ressemble au milieu habituel des plantes aquatiques, il est quand même bien différent du milieu sol dans lequel poussent habituellement les plantes qui nous intéressent. La contrainte mécanique est différente, puisque les racines n'ont alors à vaincre qu'une résistance négligeable offerte par le liquide, en comparaison avec des résistances de plusieurs centaines de kilo à quelques méga-pascals qui peuvent être exercées par les sols. Même lorsque le sol est meuble, la racine qui pousse dans un milieu granulaire subit des contacts variables sur sa pointe en croissance. Un autre aspect radicalement différent est celui du contact permanent entre la racine et le liquide en culture hydroponique, alors que ce contact ne se produit que par intermittence, et seulement sur une partie de la surface de la racine en milieu granulaire. Cela peut évidemment modifier les échanges d'eau, d'éléments minéraux et d'oxygène entre les racines et le milieu extérieur.

Comme les racines sont plastiques vis-à-vis de leur environnement, on peut s'attendre à des différences quant aux traits de l'architecture racinaire exprimés suivant ces 2 types de conditions. Il est donc légitime de s'interroger sur l'intérêt des cultures hydroponiques pour évaluer les traits des systèmes racinaires destinés à être cultivés dans des sols. Il faut également souligner que ni les conditions hydroponiques ni les conditions de sol ne sont des conditions standardisées. Il existe des sols (ou des pseudo-sols) de différentes natures dans différents états et des systèmes hydroponiques avec leurs conditions précises. Le pari qui est fait néanmoins est que les 2 types de milieu (sol versus hydroponique) sont suffisamment différents pour qu'il soit utile de faire la comparaison en utilisant un type de chaque.

Eu égard aux différences de conditions, nous pouvons nous attendre à des différences sur les valeurs de traits, qu'il faut quantifier, afin d'étudier plus précisément quels sont les traits stables et quels sont ceux qui sont variables. Par ailleurs, il est nécessaire de faire le rapport de la variabilité environnementale des traits vis-à-vis de leur variabilité génétique, et de voir si les classements des génotypes sont similaires suivant l'environnement dans lequel on les évalue.

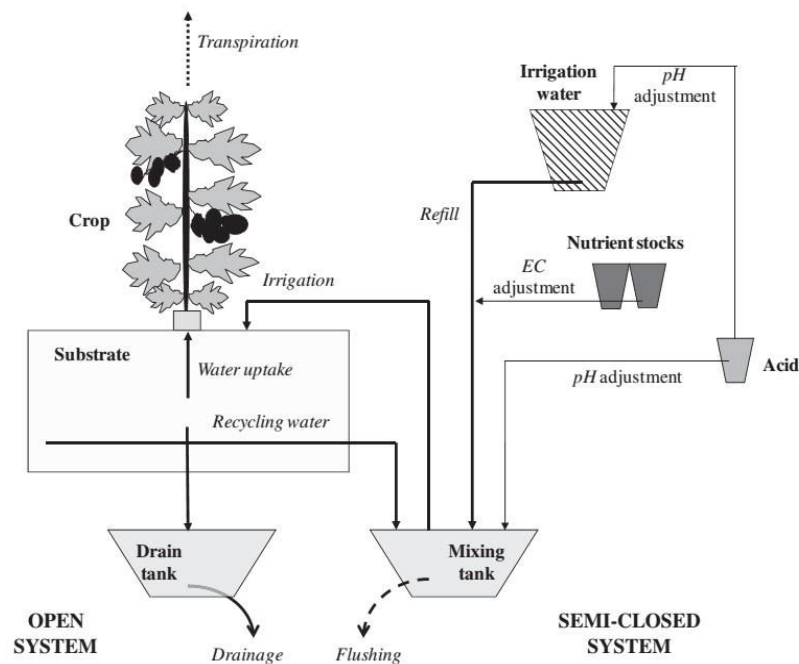
Pour aborder ces questions, nous proposons de comparer les traits que nous avons obtenus en expérimentation sur substrat granulaire (chapitre précédent) avec ceux que nous obtiendrons en culture hydroponique.

## II. Cultures hydroponiques et influence du sol sur l'architecture racinaire

### 2.1. Types de cultures hydroponiques

La technique moderne de culture sans sol est originaire de 1860 environ (Hoagland and Arnon 1950). Aujourd'hui, elle est utilisée en production horticole avec beaucoup de succès (Urrestarazu 2004; Rodríguez-Delfín 2012). On produit ainsi, de manière industrielle, des fruits et légumes ainsi que des plantes ornementales, et on utilise la technique aussi en pépinière (Raviv and Lieth 2008). Elle est également utilisée pour la décontamination de certaines eaux usées (Ignatius, Arunbabu et al. 2014) et pour la recherche en biologie végétale (Rubio, Garcia-Sanchez et al. 2010; Mathieu, Lobet et al. 2015). Il faut noter que les solanacées s'adaptent bien à la culture hydroponique (Rodríguez-Delfín 2012).

**Fig. 1.** Schéma de système semi-fermé et de système ouvert d'après Massa, Incrocci et al. (2010).



**Note:** Le système hydroponique ouvert où l'eau de drainage du substrat n'est pas remise en circulation. Le système hydroponique semi-fermé, avec un système de rinçage périodique.

Les systèmes hydroponiques peuvent être ouverts (sans recirculation) ou fermés (avec capture et recyclage de l'eau de drainage) (Fig. 1). Les systèmes hydroponiques ouverts ont des avantages par rapport aux systèmes fermés, comme leur gestion plus simple (Pardossi, Malorgio et al. 2006; Massa, Incrocci et al. 2011), et souvent une production plus élevée par unité de surface (Sanchez-Del-Castillo, Gonzalez-Molina et al. 2014). Cependant, ces systèmes consomment plus

d'eau. Les systèmes hydroponiques fermés réduisent la consommation d'eau, le lessivage des éléments nutritifs (Kläring 2001; Pardossi, Malorgio et al. 2006; Sonneveld and Voogt 2009; Massa, Incrocci et al. 2011; Sanchez-Del Castillo, Moreno-Perez et al. 2014) et donc la pollution (Vox, Teitel et al. 2010). En plus, ils augmentent l'efficacité d'utilisation des engrais (Ahmed, Cresswell et al. 2000). Mais, la diffusion éventuelle des maladies de racines et la gestion de la salinité de l'eau d'irrigation sont les difficultés principales (Stanghellini, Pardossi et al. 2007; Varlagas, Savvas et al. 2010).

## **2.2. Influence des facteurs environnementaux sur l'architecture du système racinaire**

Les racines sont responsables de l'absorption de l'eau et des nutriments du sol, et les caractéristiques du sol et de sa composition ont une influence directe sur le système racinaire et sur l'ensemble de la plante (Lynch 1995). Nous résumons ici les principaux facteurs environnementaux principaux qui influencent directement les traits racinaires.

L'azote (N), le phosphore (P) et le sulfate (S) sont des nutriments principaux qui ont été signalés responsables de diverses modifications importantes du développement post-embryonnaire (dont l'architecture du système racinaire). C'est le cas pour la croissance des racines, la formation de racines latérales et le développement des poils absorbants. Ces caractéristiques sont sensibles aux variations de la concentration interne et externe des éléments nutritifs (Drew 1975; Casimiro, Beeckman et al. 2003; López-Bucio, Cruz-Ramírez et al. 2003; Nibau, Gibbs et al. 2008).

La disponibilité en nitrate est l'un des déterminants principaux de la morphologie des racines (Zhang and Forde 2000; Hermans, Hammond et al. 2006; Gojon, Nacry et al. 2009) et de la démographie de racines fines (Pregitzer, Zak et al. 1995). Les niveaux faibles de nitrates dans le sol stimulent la longueur des racines latérales (Zhang and Forde 1998). L'augmentation des nitrates induit l'augmentation du taux d'allongement des racines latérales (Zhang, Jennings et al. 1999; Linkohr, Williamson et al. 2002), ainsi que l'accumulation de matière sèche et l'augmentation de la densité de racines latérales chez le maïs (Granato and Raper 1989). Mais il n'y a pas d'effet sur le nombre de racines latérales chez *Arabidopsis* (Zhang, Jennings et al. 1999; Linkohr, Williamson et al. 2002). D'après Zhang, Jennings et al. (1999), une concentration élevée en nitrate inhibe l'élongation des racines latérales en empêchant l'activation méristématique de racines latérales à la post-émergence, sans avoir d'effet sur la racine primaire.

En comparaison de l'azote, le phosphate a des effets différents sur la croissance de la racine primaire et sur la densité des racines latérales, mais il a des effets assez similaires sur l'allongement des racines latérales. Le niveau élevé en P peut conduire à l'arrêt du développement de la racine primaire (Linkohr, Williamson et al. 2002; López-Bucio, Hernández-Abreu et al. 2002). Chez

*Arabidopsis*, une concentration limite de P (moins de 50  $\mu\text{M}$ ) induit aussi l'arrêt de la croissance des racines primaires, mais il conduit à une stimulation de la croissance des racines latérales (López-Bucio, Hernández-Abreu et al. 2002). La limitation en P induit également l'augmentation de la formation de racines latérales, et favorise la formation de poils absorbants (Bates and Lynch 1996; Ma, Bielenberg et al. 2001; Williamson, Ribrioux et al. 2001; Linkohr, Williamson et al. 2002; Sánchez-Calderón, López-Bucio et al. 2005). La limitation en P peut induire un programme déterminé de développement de racines latérales, avec le centre quiescent qui pourrait agir comme un capteur de signaux de l'environnement (Sánchez-Calderón, López-Bucio et al. 2005).

La privation de sulfate induit l'augmentation du nombre et de l'allongement de racines latérales, et la Nitrilase3 pourrait être impliquée dans la réponse à la privation de sulfate (Kutz et al. 2002).

La disponibilité en eau du sol est un facteur important pour la croissance des racines (Yavitt and Wright 2001). Une corrélation positive significative a été trouvée entre la vitesse d'allongement des racines fines (< 2 mm chez les *Eucalyptus*) et la teneur en eau du sol (Thongo M'bou, Jourdan et al. 2008). Le stress hydrique sévère réduit le nombre de racines latérales, à travers la réduction de l'initiation des racines latérales (van der Weele, Spollen et al. 2000).

Dans de nombreuses expérimentations, l'augmentation de la résistance et aussi de la densité apparente du sol ont entraîné une réduction de la longueur des racines primaires et des racines latérales (Dexter 1987; Misra and Gibbons 1996; Lecompte, Pagès et al. 2005; Tracy, Black et al. 2012), ou de la vitesse d'allongement des racines (Bengough and Young 1993; Bécel, Vercambre et al. 2012). En même temps, il y a une augmentation du diamètre des racines (Schuurman 1965; Materechera, Alston et al. 1992; Misra and Gibbons 1996; Thaler and Pagès 1997; Tracy, Black et al. 2012) ainsi que de la densité des poils racinaires et des racines latérales (Misra and Gibbons 1996). Par contre, il y a réduction de la densité de racines chez la pomme de terre (Stalham, Allen et al. 2007) et chez la pêche (Bécel, Vercambre et al. 2012). Il n'y a aucun effet sur le diamètre des racines latérales chez le bananier (Lecompte, Pagès et al. 2005). Les vitesses d'allongement des racines d'espèces de dicotylédones sont généralement moins affectées par l'impédance mécanique du sol que celles des espèces monocotylédones (Materechera, Dexter et al. 1991).

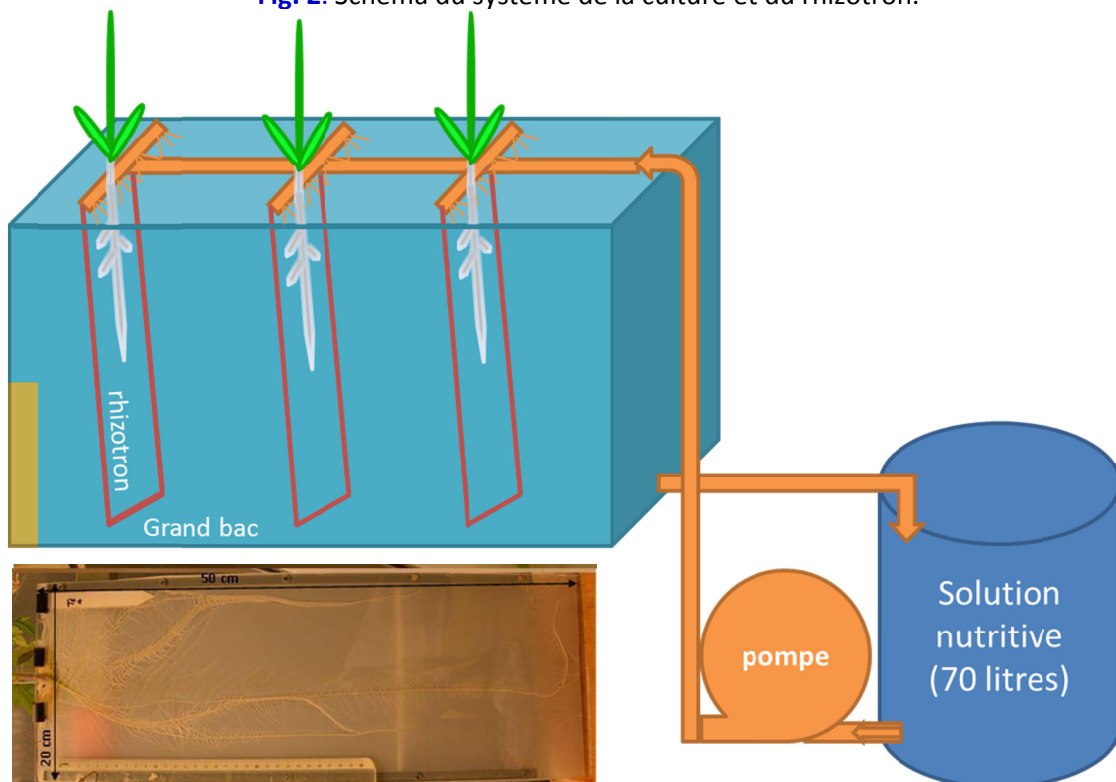
Les études récentes qui traitent de l'effet de facteurs du milieu ont généralement porté sur un nombre très limité d'espèces ou de cultivars, et se sont focalisées sur quelques traits ciblés du développement racinaire (e. g. masse totale, longueur ou nombre de racines). De manière originale par rapport à ces travaux, nous proposons l'étude simultanée de nombreux traits de l'architecture (comme au chapitre précédent), en analysant les réponses sur de nombreux génotypes de solanacées répartis entre les 3 groupes (aubergines, piments, tomates).

### III. Protocoles expérimentaux

#### 3.1. Dispositifs expérimentaux

Nous avons créé un système de culture hydroponique avec 40 rhizotrons (20 x 50 cm). Chaque rhizotron est constitué d'une plaque en plastique transparente couverte d'une toile à bluter maintenue par deux barres en PVC. Les 40 rhizotrons sont installés dans un grand bac en PVC avec une inclinaison de 10 degrés par rapport à la verticale pour favoriser le ruissellement de la solution nutritive. La solution nutritive est mise en circulation entre une cuve de 70 litres et le bac de culture grâce à une pompe électrique. Les plantes sont arrosées par la solution nutritive qui circule par des petits trous dans des tubes. Les systèmes racinaires peuvent absorber l'eau et les minéraux qui circulent sur la toile à bluter. La solution est récupérée dans la cuve où elle s'écoule par gravité. C'est donc un système de circulation fermé (Fig. 2).

Fig. 2. Schéma du système de la culture et du rhizotron.



La solution nutritive est la solution Hoagland/5 (9.53g  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ; 12.2g  $\text{K}_2\text{SO}_4$ ; 12.40g  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ ; 33.14g  $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ ; 25.88g  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ ; 1.1g  $\text{Fe-EDTA} \cdot \text{H}_2\text{O}$ ; 7.0ml Kanieftra 6Fe pour 70 litres de l'eau potable). Elle est maintenue à la température de 20°C, et son pH est maintenu à 5,5 - 6.0 par addition de  $\text{HNO}_3$  tous les 7 jours si nécessaire. Par ailleurs, la solution nutritive est complètement renouvelée toutes les 3 semaines. L'expérimentation est effectuée dans le phytotron, à l'INRA de PACA, Domaine Saint-Paul, Site Agroparc, N 43° 55' 3.90'' E 4° 52' 46.98'', sous une température jour/nuit de 23/20°C. La photopériode est 12 heures. Le rayonnement photosynthétiquement actif était de 350 à 400  $\mu\text{mol} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  à la hauteur des plantes.



L'expérimentation a été effectuée en 3 phases: du 01/03/2013 au 10/04/2013 pour les tomates; du 27/08/2013 au 10/11/2013 pour les aubergines; du 12/11/2013 au 25/3/2014 pour les poivrons et le génotype complémentaire de tomate (T11). A cause d'une livraison tardive des graines, cette expérimentation a été effectuée sur 31 génotypes au total (pas de A11).

Le semis de 3 graines est effectué directement sur le haut du rhizotron en utilisant du papier filtre humide. La date de germination a été notée. On laisse ensuite une seule plante par rhizotron, donc, il y a 4 plantes (répétitions) pour chaque génotype.

### **3.2. Suivis dynamiques**

Pendant l'expérimentation, nous avons pris des images haute résolution en utilisant un appareil photo de 24 mégapixels (Nikon D3200). Les photos des rhizotrons ont été prises tous les deux jours. Sur les photos, nous avons mesuré ensuite la longueur, le diamètre apical et la longueur de zone apicale non ramifiée (*LZANR*) pour le pivot et pour une dizaine de racines latérales par plante. Grâce à ces données dynamiques, nous avons pu calculer les vitesses de croissance journalières, les relations entre diamètre apical et vitesse de croissance et les durées de développement des primordia. Les mesures ont été faites sur les photos en utilisant le logiciel gratuit "Image J" (<http://imagej.nih.gov/ij/>).

### **3.3. Protocole des récoltes**

Nous avons récolté des plantes à 3 dates différentes, ce qui nous a permis d'analyser le développement des plantes entières.

La partie aérienne est décrite de façon sommaire par quelques indicateurs: la surface foliaire (cm<sup>2</sup>); la matière fraîche et sèche (g) de la tige, des feuilles et des racines. Les mêmes protocoles d'échantillonnage des racines que dans l'expérimentation en pots ([voir la méthode dans chapitre 1](#)) ont été utilisés.

### **3.4. Analyse des images scannées**

Les images scannées de racines ont été analysées à l'aide de deux logiciels spécifiques différents pour récupérer les données de longueur, de nombre de racines latérales, et du diamètre apical de chaque racine. Ce sont les logiciels "DART" ([Le Bot, Serra et al. 2010](#)) et "Image J" (<http://imagej.nih.gov/ij/>).

### **3.5. Analyse des données**

Toutes les analyses des données, calculs statistiques, et analyses de la variance ont été effectués en utilisant le logiciel statistique libre R (<https://www.r-project.org/>).

Pour évaluer l'effet de facteurs sur différentes variables, nous avons utilisé l'anova (analysis of variance) en utilisant des coefficients d'erreur de "Student".

## IV. Résultats

### 4.1. Développement global des plantes

#### 4.1.1. Evaluation du développement global des plantes dans la culture hydroponique

Pour évaluer le développement global des plantes, nous avons calculé un ensemble d'indicateurs utilisés en écologie. Ce sont le taux de croissance relative pour la surface foliaire (*RLAGR*,  $\text{jour}^{-1}$ ), et pour la matière sèche de plante (*RGR*,  $\text{jour}^{-1}$ ). Nous avons analysé également deux autres traits globaux: la proportion de la matière sèche de racines par rapport à la matière sèche totale du plant (*PROOT*) et la teneur de matière sèche des racines (*RTD*, rapport matière sèche sur matière fraîche). Les résultats sont résumés dans le [tableau 1](#).

Les résultats montrent que les indices globaux de plantes sont différents entre les génotypes et aussi entre les espèces. Cependant, les différences ne sont pas significatives. Les tomates ont le taux de croissance relative le plus élevé (0.214, 0.229), les piments ont les plus faibles (0.128, 0.147) et les aubergines sont intermédiaires (0.18, 0.202) pour *RLAGR*, *RGR* respectivement.

Nous observons que la proportion de matière sèche de racines et la teneur de matière sèche de racines sont significativement différentes entre les génotypes ( $P < 2.2 \times 10^{-16}$  pour *PROOT* et  $P < 7.198 \times 10^{-13}$  pour *RTD*). Ils sont plus élevés chez les piments (0.26 et 0.075), ensuite chez les aubergines (0.171 et 0.074) et plus faibles chez les tomates (0.124 et 0.056) pour *PROOT* et *RTD* respectivement. Donc, dans les 3 groupes d'espèces étudiées, les piments ont investi relativement plus de biomasse dans leur système racinaire, ensuite les aubergines, puis les tomates.

**Tableau 1.** Taux de croissance relative par jour pour la surface foliaire (*RLAGR*), pour la matière sèche de la plante entière (*RGR*); proportion de la matière sèche de racines pour la matière sèche totale du plant (*PROOT*), teneur en matière sèche des racines (*RTD*).

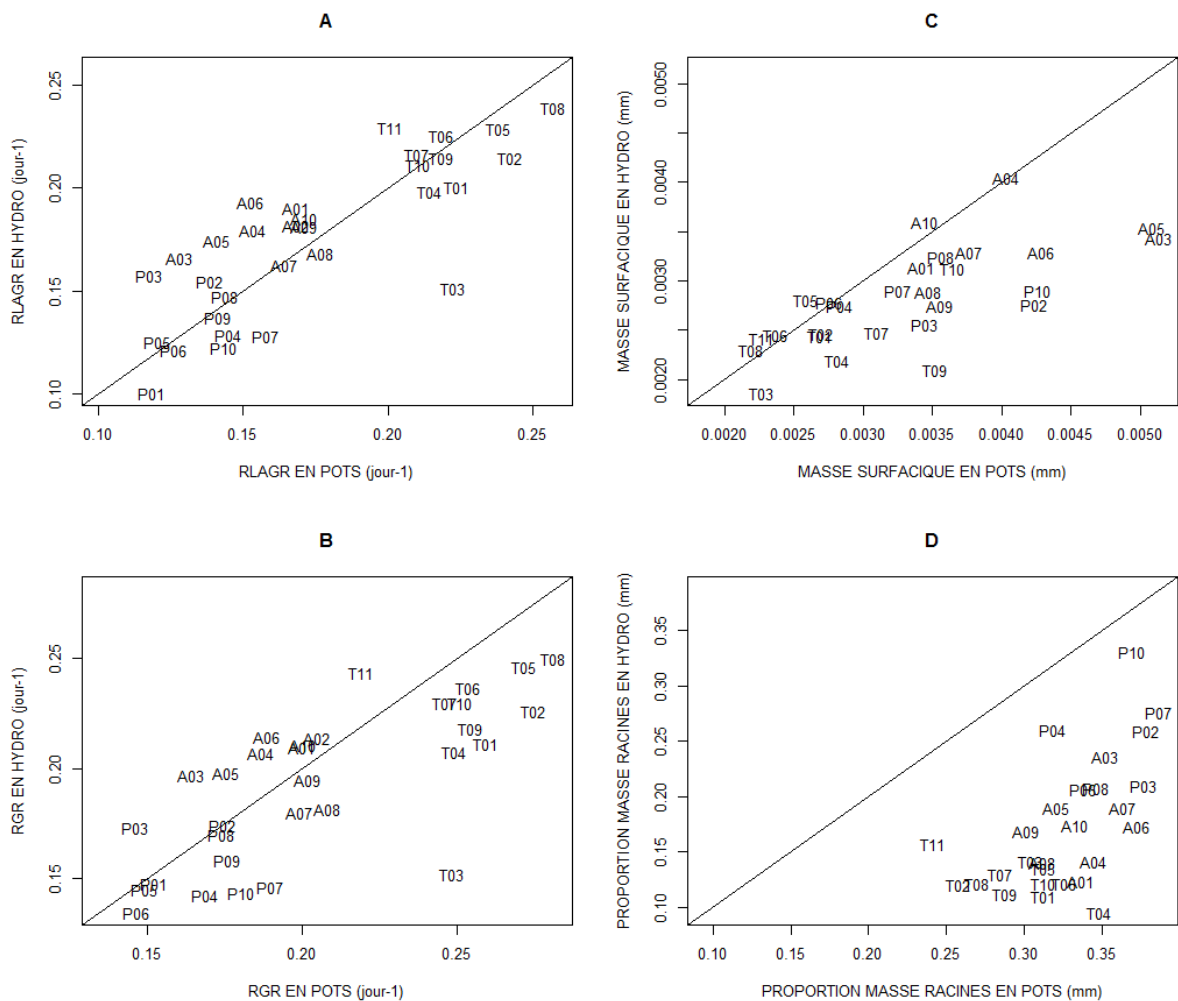
Géno	A01	A02	A03	A04	A05	A06	A07	A08	A09	A10	M	
<b>RLAGR</b>	0.190	0.181	0.166	0.179	0.174	0.193	0.163	0.168	0.181	0.185	<b>0.180</b>	
<b>RGR</b>	0.209	0.213	0.197	0.207	0.198	0.215	0.180	0.182	0.195	0.211	<b>0.202</b>	
<b>PROOT</b>	0.123	0.171	0.236	0.142	0.190	0.173	0.190	0.140	0.168	0.174	<b>0.171</b>	
<b>RTD</b>	0.064	0.074	0.094	0.071	0.080	0.069	0.074	0.077	0.071	0.066	<b>0.074</b>	
Géno	P01	P02	P03	P04	P05	P06	P07	P08	P09	P10	M	
<b>RLAGR</b>	0.100	0.155	0.158	0.128	0.125	0.121	0.128	0.147	0.137	0.123	<b>0.128</b>	
<b>RGR</b>	0.148	0.174	0.173	0.142	0.145	0.135	0.146	0.170	0.158	0.143	<b>0.147</b>	
<b>PROOT</b>	0.265	0.259	0.210	0.260	0.270	0.21	0.28	0.21	0.26	0.33	<b>0.260</b>	
<b>RTD</b>	0.070	0.065	0.054	0.077	0.090	0.077	0.078	0.073	0.089	0.075	<b>0.075</b>	
Géno	T01	T02	T03	T04	T05	T06	T07	T08	T09	T10	T11	M
<b>RLAGR</b>	0.201	0.214	0.151	0.198	0.229	0.225	0.216	0.239	0.214	0.211	0.229	<b>0.214</b>
<b>RGR</b>	0.211	0.226	0.151	0.207	0.246	0.237	0.229	0.250	0.218	0.230	0.243	<b>0.229</b>
<b>PROOT</b>	0.101	0.120	0.142	0.109	0.135	0.12	0.13	0.12	0.11	0.12	0.16	<b>0.124</b>
<b>RTD</b>	0.061	0.055	0.056	0.063	0.066	0.056	0.056	0.056	0.054	0.060	0.051	<b>0.056</b>

**Note:** Les codes correspondent aux génotypes. M est la valeur de la médiane pour chaque groupe d'espèces.

4.1.2. Comparaison des traits globaux de développement avec la culture en pots

Les résultats des deux expérimentations montrent que des traits globaux de développement de plante (*RLAGR*, *RGR*) sont les plus élevés chez les tomates, ensuite chez les aubergines et plus faible chez les piments (Fig. 3A, B). Par ailleurs, les piments ont les proportions de matière sèche de racines les plus hautes, ensuite les aubergines et puis les tomates (Fig. 3D). Les aubergines ont la masse surfacique la plus élevée, ensuite des piments et elle est plus faible chez les tomates (Fig. 3C)

**Fig. 3.** Comparaison des traits globaux de développement de plantes entre la culture hydroponique et la culture en pots.



**Note:** Comparaisons entre la culture hydroponique et la culture en pots sur le taux de croissance relative pour la surface foliaire (A), pour la matière sèche des plantes entières (B), pour la masse surfacique des feuilles (C), et la proportion de matière sèche de racines (D). La ligne continue est la bissectrice. Les codes correspondent aux génotypes.

Nous observons des différences entre les deux conditions de culture: la proportion de matière sèche de racines et la masse surfacique des feuilles sont plus élevées dans la culture en pots (Fig. 3C, D). La différence est significative pour *PROOT* ( $P=0.000248$ ). Les taux de croissance relative des plantes ne sont pas significativement différents. Nous avons quand même observé que les

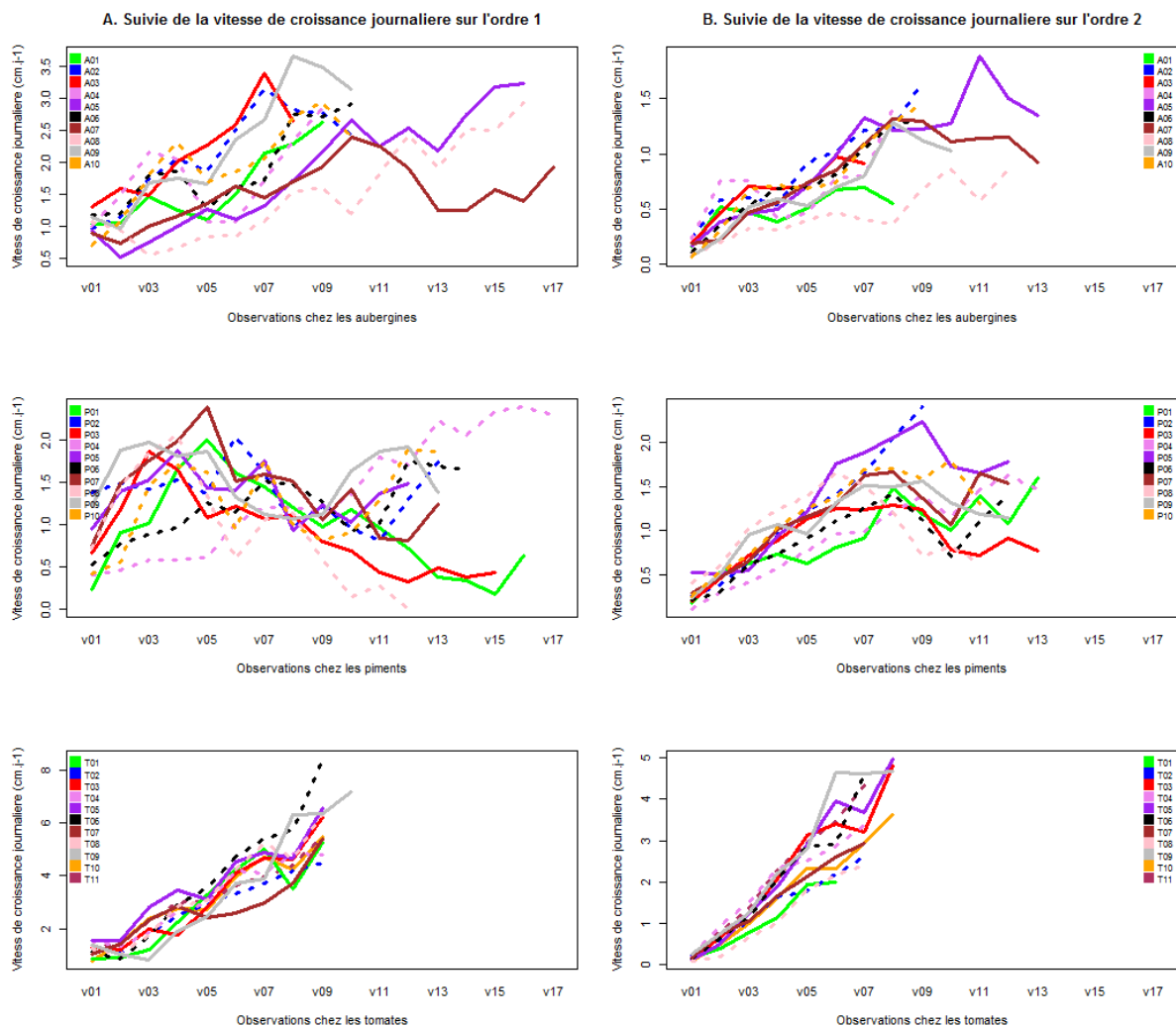
tomates et les piments semblaient être plus développés dans la culture en pots, alors que les aubergines présentaient des niveaux de développement tout à fait similaires dans les deux conditions de culture.

