



HAL
open science

Vergers plurispécifiques : piloter l'enracinement des arbres en profondeur par l'association d'herbacées dès la plantation

Oswaldo Forey

► To cite this version:

Oswaldo Forey. Vergers plurispécifiques : piloter l'enracinement des arbres en profondeur par l'association d'herbacées dès la plantation. Sciences agricoles. Montpellier SupAgro, 2016. Français. NNT : 2016NSAM0023 . tel-01568040

HAL Id: tel-01568040

<https://theses.hal.science/tel-01568040>

Submitted on 24 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.

THÈSE

Pour obtenir le grade de
Docteur

Délivré par l'ED GAIA

**Préparée au sein de l'école doctorale GAÏA
Et de l'unité de recherche UMR SYSTEM**

Spécialité : Agro-écologie

Présentée par M. FOREY Oswaldo

**Vergers plurispécifiques: piloter
l'enracinement des arbres en profondeur
par l'association d'herbacées dès la
plantation**

Soutenue le 13 décembre 2016 devant le jury composé de

M Jean-Louis DURAND, Chargé de recherche, INRA de Lusignan	Rapporteur
M Jean-Pierre SARTHOU, Maître de conférence, INRA de Toulouse	Rapporteur
M Jean-Luc REGNARD, Professeur, Montpellier Supagro	Examineur
M Michel GENARD, Directeur de recherche, INRA d'Avignon	Examineur
M Jacques WERY, Professeur, Montpellier Supagro	Directeur de thèse
Mme Aurélie METAY, Maître de conférence, Montpellier Supagro	Co-encadrante de thèse

**Projet
soutenu par**

**Fondation
de
France**

Remerciements

Je remercie mes encadrants, Jacques et Aurélie, qui ont toujours été présents et disponibles pour me soutenir et me guider tout au long de ces trois ans, à la fois scientifiquement et humainement. Je remercie également tous les membres de l'équipe technique agroforesterie de l'UMR (Alain, Jeff, Lydie) pour leurs qualités humaines et techniques et leur capacité de travail, sans lesquelles la mise en place du dispositif et le suivi de terrain n'aurait pas été possible, ainsi que l'équipe du secrétariat (Carole et Viviane) qui m'a bien aidé à traverser sans encombre les méandres administratifs. Un grand merci à tous les stagiaires et main d'œuvre occasionnelle (Antoine, Martin, Ismailia et Ludivine, Meriem, Fida) qui m'ont accompagné avec passion et diligence sur les chantiers d'excavations et le scan des racines au laboratoire. Je remercie également tous les collègues de l'UMR, pour leurs coups de main occasionnels, leurs conseils ou leurs discussions qui m'ont inspirés tout au long de la thèse. Je remercie la Fondation de France qui m'a accordée son soutien financier pour ces trois ans, et particulièrement Thierry Gissinger pour l'organisation des journées agroforesterie annuelles de la Fondation de France, qui sont un moment fort pour la communauté agroforestière française et permettent aux différents acteurs de l'agroforesterie française de se rencontrer dans des conditions très conviviales et humaines. Je tiens enfin à remercier ma famille, ma femme Emilie pour son soutien inconditionnel et mes parents pour leur soutien moral et financier.

Introduction

Pour faire face aux enjeux économiques, environnementaux et sociaux du développement durable, l'agriculture française a pour projet d'effectuer sa transition vers l'agro-écologie. L'agro-écologie se définit comme l'utilisation de principes écologiques pour la conception et la gestion d'agroécosystèmes durables. Son objectif premier est d'utiliser les avantages de la diversification des systèmes agricoles pour diminuer le recours aux intrants et augmenter la résilience de l'agroécosystème. L'agroforesterie, qui consiste à mélanger sur la même surface une production d'arbres et une production de cultures, s'inscrit pleinement comme pratique agro-écologique puisqu'elle complexifie le système dans le but de tirer parti des interactions entre les espèces. En effet, l'association des arbres et des cultures entraîne la mise en place de nombreuses relations entre les deux, l'enjeu agronomique principal étant de diminuer la compétition et de favoriser la complémentarité. La conception de tels systèmes doit donc notamment porter sur le pilotage du système de manière à mettre en place des relations de complémentarité entre les arbres et la culture.

Les arbres fruitiers sont couramment associés avec un enherbement pour lutter contre l'érosion du sol et contrôler les adventices sans recourir aux herbicides. Ces vergers enherbés sont donc des systèmes agroforestiers associant des arbres avec une espèce herbacée. Cependant, l'herbe est en général installée sur l'inter-rang et non sur le rang, et est semée quelques années après la plantation des arbres, afin de limiter les effets de la compétition. Or, installer l'herbe sur toute la surface y compris sur le rang des arbres et dès l'année de plantation pourrait permettre d'utiliser la compétition racinaire pour contraindre les racines de l'arbre à descendre dans les horizons non prospectés par les racines de l'herbe, et créer ainsi une complémentarité spatiale dans l'utilisation des ressources. Ceci suppose de disposer d'une irrigation pouvant maintenir la compétition pour l'eau à un niveau acceptable pour assurer la croissance du jeune arbre.

L'objectif de ce travail est d'évaluer la faisabilité agronomique de l'utilisation de l'enherbement total combiné au pilotage de l'irrigation dans un verger de pêcher pour piloter la séparation spatiale des systèmes racinaires, propriété émergente recherchée en agroforesterie.

Le chapitre 1 présente une synthèse bibliographique sur les interactions se mettant en place dans les systèmes agroforestiers avec un accent mis sur les interactions racinaires

et la problématique de la séparation des systèmes racinaires de deux espèces associées en agroforesterie et de son observation. Le dispositif expérimental et les méthodes de mesure mobilisées dans la thèse sont décrits dans le chapitre 2. Les résultats de la thèse sont organisés en trois chapitres, rédigés sous forme d'articles : (i) l'effet du déficit hydrique et de l'association avec l'herbe sur les parties aériennes et la photosynthèse (chapitre 3), (ii) l'effet du déficit hydrique et de l'association avec l'herbe sur les parties racinaires (chapitre 4), (iii) la dynamique de l'eau dans le sol dans un système plurispécifique installé sur un sol hétérogène en profondeur. Les possibilités de piloter l'enracinement des arbres en profondeur ainsi que la pertinence d'introduire de l'herbe dans un verger de pêcher dès l'installation sont discutées dans la dernière partie (chapitre 5). Enfin le chapitre 6 discute ces résultats dans le cadre d'analyse présenté dans le premier chapitre et ouvre des perspectives.

Ce travail a été effectué au sein de l'UMR System¹, avec l'Inra et SupAgro, grâce au soutien financier de la Fondation de France, en collaboration avec la Serfel et l'INRA d'Avignon, ainsi que de l'Unité Expérimentale Diascope de Melgueil sur laquelle l'essai a été implanté.

¹ <http://umr-system.cirad.fr/>

Sommaire

Chapitre 1 Contexte, question de recherche et hypothèses	16
1 L'agroforesterie : caractéristiques et enjeux	16
1.1 Les interactions interspécifiques en agroforesterie tempérée.....	17
1.1.1 Les interactions aériennes	18
1.1.2 Les interactions souterraines	20
1.2 La séparation spatiale des systèmes racinaires, propriété émergente des systèmes agroforestiers?	22
1.2.1 Les avantages de la séparation des systèmes racinaires	22
1.2.2 La séparation des systèmes racinaires sur le terrain	23
2 Le système racinaire des plantes pérennes: architecture et croissance	24
2.1 L'architecture racinaire : occupation spatiale des racines.....	24
2.2 Facteurs influençant la croissance des racines	25
2.2.1 Les facteurs globaux.....	25
2.2.2 Les facteurs locaux	26
3 Les vergers enherbés: un système agroforestier irrigué	27
3.1 Les vergers enherbés : caractéristiques et enjeux dans un contexte agro-écologique	27
3.2 Les vergers de pêcher : superficie, biologie et conduite	28
4 Question de recherche, démarche et organisation de la thèse.....	30
Chapitre 2 Matériels et méthodes	34
1 Site de l'étude et dispositif expérimental	34
2 Définition et mise en place des traitements	35
3 Conduite du verger expérimental	37
4 Variables mesurées	39
4.1 Les données météorologiques	39
4.2 Choix de la méthode du pilotage de l'irrigation et état hydrique du sol.....	39
4.3 Déficit hydrique du sol perçu par la plante	42
4.4 Période de déficit hydrique	42
4.5 Croissance des parties aériennes	43
4.6 Photosynthèse nette	43
4.7 Choix de la méthode d'observation des racines et variables décrivant le système racinaire.....	44

4.8 Variables simulées et présentation du modèle de bilan hydrique Bis_Wat.....	47
Chapitre 3 Effet différentiel de l'irrigation déficitaire sur la croissance et la photosynthèse de jeunes pêchers associés à un enherbement intercalaire.....	49
1 Introduction.....	53
2 Material and methods.....	55
2.1 Study site and experimental layout	55
2.2 Soil water status monitoring and irrigation	56
2.3 Soil water deficit experienced by the trees	57
2.4 Plant growth measurements.....	57
2.5 Simulation of daily Soil Water deficit Experienced by a perennial Plant (SWEP)	58
2.6 Water deficit sensitivity	59
2.7 Statistical analysis.....	59
3 Results	59
3.1 Characterisation of water deficit dynamic and intensity per treatment.....	59
3.2 Shoot growth and leaf emergence.....	63
3.3 Photosynthesis	67
3.4 Sensitivity of shoot growth and net photosynthesis to SWEP.....	67
4 Discussion.....	69
4.1 Young peach trees sensitivity to water deficit immediately after plantation	69
4.2 Introducing continuous grass cover in young peach orchards	70
4.3 RDI management in young plantation	72
5 Conclusion	73
Chapitre 4 Effet de la combinaison du déficit hydrique et de la compétition avec un enherbement sur la distribution des racines de pêchers	76
1 Introduction.....	79
2 Material and methods.....	81
2.1 Study site, plant material and experimental layout.....	81
2.2 Soil water status monitoring and irrigation	82
2.3 Root excavations	83
2.4 Root traits measurements.....	84
2.5 Statistical analysis.....	85
3 Results	85
3.1 Root biomass growth and distribution two years after plantation	85
3.2 Root/shoot ratio and specific root length.....	88

3.3 Root length distribution	89
4 Discussion	96
4.1 Root growth pattern of young peach trees: C treatment.....	96
4.2 Effects of moderate soil water deficit on peach tree root growth after plantation: C vs RDI.....	98
4.3 Effects of grass competition on peach tree root growth: RDI + G vs RDI	99
4.4 Effects of water deficit combined with grass competition on peach tree root growth: RDI + G vs C.....	101
5 Conclusion	102
Chapitre 5 Des jeunes pêcheurs de deux ans peuvent prélever de l'eau à une profondeur plus importante que celle estimée par l'observation des racines.....	104
1 Introduction.....	106
2 Material and methods.....	108
2.1 Study site and experimental layout	108
2.2 Irrigation scheduling and soil water content monitoring	109
2.3 Soil texture and structure characterization	110
2.4 Roots observation	110
2.5 Description and parametrization of the model used to simulate water uptake by peach trees and grass.....	111
3 Results	112
3.1 Soil texture and structure	112
3.2 Soil water uptake and rooting depth	116
3.3 Model evaluation	120
3.4 Simulated tree transpiration dynamics per soil horizon.....	121
4 Discussion	124
4.1 To which depth two years-old peach trees can extract soil water?	124
4.2 How can modelling help in understanding soil water uptake distribution?.....	125
4.3 Is soil structure an asset for segregating roots in an agroforestry system?	127
Chapitre 6 Discussion générale	129
1 Le déficit hydrique pour favoriser la croissance racinaire	129
2 Sensibilité des organes/processus au déficit hydrique: intensité et durée du déficit hydrique	131
3 Piloter l'enracinement en profondeur de l'arbre par l'association d'herbacées combinée au déficit hydrique à la plantation	133

4 Quelles conditions pour le pilotage de la séparation des systèmes racinaires à la plantation?	138
4.1 Choix de la parcelle où implanter le système : privilégier les sols à horizon caillouteux peu profond plutôt que les sols alluviaux homogènes en profondeur ?	139
4.2 La décompaction en profondeur.....	140
4.3 Le type de plant et le mode de plantation	140
4.4 La taille des arbres.....	141
4.5 Le type d'irrigation et son pilotage	142
4.6 Le choix de la culture intercalaire	144
4.7 Piloter le système dès la plantation ?	145
Référence bibliographiques	149
Annexes	171

Table des figures

<i>Figure 1.1: Représentation théorique de la séparation idéale des systèmes racinaires des arbres et de la plante associée en agroforesterie (tiré de Dupraz et Liagre, 2008, dessin de Girardin N.).</i>	24
<i>Figure 1.2: Représentation schématique des hypothèses et de leur positionnement dans le manuscrit.</i>	33
<i>Figure 2.1: Dispositif au champ et position des 3 traitements. C= témoin, RDI=déficit hydrique modéré, RDI + G = déficit hydrique modéré + enherbement total (rang et inter-rang). La photo aérienne a été prise au mois de mars 2014.</i>	35
<i>Figure 2.2: Positionnement du débourrement et du démarrage des traitements RDI et RDI + G les deux années de l'expérimentation.</i>	37
<i>Figure 2.3: Détail de la disposition et de la profondeur des tensiomètres et des tubes d'accès pour la sonde neutronique au sein des placettes de mesure. Les cercles verts pleins représentent les arbres.</i>	42
<i>Figure 2.4: Description des trois rameaux primaires et des deux ramifications secondaires par rameaux suivis chaque année pour les mesures de croissance. Seules les ramifications secondaires du rameau 1 ont été dessinées.</i>	43
<i>Figure 2.5: Position des 10 arbres par parcelle élémentaire suivis pour les mesures de croissance (disques rouges) et des arbres excavés (cercles rouges) et de la surface de l'excavation (rectangles grisés) en 2014. Les rectangles roses indiquent la position des placettes comprenant les dispositifs de mesure d'humidité du sol détaillés sur la figure 2.3. Les points verts sont les arbres, les encadrés rouge, bleu et vert correspondent respectivement aux traitements C, RDI et RDI +G.</i>	46
<i>Figure 2.6: Position des 10 arbres par parcelle élémentaire suivis pour les mesures de croissance (cercles pleins rouges) et des arbres excavés (cercles rouges) et de la surface de l'excavation (rectangles grillagés) en 2015. Les rectangles roses indiquent la position des placettes comprenant les dispositifs de mesure d'humidité du sol détaillés sur la figure 2.3. Les points verts sont les arbres, les encadrés rouge, bleu et vert correspondent respectivement aux traitements C, RDI et RDI +G.</i>	47
<i>Figure 2.7: Scène modélisée par le modèle de bilan hydrique Bis_Wat (du rang de l'arbre au milieu de l'inter-rang) et représentation de la discrétisation du sol en couches et en colonnes choisie par l'utilisateur. Les racines de chaque espèce évoluent avec le temps et colonise le motif en fonction de la profondeur et la largeur d'enracinement effectives (ERD et ERW).</i>	48
<i>Figure 3.1: Monthly dynamic of Evapotranspiration, irrigation and rain (mm) in each treatment and each year. Budburst was the 07th of March in 2014 and the 14th of April in 2015.</i>	60
<i>Figure 3.2: Mean soil water potential (MPa) within the root zone, at three soil depths (40, 60 and 80cm) over the first order shoot active growth period in 2014 and 2015, for each treatment. Horizontal lines correspond to soil water potential target ranges (between -0.01 and -0.02 for C and between -0.04 and -0.06 for DI and RDI+G). Vertical dashed and solid lines indicate beginning and end of the water deficit period respectively. Error bars are standard deviation bars (n=3).</i>	61
<i>Figure 3.3 Seasonal pattern of first and second order mean shoot elongation (cm) in 2014 and 2015 (n=90) per treatment (C = solid black line, RDI = fine dashed medium grey and RDI+G = lose dashed light grey). Pointing-up and pointing-down arrows are water deficit start and end of active growth per treatment respectively. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per date (Kruskal-Wallis test, p<0.05).</i> ..	64

Figure 3.4: Seasonal pattern of first and second order shoots mean leaf emergence in 2014 and 2015 (n=90) per treatment (C = solid black line, RDI = fine dashed medium grey and RDI+G = lose dashed light grey). Pointing-up and pointing-down arrows are water deficit start and end of active growth per treatment respectively. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per date (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$). .. 65

Figure 3.5: Mean net photosynthesis per treatment per date in 2015 over the first order shoot active growth period. Pointing-up and pointing-down arrows are water deficit start and end of active growth per treatment respectively. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per date (Kruskal wallis test, $p < 0.05$). The control does not have a water deficit start pointing up arrow since it is not under water deficit. 68

Figure 4.1: Layout of the excavations voxels within the Voronoi's polygon (space defined by half the distances between excavated trees and its neighbours). Tree trunks positions are indicated by the grey circles..... 83

Figure 4.2: Mean (n=3) fine (<2mm) (A) and coarse (>2mm) (B) root biomass density per treatment per distance to the tree (D1 to D4) and per soil depth in 2015. Error bars are standard errors. C=control, RDI=regulated deficit irrigation and RDI + G= regulated deficit irrigation + grass. For better readability, y axes have different scaling in each soil horizon. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per soil horizon and distance (HSD Tukey test, $p < 0.05$). **Error! Bookmark not defined.**

Figure 4.3: Mean relative root biomass density (%) per treatment per distance to the tree trunk per year. Error bars are standard deviation. Coarse (>2mm) and fine (<2mm) roots are pooled. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per distance (HSD Tukey test, $p < 0.05$). C=control, RDI=regulated deficit irrigation and RDI + G= regulated deficit irrigation + grass. 87

Figure 4.4: Root impacts map of the grass + legume mixture roots in 2015. The vertical line at 0 is the location of the peach tree trunk. Class A = no root impacts, B= less than 5 root impacts, C = between 5 and 10 root impacts and D = more than 10 root impacts. 88

Figure 4.5: Mean root biomass (g) per treatment plotted against mean total tree biomass per treatment for both years. Error bars are standard error bars (n=3). Different small and capital letters indicate significant difference between treatments in 2014 and 2015 respectively (HSD Tukey test, $p < 0.05$). C=control, RDI=regulated deficit irrigation and RDI + G= regulated deficit irrigation + grass. 89

Figure 4.6: Mean (n=3) root length density for fine (<2mm) and coarse (>2mm) roots per treatment per distance to the tree (D1 to D4) and per soil depth in 2014. Error bars are standard errors. Y axis scales are different between fine and coarse roots. C=control, RDI=regulated deficit irrigation and RDI + G= regulated deficit irrigation + grass. For better readability, y axes have different scaling in each soil horizon. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per soil horizon and distance (HSD Tukey test, $p < 0.05$). 91

Figure 4.7: Mean (n=3) root length density for Coarse (>2mm) and fine (<2mm) roots per treatment per distance to the tree (D1 to D4) and per soil depth in 2015. Error bars are standard errors. Y axis scales are different between fine and coarse roots. C=control, RDI=regulated deficit irrigation and RDI + G= regulated deficit irrigation + grass. For better readability, y axes have different scaling in each soil horizon. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per soil horizon and distance (HSD Tukey test, $p < 0.05$). 92

Figure 4.8: Mean root length density percentage per horizon per treatment per year. Error bars are standard errors. Coarse (>2mm) and fine (<2mm) roots are pooled. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per depth (HSD Tukey test, $p < 0.05$). C=control, RDI=regulated deficit irrigation and RDI + G= regulated deficit irrigation + grass. 93

<i>Figure 4.9: Mean root length density percentage per distance to the tree per treatment per year. Error bars are standard errors (n=3). Coarse (>2mm) and fine (<2mm) roots are pooled. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per distance to the tree (HSD Tukey test, p<0.05). C=control, RDI=regulated deficit irrigation and RDI + G= regulated deficit irrigation + grass.</i>	<i>93</i>
<i>Figure 4.10: Photographs of three uprooted trees per treatment in September 2015 after the second year of growth.....</i>	<i>94</i>
<i>Figure 4.11: Excavated root system of a control tree in 2015 showing the emergence of secondary vertical taproots on first order horizontal coarse roots. Top: view from above; bottom: front view.</i>	<i>95</i>
<i>Figure 5.1: Mean soil textural profile of the experimental orchard. The question marks indicate that the bottom of the stony horizon is variable throughout the orchard.</i>	<i>113</i>
<i>Figure 5.2: Soil water profiles at field capacity per elementary plot measured at the beginning of the experiment.</i>	<i>114</i>
<i>Figure 5.3: Depth of the stony soil horizon at the various positions of observation across the experimental orchard (plan view). The nine black rectangle corresponds to the nine elementary plots, which are the intersection between the 3 columns (on x-axis, column1:1 to 7, column2: 7 to 13, column3: 13 to 19) and the 3 lines (on y-axis, line 1: 1 to 9, line 2: 9 to 17, line 3: 17 to 25) and the coloured squared are the position of the observation in each elementary plot. The black arrow points north. C, RDI and RDI + G indicate the position of each treatment within the experimental Latin square design. Distance between each number is 3m and 1.5m on the x-axis and y-axis respectively.</i>	<i>115</i>
<i>Figure 5.4: Dynamics of evapotranspiration and rain and irrigation received per treatment in 2015.</i>	<i>116</i>
<i>Figure 5.5: Soil water profiles and root profiles (percentage of root length density (m.m⁻³) per depth in the in row and inter-row) at the end of the 2015 growing season after two years in the C treatment. Irrigation was stopped the 10/08/2015. The red dashed line indicates the depth at which soil water profiles for each date superimpose and therefore the maximal water uptake depth. The black horizontal dashed line represents the ceiling of the stony soil horizon; it is missing in column 2 on the inter-row because it could not be determined with certainty. Black dots in the root profiles are centred in the middle of each soil horizon but roots actually reach the bottom of each soil horizon.....</i>	<i>117</i>
<i>Figure 5.6: Soil water profiles and root profiles (percentage of root length density (m.m⁻³) per depth in the in row and inter-row) at the end of the 2015 growing season after two years in the RDI treatment. Irrigation was stopped the 10/08/2015. The red dashed line indicates the depth at which soil water profiles for each date superimpose and therefore the maximal water uptake depth. The black horizontal dashed line represents the ceiling of the stony soil horizon. Black dots in the root profiles are centred in the middle of each soil horizon but roots actually reach the bottom of each soil horizon.....</i>	<i>118</i>
<i>Figure 5.7: Soil water profiles and root profiles (percentage of root length density (m.m⁻³) per depth in the in row and inter-row) at the end of the 2015 growing season after two years in the RDI + G treatment. Irrigation was stopped the 10/08/2015. The red dashed line indicates the depth at which soil water profiles for each date superimpose and therefore the maximal water uptake depth. The black horizontal dashed line represents the ceiling of the stony soil horizon; they are not visible on the inter-row because they have they have the same values as the maximal water uptake depth and are therefore hidden by the red dashed line. Black dots in the root profiles are centred in the middle of each soil horizon but roots actually reach the bottom of each soil horizon.</i>	<i>119</i>
<i>Figure 5.8: Simulated soil water content (%) plotted against measured soil water content (%) across the 9 elementary plots, the various soil depths and measurement dates. N=120.</i>	<i>120</i>

Figure 5.9: Contribution of each soil layer to the peach transpiration (mm) dynamic from the beginning of the simulation to the end of the irrigation period for the C treatment. Each dot is a mean value (n=3). Budburst occurred the 15/04/2015. Each soil depth is centred in the middle of its corresponding soil layer and each layer is 20cm thick apart from the first one which is only 10 cm thick (e.g. 5cm depth => 0-10cm soil layer, 20cm depth => 10-30cm soil layer, etc.). 122

Figure 5.10: Contribution of each soil layer to the peach transpiration (mm) dynamic from the beginning of the simulation to the end of the irrigation period for the RDI treatment. Each dot is a mean value (n=3). Budburst occurred the 15/04/2015. Each soil depth is centred in the middle of its corresponding soil layer and each layer is 20cm thick apart from the first one which is only 10 cm thick (e.g. 5cm depth => 0-10cm soil layer, 20cm depth => 10-30cm soil layer, etc.). 122

Figure 5.11: Contribution of each soil layer to the peach transpiration (mm) dynamic from the beginning of the simulation to the end of the irrigation period for the RDI + G treatment. Each dot is a mean value (n=3). Budburst occurred the 15/04/2015. Each soil depth is centred in the middle of its corresponding soil layer and each layer is 20cm thick apart from the first one which is only 10 cm thick (e.g. 5cm depth => 0-10cm soil layer, 20cm depth => 10-30cm soil layer, etc.). 123

Figure 5.12: Contribution of each soil layer to the grass transpiration (mm) dynamic from the beginning of the simulation to the end of the irrigation period for the grass in the RDI + G treatment. Each dot is a mean value (n=3). Budburst occurred the 15/04/2015. Each soil depth is centred in the middle of its corresponding soil layer and each layer is 20cm thick apart from the first one which is only 10 cm thick (e.g. 5cm depth => 0-10cm soil layer, 20cm depth => 10-30cm soil layer, etc.)..... 123

Figure A.1: Potentiel foliaire de base à deux dates en 2014 et deux dates en 2015. Les lettres différentes indiquent une différence significative entre traitements par date (test de Tukey HSD, p<0.05). 171

Liste des tableaux

- Tableau 1.1: 6 classes d'interactions entre deux espèces communément décrites en écologie. Adapté de (Jose et al., 2004). _____ 18
- Tableau 1.2: Bilan des effets des interactions aériennes dans un système agroforestier: quelle espèce apporte le plus à l'autre? L'arbre ou la culture sont de couleur noire, verte ou rouge, selon qu'ils sont non impactés, positivement impactés ou négativement impactés par l'interaction. Les flèches à sens unique un effet unidirectionnel d'une espèce sur l'autre, les flèches à double sens un effet de chaque espèce sur l'autre. _____ 19
- Tableau 1.3: Bilan des effets des interactions souterraines dans un système agroforestier: quelle espèce apporte le plus à l'autre? Les effets positifs découlant de la séparation des systèmes racinaires sont en gras et les effets négatifs découlant de la non séparation des systèmes racinaires sont en italique. L'arbre ou la culture sont de couleur noire, verte ou rouge, selon qu'ils sont non impactés, positivement impactés ou négativement impactés par l'interaction. Les flèches à sens unique un effet unidirectionnel d'une espèce sur l'autre, les flèches à double sens un effet de chaque espèce sur l'autre. _____ 20
- Tableau 2.1: Synthèse des apports de fertilisants et de produits phytosanitaires pour l'année 2014. Sauf mention contraire, les apports concernent l'ensemble des arbres du verger tous traitements confondus. _____ 38
- Tableau 2.2: Synthèse des apports de fertilisants et de produits phytosanitaires pour l'année 2015. Sauf mention contraire, les apports concernent l'ensemble des arbres du verger tous traitements confondus. _____ 39
- Table 3.1: Mean water deficit start date, extent (from water deficit start to end of first order shoot growth period) and intensity (mean of soil water potential at 40cm depth over the water deficit extent) per treatment in 2014 and 2015. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per year (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$). _____ 62
- Table 3.2: First order shoot indicators in 2014 and 2015: active growth period duration, end of active growth period, growth rate, final shoot length and final tree height. R^2 is the coefficient of determination of the regression slope (i.e. growth rate) of the regression between thermal time and first order shoot growth. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per year and per order (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$). _____ 66
- Table 3.3: Leaves indicators for first order shoots in 2014 and 2015: active growth period duration, end of active growth period, leaf emergence rate and final leaf number. R^2 is the coefficient of determination of the regression slope (i.e. leaf emergence rate) of the regression between thermal time and leaves number. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per year and per order (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$). _____ 66
- Table 3.4: Leaves indicators for second order shoots in 2014 and 2015: active growth period duration, end of active growth period, leaf emergence rate and final leaf number. R^2 is the coefficient of determination of the regression slope (i.e. leaf emergence rate) of the regression between thermal time and leaves number. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per year and per order (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$). _____ 67
- Table 3.5: Sensitivity (unit less) of each variable (net photosynthesis, first and second order final shoot length, first and second order final leaf number, second order final shoot number and final tree height) per treatment per year and mean sensitivity of each variable. Variables are in ascending order of mean sensitivity. _____ 68
- Table 4.1: Mean water deficit duration (from water deficit start to end of active growth period) and intensity (mean of soil water potential at 40cm depth over the water deficit duration) per treatment in 2014 and 2015.

Different superscript letters indicate significant difference between treatments per year (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$). Adapted from Forey et al., 2016, in press. _____ 82

Table 4.2: Total Root Biomass Density (RBD) in 2014 and 2015 (mean and standard deviation, $n=3$) and relative increase per treatment. Fine and coarse roots are pooled. Different superscript letters indicate significant difference between treatments (HSD Tukey test, $p < 0.05$). C=control, RDI=regulated deficit irrigation and RDI + G= regulated deficit irrigation + grass). _____ 85

Table 4.3: Relative Root biomass density distribution per horizon (% of total root biomass) in 2014 and 2015 coarse and fine roots pooled. No significant difference between treatments per soil depth per year was detected with an Anova ($p < 0.05$). C=control, RDI=regulated deficit irrigation and RDI + G= regulated deficit irrigation + grass. _____ 87

Table 4.4: Shoot, root and root/Shoot ratio per treatment per year (mean values \pm standard deviation, $n=3$). Different superscript letters indicate significant difference between treatments per year (HSD Tukey test, $p < 0.05$). C=control, RDI=regulated deficit irrigation and RDI + G= regulated deficit irrigation + grass. _____ 89

Table 4.5: Mean specific root length ($m \cdot g^{-1}$) \pm standard deviation per year for each treatment ($n=3$). _____ 90

Table 5.1: Total simulated soil evaporation, peach tree and cover cropped grass transpiration and drainage in each elementary plot over the simulation period (from budburst the 15/04/2015 to the 16/08/2015) and total rain and irrigation over the same period. ET_0 value summed over the simulation period was 725mm. _____ 121

Table B.1: Exemple pour une parcelle élémentaire en 2015 (colonne 1, ligne2, traitement C) des valeurs des paramètres du modèle et de leur justification. _____ 172

Liste des sigles et abréviations

ABA	Acide abscissique
AFAF	Association Française d'Agroforesterie
AGROOF	Société cooperative et participative spécialisée en agroforesterie
ATSW	Available Total Soil Water
Bis_Wat	Bispecific Intercropped Systems - Water balance model
ERD	Effective Rooting Depth
ERW	Effective Rooting Width
ET₀	Evapotranspiration de référence
INRA	Institut National de la Recherche Agronomique
FTSW	Fraction of Transpirable Soil Water
PAC	Politique Agricole Commune
RBD	Root Biomass Density
RDI	Regulated Deficit Irrigation
RIE	Radiation Interception Efficiency
RLD	Root Length Density
RRMSE	Relative Root Mean Square Error
R/S	Root to Shoot ratio
SWEP	Soil Water deficit Experienced by a perennial Plant
UMR	Unité Mixte de Recherche
TTSW	Total Transpirable Soil Water

Chapitre 1 Contexte, question de recherche et hypothèses

1 L'agroforesterie : caractéristiques et enjeux

L'agroforesterie est la combinaison sur la même surface agricole d'arbres et de cultures et/ou d'animaux. Cette pratique ancestrale dans de nombreux pays du monde a été datée en Europe depuis l'âge du cuivre (2500 av. J-C) (Eichhorn et al., 2006). Elle est peu à peu tombée en désuétude en France suite aux transformations du monde agricole après la deuxième guerre mondiale et l'agriculture et la foresterie sont devenues deux entités séparées dans les pratiques et les institutions (Eichhorn et al., 2006). Elle est encore cependant pratiquée localement dans de nombreux pays européens et comprend des systèmes très divers, allant de la "dehesa" espagnole (sylvopastoralisme à base de chênes) aux pré-vergers du nord de l'Europe ou de l'est de la France, en passant par les systèmes en alignement intra parcellaires céréales/bois d'œuvre et les systèmes méditerranéens céréaliers/fourragers à base d'oliviers (Eichhorn et al., 2006). Les efforts récents pour développer une agriculture durable et protéger l'environnement ont accru l'intérêt de la recherche agronomique sur le sujet et amené la communauté européenne à encourager l'agroforesterie (Eichhorn et al., 2006). Ainsi, l'agroforesterie est depuis 2006 reconnue comme une pratique agricole et éligible aux aides de la PAC². En France, le ministère de l'agriculture a lancé un plan de développement de l'agroforesterie pour la développer sur la période 2015-2020³. Parallèlement, la recherche agronomique française a commencé à s'emparer du sujet sous l'impulsion des travaux pionniers de l'UMR System de l'INRA de Montpellier (Dupraz and Liagre, 2008). Depuis 2011 le programme de soutien financier de la Fondation de France à la recherche en agroforesterie a permis d'augmenter significativement le nombre de projets de recherche en agroforesterie⁴.

L'agroforesterie reste encore peu développée en France et couvre une surface estimée à 10 000 ha (Liagre et al., 2012). Son développement est étroitement lié à des dynamiques locales d'associations de promotion de l'agroforesterie (AFAF, arbres et paysages 32), de bureau d'études (AGROOF) et/ou d'associations d'agriculteurs qui souhaitent expérimenter ce type de système. Ces systèmes ayant un temps de vie long, dicté par le cycle de l'arbre, la connaissance de leur fonctionnement est incomplète et

² <http://www.agroforesterie.fr/reglementations-agroforesterie.php>

³ <http://agriculture.gouv.fr/un-plan-national-de-developpement-pour-l-agroforesterie>

⁴ <https://www.fondationdefrance.org/programme/agroforesterie>

fragmentée, car peu de systèmes agroforestiers ont été observés sur leur cycle de vie entier. A cela s'ajoute le fait que la recherche agronomique s'intéresse depuis peu aux systèmes agroforestiers tempérés et que les nombreuses interactions écologiques présidant à leur fonctionnement en font des systèmes complexes, pour l'étude desquels les méthodes et connaissances sont encore peu nombreuses. Pour ces raisons, ce sont des systèmes qui restent encore expérimentaux pour la plupart et aux mécanismes encore insuffisamment connus ou quantifiés.

1.1 Les interactions interspécifiques en agroforesterie tempérée

Les systèmes agroforestiers sont des systèmes conçus pour optimiser, dans le temps et l'espace, l'utilisation des ressources physiques (lumière, eau, minéraux) en maximisant les interactions positives et minimisant les interactions négatives entre composants (Jose et al., 2004). La description et la compréhension de ces interactions sont un préalable à la conception ou à la simulation de ces systèmes. Ces interactions entre espèces peuvent être caractérisées à partir des connaissances en écologie des écosystèmes naturels. Elles sont classées en 6 groupes, selon l'effet de l'interaction sur chacune des espèces présentes, et décrivent des situations plus ou moins favorables à la coexistence et au comportement agronomique performant des deux espèces (tableau 1.1).

Lorsque les interactions sont positives, il y aura synergie entre les espèces, et lorsque les interactions sont négatives ou antagonistes, il y aura compétition entre elles (Jose et al., 2004), l'effet positif ou négatif d'une interaction pouvant soit provenir de l'arbre, soit de la culture, soit des deux. Ces interactions vont également évoluer au cours de la vie du système, celui-ci étant dynamique et incluant dans le cas des systèmes agroforestiers, des plantes pérennes dont la taille va inexorablement augmenter avec le temps. C'est d'ailleurs une spécificité des systèmes agroforestiers par rapport aux systèmes de mélanges d'espèces annuelles (« intercropping »), dans lesquels les espèces sont semées en même temps (ou en relais) et où l'intensité des interactions augmente graduellement, alors que dans un système agroforestier, plus l'arbre vieillit, plus son système racinaire et sa canopée se développent, et plus l'intensité de la compétition augmente et ce dès le début du cycle de l'annuelle (Ong et al., 1991). Pour des systèmes agroforestiers où les interactions sont décrites entre deux espèces végétales se développant toutes deux dans deux compartiments, l'analyse des interactions peut porter sur deux classes: les interactions aériennes et les interactions souterraines.

Tableau 1.1: 6 classes d'interactions entre deux espèces communément décrites en écologie. Adapté de (Jose et al., 2004).







Type d'interaction	Effet de l'interaction sur		Nature de l'interaction
	l'espèce 1	l'espèce 2	
Amensalisme	-	0	L'espèce 1 est inhibée et l'espèce 2 non affectée
Commensalisme	+	0	L'espèce 1 tire un bénéfice et l'espèce 2 est non affectée
Compétition	-	-	Les deux espèces sont inhibées
Mutualisme	+	+	Les deux espèces tirent un bénéfice
Neutralisme	0	0	Aucune des deux espèces n'est affectée
Prédation, parasitisme, herbivorie	+	-	L'espèce 1 tire un bénéfice au désavantage de l'espèce 2

1.1.1 Les interactions aériennes

L'introduction d'arbres dans une culture va entraîner la mise en place d'une relation d'amensalisme (et non de compétition) pour la lumière lorsque l'arbre est adulte, celui-ci interceptant une partie de la lumière pour la culture alors que la réciproque n'est pas vraie. Cet effet négatif de l'arbre sur la culture va de plus augmenter avec la taille de l'arbre (Chirko et al., 1996). Cette relation asymétrique non bénéfique pour la culture est cependant en partie compensée par la modification du microclimat du système, propriété bénéfique pour les deux espèces (commensalisme) au moins en climat chaud et sec. En effet les arbres modulent notamment la vitesse du vent, l'humidité de l'air et la température. La diminution de la vitesse du vent permet de diminuer l'évapotranspiration et d'augmenter l'efficacité d'utilisation de l'eau du système (Quinkenstein et al., 2009). L'ombrage porté par l'arbre sur la culture peut également avoir un effet positif sur celle-ci en diminuant la température du jour et les stress hydriques et thermiques qui en découlent (Lin, 2007). L'introduction d'arbres dans les cultures (et la bande enherbée sur le rang d'arbres) entraînent également la création de nouvelles niches écologiques et la modification de la structure du paysage, qui peuvent contribuer à l'augmentation de la richesse et de la diversité des auxiliaires bénéfiques pour la culture et/ou l'arbre (insectes, oiseaux) (Jose et al., 2004), la culture pouvant également abriter des auxiliaires bénéfiques pour l'arbre (Bugg et al., 1991). Ainsi, ces relations sont donc soit commensales soit mutualistes. La compétition pour la lumière entre les deux espèces peut exister lorsque les arbres sont jeunes et la culture haute (exemple : maïs). Les nouvelles niches écologiques peuvent également accueillir des bio agresseurs (nématodes, insectes, maladies fongiques, mammifères) (Schroth et al., 2000) qui

peuvent entraîner la diminution de la vigueur ou le développement reproducteur d'une des deux espèces et donc de sa capacité de prélèvement des ressources ce qui sera bénéfique à l'autre espèce. On peut considérer que c'est là un cas d'herbivorie et/ou de parasitisme indirect d'une plante sur l'autre. La synthèse des interactions aériennes est présentée dans le tableau 1.2.

Tableau 1.2: Bilan des effets des interactions aériennes dans un système agroforestier: quelle espèce apporte le plus à l'autre? L'arbre ou la culture sont de couleur noire, verte ou rouge, selon qu'ils sont non impactés, positivement impactés ou négativement impactés par l'interaction. Les flèches à sens unique indiquent un effet unidirectionnel d'une espèce sur l'autre, les flèches à double sens un effet de chaque espèce sur l'autre.

Interaction	Mécanisme	Effet de l'interaction	Effet sur les deux espèces
Amensalisme	Ombrage	Réduction de la lumière reçue (lorsque l'arbre est plus grand que la culture)	
	Effet brise vent	Réduction de la vitesse du vent	
Commensalisme	Effet tampon	Réduction de la température	
	Modification du micro-climat	Réduction de la lumière reçue	
		Augmentation des auxiliaires des cultures	
		Création de niche	Augmentation des auxiliaires des arbres
Compétition	Ombrage	Réduction de la lumière reçue (lorsque l'arbre et la culture sont de même taille)	
Mutualisme	Création de niche	Augmentation des auxiliaires pour les deux espèces	
Neutralisme	-	-	-
Prédation, parasitisme, herbivorie	Création de niche	Augmentation des bioagresseurs des cultures	
		Augmentation des bioagresseurs des arbres	

Sources bibliographiques: (Casper and Jackson, 1997a; Jose et al., 2006, 2004; Ong et al., 1991)

1.1.2 Les interactions souterraines

De nombreuses relations souterraines commensales, pour la plupart bénéfiques pour la culture, se mettent en place dans les systèmes agroforestiers. L'arbre peut tirer bénéfice des nutriments lixiviés sous la culture sans l'impacter (commensalisme) grâce au déploiement de ses racines sous celles de la culture, ce qui lui fait remplir un rôle de filet d'interception (Allen et al., 2004). Les espèces fixatrices d'azote telles que le févier d'Amérique ou le robinier peuvent enrichir le sol en azote et ainsi être bénéfiques pour l'autre espèce, ce qui a été montré dans le sens de l'arbre à la culture (Daudin and Sierra, 2008) comme dans le sens de la culture vers l'arbre (Dupraz et al., 1997). La croissance des racines de l'arbre en profondeur avec le temps peut par ailleurs permettre à l'arbre de prélever de l'eau dans les horizons profonds et de redistribuer une partie de cette eau dans les horizons superficiels à la manière d'un "ascenseur hydraulique", à condition que ces horizons soient plus secs que les horizons profonds (Jose et al., 2004). Cet apport d'eau peut alors remplir trois fonctions profitables à la culture: (i) faciliter la mobilisation de nutriments jusqu'alors non accessibles dans un sol sec, (ii) diminuer la résistance du sol à la pénétration des racines et (iii) permettre aux racines de survivre dans des horizons secs en attendant le retour des précipitations (Pierret et al., 2016). Les racines profondes de l'arbre peuvent également agir comme une pompe à nutriments des horizons profonds, notamment ceux qui ont été lixiviés ou qui sont relâchés par la roche mère et qui se retrouvent disponibles pour la culture par décomposition de la litière (Noordwijk et al., 2015; Schroth, 1995). Les racines de l'arbre sont aussi une source de carbone et de nutriments qui peuvent être utilisés par la culture, la décomposition des racines pouvant fournir des nutriments à la culture (Schroth, 1995). Enfin, la pénétration du sol par les racines de la culture peut être favorisée par la présence des bio-pores créés par les racines des arbres (Schroth, 1995). Comme dans le compartiment aérien, l'introduction des arbres crée dans le compartiment souterrain de nouvelles niches et fournit des ressources (exsudats racinaires, décomposition des racines mortes), ce qui favorise l'activité des vers de terre et autres ingénieurs du sol et ainsi améliore la structure du sol pour les cultures (Hulugalle and Lal, 1986).

Tableau 1.3: Bilan des effets des interactions souterraines dans un système agroforestier: quelle espèce apporte le plus à l'autre? Les effets positifs découlant de la séparation des systèmes racinaires sont en gras et les effets négatifs découlant de la non séparation des systèmes racinaires sont en italique. L'arbre ou la culture sont de couleur noire, verte ou rouge, selon qu'ils sont non impactés, positivement impactés ou négativement impactés par l'interaction. Les flèches à sens unique indiquent un effet unidirectionnel d'une espèce sur l'autre, les flèches à double sens un effet de chaque espèce sur l'autre.

Interaction	Mécanisme	Effet de l'interaction	Effet sur les 2 espèces
-------------	-----------	------------------------	-------------------------

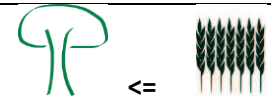
Amensalisme

-

-

Filet d'interception

Optimisation des ressources



Fixation symbiotique de l'azote

Enrichissement du sol en azote



Ascenseur hydraulique

Apport d'eau profonde en surface



Exsudats et décomposition

Enrichissement du sol en carbone et nutriments



Stimulation des symbiotes du sol



Pompe à nutriments

Apport de nutriments profonds en surface



Création de pores à la mort des racines

Facilitation de la croissance des racines



Prélèvement de l'eau

Réduction de la quantité d'eau disponible



Prélèvement des nutriments

Réduction de la quantité de nutriments disponible



Amélioration de l'infiltration de l'eau

Augmentation de l'eau disponible



Ponts mycorhiziens

Partage des ressources



Neutralisme

-

-

-

Prédation, parasitisme, herbivorie

Sécrétion de molécules allélopathiques

Inhibition de la croissance



Préemption de niche

Diminution du volume de sol disponible pour les racines de la culture



Diminution du volume de sol disponible pour les racines de l'arbre



Sources bibliographiques: (Casper and Jackson, 1997a; Jose et al., 2006, 2004; Ong et al., 1991)

L'introduction d'arbres dans les cultures entraîne cependant une compétition pour l'eau et les nutriments dans les horizons où les racines des deux espèces se côtoient. L'arbre peut ainsi réduire le rendement de la culture en réduisant son accès à l'eau (Smith et al., 1999) mais la culture peut également réduire la vigueur de l'arbre pour les mêmes raisons, notamment lorsque l'arbre est jeune (Parker and Meyer, 1996). Cependant, cette compétition peut entraîner la séparation des systèmes racinaires dans des horizons de sol différents et conduire à une complémentarité dans l'utilisation des ressources du sol (Wang and Shogren, 1992), à condition que la profondeur et la structure de sol le permettent.