## 4.2. Analyse des traits dynamiques de l'architecture

### 4.2.1. Evolution des vitesses de croissance au cours du temps

Nous avons suivi la croissance de racines principales et de latérales pendant 35 jours environ après la germination (JAG). Les résultats montrent que la vitesse de la croissance journalière augmente au cours du temps, sauf sur les piments où elle augmente au début, et diminue ensuite (Fig. 4).

**Fig. 4.** Vitesse de de croissance journalière au cours du temps sur l'ordre 1 (A) et sur l'ordre 2(B).



**Note:** v1, 2, 3, 4, etc. correspondent aux vitesses de croissance aux différentes observations. Les codes correspondent aux génotypes.

Pour les pivots (Fig. 4A), les vitesses de croissance journalières sont différentes suivant les génotypes et les espèces: 2.66 (cm.j<sup>-1</sup>) aux 16-18 (JAG) chez les aubergines; 2.01 (cm.j<sup>-1</sup>) aux 9-10

(JAG) chez les piments; et 7.16 (cm.j<sup>-1</sup>) aux 18-20 (JAG) chez les tomates en moyenne. Il faut noter que les valeurs chez les tomates sont probablement sous-estimées car le fond du rhizotron avait été atteint.

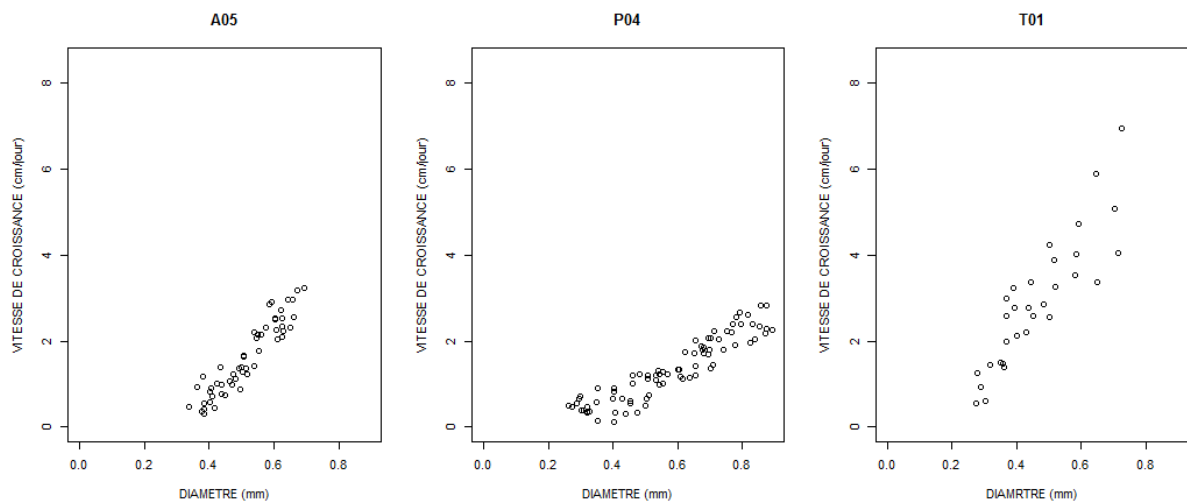
Les vitesses de croissance suivent des évolutions sensiblement différentes suivant les espèces. Sur aubergines et tomates, les vitesses augmentent (surtout sur tomates d'ailleurs) tandis qu'elles semblent plus variables et fluctuantes sur les piments.

Pour les racines latérales (Fig. 4B), on observe sensiblement les mêmes patrons d'évolution des vitesses. Elles ont des valeurs plus faibles que sur les racines d'ordre 1 et elles sont également différentes suivant les espèces: 1.25 (cm.j<sup>-1</sup>) aux 18 jours après émergence (JAE) chez les aubergines; 1.56 (cm.j<sup>-1</sup>) aux 16 (JAE) chez les piments; 4.5 (cm.j<sup>-1</sup>) aux 16 (JAE) chez les tomates.

#### 4.2.2. Evolution de diamètre apical et relation avec la vitesse de croissance

Les analyses montrent que le diamètre apical de racine augmente aussi au cours du temps et la relation positive entre la vitesse de croissance journalière et son diamètre apical est confirmée (Fig. 5).

**Fig. 5.** Relation entre la vitesse de croissance journalière et le diamètre apical de racine d'ordre 1.



**Note:** Les codes correspondent aux génotypes illustrés.

Une différence de la pente de vitesse de croissance versus le diamètre apical est également observée selon des génotypes et des espèces avec les tomates en premier (8.09 cm.j<sup>-1</sup>.mm<sup>-1</sup>), puis les aubergines (4.95 cm.j<sup>-1</sup>.mm<sup>-1</sup>), et les piments (3.60 cm.j<sup>-1</sup>.mm<sup>-1</sup>) (Tableau 2).

**Tableau 2.** Pente de la vitesse de croissance versus le diamètre apical (*elong*) ( $\text{cm}\cdot\text{j}^{-1}\cdot\text{mm}^{-1}$ ) et la durée de développement des primordia (*dbb*) (jours) sur les racines principales.

<b>Géno</b>	<b>A01</b>	<b>A02</b>	<b>A03</b>	<b>A04</b>	<b>A05</b>	<b>A06</b>	<b>A07</b>	<b>A08</b>	<b>A09</b>	<b>A10</b>	<b>M</b>	
<b>elong</b>	4.10	4.93	5.61	5.16	4.04	4.96	4.15	3.61	5.72	5.13	<b>4.95</b>	
<b>dbb</b>	3.71	3.71	3.15	3.70	5.01	3.87	4.77	4.84	3.77	3.51	<b>3.74</b>	
<b>Géno</b>	<b>P01</b>	<b>P02</b>	<b>P03</b>	<b>P04</b>	<b>P05</b>	<b>P06</b>	<b>P07</b>	<b>P08</b>	<b>P09</b>	<b>P10</b>	<b>M</b>	
<b>elong</b>	<b>3.38</b>	3.99	3.22	2.79	3.42	3.78	4.69	3.88	4.08	3.32	<b>3.60</b>	
<b>dbb</b>	4.90	5.40	5.65	5.13	6.39	5.61	5.58	4.95	5.53	5.22	<b>5.47</b>	
<b>Géno</b>	<b>T01</b>	<b>T02</b>	<b>T03</b>	<b>T04</b>	<b>T05</b>	<b>T06</b>	<b>T07</b>	<b>T08</b>	<b>T09</b>	<b>T10</b>	<b>T11</b>	<b>M</b>
<b>elong</b>	7.58	7.52	9.53	7.50	8.96	8.00	9.08	8.95	6.36	8.09	8.30	<b>8.09</b>
<b>dbb</b>	2.69	2.85	2.61	2.77	2.84	2.81	2.71	2.48	2.82	2.63	2.82	<b>2.77</b>

**Note:** Les codes correspondent aux génotypes. M est la valeur de la médian pour chaque groupe d'espèces.

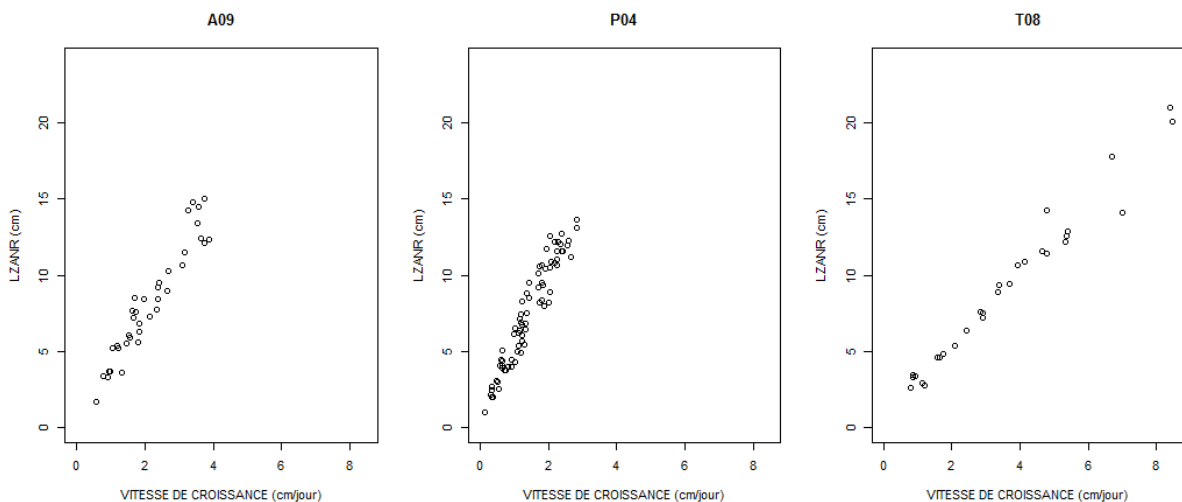
#### 4.2.3. Durée de développement des primordia

Dans cette expérimentation, nous avons mesuré en même temps la vitesse de croissance journalière et la LZANR. Nous pouvons donc estimer précisément la durée de développement des primordia (*dbb*). Pour cela, nous calculons le paramètre "*dbb*" (durée de développement des primordia, en jours) par la formule suivante.

$$dbb_{(i)} = LZANR_i / Vc_i \text{ (jours).} \quad \text{avec } LZANR_i, \text{ la longueur de la zone apicale non ramifié (cm) et } Vc_i, \text{ la vitesse de croissance journalière (cm}\cdot\text{j}^{-1}\text{) au moment de mesure "i".}$$

La corrélation linéaire entre la LZANR et la vitesse de croissance journalière est confirmée et la durée de développement des primordia peut être estimée avec une bonne fiabilité (Fig. 6). Les analyses montrent aussi que la durée de développement des primordia est différente suivant les espèces (Tableau 2): plus courtes chez les tomates (2.77 jours), intermédiaire chez les aubergines (3.74 jours) et plus longue chez les piments (5.47 jours).

**Fig. 6.** Relation linéaire entre la vitesse de croissance journalière et la longueur de la zone apicale non-ramifiée sur les racines d'ordre 1.

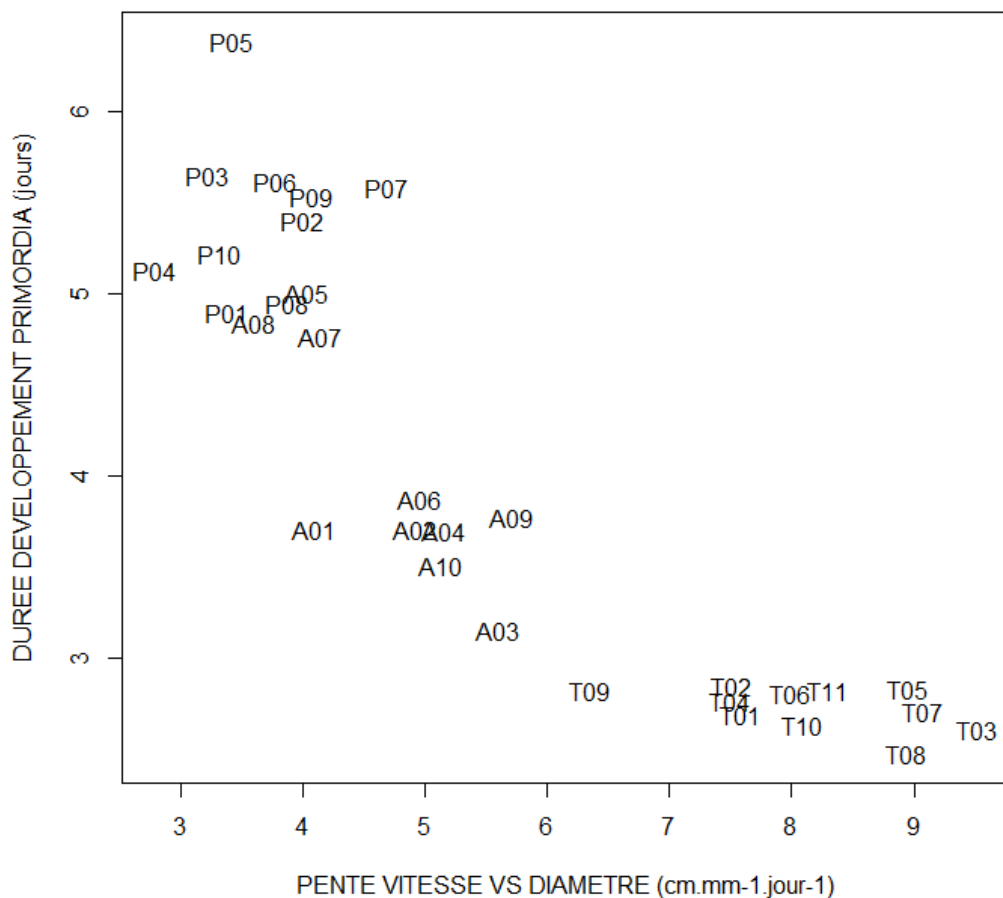


**Note:** Les codes correspondent aux génotypes illustrés.

Une corrélation intéressante entre la *dbb* et *elong* est observée ( $R=-0.88$ ,  $P=5.643 \times 10^{-11}$ , Fig. 7). Nous trouvons que parmi les 3 groupes d'espèces étudiées, les tomates ont la pente de la vitesse de croissance versus le diamètre apical la plus élevée et leurs durées de développement des primordia sont plus courtes. Au contraire, les racines de piments s'allongent plus lentement, et ce sont les génotypes dont la durée de développement des primordia est la plus longue. Les aubergines sont en position intermédiaire.

Cette corrélation existe également dans chaque groupe d'espèces. Cependant, elle est plus claire chez les tomates et les aubergines que chez les piments.

**Fig. 7.** Corrélation entre durée de développement des primordia et pente de la vitesse de croissance versus le diamètre apical sur les racines d'ordre 1.



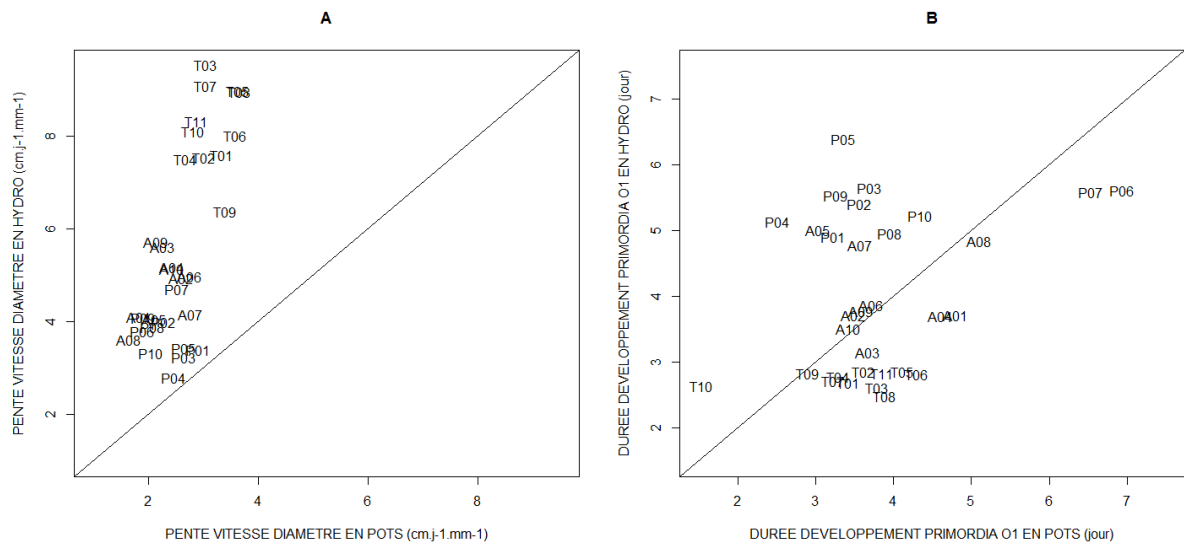
**Note:** Les codes correspondent aux génotypes étudiés.

#### 4.2.4. Comparaison des traits dynamiques avec l'expérimentation en pots

Sur base des données dynamiques dans la culture hydroponique sur la vitesse de croissance et la durée de développement des primordia des racines d'ordre 1, nous avons réalisé une comparaison avec les résultats obtenus par la culture en pots.

Nous observons des points communs: la pente d'estimation de coefficient de la vitesse de croissance versus son diamètre apical est plus forte chez les tomates, puis viennent les piments, et elle est plus faible chez les aubergines; la vitesse de croissance moyenne pour chaque ordre de racines est plus rapide chez les tomates, puis viennent les aubergines et les piments. Par contre, nous observons que la pente de la relation vitesse de croissance versus diamètre, ainsi que la vitesse de croissance augmentent fortement dans la culture hydroponique par rapport à la culture en pots (Fig. 8A). La différence est significative statistiquement ( $P=8.031 \times 10^{-7}$ ).

**Fig. 8.** Comparaison de la pente de vitesse de croissance versus le diamètre apical (A) et de la durée de développement des primordia (B) sur les racines d'ordre 1 avec la culture en pots.



**Note:** La ligne continue est la ligne bissectrice. Les codes correspondent aux génotypes.

En comparant avec la durée de développement des primordia en culture en pots, des similitudes sont observées: la durée de développement des primordia est plus courte chez les tomates, ensuite chez les aubergines et plus longue chez les piments. Cependant, la durée de développement des primordia est significativement plus faible dans la culture en pots pour des piments mais plus faible chez les tomates et équivalente chez les aubergines (Fig. 8B).

Cependant, ce sont des comparaisons relatives parce que les données en pots sont estimées par modèle, alors que les données dynamiques en hydroponique sont directement obtenues par des mesures.

### 4.3. Analyse du diamètre apical

#### 4.3.1. Variations du diamètre apical dans la culture hydroponique

Dans cette expérimentation, nous trouvons que le système racinaire possède des racines jusqu'à l'ordre 5 aux dernières excavations. Mais comme le nombre de racine d'ordre 5 est faible,



nous avons analysé les données sur les 4 premiers ordres de racines séquentielles et sur les racines adventives. Les résultats principaux sur le diamètre apical et sur la ramification sont présentés dans le [Tableau 3](#).

**Tableau 3.** Diamètres apicaux extrêmes (*dmin* et *dmax*) (mm), amplitude de diamètre apical de racine (*drange*), et pente du modèle de hiérarchie des diamètres lors de la ramification (*hiera*).

Geno	A01	A02	A03	A04	A05	A06	A07	A08	A09	A10	M	
<b>dmin</b>	0.13	0.14	0.14	0.14	0.15	0.13	0.15	0.15	0.15	0.15	<b>0.13</b>	
<b>dmax</b>	0.634	0.644	0.694	0.528	0.678	0.598	0.668	0.759	0.650	0.638	<b>0.76</b>	
<b>drange</b>	1.32	1.29	1.33	1.16	1.28	1.29	1.27	1.34	1.25	1.24	<b>1.28</b>	
<b>hiera</b>	0.166	0.158	0.191	0.171	0.172	0.136	0.167	0.154	0.125	0.186	<b>0.162</b>	
Geno	P01	P02	P03	P04	P05	P06	P07	P08	P09	P10	M	
<b>dmin</b>	0.16	0.19	0.19	0.19	0.17	0.16	0.16	0.17	0.18	0.18	<b>0.16</b>	
<b>dmax</b>	0.520	0.506	0.422	0.882	0.542	0.477	0.587	0.507	0.596	0.663	<b>0.88</b>	
<b>drange</b>	1.06	0.91	0.76	1.29	1.04	1.0	1.14	1.0	1.07	1.15	<b>1.05</b>	
<b>hiera</b>	0.167	0.102	0.143	0.122	0.111	0.142	0.133	0.139	0.124	0.106	<b>0.129</b>	
Geno	T01	T02	T03	T04	T05	T06	T07	T08	T09	T10	T11	M
<b>dmin</b>	0.13	0.13	0.12	0.14	0.12	0.13	0.13	0.12	0.12	0.11	0.15	<b>0.11</b>
<b>dmax</b>	0.717	0.877	0.521	0.593	0.804	0.743	0.623	0.742	0.673	0.776	0.780	<b>0.88</b>
<b>drange</b>	1.39	1.48	1.25	1.24	1.48	1.4	1.31	1.44	1.39	1.5	1.35	<b>1.39</b>
<b>hiera</b>	0.179	0.125	0.067	0.191	0.162	0.128	0.102	0.095	0.087	0.114	0.083	<b>0.121</b>

**Note:** *dmin*, diamètre apical minimum calculé par le quantile de 0.02; *dmax*, diamètre apical maximum sur ordre 1 (quantile de 0.9); *drange*, l'amplitude de diamètre apical de racine est calculé par la formule:  $drange = 2 * (dmax - dmin) / (dmax + dmin)$ ; M est la valeur de médian pour chaque groupe d'espèces. Les codes correspondent aux génotypes.

Les résultats montrent que le diamètre apical est plus gros chez les piments (0.16 à 0.88 mm), ensuite chez les aubergines (0.13 à 0.76 mm) et plus petit chez tomates (0.11 à 0.88 mm). Le diamètre apical diminue suivant l'augmentation d'ordre de racines. L'analyse de variance pour l'ordre de racines et pour le génotype montre que le diamètre apical est significativement différent ( $P < 2.2 \times 10^{-16}$  pour les deux facteurs).

L'amplitude de diamètre apical des racines (*drange*) va de 0.758 à 1.5. Cette amplitude est plus large chez les tomates (1.39), puis chez les aubergines (1.28) et plus étroite chez les piments (1.05).

La pente du modèle de hiérarchie des diamètres lors de la ramification (*hiera*) est la plus forte chez les aubergines (0.162), puis chez les piments (0.129) et plus faible chez les tomates (0.121).

#### 4.3.2. Comparaison du diamètre apical avec la culture en pots

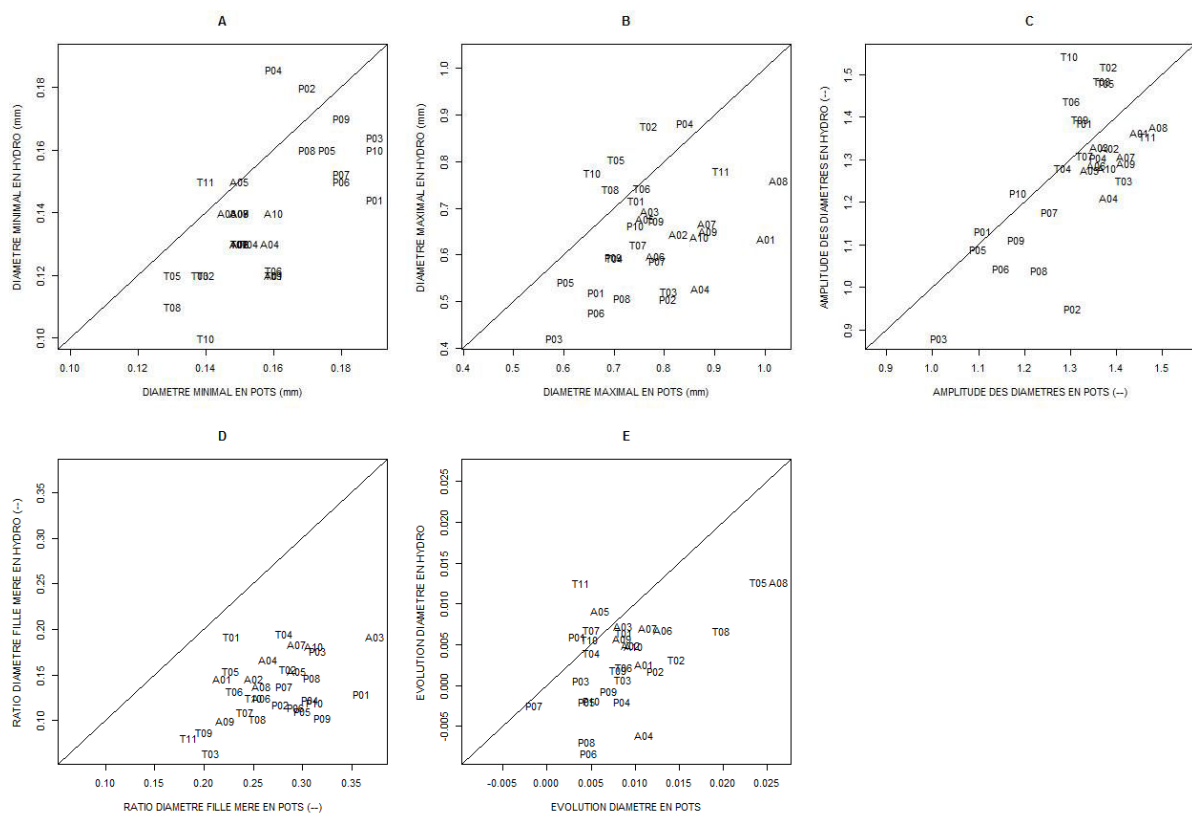
Pour les gammes de diamètre apical (*dmin*, *dmax* et *drange*), dans les trois groupes d'espèces étudiées, nous observons que les piments ont les plus gros diamètres, puis viennent les aubergines et les tomates. Le diamètre apical diminue avec l'augmentation de l'ordre de ramification des racines et la différence de diamètre entre les racines d'ordre 2, 3, 4 séquentielles est de plus en plus faible.

**Chapitre 2.** Evaluation des traits de l'architecture du système racinaire en conditions hydroponiques.  
Comparaison avec la croissance en pots sur substrat.

L'analyse de variance de l'effet de l'ordre, du génotype et aussi de l'âge de racines montre que ces facteurs sont hautement significatifs ( $P < 2.2 \times 10^{-16}$ ). Le diamètre apical des racines adventives est plus élevé que celui des racines séquentielles. L'amplitude du diamètre apical est plus large chez les tomates, puis chez les aubergines et enfin chez les poivrons qui ont la gamme la plus étroite de diamètre.

La gamme de diamètre apical est plus faible dans la culture hydroponique que dans la culture en pots (Fig. 9A, B, C). Les différences sont significatives pour le *dmin* ( $P=9.38 \times 10^{-07}$ ) et le *drange* ( $P=4.227 \times 10^{-06}$ ).

**Fig. 9.** Comparaison du diamètre apical entre la culture hydroponique et la culture en pots.



**Note:** Comparaison entre conditions hydroponique et pots de substrat pour le diamètre apical minimal (A), pour le diamètre apical maximal (B), pour l'amplitude de diamètre apical (C), pour la hiérarchie des diamètres apicaux lors de la ramification (D), et l'évolution du diamètre apical (E). La ligne continue est la ligne bissectrice. Les codes correspondent aux génotypes.

Concernant la hiérarchie de diamètre apical lors de ramifications, nous observons que le coefficient de hiérarchie (pente de la relation diamètre fille versus diamètre mère) est plus fort chez les aubergines, ensuite chez les piments, puis chez les tomates. Ce coefficient de hiérarchie des diamètres lors de la ramification est plus élevé dans la culture en pots (Fig. 9D). La différence est significative ( $P=0.0357$ ).

Par ailleurs, l'augmentation du diamètre apical des racines est plus faible dans la culture hydroponique que dans la culture en pots (Fig. 9E).

#### 4.4. Analyse de la vitesse de croissance et de la durée de développement des primordia

##### 4.1.1. Vitesse de croissance et durée de développement des primordia en culture hydroponique

En utilisant les données des images scannées aux récoltes, on peut estimer l'âge des racines en utilisant une formule présentée dans la partie de méthode au [chapitre 1](#). Cela permet aussi d'estimer la vitesse de croissance individuelle de chaque racine. Elle est différente suivant le diamètre apical, l'ordre de la racine et le génotype.

La vitesse de croissance de la racine est corrélée avec son diamètre apical. On peut donc estimer cette pente (*elong*) de la vitesse de croissance versus son diamètre apical ([Tableau 4](#)). Les résultats montrent que les valeurs sont plus fortes chez tomates (4.74 cm.mm<sup>-1</sup>.j<sup>-1</sup>), ensuite chez les piments (3.91 cm.mm<sup>-1</sup>.j<sup>-1</sup>) puis chez les aubergines (3.65 cm.mm<sup>-1</sup>.j<sup>-1</sup>); cette valeur est différente suivant les génotypes.

**Tableau 4.** Pente de la vitesse de croissance versus le diamètre apical (*elong*) (cm.j<sup>-1</sup>.mm<sup>-1</sup>) et durée de développement des primordia (*dbb*) (jours).

<b>Geno</b>	<b>A01</b>	<b>A02</b>	<b>A03</b>	<b>A04</b>	<b>A05</b>	<b>A06</b>	<b>A07</b>	<b>A08</b>	<b>A09</b>	<b>A10</b>	<b>M</b>	
<b>elong</b>	2.842	3.651	5.387	4.425	3.646	4.116	3.132	2.453	3.827	3.524	<b>3.65</b>	
<b>dbb1</b>	5.93	4.27	4.49	5.53	7.10	5.45	5.20	7.56	5.48	4.98	<b>5.47</b>	
<b>dbb2</b>	6.25	6.19	5.74	6.13	6.27	6.30	8.18	7.42	6.56	6.10	<b>6.26</b>	
<b>Geno</b>	<b>P01</b>	<b>P02</b>	<b>P03</b>	<b>P04</b>	<b>P05</b>	<b>P06</b>	<b>P07</b>	<b>P08</b>	<b>P09</b>	<b>P10</b>	<b>M</b>	
<b>elong</b>	3.535	4.764	4.929	2.464	3.776	3.016	4.050	4.279	4.716	3.136	<b>3.91</b>	
<b>dbb1</b>	6.90	8.37	12.63	7.98	8.03	7.97	8.62	8.76	8.09	11.58	<b>8.23</b>	
<b>dbb2</b>	7.88	7.05	5.21	10.42	8.84	7.09	7.34	7.50	10.29	9.34	<b>7.69</b>	
<b>Geno</b>	<b>T01</b>	<b>T02</b>	<b>T03</b>	<b>T04</b>	<b>T05</b>	<b>T06</b>	<b>T07</b>	<b>T08</b>	<b>T09</b>	<b>T10</b>	<b>T11</b>	<b>M</b>
<b>elong</b>	3.767	4.164	4.781	4.166	4.346	4.976	5.706	4.927	4.736	3.649	5.815	<b>4.74</b>
<b>dbb1</b>	3.17	2.61	4.32	2.96	2.42	3.86	4.30	3.73	3.09	4.14	4.92	<b>3.73</b>
<b>dbb2</b>	4.88	5.74	7.01	4.52	4.62	4.47	6.38	4.98	5.74	5.17	7.06	<b>5.17</b>

**Note:** *dbb1*, 2- la durée de développement des primordia pour les racines d'ordre 1, 2. Les codes correspondent aux génotypes. M est la valeur de la médiane pour chaque groupe d'espèces.

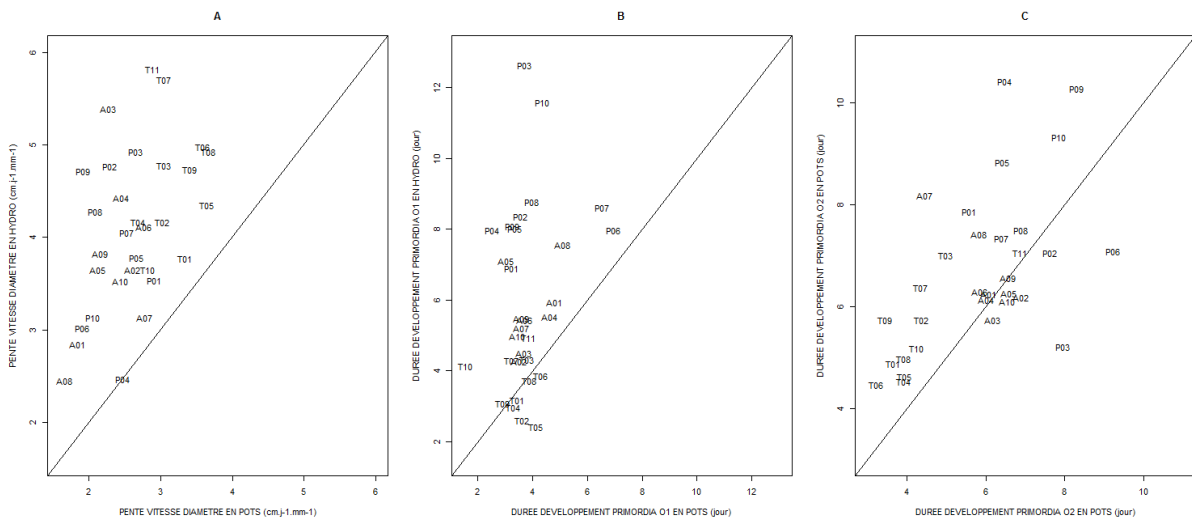
Dans ce rapport, nous présentons les résultats sur les racines d'ordre 1 et 2. Les analyses de variance montrent que la durée de développement est différente suivant l'espèce, le génotype et l'ordre des racines ([Tableau 4](#)).