Les arbres vont également interagir directement avec les cultures par la sécrétion de molécules allélopathiques qui peuvent avoir des effets négatifs sur les cultures (Rizvi et al., 1999). La création de nouvelles niches écologiques peut comme dans le compartiment aérien favoriser le développement de bioagresseurs des racines tels que les nématodes et les champignons qui peuvent se développer et être néfaste à l'une ou l'autre des espèces (Smith et al., 1999). On peut comme dans le cas du compartiment aérien considérer que c'est là un cas d'herbivorie et/ou de parasitisme indirect d'une plante sur l'autre. La synthèse des interactions souterraines est présentée dans le tableau 1.3.

1.2 La séparation spatiale des systèmes racinaires, propriété émergente des systèmes agroforestiers?

1.2.1 Les avantages de la séparation des systèmes racinaires

L'analyse des tableaux 1.2 et 1.3 permet de constater que les interactions souterraines sont bien plus nombreuses que les interactions aériennes et que l'arbre semble apporter plus à la culture que le contraire. Le tableau 1.3 montre également que trois effets positifs de l'arbre sur le système découlent de la séparation des systèmes racinaires : l'optimisation des ressources nutritives, l'apport d'eau profonde en surface et l'apport de nutriments profonds en surface. On peut également en déduire que celle-ci est la résultante de la compétition entre les deux espèces (phénomène d'exclusion compétitive) et qu'une interaction négative pour les deux espèces, c.-à-d. la compétition, peut induire, du fait de la plasticité racinaire de l'arbre en réponse à cette contrainte, une propriété émergente positive pour l'association. Les avantages de cette séparation sont le fruit des interactions positives de l'arbre sur le système dues à trois mécanismes, c.-à-d. l'ascenseur hydraulique, la pompe à nutriments et le filet d'interception, et de la réduction des effets négatifs de la compétition pour l'eau et les nutriments qui bénéficient aux deux espèces. A l'échelle du système, un autre avantage crucial est une résilience accrue du système face au changement climatique de par une optimisation de l'utilisation de la ressource en eau sur un profil de sol plus important (Smith,

2010). Par contre si cette séparation des systèmes racinaires n'est pas effective, elle entraîne deux effets négatifs pour l'association (réduction de l'eau disponible et réduction des nutriments disponibles pour chaque espèce) sous l'effet de la compétition. Ainsi, il semble que cette propriété émergente que l'on attend d'un système agroforestier occupe une place centrale dans l'optimisation de son fonctionnement.

1.2.2 La séparation des systèmes racinaires sur le terrain

Parmi toutes les hypothèses qui expliquent le succès d'un système agroforestier, la complémentarité dans l'utilisation des ressources souterraines créée par la ségrégation spatiale de leurs systèmes racinaires dans deux zones de sols distinctes, est généralement acceptée comme étant la plus déterminante (Noordwijk et al., 2015). Dans la pratique, les observations des systèmes racinaires agroforestiers ont révélé que cette séparation spatiale théorique (figure 1) n'est pas systématiquement une réalité, et est peut-être plus l'exception que la règle. Le système agroforestier à base de paulownia pratiqué couramment en Chine est un très bon exemple de séparation spatiale des systèmes racinaires. Ces arbres ont en effet à 7-10 ans 80% de leurs racines entre 0.4 et 1 m de profondeur, et seulement 10% des racines dans les premiers 0.4 m (Wang and Shogren, 1992). (Lehmann et al., 1998) ont montré dans un système sorgho/acacia que l'association des deux espèces entraînait une séparation spatiale des systèmes racinaires, les arbres investissant plus de carbone dans les racines profondes lorsqu'ils étaient associés avec du sorgho. Il existe cependant des cas où les systèmes racinaires se séparent sous l'effet de la compétition mais cette séparation n'est pas celle attendue. Wanvestraut et al., 2004 ont ainsi montré dans un système cotonnier/pécan que le cotonnier se retrouve cantonné dans des horizons plus superficiels dans l'association sous l'effet de la compétition gagnée par le pécan, ce qui entraîne une diminution du rendement du coton. Enfin, de nombreuses études montrent que la séparation des systèmes racinaires n'est pas réalisée parce que les cultures partagent les mêmes horizons superficiels et que la compétition est gagnée par l'arbre, notamment dans les cas où il n'y a pas d'eau disponible en profondeur (Jose et al., 2000; Lose et al., 2003; Odhiambo et al., 2001; Ong et al., 2002, 1991; Smith et al., 1999; Zhang et al., 1998).

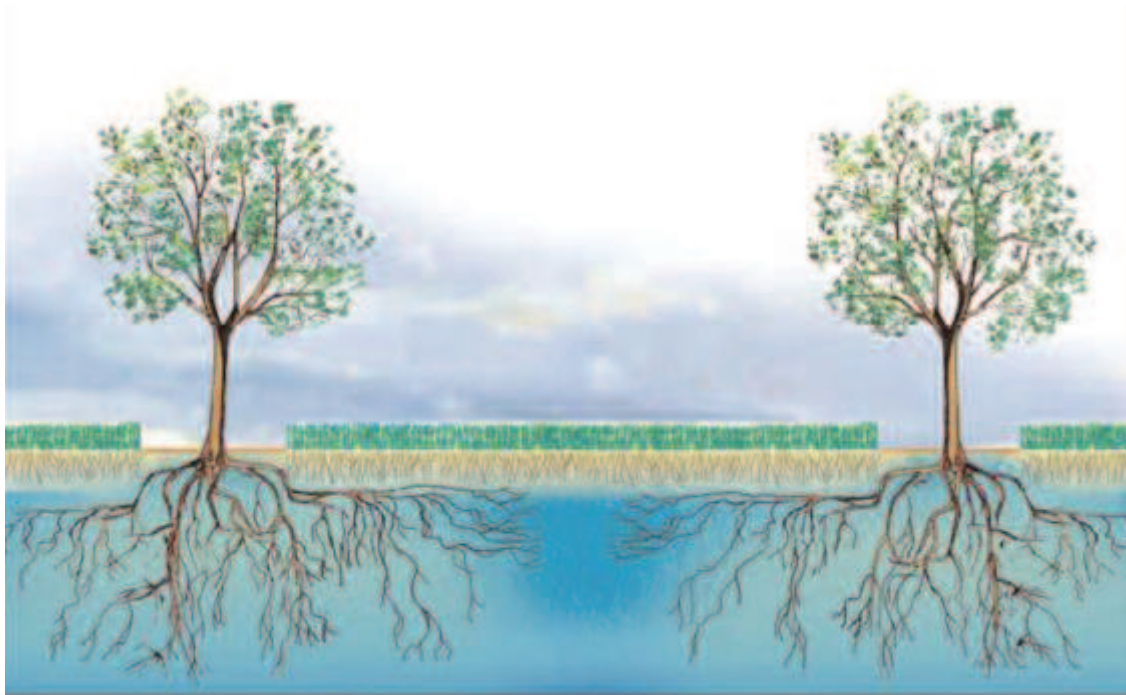


Figure 1.1: Représentation théorique de la séparation idéale des systèmes racinaires des arbres et de la plante associée en agroforesterie (tiré de Dupraz et Liagre, 2008, dessin de Girardin N.).

Conclusion de la partie 1.1:

L'agroforesterie consiste à cultiver deux espèces sur la même parcelle, afin de tirer parti des interactions écologiques qui s'établissent entre elles. Ces interactions sont plus nombreuses dans le compartiment souterrain qu'aérien et vont en majorité dans le sens d'un effet bénéfique de l'arbre sur la culture. La séparation des systèmes racinaires entre arbre et culture avec un arbre qui exploiterait les ressources en profondeur et laisserait la culture exploiter celle de la surface dépendrait des conditions de sol et de gestion locales, tels que la présence d'une ressource en eau alternative à celle de la surface et de la capacité compétitive des espèces.

2 Le système racinaire des plantes pérennes: architecture et croissance

2.1 L'architecture racinaire : occupation spatiale des racines

L'architecture racinaire est « la description de la configuration spatiale du système racinaire, c'est-à-dire le déploiement géométrique explicite des axes racinaires » (Lynch,

1995). Elle décrit à la fois la forme du système racinaire, c'est à dire la localisation des racines dans l'espace, et sa structure, c'est à dire la variété des composants et leurs relations (Hodge et al., 2009). Elle détermine à la fois la qualité de l'ancrage de l'arbre et l'exploration spatiale par la mise en place de racines de structure et la capacité d'absorption par les racines fines. L'architecture racinaire est sous contrôle génétique, mais peut être également influencée par l'émission d'hormones de la plante et des micro-organismes du sol, ainsi que par les conditions physico-chimiques du sol (Kell, 2011a). L'architecture racinaire présente une grande plasticité phénotypique, c.-à-d. l'interaction entre le génome et l'environnement (Hodge et al., 2009). Ainsi, il peut exister une grande variabilité des architectures racinaires même au sein de la même espèce selon que le sol est plus ou moins profond (Zanetti et al., 2014). Certains auteurs considèrent cependant que la profondeur d'enracinement est un trait architectural sous contrôle génétique, et que cela offre la possibilité de sélectionner des espèces sur ce trait (Kell, 2011a). Il a pourtant été montré que certains traits d'architecture tels que les angles d'insertion peuvent changer en fonction des conditions du milieu, comme la teneur en oxygène du sol (Xiao et al., 2015). A cela s'oppose la vision que le géotropisme des racines secondaires est un composant intrinsèque de l'architecture racinaire (Malamy, 2005). La profondeur d'enracinement peut cependant également être modifiée sous l'influence de la compétition avec les autres espèces au sein de la communauté végétale, indépendamment de l'effet des conditions de sol locales (Valverde-Barrantes et al., 2013), ce qui laisse penser que l'architecture d'un arbre peut être modifiée par les conditions du milieu.

2.2 Facteurs influençant la croissance des racines

2.2.1 Les facteurs globaux

A l'échelle de la plante, les différents organes en croissance sont en compétition pour partager le carbone disponible, et ce partage dépend de la distance source/puits et des priorités d'allocation entre organe (Lacointe, 2000). Il existe donc une compétition entre le système racinaire et le système aérien, comme le suggère l'asynchronisme dans la croissance des racines et des parties aériennes chez de nombreux fruitiers (Goodwin and Boland, 2002). Le patron d'allocation du carbone aux organes est modifié par les facteurs environnementaux (ressource limitante, par exemple la lumière ou l'eau) et l'on observe que l'organe responsable de la ressource limitante croît relativement plus que les autres organes,

ce qui a pour effet d'augmenter le prélèvement de cette ressource limitante (Lacointe, 2000). Le développement des racines est également sous l'influence de plusieurs phytohormones, qui ont pour rôle de réguler le développement de la plante en fonction des stimuli environnementaux (Bécel, 2010).

2.2.2 Les facteurs locaux

La croissance des racines dans le sol est très liée aux conditions locales de sol comme la teneur en eau, la teneur en oxygène, la température ou la porosité du sol. Ainsi, les racines vont se développer préférentiellement dans les zones humides par rapport aux zones plus sèches (Ruiz-Sánchez et al., 2005) mais un excès d'eau peut entraîner la mort des racines par asphyxie racinaire (Drew, 1991). La diminution de la disponibilité en eau stimule la croissance des racines et augmente la biomasse racinaire (Kozłowski and Pallardy, 2002). Dans les systèmes irrigués, le mode d'apport de l'eau (aspersion versus goutte-à-goutte) peut influencer la distribution des racines, l'aspersion favorisant le développement horizontal alors que le goutte à goutte entraînerait une distribution répartie dans une plus large gamme d'horizons de sol mais sur une largeur plus faible (Cabibel, 1978). Les racines ont en effet tendance à se développer de manière privilégiée dans la zone d'influence des goutteurs (Ruiz-Sánchez et al., 2005) qui est limitée latéralement mais pas nécessairement en profondeur du fait de la percolation sous les goutteurs. La croissance des racines est aussi sous l'influence de la température du sol, les températures hautes (36°C) comme les températures basses réduisant leur croissance (Alvarez-Uria and Körner, 2007; Pregitzer et al., 2000). L'obstacle le plus important pour la croissance des racines est cependant l'augmentation de la densité apparente, notamment dans les horizons de surface du fait de la compaction du sol par les engins agricoles (Bécel, 2010) et dans les horizons profonds du fait de la faible activité biologique.

Conclusion de la partie 1.2 :

La mise en place du système racinaire de l'arbre résulte de l'interaction génome*environnement et certaines caractéristiques de son architecture telles que l'enracinement en profondeur sont plastiques. La croissance des racines est influencée à la fois par le patron d'allocation du carbone à l'échelle de la plante et par les conditions locales de sol comme la compaction du sol ou la disponibilité en eau et en azote.

3 Les vergers enherbés: un système agroforestier irrigué

3.1 Les vergers enherbés : caractéristiques et enjeux dans un contexte agro-écologique

La pratique de couverture du sol des vergers s'est généralisée en France depuis les années 1980, et les vergers actuels sont pour la majorité enherbés sur l'inter-rang (Philippe Blanc, com.pers). Les raisons pour ce changement de pratiques sont principalement la volonté de protéger les sols face à l'érosion tout en améliorant leur portance pour les machines agricoles (traitements phytosanitaires, récolte) et la volonté de diminuer le recours aux herbicides. Cependant, le rang est encore la plupart du temps désherbé chimiquement ou mécaniquement pour supprimer l'effet négatif sur le rendement des fruitiers de la compétition avec l'enherbement (Philippe Blanc, com.pers). L'enherbement total (inter-rang + rang) est donc pratiqué moins fréquemment, comme l'attestent les vergers de mirabelle de Lorraine dont seulement 11% sont en enherbement total (Ctifl, 2004). C'est cependant une pratique qui suscite un regain d'intérêt, notamment chez les agriculteurs biologiques, car elle permet de gérer l'enherbement du rang sans herbicide et sans travail du sol. Les modalités de spatialisation de l'enherbement pratiquées sont donc relativement réduites, puisqu'on distingue l'enherbement total du verger de l'enherbement partiel du verger, avec cependant pour ce dernier des différences entre vergers et espèces portant sur la largeur de la bande enherbée. Une modalité innovante, la « méthode sandwich », est cependant en développement notamment en agriculture biologique (Laget et al., 2014). Elle consiste à enherber l'inter-rang et le rang et à travailler le sol sur 40 cm de chaque côté de la bande enherbée du rang. Cette technique a pour objectif de limiter la compétition pour l'eau et de lutter contre les campagnols qui sont favorisés par l'enherbement et l'absence de travail du sol. L'enherbement en verger est également la plupart du temps implanté après la première saison de croissance des arbres dans le but d'éviter la compétition après la plantation (Philippe Blanc, com.pers). La gestion de l'enherbement consiste essentiellement à limiter sa vigueur et à préserver ses fonctions: il peut être fauché, roulé ou tondu lorsqu'il devient trop compétitif et détruit et ressemé lorsqu'il n'est plus suffisamment couvrant et concurrencé par les adventices. Les espèces utilisées pour enherber les vergers sont sélectionnées selon des critères de pouvoir couvrant du sol, de faible compétition avec les arbres (enracinement superficiel) voire de fourniture d'azote au sol, critères identiques à ceux utilisés pour enherber les vignobles. On retrouve

donc des espèces courantes des enherbements des vignobles, tel que le ray-grass anglais, la fétuque rouge, la fétuque ovine, la vesce ou le trèfle blanc (Ingels, 1998).

Les effets bénéfiques potentiels attendus de l'enherbement en vergers sont variés: (i) une protection contre l'érosion, (ii) une amélioration de la portance du sol, (iii) un contrôle du développement des adventices, (iv) une amélioration de la structure du sol découlant sur une meilleure infiltration de l'eau, (v) un effet tampon sur la température du sol, (vi) une augmentation de la matière organique du sol et de la biodiversité endogée (vers de terre) et (vi) une fourniture d'azote (engrais verts) dans le cas des enherbements à base de légumineuses, augmentation de la biodiversité (refuge à auxiliaires)⁵. L'enherbement des vergers possède cependant deux inconvénients majeurs: (i) le développement des campagnols qui occasionnent des dégâts sur les racines des arbres (Blanc et al., 2012) et (ii) les effets mal connus de la compétition pour l'eau et les nutriments à long terme sur le fonctionnement de l'arbre et son potentiel de production.

3.2 Les vergers de pêcher : superficie, biologie et conduite

Le pêcher (*Prunus persica*, L. Batsch), comme beaucoup d'arbres fruitiers, est une espèce sensible aux bioagresseurs (cloque, oïdium, mildiou, tordeuse orientale, pucerons verts, cicadelles) et exigeante en irrigation et fertilisation (Hostalnou, 2008). Le développement de méthodes de production agro-écologiques telles que l'enherbement permanent est une voie pour diminuer le recours aux produits phytosanitaires (programme écopêche de la Serfel⁶) et un enracinement profond du pêcher peut être un levier de réduction des apports d'eau et d'azote et de résilience face au changement climatique. Le système pêcher-sol-enherbement peut donc être considéré comme un modèle, en développement en France, d'un système agroforestier pour étudier dès la plantation les relations de compétition-facilitation qui conduisent à la propriété émergente de séparation des systèmes racinaires recherchée dans tous les systèmes agroforestiers.

Le pêcher, *Prunus persica* ((L.) Batsch), est un arbre originaire de l'ouest de la Chine, où il était déjà cultivé 3000 ans avant notre ère, et sa présence est attestée en Europe (Italie) à partir du premier siècle avant JC (Layne and Bassi, 2008). De nos jours, le pêcher est cultivé sur tous les continents et toutes les latitudes. La superficie du verger de pêchers mondial

⁵ http://www.itab.asso.fr/downloads/Fiches-techniques_viti/viti%20enherbement.pdf

⁶ <http://www.serfel.fr/pecher-41.html>

était en 2013 de 2 315 574 ha pour une production de 20 millions de tonnes, 66% étant produits en Chine⁷. En France, le verger de pêchers national occupait en 2015 9 837 ha principalement concentrés dans trois régions du bassin méditerranéen: Rhône-Alpes, Languedoc-Roussillon et Provence-Alpes-Côte-D'azur, la région Rhône-Alpes à elle seule concentrant 50% de la surface⁸. La production nationale en 2015 était de 217 141 tonnes.

Le pêcher est sensible au taux de calcaire actif du sol et à l'asphyxie racinaire, il préfère donc les sols légers et drainants au taux de calcaire actif inférieur à 8% (Hilaire et al., 2003). Il est pollinisé par les insectes et est auto-fertile, la floraison intervenant avant l'émission des feuilles chez la plupart des variétés. Pour obtenir les meilleures performances, le pêcher est généralement greffé dans le but de contrôler la vigueur, d'adapter le plant au contexte pédologique local, d'améliorer les résistances aux bioagresseurs souterrains (nématodes, champignons telluriques) et d'améliorer la reprise à la replantation. Le développement du système racinaire est variable selon le porte-greffe utilisé. Tworkoski and Scorza, 2001, ont comparé 4 porte-greffes différents et ont constaté que la ramification était différente selon le porte-greffe. Une étude menée sur des pêchers de 2 ans greffés sur une variété sauvage de pêcher a montré que le développement du système racinaire est essentiellement horizontal (Xiao et al., 2015). En conditions de vergers irrigués, on estime que l'essentiel du système racinaire se situe dans le premier mètre de sol, la profondeur variant de 0.5-0.6 m à 0.9 m selon les auteurs (Havis, 1938; Layne and Bassi, 2008). Lorsque l'arbre est jeune, la croissance des racines s'étale sur toute l'année, mais lorsqu'il commence à produire des fruits, on observe deux pics de croissance racinaire dans l'année, un au printemps et un à l'automne (Glenn and Welker, 1993a).

En Languedoc-Roussillon, le verger de pêchers est le premier de la région avec 6 600 ha (Agreste, 2011). La méthode de goutte à goutte ou de micro-jet pour l'irrigation des pêchers s'y est généralisée pour diminuer l'impact sur la ressource en eau⁹. Les méthodes d'irrigation déficitaire consistant à apporter une quantité inférieure à la transpiration potentielle font l'objet de nombreuses recherches sur les vergers et sur les pêchers (Capra et al., 2008). En plus d'améliorer l'efficacité de l'eau en réduisant l'irrigation sans baisser le rendement, elles ont l'avantage de diminuer la vigueur de l'arbre, qui est une problématique

⁷ FAO stat, <http://faostat3.fao.org/browse/Q/QC/E>

⁸ Agreste, <http://agreste.agriculture.gouv.fr/IMG/pdf/saa2016T6bspca.pdf>

⁹

centrale en verger de pêcher pour obtenir la meilleure qualité des fruits et diminuer la sensibilité aux bioagresseurs.

Conclusion de la partie 1.3 :

L'enherbement des vergers est devenu la pratique courante et remplit de nombreux services écosystémiques, ce qui fait du système pêcher-sol-enherbement un modèle d'étude pour les interactions arbres-cultures dans une optique de transition d'un système mono spécifique vers un système agroforestier.

4 Question de recherche, démarche et organisation de la thèse

Dans une démarche agro-écologique, le fonctionnement du système et donc sa productivité sont basés sur le pilotage des interactions. Pour provoquer la séparation des systèmes racinaires dans cette association arbre-culture, on recherche donc à maximiser les interactions bénéfiques permettant l'obtention de cet état. Comme décrit précédemment, la compétition racinaire entre l'espèce associée et l'arbre peut entraîner la séparation des systèmes racinaires. Mais cela n'est possible qu'à condition que la croissance des racines de l'arbre ne soit pas défavorisée par les conditions de sols locales ou par le fonctionnement global de la plante.

Ainsi, le premier objectif du pilotage consiste à favoriser la croissance des racines de l'arbre en jouant à la fois sur les conditions de sol locales et sur le fonctionnement global de l'arbre. Le développement des racines étant en partie dépendant des conditions de sol locales, celles-ci doivent être caractérisées et améliorées de manière à correspondre à l'optimum nécessaire à la bonne croissance des racines. Ainsi, les facteurs sur lesquels les pratiques culturales ont un effet, tels que la porosité du sol, l'alimentation en eau et en azote, doivent être pilotés de manière à être optimaux pour la croissance des racines. Il convient ensuite de favoriser la croissance des racines et de modifier le patron d'allocation entre les organes aériens et les organes souterrains de manière à favoriser les organes souterrains et augmenter leur potentiel de croissance. Selon la théorie de l'allocation optimale, lorsqu'une ressource diminue au point de créer un stress pour la plante, le

carbone disponible est alloué préférentiellement dans la croissance des organes qui permettent d'acquérir la ressource limitante (McConnaughay and Coleman, 1999). Une diminution de la ressource en eau devrait donc entraîner une allocation plus importante de carbone aux racines dans le but d'augmenter la capacité à prélever de l'eau de la plante, comme cela a été montré sur des annuelles (Durand et al., 2016; Tang et al., 2010), ainsi que sur pêcher (Steinberg, 1990; Yuan et al., 2009). Ce changement d'allocation s'explique par l'effet différentiel du déficit hydrique sur les processus régissant la source de carbone et les puits (Wery, 2005). En effet, il a été fait l'hypothèse qu'un déficit hydrique modéré entraîne une réduction de la croissance végétative aérienne sans diminuer la photosynthèse et donc la fixation de carbone, laissant ainsi le carbone disponible pour la croissance des racines (Bradford and Hsiao, 1982). La plus grande sensibilité de la croissance des parties aériennes comparativement à la photosynthèse a été montrée sur plusieurs espèces pérennes ligneuses (Bogeat-Triboulot et al., 2006; Moriana and Fereres, 2002; Pellegrino et al., 2006). **Ainsi, un déficit hydrique suffisamment modéré pour ne pas impacter la photosynthèse et donc piloté par de l'irrigation déficitaire devrait réduire la croissance des parties aériennes et ainsi allouer préférentiellement le carbone disponible aux racines, augmentant leur croissance relativement à celles des parties aériennes.**

Le deuxième objectif du pilotage consiste à utiliser la compétition avec une espèce associée cultivée dans l'inter-rang et sur le rang des arbres, afin de provoquer une exclusion compétitive de l'horizon prospecté par les racines de cette culture intercalaire. Dans ce cadre, l'espèce associée doit être plus compétitive que l'arbre, afin qu'elle puisse appauvrir le sol en eau et éléments minéraux au voisinage des racines de l'arbre, et elle doit avoir un enracinement superficiel afin de permettre aux racines de l'arbre de se développer sous les horizons de sol desquels elles sont exclues (Schroth, 1999). On peut également faire l'hypothèse que les racines de l'arbre seront d'autant plus plastiques que l'arbre est jeune et donc que son architecture racinaire est en train de se mettre en place. L'association d'une culture intercalaire avec des arbres jeunes dès la plantation dans le but de modifier cette architecture afin de changer l'orientation des racines pour qu'elles descendent en profondeur devrait donc plus facilement permettre cette modification qu'avec des arbres plus âgés. Cependant, on prend le risque de réduire la croissance globale des jeunes arbres sous l'effet de la compétition avec la culture mais on fait l'hypothèse que l'intensité de la compétition peut être maîtrisée à un niveau souhaitée par le pilotage adapté de l'irrigation et de la fertilisation de l'arbre.

Ces éléments nous amènent donc à formuler la question de recherche suivante:

Peut-on piloter l'enracinement en profondeur des pêchers dès la plantation en combinant deux leviers agro-écologiques, c.-à-d. l'irrigation déficitaire et la compétition interspécifique ?

Quatre hypothèses ont été testées dans une expérimentation sur un jeune verger pour répondre à cette question (figure 2) :

Hypothèse 1 (H1) : le déficit hydrique a un effet différentiel sur les processus au sein de l'arbre : lorsque son intensité croît il impacte d'abord la croissance végétative aérienne, puis la croissance végétative racinaire, puis la photosynthèse. Un déficit hydrique modéré devrait donc diminuer la croissance des parties aériennes sans diminuer la photosynthèse et assurer donc un excédent de carbone potentiellement disponible pour les racines.

Cette hypothèse est testée dans le chapitre 3.

Hypothèse 2 (H2) : en situation de déficit hydrique modéré, le carbone issu de la photosynthèse (cf. hypothèse 1) est préférentiellement alloué à la croissance des racines, mettant ces dernières dans une situation de croissance optimale, sous réserve que les autres facteurs limitant la croissance des racines ne soient pas limitants (densité apparente du sol non contraignante et azote non limitant).

Hypothèse 3 (H3) : en situation de déficit hydrique modéré, la compétition pour l'eau induite par les herbacées associées au pied de l'arbre et dans l'inter-rang exclut les racines de l'arbre de l'horizon de surface. Etant dans des conditions de croissance optimales par le déficit modéré (cf. hypothèse 2), elles peuvent alors croître en profondeur, dans les horizons non explorés par les racines de l'herbacée.

Ces deux hypothèses sont traitées dans le chapitre 4.

Hypothèse 4 (H4) : dans un sol avec un horizon à structure contraignante pour la pénétration des racines d'annuelles, les arbres de par leur caractère pérenne, émettront des racines au-dessous de cet horizon à partir d'un certain âge et auront ainsi accès à une ressource (en eau) à laquelle l'annuelle n'a pas accès.

Cette hypothèse est traitée dans le chapitre 5.

Le choix du site expérimental a été fait avec un type de sol permettant de tester l'hypothèse 4 et les traitements expérimentaux combinant irrigation déficitaire et enherbement permettent de tester les 3 autres hypothèses (cf chapitre 2). La figure 1.2 schématise ces quatre hypothèses et les positionne au sein des différentes parties de la thèse.

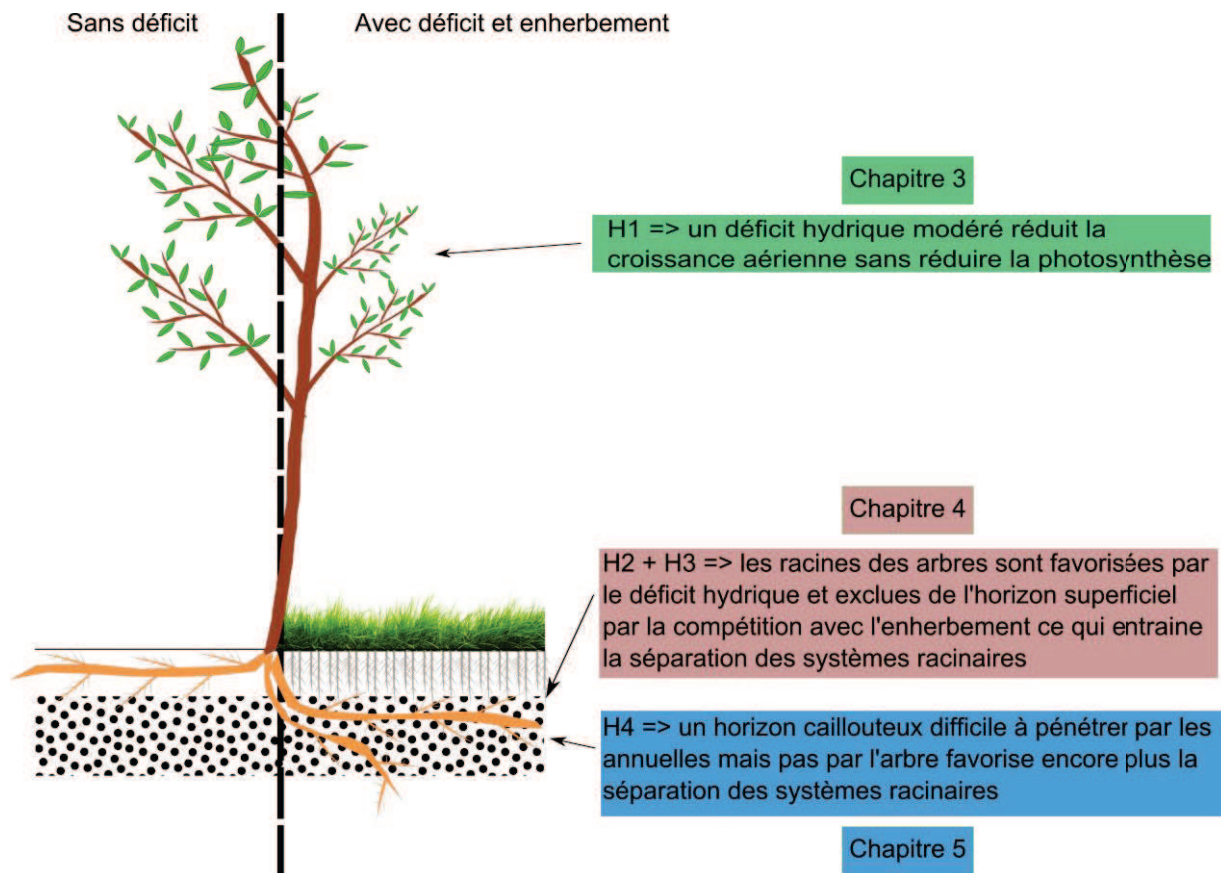


Figure 1.2: Représentation schématique des hypothèses et de leur positionnement dans le manuscrit.

Chapitre 2 Matériels et méthodes

Cette partie présente le site expérimental, la disposition des appareils de mesure et les méthodes utilisées en justifiant leur choix. Les modes opératoires pour la mesure de chaque variable et pour le paramétrage et l'utilisation du modèle de bilan hydrique sont décrits en détail dans les matériel et méthodes des chapitres 3, 4 et 5.

1 Site de l'étude et dispositif expérimental

L'expérience a été conduite pendant deux ans de janvier 2014 à février 2016 sur le domaine expérimental de l'INRA de Mauguio (43.610533 N, 3.981312 E) sur une parcelle de 2000 m². La caractérisation de la texture et structure du sol du verger faite en plusieurs endroits du verger jusqu'à trois mètres de profondeur (chapitre 5) a permis d'établir un profil de sol moyen comprenant trois horizons (cf. chapitre 5, figure 5.1): (i) l'horizon travaillé limono-argileux de 0 à 0.5 m de profondeur, (ii) un horizon sablo-argilo-limoneux constitué de plus de 70% de cailloux centimétriques à décimétriques (appelé localement "taparas"(Bordas, 1954)) dont le plafond se situe entre 0.5 et 0.9 m et le plancher est variable au sein du verger et (iii) un horizon limoneux sous ce plancher et jusqu'à une profondeur d'au moins 3 m.

Le verger de pêchers (*Prunus persica*, L.) expérimental, constitué de 475 arbres, a été planté en janvier 2014 (figure 2.1). Les plants, issus de la pépinière Veauvy¹⁰, étaient de la variété "Summerlady" (*Prunus persica*, L.), une variété de pêche semi-tardive greffée sur une autre variété de pêcher (variété "Montclar"). Ce porte greffe a été obtenu par semis qui une fois atteint la taille de 5 cm a été « dépivoté » (le pivot a été sectionné pour favoriser l'émission de racines latérales et ainsi améliorer la reprise) et transplanté en pépinière en début de saison de croissance 2012 en vue de la greffe en écusson à l'automne 2012. Après la greffe, le scion a poussé encore un an avant d'être arraché pour la plantation. Par conséquent, le porte greffe avait deux ans et le scion un an au moment de la plantation le 15 janvier 2014. Les arbres ont été plantés selon une orientation Nord-Sud avec un espacement de 3m entre les rangs et d'1.5m sur le rang, soit une densité de 2375 arbres à l'hectare. Cette densité est 4 fois plus élevée que l'espacement courant de vergers commerciaux car

¹⁰ Pépinière Veauvy, Chantegrillet, 26400 CREST

elle a été conçue pour permettre une colonisation rapide et la plus homogène possible des racines dans les zones de sol sous l'influence des appareils de mesure (tube de sonde à neutrons et tensiomètres) disposés entre les arbres. Le système d'irrigation était constitué de deux lignes d'irrigation au goutte à goutte positionnées de part et d'autre de l'arbre à 37.5 cm du tronc et comprenant quatre goutteurs RB XB (marque "rain bird") auto régulant et auto perçants de 4l.h-1 par arbre. Les goutteurs ont été espacés de manière à constituer une bande d'irrigation continue centrée sur l'arbre d'une largeur estimée à 1.50m. Dans les deux traitements bâchés (cf. ci-dessous), les lignes d'irrigation ont été disposées sous les bâches.

2 Définition et mise en place des traitements

Le dispositif expérimental est un carré latin, permettant de prendre en compte l'hétérogénéité spatiale du sol comme co-facteur lorsque le gradient d'hétérogénéité est inconnu. Neuf parcelles élémentaires constituées de trois traitements répétés trois fois ont

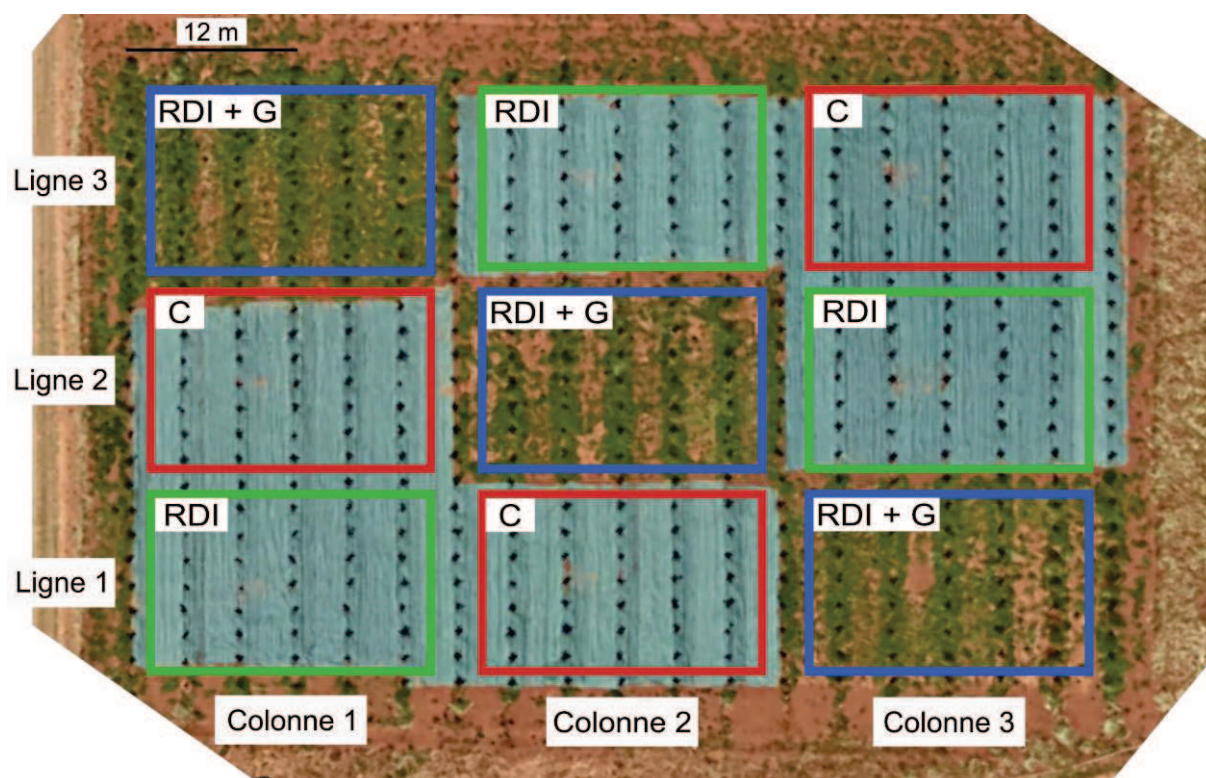


Figure 2.1: Dispositif au champ et position des 3 traitements. C= témoin, RDI=déficit hydrique modéré, RDI + G = déficit hydrique modéré + enherbement total (rang et inter-rang). La photo aérienne a été prise au mois de mars 2014.

donc été mis en place (figure 2.1) : (i) un traitement témoin bien irrigué, appelé C (« Control »), au sol intégralement bâché (rang et inter-rang), (ii) un traitement à déficit hydrique modéré, appelé RDI (« Regulated Deficit Irrigation »), au sol intégralement bâché (rang et inter-rang), et (iii) un traitement à déficit hydrique modéré et enherbé avec un mélange d'herbacées et de légumineuses (60% *Festuca rubra* + 30% *Festuca ovina* + 6% *Trifolium subterraneum* + 4% *Trifolium repens*) sur le rang et l'inter-rang, appelé RDI + G (« Regulated Deficit Irrigation + Grass »). Ce mélange a été constitué en choisissant des espèces à enracinement superficiel afin de ne pas concurrencer le pêcher sur une profondeur importante et possédant des traits racinaires (densité racinaire forte) lui permettant de remporter la compétition par rapport à l'arbre dans les horizons superficiels. Chaque parcelle élémentaire comprenait 35 arbres à la plantation et a été séparée des autres par une rangée d'arbres de bordures exclus des mesures. La bâche utilisée dans les traitements C et RDI était une bâche tissée de $130\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ laissant passer l'eau de pluie et ayant pour fonction d'empêcher le développement d'adventices. Sa couleur verte a été choisie afin d'avoir un albédo similaire à celui de l'enherbement du traitement RDI + G. Les traitements ont été définis selon des niveaux de déficit hydrique, contrôlés par des apports d'irrigation différentiels entre traitements et basés sur les variations de l'état hydrique du sol. **L'irrigation était ainsi déclenchée de manière à maintenir le potentiel hydrique à 40cm de profondeur dans deux fenêtres objectif: (i) entre -0.01 et -0.02 MPa dans le traitement témoin (C) et (ii) entre -0.04 et -0.06 MPa dans les deux autres traitements (RDI et RDI + G).** Ces deux fenêtres de tension de l'eau du sol ont été définies afin que le traitement témoin soit à la capacité au champ et que l'approvisionnement en eau ne soit donc pas déficitaire, au contraire des traitements RDI et RDI + G pour lesquels la situation correspond à un déficit hydrique modéré (Wery, 2005) estimé suffisant pour diminuer la croissance des parties aériennes sans diminuer la photosynthèse nette (Pellegrino *et al.*, 2006). Les traitements devaient être mis en place au même moment pour tous les traitements, au moment où la surface foliaire des arbres était bien établie, soit à la mi-avril. Mais cela ne fut pas possible en 2014 et le traitement RDI fut mis en place un mois plus tard que le traitement RDI + G. La raison à cela est que le potentiel hydrique du sol du traitement RDI ne chutait pas malgré l'arrêt de l'irrigation, à cause de la bâche qui empêchait l'évaporation de l'eau du sol. Une fois cette observation faite, la bâche fut enlevée le temps que le potentiel hydrique atteigne la fenêtre objectif puis remise en place. Par conséquent, les traitements ont démarré en 2014 le 16/06/2014 et le 09/05/2014, soit 104 et 63 jours après le

débourrement dans les traitements RDI et RDI + G respectivement. En 2015, les traitements ont démarré le 01/07/2015, soit 77 jours après débourrement pour les deux traitements (RDI et RDI + G). Les traitements ont démarré plus tard en 2015 suite au constat fait à la fin de la première saison de croissance que la taille des arbres du traitement RDI + G avait été trop réduite par le déficit hydrique trop précoce. En 2015 le déficit hydrique a donc démarré alors que l'essentiel de la surface foliaire des arbres avait été mise en place. La figure 2.2 représente les dates de débuts de déficit hydrique pour chaque traitement les deux années. Grâce à ses traitements, nous serons en mesure de tester les hypothèses H1 à H3 en comparant les traitements entre eux. Ainsi, les hypothèses H1 et H2 seront testées en comparant les valeurs des processus au sein de l'arbre et la croissance racinaire entre les traitements C et RDI et l'hypothèse H3 sera testée en comparant la distribution racinaire entre les traitements RDI et RDI + G.

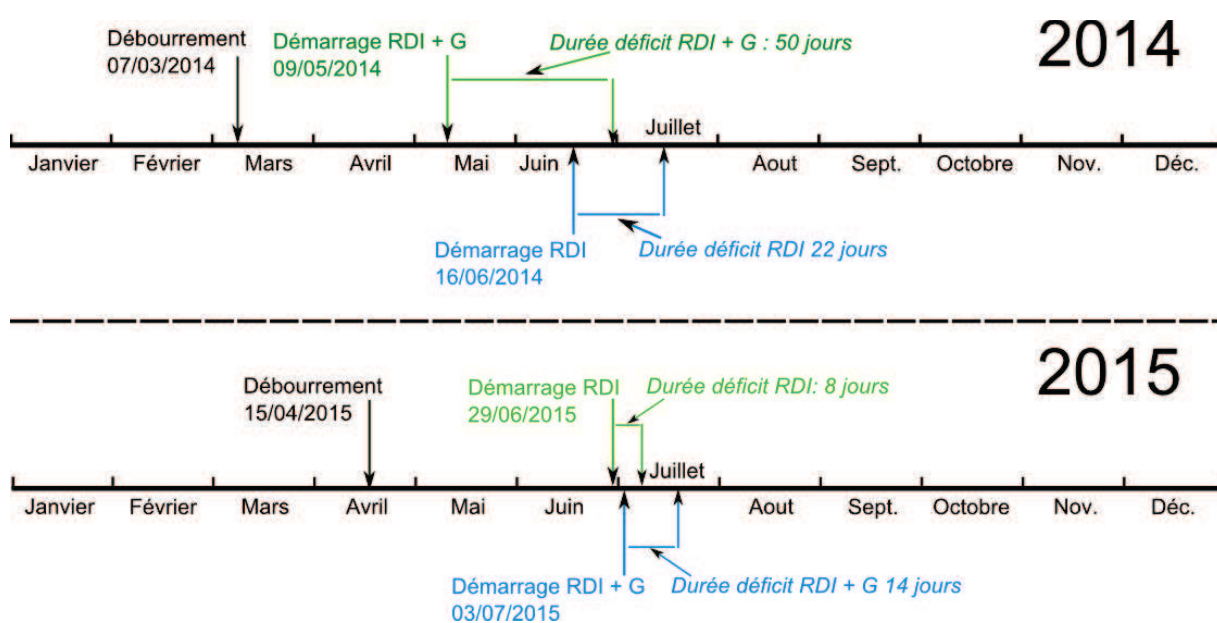


Figure 2.2: Positionnement du débourrement et du démarrage des traitements RDI et RDI + G les deux années de l'expérimentation.

3 Conduite du verger expérimental

Les arbres ont été conduits en suivant les itinéraires techniques recommandés pour les jeunes vergers de pêcher dans la région, en collaboration avec la Serfel de Nîmes, associée au comité de pilotage de la thèse. Après plantation, les arbres ont été taillés à 0.5-0.6 m au-dessus du sol et entre trois et cinq charpentières taillées au-dessus du troisième bourgeon ont été conservées. En 2015, c.-à-d. en deuxième feuille, les arbres ont été taillés en gobelet.