Les tomates ont la durée de développement la plus courte (3.73 et 5.17 jours), ensuite viennent les aubergines (5.47 et 6.26 jours) et les poivrons ont une durée plus longue (8.23 et 7.69 jours) pour racines d'ordre 1 et 2 respectivement. Les différences entre les génotypes et l'ordre des racines sont significatives ( $P < 2.2 \times 10^{-16}$ ).

**4.4.2. Comparaison de la vitesse de croissance et de la durée de développement des primordia avec la culture en pots**

Pour avoir une comparaison adéquate, nous avons utilisé les valeurs obtenues avec la même méthode d'estimation pour les deux expérimentations. En comparant les données en hydroponique avec celles de la culture en pots, les résultats communs concernent d'une part la corrélation entre vitesse de croissance et diamètre, ainsi que l'ordre des espèces pour les vitesses de croissance (tomate > aubergines > piments). Cependant, les pentes des relations vitesse versus diamètre sont nettement plus fortes en hydroponique qu'en pots (Fig. 10A). La différence est significative ( $P=0.00579$ ).

**Fig. 10.** Comparaison de la vitesse de croissance versus le diamètre apical (A) et la durée de développement des primordia de racines d'ordre 1 (B) et d'ordre 2 (C) avec la culture en pots.



**Note:** La ligne continue est la ligne bissectrice. Les codes correspondent aux génotypes.

Pour la durée de développement des primordia: nous obtenons également le même ordre entre les groupes d'espèces: la durée est plus courte chez les tomates, intermédiaire chez les aubergines et plus longue chez les piments. La durée augmente suivant l'élévation d'ordre des racines. Cependant, la durée de développement des primordia sur les deux ordres 1 et 2 est plus significativement élevée dans la culture en hydroponique que dans la culture en pots ( $P=0.000908$ ) (Fig. 10B, C).

**4.5. Traits de la ramification**

**4.5.1. Densité de ramification dans la culture hydroponique**

Dans le [Tableau 5](#), nous présentons la distance inter-ramification (*ibd*) moyenne pour deux ordres de racine ensemble (ordres 2 et 3). Elle est homogène pour chaque groupe d'espèces et elle

**Chapitre 2.** Evaluation des traits de l'architecture du système racinaire en conditions hydroponiques.  
Comparaison avec la croissance en pots sur substrat.

est plus élevée chez les piments (3.137 mm), ensuite chez les tomates (2.381 mm) et chez les aubergines (2.223 mm).

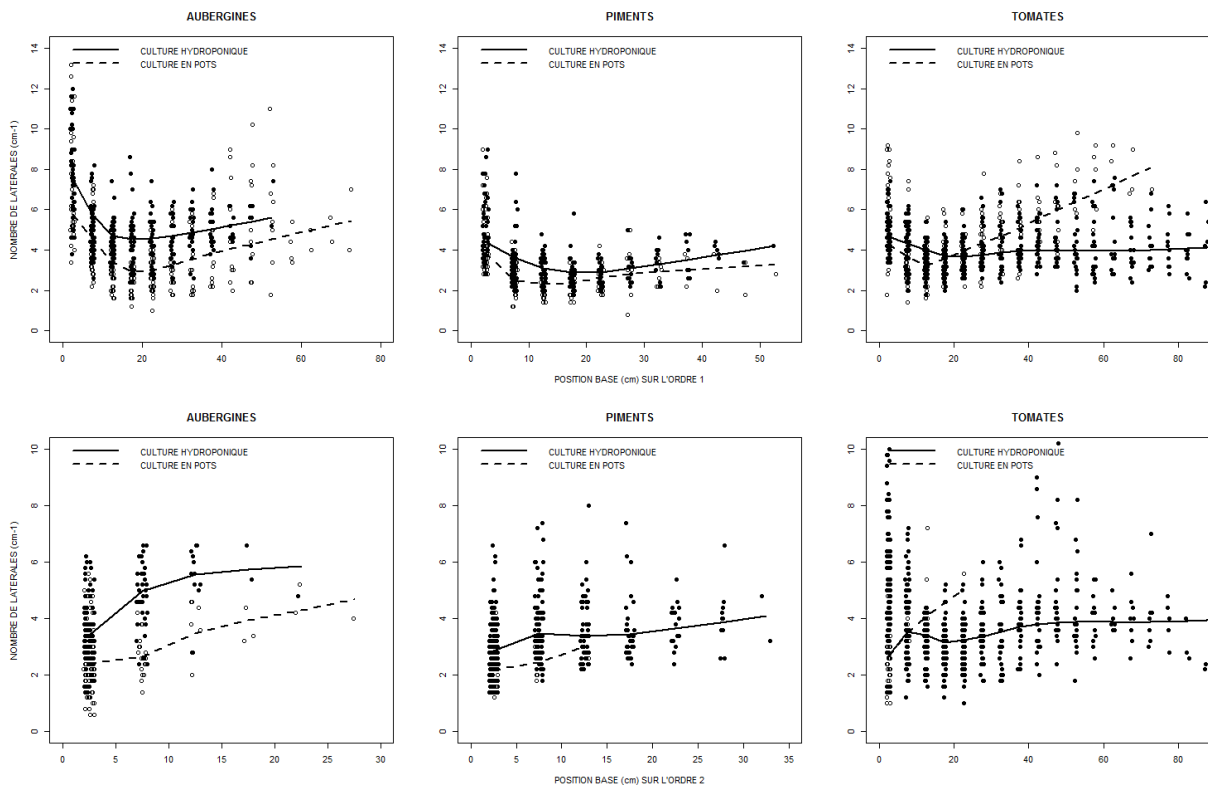
**Tableau 5.** Distance inter-ramification (*ibd*) (mm), taux d'émission des racines adventives (*emis*) (racines adventives.j<sup>-1</sup>) et date d'émission des racines adventives après germination (*datemis*) (jours).

<b>Geno</b>	<b>A01</b>	<b>A02</b>	<b>A03</b>	<b>A04</b>	<b>A05</b>	<b>A06</b>	<b>A07</b>	<b>A08</b>	<b>A09</b>	<b>A10</b>	<b>M</b>	
<b>ibd</b>	1.786	1.923	1.923	2.500	2.273	2.174	2.272	1.724	2.381	3.125	<b>2.223</b>	
<b>emis</b>	7.55	7.53	0.48	10.83	6.29	12.39	3.15	4.00	9.85	7.84	<b>7.54</b>	
<b>datemis</b>	12	13	14.5	16	16	16.5	19	16	15.5	15	<b>16</b>	
<b>Geno</b>	<b>P01</b>	<b>P02</b>	<b>P03</b>	<b>P04</b>	<b>P05</b>	<b>P06</b>	<b>P07</b>	<b>P08</b>	<b>P09</b>	<b>P10</b>	<b>M</b>	
<b>ibd</b>	3.571	2.632	2.632	2.941	4.167	2.941	3.333	1.786	3.571	3.333	<b>3.137</b>	
<b>emis</b>	3.50	7.86	3.95	1.27	5.70	1.19	9.39	4.61	7.96	7.38	<b>5.20</b>	
<b>datemis</b>	20	15.5	16	19	20	19.5	18	16.5	18	21.5	<b>19</b>	
<b>Geno</b>	<b>T01</b>	<b>T02</b>	<b>T03</b>	<b>T04</b>	<b>T05</b>	<b>T06</b>	<b>T07</b>	<b>T08</b>	<b>T09</b>	<b>T10</b>	<b>T11</b>	<b>M</b>
<b>ibd</b>	2.083	2.381	1.923	2.778	1.818	2.632	2.500	2.500	2.381	2.273	2.273	<b>2.381</b>
<b>emis</b>	1.56	0.63	0.60	0.37	0.42	1.09	1.24	0.45	1.67	0.68	0.88	<b>0.68</b>
<b>datemis</b>	13.5	12.5	11.5	14	14	13.5	12.5	19	12	12	12	<b>12.5</b>

**Note:** Les codes correspondent aux génotypes. M est la valeur de la médiane pour chaque groupe d'espèces.

Les analyses des profils de densité le long des pivots montrent que la densité de latérales diminue le long des 15 premiers centimètres puis elle augmente à nouveau ensuite ou bien devient stable (Fig. 11). Sur les racines d'ordre 2 la densité de ramification augmente le long des 15 premiers centimètres puis se stabilise.

**Fig. 11.** Comparaison des profils de densité de ramification sous les deux conditions de culture.

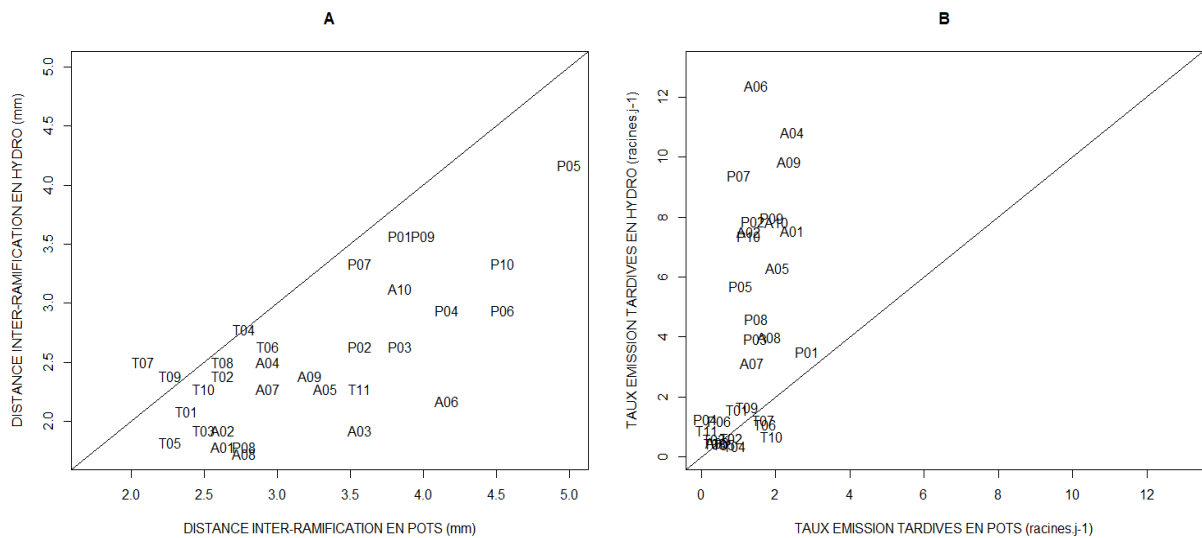


**Note:** Des lignes continues (avec des symboles "cercle remplie") pour la culture hydroponique; des lignes discontinues (avec symboles "cercle vide") pour la culture en pots.

#### 4.5.2. Comparaison des densités de ramification entre les 2 modes de culture

Dans les deux cultures, nous observons que la distance inter-ramification est la plus faible chez les tomates et la plus élevée chez les piments. La distance inter-ramification est légèrement plus élevée dans la culture en pots (Fig. 12A).

**Fig. 12.** Comparaison de la distance inter-ramification (A) et du taux d'émission de racines adventives (B) entre les deux cultures.



**Note:** La ligne continue est la ligne bissectrice. Les codes correspondent aux génotypes.

### 4.6. Emission des racines adventives

#### 4.6.1. Emission des racines adventives dans la culture hydroponique

Grâce au dispositif hydroponique avec les rhizotrons, nous avons pu noter précisément les dates d'émergence des racines adventives. L'émergence se fait tôt chez les tomates (environ 12.5 jours après de germination (JAG)), suivent les aubergines (16 JAG) et les piments (19 JAG) (Tableau 5). Pour évaluer la vitesse d'émergence des racines adventives, nous avons compté le nombre de racines adventives. Elles se distinguent facilement des racines séquentielles parce qu'elles ont gros diamètre apical, et elles sont plus blanches. Le taux journalier est le nombre total de racines adventives divisé par la durée entre la date d'observation et la date du début de l'émission.

Le taux journalier moyen d'émission est variable suivant les groupes d'espèces et suivant les génotypes (Tableau 5). Ce sont les aubergines qui ont le plus fort taux d'émission de racines adventives (7.54 racines.j<sup>-1</sup>), puis viennent les piments (5.20 racines.j<sup>-1</sup>) et les tomates (0.68 racines.j<sup>-1</sup>). Le facteur génotype est significatif dans l'analyse de variance ( $P < 2.2 \times 10^{-16}$ ).

#### 4.6.2. Comparaison de l'émergence des racines adventives avec la culture en pots

Parmi les trois groupes d'espèces étudiées en hydroponique, les racines adventives émergent tôt chez les tomates (13 JAG), puis chez les aubergines (15 JAG) et plus tard chez les piments (19 JAG). Ces résultats sont cohérents avec les observations faites en pots. On peut donc considérer que la date d'apparition des racines adventives est un paramètre stable pour chaque espèce. Par contre, le taux d'émission journalier des racines adventives augmente fortement par rapport à la culture en pots chez les aubergines et les piments, et a été au contraire réduit légèrement chez les tomates (Fig. 12B). Le taux journalier d'émission de racines adventives est donc un paramètre plus flexible.

#### 4.7. Corrélations entre les traits descriptifs des plantes et des systèmes racinaires

Des corrélations intéressantes stables ont été observées entre les traits pour les deux cultures (pots et hydroponique) (Tableau 6).

**Tableau 6.** Résumé de corrélations stables entre des traits pour deux cultures.

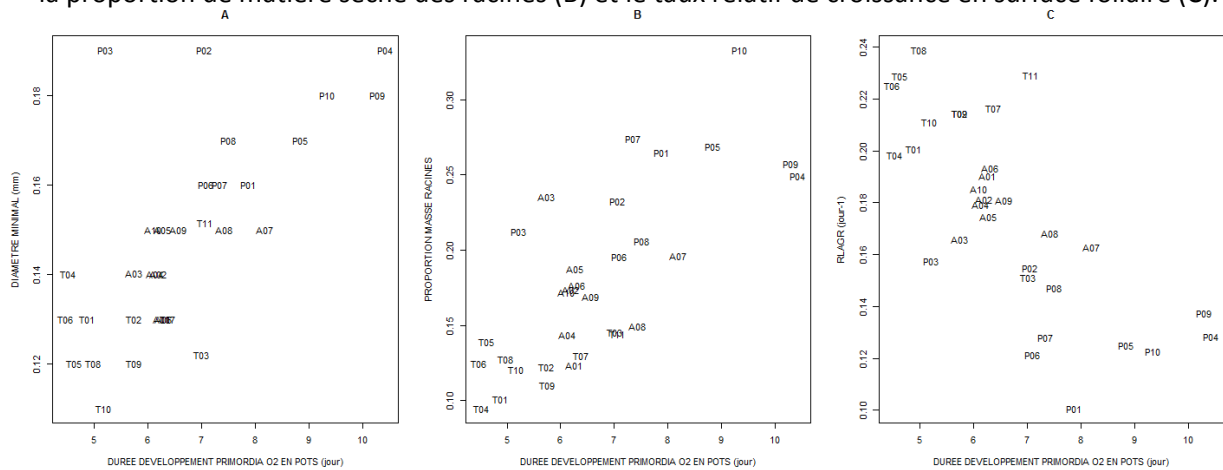
Corrélations	Culture hydroponique		Culture en pots	
	Coefficient (R)	P-value	Coefficient (R)	P-value
<i>RLAGR</i> et <i>PROOT</i>	-0.84	$7.76 \times 10^{-9}$	-0.76	$8.94 \times 10^{-6}$
<i>dbb2</i> et <i>dmin</i>	0.69	$1.39 \times 10^{-5}$	0.56	0.0008
<i>dbb2</i> et <i>RLAGR</i>	-0.71	$6.82 \times 10^{-6}$	-0.74	$2.33 \times 10^{-9}$
<i>dbb2</i> et <i>PROOT</i>	0.76	$5.54 \times 10^{-7}$	0.44	0.01
<i>ibd</i> et <i>dmin</i>	0.53	0.002	0.65	$7.43 \times 10^{-5}$
<i>ibd</i> et <i>PROOT</i>	0.62	0.0002	0.45	0.01
<i>PROOT</i> et <i>dmin</i>	0.79	$6.88 \times 10^{-8}$	0.65	$7.48 \times 10^{-5}$
<i>PROOT</i> et <i>drange</i>	-0.64	0.0001	-0.51	0.003
<i>dmin</i> et <i>RLAGR</i>	-0.70	$1.19 \times 10^{-5}$	-0.74	$1.80 \times 10^{-6}$
<i>elong</i> et <i>RLAGR</i>	0.58	0.0006	0.62	0.0002

**Note:** Les abréviations des traits sont mentionnées au tableau 7.

Par exemple, il existe une corrélation forte entre *RLAGR* et *PROOT* ( $R=-0.84$ ,  $P=7.76 \times 10^{-9}$  en hydroponique et  $R=-0.76$ ,  $P=8.94 \times 10^{-6}$  en pots). Ainsi, les génotypes qui investissent une plus forte proportion de leur biomasse dans le système racinaire ont en même temps une croissance foliaire plus lente.

Différentes relations entre traits ont été représentées sur la figure 13, et les coefficients de corrélation ont été calculés: entre *dbb2* et *dmin* ( $R=0.69$ ,  $P=1.39 \times 10^{-5}$ ) sur la culture hydroponique, et ( $R=0.56$ ,  $P=0.0008$ ) sur la culture en pot; *dbb2* vs *RLAGR* ( $R=-0.71$ ,  $P=6.82 \times 10^{-6}$ ) en hydroponique, et  $R=-0.74$ ,  $P=2.33 \times 10^{-9}$ ) sur la culture en pot; *dbb2* vs *PROOT* ( $R=0.76$ ,  $P=5.54 \times 10^{-7}$ ) en hydroponique et corrélation non significative pour la culture en pot).

**Fig. 13.** Relations de la durée de développement des primordia avec le diamètre apical minimal (A), la proportion de matière sèche des racines (B) et le taux relatif de croissance en surface foliaire (C).



**Note:** Les codes correspondent aux génotypes.

#### 4.8. Synthèse globale de la comparaison de traits entre hydroponique et en pots

##### 4.8.1. Synthèse globale des comparaisons des traits

Nous proposons de résumer la comparaison des traits sur la valeur moyenne entre les deux cultures (hydroponique et en pots) et le coefficient de corrélation pour chaque trait entre les deux cultures. Les résultats de 16 traits, dont 12 traits de l'architecture du système racinaire et 4 traits de développement global des plantes, sont présentés au [tableau 7](#).

**Tableau 7.** Résumé de comparaison des traits étudiés.

N°	Abréviation de traits	Rapport de la valeur moyenne entre hydroponique et pots	Coefficient de corrélations	P-value
1	<i>emis</i>	3.181	0.560	0.001
2	<i>elong</i>	1.622	0.449	0.011
3	<i>dbb1</i>	1.564	0.212	0.253
4	<i>dbb2</i>	1.215	0.443	0.013
5	<i>dreltard</i>	0.979	0.163	0.382
6	<i>drange</i>	0.968	0.672	$3.145 \times 10^{-5}$
7	<i>dmin</i>	0.885	0.648	$8.188 \times 10^{-5}$
8	<i>coefvard</i>	0.839	0.159	0.39
9	<i>dmax</i>	0.833	0.309	0.09
10	<i>ibd</i>	0.781	0.704	$9.688 \times 10^{-6}$
11	<i>hiera</i>	0.503	0.428	0.016
12	<i>evodiam</i>	0.366	0.473	0.007
13	<i>RLAGR</i>	1.006	0.812	$2.866 \times 10^{-8}$
14	<i>RGR</i>	0.937	0.735	$2.455 \times 10^{-6}$
15	<i>MSURF</i>	0.833	0.711	$7.498 \times 10^{-6}$
16	<i>PROOT</i>	0.550	0.592	0.0004

**Note:** *emis*, le taux d'émission des racines adventives; *dbb1* et *dbb2*, la durée de développement des primordia pour des racines d'ordre 1 et 2; *elong*, la pente de la vitesse de croissance versus le diamètre apical; *dreltard*, le diamètre relatif de racines adventives = diamètre apical de racines tardives/(dmax+dmin); *drange*, l'amplitude de diamètre apical; *dmin*, le diamètre apical minimal; *coefvard*, le coefficient de variation estimé par la régression sur la relation écart-type des diamètres des filles versus le moyen du diamètre mère; *dmax*, le diamètre apical maximal; *ibd*, la distance inter-ramifications; *hiera*, le coefficient d'hiérarchie de diamètre de racine mère lors des filles; *evodiam*, l'évolution de diamètre apical; *RLAGR*, le taux de croissance relative de surface foliaire; *RGR*, le taux de croissance relative de plantes; *MSURF*, la masse surfacique des feuilles; *PROOT*, la proportion de matière sèche des racines.



Ce tableau montre que des traits (*emis*, *elong*, *dbb1* et *dbb2*) ont des valeurs plus élevées en hydroponique, des traits (*coefvard*, *dmax*, *dmin*, *ibd*, *hiera*, *evodiam*, *MSURF* et *PROOT*) ont des valeurs plus faibles, et des traits (*dreltard*, *drange*, *RLAGR* et *RGR*) ont des valeurs similaires.

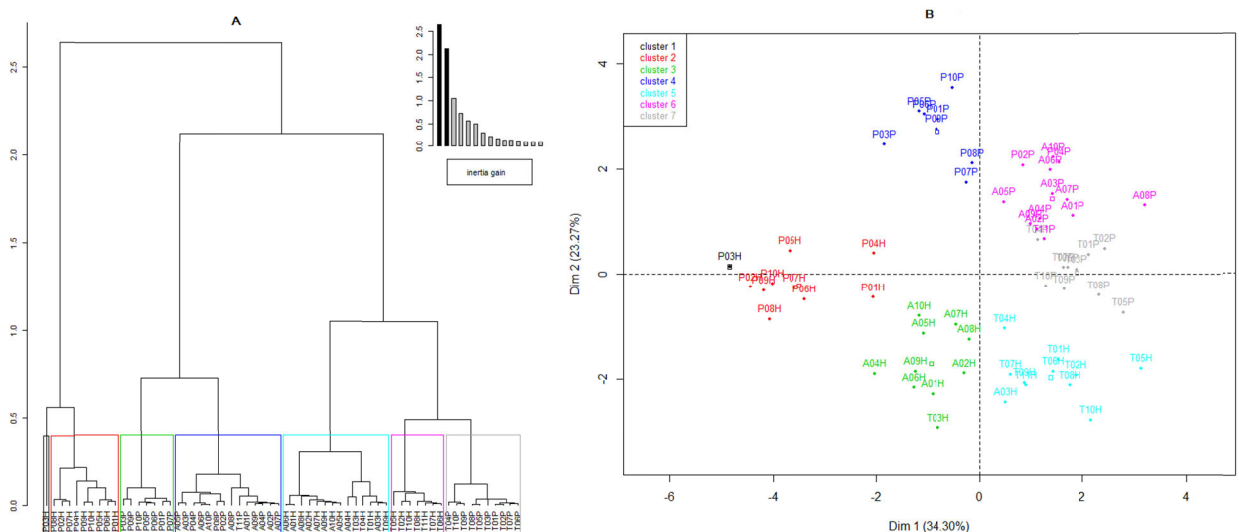
L'analyse des corrélations des traits entre les deux modes de culture montre que des traits (*drange*, *dmin*, *ibd*, *RLAGR*, *RGR* et *MSURF*) sont corrélés alors que d'autres traits (*emis*, *dbb1*, *dbb2*, *dmax*, *elong*, *dreltard*, *coefvard*, *hiera*, *evodiam* et *PROOT*) sont peu corrélés.

**4.8.2. Classification Hiérarchique sur Composantes Principales (HCPC)**

Nous avons effectué une HCPC pour l'ensemble des génotypes étudiés dans les deux modes de culture sur 16 paramètres principaux dont 12 paramètres de l'architecture du système racinaire (variables actives) et 4 paramètres du développement global du plant et deux variables qualitatives (groupe d'espèces et mode de culture) (variables illustratives).

Nous avons choisi le découpage en 7 classes. Les résultats montrent que les génotypes de chaque groupe d'espèces et de chaque culture se regroupent bien dans 6 classes avec les variables quantitatives de l'architecture du système racinaire (sauf P03H qui est seul dans une classe). En plus, les variables qualitatives sont liées significativement au découpage des classes ( $P=5.72 \times 10^{-17}$  pour le groupe d'espèces et  $P=6.45 \times 10^{-10}$  pour la culture) (Fig. 14).

**Fig. 14.** Analyse en HCPC sur les variables descriptives de l'architecture racinaire (variables actives) et du plant global, et les variables groupes d'espèces, et culture (variables illustratives). La graphique du regroupement hiérarchique (A) et le plan des individus (B).



**Note:** Les codes sur le plan des individus correspondent aux génotypes. H, la culture hydroponique et P, la culture en pots.

Les résultats montrent que 6 variables quantitatives du système racinaire, qui ont le plus haut niveau d'inertie (*dbb1* (0.81), *dmin* (0.78), *drange* (0.78), *elong* (0.72), *dbb2* (0.71) et *hiera* (0.67)) pourraient permettre le regroupement de la plupart des génotypes suivant la culture et l'espèce.

Les autres traits du système racinaire (*coefvard* (0.64), *ibd* (0.63), *dreltard* (0.63), *emis* (0.62), *dmax* (0.577) et *evodiam* (0.44)), pourraient être considérés comme des traits intra-spécifiques.

## V. Discussion

*Le système expérimental a amélioré notre vision dynamique sur la mise en place du système racinaire et a permis une évaluation plus précise de certains traits.*

Les traits du développement global des plantes (*RLAGR* et *RGR*), qui ne sont pas différents par rapport à ceux de la culture en pot, montrent que nos dispositifs ne pénalisent pas la croissance et sont donc adaptés aux études du système racinaire chez ces espèces de solanacées. Nous rejoignons donc la déclaration: "les solanacées s'adaptent bien à la culture hydroponique" ([Rodríguez-Delfín 2012](#)).

Ce système expérimental nous a permis de suivre la croissance journalière, la *LZANR*, le diamètre apical au cours du temps ainsi que la date d'émergence des racines adventives sans perturbation des plantes. Il nous a ainsi aidés à obtenir une évaluation plus précise de ces traits dynamiques, comme la vitesse de croissance journalière, l'évolution de diamètre apical, la durée de développement des primordia et le taux d'émission de racines adventives. Le rhizotron en culture hydroponique est donc un outil précieux pour évaluer des traits de l'architecture du système racinaire et aborder un ensemble de questions fondamentales sur la physiologie de la plante entière ([Mathieu, Lobet et al. 2015](#)).

*Certains traits racinaires (*dmin*, *drange* et *ibd*) sont proches, donc, on pourrait les considérer comme des traits génétiques de l'architecture du système racinaire.*

Les deux cultures ont montré une variabilité inter et intra-spécifique significative pour ces traits, et la comparaison entre les expérimentations montre que les valeurs sont très proches. Il s'agit donc de traits à fort contrôle génétique.

Le diamètre minimal (*dmin*) est un paramètre du modèle d'architecture du système racinaire "ArchiSimple" ([Pagès 2011](#)) qui définit un seuil pour l'allongement. Tout se passe comme si les méristèmes les plus fins ne pouvaient pas fonctionner. Par conséquent, il est estimé dans la pratique comme le diamètre des racines les plus fines que les différents génotypes sont capables de développer et d'allonger. Les valeurs sont en général légèrement plus faibles en culture hydroponique, mais les différences sont faibles.

La densité de ramification présente une diminution le long des 15-20 premiers centimètres proximaux des pivots puis elle augmente à nouveau ou se stabilise. Ce phénomène est observé à l'identique chez plusieurs génotypes de solanacées en pots ([Bui, Serra et al. 2015](#)) et se maintient en

culture hydroponique. En plus, notre observation sur racines porteuses d'ordre 2 montre que la densité de ramification augmente le long de 15-20 premiers centimètres proximaux, puis elle se stabilise.

La distance inter-ramification en culture hydroponique est légèrement plus élevée pour les aubergines et des piments mais elle est légèrement diminuée pour quelques génotypes de tomate. Ces résultats sont cohérents avec les observations de [Nakano \(2007\)](#). La densité de ramification pourrait répondre aux changements environnementaux de manière différente suivant les génotypes. De la même façon, la réponse à la résistance à la pénétration du sol est différente entre des espèces. Certaines espèces seraient sensibles, comme la pomme de terre ([Stalham, Allen et al. 2007](#)) et la pêche ([Bécel, Vercambre et al. 2012](#)) et d'autres moins sensible, comme l'eucalyptus ([Misra and Gibbons 1996](#)).

Les valeurs relatives de distance inter-ramification et les profils de densité ont été bien conservés entre les 2 modes de culture. Ces résultats attestent du contrôle génétique de ce trait ([Barlow and Adam 1988](#); [Aguirrezabal, Pellerin et al. 1993](#); [Zhang, Jennings et al. 1999](#); [De Pessemier, Chardon et al. 2013](#)).

*Certains traits (PROOT, dmax, elong, coefvard, hiera, evodiam, dbb1, dbb2 et emis) ont présenté de fortes différences suivant les 2 modes de culture. Ainsi, les valeurs des traits (emis, elong, dbb1 et dbb2) sont plus élevées en hydroponique, mais les valeurs de traits (PROOT, dmax, hiera, coefvard et evodiam) sont plus faibles.*

*PROOT*, qui représente la proportion de matière sèche de racines dans la plante, est un trait écologique important souvent utilisé comme un indicateur de la stratégie d'utilisation de la ressource chez les espèces ([Westoby 1998](#); [Wilson, Thompson et al. 1999](#); [Craine, Froehle et al. 2001](#)). L'investissement en matière sèche vers les racines permet de favoriser la survie de la plante et la longévité des racines ([Ryser 1996](#); [Craine, Berin et al. 1999](#)). On voit ici qu'en culture hydroponique très favorable, les racines effectuent leurs fonctions avec un investissement faible de la ressource globale.

Le diamètre apical des racines est un trait important de l'architecture racinaire. Il reflète la taille du méristème ([Barlow and Rathfelder 1984](#); [Coutts 1987](#)), et représente la croissance potentielle de la racine ([Pagès 1995a](#); [Lecompte, Ozier-Lafontaine et al. 2001](#)). En comparant avec la culture en pot, les différents traits associés au diamètre apical des racines (*dmax, hiera, coefvard et evodiam*) en culture hydroponique montrent des valeurs plus faibles que dans la culture en pots. Nous interprétons ces résultats à la lumière des nombreux travaux qui ont montré une relation positive entre le diamètre des racines et la résistance à la pénétration du sol ([Schuurman 1965](#);

Materechera, Dexter et al. 1991; Misra and Gibbons 1996; Thaler and Pagès 1997; Kirby and Bengough 2002; Bécel, Vercambre et al. 2012). Donc, la résistance à la pénétration que l'on a dans les pots (et non dans le dispositif des rhizotrons hydroponiques) pourrait être le principal responsable de ces modifications qui affectent les diamètres.

La vitesse d'allongement et le diamètre apical de racines sont en relation linéaire, comme cela a été montré sur plusieurs autres espèces (Wilcox 1962; Cahn, Zobel et al. 1989; Pagès 1995a). De plus, nous avons observé une augmentation parallèle du diamètre et de la vitesse au cours du temps, qui pourrait être expliquée par l'augmentation de la disponibilité en assimilats (Thaler and Pagès 1996a) ou par une augmentation du rapport source/puits (Street and McGregor 1952; Gifford and Evans 1981; Tester, Smith et al. 1986; Buttery and Stone 1988; Aguirrezabal, Pellerin et al. 1993; Thaler and Pagès 1996a; Lecompte, Pagès et al. 2005). Cependant, nous avons observé que cette augmentation de la vitesse de croissance est limitée, et reste en dessous d'un seuil qui est différent selon les espèces. C'est une limite qui n'est pas évoquée dans les recherches récentes. C'est en culture hydroponique, sans obstacles ni résistance à la pénétration, que nous avons obtenu les plus fortes valeurs de vitesse de croissance et du paramètre *elong*. D'autres auteurs ont noté l'importance de la résistance du sol sur la vitesse de croissance chez différentes espèces comme chez le coton et l'arachide (Taylor and Ratliff 1969), le pêcher (Bécel, Vercambre et al. 2012), le pin (Zou, Penfold et al. 2001) ou encore l'orge (Bingham, Bengough et al. 2010).

Nous avons observé une relation linéaire chez les différents génotypes entre la vitesse d'allongement et la LZANR. Ces résultats concordent avec ceux des recherches précédentes sur chêne (Pagès and Serra 1994), maïs (Pellerin and Tabourel 1995), tournesol (Aguirrezabal and Tardieu 1996), et bananiers (Lecompte, Ozier-Lafontaine et al. 2001). Nous confirmons aussi que la LZANR est un bon indicateur pour la vitesse de croissance et peut servir pour sa prévision (Lecompte, Ozier-Lafontaine et al. 2001) à condition de prendre en compte la durée de développement des primordia et ses variations suivant les génotypes.

La durée de développement des primordia (*dbb*) est stable au cours du temps, mais nous avons observé des différences entre les ordres des racines et entre les conditions de culture (hydroponique et pots). Ces résultats diffèrent de résultats précédents qui avaient montré que *dbb* est stable même sous des concentrations différentes en phosphore (Mollier and Pellerin 1999) et ne dépendait pas de l'ordre de racines (Lecompte, Ozier-Lafontaine et al. 2001). Sur chênes, *dbb* diminuait sur les racines pivotantes quand la croissance était plus rapide (Pagès and Serra 1994). Ce trait présente donc des variations dépendantes des espèces.

L'ensemble des racines adventives constitue une partie importante du système racinaire mature (Bui, Serra et al. 2015). L'émergence de ces racines est souvent associé à certains événements traumatisants ou stressants (Krasilnikov 1968; Chiatante, Di Iorio et al. 2007; Nakano 2007). Par exemple, l'augmentation de nombre de racines adventives sous condition de submersion partielle est documenté chez *Oryza sativa* (Lorbiecke and Sauter 1999) et l'éthylène jouerait un rôle clé (Suge 1985; Lorbiecke and Sauter 1999). Dans nos expérimentations, le taux d'émission de racines adventives a été affecté par les conditions de culture. La date d'émergence des premières racines adventives s'est montrée plus stable et différente suivant l'espèce. Ce résultat est intéressant car il montre que cette émergence de racines adventives serait une stratégie importante dans la plasticité du système racinaire pour s'adapter aux variations environnementales.

*Les corrélations entre les traits pourraient refléter des contrôles physiologiques communs pendant le développement des racines.*

Nous avons observé des corrélations entre des traits qui n'avaient jamais été mentionnées. Ainsi, *dbb* est positivement corrélé avec *dmin*, et corrélé négativement avec *RLAGR*. Ainsi, *dbb* reflète la vitesse de division des cellules dans le primordium. Celle-ci peut être influencée par la ressource en assimilats venant des feuilles comme illustré chez le tournesol (Aguirrezabal, Deleens et al. 1994) et aussi par les caractéristiques locales des racines (comme la taille de leur méristème) (Pagès 1995a; Lecompte, Ozier-Lafontaine et al. 2001). Donc *dbb*, qui est un trait de développement, présente une corrélation avec la ressource venant des feuilles et le potentiel local exprimé par le diamètre apical.

## **VI. Conclusions**

Dans ce chapitre, nous avons mis au point et utilisé un dispositif combinant les capacités offertes par les systèmes hydroponiques et les rhizotrons pour observer en continu de manière non destructive le développement des systèmes racinaires.

Grâce à ce dispositif, nous avons poursuivi notre démarche d'évaluation des traits avec 2 avantages majeurs: la vision de la dynamique de développement de racines individuelles, et le caractère très favorable du milieu permettant l'expression des génotypes. L'évaluation des traits a permis de confirmer leurs variations inter et intra-spécifiques, et donc leur contrôle génétique.

En comparant ces valeurs à celles obtenues dans l'expérimentation en pots, nous avons pu discuter de la stabilité des traits à travers 2 critères: les corrélations entre traits et les rapports de leurs valeurs. Cela nous a permis d'observer des différences parmi l'ensemble de ceux qui ont été mesurés.

Ces méthodes validées ouvrent la voie pour une analyse plus poussée du contrôle génétique via des QTL utilisables sur des populations dont on possède la carte génétique.



**CHAPITRE 3.**

**IDENTIFICATION DES CHANGEMENTS  
D'ARCHITECTURE RACINAIRE INDUITS PAR LE  
GREFFAGE**



## I. Introduction

Le greffage des plantes, qui est originaire de la Chine de la période des "Royaumes Combattants" (Wang 2011), a été utilisé en horticulture en Chine depuis avant 2000 B.C. (Liu 2006; Mudge, Janick et al. 2009). Le greffage a joué un rôle clé dans l'histoire des fruits des zones tempérées et leur diffusion s'est produite probablement de l'Asie centrale vers l'Europe (Juniper and Maberly 2006). La culture des légumes greffés a été lancée d'abord au Japon et en Corée à la fin des années 1920 avec le greffage de pastèques sur courge (Lee 1994). Aujourd'hui, le greffage est devenu courant en agriculture, et notamment en horticulture: 81% de la production végétale en Corée et 54% au Japon provient des plants greffés (Lee 2003), plus de 40 millions de plantes greffées de tomates sont estimés être utilisées annuellement dans les serres en Amérique du Nord (Kubota 2008; Kubota, McClure et al. 2008). La technique du greffage est de plus en plus utilisée afin d'obtenir une meilleure production dans les sols peu fertiles, de réduire l'utilisation de produits chimiques (engrais, pesticides), d'augmenter la tolérance des plantes aux stress environnementaux et aux pathogènes, d'étudier le fonctionnement des plantes (Cassaniti, Giuffrida et al. 2011; Wang 2011).

### 1.1. Amélioration de la tolérance du plant aux maladies et aux stresses abiotiques

Le greffage est couramment utilisé comme un outil pour améliorer la tolérance des végétaux aux maladies et aux stress. Selon des recherches récentes, le greffage pourrait être employé comme une méthode alternative de contrôle des pathogènes, notamment des pathogènes foliaires des cultures de solanacées et de cucurbitacées (Louws, Rivard et al. 2010), ou contre les pathogènes du sol (*Phytophthora nicotianae*) chez des cultivars de poivron commercial (M'Hamdi, Boughalleb et al. 2010). Récemment, Bithell et al. (2013) ont montré qu'il y a 12 pathogènes de cultures qui peuvent être gérés par le greffage, spécifiquement pour six cultures maraîchères en Australie (poivron, concombre, aubergine, melon, tomate, et pastèque).

Le greffage a également un rôle important pour améliorer la tolérance physiologique à de nombreux stress abiotiques tels que l'inondation (Bhatt, Upreti et al. 2015), les températures élevées (Rivero, Ruiz et al. 2003; Schwarz, Rouphael et al. 2010), les basses températures (Bulder, Den Nijs et al. 1991; Schwarz, Rouphael et al. 2010), une alimentation pauvre en potassium (Schwarz, Oztekin et al. 2013), le stress salin (He, Zhu et al. 2009; Colla, Rouphael et al. 2010), l'alcalinité du sol, des carences en éléments nutritifs, et la toxicité des métaux lourds (Savvas, Colla et al. 2010; Mohsenian, Roosta et al. 2012).

### 1.2. Augmentation du rendement et de la qualité du produit végétal

La qualité des légumes est une notion large et inclut les propriétés physiques, la saveur et les composés liés à la santé humaine. Ces caractéristiques peuvent être améliorées par le greffage en

favorisant le transfert de métabolites associés à la qualité des fruits vers le greffon par le xylème et/ou la modification des processus physiologiques du greffon (Rouphael, Schwarz et al. 2010; Nicoletto, Tosini et al. 2013). Donc le greffage peut être utilisé pour obtenir une meilleure production végétale à la fois en termes de qualité et de rendement.

Le greffage chez des tomates a induit une amélioration de la croissance, de la morphologie, du rendement, de la concentration des caroténoïdes et des acides titrables des fruits lors d'une alimentation limitante en potassium (Schwarz, Oztekin et al. 2013). Il a également induit une augmentation du nombre total de fruits chez le poivron greffé (del Amor, Lopez-Marin et al. 2008), une augmentation de la concentration en chlorophylle des feuilles, de la teneur totale en sucres dans les fruits, et du poids moyen des fruits sur des aubergines greffées (Daunay, Malet et al. 1986; Oda, Nagata et al. 1996; Khah, Katsoulas et al. 2011). Le greffage a augmenté le nombre de fruits par plante, le poids moyen de fruit dans les deux ans, et l'efficacité d'utilisation de N dans la production de tomates (Djidonou, Zhao et al. 2013). Il a également augmenté la teneur en matière sèche, l'acidité titrable et la qualité des fruits de la tomate et du melon en condition de stress salin (Colla, Rouphael et al. 2006; Flores, Sanchez-Bel et al. 2010).

De plus, la domestication de la tomate et sa sélection par autofécondation pour obtenir des lignées pures ont renforcé la consanguinité et ont réduit sa diversité génétique (Foolad 2007). Le greffage peut donc être considéré comme un outil pratique pour pallier des lacunes génétiques et améliorer la culture de ces cultivars importants.

### **1.3. Applications du greffage aux recherches biologiques**

#### *1.3.1. Etude du transport des substances*

Le greffage a été largement utilisé pour étudier le transport de substances entre les tissus de la plante, la régulation de la floraison, et les mécanismes de transduction de signaux. La majorité des recherches récentes sur le greffage concerne les aspects physiologiques et pathologiques du végétal greffé (Lifschitz, Eviatar et al. 2006; Omid, Keilin et al. 2007; Wang 2011). Des analyses récentes sur la sève de phloème, effectuées sur de nombreuses espèces végétales, ont révélé qu'un grand nombre de macromolécules, y compris les protéines, mARN et petits ARN, sont contenues dans le système de translocation phloème (Yoo, Kragler et al. 2004; Atkins, Smith et al. 2011).

Chez les plantes greffées compatibles, un grand nombre de substances est transporté via le phloème à travers le point de greffe, p. ex.: les molécules de fer (Parkinson, Jeffree et al. 1987), des assimilats vers 5-7 jours après le greffage (Rachow-Brandt and Kollmann 1992), au moins 9 protéines (Golecki, Schulz et al. 1998), des alcaloïdes et des métabolites secondaires (Warren Wilson 1952), l'agent florigénique chez l'*Arabidopsis* (le florigène (Zeevaart 2006) et la protéine FT/Hd3a



(Corbesier, Vincent et al. 2007)), l'agent de tubérisation (tubérine) chez la pomme de terre (Ewing and Struik 1992), l'inhibiteur de protéases (systèmeine, prosystèmeine) (McGurl, Orozco-Cardenas et al. 1994; Ryan and Pearce 1998) ... Mais chez des combinaisons incompatibles, la translocation peut être limitée, retardée (Rachow-Brandt and Kollmann 1992) ou bien le transport peut être inhibé (Parkinson, Jeffrey et al. 1987).

### 1.3.2. Recherches sur le contrôle à longue distance chez les plantes

Le greffage est la méthode idéale pour étudier les signaux à longue distance chez des plantes, en particulier entre système aérien et système racinaire. Pour ce faire, on peut utiliser différentes combinaisons de mutants, des plantes transgéniques et des plantes sauvages (Wang 2011). Les recherches récentes sur le mécanisme des interactions entre greffon et porte-greffe à longue distance se focalisent sur le transport des ARNm et ARNs à travers le phloème (Haroldsen, Szczerba et al. 2012; Spiegelman, Golan et al. 2013; Zhang, Duan et al. 2013).

Le système vasculaire, et le phloème en particulier, fournit des voies de transport à longue distance pour les complexes ARN-protéines, ARNm, sARN non cellulaires - autonomes (Lucas, Yoo et al. 2001; Yoo, Kragler et al. 2004; Tournier, Tabler et al. 2006), p. ex.: ARNm de GAIP (Haywood, Yu et al. 2005), *CmPP16* ARNm (Xoconostle-Cázares, Xiang et al. 1999), *NACP* ARNm (Zhang, Duan et al. 2013), les protéines et d'ARN-protéine complexes non cellulaires-autonomes (Yoo, Kragler et al. 2004; Corbesier, Vincent et al. 2007; Haroldsen, Szczerba et al. 2012). Le phloème est également connu pour transporter les phytohormones (Hoad 1995), telles que l'auxine (Allen and Baker 1980; Jager, Symons et al. 2007; Omid, Keilin et al. 2007; Notaguchi, Wolf et al. 2012), les cytokinines (Foo, Morris et al. 2007), et les gibbérellines (Omid, Keilin et al. 2007; Notaguchi, Wolf et al. 2012).

Des ADN, des ARN (inclus ARNs, miARNs, siARNs) et des protéines peuvent être échangés entre les deux partenaires de la greffe. Le greffage fournit donc une base moléculaire pour la variation génétique. Les hétérogreffes pourraient produire des altérations héréditaires dans la méthylation de l'ADN (Haroldsen, Szczerba et al. 2012; Wu, Wang et al. 2013), pouvant démontrer le concept "hybride de greffe" que Charles Darwin a premièrement mentionné dans son livre de séminaires (*The variation of animals and plants under domestication*) (Liu 2006; Mudge, Janick et al. 2009). Des changements morphologiques induits par le partenaire de greffe ont été observés pour la forme de fruit chez le poivron greffé (Yagishita, Hirata et al. 1985; Yagishita and Hirata 1987; Taller, Hirata et al. 1998; Tsaballa, Athanasiadis et al. 2013), pour la tubérisation de la pomme de terre (Lin, Sharma et al. 2013), et pour la forme et le développement des feuilles chez des tomates greffées (Kim, Canio et al. 2001; Haywood, Yu et al. 2005). De plus, le changement de forme des fruits a été hérité dans deux générations de semences de descendances. Cependant, ce changement n'a pas été

accompagné par des changements de séquences d'ADN étendu dans la séquence CaOvate du poivron (un gène qui détermine la forme du fruit chez le poivron) bien qu'une différence légère dans l'expression de ce gène CaOvate ait été observée (Tsaballa, Athanasiadis et al. 2013).

### 1.3.3. Identification du changement d'architecture du système racinaire

Les recherches récentes se sont plutôt concentrées sur le contrôle du porte-greffe sur le greffon pour différents aspects de la croissance et de la physiologie, y compris le rendement, des attributs de qualité, ainsi que la tolérance aux stress abiotiques et biotiques (Koepke and Dhingra 2013). Mais on manque de recherches qui portent sur l'identification des changements de traits racinaires induits par le greffage.

Certaines recherches ont mentionné le changement de traits généraux du système racinaire sous l'effet du greffage. Par exemple, la biomasse des racines de tomates homogreffées était significativement plus élevée (24%) que celle des autogreffes en hydroponique (Borgognone, Colla et al. 2013); la matière sèche de racine a faiblement diminué chez des tomates greffées dans des conditions de stress salin (He, Zhu et al. 2009); le greffon augmente la biomasse des racines de porte-greffe mutant ABA (-) chez la pomme de terre (Etehadnia, Waterer et al. 2008); le greffon influence la longueur spécifique de racine ( $\text{cm.cm}^{-3}$ ) et le diamètre de racine chez des pêches greffées (Glenn and Scorza 1992) ou induit des changements anatomiques de racines de porte-greffe comme le nombre de fibres péricycliques, les vaisseaux vasculaires et tyloses comme observé sur des manioc greffés interspécifiques (Bomfim, Ribeiro et al. 2011).

Il y a très peu d'étude approfondie sur l'identification de changements des traits de l'architecture racinaire induits par le greffage chez les espèces de solanacées. On trouve seulement une référence sur le greffage inter-variétal (ou "inter-écotypique") entre deux variétés d'aubergine (une variété de l'écotype méditerranée (LF3-24) et une variété de l'écotype extrême oriental "Liu Yé Qié"). Les auteurs montrent que le poids sec des racines, le diamètre, l'envergure et la configuration sont modifiés par le greffon (Daunay, Malet et al. 1986). Cependant, cette évaluation, qui est quantitative (le poids sec) et qualitative (la morphologie racinaire), est en partie basée sur des "observations sommaires" selon les auteurs. Donc, pour identifier plus en profondeur des changements d'architecture du système racinaire induits par le greffage, nous avons envisagé une expérimentation de greffage entre des espèces ou des génotypes qui présentent de grandes différences sur les traits choisis (le diamètre apical et la densité de ramifications). Ce sont deux traits qui sont parmi les plus importants du système racinaire (Jourdan 1995; Casimiro, Beeckman et al. 2003).

## II. Compatibilité de greffe entre trois groupes d'espèces étudiées chez les solanacées

Sur la base des articles scientifiques publiés sur les solanacées greffées, on résume la compatibilité des combinaisons entre les 3 groupes d'espèces de solanacées qui nous intéressent dans cette étude (Tomate (*Solanum lycopersicum* L.); Aubergine (*Solanum melongena* L., *S. linnaeanum* Hepper & P.-M.L. Jaeger, et *S. torvum* Sw.); Piment (*Capsicum annuum* L., *C. chinense* Jacq. et *C. baccatum* L.)) (Tableau 1).

**Tableau 1.** La comptabilité des combinaisons de greffe effectuées entre les solanacées étudiées.

Greffon	Porte-greffe	Compatibilité	Référence
Tomate	Aubergine	OK	Kawaguchi, Taji et al. 2008; Tran and Pham 2010; Mohsenian, Roosta et al. 2012.
Tomate	Piment	Echec	Kawaguchi, Taji et al. 2008.
Tomate	Tomate	OK	Kawaguchi, Taji et al. 2008; Martinez-Rodriguez, Estan et al. 2008; Flores, Sanchez-Bel et al. 2010; Mohsenian, Roosta et al. 2012; Schwarz, Oztekin et al. 2013.
Aubergine	Tomate	OK	Kawaguchi, Taji et al. 2008; Khah, Katsoulas et al. 2011; Liu, Zhou et al. 2012.
Aubergine	Aubergine	OK	Daunay, Malet et al. 1986; Kawaguchi, Taji et al. 2008; Cassaniti, Giuffrida et al. 2011.
Aubergine	Piment	Pas d'exemple	
Piment	Tomate	Echec	Kawaguchi, Taji et al. 2008.
Piment	Aubergine	Pas d'exemple	
Piment	Piment	OK	Morra and Bilotto 2006; Kawaguchi, Taji et al. 2008; M'Hamdi, Boughalleb et al. 2010; Leal-Fernandez, Godoy-Hernandez et al. 2013.

On n'a pas trouvé de référence documentaire sur les combinaisons d'aubergine/piment et piment/aubergine. L'échec de la formation de soudure de greffe dans des combinaisons sévèrement incompatibles (tomate/piment et piment/tomate) était dû à des discontinuités dans les faisceaux vasculaires lors de la cicatrisation de la greffe, ce qui a empêché la translocation des assimilats, des minéraux nutritifs et de l'eau entre les greffons et porte-greffes (Kawaguchi, Taji et al. 2008; Kawaguchi, Backhouse et al. 2009). Dans certains cas, l'échec a été dû à des difficultés dans la différenciation des faisceaux vasculaires dans le cal de greffe (Kawaguchi, Backhouse et al. 2009), ou à un faible taux de formation de cals (Johkan, Oda et al. 2008).

L'hypothèse la plus courante pour expliquer la réduction de la vigueur du greffon est une conductance hydraulique moindre. Lorsque le transport de l'eau depuis les racines diminue à l'interface porte-greffe/greffon, la conductance stomatique et la croissance du scion sont diminuées (Oda, Maruyama et al. 2005).

### III. Expérimentation

#### 3.1. Génotypes et espèces choisis

Pour identifier le changement des traits de l'architecture racinaire et examiner également la part du contrôle à courte distance (effet local) et à plus longue distance (effet global), nous effectuons des greffes entre des espèces ou au sein d'une espèce qui ont des grandes différences sur les traits intéressants (le diamètre apical de racine et la densité de ramification). Ce choix est fait sur la base des résultats de l'expérience précédente de culture en pots (Table 2).

**Tableau 2.** Les génotypes choisis sur leurs extrêmes de diamètre apical et leur densité de racines.

Label	Espèces	Nom	Accession ou code	Paramètre racinaire	Capacité de photosynthèse ( $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ )
P06 $\phi$ ↓	<i>C. chinense</i>	Baili 3	PM0987	Petit diamètre apical (0.18-0.68 mm)	6.81
P10 $\phi$ ↑	<i>C. annuum</i>	Lagnes (P0087)	PM1747	Gros diamètre apical (0.19-0.80 mm)	9.29
A01D↑	<i>S. melongena</i>	Liu Yé Qié	MM197	Densité forte (5.23 racines.cm <sup>-1</sup> )	7.53
A10D↓	<i>S. melongena</i>	-	MM738	Densité faible (2.95 racines.cm <sup>-1</sup> )	8.25

**Note:** Le diamètre apical et la densité de ramifications proviennent de l'expérimentation en pot; la photosynthèse est obtenue par la culture en pot en phytotron à 35 jours après la germination (23°C le jour et 20°C la nuit, humidité de 70%, rayonnement de 350-400  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , photopériode de 12 heures).

Les génotypes choisis pour chaque trait racinaire étudié ne sont pas seulement différents sur le plan racinaire, mais aussi quant aux traits de la partie aérienne (comme le taux de photosynthèse, le développement de surface foliaire, la forme et la couleur de feuilles... tableau 2). Le taux de photosynthèse de P10 et A10 est significativement plus élevé par rapport à celui de son partenaire de greffage (P06 et A01, respectivement).

#### 3.2. Choix des modalités

Nous avons effectué trois modalités de greffage différentes (non-greffe = témoin, autogreffe, et hétérogreffe ou homogreffe) entre deux génotypes (ou deux espèces) qui montrent une grande différence sur le trait choisi (Tableau 3). Nous avons utilisé les concepts de greffage selon Yeoman et Brown (1976): "l'autogreffe" est le greffage entre organes d'un même individu ou même génotype; "l'homogreffe" est le greffage entre les différentes plantes d'une même espèce mais génotypes différents; "l'hétérogreffe" est le greffage entre les plantes de différentes espèces (Yeoman and Brown 1976). Nous avons réalisé 6 répétitions de chaque combinaison.

**Tableau 3.** Les combinaisons de greffage (greffon/porte-greffe) pour l'étude de deux paramètres d'architecture du système racinaire (le diamètre apical et la densité de ramification).

Modalités	Diamètre apical ( $\phi$ )		Densité de racines (D)	
	P10 $\phi$ ↑	P06 $\phi$ ↓	A01D↑	A10D↓
Témoin	P10 $\phi$ ↑	P06 $\phi$ ↓	A01D↑	A10D↓
Autogreffe	P10 $\phi$ ↑/ P10 $\phi$ ↑	P06 $\phi$ ↓/ P06 $\phi$ ↓/	A01D↑/ A01D↑	A10D↓/ A10D↓
Hétérogreffe/ Homogreffe	P06 $\phi$ ↓/P10 $\phi$ ↑	P10 $\phi$ ↑/P06 $\phi$ ↓	A10D↓/A01D↑	A01D↑/A10D↓

**Note:** Les codes correspondent au des labels d'espèce et génotypes choisis.

### 3.3. Technique utilisée et processus d'opération

#### 3.3.1. Technique et matériel de greffage

La technique de greffage appliquée est celle utilisée chez notre partenaire, la pépinière "Les Plants du Venaissin SCEA", situé à Pernes les Fontaines (84), en France. La technique de greffage appliquée à notre expérimentation sur aubergines et piments est relativement simple. Elle demande essentiellement de la dextérité manuelle, de l'organisation et beaucoup de soin. Il est nécessaire de stériliser en permanence le matériel de greffage en cours d'opération (désinfection du matériel avant chaque greffe par trempage ou essuyage avec de l'eau de javel diluée). On utilise un gel antiseptique hydroalcoolique pour désinfecter les mains, sans rinçage ni essuyage. Il faut surveiller rigoureusement l'humidité dans la salle de greffage (pour éviter le dessèchement du greffon).

L'opération nécessite de l'eau de javel diluée à 1: 9 et du papier absorbant pour essuyer, du gel antiseptique hydroalcoolique pour désinfecter les mains; des lames de rasoir très tranchantes pour couper; des pinces de greffage pour diamètre de 1.5mm ou 2mm; un pulvérisateur, un support pour tenir les plants greffés.

#### 3.3.2. Etapes du greffage

L'opération de greffage nécessite plusieurs étapes suivant des procédures établies chez notre partenaire. Pour chaque espèce et pour chaque génotype, ainsi que pour chaque modalité de greffe, il faut les modifier pour s'adapter à la vitesse de croissance des plantes. L'expérimentation a été effectuée du 02/04/2014 au 19/08/2014 à l'INRA PACA, Domaine Saint-Paul, Site Agroparc, N 43° 55' 3.90" E 4° 52' 46.98".

(i) Le semis: le semis des porte-greffes est fait 3 à 5 jours avant celui du greffon pour l'homogreffe chez les aubergines A10 et A01, et 10 à 13 jours avant pour l'hétérogreffe P10/P06. Par contre pour le porte-greffe piment P10, nous avons fait le semis 10 à 13 jours après le semis de piment P6 utilisé en greffon (dans le cas de l'hétérogreffe P06/P10). Le semis est réalisé dans des petits bouchons de laine de roche (2 cm de diamètre x 2.5cm de hauteur) rangés dans des alvéoles en polystyrène. L'arrosage est fait 2 fois par jour avec une solution nutritive diluée à partir d'une

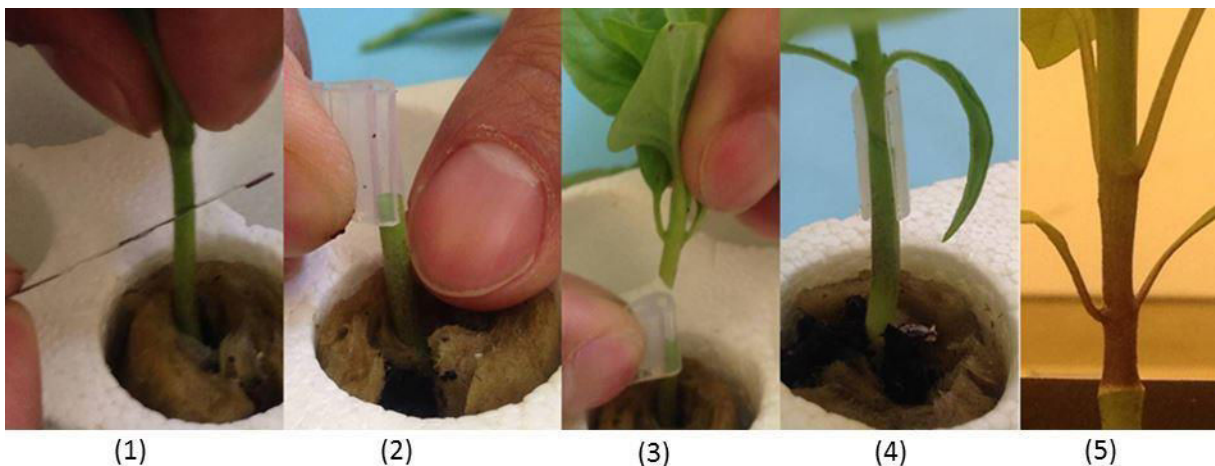
solution commerciale concentrée (Liquoplant Bleu, Engrais Plantin à Courthézon, France) qui contient des macroéléments (N, P, K), des éléments secondaires (Mg, Ca, S) et des microéléments (Fe, B, Cu, Mn, Mo, Zn)... Après dilution de la solution mère avec de l'eau déminéralisée, les concentrations utilisées sont de: 0.075 g/l d'azote sous forme nitrique, 0.05 g/l d'azote sous forme ammoniacale, 0.25 g/l pour P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> et 0.125 g/l pour K<sub>2</sub>O.

(ii) Le greffage est effectué lorsque les plantes arrivent au stade 4-6 vraies feuilles (24-26 jours environ après la germination), avec un diamètre de tige de 2 à 3 mm, chaque plante fournissant à la fois un porte – greffe et un greffon. Nous avons utilisé la technique de greffe en tête "Japonaise" avec un biseau de 45° (Fig. 1).

(iii) Les plants greffés et les témoins sont immédiatement placés dans un tunnel en plastique transparent sous conditions d'obscurité et d'humidité saturante.

(iv) Les plants greffés sont maintenus dans le tunnel entre 8 et 10 jours avec une réduction progressive de l'humidité et une augmentation progressive de la lumière (tous les 2 jours).

**Fig. 1.** Les étapes de greffe en tête "Japonaise".



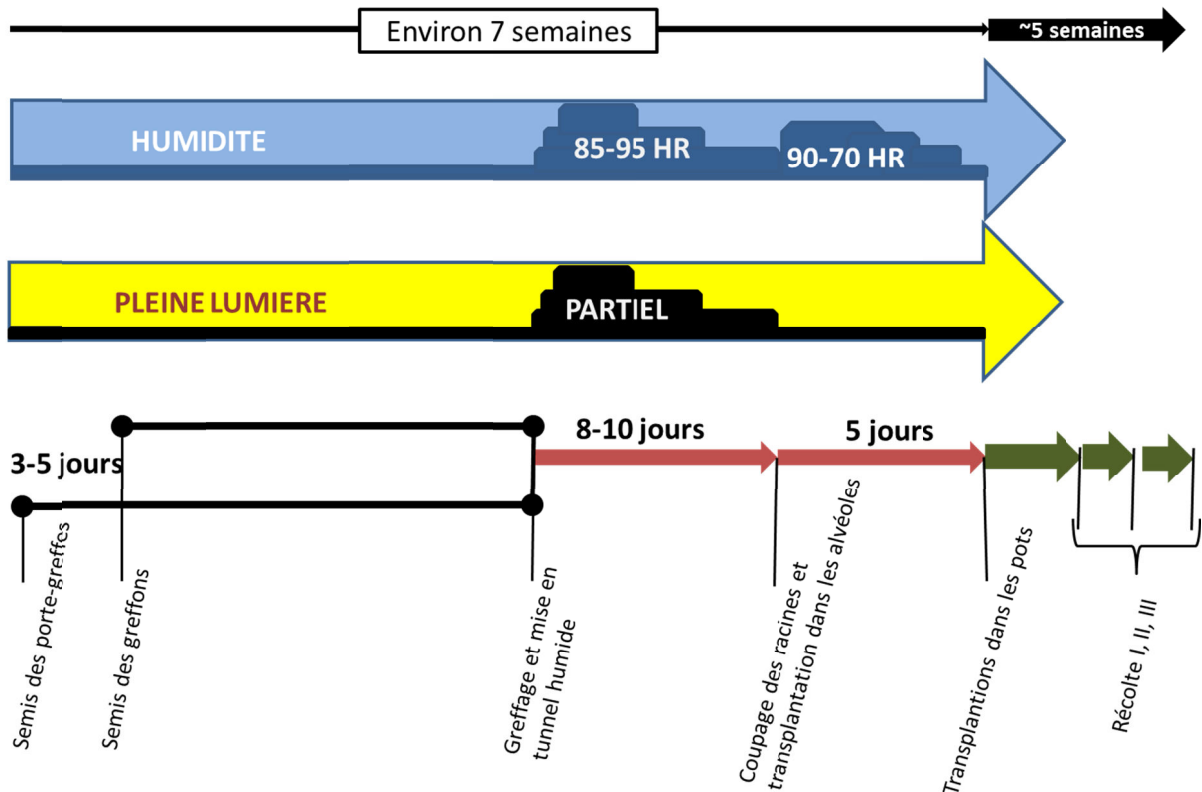
1. On coupe la tige de porte-greffe avec un biseau de 45°; 2. On met la pince de greffe sur le porte-greffe; 3. Le greffon coupé aussi en biseau à 45° est introduit dans la pince au contact du porte-greffe; 4. La plante greffée est placée dans le tunnel avec une forte humidité et à l'obscurité; 5. La pince a été enlevée du plant, la greffe ayant réussi.