La fertilisation azotée a été raisonnée de manière à ce que l'azote ne puisse pas devenir un facteur limitant et influencer sur les résultats. Ainsi, en 2014 l'apport d'azote après débourrement a été fait selon les préconisations de la Serfel, basées sur les analyses de sol effectuées avant la plantation. Un suivi à l'analyseur de chlorophylle (SPAD, Minolta)(données non présentées) de la teneur en azote des feuilles a ensuite révélé un début de déficit azoté pour les arbres du traitement enherbé (RDI + G) et un deuxième apport a été effectué dans ce traitement en 2014. En 2015, le premier apport après débourrement a été effectué suivant les recommandations de la Serfel pour un verger en deuxième feuille. Le suivi à l'analyseur de chlorophylle ayant révélé un début de déficit azoté pour les arbres du traitement enherbé (RDI + G), un deuxième apport a également été effectué dans ce traitement en 2015, ce qui a permis de corriger le problème. **Les apports de fertilisants et les protections phytosanitaires apportées sont résumés dans le tableau 2.4.** Un foyer de cloque s'est étendu en 2015 dans une partie du verger, la seule solution étant la défoliation manuelle. Les arbres défoliés ont été par la suite exclus des mesures et des excavations racinaires. Chaque année les fleurs des pêchers ont été enlevées manuellement afin de conserver un fonctionnement de l'arbre à deux puits (végétatif aérien et végétatif souterrain) en enlevant le puits reproducteurs (fruits). Une irrigation massive de 117 mm a été apportée le 28/04/2014 afin de simuler une recharge hivernale du profil et remplir les horizons de sol à la capacité au champ jusqu'à 90 cm de profondeur.

Tableau 2.1: Synthèse des apports de fertilisants et de produits phytosanitaires pour l'année 2014. Sauf mention contraire, les apports concernent l'ensemble des arbres du verger tous traitements confondus.

Date	Produits	dose	Commentaires
<i>Fertilisation</i>			
22/04/2014	Ammonitrate (33% N)	4 kg.ha ⁻¹	Apport raisonné sur la base d'analyse de sols et des besoins estimés des arbres
28/05/2014	Ammonitrate (33% N)	4 kg.ha ⁻¹	Deuxième apport sur le traitement RDI + G pour compenser les prélèvements par
<i>Protection phytosanitaire</i>			
28/04/2014	Affirm	800 g.ha ⁻¹	Lutte contre la tordeuse orientale
02/06/2014	Teppeki	56 g. ha ⁻¹	Lutte contre les pucerons verts
21/04/2014	Affirm	800 g. ha ⁻¹	Lutte contre la tordeuse orientale
12/09/2014	Calypso	100 g. ha ⁻¹	Lutte contre les cicadelles
12/09/2014	Nimrod	240 g. ha ⁻¹	Lutte contre l'oïdium

Tableau 2.2: Synthèse des apports de fertilisants et de produits phytosanitaires pour l'année 2015. Sauf mention contraire, les apports concernent l'ensemble des arbres du verger tous traitements confondus.

Date	Produits	dose	Commentaires
<i>Fertilisation</i>			
23/04/2015	Ammonitrate (33% N)	5 kg.ha ⁻¹	Apport raisonné sur la base d'analyse de sols et des besoins estimés des arbres
29/06/2015	Ammonitrate (33% N)	5 kg.ha ⁻¹	Deuxième apport sur le traitement RDI + G pour compenser les prélèvements par
<i>Protection phytosanitaire</i>			
10/04/2015	Sigma	1.8 kg.ha ⁻¹	Lutte contre la cloque
22/04/2015	Sythane new	0.325 L.100L ⁻¹	Lutte contre l'oïdium
23/02/2015	Funguran	1 kg.100L ⁻¹	Lutte contre le mildiou
22/04/2015	Teppeki	56 g. ha ⁻¹	Lutte contre les pucerons verts
22/04/2015	Cythrothiol	7.5 kg.ha ⁻¹	Lutte contre l'oïdium
30/04/2015	Affirm	800 g. ha ⁻¹	Lutte contre la tordeuse orientale
13/05/2015	Affirm	800 g. ha ⁻¹	Lutte contre la tordeuse orientale

4 Variables mesurées

Les variables mesurées et simulées sont présentées dans les matériel et méthodes des chapitre 3, 4 et 5, aussi ne sont-elles ici que présentées de manière succincte, avec cependant des informations complémentaires sur chacune des variables et les appareils de mesures. Parmi les méthodes et appareils de mesures utilisés dans cette étude, deux méthodes nécessitent justification (la méthode pour le pilotage de l'irrigation et la méthode pour l'observation et le prélèvement des racines) les autres méthodes étant des méthodes classiques et éprouvées. Aussi seuls les choix pour le pilotage de l'irrigation et l'observation des racines sont justifiés.

4.1 Les données météorologiques

Les données météorologiques journalières (pluie et ET₀ Penman calculée) ont été collectées auprès d'une station météo située sur la station expérimentale à 300 m du verger et faisant partie du réseau INRA Climatik, ce qui permet la collecte des données directement sur le site internet de l'application (https://intranet.inra.fr/climatik_v2).

4.2 Choix de la méthode de pilotage de l'irrigation et état hydrique du sol

Piloter l'irrigation nécessite de déterminer la quantité d'eau à apporter à la plante pour remplacer tout ou une partie de l'eau prélevée par sa transpiration, ainsi que le

moment auquel il faut l'apporter et ce à pas de temps journalier. Trois grandes approches sont utilisées, selon que l'on se base sur la demande climatique (évapotranspiration ou ET_0), les réactions de la plante au stress hydrique (réponse au déficit hydrique) ou les variations de l'état hydrique du sol dans la zone racinaire (déficit hydrique perçu par la plante).

La première approche consiste à calculer l' ET_0 à partir des données météorologiques de la journée et à calculer l'évapotranspiration réelle à l'échelle du verger, le plus souvent en appliquant un coefficient cultural (K_c) qui permet de passer de l'évapotranspiration d'un couvert de fétuque de référence, c.-à-d. l' ET_0 à celle de la plante considérée à laquelle s'ajoute ou pas l'évaporation du sol selon le mode de calcul du coefficient (Allen et al., 2006). Cette méthode a l'avantage d'être facile et peu coûteuse, sous réserve d'avoir accès à des données météorologiques locales permettant le calcul de l' ET_0 . Le principal défaut de cette méthode est que la précision de l'estimation de l'eau évapotranspirée est entièrement dépendante de la précision du K_c , qui pour de nombreuses espèces fruitières a été déterminé sur une seule variété et sur des arbres adultes (Goldhamer and Fereres, 2004) et qui inclut aussi l'évaporation du sol et qui peut dépendre du mode de plantation et de taille du verger. L'utilisation de cette méthode nécessiterait donc en toute rigueur de déterminer au préalable le K_c pour la variété considérée et la densité et mode de taille des arbres et ce pour les stades jeunes de l'arbre. Cette méthode ne semblait donc pas adaptée au pilotage de l'irrigation de jeunes pêchers après plantation notamment pour piloter un stress modéré.

Les méthodes basées sur les réponses de la plante au déficit hydrique consistent à mesurer soit l'état hydrique de certains tissus (p. ex. le potentiel hydrique de la feuille), soit les réponses physiologiques de certains processus connus pour répondre de manière significative au déficit hydrique (p. ex. la croissance du tronc, la conductance stomatique, etc.) (Jones, 2004). Le principal avantage de ces méthodes est qu'elles permettent de prendre en compte le fait que de nombreuses caractéristiques de la physiologie de la plante répondent directement aux variations de l'état hydrique des tissus plutôt qu'aux variations de l'humidité du sol (Jones, 2004). Le seuil de la réponse à partir duquel déclencher l'irrigation doit donc être déterminé en fonction de chaque processus, puisque la sensibilité au déficit hydrique est différente selon les processus, ce qui aurait pu correspondre à nos objectifs. Cependant, même si ces méthodes donnent avec précision une indication sur le moment auquel il convient de déclencher l'irrigation, elles n'apportent en revanche pas

d'indications sur la quantité à apporter ce qui est essentiel si on veut gérer un niveau modéré de déficit hydrique du sol.

Les méthodes qui se basent sur l'état hydrique du sol perçu par la plante (Wery, 2005) consistent à mesurer les variations de l'état hydrique du sol dans la zone racinaire grâce à des sondes tensiométriques ou capacitatives installées dans le sol à la profondeur choisie (Hanson et al., 2000; Merot et al., 2008a). Ces méthodes ont l'avantage d'être fiables et peu onéreuses et d'informer à la fois sur le moment auquel déclencher l'irrigation et la quantité d'eau à apporter. Les tensiomètres à eau utilisés dans cette étude sont bien adaptés à la mesure de potentiels hydriques du sol proches de la capacité au champ et donc au pilotage de stress modérés du moins dans des dispositifs expérimentaux. Leur désavantage principal est de ne pas permettre des mesures à des valeurs de potentiel hydrique dépassant les 0.1 MPa, qui sont au-delà des niveaux de stress modérés recherchés mais cela empêche le calcul d'un potentiel hydrique moyen du sol lorsque certains horizons sont trop secs. Cela implique aussi pour ces horizons des relevés manuels quotidiens. Il faut enfin pouvoir pour chaque espèce identifier les seuils de potentiel hydrique du sol dans la zone racinaire à partir desquels la plante perçoit un stress susceptible d'affecter les processus les plus sensibles tels que l'émission des ramifications (Belaygue et al., 1996) mais pour lesquels on dispose de résultats expérimentaux sur différentes espèces (Wery, 2005).

Le potentiel hydrique du sol a donc été suivi dans chaque parcelle élémentaire à l'aide de trois batteries de tensiomètres à eau (SM 2000, SDEC France) comprenant chacune 4 tensiomètres à 4 profondeurs (20, 40, 60 et 80 cm) positionnées à trois distances de l'arbre perpendiculairement au rang (figure 2.3) en partant de la zone racinaire et en direction de l'inter-rang, soit à 0.15 m (zone racinaire), 0.75 m (quart de l'inter-rang) et 1.5 m (milieu de l'inter-rang) de l'arbre. Les relevés manuels des potentiels hydriques ont été effectués tous les 2 à 3 jours en 2014 et tous les jours en 2015. L'humidité volumique du sol a été suivie dans chaque parcelle élémentaire à l'aide de mesures effectuées avec une sonde neutronique (CPN, modèle: 503 DR) tous les mois en 2014 et tous les 15 jours en 2015. Des tubes d'accès pour la sonde ont été installés à deux distances de l'arbre (figure 2.3) : un sur le rang à 0.75 m de l'arbre, soit au milieu de l'intervalle entre deux arbres et un au milieu de l'inter-rang sur la même droite perpendiculaire au rang que le tube positionné sur le rang. Les tubes d'accès mesuraient 3m de long au moment de la pose, mais à cause de la présence de galets à certains endroits du verger, les trous ne purent pas être tous forés

jusqu'à cette profondeur et 3 tubes sur le rang et 4 tubes sur l'inter-rang ne dépassent pas 1 m et 1.4 m de profondeur respectivement. La sonde neutronique a été calibrée à l'aide de prélèvements d'humidité pondérale effectués lors de la pose des tubes et une estimation de la densité apparente du sol effectuée avec une sonde gamma (CPN, modèle: 501 DR) au début de l'expérience.

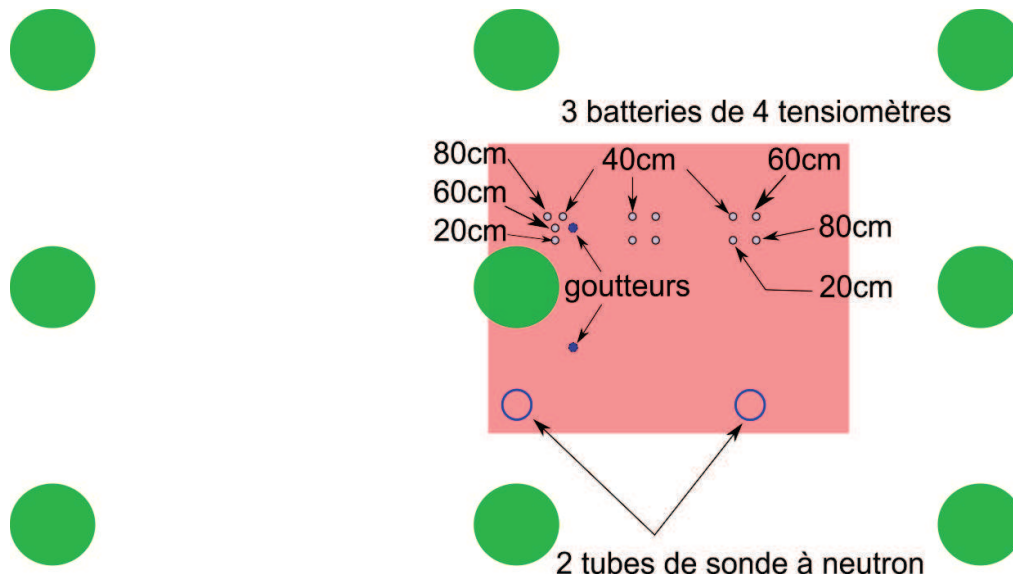


Figure 2.3: Détail de la disposition et de la profondeur des tensiomètres et des tubes d'accès pour la sonde neutronique au sein des placettes de mesure. Les cercles verts pleins représentent les arbres.

4.3 Déficit hydrique du sol perçu par la plante

Afin de vérifier que la conduite des traitements par irrigation déficitaire engendrait bien un stress hydrique ressenti par la plante, deux mesures de potentiel foliaire de base ont été effectuées chaque année à l'aide d'une chambre à pression de sève "Scholander" (Soilmoisture Equipment Corp.), une pendant la mise en place des traitements et une après arrêt de l'irrigation en 2014, et une avant et une pendant la mise en place des traitements en 2015. Les résultats sont présentés dans l'annexe A (figure A).

4.4 Période de déficit hydrique

La période de déficit hydrique subi par les arbres a été définie sur la base de régressions entre les variables de croissance des parties aériennes et le temps thermique (cf. chapitre 3)

comme étant la période allant du début du déficit hydrique (mise en place des traitements) à la fin de la période de croissance active pour chaque parcelle élémentaire ou pour chaque traitement selon les types d'analyses. De cette manière, une réduction de croissance ne peut être attribuée qu'à l'effet du traitement et non pas à l'arrêt naturel de la croissance en fin d'été (phénologie de l'année). Le calcul de ces indicateurs de croissance a ensuite été effectué sur cette période de déficit hydrique.

4.5 Croissance des parties aériennes

La dynamique de croissance des parties aériennes a été suivie à partir de l'évolution de cinq variables: la longueur des rameaux, la longueur des ramifications secondaires, le nombre de feuilles portées par les rameaux, le nombre de feuilles portées par les ramifications secondaires et le nombre de ramifications secondaires par rameaux à raison de trois rameaux par arbre, deux ramifications secondaires par rameau et 10 arbres par parcelle élémentaire, comme montré sur la figure 2.4. Les mesures de ces variables ont été effectuées tous les 15 jours les deux années après le débourrement à partir du moment où les ramifications secondaires étaient suffisamment grandes pour être mesurées manuellement (quelques centimètres).

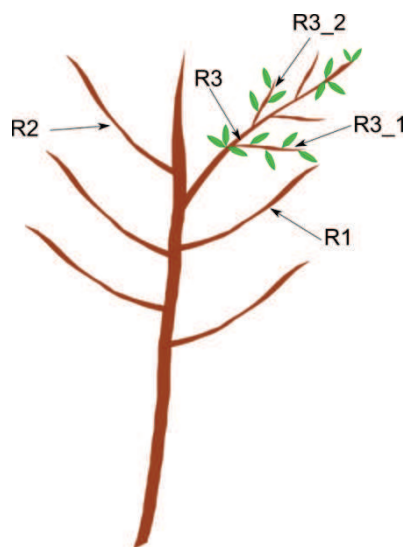


Figure 2.4: Description des trois rameaux primaires et des deux ramifications secondaires par rameau suivis chaque année pour les mesures de croissance. Seules les ramifications secondaires du rameau 1 ont été dessinées.

4.6 Photosynthèse nette

En 2014, trois mesures de la photosynthèse nette ont été effectuées à l'aide d'un analyseur d'échanges gazeux (LI 6200, LI-COR) en juin, juillet et août, le même jour que les

mesures d'humidité du sol à la sonde à neutrons. En 2015, les mesures ont été effectuées tous les 15 jours de début mai à fin juillet. Seules les mesures faites pendant la période de déficit hydrique ont été sélectionnées pour faire partie de l'analyse, soit une seule valeur en 2014 et sept en 2015.

4.7 Choix de la méthode d'observation des racines et variables décrivant le système racinaire

Déterminer avec précision la distribution dans l'espace des racines d'un arbre nécessite de recourir à la méthode la plus appropriée. En effet, toutes les différentes méthodes d'observation racinaire ne permettent pas d'accéder aux mêmes indicateurs de développement du système racinaire, ce qui nous a conduits à en utiliser plusieurs dans cette thèse. On peut classer ces méthodes en deux catégories : les méthodes non-invasives et les méthodes invasives. Ces méthodes opérationnelles et couramment utilisées sont brièvement comparées ci-dessous; les méthodes en développement et encore expérimentales sont discutées dans le chapitre 6.

Dans la première catégorie (méthodes non invasives), on trouve les méthodes qui consistent à observer les racines soit derrière une vitre insérée dans une fosse (les rhizotrons) soit à partir d'une image prise par un scanner inséré dans un tube enfoncé dans le sol (les mini-rhizotrons) (Danjon and Reubens, 2007). Ces méthodes permettent essentiellement de suivre la dynamique de croissance des racines, mais uniquement des racines fines, et ne permettent pas d'accéder aux variables intégratives telles que la distribution de la biomasse et/ou de la longueur par horizon ni de connaître avec précision la profondeur maximale des racines. De plus, les mini-rhizotrons sont des appareils très onéreux (Taylor et al., 1990).

Dans la deuxième catégorie (méthodes invasives), on trouve trois types de méthodes: (i) les méthodes basées sur l'échantillonnage à partir de la surface du sol (le carottage), (ii) les méthodes basées sur l'ouverture de fosses et le relevé des impacts racinaires sur ces fosses et/ou de prélèvements de cubes de sol contenant les racines et (iii) les méthodes basées sur l'excavation totale des systèmes racinaires (Maeght et al., 2013). Le carottage a l'avantage d'être rapide et de diminuer la quantité de travail pour le traitement des données sous réserve d'avoir un plan d'échantillonnage performant. Son principal défaut est en effet d'être mal adapté à des systèmes racinaires distribués de manière hétérogène

dans le sol ce qui est la règle pour des arbres jeunes. Par ailleurs cette méthode ne permet pas de déterminer avec précision la profondeur maximale d'enracinement qui était un de nos indicateurs essentiels. Les cartes d'impacts racinaires ont également l'avantage d'être rapides, une fois la fosse réalisée, mais elles ont les mêmes limites d'échantillonnage que le carottage. Nous les avons cependant utilisées pour avoir une bonne caractérisation dans chaque parcelle de la structure du sol en profondeur. L'excavation racinaire totale, que nous avons privilégiée, a l'avantage de permettre l'accès à la majorité des variables permettant de caractériser les systèmes racinaires (répartition spatiale, longueur, biomasse, profondeur maximale). Son principal défaut est de nécessiter énormément de temps ce qui ne permet pas de conduire beaucoup de répétitions et d'être capable de creuser à une profondeur suffisante pour excaver la totalité du système racinaire.

Le choix des méthodes et l'adaptation de leur protocole ont été effectués après une étude préliminaire conduite dans le cadre de cette thèse en juillet 2014 (Stage de fin d'étude de licence de Génie biologique option agronomie d'Antoine Malivel). Le carottage, les cartes d'impacts, l'excavation totale par voxel de sol avec prélèvement indifférencié des racines et du sol puis séparation hydraulique des racines¹¹ et l'excavation totale par voxel de sol par excavation méticuleuse du sol autour des racines laissées en place avant prélèvement ont été testés. Les conclusions de cette étude ont montré que le déploiement spatial des systèmes racinaires des arbres était trop hétérogène en 2014 à cause du jeune âge des arbres pour utiliser des techniques telles que le carottage ou les profils d'impact. Les excavations racinaires minutieuses par voxel ayant montré l'avantage sur la séparation hydraulique (mise en suspension des racines dans un bidon d'eau à partir de la terre prélevée et récupération des racines au tamis) de permettre l'observation de l'architecture racinaire en place, nous avons donc décidé de faire des excavations totales minutieuses des systèmes racinaires dans leur intégralité en 2014 et sur un quart de l'enracinement de chaque arbre en 2015.

L'intégralité du système racinaire de l'arbre a donc été excavée au sein du polygone de Voronoï (polygone centré sur un arbre et dont les limites sont les demi distances aux 4 arbres voisins) en 2014 sur trois arbres par traitement. En 2015, les arbres avaient atteint

¹¹ Dans cette méthode, un voxel de sol est prélevé à la pelle et le sol contenant les racines est vidé dans un bidon de 100L. De l'eau sous pression est alors utilisée pour séparer la terre des racines qui se retrouvent en suspension dans l'eau et sont récupérées en vidant le bidon au-dessus d'un tamis. L'opération est répétée trois fois par bidon.

une taille trop importante pour permettre l'excavation du système racinaire dans son intégralité. Les excavations ont donc été conduites sur un quart seulement de la surface attribuée au système racinaire de l'arbre (selon la méthode du polygone de Voronoï (Levillain et al., 2011), voir chapitre 4, figure 4.1). Les deux années, les excavations ont été conduites à la fin de l'hiver et par voxel de sol, un voxel étant défini par une distance à l'arbre, une profondeur d'horizon de sol et la largeur du quart du polygone de Voronoï, et la biomasse et la longueur de racines ont été déterminées au sein de chaque voxel, permettant d'arriver à la distribution à la fois horizontale et verticale du système racinaire. Les figures 2.5 et 2.6 montrent les arbres suivis pour la croissance ainsi que la position des excavations racinaires pour les deux années.