(v) Les racines des plants greffés réussis qui sortent du bouchon de laine de roche sont coupées et les bouchons sont transplantés dans des alvéoles (dimensions: 4x4x5 cm) avec un substrat de terreau. L'élevage se poursuit pendant 4 - 5 jours dans le tunnel avec diminution progressive de l'humidité pour que les plantes s'adaptent aux nouvelles conditions du phytotron (Fig. 2). Les plants témoins sont transplantés de la même manière.

(vi) Nous avons transplanté ensuite dans des pots (30, 50 ou 80 cm de hauteur et 15 cm de diamètre, une plante par pot) 6 plantes par modalité, choisies parmi les greffes réussies ainsi que les

témoins. Le substrat utilisé pour la culture en pot est un mélange de billes d'argile expansée (40%V) et de sépiolite (60%V). Ce substrat présente un pH légèrement acide après l'arrosage à la solution nutritive (pH=6.23). La densité apparente du mélange était de 0,57 et la résistance à la pénétration (mesurée avec un pénétromètre à main) a fluctué entre 55 et 105 kPa. Les pots sont placés en phytotron sous des conditions environnementales contrôlées (la température est de 23°C le jour et de 20°C la nuit, l'humidité de 70%, le rayonnement de 350 - 400  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , la photopériode de 12 heures).

Fig. 2. Déroulement de greffage modifié d'après Rivard and Louws (2006).



(vii) Les plants sont arrosés avec la solution nutritive tous les 3 jours jusqu'à la récolte. Dans l'intervalle, nous apportons la quantité d'eau déminéralisée équivalente à l'eau perdue par évaporation et transpiration par la plante.

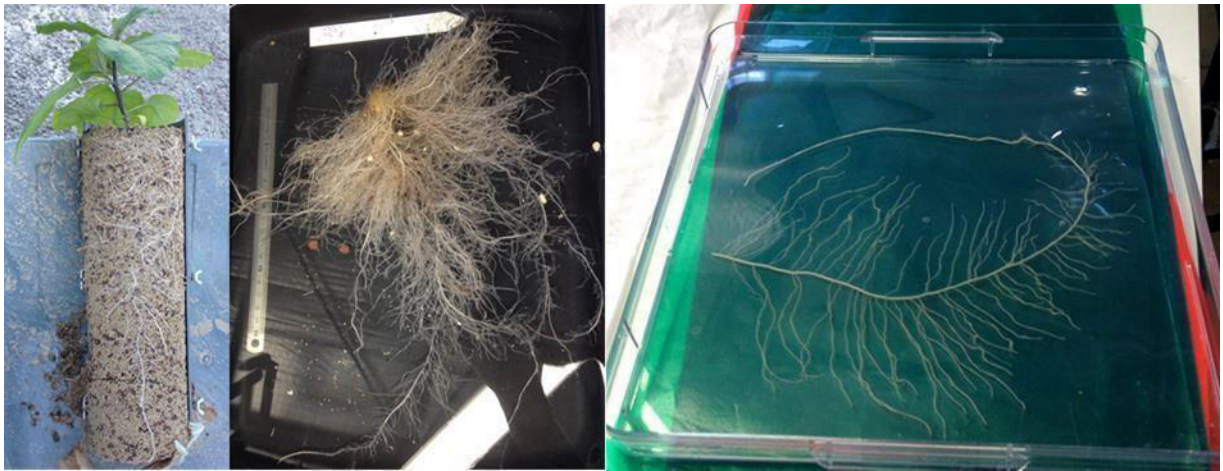
### 3.3.3. Récolte et échantillonnage des racines

Pour évaluer les paramètres architecturaux des racines et de la partie aérienne lors du développement, nous avons effectué 3 récoltes successives correspondant aux 3 niveaux de hauteur du pot (30, 50, 80 cm de hauteur). A la récolte, les plantes sont soigneusement excavées, et 5 racines principales choisies parmi les plus longues sont échantillonnées (Fig. 3). Le protocole de mesure utilisé ensuite est le même que pour l'expérimentation précédente (chapitre 1). On compte la densité de ramification des racines principales par tronçons de 5 cm depuis leur base. Sur chaque tronçon, on sélectionne la racine latérale la plus longue. On étale et on scanne la pointe de cette

racine sur les 20-35 cm distaux avec ses ramifications à haute résolution (1200 ppp), dans l'eau dans un bac en plastique transparent.

La surface foliaire, la matière fraîche et la matière sèche de feuilles, de tige, des racines sont aussi mesurées.

**Fig. 3.** L'excavation des pots, un système racinaire excavé et une pointe de racine échantillonnée étalée dans le bac avec de l'eau



#### 3.3.4. Analyses d'images et analyse statistique des données

Les images scannées de racines sont analysées avec deux logiciels spécifiques différents pour mesurer les données de longueur, de nombre de racines latérales, et de diamètre apical de chaque racine: ce sont les logiciels "DART" (Le Bot, Serra et al. 2010) et "Image J" (<http://imagej.nih.gov/ij/>).

Toutes les analyses des données, les calculs statistiques, et les analyses de variance ont été effectuées en utilisant le logiciel statistique libre R (<https://www.r-project.org/>).

Les formules de calcul et d'estimation sont présentées au chapitre 1.

## IV. Résultats

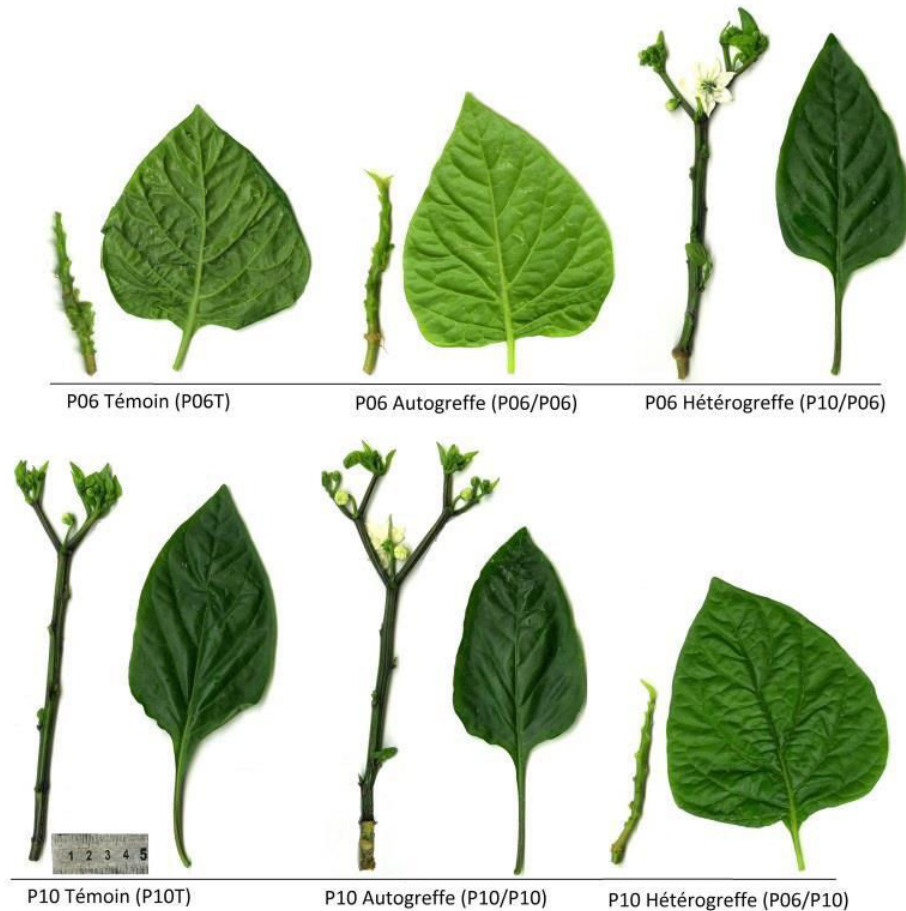
### 4.1. Analyse des modifications du diamètre apical après greffage

#### 4.1.1. Analyse du développement global des plantes

Dans l'expérimentation, on utilise deux espèces de piments (P06 et P10) qui sont caractérisées par une différence significative de diamètre apical (0.18 - 0.68 mm pour P06 vs. 0.19 - 0.80 mm pour P10, d'après les données de l'expérimentation en pot en 2012). Certains traits phénotypiques de la partie aérienne (la forme, la dimension, et la couleur des feuilles, la hauteur, la couleur, la forme de la tige, etc.), la surface foliaire et capacité de photosynthèse sont bien différents. De plus, les différentes combinaisons de greffage entre les deux espèces se sont bien développées (Fig. 4). Cela confirme que les deux espèces sont compatibles pour le greffage.



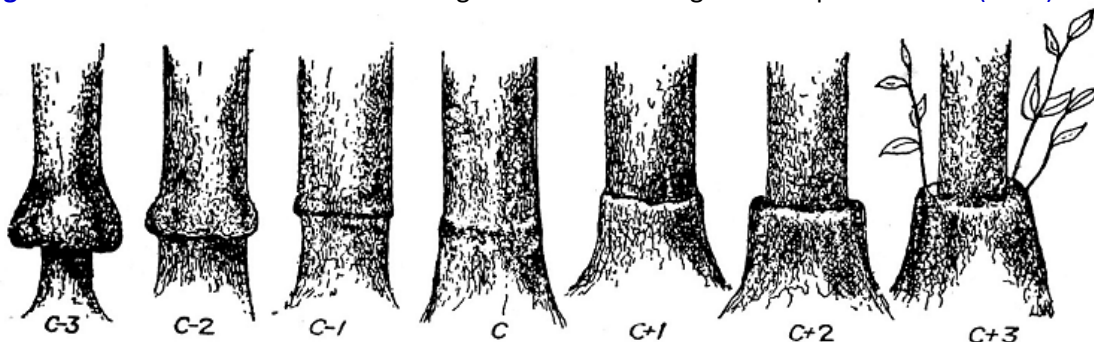
Fig. 4. La tige et la forme typique des feuilles pour des combinaisons de greffage chez les piments.



Note: Image obtenue vers 25 jours après le greffage. La barre d'échelle indique 5 cm.

On observe que les cals de greffe sont gonflés au site de jonction entre greffon et porte-greffe chez P06 hétérogreffe puisque la tige de P06 est plus fine que celle de P10. Le cal développé était du type (C-2) selon la classification de (Webber 1948) sur les citrus greffés (Fig. 5). Les analyses de développement global des combinaisons de greffe sont montrées dans le tableau 4.

Fig. 5. Les formes différentes au site de greffe sur les citrus greffés d'après Webber (1948).



Note: Les réactions du porte – greffe chez les citrus, classées entre les séries “minus” et “plus” d'après de la taille du porte – greffe: C, orange douce, montrant une bonne compatibilité normale entre porte – greffe et greffon; C-1, bonne, orange amère; C-2 medium- bonne, orange amère; C-3, mal, orange amère ; C+1, pamplemousse; C+2, orange trifoliée; C+3, Chine citron.

**Tableau 4.** Le taux de croissance relative par jour pour la surface foliaire (*RLAGR*), pour la matière sèche des plantes (*RGR*), pour la matière sèche de racines (*RRGR*) et la proportion de la matière sèche de racines par rapport à la matière sèche de la plante (*PROOT*) et la densité des tissus racinaires (*RTD*).

Géno	P06 $\phi$ ↓			P10 $\phi$ ↑		
	Te	Au	He	Te	Au	He
<b>RLAGR</b>	0.069	0.059	0.060	0.0736	0.0725	0.079
<b>RGR</b>	0.0802	0.0685	0.0826	0.1026	0.0968	0.0866
<b>RRGR</b>	0.0895	0.0755	0.0916	0.1169	0.1089	0.0955
<b>PROOT</b>	0.32 (0.02)	0.3 (0.019)	0.32 (0.03)	0.35 (0.021)	0.34 (0.011)	0.31 (0.016)
<b>RTD</b>	0.084 (0.004)	0.078 (0.002)	0.079 (0.004)	0.079 (0.003)	0.078 (0.003)	0.076 (0.004)

**Note:** Les valeurs dans des parenthèses sont écart - types. Abréviations de modalités: Te, témoin ou non-greffe; Au, autogreffe; He, hétérogreffe.

Le développement de la surface foliaire (*RLAGR*) est différent pour les espèces. Le *RLAGR* de P10 (0.0736) est plus élevé que celui de P06 (0.069) pour les plantes témoin non-greffées. Chez P06, le *RLAGR* diminue dans le cas de l'autogreffe (0.059) et l'hétérogreffe (0.06) par rapport au témoin P06, et aussi par rapport au témoin P10. Par contre, chez P10, le *RLAGR* est plus élevé lors de l'hétérogreffe (0.079), mais on note une diminution dans le cas l'autogreffe (0.0725) par rapport au témoin (0.0736), pourtant le *RLAGR* de P10 en hétérogreffe est plus élevée que celui de P06 non-greffé. Ces résultats montrent que le porte-greffe P10 supporte bien le greffon P06, cependant le porte-greffe P06 limite le développement de la surface foliaire du greffon P10 par rapport au P10 témoin et le greffage réduit le développement de la surface foliaire. Cette hypothèse est renforcée quand on analyse les paramètres liés à l'assimilation.

Les résultats d'analyse sur *RGR*, *RRGR*, *PROOT* et la *RTD* montrent qu'ils sont légèrement réduit pour l'autogreffe par rapport aux plantes non-greffées. Il y a une influence du greffon sur le porte-greffe (augmentation pour P06 hétérogreffe et diminution pour P10 hétérogreffe). La *PROOT* et *RTD* ne sont pas différentes entre les modalités de greffage.

#### 4.1.2. Analyse de l'évolution du diamètre après greffage

##### 4.1.2.1. Analyse de modification du diamètre apical après greffage

Dans cette expérimentation, nous nous focalisons sur l'évolution du diamètre apical en utilisant deux espèces de piments qui ont une grande différence de diamètre apical d'après l'expérimentation en pots (P06 $\phi$ ↓ et P10 $\phi$ ↑). Les analyses suivantes sont basées sur un grand nombre de racines (23.986 racines) qui sont distribuées parmi les 4 premiers ordres de ramification (356, 8 181, 13 249, 2 200 racines pour les ordres 1, 2, 3, 4 respectivement). Les résultats des gammes de diamètre apical sont présentés dans [Tableau 5](#).

**Tableau 5.** Les diamètres apicaux extrêmes (mm), l'amplitude de diamètre apical et la pente d'évolution du diamètre de racines versus la longueur (mm.cm<sup>-1</sup>) pour chaque modalité de greffage chez deux espèces étudiées.

Espèces	P06φ↓			P10φ↑		
	Te	Au	He	Te	Au	He
<b>dmin</b>	0.15	0.15	0.15	0.16	0.16	0.15
<b>dmax</b>	0.83	0.86	1.10	1.09	1.12	0.90
<b>drange</b>	1.39	1.40	1.52	1.49	1.50	1.43
<b>Dn°1</b>	0.75	0.76	0.81	0.93	0.91	0.78
<b>Dn°2</b>	0.35	0.31	0.36	0.44	0.41	0.36
<b>Dn°3</b>	0.23	0.22	0.23	0.25	0.25	0.24
<b>Dn°4</b>	0.20	0.19	0.19	0.21	0.21	0.21
<b>DAM</b>	0.290	0.266	0.285	0.335	0.331	0.296
<b>evodiam</b>	0.01497	0.01377	0.01589	0.02588	0.02351	0.01845

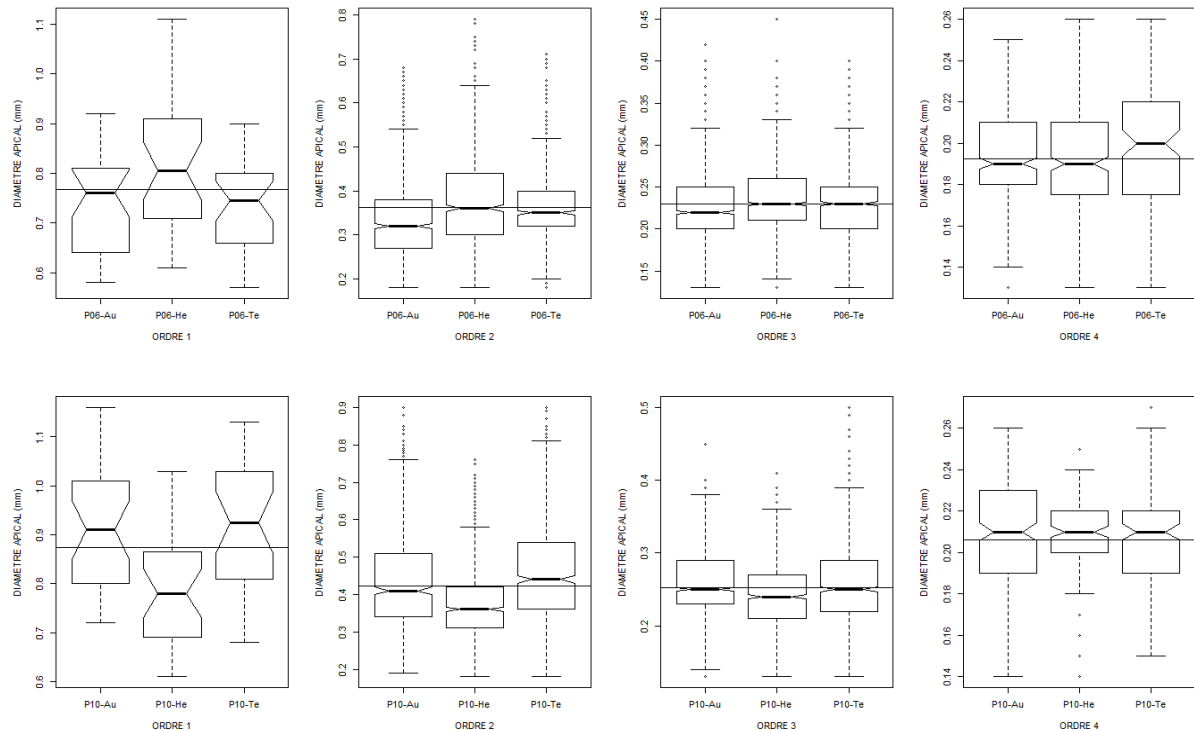
**Note:** *dmin*, diamètre apical minimum (mm) (quantile de 0.02 pour tous les racines ensemble); *dmax*, diamètre apical maximal (mm) (sur l'ordre 1 quantile de 0.9); *drange*, l'amplitude de diamètre apical = $2[(dmax-dmin)/(dmax+dmin)]$ ; *Dn°1*, *Dn°2*, *Dn°3*, *Dn°4*, valeur de la médiane de diamètre apical (mm) pour des racines d'ordre 1, 2, 3 et 4 respectivement; *DAM*, diamètre apical moyen sur l'ensemble des racines (mm); *evodiam*, l'évolution du diamètre des racines d'ordre 2 par unité de longueur (mm.cm<sup>-1</sup>). Abréviations de modalités: Te, témoin ou non-greffe; Au, autogreffe; He, hétérogreffe.

Nous observons une modification de diamètre apical sous l'influence du greffon. La gamme de diamètre apical chez P06 hétérogreffé (0.15 - 1.10 mm, *drange*=1.52) augmente nettement par rapport au P06 non-greffé (0.15 - 0.83mm, *drange*=1.39) et aussi par rapport à P06 autogreffé (0.15 - 0.86mm, *drange*=1.40). Par contre, la gamme de diamètre apical de P10 hétérogreffé (0.15 - 0.9 mm, *drange*=1.43) diminue par rapport à P10 non-greffé (0.16 - 1.09 mm, *drange*=1.49) et aussi avec P10 autogreffé (0.16 - 1.12mm, *drange*=1.50).

Pour évaluer de façon plus détaillée cette différence, nous avons étudié le diamètre apical pour chaque ordre de racine (*Dn°1*, 2, 3, 4) et le diamètre apical moyen sur l'ensemble des racines (*DAM*) (Fig. 6 et Tableau 5): sur P06 hétérogreffé, les diamètres apicaux augmentent nettement par rapport à P06 autogreffé et P06 non-greffé, notamment sur les ordres 1, 2 et 3. Sur P06 autogreffé, les diamètres apicaux montrent une légère diminution par rapport au témoin, notamment sur les ordres 2, 3 et 4 et diamètre apical global. Par contre, sur P10 hétérogreffé, tous les indicateurs sont nettement réduits en comparaison avec P10 autogreffé et P10 non-greffé. Sur P10 autogreffé, il y a également une légère diminution en comparaison avec P10 non-greffé.

Le diamètre apical global sur P06 hétérogreffé (0.285 mm) augmente nettement par rapport à P06 autogreffé (0.266 mm). Par contre, le diamètre apical global sur P10 hétérogreffé (0.296 mm) est nettement réduit par rapport à P10 autogreffé (0.331mm) et aussi par rapport à P10 non-greffé (0.335 mm). De plus, le diamètre apical chez les autogreffes est légèrement diminué par rapport aux non-greffés. Les résultats d'analyse de variance montrent que la différence de diamètre apical entre les modalités est statistiquement significative avec p-value < 2.2x10<sup>-16</sup>.

**Fig. 6.** Diamètre apical pour chaque modalité de greffage et chaque ordre de racines chez deux espèces étudiées (P06 $\phi$ ↓ et P10 $\phi$ ↑)



**Note:** Abréviations de modalités: Te, témoin ou non-greffe; Au, autogreffe; He, hétérogreffe.

Ces résultats indiquent que le diamètre apical des racines, et en particulier le diamètre des plus grosses racines, serait contrôlé à longue distance (par la partie aérienne) via l'approvisionnement en assimilats carbonés et/ou d'autres facteurs provenant de cette partie aérienne (comme les mARN, ARNs, les phytohormones). Indépendamment du contrôle génétique, le greffage lui-même réduit légèrement le diamètre apical des racines, probablement en augmentant les résistances au transport de différentes substances.

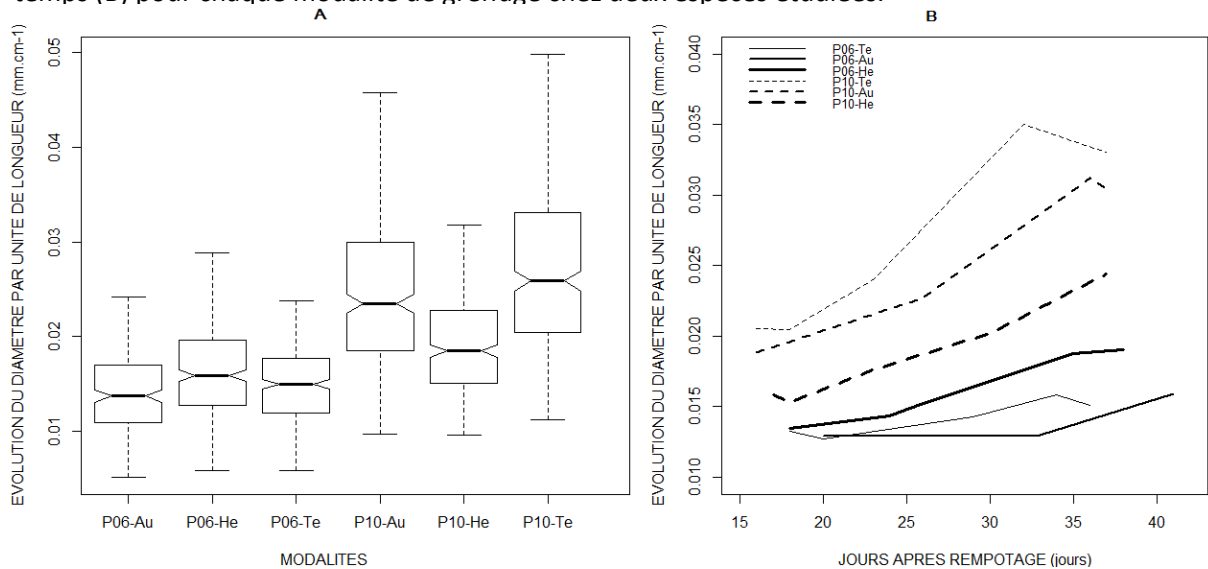
#### 4.1.2.2. Modification de l'évolution du diamètre le long des racines sous l'influence du greffage

Les résultats précédents ont été obtenus à partir des pointes de racines mesurées à différentes dates. Ce sont donc des résultats globaux, à l'échelle de ces populations de racines. En complément, nous avons étudié l'évolution du diamètre le long de racines individuelles d'ordre 2.

Les racines sont choisies dans la zone où elles ont une longueur suffisante pour montrer une éventuelle variation significative, et où elles ne sont pas trop âgées pour ne pas présenter un épaissement radial secondaire. En pratique, nous avons pris des racines ayant une longueur comprise entre 5 et 20 cm. Sur ces racines, nous avons mesuré le diamètre basal de la racine (vers 1-1.5 cm du point de branchement sur la racine porteuse) et son diamètre apical. La différence entre ces deux diamètres est divisée par la longueur pour calculer une évolution moyenne du diamètre le long de la racine (variable "evodiam" en  $\text{mm.cm}^{-1}$ ). Nous présentons ici les résultats sur les racines

d'ordre 2, sur la base de 3 352 racines mesurées. Les racines principales (d'ordre 1) présentaient aux récoltes tardives une croissance radicale secondaire responsable de l'augmentation de leur diamètre basal, par conséquent leur diamètre basal n'était plus représentatif de leur diamètre primaire, et c'est pourquoi l'indicateur n'est pas pertinent pour les racines d'ordre 1. Les résultats sont présentés dans le [Tableau 5](#) et [Fig. 7](#).

**Fig. 7.** Evolution du diamètre le long des racines ( $\text{mm.cm}^{-1}$ ) (A), évolution du diamètre au cours du temps (B) pour chaque modalité de greffage chez deux espèces étudiées.



**Note:** Abréviations de modalités: Te, témoin ou non-greffe; Au, autogreffe; He, hétérogreffe.

Les analyses montrent que l'autogreffe réduit légèrement l'augmentation de diamètre des racines en comparaison avec les plants témoins non-greffés ( $0.01377$  vs.  $0.01497$  ( $\text{mm.cm}^{-1}$ ) chez P06 et  $0.02351$  vs.  $0.02588$  ( $\text{mm.cm}^{-1}$ ) chez P10). On peut donc penser que l'évolution du diamètre des racines est influencée par des facteurs provenant de la partie aérienne c'est-à-dire du greffon ([Fig. 7A](#)).

L'augmentation de diamètre de racines de P06 hétérogreffé ( $0.01589$  ( $\text{mm.cm}^{-1}$ )) est plus intense par rapport à P06 autogreffé et P06 non-greffé ( $0.01377$  et  $0.01497$  ( $\text{mm.cm}^{-1}$ ), respectivement). Par contre, chez P10 hétérogreffé ( $0.01845$  ( $\text{mm.cm}^{-1}$ )) cette augmentation est plus faible par rapport à P10 autogreffé et P10 non-greffé ( $0.02351$  et  $0.02588$  ( $\text{mm.cm}^{-1}$ ), respectivement). Les différences sont statistiquement significatives chez les deux espèces étudiées.

Les résultats montrent donc que l'évolution du diamètre des racines au cours du temps est modifiée par le greffage et également par le greffon. L'influence est différente pour les 2 espèces. P10 en tant que greffon accroît cette tendance à l'augmentation, tandis que P06 la réduit ([Fig. 7B](#)). Sur la base de ces résultats obtenus, nous constatons que le diamètre de racines est contrôlé par des facteurs intervenant à longue distance qui viennent de la partie aérienne (le greffon).

#### 4.1.3. Influence du greffage sur la vitesse de croissance de racines

Nous avons analysé la modification du diamètre apical dans la partie précédente. Comment ce changement influence-t-il la vitesse d'allongement de racine? Le test de régression entre la vitesse de croissance et le diamètre apical sur la base de données de notre expérience montre que la corrélation est forte ( $R=0.856$ ,  $P < 2.2 \times 10^{-16}$ ). Nous avons donc calculé la vitesse d'allongement des racines pour chaque ordre ainsi que la pente de la régression vitesse de croissance versus diamètre. Les résultats de ces analyses sont présentés au [Tableau 6](#).

**Tableau 6.** Vitesse moyenne d'allongement pour chaque l'ordre de racine et l'estimation de la pente de la régression de vitesse versus son diamètre apical (*elong*) pour chaque modalité de greffage chez deux espèces étudiées.

Espèces	P06 $\phi$ ↓			P10 $\phi$ ↑		
	Te	Au	He	Te	Au	He
Vitesse ordre 1 (cm.j <sup>-1</sup> )	1.50	1.52	1.62	1.92	1.85	1.82
Vitesse ordre 2 (cm.j <sup>-1</sup> )	0.38	0.37	0.46	0.60	0.52	0.49
Vitesse ordre3 (cm.j <sup>-1</sup> )	0.25	0.23	0.27	0.30	0.32	0.35
Vitesse ordre4 (cm.j <sup>-1</sup> )	0.31	0.39	0.50	0.54	0.44	0.46
elong (cm.j <sup>-1</sup> .mm <sup>-1</sup> )	2.14	1.99	2.21	2.42	2.14	2.06

**Note:** Abréviations de modalités: Te, témoin ou non-greffe; Au, autogreffe; He, hétérogreffe.

L'analyse montre que la vitesse d'allongement de racines pour chacun des 4 ordres de racines analysées et la pente de la régression changent légèrement sous l'influence du greffage. Le changement est parallèle au changement de diamètre apical. Le greffage réduit légèrement la vitesse d'allongement ainsi que la pente de la régression vitesse d'allongement versus diamètre et il y a influence du greffon sur le porte-greffe observé. Les pentes d'estimation sont 2.14, 1.99, et 2.21 (cm.j<sup>-1</sup>.mm<sup>-1</sup>) pour P06, et 2.42, 2.14 et 2.06 (cm.j<sup>-1</sup>.mm<sup>-1</sup>) pour P10, respectivement pour non-greffé, autogreffe et hétérogreffe.

## 4.2. Analyse des modifications de la densité de ramification par le greffage

### 4.2.1. Développement global des plantes

Pour identifier le changement éventuel de la densité de ramification induite par le greffage, nous utilisons deux génotypes d'aubergine (A01 et A10) qui ont une grande différence de densité de ramification, selon les résultats de l'expérimentation en pots.

Dans cette expérimentation, nous avons effectué 3 modalités de greffe (témoin - non-greffe, autogreffe, et homogreffe) entre deux génotypes de la même espèce (*Solanum melongena* L.). Les combinaisons de greffage sont donc compatibles et les plantes greffées se sont bien développées ([Fig. 8](#)). Nous évaluons le développement global du plant pour des modalités de greffe sur des traits généraux comme le développement de la surface foliaire, la matière sèche des plantes entières, la

matière sèche des racines et la proportion de la matière sèche de racines par rapport à la matière sèche du plant (Tableau 7).

**Tableau 7.** Taux de croissance relative par jour pour la surface foliaire (*RLAGR*), pour la matière sèche des plantes (*RGR*), pour la matière sèche de racines (*RRGR*) et proportion de la matière sèche de racines par rapport à la matière sèche de la plante (*PROOT*) et densité des tissus racinaires (*RTD*).

Géno	A01D↑			A10D↓		
	Te	Au	Ho	Te	Au	Ho
<b>RLAGR</b>	0.0819	0.0819	0.081	0.0934	0.0884	0.08963
<b>RGR</b>	0.1089	0.1014	0.1013	0.1131	0.1074	0.1101
<b>RRGR</b>	0.1151	0.1044	0.1095	0.1269	0.1183	0.1174
<b>RTD</b>	0.086 (0.005)	0.081 (0.0049)	0.081 (0.0043)	0.083 (0.0058)	0.078 (0.0033)	0.076 (0.004)
<b>PROOT</b>	0.29 (0.024)	0.26 (0.05)	0.32 (0.024)	0.35 (0.027)	0.32 (0.070)	0.29 (0.027)

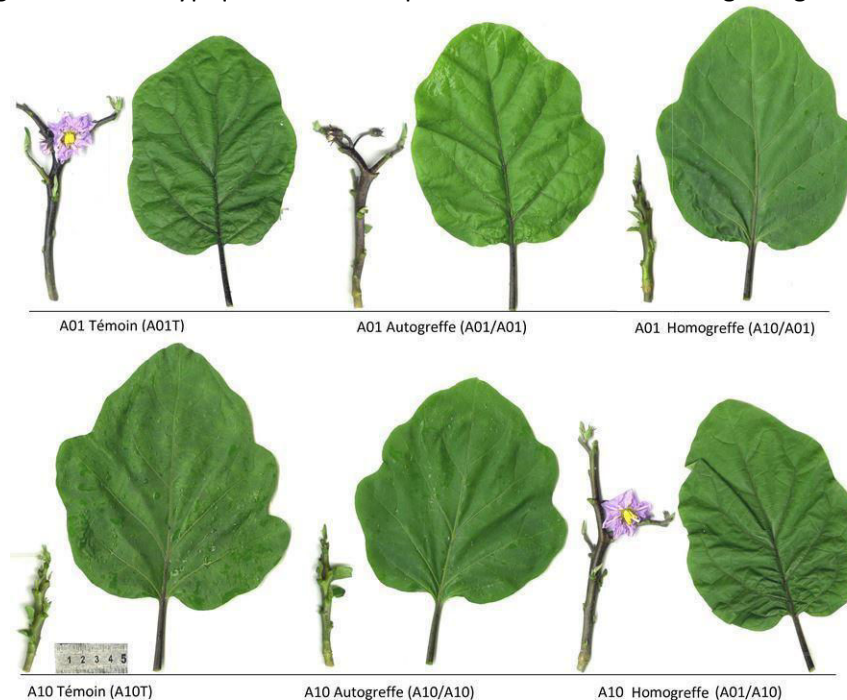
**Note:** Les valeurs dans des parenthèses sont écart-types. Abréviations de modalités: Te, témoin ou non-greffe; Au, autogreffe; Ho, homogreffe.

Les résultats des analyses montrent que le *RLAGR* d'A10 (0.0934) est plus élevé que celui d'A01 (0.0819) pour les témoins. Nous constatons que les niveaux de *RLAGR* sont proches entre les témoins, autogreffes et homogreffes, aussi bien pour A01 que pour A10. Cela montre que les greffes ne défavorisent pas la croissance en surface foliaire.

Il en est de même pour *RGR* et *RRGR* qui semblent peu affectés par le greffage. Les variations ne sont pas significatives.

La proportion de matière sèche de racines (*PROOT*) et la densité des tissus racinaires (*RTD*) semblent également peu affectées par le greffage.

**Fig. 8.** La tige et la forme typique des feuilles pour des combinaisons de greffage chez les aubergines.



**Note:** Image obtenue vers 24 jours après le greffage. La barre d'échelle indique 5 cm.

4.2.2. Modification de la densité de ramification par le greffage

Pour évaluer les modifications éventuellement induites sur la ramification par le greffage, nous avons mesuré la densité de ramification (racines.cm<sup>-1</sup>) le long des racines porteuses (de la base vers l'apex) pour les différentes modalités. Nous avons utilisé 3.824 tronçons qui sont distribués parmi 2 ordres de racines porteuses (2.173 et 1.651 tronçons pour les racines porteuses d'ordre 1, et 2 respectivement). Les résultats sont montrés pour toutes les modalités dans le [Tableau 8](#).

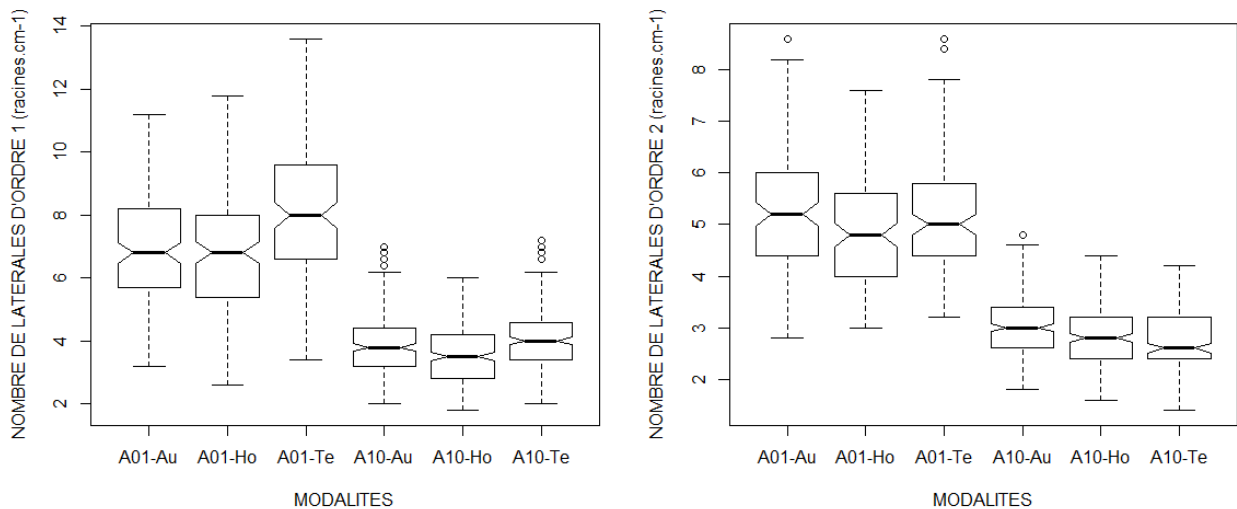
**Tableau 8.** Densité de latérales (racines.cm<sup>-1</sup>) et taux d'émission des racines tardives (racine.j<sup>-1</sup>) pour les 3 modalités de chaque génotype

Génotype	A01D↑			A10D↓		
	Te	Au	Ho	Te	Au	Ho
Dln°1	8.21 (0.23)	7.04 (0.16)	6.97 (0.23)	4.1 (0.08)	3.90 (0.06)	3.59 (0.09)
Dln°2	5.15 (0.15)	5.35 (0.11)	4.94 (0.15)	2.75 (0.05)	3.02 (0.03)	2.79 (0.05)
Dln°1&2	6.73 (0.17)	6.25 (0.12)	6.05 (0.17)	3.55 (0.06)	3.42 (0.04)	3.19 (0.06)
emis	3.00	2.00	1.64	0.71	1.98	1.61

Note : Dln°1, Dln°2, Dln°1&2, la densité de ramifications pour racine d'ordre1, 2 et 1&2 ensembles. *emis*, taux d'émission de racines adventives. Les valeurs dans des parenthèses sont les écart-types. Abréviations de modalités: Te, témoin ou non-greffe; Au, autogreffe; Ho, homogreffe.

Nous observons que la densité de ramification (racines.cm<sup>-1</sup>) pour chaque ordre de racines porteuses 1 et 2 et aussi pour les deux ordres ensemble ne présente pas de différence significative entre des modalités de greffe. Une réduction légère est observée avec l'autogreffe et l'homogreffe par rapport au témoin ([Fig. 9](#)).

**Fig. 9.** Densité des ramifications pour chaque modalité de greffe chez les génotypes A01 et A10.



**Note:** Abréviations de modalités: Te, témoin ou non-greffe; Au, autogreffe; Ho, homogreffe.

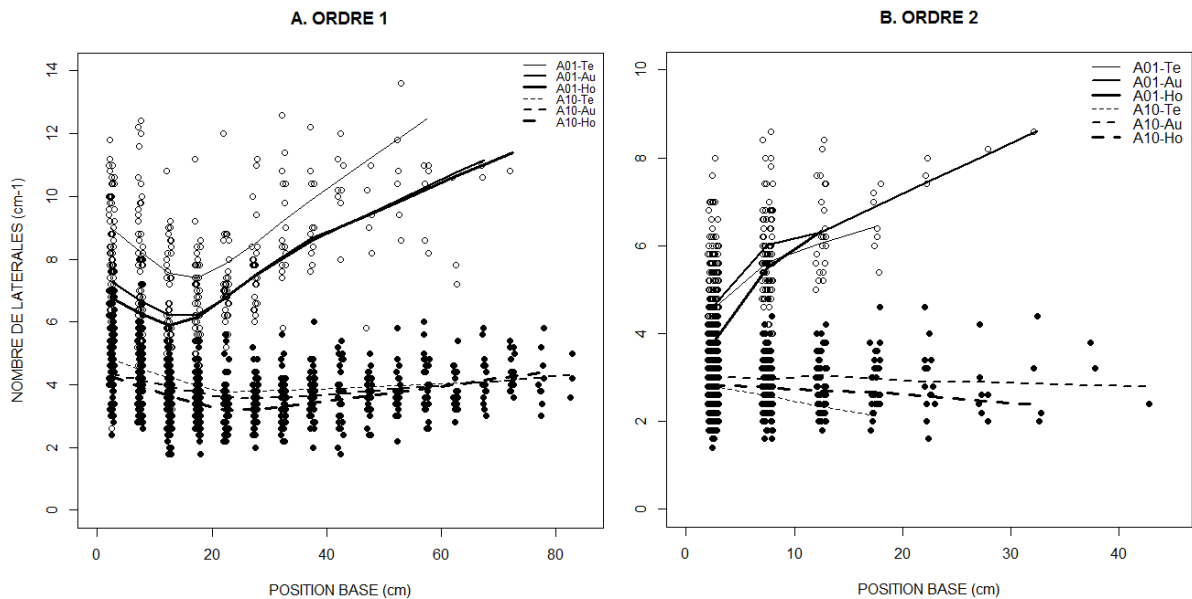
En résumé, notons que les différences sont nettes entre les génotypes, mais elles sont faibles entre les modalités de greffage pour chaque génotype. Nous interprétons donc ces résultats en disant que le greffage a eu un effet faible sur la densité de ramification.



Comme nous avons observé des variations de densité le long des pivots (Bui, Serra et al. 2015), nous avons étudié les profils pour analyser l'impact du greffage.

Nous observons (Fig. 10) que les profils de densité sont tout à fait similaires suivant les modalités de greffage, à l'exception du témoin d'A01 qui présente une plus forte densité. Par contre, nous observons de grosses différences entre les 2 génotypes, qui sont visibles sur les 2 ordres de ramification. Nous retrouvons aussi la diminution de densité des latérales à la base des pivots sur les 15 premiers centimètres proximaux. Celle-ci augmente ensuite.

Fig. 10. Profils de la densité de ramification pour chaque modalité de greffage sur l'ordre 1 et 2 chez les génotypes étudiés.



**Note:** Des lignes pleines (avec des symboles "cercle vide") pour génotype A01; des lignes pointillées (avec symboles "cercle rempli") pour génotype A10. Abréviations de modalités: Te, témoin ou non-greffe; Au, autogreffe; Ho, homogreffe.

Globalement, ces résultats montrent que la densité de racines n'est pas (ou peu) changée par le greffage ou le greffon. Donc ni l'opération de greffage ni le génotype qui sert de greffon n'influencent la densité de ramification racinaire. La densité de ramification pourrait être contrôlée à courte distance, par des facteurs émis par les racines voisines. Ainsi, le système racinaire serait autonome pour la définition de cette densité de ramification.

#### 4.2.3. Emission des racines tardives

Aux dernières récoltes, pour les pots de 50 et 80 cm de hauteur, nous avons retrouvé des racines tardives sur les racines principales. Les racines tardives émergent vers 19 jours après l'émission des racines principales (apparues après la coupe des anciennes racines lors de la transplantation). Les taux d'émission des racines tardives sont montrés au Tableau 8. Nous observons une diminution du A01 non-greffé (3 racines.j<sup>-1</sup>) du A01 autogreffe (2 racines.j<sup>-1</sup>) et du A01

homogreffe (1.64 racines.j<sup>-1</sup>). Cette tendance à la diminution ne se retrouve pas sur A10. Les faibles effectifs de plants ne permettent pas de tester valablement ces résultats d'un point de vue statistique. Le taux d'émission semble être un trait variable. L'influence de l'opération de greffage et du greffon n'est pas évidente sur notre expérimentation.

## V. Discussion

### 5.1. Le diamètre apical des racines serait en partie contrôlé à longue distance.

L'analyse a porté sur plusieurs paramètres relatifs aux diamètres des racines (*dmax*, *drange*, *evodiam*) et à leur vitesse de croissance (*vitesses*, *elong*) sur 4 ordres de ramification différents (de 1 à 4). Les résultats principaux sont que les diamètres apicaux des racines analysées tendent à augmenter au cours de leur croissance, et cette augmentation est modulée par le greffon. Ce sont donc des traits qui sont modulés à longue distance. Il en est de même pour les vitesses de croissance. Le greffon du génotype avec les plus petits diamètres (greffon P06) exerce une influence qui diminue le diamètre du porte-greffe, tandis que le génotype à gros diamètre (greffon P10) exerce une influence inverse sur le génotype à plus faible diamètre.

Les combinaisons de greffe dans notre expérimentation sont les autogreffes et les hétérogreffes interspécifiques dans le même genre (*Capsicum*), et nous avons vu que ce sont des combinaisons compatibles (Mudge, Janick et al. 2009; Goldschmidt 2014). Par conséquent, les liaisons vasculaires (xylème et phloème) entre le greffon et le porte-greffe sont bien rétablies (Moore 1984; Tiedemann 1989). Nous n'avons pas utilisé de techniques spécifiques pour tester l'union entre greffe et greffon, comme des mesures du poids de rupture (Roberts and Brown 1961), de résistance électrique (Yang, Xiang et al. 1993) ou de conductance hydraulique (Nieves, Micaela et al. 2004). Mais les observations portant sur différents aspects du développement du plant (développement des feuilles, de la tige, des fleurs et du système racinaire) nous permettent de confirmer que les génotypes greffés sont bien compatibles et que les flux de transport des substances (y compris, des assimilats, des protéines, ARNm et ARNs et des phytohormones) sont normaux (Wang 2011). Outre la modulation quantitative des différents flux, différents signaux dont des ARNs mobiles (Molnar, Melnyk et al. 2010), ARNm (Spiegelman, Golan et al. 2013; Xu, Iwashiro et al. 2013) et des grandes pièces d'ADN ou des génomes entiers de plastides (Stegemann and Bock 2009) peuvent être des moyens pour la modification épigénétique et les changements dans le phénotype du système racinaire. Nous observons que certains traits d'architecture du système racinaire sont changés par ces facteurs qui viennent du greffon.

L'augmentation du diamètre apical avec l'âge a été déjà observée et expliquée par l'augmentation de la disponibilité en assimilats carbonés au sein de la plante liée au développement

de la surface foliaire (Aguirrezabal, Pellerin et al. 1993; Thaler and Pagès 1996a; Muller, Stosser et al. 1998; Omid, Keilin et al. 2007). Nous avons effectivement observé que le génotype P10 avait une photosynthèse plus importante que P06, ce qui pourrait expliquer cette plus forte disponibilité induisant une augmentation des diamètres. A l'opposé, le système racinaire de P10 hétérogreffé avec le greffon P06, dont la photosynthèse et la capacité de développement de la surface foliaire est plus faible, reçoit une quantité réduite d'assimilats susceptible de réduire le diamètre des pointes racinaires.

L'apport réduit en assimilats peut expliquer également la diminution du diamètre apical et des traits de développement de racine chez des plantes issues d'autogreffes par rapport aux plants non-greffés. Bien que les faisceaux vasculaires soient rétablis après la greffe, l'anatomie des vaisseaux a été changée au point de greffe (Rachow-Brandt and Kollmann 1992; Soumelidou, Battey et al. 1994; Olmstead, Lang et al. 2006), et pourrait limiter le transport d'assimilats (Ciobotati, Morariu et al. 2009) comme chez les hétérogreffes compatibles (Darikova, Vaganov et al. 2013). Ainsi, le point de greffe peut créer une barrière qui limite le transport ascendant et descendant de diverses substances, y compris de l'eau et des éléments minéraux (Fernández - García, Carvajal et al. 2004; Ciobotati, Morariu et al. 2009).

En conclusion, nous pensons que les ressources en assimilats carbonés, protéines, des ARN (en particulier ARNm et ARNs) et aussi des phytohormones du greffon transportés au système racinaire pourraient assurer le contrôle d'une partie des traits de l'architecture du système racinaire, notamment les paramètres de diamètre apical et de croissance en longueur des racines.

### **5.2. La densité de ramification serait contrôlée à courte distance.**

Nos résultats montrent essentiellement une absence d'effet (ou au plus un très faible effet) du greffage et du greffon sur la densité de ramification et sur son profil d'évolution le long des racines principales. Malgré de grosses différences initiales entre les 2 génotypes, qui se sont retrouvées dans cette expérimentation, nous n'avons pas réussi à modifier les traits des systèmes racinaires par les greffons. Nous formulons donc l'hypothèse que *la densité de ramification serait contrôlée à courte distance, grâce à des influences locales entre les racines. Le système racinaire aurait ainsi davantage d'autonomie quant au contrôle de ces traits importants.*

Ce contrôle pourrait s'exercer au niveau des différentes pointes racinaires, selon un programme de développement des racines latérales contrôlé localement (Malamy and Benfey 1997; Malamy 2005).

La formation de racines latérales est contrôlée par des régulateurs de croissance (Torrey 1976), dont l'auxine qui joue un rôle majeur dans l'initiation des racines latérales et leur développement (Dubrovsky, Sauer et al. 2008) jusqu'à l'émergence des racines (Laskowski, Biller et al. 2006). Les recherches chez les plantes jeunes d'*Arabidopsis* montrent qu'il y a une impulsion d'auxine (l'acide 3-indole acétique (AIA)) qui se déplace du système aérien vers le système racinaire, et cette impulsion est essentielle pour l'émergence des racines latérales (Casimiro, Marchant et al. 2001; Ljung, Hull et al. 2002; Casimiro, Beeckman et al. 2003). Cependant, chez les plantules plus âgées (à 10 jours après la germination) l'émergence des racines latérales semble indépendante de l'auxine dérivée du système aérien, suggérant qu'il pourrait y avoir une acquisition d'autonomie progressive des plants jeunes aux plants matures, et le système racinaire pourrait devenir une source indépendante d'auxine (Casimiro, Marchant et al. 2001; Bhalerao, Eklöf et al. 2002).

Laskowski et al. (1995) montrent que des primordia de racines latérales acquièrent la capacité de synthèse de leur propre auxine à la fin de la phase d'organisation du méristème qui se déroule à l'intérieur de l'ébauche. Müller, Hillebrand et al. (1998) ont montré que le système racinaire est un site autonome de biosynthèse de l'AIA nouveau à partir de L-tryptophane. Ces découvertes supportent fortement notre hypothèse, parce que les plantes greffées dans notre expérimentation sont plus âgées. Notre greffage a été effectué à 24-26 jours après la germination, et nos résultats ont été obtenus sur le nouveau système racinaire. Ces processus pourraient expliquer l'autonomie observée du contrôle de la densité de ramification.

Ce résultat amène à penser à une régulation étroite de la densité de ramifications par des mécanismes intrinsèques et locaux, comme suggéré par De Pessemier et al. (2013): la densité de latérales serait génétiquement déterminée (De Pessemier, Chardon et al. 2013) et modulable localement par des effets de milieu externe. Par contre, elle serait plus stable vis-à-vis des changements environnementaux comme des approvisionnements différents en saccharose chez les tomates (Barlow and Adam 1988; Aguirrezabal, Pellerin et al. 1993), ou des variations de concentration en  $\text{NO}_3^-$  chez *Arabidopsis* (Zhang, Jennings et al. 1999; Linkohr, Williamson et al. 2002).

En conclusion, la densité des racines latérales, le diamètre apical et les paramètres de développement du système racinaire pourraient être indépendamment modulés par des mécanismes appropriés, comme le suggère le modèle de Draye (2002) pour la relation entre la densité des racines latérales et le taux de croissance des racines chez des bananiers et autres taxons végétaux.

## VI. Conclusion

Nos résultats expérimentaux apportent des nouveaux éléments sur les contrôles génétiques et environnementaux des traits racinaires. Grâce à la méthode de greffage, qui permet d'obtenir des nouvelles plantes composées de plusieurs génotypes, nous avons pu étudier le cas de traits portant sur le diamètre des racines et sur leur densité de ramification. Nous avons montré sur quelques exemples que les contrôles pouvaient être différents, et opéraient à plus ou moins longue distance à travers des mécanismes divers.

Nous pensons que les greffages peuvent être intéressants pour étudier les signaux entre les différentes parties de la plante ([Bhalerao, Eklöf et al. 2002](#); [Wang 2011](#); [Zhang, Duan et al. 2013](#)).



## **CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES**



## 1. Conclusions

Le système racinaire est probablement la clé d'une nouvelle révolution dans l'agriculture (Lynch 2007; Gewin 2010; Herder, Van Isterdael et al. 2010). Son architecture est un élément fondamental de la productivité des plantes, directement liée à leurs fonctions vitales (Le Roux and Pagès 1994; Lynch 1995). Malgré cela, le nombre d'études approfondies sur ce sujet est particulièrement faible.

Notre étude a porté sur la diversité des traits de l'architecture du système racinaire pour un grand nombre de géotypes chez les Solanacées, en utilisant un modèle architectural simple et dynamique. Cette démarche permet d'assurer le lien entre les traits de développement isolés et la performance globale de prospection des systèmes racinaires (Pagès 2011).

Trois expérimentations ont été effectuées pour développer différents aspects dans l'analyse de ces traits de l'architecture.

La première expérimentation nous a permis d'obtenir une évaluation quantitative de ces traits de l'architecture sur 32 géotypes choisis parmi 3 groupes très importants de Solanacées (Aubergines, Piments et Tomates). De nombreux points communs ont été montrés entre ces diverses espèces et géotypes: structuration du diamètre apical des racines; relation linéaire entre le diamètre et la vitesse de croissance des racines; relations linéaires entre diamètre fille et diamètre mère; système racinaire initial complété par un système adventif puissant composé de multiples racines ayant de gros méristèmes apicaux; diminution de la densité de latérales à la base des pivots sur les 10-20 premiers centimètres proximaux. Nous avons donc une base de développement commune, qui justifie l'utilisation possible d'un modèle de simulation commun.

De nombreux traits que nous avons considérés présentent des variations génétiques significatives: diamètres apicaux des racines (reflétant la taille des méristèmes), ratio des diamètres entre racines filles et racines mères, distances inter-ramification et pentes des régressions entre diamètre apical et vitesse d'élongation. Ces traits d'architecture racinaire se distinguent dans différentes conditions de culture grâce à leur déterminisme génétique qui est ainsi établi. Ensemble, ces traits nous aident à prévoir des caractéristiques dynamiques et plus synthétiques de l'architecture qui sont en lien avec le fonctionnement racinaire.

Par ailleurs, nous avons montré des corrélations entre traits racinaires d'une part et entre traits aériens et racinaires d'autre part. Ces corrélations révèlent des compromis de développement et/ou des coordinations entre parties de la plante.

Ce travail a également démontré l'intérêt de caractériser les phénotypes racinaires à travers de multiples critères, en considérant aussi la plante entière et en intégrant des stades assez avancés

pour observer l'expression de phénomènes de développement très importants mais relativement tardifs comme l'émergence et la croissance des racines adventives.

Notre seconde expérimentation a abordé la question de la stabilité (ou instabilité) des traits de l'architecture du système racinaire vis-à-vis des variations environnementales (Hodge 2009; Zolla, Heimer et al. 2010). Cette question est souvent posée, et elle semble susciter beaucoup d'intérêt, avec des controverses, tout en n'étant finalement que rarement traitée en profondeur (De Pessemier, Chardon et al. 2013; Tina and Len 2013). Ceci est dû à la fois aux difficultés méthodologiques de cette comparaison (choix des traits et choix des milieux de comparaison) et à la quantité de travail nécessaire pour la réaliser quand on considère une base génétique suffisamment large. Nous avons abordé cette comparaison en comparant l'ensemble des traits obtenus d'une part avec le substrat de la première expérimentation, et d'autre part avec un milieu hydroponique (réputé bien différent), en utilisant 31 génotypes.

Le système expérimental hydroponique que nous avons utilisé a amélioré la vision dynamique sur le développement avec l'évaluation plus précise de certains traits racinaires, p.ex. la vitesse de croissance journalière, la date d'émergence de racines tardives, la durée de développement des primordia. En comparant avec la culture en pots, nous avons pu effectivement identifier des traits de développement du système racinaire qui ont varié sous l'effet du changement d'environnement. C'est le cas pour la vitesse d'allongement de racines, le ratio de matière sèche de racines, le taux d'émission des racines adventives et la durée de développement des primordia. Ces traits sont relativement plastiques vis-à-vis des conditions environnementales. D'autres traits plus stables sont également identifiés, comme le diamètre apical minimal, le diamètre apical maximal, le profil de ramifications, les distances inter-ramification. Ces traits présentent un contrôle génétique plus étroit.

Grâce à cette étude en hydroponie comparative, nous confirmons l'intérêt du mode de culture hydroponique, car il facilite effectivement l'évaluation de nombreux traits, notamment les traits nécessitant des suivis dynamiques, et il donne des valeurs corrélées aux valeurs estimées en substrat granulaire. Nos résultats sur les différences de plasticité des différents traits peuvent servir d'étape préliminaire pour le choix de traits génétiques. Ceux-ci serviront de base pour une analyse QTL et pourront être utilisés dans certains programmes de génétique en cours.

Les traits du système racinaire ne sont pas seulement sensibles à l'environnement externe (sol en particulier) mais ils subissent également un certain contrôle de la part du système aérien. Nous avons étudié cette question grâce aux possibilités de greffage offertes sur les solanacées. Aujourd'hui, le greffage est devenu populaire dans les cultures horticoles (Lee 2003; Kubota 2008;



Kubota, McClure et al. 2008), où il est largement utilisé pour obtenir une meilleure production végétale. Il permet d'augmenter la tolérance des plantes aux stress environnementaux et aux pathogènes, et peut être un outil pour la recherche en biologie (Wang 2011). Il existe notamment un ensemble de recherches sur les mécanismes d'interactions entre porte-greffe et greffon (Haroldson, Szczerba et al. 2012; Spiegelman, Golan et al. 2013; Zhang, Duan et al. 2013), en particulier du porte-greffe vers le greffon (Koepke and Dhingra 2013). Cependant, on manque de recherches qui visent à l'évaluation des influences du greffage sur les composantes du développement racinaire.

Nos résultats montrent une différence de réponse pour les 2 traits importants que nous avons choisis d'étudier dans cette expérimentation. Le diamètre apical des racines est sensible à l'effet du greffon, ce qui montre que ce caractère est contrôlé, au moins en partie, à longue distance par la partie aérienne de la plante. Au contraire, la densité de ramification s'est révélée peu sensible, voire insensible au greffage, faisant penser que ce caractère est davantage contrôlé localement, à courte distance, par des effets d'interaction entre les racines. Ces résultats sont cohérents avec ce que l'on connaît des mécanismes de variation de ces traits. Ils illustrent la diversité des réponses de plasticité des différents traits de l'architecture racinaire, et complètent l'étude portant sur les conditions de l'environnement externe des racines. Nous avons également confirmé par cette expérimentation l'intérêt du greffage comme outil en biologie du développement, pour étudier les signaux entre différentes parties de la plante (Bhalerao, Eklöf et al. 2002; Wang 2011; Zhang, Duan et al. 2013).

## **2. Perspectives**

Ce travail mérite d'être prolongé au plan méthodologique. En effet, pour pouvoir étendre les situations d'évaluation des traits racinaires, il est nécessaire de simplifier et de standardiser la mesure de ces traits. Parmi l'ensemble des traits que nous avons évalués dans ce travail, inspirés en grande partie des paramètres de modèles de simulation, il y a quelques traits qui sont relativement faciles à évaluer, comme les diamètres extrêmes ou les densités de ramification, car ils peuvent être mesurés directement sur des images faites suite à des prélèvements destructifs. Il reste à améliorer surtout les méthodes pour mesurer les traits dynamiques, comme les vitesses de croissance ou les rythmes d'émergence des racines adventives. Pour ce faire, il convient d'imaginer de nouveaux protocoles pour faciliter cette évaluation. De nombreuses équipes par le monde cherchent à résoudre ce problème (phénotypage haut-débit) en associant des images prises périodiquement avec des systèmes de traitement automatisés. Malheureusement, cette volonté d'automatisation conduit souvent à ne phénotyper que des très jeunes plantes dans des conditions très particulières. Il est important de prendre en compte des phénomènes de développement qui s'expriment plus

tardivement car ils peuvent avoir un rôle primordial sur le fonctionnement et la productivité des espèces.

L'amélioration des méthodes de mesure des traits racinaires devrait permettre à l'avenir de travailler sur des populations importantes de génotypes sur lesquelles on dispose de la carte génétique, afin de faire des analyses QTL et d'utiliser les résultats dans des programmes d'amélioration génétique. On pourrait ainsi faire progresser les caractéristiques de développement des racines qui donnent aux variétés cultivées des résistances à différents stress.

L'amélioration des méthodes de mesure devrait également permettre de diversifier les environnements sur lesquels on pourra évaluer les traits, afin d'établir des lois de réponse des traits d'intérêt à certains facteurs clés de ces environnements. Ainsi, il sera possible d'affiner les études sur la stabilité des traits par rapport à différents facteurs.

Grâce à ces méthodes d'évaluation, il deviendra également possible de réaliser des expérimentations de greffage sur un nombre plus important de combinaisons de porte-greffe et de greffons. Cela est nécessaire pour confirmer les résultats obtenus ici sur quelques traits et pour les élargir à d'autres caractéristiques intéressantes de l'architecture. Ainsi, il conviendra de faire le tri, parmi les traits racinaires que l'on peut mesurer, entre ceux qui sont stables et ceux qui sont au contraire sensibles à l'influence du greffon.

De manière complémentaire à ces travaux sur l'analyse de la diversité, il serait également intéressant de poursuivre l'utilisation du modèle de simulation qui a été calibré lors de cette étude. Les simulations fournies par ce modèle permettront d'intégrer les résultats analytiques sur les traits de développement afin d'aller vers la construction d'idéotypes performants en termes de prospection globale du sol.

## REFERENCE BIBLIOGRAPHIQUE

- Aguirrezabal, L. A. N., Deleens, E. et al. (1994). "Root elongation rate is accounted for by intercepted PPFD and source-sink relations in field and laboratory-grown sunflower." *Plant, Cell and Environment* **17**(4): 443-450.
- Aguirrezabal, L. A. N., Pellerin, S. et al. (1993). "Carbon nutrition, root branching and elongation: can the present state of knowledge allow a predictive approach at a whole-plant level?" *Environmental and Experimental Botany* **33**(1): 121-130.
- Aguirrezabal, L. A. N. and Tardieu, F. (1996). "An architectural analysis of the elongation of field-grown sunflower root systems. Elements for modelling the effects of temperature and intercepted radiation." *Journal of Experimental Botany* **47**(3): 411-420.
- Ahmed, A. K., Cresswell, G. C. et al. (2000). "Comparison of sub-irrigation and overhead irrigation of tomato and lettuce seedlings." *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* **75**(3): 350-354.
- Allen, J. R. F. and Baker, D. A. (1980). "Free tryptophan and indole-3-acetic acid levels in the leaves and vascular pathways of *Ricinus communis* L." *Planta* **148**(1): 69-74.
- Atger, C. and Edelin, C. (1994). "Strategies of underground occupation by the root systems of trees." *Revue d'écologie, la terre et la vie* **49**: 343-356.
- Atkins, C., Smith, P. C. et al. (2011). "Macromolecules in phloem exudates - a review." *Protoplasma* **248**(1): 165-172.
- Atkinson, D. (1983). "The growth, activity and distribution of the fruit tree root system." *Plant and Soil* **71**(1): 23-35.
- Barlow, P. W. and Adam, J. S. (1988). "The position and growth of lateral roots on cultured root axes of tomato, *Lycopersicon esculentum* (Solanaceae)." *Plant Systematics and Evolution* **158**(2-4): 141-154.
- Barlow, P. W. and Rathfelder, E. L. (1984). "Correlations between the dimensions of different zones of grass root apices, and their implications for morphogenesis and differentiation in roots." *Annals of Botany* **53**(2): 249-260.
- Barthélémy, D. and Caraglio, Y. (2007). "Plant architecture: a dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny." *Annals of Botany* **99**(3): 375-407.
- Bates, T. R. and Lynch, J. P. (1996). "Stimulation of root hair elongation in *Arabidopsis thaliana* by low phosphorus availability." *Plant, Cell and Environment* **19**(5): 529-538.
- Bécel, C., Vercambre, G. et al. (2012). "Soil penetration resistance, a suitable soil property to account for variations in root elongation and branching." *Plant and Soil* **353**(1-2): 169-180.
- Bengough, A. G. and Young, I. M. (1993). "Root elongation of seedling peas through layered soil of different penetration resistances." *Plant and Soil* **149**(1): 129-139.
- Bhalerao, R. P., Eklöf, J. et al. (2002). "Shoot-derived auxin is essential for early lateral root emergence in *Arabidopsis* seedlings." *The Plant Journal* **29**(3): 325-332.
- Bhatt, R. M., Upreti, K. K. et al. (2015). "Interspecific grafting to enhance physiological resilience to flooding stress in tomato (*Solanum lycopersicum* L.)." *Scientia Horticulturae* **182**: 8-17.
- Bingham, I. J., Bengough, A. G. et al. (2010). "Soil compaction–N interactions in barley: Root growth and tissue composition." *Soil and Tillage Research* **106**(2): 241-246.
- Bingham, I. J. and Stevenson, E. A. (1993). "Control of root growth: effects of carbohydrates on the extension, branching and rate of respiration of different fractions of wheat roots." *Physiologia Plantarum* **88**(1): 149-158.