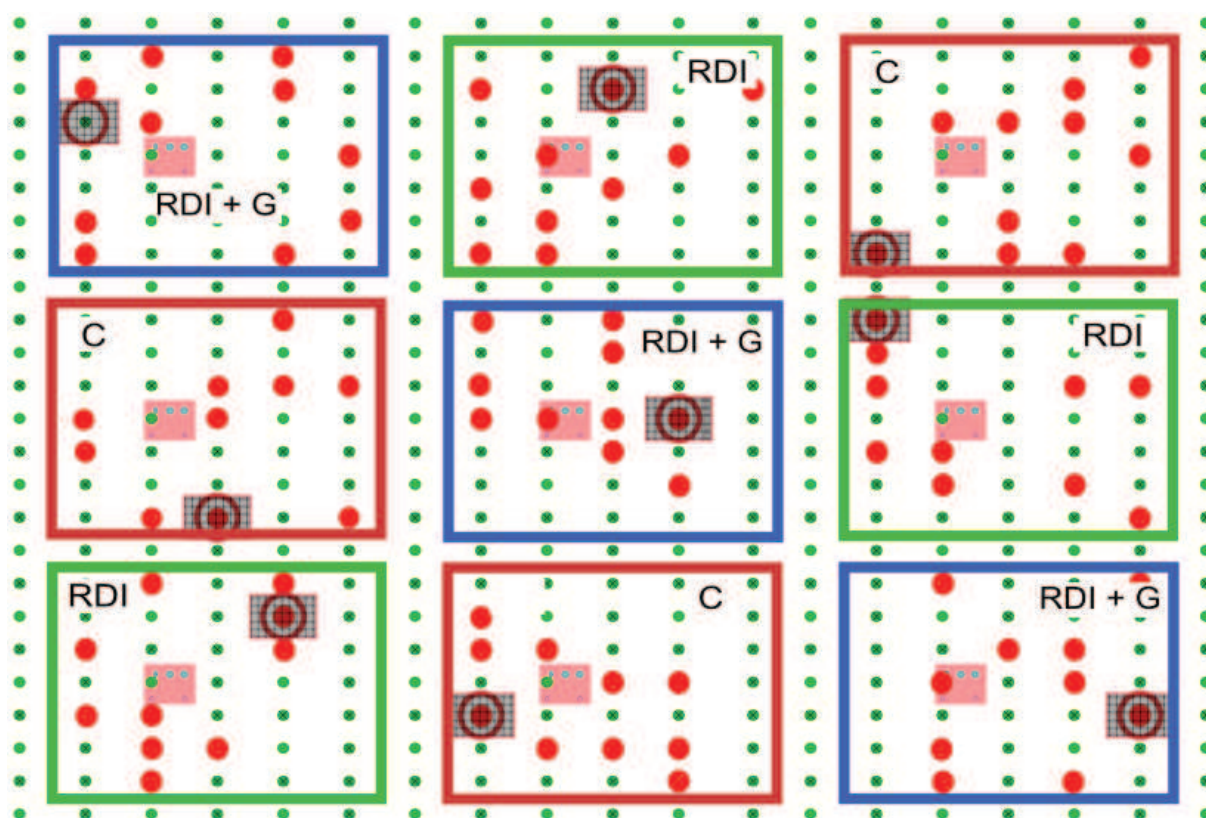


Figure 2.5: Position des 10 arbres par parcelle élémentaire suivis pour les mesures de croissance (disques rouges) et des arbres excavés (cercles rouges) et de la surface de l'excavation (rectangles grisés) en 2014. Les rectangles roses indiquent la position des placettes contenant les dispositifs de mesure d'humidité du sol détaillés sur la figure 2.3. Les points verts sont les arbres, les encadrés rouge, bleu et vert correspondent respectivement aux traitements C, RDI et RDI+G.

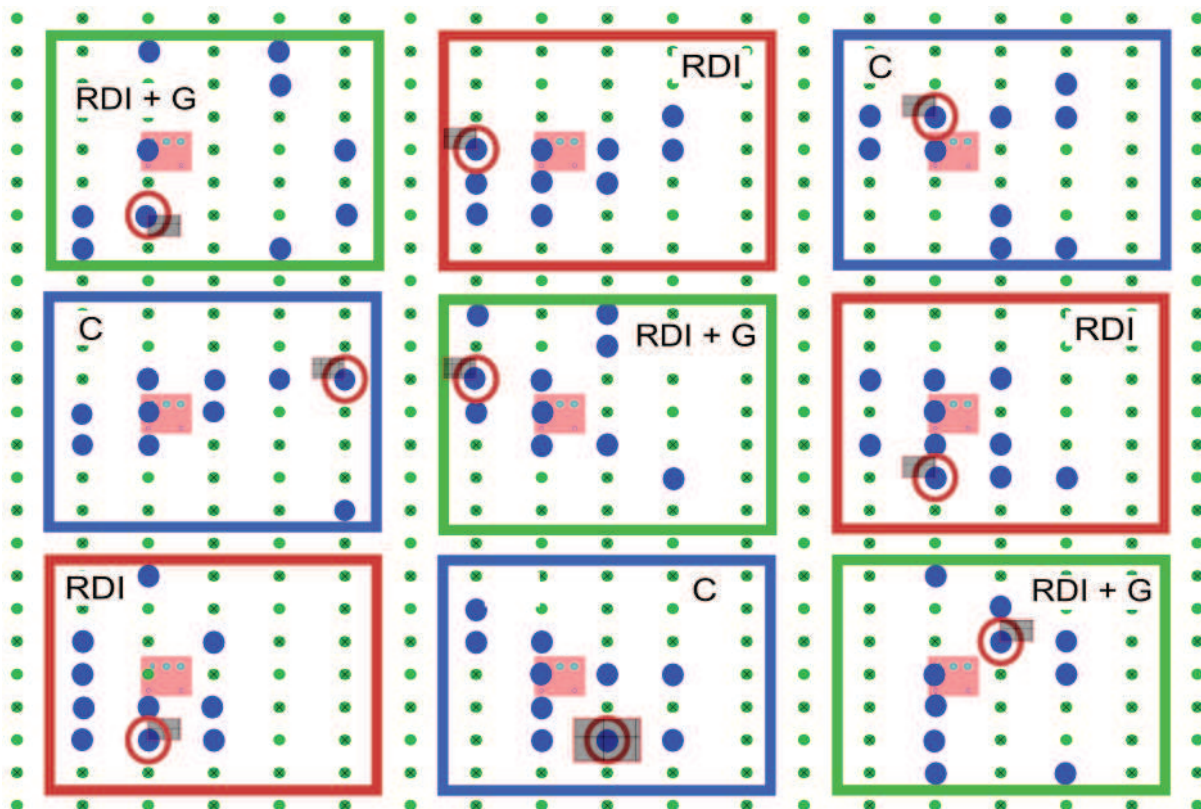


Figure 2.6: Position des 10 arbres par parcelle élémentaire suivis pour les mesures de croissance (cercles pleins rouges) et des arbres excavés (cercles rouges) et de la surface de l'excavation (rectangles grillagés) en 2015. Les rectangles roses indiquent la position des placettes comprenant les dispositifs de mesure d'humidité du sol détaillés sur la figure 2.3. Les points verts sont les arbres, les encadrés rouge, bleu et vert correspondent respectivement aux traitements C, RDI et RDI +G.

4.8 Variables simulées et présentation du modèle de bilan hydrique Bis_Wat

Le modèle Bis_Wat (Bertrand et al., 2015) est un modèle de bilan hydrique en 2 dimensions adapté aux systèmes plurispécifiques composés de deux espèces en rang, qui permet de simuler à pas de temps journalier le déficit hydrique du sol perçu par chacune des deux espèces et les termes du bilan hydrique (évaporation de l'eau du sol, transpiration de chaque espèce et les termes du bilan hydrique (évaporation de l'eau du sol, transpiration de chaque espèce, ruissellement et percolation). Il simule la scène représentée sur la figure 2.7 correspondant au motif en deux dimensions délimité en largeur par la distance de l'arbre au milieu de l'inter-rang et en profondeur par le nombre de couches de sols choisies par l'utilisateur. Le sol est donc échantillonné en couches mais également en colonnes, ce qui permet de modéliser un apport local d'irrigation tel que le goutte à goutte pour correspondre à la réalité. Le modèle est construit de manière à donner un sens biologique et/ou physique à chacun des paramètres et afin de pouvoir utiliser non seulement des mesures mais aussi l'expertise sur les espèces et les sols. Il utilise par ailleurs des concepts intégrateurs visant à simplifier la représentation du système et donc son paramétrage : (i) la

courbe d'interception du rayonnement de chaque espèce est utilisée pour estimer l'ETo au niveau de chacune ; (ii) la perception du stress hydrique est estimée à partir d'un calcul de la FTSW de chaque espèce, même quand elles partagent les mêmes horizons de sols ; (iii) la dynamique du front racinaire de chaque espèce en profondeur et en largeur est estimée en fonction du temps thermique (Bertrand et al., 2015). Un exemple des valeurs des paramètres et de leur justification est donné en annexe B.

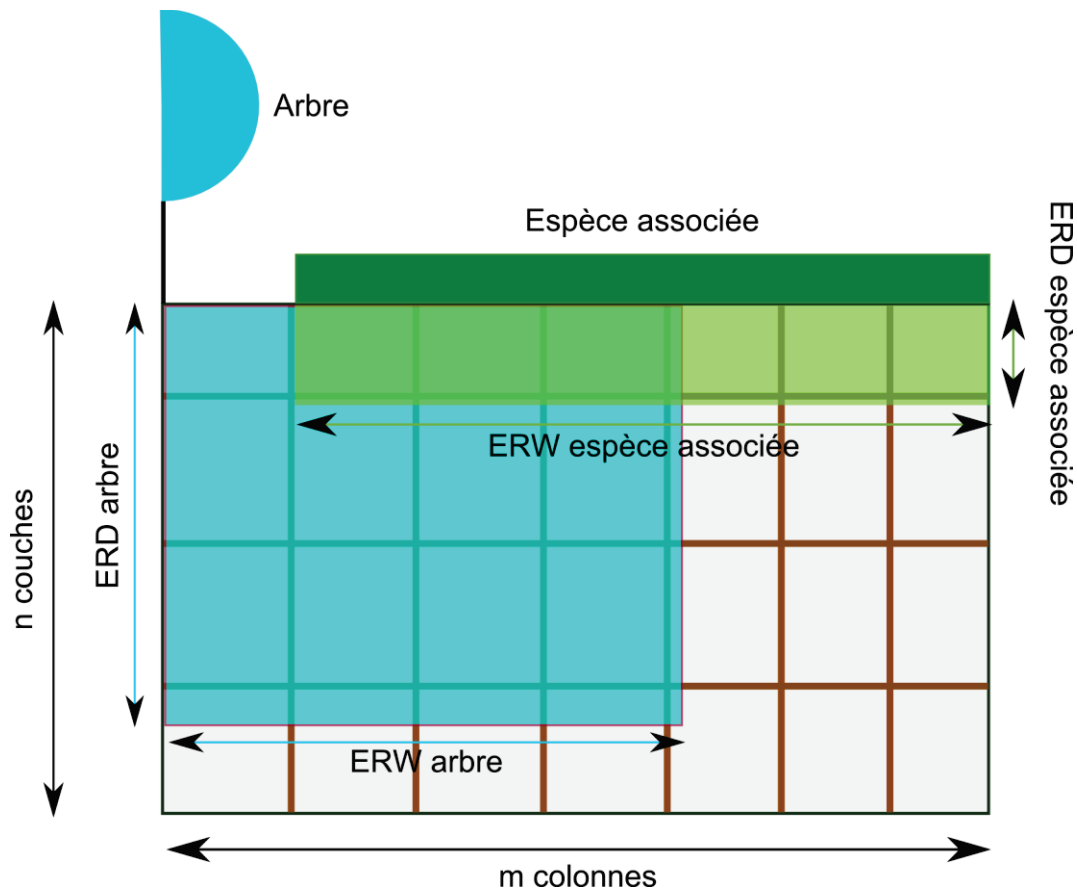


Figure 2.7: Scène modélisée par le modèle de bilan hydrique Bis_Wat (du rang de l'arbre au milieu de l'inter-rang) et représentation de la discrétisation du sol en couches et en colonnes choisie par l'utilisateur. Les racines de chaque espèce évoluent avec le temps et colonisent le motif en fonction de la profondeur et la largeur d'enracinement effectives (ERD et ERW).

Chapitre 3 Effet différentiel de l'irrigation déficitaire sur la croissance et la photosynthèse de jeunes pêchers associés à un enherbement intercalaire

Ce chapitre rédigé en anglais correspond à un article publié dans la revue "European Journal of Agronomy", 81, (2016), 106-116 et est résumé en français ci-dessous.

Ce chapitre porte sur l'effet du déficit hydrique et de la compétition avec un enherbement total (c.-à-d. sur toute la surface du verger) sur la croissance des parties aériennes et la photosynthèse de jeunes pêchers les deux premières années après plantation. L'objectif de cette étude est de tester l'hypothèse que le déficit hydrique a un effet différentiel sur les processus au sein de l'arbre (hypothèse H1, cf. chapitre 1) et qu'ainsi un déficit hydrique modéré (potentiel hydrique du sol entre -0.04 et -0.06 MPa) peut diminuer la croissance des parties aériennes sans diminuer la photosynthèse. Remis dans le contexte plus général de la thèse, cela permettrait de réduire la demande des organes puits aériens sans diminuer la fixation de carbone et la création d'assimilats, et permettrait d'augmenter la part d'assimilats allouée aux organes puits souterrains. Pour tester cette hypothèse, un indicateur de sensibilité des différents composants de la croissance des parties aériennes et de la photosynthèse au déficit hydrique a été construit, décrivant le fait que cette sensibilité est la résultante de trois composants: l'intensité du déficit hydrique, sa durée, et le stade phénologique de l'arbre au moment de sa période d'application. La sensibilité ainsi calculée a été comparée entre chaque traitement pour chacun des processus.

Quatre résultats principaux ressortent de cette étude:

- Tous les composants de la croissance aérienne (rameaux, ramifications secondaires, feuilles) sont significativement réduits par un déficit hydrique très modéré, c.-à-d. dès que le sol n'est plus à la capacité au champ, à condition que le déficit hydrique soit suffisamment long et appliqué à un stade antérieur à la mise en place finale de la surface foliaire (ce qui correspond à la conduite du système en 2014).

Cela suggère qu'un arbre en conditions de culture de production ne réalise son potentiel de croissance que lorsque le sol est en permanence à la capacité au champ. Il faut cependant remarquer que cette vigueur maximale n'est pas nécessairement ce que recherche un agriculteur pour favoriser la qualité des fruits et limiter la sensibilité aux bioagresseurs.

- Les processus de croissance et la photosynthèse n'ont pas la même sensibilité au déficit hydrique, la croissance des ramifications secondaires étant le processus le plus sensible et la photosynthèse le moins sensible. Malgré tout, la photosynthèse a été réduite par le déficit hydrique appliqué pendant 2 mois en 2014.

Ce déficit hydrique ayant été piloté afin d'être le plus modéré possible, c'est-à-dire qu'un déficit hydrique moins intense aurait été impossible à obtenir en conditions au champ, cela suggère qu'il semble impossible de réduire la vigueur de l'arbre sans réduire la photosynthèse. Cela n'empêche cependant pas d'avoir recours à l'irrigation déficitaire basée sur un stress modéré car même si la photosynthèse est réduite elle le sera toujours moins que les processus de croissance des parties aériennes et de transpiration.

- La combinaison d'un déficit hydrique modéré et d'un enherbement total ont réduit par quatre la taille des arbres au bout de deux années de croissance. Cette réduction a été plus marquée en 2014 car l'application du déficit hydrique a été faite à un stade précoce de la croissance de l'arbre. Cet effet est de plus cumulatif, la réduction de taille de la première année se répercutant sur la croissance de l'année suivante. Cette réduction drastique du compartiment aérien de l'arbre peut s'expliquer par deux mécanismes probablement additifs: (i) la compétition de l'herbe pour l'espace, réduisant le volume racinaire de l'arbre et par répercussion le volume de l'appareil aérien et (ii) la compétition de l'herbe pour l'eau, qui en créant un dessèchement du sol dans les zones où les racines de deux espèces cohabitent et où l'eau du sol prélevée n'est pas remplacée par l'eau d'irrigation (c.-à-d. les zones racinaires en dehors de la zone d'influence des goutteurs), amène probablement le pêcher à générer des signaux racinaires à destination des parties aériennes pour réduire la transpiration par fermeture des stomates. Cette fermeture des stomates entraînant à son tour une diminution voire un arrêt de la photosynthèse, et donc de la production totale de biomasse.

Cela suggère que pour réduire l'impact de la présence de l'enherbement sur la croissance de l'arbre, il faudrait que le déficit hydrique ne démarre qu'une fois que l'arbre ait mis en place

une surface foliaire suffisante pour intercepter suffisamment de rayonnement et développer ses charpentières. Cela suggère également que l'irrigation devrait être apportée sur toute la surface de sol dans lequel poussent les racines, et non pas uniquement sous l'arbre sur le rang. Dans la pratique on peut cependant faire l'hypothèse que cela augmentera la croissance de l'herbe et donc aussi son prélèvement d'azote induisant par la même un stress azoté pour l'arbre.

- La période de croissance active des arbres en déficit hydrique et en compétition avec l'herbe a été de 15 jours supérieure à celle des arbres bien irrigués en 2015.

Cela suggère un possible effet d'acclimatation des arbres au déficit hydrique avec le temps.

Differential effect of regulated deficit irrigation on growth and photosynthesis in young peach trees intercropped with grass

Oswaldo Forey , Aurélie Metay & Jacques Wery

Abstract

The effects of a moderate soil water deficit on several shoot growth variables (1st and 2nd order shoot growth and final leaves number, final height and final number of 2nd order shoots) and on net photosynthesis were studied in young peach trees during the two years following plantation (January 2014). Trees were either fully irrigated (C), subjected to moderate water deficit (RDI) or subjected to moderate water deficit and associated with a grass-legume mixture on the entire orchard floor (RDI +G). Irrigation was scheduled according to soil water potential target ranges in order to keep C trees above -0.02MPa, i.e. at field capacity, and RDI and RDI + G trees between -0.04MPa and -0.06MPa. The level of water deficit obtained was moderate but yet significantly reduced by 50% overall tree growth in 2014 in RDI. This reduction was enhanced when water deficit lasted longer and when it was associated with grass in RDI + G. No reduction in growth variables occurred in RDI in 2015 due to the shorter duration of water deficit. Overall reduction was observed in 2015 in RDI + G mostly due to a carry-over effect of the previous year. Net photosynthesis was reduced by the longer and more intense water deficit in 2014, but was not reduced during the soil water deficit in 2015. An indicator of plant process sensitivity to water deficit, taking into account the variable reduction with regards to the control, the water deficit intensity and its duration was used to classify shoot growth variables and net photosynthesis according to their sensitivity to water deficit. Variables could be classified according to the following order of ascending sensitivity: net photosynthesis < 1st order final leaf number < final tree height < 1st order final shoot length < 2nd order final leaf number < 2nd order final shoot number < 2nd order final shoot length. Applying a moderate water deficit combined with full grass cover drastically reduces overall tree size due to grass competition.

1 Introduction

Fruit production in Mediterranean semiarid context faces three challenges: reduce the use of herbicides, protect soils against erosion, and preserve water resource. To reduce herbicides use and soil erosion, the common practice is to cover the orchard floor with a groundcover intercrop between the tree rows and to keep the tree row strip free of weeds with herbicides (Merwin et al., 2003). To reduce even more herbicides use, the entire orchard floor can be permanently covered with an intercrop grass continuous under the tree, which also has the advantage to reduce soil erosion. Atucha et al. (2011) showed in a long-term experiment in apples that apart from the first five years after plantation such a practice is detrimental neither to tree growth nor to yield, once trees have acclimated to competition. To preserve water resource, Regulated Deficit Irrigation (RDI) has been successfully used in different fruit trees such as pears (Cheng et al., 2012), apples (Zegbe et al., 2007) and peaches (Li et al., 1989). RDI is the application of irrigation below full crop water requirements at selected time (Ferreles and Soriano, 2006). It is a strategy that was first designed to control shoot vigour in high density orchards to increase light penetration and fruit bearing wood, and hence increase fruit production and fruit quality while diminishing water use (Chalmers et al., 1981; Glenn et al., 1996a). By combining RDI with continuous groundcover intercrop one can expect to increase the sustainability of the system by reducing at the same time herbicide and water use while maintaining tree growth and fruit yield.

Two main hypotheses responsible for the success of RDI, i.e. the lack of yield decline with reduced irrigation, have been proposed. The first hypothesis is the desynchronization between shoot and fruit active growth periods observed in many fruit trees, which makes fruit formation less sensitive to water shortage at some developmental stages (Johnson and Handley, 2000). Applying water deficit during one of those stages would thus only reduce shoot growth and not fruit growth, as shown in peach trees (Goodwin and Boland, 2002). The second hypothesis is the higher sensitivity to soil water deficit of expansive growth of the aerial organs relative to photosynthesis (Muller et al., 2011; Wery, 2005). Well established in annual plants such as cotton (Sadras and Milroy, 1996), soybean (Boyer, 1970), maize (Boyer, 1970), or sunflower (Tardieu et al., 1999), it has also been reported in perennial plants such as poplar (Bogeat-Triboulot et al., 2006), olive trees (Moriani and Fereres, 2002) and grapevine (Pellegrino et al., 2006).

It has also been hypothesized that root growth can be favoured over shoot growth by water deficit levels which reduce leaf and stem growth and thus leave more assimilate available for root growth, provided the stress levels is not completely inhibitory to photosynthesis (Bradford and Hsiao, 1982). In freshly planted fruit trees, it is a common practice to remove flowers and hence future fruit carbon sink to favour vegetative growth and favour trees recovery from plantation stress. Applying RDI at this stage and at a level not inhibitory to photosynthesis could therefore favour root growth and assist further post plantation trees establishment.

Yet, RDI as commonly practiced has been shown to decrease net photosynthesis in pears (Behboudian et al., 1994), apple (Mills and Behboudian, 1996), and peach trees (Marsal and Girona, 1997). These results suggest that water deficit levels might exceed the threshold where water stress is inhibitory to photosynthesis. As a matter of fact, scheduling and using the right amount of irrigation is one of the most difficult part in RDI (Capra et al., 2008) and requires the use of suitable and sensitive indicators of the water deficit experienced by the tree. Climatic indicators such as potential evapotranspiration (ET_0) are commonly used to compute the level of water restriction but it requires the knowledge of crop evapotranspiration (ET_c), which brings along the uncertainty associated with the estimation of ET_c of young trees and to orchards with cover crop (Goldhamer and Fereres, 2004). Plant stress indicators are more suitable for irrigation scheduling but they require frequent measurements due to the dynamic nature of plant water status (Goldhamer and Fereres, 2004). Soil water deficit indicators are suitable to determine both the occurrence of a water stress and the amount of water to apply (Wery, 2005) but they can be difficult to use because of the complexity of monitoring the root-zone water status under localized irrigation, and because they require the knowledge of the distribution of roots. Yet, soil water indicators can be early stress detectors (Goldhamer et al. 1999; Remorini and Massai 2003b) and can allow for precise control during vegetative growth (Goodwin and Boland, 2002). Soil water potential in the root zone is an indicator of the soil water deficit experienced by the plant (Wery, 2005) that has been shown to be significantly related to plant indicators such as stem water potential (Intrigliolo and Castel, 2004) and predawn leaf water potential (Ghrab et al., 2013; Lebon et al., 2003; Pellegrino et al., 2004). It can be easily and inexpensively monitored on a daily basis with tensiometric probes at different depth and has been successfully used for irrigation scheduling (Hanson et al., 2000; Lecoeur et al., 1992; Merot et al., 2008b). Soil water potential thresholds to trigger irrigation have

been proposed for different species (Goodwin and Boland, 2002; Lecoœur et al., 1992; Pellegrino et al., 2006; Taylor, 1965) and a range of soil water potentials in which water deficit causes a growth reduction without inhibiting photosynthesis has been proposed by Pellegrino (2003).

To our knowledge no work has been done on the impact of RDI on young fruitless peach trees after plantation. Therefore, the aim of this study is to: (i) test the hypothesis that a moderate water deficit scheduled by monitoring soil water potential can diminish shoot growth without impacting net photosynthesis in young peach trees and (ii) evaluate the usefulness of using RDI on young peach trees with a grass groundcover on the entire orchard floor.

2 Material and methods

2.1 Study site and experimental layout

The experiment was conducted during two years (2014 and 2015) from the time of planting of peach (*Prunus Persica*, L.) trees at the INRA experimental station in Montpellier Southern France (43.610533 N, 3.981312 E). The soil was composed of a clay-loam horizon laying on a stone-pebble horizon. The horizontal soil variability of the orchard was accounted for by the depth at which the stone-pebble horizon was found, i.e. between 45 cm and 70 cm. The peach cultivar was “Summerlady” grafted on “Monctlar” rootstock (*Prunus Persica*, L.). 475 grafted scions were planted in January 2014 in a 2000 m² plot (2375 trees.ha⁻¹), with 1.5 × 3 m spacing and a north-south orientation. Tree density was four times higher than in commercial plantation in order to have a more homogeneous colonization of soil by the roots around the soil water measurement probes. A Latin square design composed of three treatments replicated three times (9 elementary plots) was used : (i) C, a full irrigation control treatment with no intercropping (soil covered with a canvas), (ii) RDI, a deficit irrigation treatment with no intercropping (soil covered with a canvas) and (iii) RDI+G, a deficit irrigation treatment with a groundcover of grass-legume mixture (*Festuca ovina*, L. + *Festuca rubra*, L. + *Trifolium repens*, L. + *Trifolium subterraneum*, L.) continuous on the whole orchard floor (that we will call hereafter “grass”). Each elementary plot held 35 trees and plots were delimited by one adjacent tree row.

Micro-irrigation was applied with four 4l.h⁻¹ drip emitters per tree, two emitters on each side of the tree. Annual rainfall was 725 mm in 2014 and 577 mm in 2015. Meteorological data were collected from an automatic weather station located 300 m from the study site. Trees were managed according to commercial practices for pest control and fertilisation in order to ensure that no other factor than water can limit tree growth. 40g of ammonium nitrate fertilizer (33%) per tree was applied manually under each emitter for all treatments (see below for treatment description) each year at the beginning of the season, in order to avoid nitrogen stress for the trees. A second application was done in treatment RDI+G, in both years to compensate for the cover crop uptake. The canvas (130g.m⁻²) used in C and RDI was used for weed control and was made of a green woven weed barrier allowing rain water to go through. The green colour was aimed to have a similar albedo than in RDI+G. Tree flowers were manually removed in all treatments in both years in order to remove any carbon competition from reproductive sinks.

2.2 Soil water status monitoring and irrigation

Treatments were planned to start when the first leaves of all shoots were fully opened and growing vigorously. As a result of scheduling with soil water potential in each treatment, they started in 2014 104 and 63 days after budburst in RDI and RDI + G respectively, and in 2015 73 and 77 days after budburst in RDI and RDI + G respectively. Water deficit was started later in RDI than in RDI + G in 2014 because of the green canvas which maintained high available soil water content in the root zone by stopping soil evaporation. Water deficit was started later in 2015 in RDI and RDI + G because trees leaf area at the end of the 2014 growing season was considered to have been too strongly reduced by water deficit. It was thus decided to start it in 2015 at the offset of full leaf emergence period, which occurred at the beginning of July 2015 (i.e. around 968 °Cdays). Soil water potential was monitored with tensiometers (SM 2000, SDEC France) at three depth (40, 60 and 80 cm) within the root zone (40 cm apart from the tree trunk) and irrigation was applied according to tensiometers readings (manual readings every 1-3 days), in order to maintain soil water potential at 40cm depth within a target range: between -0.01 and -0.02 MPa in C (no soil water deficit for the plant) and between -0.04 and -0.06 MPa in RDI and RDI+G (moderate soil water deficit) (Wery, 2005). Those two target ranges set the objectives of water status for each treatment, i.e. soil water content at field capacity in C and a soil water deficit in RDI and RDI+G sufficient to limit shoot growth without impacting

net photosynthesis (Pellegrino *et al.*, 2006). The value of soil water potential at 40cm depth at field capacity was estimated as the mean of two soil water potential measurements taken 48 hours after a massive irrigation event and 48 hours after an extreme rainfall event. The 48 hours massive irrigation occurred on 30th of April 2014 and was designed to fill the soil profile up after plantation and before the start of the experiment. Soil water content in the tree row was measured every month and every fortnight in 2014 and 2015 respectively with a neutron probe (CPN, model: 503 DR) every 20cm down to 3m depth, depending of the local soil context (in some elementary plot the soil could not be drilled down to 3m because of pebbles). The neutron probe was parameterized with soil bulk density values measured with a gamma probe (CPN, model: 501 DR) and gravimetric measurements of soil water content at the beginning of the experiment.

2.3 Soil water deficit experienced by the trees

Since water deficit effects on plants are a combination of the phenological stage at application, the extent, and the intensity of the soil water deficit in each treatment: (i) the starting date was defined, for each treatment, as the mean thermal time of the first date at which soil water potential at 40cm depth fell below -0.02 MPa in C and below -0.04 in RDI and RDI+G, (ii) the extent was defined as the mean per treatment of the period duration from the starting date to the end of the first order shoot active growth period and (iii) the intensity was defined as the mean per treatment of soil water potential at 40 cm depth over the soil water deficit period.

2.4 Plant growth measurements

Ten trees whose trunk diameters were closest to the mean of all the tree trunk diameters were selected in each elementary plot. Three first order shoots per tree were then selected in those ten trees to monitor shoot elongation, leaf emergence and second order shoot emergence. On each of those first order shoots, two second order shoot were selected to monitor shoot elongation and leaf emergence. Measurements were carried out every fortnight and started as soon as the second order shoots were growing (60 and 30 days after budburst respectively in 2014 and in 2015).

Regressions on each individual shoot length and number of leaves per shoot over the growth period were performed in order to compute growth indicators, i.e. shoot growth and

leaf emergence rate (= regression slope coefficient), final length and leaf number (= regression y-axis value) and length of the active growth period for shoot length and leaf emergence (= regression x-axis value). The water deficit period was then defined as the period between the start of the water deficit and the end of the active growth period per elementary plot or treatment, depending on the type of analysis. Computations of shoot growth indicators were subsequently conducted over this water deficit period.

Net photosynthesis was measured with a portable Licor 6200 every month in 2014 and every fortnight in 2015 on three leaves per tree and 6 trees per treatment. It was measured on the youngest mature leaves exposed to full sunlight, as in Mills and Behboudian 1996.

2.5 Simulation of daily Soil Water deficit Experienced by a perennial Plant (SWEP)

As shown by Pellegrino et al. (2004), the Soil Water deficit Experienced by a perennial Plant (SWEP) can be characterized with the Fraction of Transpirable Soil Water (FTSW), which can be simulated with a simple water balance model (Lebon et al., 2003), allowing for the reconstruction of the SWEP dynamic at a daily time-step (Pellegrino et al., 2006). This allows for the calculation of SWEP at any time of the year in each experimental treatment. SWEP is thus defined as $SWEP = 1 - FTSW$ and FTSW as the ratio of Available Total Soil Water (ATSW) to Total Transpirable Soil Water (TTSW) in the root zone, such as $FTSW = \frac{ATSW}{TTSW}$ (Ritchie, 1981; Sinclair and Ludlow, 1986). ATSW is the difference between the Soil Water Content on the day of measurement (SWC_d) and the Soil Water Content at the lower limit of soil water extraction capacity for a given plant (SWC_{lower}) and TTSW is the difference between the soil water content at field capacity (SWC_{FC}) and SWC_{lower} . FTSW was simulated with the BIS-Wat model and its parameterization protocol (Bertrand et al., 2015) for each elementary plot. Bis_Wat is designed to simulate with few parameters the water balance in a perennial plant intercropped (or not) with a cover crop. The BIS-Wat model has the advantage of taking into account the evolution with time of the effective rooting depth and width after plantation and the species specific lower limit of soil water extraction capacity (SWC_{lower}) of the two associated species (here peach tree and grass when grown together) (Bertrand et al., 2015).

The quality of the simulations was assessed with the Relative Root Mean Square Error (RRMSE) of the measured soil water content below the tree row compared to the simulated

soil water content in the same zone and soil horizon. The mean of RRMSE per treatment were all lower than 0.11 (not shown).

2.6 Water deficit sensitivity

The sensitivity to soil water deficit of all final growth variables (final shoot length and leaves number for first and second order, final height and final number of second order shoots) was computed as follow:

$$Sensitivity = \frac{Growth\ variable\ reduction}{Water\ stress\ intensity * Water\ deficit\ duration} \quad (\text{no unit})$$

Growth variable reduction is for each growth variable the ratio of the difference between the treatment and the control to the control value. Water stress intensity is the increase in SWEP compared to the control, i.e. the ratio of the difference between SWEP of the treatment and SWEP of the control to SWEP of the treatment. Water deficit duration is the ratio of water deficit period to active growth period.

Net photosynthesis being an instantaneous measurement, its sensitivity was therefore computed as the ratio of photosynthesis reduction to water stress intensity.

2.7 Statistical analysis

Data were analysed using R software (R Development Core Team 2007, version 3.2.3). The differences in soil water status indicators, shoot growth and leaf emergence, and growth indicators between treatments were tested with Kruskal Wallis test (pgirmess R package), since the ANOVA homoscedasticity assumption was violated. Differences in net photosynthesis between treatments were tested using a one-way ANOVA. The probability level used to determine significance was $P < 0.05$. When the ANOVA indicated significant effects, the means were compared with Tukey multiple comparison test.

3 Results

3.1 Characterisation of water deficit dynamic and intensity per treatment

The amount of ET_0 , rain and irrigation per month in each treatment for each year are shown in figure 3.1. Climatic demand (ET_0) was similar in both years, the highest demand being in July (188 and 211mm in 2014 and 2015 respectively), and was not compensated by

rainfall. Total rainfall was higher in 2014 (725mm) than in 2015 (577mm). Early fall storms are characteristic of the local area and account for one third of precipitation in both years. In 2015, spring was wetter than in 2014 due to higher precipitation in April and June. In 2015 the latter application of soil water deficit scheduled with soil water potential led to higher amounts of water applied compared to 2014 (2.8, 3.8 and 1.8 time higher in C, RDI and RDI + G respectively) in relationship with the increase in tree leaf area. Compared to C the RDI trees received 42% and 20% less water in 2014 and 2015 respectively, and RDI + G trees received 24% more and 14% less irrigation water in 2014 and 2015 respectively. In 2014 RDI+G trees received more irrigation water than C trees to compensate for the high water consumption by the intercropped grass.

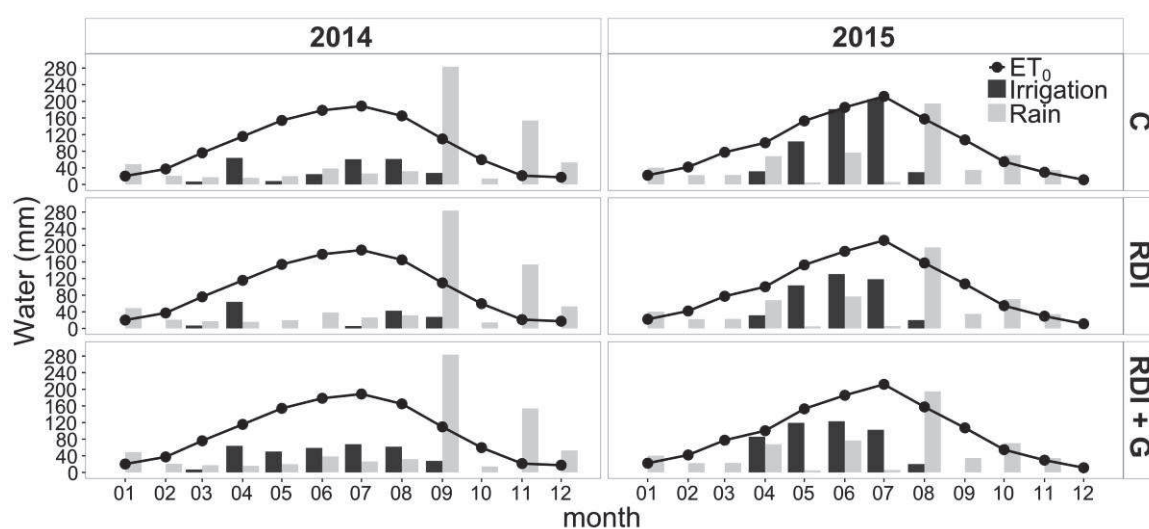


Figure 3.1: Monthly dynamic of Evapotranspiration, irrigation and rain (mm) in each treatment and each year. Budburst was the 07th of March in 2014 and the 14th of April in 2015.

Figure 3.2 shows the evolution of soil water potential within the root zone at three depths for each treatment in both years from budburst to the end of the active growth period. Since in some treatment the active growth period was longer, the period of measurement is different in each treatment and in each year. As shown by the evolution of the average soil water potential at 40 cm depth, in both years our irrigation management allowed to maintain the C trees out of soil water deficit ($-0.02 < \text{soil water potential} < -0.01$) in their main rooting zone (figure 3.2). Despite the presence of intercropped grass in the RDI+G treatment we were also able to maintain trees at the same level of moderate soil water deficit ($-0.06 < \text{SWP} < -0.04$) as those without intercrop and soil evaporation (RDI treatment). Nevertheless, active growth periods durations were different in 2014 and 2015 and

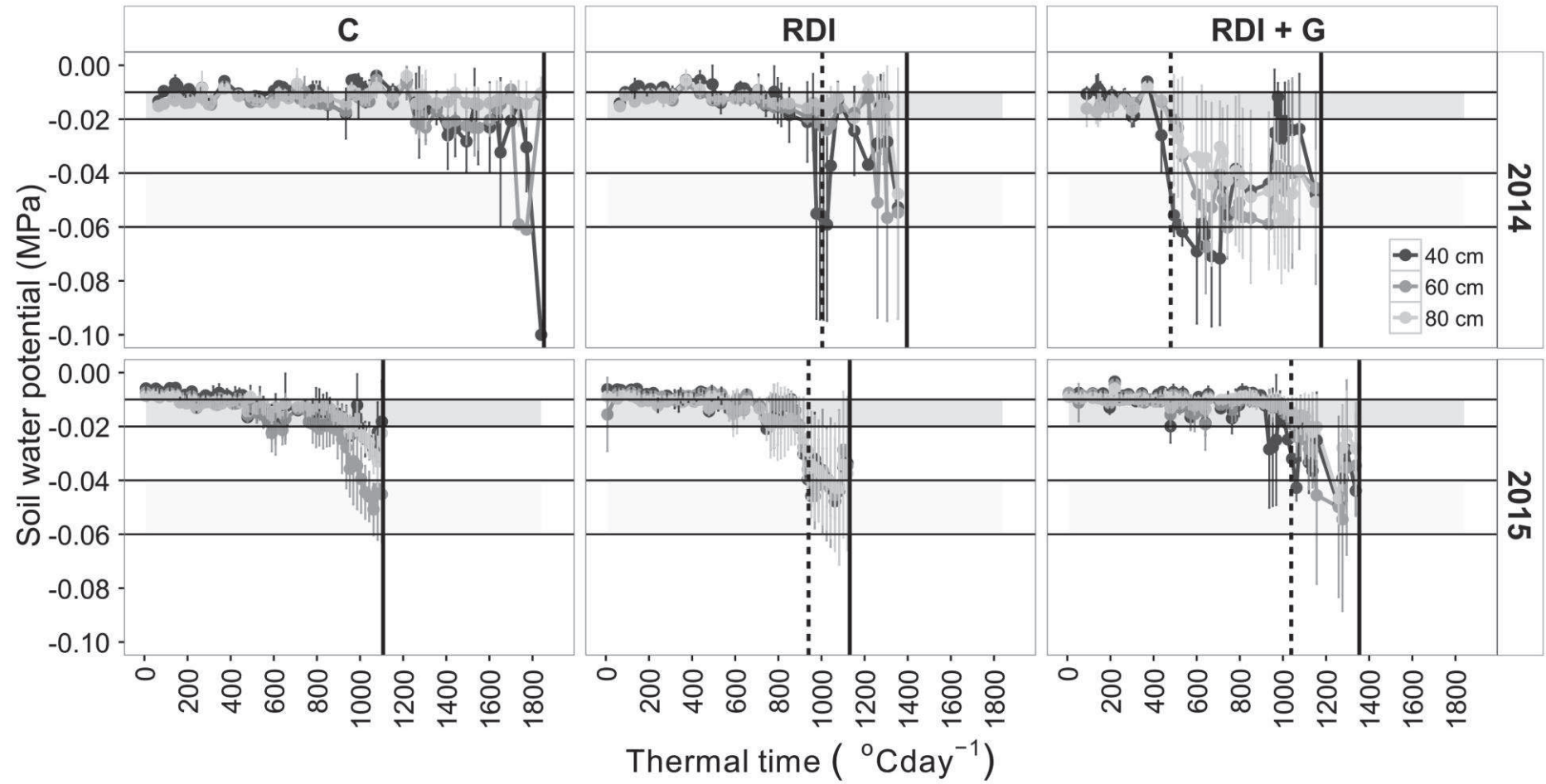


Figure 3.2: Mean soil water potential (MPa) within the root zone, at three soil depths (40, 60 and 80cm) over the first order shoot active growth period in 2014 and 2015, for each treatment. Horizontal lines correspond to soil water potential target ranges (between -0.01 and -0.02 for C and between -0.04 and -0.06 for RDI and RDI+G). Vertical dashed and solid lines indicate beginning and end of the water deficit period respectively. Error bars are standard deviation bars (n=3).

consequently the duration of water deficit in 2014 in RDI and RDI + G were different between the two years. We were also not able to maintain the same duration of this water deficit in 2014 in RDI and RDI + G because water deficit started later in RDI. As a result, RDI remained close to C for a longer period and the water deficit period started at different times in RDI and RDI + G (104 and 63 days after budburst respectively). Soil water potential at 60 and 80 cm followed the same trends as soil water potential at 40cm depth, indicating similar soil water behavior over the three depths of the root prospection zone (figure 3.2). Large error bars show the influence of soil heterogeneity on soil water potential but the pattern of the dynamic in time was consistent across replicates of the same treatment (not shown). In both years, soil water potential in C was close to the value of soil water potential at field capacity, confirming that trees in this treatment did not experience soil water deficit (table 3.1).

Table 3.1: Mean water deficit start date, extent (from water deficit start to end of first order shoot growth period) and intensity (mean of soil water potential at 40cm depth over the water deficit extent) per treatment in 2014 and 2015. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per year (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$).

Year	Treatment	Water deficit start		Water deficit extent		Soil water potential	Water deficit
		(days)	(°Cdays)	(days)	(°Cdays)	(MPa)	
2014	C	-	-	-	-	-0.021±0.02 ^a	None
	RDI	21/06/2014 ±1.5	1007±24 ^a	22±3	398±43 ^a	-0.055±0.04 ^b	Moderate
	RDI+G	10/05/2014 ±2.1	480±25 ^b	50±6	698±106 ^b	-0.048±0.02 ^b	Moderate
2015	C	-	-	-	-	-0.018±0.01 ^a	None
	RDI	29/06/2015±0.3	939±5 ^a	8±3	203±46 ^a	-0.038±0.01 ^b	Above moderate
	RDI+G	03/07/2015±5.4	1025±102 ^a	14±4	332±93 ^b	-0.036±0.01 ^b	Above moderate

In 2014, both RDI and RDI+C treatments experienced a moderate water deficit (table 3.1) as indicated by the mean soil water potential values (-0.055 and -0.048MPa in RDI and RDI + G respectively) in our target range (0.04 to 0.06 MPa). Since water deficit started later in 2015 and since the first active shoot growth stopped earlier in 2015 than in 2014, the water deficit extent was 14 and 36 days shorter in 2015 in RDI and RDI + G respectively. As a result, this deficit was less intense in 2015 than in 2014, resulting in RDI and RDI + G remaining above the soil water potential target range (between -0.04 and -0.06MPa) on average. The soil water deficit in RDI was not significantly different than in RDI + G but lasted 28 days less, which ended in differentiated canopies growth and heights between treatments (figure 3.3).

3.2 Shoot growth and leaf emergence

Figure 3.3 shows that a moderate level of water deficit (soil water potential around -0.05 MPa, table 3.1) significantly reduced global tree growth and even more so when it was applied longer and earlier (figure 3.3, top). In 2014, the water deficit applied from the 21st of June in RDI lasted 22 days. As a result, final shoot length decreased by 28% and 34% for first and second order respectively, and final tree height by 24%. In RDI + G the water deficit applied from the 10th of May lasted 28 days longer and resulted in a 48% and 76% decrease in first and second order final shoot length respectively, and in a 39% decrease in tree height (table 3.2). Second order shoots were more sensitive to water deficit than the first order shoots. In 2014, their growth had stopped 22 days after the onset of water deficit in RDI + G (figure 3.4, top left; table 3.3), while the first order shoots were still growing even if it was at a lower rate. The emission of second order shoot was also reduced by water deficit, resulting in a 25% and 58% reduction in final second order shoot number in RDI and RDI + G respectively in 2014. Final tree height was reduced by 25% and 39% in RDI and RDI + G respectively in 2014. The less intense and shorter soil water deficit in 2015 (table 3.1) was not sufficient to reduce shoot growth in RDI (table 3.2 and 3.3). Nevertheless, RDI+G trees which experienced the same level of water deficit had a reduced growth compared to C and RDI. But water deficit was not the only explanation of the decrease in RDI+G tree growth in 2015, since it was already reduced before the onset of the water deficit (figure 3.3, bottom). This suggests a carryover effect of the water deficit experienced during the preceding growing season (2014). The active growth period was shortened by the water deficit of 2014, by 29 and 39 days in RDI and RDI + G for first order shoots and by 19 and 44 days for second order shoots respectively (table 3.2 and 3.3).