- Birouste, M., Zamora-Ledezma, E. et al. (2014). "Measurement of fine root tissue density: a comparison of three methods reveals the potential of root dry matter content." *Plant and Soil* **374**(1-2): 299-313.
- Bithell, S. L., Conde, B. et al. (2013). "Grafting for soilborne disease management in Australian vegetable production systems - a review." *Australasian Plant Pathology* **42**(3): 329-336.
- Bloomfield, J., Vogt, K. et al. (1996). "Tree root turnover and senescence. In plant roots: The hidden half. Yoav Waisel, Amram Eshel, Tom Beeckman, Uzi Kafkafi." Marcel Dekker Inc., New York **2<sup>nd</sup> ed. Revised and Expanded**
- Bomfim, N., Ribeiro, D. G. et al. (2011). "Anatomic changes due to interspecific grafting in cassava (*Manihot esculenta*)." *Genetic and Molecular Research* **10**(2): 1011-1021.
- Borgognone, D., Colla, G. et al. (2013). "Effect of nitrogen form and nutrient solution pH on growth and mineral composition of self-grafted and grafted tomatoes." *Scientia Horticulturae* **149**: 61-69.
- Bosc, M. and Maertens, C. (1981). "Rôle de l'accroissement du système racinaire dans l'absorption de divers états du potassium du sol." *Agrochimica* **25**: 1-8.
- Bui, H. H., Serra, V. et al. (2015). "Root system development and architecture in various genotypes of the Solanaceae family." *Botany* **93**(8): 465-474.
- Bulder, H. A. M., Den Nijs, A. P. M. et al. (1991). "The effect of low root temperature on growth and lipid composition of low temperature tolerant rootstock genotypes for Cucumber." *Journal of Plant Physiology* **138**(6): 661-666.
- Buttery, B. R. and Stone, J. A. (1988). "Some effects of nitrate and light intensity on soybean root growth and development." *Plant and Soil* **106**(2): 291-294.
- Cahn, M. D., Zobel, R. W. et al. (1989). "Relationship between root elongation rate and diameter and duration of growth of lateral roots of maize." *Plant and Soil* **119**(2): 271-279.
- Cannon, W. A. (1949). "A tentative classification of root systems." *Ecology* **30**(4): 542-548.
- Casimiro, I., Beeckman, T. et al. (2003). "Dissecting *Arabidopsis* lateral root development." *Trends in Plant Science* **8**(4): 165-171.
- Casimiro, I., Marchant, A. et al. (2001). "Auxin transport promotes *Arabidopsis* lateral root initiation." *The Plant Cell* **13**(4): 843-852.
- Cassaniti, C., Giuffrida, F. et al. (2011). "The effect of rootstock and nutrient solution concentration on eggplant grown in a soilless system." *Journal of Food Agriculture and Environment* **9**(3-4): 252-256.
- Champagnat, R., Ozenda, P. et al. (1969). "Biologie végétale, Vol III: Croissance, morphogenèse, reproduction." Paris, Masson et Cie, Editeurs **Collection "Précis de sciences biologiques", sous la direction du Pr. P.-P. Grassé.**: pp: 578.
- Chiatante, D., Di Iorio, A. et al. (2007). "Modification of root architecture in woody plants is possible for the presence of two different mechanisms of lateral root production: The effect of slope in *Spartium junceum* L. seedlings." *Plant Biosystems* **141**(3): 502-511.
- Ciobotati, G., Morariu, A. et al. (2009). Aspects of grafting influence on carbon and nitrogen movement of some pear (*Pyrus sativa*) cultivars. *Not. Bot. Hort. Agrobot. Cluj* **37**(2), 134-138.
- Clarkson, D. (1996). "Root structure and sites of ion uptake. In Plant roots: The hidden half, Waisel Y, Eshel A, Kafkafi U." Marcel Dekker Pub, New York: 483-510.
- Colla, G., Roupheal, Y. et al. (2006). "Yield, fruit quality and mineral composition of grafted melon plants grown under saline conditions." *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* **81**(1): 146-152.

- Colla, G., Rouphael, Y. et al. (2010). "Role of grafting in vegetable crops grown under saline conditions." *Scientia Horticulturae* **127**(2): 147-155.
- Comas, L. H., Eissenstat, D. M. et al. (2000). "Assessing root death and root system dynamics in a study of grape canopy pruning." *New Phytologist* **147**(1): 171-178.
- Condon, A. G., Richards, R. A. et al. (2004). "Breeding for high water-use efficiency." *Journal of Experimental Botany* **55**(407): 2447-2460.
- Corbesier, L., Vincent, C. et al. (2007). "FT protein movement contributes to long-distance signaling in floral induction of *Arabidopsis*." *Science* **316**(5827): 1030-1033.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S. et al. (2003). "A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide." *Australian Journal of Botany* **51**(4): 335-380.
- Coutts, M. P. (1983). "Root architecture and tree stability." *Plant and Soil* **71**(1-3): 171-188.
- Coutts, M. P. (1987). "Developmental processes in tree root systems." *Canadian Journal of Forest Research* **17**(8): 761-767.
- Craine, J. M., Berin, D. M. et al. (1999). "Measurement of leaf longevity of 14 species of grasses and forbs using a novel approach." *New Phytologist* **142**(3): 475-481.
- Craine, J. M., Froehle, J. et al. (2001). "The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients." *Oikos* **93**(2): 274-285.
- Danjon, F. and Reubens, B. (2008). "Assessing and analyzing 3D architecture of woody root systems, a review of methods and applications in tree and soil stability, resource acquisition and allocation." *Plant and Soil* **303**(1-2): 1-34.
- Darikova, Y., Vaganov, E. et al. (2013). "Changes in the anatomical structure of tree rings of the rootstock and scion in the heterografts of Siberian pine." *Trees* **27**(6): 1621-1631.
- Daunay, M.-C., Malet, P. et al. (1986). "Influences réciproques des racines et des parties aériennes sur le rendement de l'aubergine (*Solanum melongena* L.): résultats de greffages inter-variétaux." *Agronomie* **6**(3): 293-297.
- Davies, F. T., Olalde-Portugal, V. et al. (2000). "Alleviating phosphorus stress of Chile ancho pepper (*Capsicum annuum* L. 'San Luis') by arbuscular mycorrhizal inoculation." *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* **75**(6): 655-661.
- De Dorlodot, S., Forster, B. et al. (2007). "Root system architecture: opportunities and constraints for genetic improvement of crops." *Trends in Plant Science* **12**(10): 474-481.
- De Pessemier, J., Chardon, F. et al. (2013). "Natural variation of the root morphological response to nitrate supply in *Arabidopsis thaliana*." *Mechanisms of Development* **130**(1): 45-53.
- del Amor, F. M., Lopez-Marin, J. et al. (2008). "Effect of photoselective sheet and grafting technique on growth, yield, and mineral composition of sweet pepper plants." *Journal of Plant Nutrition* **31**(6): 1108-1120.
- Del Castillo, D., Acock, B. et al. (1989). "Elongation and branching of roots on soybean plants in a carbon dioxide-enriched aerial environment." *Agronomy Journal* **81**(4): 692-695.
- Dexter, A. R. (1987). "Mechanics of root growth." *Plant and Soil* **98**(3): 303-312.
- Diggle, A. J. (1988). "ROOTMAP - a model in three-dimensional coordinates of the growth and structure of fibrous root systems." *Plant and Soil* **105**(2): 169-178.
- Djidonou, D., Zhao, X. et al. (2013). "Yield, water-, and nitrogen-use efficiency in field-grown, grafted tomatoes." *Hortscience* **48**(4): 485-492.

- Draye, X. (2002). "Consequences of root growth kinetics and vascular structure on the distribution of lateral roots." *Plant, Cell and Environment* **25**(11): 1463-1474.
- Drew, M. C. (1975). "Comparison of the effects of a localised supply of phosphate, nitrate, ammonium and potassium on the growth of the seminal root system, and the shoot, in barley." *New Phytologist* **75**(3): 479-490.
- Drew, M. C. and Saker, L. R. (1978). "Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley: III. Compensatory increases in growth of lateral roots, and in rates of phosphate uptake, in response to a localized supply of phosphate." *Journal of Experimental Botany* **29**(2): 435-451.
- Dubrovsky, J. G., Sauer, M. et al. (2008). "Auxin acts as a local morphogenetic trigger to specify lateral root founder cells." *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**(25):8490-8794.
- Duhoux, E. et Nicole, M. (2004). "Biologie végétale: associations et interactions chez les plantes." Dunod: 166p.
- Dupuy, L., Fourcaud, T. et al. (2007). "A numerical investigation into the influence of soil type and root architecture on tree anchorage. Chapter: Eco- and ground bio-engineering: The use of vegetation to improve slope stability." A. Stokes, I. Spanos, J. Norris and E. Cammeraat, Springer Netherlands. The series Developments in Plant and Soil Sciences **103**: 175-189.
- Eissenstat, D. M., Wells, C. E. et al. (2000). "Building roots in a changing environment: implications for root longevity." *New Phytologist* **147**(1): 33-42.
- Etehadnia, M., Waterer, D. et al. (2008). "Scion and rootstock effects on ABA-mediated plant growth regulation and salt tolerance of acclimated and unacclimated potato genotypes." *Journal of Plant Growth Regulation* **27**(2): 125-140.
- Ewing, E. E. and Struik, P. C. (1992). "Tuber formation in potato: induction, initiation, and growth." *Horticultural Reviews*, John Wiley and Sons, Inc. **14**: 89-198.
- FAO (2011). "Faostat." <http://faostat.fao.org/>.
- FAO (2013). "Faostat." <http://faostat3.fao.org/>.
- Fayle, D. C. F. (1968). "Radial growth in tree roots: distribution, timing, anatomy." University of Toronto, Faculty of Forestry, **Technical report No.9**: 183 p.
- Fernández - García, N., Carvajal, M. et al. (2004). "Graft union formation in tomato plants: peroxidase and catalase involvement." *Annals of Botany* **93**(1): 53-60.
- Fiscus, E. L. and Markhart III, A. H. (1979). "Relationships between root system water transport properties and plant size in *Phaseolus*." *Plant Physiology* **64**(5): 770-773.
- Fisher, R. A. (1921). "Some remarks on the methods formulated in a recent article on "The quantitative analysis of plant growth"." *Annals of Applied Biology* **7**(4): 367-372.
- Fitter, A. (1991). "Characteristics and functions of root systems. In *Plant roots: The hidden half.*" (Yoav Waisel, Amram Eshel, Tom Beeckman, Uzi Kafkafi). Marcel Dekker Inc., New York **1<sup>st</sup> ed.**:3-25.
- Fitter, A. (2002). "Characteristics and functions of root systems. In *Plant Roots: The hidden half.*", (Yoav Waisel, Amram Eshel, Tom Beeckman, Uzi Kafkafi), Marcel Dekker Pub, New York **3<sup>rd</sup> edition**, Revived and Expanded: 15-32.
- Fitter, A. H. (1987). "An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems." *New Phytologist* **106**(1): 61-77.
- Fitter, A. H. and Stickland, T. R. (1992). "Fractal characterization of root system architecture." *Functional Ecology* **6**(6): 632-635.

- Fitter, A. H., Stickland, T. R. et al. (1991). "Architectural analysis of plant root systems 1. Architectural correlates of exploitation efficiency." *New Phytologist* **118**(3): 375-382.
- Flores, F. B., Sanchez-Bel, P. et al. (2010). "The effectiveness of grafting to improve tomato fruit quality." *Scientia Horticulturae* **125**(3): 211-217.
- Fogel, R. (1985). "Roots as primary producers in below-ground ecosystems." *Ecological interaction in soil* (Special publication of the British Ecological Society) **N° 4**: 23-36.
- Foo, E., Morris, S. E. et al. (2007). "Feedback regulation of xylem cytokinin content is conserved in pea and *Arabidopsis*." *Plant Physiology* **143**(3): 1418-1428.
- Foolad, M. R. (2007). "Genome mapping and molecular breeding of tomato." *International Journal of Plant Genomics* **2007**(64358): 52.
- Freixes, S., Thibaud, M. C. et al. (2002). "Root elongation and branching is related to local hexose concentration in *Arabidopsis thaliana* seedlings." *Plant, Cell and Environment* **25**(10): 1357-1366.
- Gamalero, E., Pivato, B. et al. (2010). "Interactions between a fluorescent pseudomonad, an arbuscular mycorrhizal fungus and a hypovirulent isolate of *Rhizoctonia solani* affect plant growth and root architecture of tomato plants." *Plant Biosystems* **144**(3): 582-591.
- Gamalero, E., Trotta, A. et al. (2004). "Impact of two fluorescent pseudomonads and an arbuscular mycorrhizal fungus on tomato plant growth, root architecture and P acquisition." *Mycorrhiza* **14**(3): 185-192.
- Garnier, E. and Laurent, G. (1994). "Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species." *New Phytologist* **128**(4): 725-736.
- Gautam, M., Singh, A. K. et al. (2012). "Root morphology of tomato and brinjal as influenced by Cr toxicity." *Indian Journal of Horticulture* **69**(2): 205-208.
- Genet, M., Stokes, A. et al. (2007). "The influence of cellulose content on tensile strength in tree roots. Chapter: Eco-and Ground Bio-Engineering: The use of vegetation to improve slope stability." A. Stokes, I. Spanos, J. Norris and E. Cammeraat, Springer Netherlands. **103**: 3-11.
- Gewin, V. (2010). "Food: An underground revolution." *Nature* **466**: 552-553.
- Gifford, R. M. and Evans, L. T. (1981). "Photosynthesis, carbon partitioning, and yield." *Annual Review of Plant Physiology* **32**(1): 485-509.
- Glenn, D. M. and Scorza, R. (1992). "Reciprocal grafts of standard and dwarf peach alter dry-matter partitioning and root physiology." *Hortscience* **27**(3): 241-243.
- Gojon, A., Nacry, P. et al. (2009). "Root uptake regulation: a central process for NPS homeostasis in plants." *Current Opinion in Plant Biology* **12**(3): 328-338.
- Goldschmidt, E. E. (2014). "Plant grafting: new mechanisms, evolutionary implications." *Frontiers in Plant Science* **5**: 727.
- Golecki, B., Schulz, A. et al. (1998). "Evidence for graft transmission of structural phloem proteins or their precursors in heterografts of Cucurbitaceae." *Planta* **206**(4): 630-640.
- Gough, R. E. (2001). "Color of plastic mulch affects lateral root development but not root system architecture in pepper." *Hortscience* **36**(1): 66-68.
- Granato, T. C. and Raper, C. D. (1989). "Proliferation of maize (*Zea mays* L.) roots in response to localized supply of nitrate." *Journal of Experimental Botany* **40**(2): 263-275.
- Gyssels, G., Poesen, J. et al. (2005). "Impact of plant roots on the resistance of soils to erosion by water: a review." *Progress in Physical Geography* **29**(2): 189-217.

- Haroldsen, V. M., Szczerba, M. W. et al. (2012). "Mobility of transgenic nucleic acids and proteins within grafted rootstocks for agricultural improvement." *Frontiers in Plant Science* **3**: 39.
- Haywood, V., Yu, T.-S. et al. (2005). "Phloem long-distance trafficking of GIBBERELLIC ACID-INSENSITIVE RNA regulates leaf development." *The Plant Journal* **42**(1): 49-68.
- He, Y., Zhu, Z. et al. (2009). "Grafting increases the salt tolerance of tomato by improvement of photosynthesis and enhancement of antioxidant enzymes activity." *Environmental and Experimental Botany* **66**(2): 270-278.
- Heiser, C. (1987). "Capsicum y cultura: La historia del Chilli." *Economic Botany* **41**(3): 410-410.
- Hellmers, H., Horton, J. S. et al. (1955). "Root systems of some chaparral plants in Southern California." *Ecology* **36**(4): 667-678.
- Herder, G. D., Van Isterdael, G. et al. (2010). "The roots of a new green revolution." *Trends in Plant Science* **15**(11): 600-607.
- Hermans, C., Hammond, J. P. et al. (2006). "How do plants respond to nutrient shortage by biomass allocation?" *Trends in Plant Science* **11**(12): 610-617.
- Himanen, K., Vuylsteke, M. et al. (2004). "Transcript profiling of early lateral root initiation." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **101**(14): 5146-5151.
- Hoad, G. V. (1995). "Transport of hormones in the phloem of higher plants." *Plant Growth Regulation* **16**(2): 173-182.
- Hoagland, D. R. and Arnon, D. I. (1950). "The water - culture method for growing plants without soil " Berkeley: College of Agriculture, University of California **Circular 347**: 34.
- Hodge, A. (2009). "Root decisions." *Plant, Cell and Environment* **32**(6): 628-640.
- Hodge, A., Berta, G. et al. (2009). "Plant root growth, architecture and function." *Plant and Soil* **321**(1-2): 153-187.
- Hunt, R., Causton, D. R. et al. (2002). "A modern tool for classical plant growth analysis." *Annals of Botany* **90**(4): 485-488.
- Ibarra-Jimenez, L., Lira-Saldivar, R. H. et al. (2011). "Colored plastic mulches affect soil temperature and tuber production of potato." *Acta Agriculturae Scandinavica Section B-Soil and Plant Science* **61**(4): 365-371.
- ImageJ software. Variable from <http://rsbweb.nih.gov/ij/>.
- Ignatius, A., Arunbabu, V. et al. (2014). "Rhizofiltration of lead using an aromatic medicinal plant *Plectranthus amboinicus* cultured in a hydroponic nutrient film technique (NFT) system." *Environmental Science and Pollution Research* **21**(22): 13007-13016.
- Jackson, R. B., Mooney, H. A. et al. (1997). "A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents." *Proceedings of the National Academy of Sciences* **94**(14): 7362-7366.
- Jager, C., Symons, G. et al. (2007). "Evidence that the mature leaves contribute auxin to the immature tissues of pea (*Pisum sativum* L.)." *Planta* **226**(2): 361-368.
- Johkan, M., Oda, M. et al. (2008). "Ascorbic acid promotes graft-take in sweet pepper plants (*Capsicum annuum* L.)." *Scientia Horticulturae* **116**(4): 343-347.
- Jourdan, C. (1995). "Modélisation de l'architecture du système racinaire du palmier à huile. Une application pratique: estimation du volume de sol utile pour le potassium et le phosphore." Seminar report "Root et the root system" in INRA Orleans, France.



- Jourdan, C. and Rey, H. (1997). "Architecture and development of the oil-palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) root system." *Plant and Soil* **189**(1): 33-48.
- Jourdan, C., Rey, H. et al. (1995). "Architectural analysis and modelling of the branching process of the young oil-palm root system." *Plant and Soil* **177**(1): 63-72.
- Juniper, B. E. and Maberly, D. J. (2006). "The story of the apple." Timber Press, Portland, OR: 219.
- Kawaguchi, M., Backhouse, D. et al. (2009). "Understanding the mechanisms of graft union formation in Solanaceae plants using in vitro techniques." VI. International Symposium on in Vitro Culture and Horticultural Breeding. R. J. Geijskes, P. Lakshmanan and A. Taji. Leuven 1, Int Soc Horticultural Science. **829**: 403-406.
- Kawaguchi, M., Taji, A. et al. (2008). "Anatomy and physiology of graft incompatibility in solanaceous plants." *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* **83**(5): 581-588.
- Khah, E. M., Katsoulas, N. et al. (2011). "Effect of grafting on eggplant leaf gas exchanges under mediterranean greenhouse conditions." *International Journal of Plant Production* **5**(2): 121-134.
- Kim, M., Canio, W. et al. (2001). "Developmental changes due to long-distance movement of a homeobox fusion transcript in tomato." *Science* **293**(5528): 287-289.
- King, J. S., Albaugh, T. J. et al. (2002). "Below-ground carbon input to soil is controlled by nutrient availability and fine root dynamics in loblolly pine." *New Phytologist* **154**(2): 389-398.
- Kirby, J. M. and Bengough, A. G. (2002). "Influence of soil strength on root growth: experiments and analysis using a critical-state model." *European Journal of Soil Science* **53**(1): 119-127.
- Kläring, H.-P. (2001). "Strategies to control water and nutrient supplies to greenhouse crops. A review." *Agronomie* **21**(4): 311-321.
- Koenker, R. and Hallock, K. F. (2001). "Quantile regression." *Journal of Economic Perspectives* **15**(4): 143-156.
- Koepke, T. and Dhingra, A. (2013). "Rootstock scion somatogenetic interactions in perennial composite plants." *Plant Cell Reports* **32**(9): 1321-1337.
- Koyama, H., Toda, T. et al. (1995). "Effects of aluminum and pH on root growth and cell viability in *Arabidopsis thaliana* strain Landsberg in hydroponic culture." *Plant and Cell Physiology* **36**(1): 201-205.
- Krasilnikov, P. (1968). "On the classification of the root systems of trees and shrubs. In Ghilanov, M.S. et al. (eds.): *Methods of productivity studies in root systems and rhizosphere organisms* " Nauka (URSS Academy of Sciences), Leningrad: 106-114.
- Kubota, C. (2008). "Use of grafted seedlings for vegetable production in North America." *Acta Horticulturae* **770**(in press).
- Kubota, C., McClure, M. A. et al. (2008). "Vegetable grafting: history, use, and current technology status in North America." *Hortscience* **43**(6): 1664-1669.
- Kulkarni, M. and Phalke, S. (2009). "Evaluating variability of root size system and its constitutive traits in hot pepper (*Capsicum annum* L.) under water stress." *Scientia Horticulturae* **120**(2): 159-166.
- Kutschera, L. (1960). "Wurzelatlas mitteleuropäischer Ackerunkräuter und Kulturpflanzen." Verlag Pub., Franckfurt am Main.
- Kutz, A., Müller, A. et al. (2002). "A role for nitrilase 3 in the regulation of root morphology in sulphur-starving *Arabidopsis thaliana*." *The Plant Journal* **30**(1): 95-106.
- Laplaze, L., Benkova, E. et al. (2007). "Cytokinins act directly on lateral root founder cells to inhibit root initiation." *The Plant Cell* **19**(12): 3889-3900.

- Larousse (1970). "Dictionnaire encyclopédique en 3 volumes." Larousse (Paris).
- Laskowski, M., Biller, S. et al. (2006). "Expression profiling of auxin-treated *Arabidopsis* roots: toward a molecular analysis of lateral root emergence." *Plant and Cell Physiology* **47**(6): 788-792.
- Laskowski, M. J., Williams, M. E. et al. (1995). "Formation of lateral root meristems is a two-stage process." *Development* **121**(10): 3303-3310.
- Lazof, D. B., Rufty, T. W. et al. (1992). "Localization of nitrate absorption and translocation within morphological regions of the corn root." *Plant Physiology* **100**(3): 1251-1258.
- Le Bot, J., Serra, V. et al. (2010). "DART: a software to analyse root system architecture and development from captured images." *Plant and Soil* **326**(1): 261-273.
- Le Roux, Y. (1994). "Mise en place de l'architecture racinaire d'*Hevea brasiliensis*. Etude comparée du semis et de la microbouture." Thèse, Université Aix-Marseille III: 295p.
- Le Roux, Y. and Pagès, L. (1994). "Développement et polymorphisme racinaires chez de jeunes semis d'hévéa (*Hevea brasiliensis*)." *Canadian Journal of Botany* **72**(7): 924-932.
- Leal-Fernandez, C., Godoy-Hernandez, H. et al. (2013). "Morphological response and fruit yield of sweet pepper (*Capsicum annuum* L.) grafted onto different commercial rootstocks." *Biological Agriculture and Horticulture* **29**(1): 1-11.
- Lecompte, F., Ozier-Lafontaine, H. et al. (2001). "The relationships between static and dynamic variables in the description of root growth. Consequences for field interpretation of rooting variability." *Plant and Soil* **236**(1): 19-31.
- Lecompte, F., Pagès, L. et al. (2005). "Patterns of variability in the diameter of lateral roots in the banana root system." *New Phytologist* **167**(3): 841-850.
- Lecompte, F. and Pagès, L. (2007). "Apical diameter and branching density affect lateral root elongation rates in banana." *Environmental and Experimental Botany* **59**(3): 243-251.
- Lee, J.-M. (1994). "Cultivation of grafted vegetables. I: Current status, grafting methods, and benefits." *American Society for Horticultural Science, Alexandria, VA, ETATS-UNIS (1966) (Revue)* **29**(n° 4): 235-239.
- Lee, J. M. (2003). "Advances in vegetable grafting." *Chronica Horticulture* **43**(2): 12-19.
- Leitner, D., Klepsch, S. et al. (2010). "A dynamic root system growth model based on L-Systems." *Plant and Soil* **332**(1-2): 177-192.
- Li, X., Mo, X. et al. (2006). "Cytokinin-mediated cell cycling arrest of pericycle founder cells in lateral root initiation of *Arabidopsis*." *Plant and Cell Physiology* **47**(8): 1112-1123.
- Lifschitz, E., Eviatar, T. et al. (2006). "The tomato FT ortholog triggers systemic signals that regulate growth and flowering and substitute for diverse environmental stimuli." *Proceedings of the National Academy of Sciences* **103**(16): 6398-6403.
- Lin, T., Sharma, P. et al. (2013). "The impact of the long-distance transport of a BEL1-like messenger RNA on development." *Plant Physiology* **161**(2): 760-772.
- Linkohr, B. I., Williamson, L. C. et al. (2002). "Nitrate and phosphate availability and distribution have different effects on root system architecture of *Arabidopsis*." *The Plant Journal* **29**(6): 751-760.
- Liu, N., Zhou, B. et al. (2012). "Biological characteristics of grafted eggplant on tomato rootstocks." *African Journal of Agricultural Research* **7**(18): 2791-2799.
- Liu, Y. (2006). Historical and modern genetics of plant graft hybridization. *Advances in Genetics*. J. C. D. T. F. Jeffrey C. Hall and H. Veronica van, Academic Press **56**: 101-129.

- Ljung, K., Hull, A. et al. (2002). "Biosynthesis, conjugation, catabolism and homeostasis of indole-3-acetic acid in *Arabidopsis thaliana*." *Plant Molecular Biology* **49**(3-4): 249-272.
- López-Bucio, J., Cruz-Ramírez, A. et al. (2003). "The role of nutrient availability in regulating root architecture." *Current Opinion in Plant Biology* **6**(3): 280-287.
- López-Bucio, J., Hernández-Abreu, E. et al. (2002). "Phosphate availability alters architecture and causes changes in hormone sensitivity in the *Arabidopsis* root system." *Plant Physiology* **129**(1): 244-256.
- Lorbiecke, R. and Sauter, M. (1999). "Adventitious root growth and cell-cycle induction in deepwater rice." *Plant Physiology* **119**(1): 21-30.
- Louws, F. J., Rivard, C. L. et al. (2010). "Grafting fruiting vegetables to manage soilborne pathogens, foliar pathogens, arthropods and weeds." *Scientia Horticulturae* **127**(2): 127-146.
- Lucas, W. J., Yoo, B.-C. et al. (2001). "RNA as a long-distance information macromolecule in plants." *Nat Rev Mol Cell Biol* **2**(11): 849-857.
- Lucot, E. and Bruckert, S. (1992). "Organisation du système racinaire du chêne pédonculé (*Quercus robur*) développé en conditions édaphiques non contraignantes (sol brun lessivé colluvial)." *Ann. For. Sci.* **49**(5): 465-479.
- Lynch, J. (1995). "Root architecture and plant productivity." *Plant Physiology* **109**(1): 7-13.
- Lynch, J. P. (2007). "TURNER REVIEW No. 14: Roots of the second Green Revolution." *Australian Journal of Botany* **55**(5): 493-512.
- M'Hamdi, M., Boughalleb, N. et al. (2010). "Evaluation of grafting techniques and a new rootstock for resistance of pepper (*Capsicum annuum* L.) towards *Phytophthora nicotianae*." *Journal of Food Agriculture & Environment* **8**(1): 135-139.
- Ma, Z., Bielenberg, D. G. et al. (2001). "Regulation of root hair density by phosphorus availability in *Arabidopsis thaliana*." *Plant, Cell & Environment* **24**(4): 459-467.
- Malamy, J. E. (2005). "Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture." *Plant, Cell & Environment* **28**(1): 67-77.
- Malamy, J. E. and Benfey, P. N. (1997). "Down and out in *Arabidopsis*: the formation of lateral roots." *Trends in Plant Science* **2**(10): 390-396.
- Martinez-Rodriguez, M. M., Estan, M. T. et al. (2008). "The effectiveness of grafting to improve salt tolerance in tomato when an 'excluder' genotype is used as scion." *Environmental and Experimental Botany* **63**(1-3): 392-401.
- Massa, D., Incrocci, L. et al. (2011). "Simulation of crop water and mineral relations in greenhouse soilless culture." *Environmental Modelling and Software* **26**(6): 711-722.
- Massa, D., Incrocci, L. et al. (2010). "Strategies to decrease water drainage and nitrate emission from soilless cultures of greenhouse tomato." *Agricultural Water Management* **97**(7): 971-980.
- Materechera, S. A., Alston, A. M. et al. (1992). "Influence of root diameter on the penetration of seminal roots into a compacted subsoil." *Plant and Soil* **144**(2): 297-303.
- Materechera, S. A., Dexter, A. R. et al. (1991). "Penetration of very strong soils by seedling roots of different plant species." *Plant and Soil* **135**(1): 31-41.
- Mathieu, L., Lobet, G. et al. (2015). ""Rhizoponics": a novel hydroponic rhizotron for root system analyses on mature *Arabidopsis thaliana* plants." *Plant Methods* **11**(1): 3.
- McGurl, B., Orozco-Cardenas, M. et al. (1994). "Overexpression of the prosystemin gene in transgenic tomato plants generates a systemic signal that constitutively induces proteinase inhibitor

- synthesis." Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America **91**(21): 9799-9802.
- Misra, R. K. and Gibbons, A. K. (1996). "Growth and morphology of eucalypt seedling-roots, in relation to soil strength arising from compaction." Plant and Soil **182**(1): 1-11.
- Mohsenian, Y., Roosta, H. R. et al. (2012). "Investigation of the ameliorating effects of eggplant, datura, orange nightshade, local Iranian tobacco, and field tomato as rootstocks on alkali stress in tomato plants." Photosynthetica **50**(3): 411-421.
- Mollier, A. and Pellerin, S. (1999). "Maize root system growth and development as influenced by phosphorus deficiency." Journal of Experimental Botany **50**(333): 487-497.
- Molnar, A., Melnyk, C. W. et al. (2010). "Small silencing RNAs in plants are mobile and direct epigenetic modification in recipient cells." Science **328**(5980): 872-875.
- Moore, R. (1984). "A model for graft compatibility-incompatibility in higher plants." American Journal of Botany **71**(5): 752-758.
- Morra, L. and Bilotto, M. (2006). "Evaluation of new rootstocks for resistance to soil-borne pathogens and productive behaviour of pepper (*Capsicum annuum* L.)." Journal of Horticultural Science & Biotechnology **81**(3): 518-524.
- Mudge, K., Janick, J. et al. (2009). "A history of grafting." Horticultural reviews, John Wiley and Sons, Inc.: 437-493.
- Müller, A., Hillebrand, H. et al. (1998). "Indole-3-acetic acid is synthesized from L-tryptophan in roots of *Arabidopsis thaliana*." Planta **206**(3): 362-369.
- Muller, B., Stosser, M. et al. (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 and Environment **21**(2): 149-158.
- Nakano, Y. (2007). "Response of tomato root systems to environmental stress under soilless culture." Jarq-Japan Agricultural Research Quarterly **41**(1): 7-15.
- Nibau, C., Gibbs, D. J. et al. (2008). "Branching out in new directions: the control of root architecture by lateral root formation." New Phytologist **179**(3): 595-614.
- Nicoletto, C., Tosini, F. et al. (2013). "Effect of grafting and ripening conditions on some qualitative traits of 'Cuore di bue' tomato fruits." Journal of the Science of Food and Agriculture **93**(6): 1397-1403.
- Nieves, F.-G., Micaela, C. et al. (2004). "Graft union formation in tomato plants: peroxidase and catalase involvement." Annals of Botany **93**(1): 53-60.
- Notaguchi, M., Wolf, S. et al. (2012). "Phloem-mobile Aux/IAA transcripts target to the root tip and modify root architecture." Journal of Integrative Plant Biology **54**(10): 760-772.
- Oda, M., Maruyama, M. et al. (2005). "Water transfer at graft union of tomato plants grafted onto *Solanum* rootstocks." Journal of the Japanese Society for Horticultural Science **74**(6): 458-463.
- Oda, M., Nagata, M. et al. (1996). "Effects of scarlet eggplant rootstock on growth, yield, and sugar content of grafted tomato fruits." Journal of the Japanese Society for Horticultural Science **65**(3): 531-536.
- Olmstead, M. A., Lang, N. S. et al. (2006). "Xylem vessel anatomy of sweet cherries grafted onto dwarfing and nondwarfing rootstocks." Journal of the American Society for Horticultural Science **131**(5): 577-585.
- Omid, A., Keilin, T. et al. (2007). "Characterization of phloem-sap transcription profile in melon plants." Journal of Experimental Botany **58**(13): 3645-3656.

- Ortas, I., Sari, N. et al. (2011). "Screening mycorrhizae species for increased growth and P and Zn uptake in eggplant (*Solanum melongena* L.) grown under greenhouse conditions." *European Journal of Horticultural Science* **76**(3): 116-123.
- Pagès, L. (1995a). "Growth patterns of the lateral roots of young oak (*Quercus robur*) tree seedlings. Relationship with apical diameter." *New Phytologist* **130**(4): 503-509.
- Pagès, L. (1995b). "Root architecture: analyse and modelisation." Seminar report "Root et the root system" in INRA Orleans, France.
- Pagès, L. (2000). "Why model root system architecture? The supporting roots of trees and woody plants: form, function and physiology." A. Stokes, Springer Netherlands. **87**: 187-194.
- Pagès, L. (2011). "Links between root developmental traits and foraging performance." *Plant, Cell & Environment* **34**(10): 1749-1760.
- Pagès, L. (2014). "Branching patterns of root systems: quantitative analysis of the diversity among dicotyledonous species." *Annals of Botany* **114**(3): 591-598.
- Pagès, L. and Aries, F. (1988). "SARAH: modèle de simulation de la croissance, du développement et de l'architecture des systèmes racinaires." *Agronomie* **8**(10): 889-896.
- Pagès, L., Bruchou, C. et al. (2012). "Links between root length density profiles and models of the root system architecture." *Vadose Zone Journal* **11**(4).
- Pagès, L., Moreau, D. et al. (2012). "ArchiSimple: A parsimonious model of the root system architecture." *Plant growth modeling, simulation, visualization and applications (PMA), 2012 IEEE Fourth International Symposium on*: 297-303.
- Pagès, L., Kervella, J. et al. (1993). "Development of the root system of young peach trees (*Prunus persica* L. Batsch): a morphometrical analysis." *Annals of Botany* **71**: 369-375.
- Pagès, L. and Picon-Cochard, C. (2014). "Modelling the root system architecture of Poaceae. Can we simulate integrated traits from morphological parameters of growth and branching?" *New Phytologist* **204**(1): 149-158.
- Pagès, L. and Serra, V. (1994). "Growth and branching of the taproot of young oak trees - a dynamic study." *Journal of Experimental Botany* **45**(9): 1327-1334.
- Pagès, L., Serra, V. et al. (2010). "Estimating root elongation rates from morphological measurements of the root tip." *Plant and Soil* **328**(1): 35-44.
- Pagès, L., Vercambre, G. et al. (2004). "Root Typ: a generic model to depict and analyse the root system architecture." *Plant and Soil* **258**(1): 103-119.
- Pardossi, A., Malorgio, F. et al. (2006). "Hydroponic technologies for greenhouse crops. Crops: Quality, Growth and Biotechnology." WFL Publisher, Helsinki, **In: Dris, R. (Ed.)**: 360-378.
- Parizotto, E., Dunoyer, P. et al. (2004). "In vivo investigation of the transcription, processing, endonucleolytic activity, and functional relevance of the spatial distribution of a plant miRNA." *Genes Dev* **18**: 2237 - 2242.
- Parkinson, M., Jeffree, C. E. et al. (1987). "Incompatibility in cultured explant-grafts between members of the solanaceae." *New Phytologist* **107**(3): 489-498.
- Pathirana, R. (2013). "Peppers: vegetable and spice *Capsicums*, 2nd edition, by Paul W. Bosland and Eric J. Votava." *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science* **41**(2): 102-103.

- Pelaéz-Anderica, E. et al. (2011). "Root seedling morphology diversity in *Capsicum* spp." *UASVM Horticulture* **68**(1).
- Pellerin, S. and Tabourel, F. (1995). "Length of the apical unbranched zone of maize axile roots: its relationship to root elongation rate." *Environmental and Experimental Botany* **35**(2): 193-200.
- Rani Debi, B., Taketa, S. et al. (2005). "Cytokinin inhibits lateral root initiation but stimulates lateral root elongation in rice (*Oryza sativa*)." *Journal of Plant Physiology* **162**(5): 507-515.
- Picard, D., Jordan, M. O. et al. (1985). "Rate of appearance of primary roots of maize. 1. Detailed study of one cultivar at one site." *Agronomy* **5**(8): 667-676.
- Pregitzer, K. S., Zak, D. R. et al. (1995). "Atmospheric CO<sub>2</sub>, soil nitrogen and turnover of fine roots." *New Phytologist* **129**(4): 579-585.
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from <https://www.r-project.org/>.
- Rachow-Brandt, G. and Kollmann, R. (1992). "Studies on graft unions IV. Assimilate transport and sieve element restitution in homo- and heterografts." *Journal of Plant Physiology* **139**(5): 579-583.
- Raviv, M. and Lieth, J. H. (2008). "Chapter 1 - Significance of soilless culture in agriculture." *Soilless Culture*. M. Raviv and J. H. Lieth. Amsterdam, Elsevier: pp: 1-11,I-II.
- Reubens, B., Poesen, J. et al. (2007). "The role of fine and coarse roots in shallow slope stability and soil erosion control with a focus on root system architecture: a review." *Trees* **21**(4): 385-402.
- Rickman, R. W., Klepper, B. et al. (1995). "An algorithm for predicting crown root axes of annual grasses." *Agron. J.* **87**(6): 1182-1186.
- Rivard, C. and Louws, F. (2006). "Grafting for disease resistance in heirloom tomatoes." North Carolina cooperative extension service, North Carolina State University
- Rivero, R. M., Ruiz, J. M. et al. (2003). "Can grafting in tomato plants strengthen resistance to thermal stress?" *Journal of the Science of Food and Agriculture* **83**(13): 1315-1319.
- Roberts, J. R. and Brown, R. (1961). "The development of the graft union." *Journal of Experimental Botany* **12**(2): 294-302.
- Robinson, D. (1994). "The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients." *New Phytologist* **127**(4): 635-674.
- Rodríguez-Delfín, A. (2012). "Advances of hydroponics in Latin America." II. International Symposium on Soilless Culture and Hydroponics. Leuven 1, Int. Soc. Horticultural Science. *Acta Horticulturae* **947**: 23-32.
- Ronco, M. G., Ruscitti, M. E. et al. (2008). "Glyphosate and mycorrhization induce changes in plant growth and in root morphology and architecture in pepper plants (*Capsicum annuum* L.)." *Journal of Horticultural Science and Biotechnology* **83**(4): 497-505.
- Rouhani, I., Black J.R., C. C. et al. (1987). "Effect of number of lateral roots on eggplant growth and yield." *Canadian Journal of Plant Science* **67**(1): 305-313.
- Rouphael, Y., Schwarz, D. et al. (2010). "Impact of grafting on product quality of fruit vegetables." *Scientia Horticulturae* **127**(2): 172-179.
- Ryser, P. (1996). "The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: A comparison of five ecologically contrasting grasses." *Functional Ecology* **10**(6): 717-723.
- Rubio, J. S., Garcia-Sanchez, F. et al. (2010). "Yield and fruit quality of sweet pepper in response to fertilisation with Ca<sup>2+</sup> and K<sup>+</sup>." *Spanish Journal of Agricultural Research* **8**(1): 170-177.

- Ryan, C. A. and Pearce, G. (1998). "SYSTEMIN: A polypeptide signal for plant defensive genes." *Annual Review of Cell and Developmental Biology* **14**(1): 1-17.
- Saha, D., Purkayastha, G. D. et al. (2012). "Isolation and characterization of two new *Bacillus subtilis* strains from the rhizosphere of eggplant as potential biocontrol agents." *Journal of Plant Pathology* **94**(1): 109-118.
- Sánchez-Calderón, L., López-Bucio, J. et al. (2005). "Phosphate starvation induces a determinate developmental program in the roots of *Arabidopsis thaliana*." *Plant and Cell Physiology* **46**(1): 174-184.
- Sanchez-Del-Castillo, F., Gonzalez-Molina, L. et al. (2014). "Nutritional dynamics and yield of cucumber grown in hydroponics with and without recirculation of the nutrient solution." *Revista Fitotecnia Mexicana* **37**(3): 261-269.
- Sanchez-Del Castillo, F., Moreno-Perez, E. D. et al. (2014). "Hydroponic tomato (*Solanum lycopersicum* L.) production with and without recirculation of nutrient solution." *Agrociencia* **48**(2): 185-197.
- Sattelmacher, B., Gerendas, J. et al. (1993). "Interaction between root growth and mineral nutrition." *Environmental and Experimental Botany* **33**(1): 63-73.
- Savvas, D., Colla, G. et al. (2010). "Amelioration of heavy metal and nutrient stress in fruit vegetables by grafting." *Scientia Horticulturae* **127**(2): 156-161.
- Schuurman, J. J. (1965). "Influence of soil density on root development and growth of oats." *Plant and Soil* **22**(3): 352-374.
- Schwarz, D., Oztekin, G. B. et al. (2013). "Rootstocks can enhance tomato growth and quality characteristics at low potassium supply." *Scientia Horticulturae* **149**: 70-79.
- Schwarz, D., Roupael, Y. et al. (2010). "Grafting as a tool to improve tolerance of vegetables to abiotic stresses: Thermal stress, water stress and organic pollutants." *Scientia Horticulturae* **127**(2): 162-171.
- Shipley, B. and Vu, T.-T. (2002). "Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts." *New Phytologist* **153**(2): 359-364.
- Sonneveld, C. and Voogt, W. (2009). "Plant nutrition of greenhouse crops." Springer, New York 431.
- Soumelidou, K., Battey, N. H. et al. (1994). "The anatomy of the developing bud union and its relationship to dwarfing in apple." *Annals of Botany* **74**(6): 605-611.
- Spiegelman, Z., Golan, G. et al. (2013). "Don't kill the messenger: Long-distance trafficking of mRNA molecules." *Plant Science* **213**(0): 1-8.
- Stegemann, S. and Bock, R. (2009). "Exchange of genetic material between cells in plant tissue grafts." *Science* **324**(5927): 649-651.
- Stalham, M. A., Allen, E. J. et al. (2007). "Effects of soil compaction in potato (*Solanum tuberosum*) crops." *Journal of Agricultural Science* **145**: 295-312.
- Stanghellini, C., Pardossi, A. et al. (2007). "What limits the application of wastewater and/or closed cycle in horticulture?" *Acta Hort. (ISHS)* **747**: 323-330.
- Stirzaker, R. J., Passioura, J. B. et al. (1996). "Soil structure and plant growth: Impact of bulk density and biopores." *Plant and Soil* **185**(1): 151-162.

- Street, H. E. and McGregor, S. M. (1952). "The carbohydrate nutrition of tomato roots: III. The effects of external sucrose concentration on the growth and anatomy of excised roots." *Annals of Botany* **16**(2): 185-205.
- Suge, H. (1985). "Ethylene and gibberellin: regulation of internodal elongation and nodal root development in floating rice." *Plant and Cell Physiology* **26**(4): 607-614.
- Sutton, R. F. and Tinus, R. W. (1983). "Root and root system terminology." *Forest Science Monograph* **24**: 135.
- Taller, J., Hirata, Y. et al. (1998). "Graft-induced genetic changes and the inheritance of several characteristics in pepper (*Capsicum annuum* L.)." *Theoretical and Applied Genetics* **97**(5-6): 705-713.
- Tamasi, E., Stokes, A. et al. (2005). "Influence of wind loading on root system development and architecture in oak (*Quercus robur* L.) seedlings." *Trees* **19**(4): 374-384.
- Tardieu, F. (1989). "Root system responses to soil structural properties: micro- and macro-scale, mechanics and related processes in structured agricultural soils." W. E. Larson, G. R. Blake, R. R. Allmaras, W. B. Voorhees and S. C. Gupta, Springer Netherlands. **172**: 153-172.
- Tardieu, F. and Manichon, H. (1987). "Etat structural, enracinement et alimentation hydrique du maïs. I. Modélisation d'états structuraux types de la couche labourée." *Agronomie* **7**(2): 123-131.
- Tatsumi, J., Yamauchi, A. et al. (1989). "Fractal analysis of plant root systems." *Annals of Botany* **64**(5): 499-503.
- Taylor, H. M. and Ratliff, L. F. (1969). "Root elongation rates of cotton and peanuts as a function of soils strength and soil water content." *Soil Science* **108**(2): 113-119.
- Tester, M., Smith, S. E. et al. (1986). "Effects of photon irradiance on the growth of shoots and roots, on the rate of initiation of mycorrhizal infection and on the growth of infection units in *Trifolium subterraneum* L." *New Phytologist* **103**(2): 375-390.
- Thaler, P. and Pagès, L. (1996a). "Periodicity in the development of the root system of young rubber trees (*Hevea brasiliensis* Müell. Arg.): relationship with shoot development." *Plant, Cell and Environment* **19**(1): 56-64.
- Thaler, P. and Pagès, L. (1996b). "Root apical diameter and root elongation rate of rubber seedlings (*Hevea brasiliensis*) show parallel responses to photoassimilate availability." *Physiologia Plantarum* **97**(2): 365-371.
- Thaler, P. and Pagès, L. (1997). "Competition within the root system of rubber seedlings (*Hevea brasiliensis*) studied by root pruning and blockage." *Journal of Experimental Botany* **48**(7): 1451-1459.
- Thaler, P. and Pagès, L. (1998). "Modelling the influence of assimilate availability on root growth and architecture." *Plant and Soil* **201**(2): 307-320.
- Thaler, P. and Pagès, L. (1999). "Why are laterals less affected than main axes by homogeneous unfavourable physical conditions? A model-based hypothesis." *Plant and Soil* **217**(1-2): 151-157.
- The Angiosperm Phylogeny, G. (2003). "An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II." *Botanical Journal of the Linnean Society* **141**(4): 399-436.
- Thomas, T. H. (1999). "The physiology of vegetable crops. Edited by H.C. Wien. 1997." *Plant Growth Regulation* **27**(2): 137-138.



- Tocquin, P., Corbesier, L. et al. (2003). "A novel high efficiency, low maintenance, hydroponic system for synchronous growth and flowering of *Arabidopsis thaliana*." *BMC Plant Biology* **3**(1): 1-10.
- Thongo M'bou, A., Jourdan, C. et al. (2008). "Root elongation in tropical Eucalyptus plantations: effect of soil water content." *Annals of Forest Science* **65**(6): 609-609.
- Tiedemann, R. (1989). "Graft union development and symplastic phloem contact in the heterograft *Cucumis sativus* on *Cucurbita ficifolia*." *Journal of Plant Physiology* **134**(4): 427-440.
- Tina, L. B. A. and Len, J. W. (2013). "Use of genotype × environment interactions to understand rooting depth and the ability of wheat to penetrate hard soils." *Annals of Botany* **112**(2): 359-368.
- Torrey, J. G. (1976). "Root hormones and plant growth." *Annual Review of Plant Physiology* **27**: 435-459.
- Tournier, B., Tabler, M. et al. (2006). "Phloem flow strongly influences the systemic spread of silencing in GFP *Nicotiana benthamiana* plants." *The Plant Journal* **47**(3): 383-394.
- Tracy, S. R., Black, C. R. et al. (2012). "Quantifying the impact of soil compaction on root system architecture in tomato (*Solanum lycopersicum*) by X-ray micro-computed tomography." *Annals of Botany* **110**(2): 511-519.
- Tran, T.-B. and Pham, T.-P. (2010). "Effect of off-season grafted tomato cultivation in Haugiang province." *Journal of Science of Cantho University* **16b**: 15-23.
- Tsaballa, A., Athanasiadis, C. et al. (2013). "Molecular studies of inheritable grafting induced changes in pepper (*Capsicum annuum*) fruit shape." *Scientia Horticulturae* **149**: 2-8.
- Urrestarazu, M. (2004). "Tratado de cultivo sin suelo." Ed Mundi-Prensa, Madrid, Spain. **In Spanish**: 928 pp.
- van der Weele, C. M., Spollen, W. G. et al. (2000). "Growth of *Arabidopsis thaliana* seedlings under water deficit studied by control of water potential in nutrient-agar media." *Journal of Experimental Botany* **51**(350): 1555-1562.
- van Noordwijk, M. and Mulia, R. (2002). "Functional branch analysis as tool for fractal scaling above- and belowground trees for their additive and non-additive properties." *Ecological Modelling* **149**(1-2): 41-51.
- Varlagas, H., Savvas, D. et al. (2010). "Modelling uptake of Na<sup>+</sup> and Cl<sup>-</sup> by tomato in closed-cycle cultivation systems as influenced by irrigation water salinity." *Agricultural Water Management* **97**(9): 1242-1250.
- Varney, G. T., Canny, M. J. et al. (1991). "The branch roots of zea. I. First order branches, their number, sizes and division into classes." *Annals of Botany* **67**(4): 357-364.
- Vercambre, G., Pagès, L. et al. (2003). "Architectural analysis and synthesis of the plum tree root system in an orchard using a quantitative modelling approach." *Plant and Soil* **251**(1): 1-11.
- Vogt, K. A., Vogt, D. J. et al. (1998). Analysis of some direct and indirect methods for estimating root biomass and production of forests at an ecosystem level. Root demographics and their efficiencies in sustainable agriculture, grasslands and forest ecosystems. J. Box, Jr., Springer Netherlands. **82**: 687-720.
- Vox, G., Teitel, M. et al. (2010). "Agriculture: technology, planning and management." Nova Science Publishers, New York **Sustainable Greenhouse Systems**(A. Salazar, I. Rios (Eds.)): 1-79.
- Wahid, P. A. (2000). "A system of classification of woody perennials based on their root activity patterns." *Agroforestry Systems* **49**(2): 123-130.

- Wahl, S. and Ryser, P. (2000). "Root tissue structure is linked to ecological strategies of grasses." *New Phytologist* **148**(3): 459-471.
- Waisel, Y. and Eshel, A. (1992). "Differences in ion uptake among roots of various types." *Journal of Plant Nutrition* **15**(6-7): 945-958.
- Waisel, Y. and Eshel, A. (1996). "Functional diversity of various constituents of a single root system. In *Plant Roots: The hidden half*, (Yoav Waisel, Amram Eshel, Tom Beeckman, Uzi Kafkafi)." Marcel Dekker Inc., New York. **3<sup>rd</sup> ed. Revised and Expanded.**
- Wang, Y. (2011). "Plant grafting and its application in biological research." *Chinese Science Bulletin* **56**(33): 3511-3517.
- Wang, Z., Burch, W. H. et al. (1995). "Accuracy of visible and ultraviolet light for estimating live root proportions with minirhizotrons." *Ecology* **76**(7): 2330-2334.
- Warren Wilson, P. M. (1952). "Distribution of "solanaceous" alkaloids in some new graft combinations." *New Phytologist* **51**(2): 260-262.
- Weaver, J. E. and Bruner, W. E. (1926). "Root development of field crops." McGraw-Hill Book Company, INC **1<sup>st</sup> ed.**
- Weaver, J. E. and Bruner, W. E. (1927). "Root development of vegetable crops." **1<sup>st</sup> ed.** Mc Graw - Hill Book company, INC. New York, London: 254.
- Webber, H. J. (1948). "Rootstocks: their character and reactions." *The Citrus Industry* **2<sup>nd</sup> ed.:** The Production of the Crop: 69-168.
- Wells, C. E., Glenn, D. M. et al. (2002). "Changes in the risk of fine-root mortality with age: a case study in peach, *Prunus persica* (Rosaceae)." *American Journal of Botany* **89**(1): 79-87.
- Westoby, M. (1998). "A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme." *Plant and Soil* **199**(2): 213-227.
- Wilcox, H. (1962). "Growth studies of the root of incense cedar, *Libocedrus decurrens*. II. Morphological features of the root system and growth behavior." *American Journal of Botany* **49**(3): 237-245.
- Willaume, M. and Pagès, L. (2011). "Correlated responses of root growth and sugar concentrations to various defoliation treatments and rhythmic shoot growth in oak tree seedlings (*Quercus pubescens*)." *Annals of Botany* **107**(4): 653-662.
- Williamson, L. C., Ribrioux, S. P. C. P. et al. (2001). "Phosphate availability regulates root system architecture in *Arabidopsis*." *Plant Physiology* **126**(2): 875-882.
- Wilson, P. J., Thompson, K. E. N. et al. (1999). "Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies." *New Phytologist* **143**(1): 155-162.
- Wu, R., Wang, X. R. et al. (2013). "Inter-species grafting caused extensive and heritable alterations of DNA methylation in Solanaceae plants." *Plos One* **8**(4): e61995.
- Xoconostle-Cázares, B., Xiang, Y. et al. (1999). "Plant paralog to viral movement protein that potentiates transport of mRNA into the phloem." *Science* **283**(5398): 94-98.
- Xu, H., Iwashiro, R. et al. (2013). "Long-distance transport of gibberellic acid insensitive mRNA in *Nicotiana benthamiana*." *BMC Plant Biology* **13**(1): 165.
- Yagishita, N. and Hirata, Y. (1987). "Graft-induced change in fruit shape in *Capsicum annuum* L. I. genetic analysis by crossing." *Euphytica* **36**(3): 809-814.
- Yagishita, N., Hirata, Y. et al. (1985). "Characterization of graft-induced change in capsaicin content of *Capsicum annuum* L." *Euphytica* **34**(2): 297-301.

- Yamaguchi, N., Mori, S. et al. (2011). "Cadmium distribution in the root tissues of solanaceous plants with contrasting root-to-shoot Cd translocation efficiencies." *Environmental and Experimental Botany* **71**(2): 198-206.
- Yamazaki, K., Katano, M. et al. (1980). "The relationship between the number of ears and the number of crown roots on a hill of rice Plants." *Japanese journal of crop science* **49**(2): 317-322.
- Yang, S., Xiang, G. et al. (1993). "Electrical resistance as a measure of graft union." *Journal of Plant Physiology* **141**(1): 98-104.
- Yavitt, J. B. and Wright, S. J. (2001). "Drought and irrigation effects on fine root dynamics in a tropical moist forest, Panama 1." *Biotropica* **33**(3): 421-434.
- Yeoman, M. M. and Brown, R. (1976). "Implications of the formation of the graft union for organisation in the intact plant." *Annals of Botany* **40**(6): 1265-1276.
- Yoo, B.-C., Kragler, F. et al. (2004). "A systemic small RNA signaling system in plants." *The Plant Cell* **16**(8): 1979-2000.
- Yorke, J. S. and Sagar, G. R. (1970). "Distribution of secondary root growth potential in the root system of *Pisum sativum*." *Canadian Journal of Botany* **48**(4): 699-704.
- Zeevaart, J. A. D. (2006). "Florigen coming of age after 70 years." *The Plant Cell* **18**(8): 1783-1789.
- Zhang, H. and Forde, B. G. (1998). "An *Arabidopsis* MADS box gene that controls nutrient-induced changes in root architecture." *Science* **279**(5349): 407-409.
- Zhang, H. and Forde, B. G. (2000). "Regulation of *Arabidopsis* root development by nitrate availability." *Journal of Experimental Botany* **51**(342): 51-59.
- Zhang, H., Jennings, A. et al. (1999). "Dual pathways for regulation of root branching by nitrate." *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **96**(11): 6529-6534.
- Zhang, W. N., Duan, X. W. et al. (2013). "Transport of mRNA molecules coding NAC domain protein in grafted pear and transgenic tobacco." *Biologia Plantarum* **57**(2): 224-230.
- Zolla, G., Heimer, Y. M. et al. (2010). "Mild salinity stimulates a stress-induced morphogenic response in *Arabidopsis thaliana* roots." *Journal of Experimental Botany* **61**(1): 211-224.
- Zou, C., Penfold, C. et al. (2001). "Effects of soil air-filled porosity, soil matric potential and soil strength on primary root growth of radiata pine seedlings." *Plant and Soil* **236**(1): 105-115.

---

**Bui H.H. (2015), “Analyse de la diversité inter et intra-spécifique des paramètres de l’architecture des systèmes racinaires chez les Solanacées”.**

**RESUME**

Les racines des plantes jouent un rôle important pour garantir productivité et résistance à de nombreux stress. Dans le nouveau contexte agricole, l’importance de ce système racinaire et de son architecture sont remises au premier plan. Notre étude porte sur la dynamique de l’architecture racinaire des solanacées, qui contient un ensemble d’espèces horticoles importantes pour l’alimentation. Notre travail porte sur 32 génotypes, parmi 3 groupes d’espèces: aubergines, piments et tomates.

Dans cette étude, nous proposons tout d’abord une analyse de la diversité inter et intra-spécifique de l’architecture racinaire à travers l’évaluation d’un ensemble de traits qui sont aussi les paramètres d’un modèle dynamique de simulation (ArchiSimple: [Pagès et al, 2012](#)). Cette première évaluation a été faite en pots, en utilisant un milieu très favorable à la croissance des plantes et à l’enracinement. Nous montrons que les traits racinaires choisis présentent en effet des variations d’origine génétique, généralement plus fortes entre espèces qu’au sein des espèces. Nous avons également observé des corrélations entre certains traits qui révèlent des compromis ou des coordinations dans les processus de développement.

Pour aller plus loin dans la signification des traits racinaires choisis et leur stabilité vis-à-vis des conditions environnementales, nous avons également évalué ces traits en conditions de culture hydroponique. C’est un milieu reconnu comme radicalement différent, intéressant pour les possibilités de visualisation des racines qu’il offre. Un dispositif avec des rhizotrons hydroponiques a été construit spécifiquement pour cette expérimentation. Nous avons confirmé, dans ces nouvelles conditions, les différences d’origine génétique entre les différents génotypes utilisés. De plus, nous avons comparé de manière systématique les valeurs de traits mesurés avec celles de la précédente expérimentation. Certains traits se révèlent stables ou très corrélés (e.g. diamètres, distances inter-ramification) alors que d’autres présentent des différences beaucoup plus fortes (e.g. vitesses de croissance, vitesses d’émergence des racines adventives).

Une troisième expérimentation, utilisant différentes combinaisons de greffage entre génotypes, nous a permis d’approfondir la question du contrôle des traits par des interactions au sein de la plante: soit à courte distance au sein du système racinaire, soit à plus longue distance par le système aérien. Deux traits importants ont été étudiés (le diamètre apical et la densité de ramification) en utilisant des combinaisons de génotypes ayant des valeurs contrastées par rapport à ces traits. Il en ressort des réponses très différentes, avec un effet marqué du greffon sur les

---

diamètres, révélant qu'une partie au moins du contrôle de ce trait est effectuée par le système aérien, et un effet faible ou inexistant du greffon sur la densité de ramification, révélant un contrôle local de ce trait, par des interactions à courte distance entre les racines. Cette expérimentation par greffage a montré un potentiel très intéressant pour mettre en lumière divers mécanismes de contrôle des traits au sein de la plante entière.

Cette étude mérite d'être prolongée par des analyses plus systématiques des déterminismes de variation des traits de l'architecture racinaire, et par des simulations par modèle qui permettront de synthétiser les conséquences des variations de traits sur les performances globales des systèmes racinaires pour la prospection du sol.

**Mots-clés:** croissance racinaire, ramification racinaire, variabilité génotypique, variation génétique, phénotype, culture hydroponique, greffage, contrôle à longue distance, contrôle à courte distance, *Capsicum annuum*, *Capsicum baccatum*, *Capsicum chinense*, *Solanum lycopersicum*, *Solanum melongena*, *Solanum linnaeanum*, *Solanum torvum*.

---

**Bui H.H. (2015), “Analysis of inter and intra-specific diversity of root system architecture parameters in the Solanaceae”.**

**ABSTRACT**

Plant roots play an important role to ensure the productivity and the resistance to many stresses. In new agricultural context, the importance of root system and its architecture are placed to the forefront. Our study focuses on the root architecture dynamics of Solanaceae, which contains a series of important horticultural species for the alimentation. Our work was based on 32 genotypes belonging to three groups of species: aubergines, capsicums, and tomatoes.

In this study, we propose firstly an analysis of inter- and intra - specific diversity of root architecture through evaluating a set of traits which are also the parameters of a dynamic simulation model (ArchiSimple: [Pagès et al, 2012](#)). The experiment in pots with a very favorable condition for plant growth and rooting was conducted for the first evaluation. It showed that the selected root traits present an effect of genetic - originated variations and this effect is usually stronger among species than within species. We also found correlations between certain traits, which reveal compromises or coordinations in the developmental processes.

In order to go deeper into the signification of selected root traits and their stability to environmental conditions, we also evaluated these traits in hydroponic culture. This environment is radically different, and interesting for its possibilities to visualize the roots. An experimental setup with hydroponic rhizotrons was specially built for this experiment. In the new conditions, the genetic - originated differences between different genotypes used also were found. In addition, we compared systematically the traits values with those of the previous experiment. Certain traits are stable or highly correlated (e.g., apical diameter, inter-branch distance), while others are much different (e.g., root growth rate, emission rate of adventitious roots).

In a third experiment, we used different grafting combinations between genotypes to deepen the question of the control of root traits by interactions within plant: either short distance control within root system or long distance control by aerial system. Two important root traits (apical diameter and branching density) have been studied by grafting between genotypes which have contrasting values on these traits. The different responses appear: a significant effect of scion on diameters, which indicate that at least of this trait is controlled by shoot system, and a weak effect or no effect of scion on branching density, revealing the local control of this trait, by short distance interactions between the roots. This experiment showed a great potential of grafting to highlight various control mechanisms of root traits within whole plant.

This study deserve to be extended by more systematic analysis of determinisms of variations of root architecture traits, and by using simulation model which allow to integrate the consequences of traits variations on global performances of root system for prospecting of soil.

**Key words:** root growth; root branching; genotype variations; genetic variation, phenotype, hydroponic culture, grafting, long distance control, sort distance control, *Capsicum annuum*, *Capsicum baccatum*, *Capsicum chinense*, *Solanum lycopersicum*, *Solanum melongena*, *Solanum linnaeanum*, *Solanum torvum*.