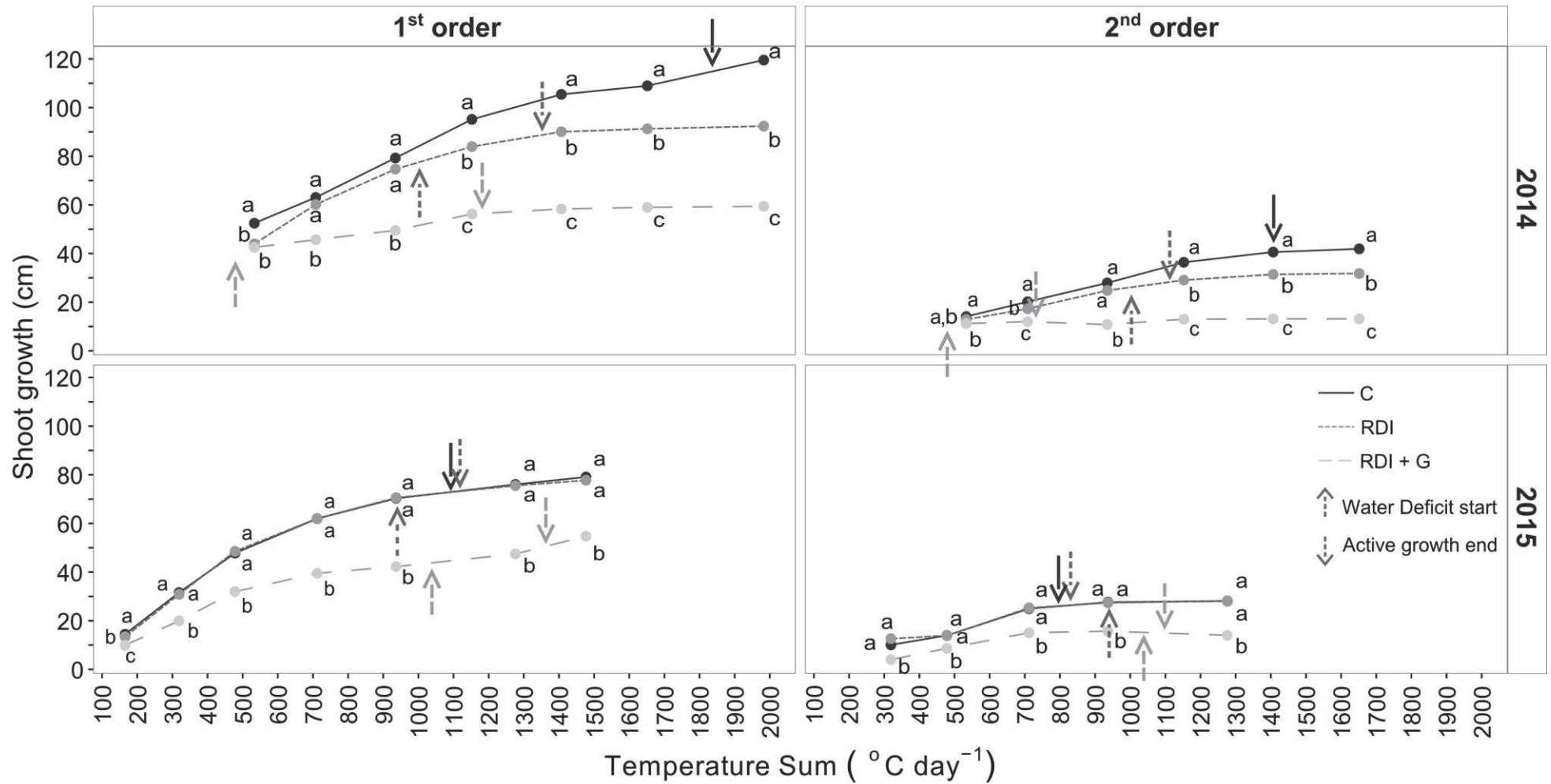


Figure 3.3: Seasonal pattern of first and second order mean shoot elongation (cm) in 2014 and 2015 (n=90) per treatment (C = solid black line, RDI = fine dashed medium grey and RDI+G = lose dashed light grey). Pointing-up and pointing-down arrows are water deficit start and end of active growth per treatment respectively. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per date (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$).

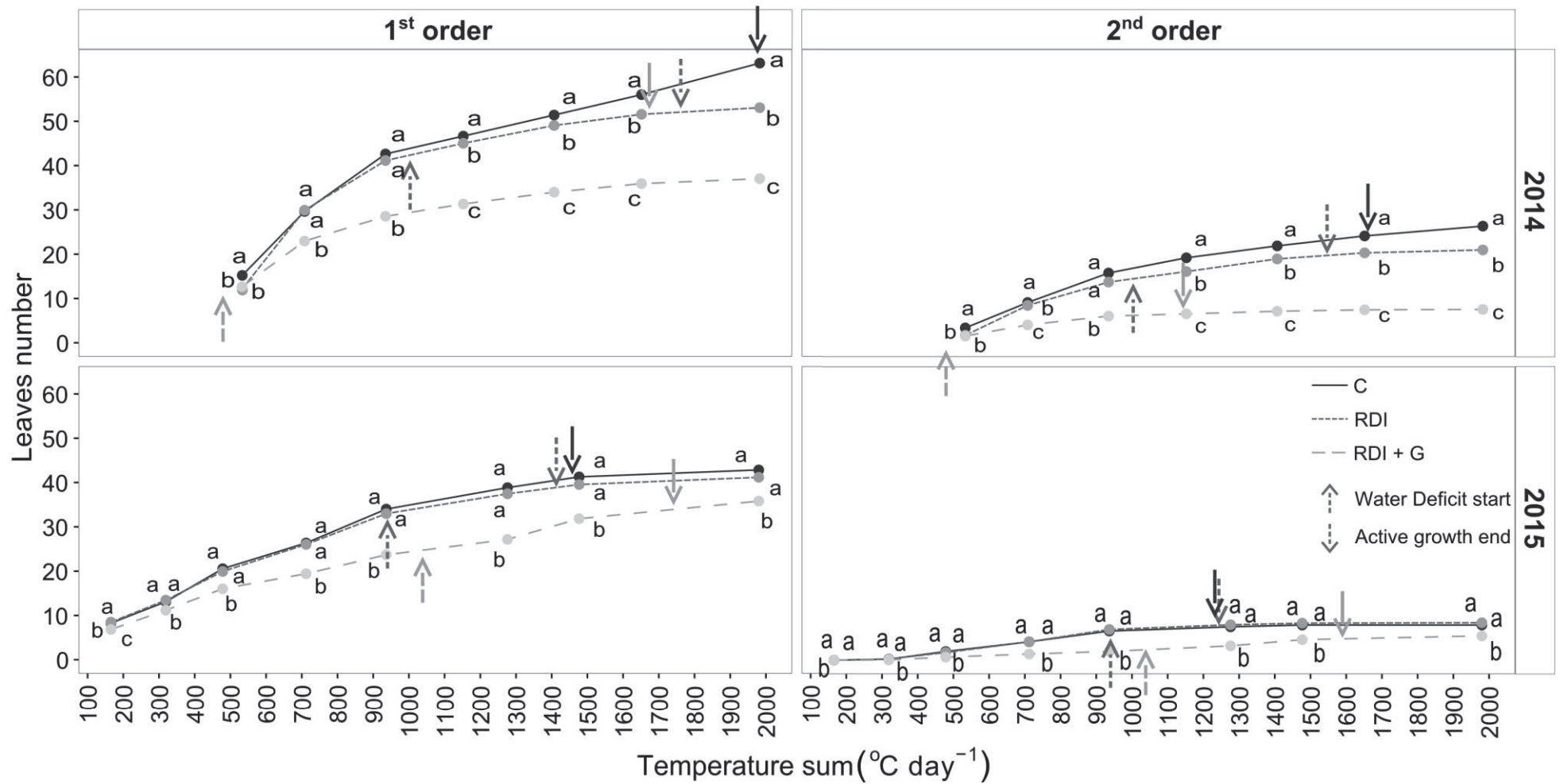


Figure 3.4: Seasonal pattern of first and second order shoots mean leaf emergence in 2014 and 2015 (n=90) per treatment (C = solid black line, RDI = fine dashed medium grey and RDI+G = loose dashed light grey). Pointing-up and pointing-down arrows are water deficit start and end of active growth per treatment respectively. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per date (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$).

In 2015, the duration of the active growth period was not reduced in RDI treatment, because water deficit was milder and shorter than in 2014, but it was surprisingly extended in RDI + G by 14 and 17 days for first and second order shoots respectively. Independently of the water deficit experienced by the trees, the C and RDI trees active growth period was in 2014 one month longer than in 2015.

Leaves emission stopped later than shoot growth in all treatments. Leaves kept being emitted for 15, 28 and 30 days after shoot growth had stopped in C, RDI and RDI + G respectively in 2014 (table 3.4). Leaves emission also carried on after shoot growth had stopped in 2015 for around 30 days in all treatments. Yet, water deficit impacted leaf emergence in the same way as shoot growth (figure 3.4). Leaf emergence was thus more reduced when the water deficit was applied earlier and for a longer period, and was more impacted on second order shoots than on first order (figure 3.4, top).

Table 3.2: First order shoot indicators in 2014 and 2015: active growth period duration, end of active growth period, growth rate, final shoot length and final tree height. R^2 is the coefficient of determination of the regression slope (i.e. growth rate) of the regression between thermal time and first order shoot growth. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per year and per order (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$).

Year	Order	Treatment	Active growth period duration		End of active growth		Shoot growth rate	R^2	Final shoot length (cm)	Final tree height (cm)
			(days)	(°Cdays)	(Date)	(°Cdays)				
2014	1	C	158±2	1833±36	12/08±	1836±3	0.059±0.012	0.9	128±27 ^a	203±17 ^a
		RDI	128±1	1349±26	13/07±	1352±2	0.056±0.016	0.9	92±17 ^b	153±12 ^b
		RDI+G	117±2	1179±37	01/07±	1182±3	0.034±0.014	0.9	66±20 ^c	123±21 ^c
2015	1	C	83±29	1090±50	06/07±	1092±5	0.088±0.017	0.9	96±48 ^a	297±24 ^a
		RDI	84±30	1111±51	08/07±	1118±5	0.085±0.019	0.9	91±40 ^a	282±16 ^b
		RDI+G	97±37	1356±62	21/07±	1363±6	0.055±0.02 ^b	0.9	76±44 ^b	235±24 ^c

Table 3.3: Leaves indicators for first order shoots in 2014 and 2015: active growth period duration, end of active growth period, leaf emergence rate and final leaf number. R^2 is the coefficient of determination of the regression slope (i.e. leaf emergence rate) of the regression between thermal time and leaves number. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per year and per order (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$).

Year	Order	Treatment	Active growth period duration		End of active growth		Leaf emergence rate	R^2	Final leaf number
			(days)	(°Cdays)	(days)	(°Cdays)			
2014	1	C	167±19	1973±296 ^a	20/08±19	1976±296 ^a	0.031±0.01 ^a	0.92	70±18 ^a
		RDI	153±14	1759±234 ^b	07/08±14	1761±234 ^b	0.026±0.01 ^b	0.85	53±11 ^b
		RDI+G	148±22	1670±354 ^b	01/08±22	1673±354 ^b	0.018±0.01 ^c	0.92	40±11 ^c
2015	1	C	103±21	1450±375 ^a	27/07±21	1457±375 ^a	0.029±0.01 ^a	0.92	46±17 ^a
		RDI	101±25	1406±444 ^a	24/07±25	1413±444 ^a	0.03±0.01 ^a	0.95	45±17 ^a
		RDI+G	120±24	1734±407 ^b	12/08±24	1741±407 ^b	0.02±0.01 ^b	0.93	39±16 ^b

Table 3.4: Leaves indicators for second order shoots in 2014 and 2015: active growth period duration, end of active growth period, leaf emergence rate and final leaf number. R^2 is the coefficient of determination of the regression slope (i.e. leaf emergence rate) of the regression between thermal time and leaves number. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per year and per order (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$).

Year	Order	Treatment	Active growth period duration		End of active growth		Leaf emergence rate (nb. °Cdays ⁻¹)	R^2	Final leaf number
			(days)	(°Cdays)	(days)	(°Cdays)			
2014	2	C	147±25	1658±399 ^a	01/08/2014±25	1661±399	0.025±0.01 ^a	0.93	33±13 ^a
		RDI	140±21	1544±338 ^b	24/07/2014±21	1546±338	0.019±0.01 ^b	0.89	24±9 ^b
		RDI+G	115±22	1141±357 ^c	29/06/2014±22	1143±357	0.018±0.01 ^c	0.92	13±7 ^c
2015	2	C	90±13	1225±241 ^a	14/07/2015±13	1232±241	0.019±0.01 ^a	0.9	18±6 ^a
		RDI	91±14	1236±268 ^a	15/07/2015±14	1243±268	0.018±0 ^a	0.91	18±5 ^a
		RDI+G	111±24	1582±416 ^b	04/08/2015±24	1589±416	0.013±0.01 ^b	0.9	13±5 ^b

3.3 Photosynthesis

In 2015, soil water deficit did not reduce net photosynthesis in RDI (figure 3.5), since it lasted only for 8 days. It significantly reduced net photosynthesis in RDI + G in 2015, but it did so even before the onset of water deficit meaning that another factor rather than water deficit may have caused it. On the 17th of July (1276 °Cdays) the RDI + G value is higher than both C and RDI probably because trees in RDI + G are still actively growing while growth had stopped in C and RDI. In all three treatments in 2015, photosynthesis increased at the beginning of July (960 °Cdays) and stayed at higher values for the rest of the active growing period (Anova, $p < 0.05$). Net photosynthesis was significantly reduced by 25% and 22 % in RDI and RDI + G respectively in 2014, reaching mean values of 11.7 and 12 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ in RDI and RDI + G respectively, while mean control value was 15.5 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$.

3.4 Sensitivity of shoot growth and net photosynthesis to SWEP

Thanks to our sensitivity indicator, growth variables and net photosynthesis could be sorted according to their mean sensitivity to water deficit, which gave the following: net photosynthesis < 1st order final leaf number < final height < 1st order final shoot length < 2nd order final leaf number < 2nd order final shoot number < 2nd order final shoot length (table 3.6). In both RDI and RDI + G and in both years, net photosynthesis was the least sensitive variable and second order shoot variables (length and leaves) were more sensitive than first order shoot ones. In 2015, net photosynthesis in RDI was not sensitive at all to water deficit, since its value was not different from that of the control. In RDI in 2015, water deficit did not reduce first and second order final leaf number and second order final shoot length (tables

3.4, 3.5 and 3.6). As a result, values of those variables were very close or identical to the control values, and their estimated sensitivity was close to 0. Second order final shoot number sensitivity in RDI in 2015 was the highest because the moderate water deficit did reduce final shoot number, even though the reduction was not significant (table 3.3).

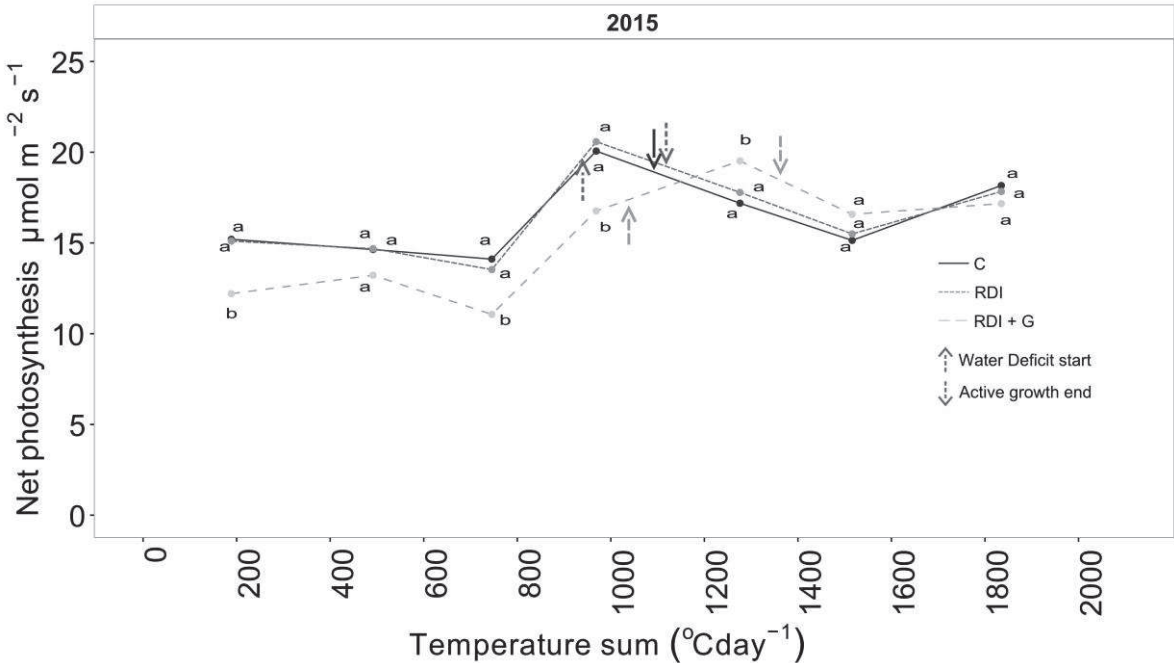


Figure 3.5: Mean net photosynthesis per treatment per date in 2015 over the first order shoot active growth period. Pointing-up and pointing-down arrows are water deficit start and end of active growth per treatment respectively. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per date (Kruskal wallis test, $p < 0.05$). The control does not have a water deficit start pointing up arrow since it is not under water deficit.

Table 3.5: Sensitivity (unit less) of each variable (net photosynthesis, first and second order final shoot length, first and second order final leaf number, second order final shoot number and final tree height) per treatment per year and mean sensitivity of each variable. Variables are in ascending order of mean sensitivity.

Year	Treatment	Variable sensitivity						
		Net photosynthesis	1 st order final leaf number	Final tree height	1 st order final shoot length	2 nd order final leaf number	2 nd order final shoot number	2 nd order final shoot length
2014	RDI	0.41	1.60	1.70	1.93	1.89	1.57	2.37
	RDI + G	0.31	1.28	1.21	1.48	1.83	1.77	2.31
2015	RDI	0.00	0.48	1.33	1.34	0.50	2.78	0.02
	RDI + G	0.24	1.32	1.98	1.92	2.46	0.94	4.24
	Mean value ± standard deviation	0.24±0.18	1.17±0.48	1.55 ±0.35	1.67±0.3	1.67±0.83	1.77±0.77	2.23±1.73

4 Discussion

4.1 Young peach trees sensitivity to water deficit immediately after plantation

In our experiment, we used continuous RDI scheduled with soil water potential with the aim to reduce shoot growth but maintain soil water content in the root zone as close as possible to field capacity to sustain photosynthesis. Our water deficit irrigation management based on target ranges of soil water potential (SWP) resulted in the expected water deficit situations for each treatment. The SWP target range were defined to maintain soil water at field capacity (between 0 and -0.02MPa) for the control, as in other studies (Nuzzo et al., 1997; Yuan et al., 2009) and just below field capacity for the RDI and RDI + G treatment. However, we showed that even at such a moderate level of water deficit, all processes were significantly reduced. Growth of our young peach trees was significantly reduced as soon as water deficit was applied, up to the point where all components of growth were significantly reduced in RDI, in accordance with results on one year old peach trees in other studies (Hippis et al., 1995; Steinberg, 1990). There are very few RDI studies on young peach trees after plantation, most of them being conducted on older fruit bearing trees with root system established, in order to evaluate the effect of water deficit on yield and its components. Moreover, these studies often schedule irrigation based on the evapotranspiration of the crop (ET_c), which renders results very hard to replicate on trees with different age and size, since crop coefficient needed to compute ET_c from ET_0 are estimated on mature trees (Goldhamer and Fereres, 2004). In addition, comparing the effect of moderate water deficit on tree growth requires that the same level of soil water deficit is applied, at the same time and duration to compare studies. It also requires that the control treatment is provided with enough water to fulfil its function of maximal value of growth and photosynthesis. Unfortunately, this is rarely the case, each study being focused on one particular aspect of RDI effect on tree functioning, which requires application of water deficit at different time and level, and for different duration.

It is generally accepted that net photosynthesis is not very sensitive to moderate water deficit (Bradford and Hsiao, 1982) and less sensitive than growth (Pellegrino et al., 2006; Muller et al. 2011). To address this question, we built a sensitivity indicator which calculates the sensitivity according to the observed process reduction, the duration and the intensity of the water deficit, and the reduction of the variable relative to the control. Our

results indicate that net photosynthesis in young peach trees is less sensitive to moderate water deficit than all other components of growth. Yet, net photosynthesis was significantly reduced in RDI treatment in 2014, when the water deficit was the longest and the strongest as compared to 2015. Our level of water deficit was designed to evaluate its effect on trees when soil water falls just below field capacity, and in field conditions it seems difficult to more finely manage irrigation scheduling to have an even more moderate level of water deficit. Thus, our results suggest that it does not seem possible to use RDI in peach trees without reducing photosynthesis. However, the reduction was moderate (25 %), as in other studies applying a moderate water deficit (Goldhamer et al., 1999; Rahmati et al., 2015) and led to a value of $11.7 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ in RDI. In highly stressed peach trees, with a reduction of optimal irrigation water of 75%, values can fall to $4 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Goldhamer et al., 1999).

The sensitivity indicator also allowed us to classify growth parameters and net photosynthesis according to their sensitivity to water deficit. We found that second order shoot growth was the most sensitive process to moderate water deficit, in accordance with results of Steinberg 1990 on peach trees, and was more sensitive than first order shoot growth, which was itself more sensitive than photosynthesis. A similar pattern was reported in grapevine for leaf emission rates on first and second order branches (Pellegrino et al., 2006).

4.2 Introducing continuous grass cover in young peach orchards

In peach tree orchards, a cover crop is often introduced in the inter row to control weeds. Associating a continuous grass cover to reduce the use of herbicides, i.e. both in the row and in the inter-row at plantation was designed here to control weeds in order to suppress the use of herbicides for groundwater protection objectives. Groundcover vegetation has also beneficial impacts on soil bio-physical conditions (Oliveira and Merwin, 2001) but may reduce tree growth due to soil resources competition (Lipecki and Berbeć, 1997). In order to reduce this competition, we chose species with shallow rooting systems with a mixture of grass and legumes and mineral nitrogen supply. Yet, competition did occur and reduced overall size and canopy volume of RDI + G trees compared to RDI, despite the same level of soil water deficit. Two mechanisms can account for this: (i) a reduction in peach tree root volume due to water competition by the cover crop and (ii) growth inhibiting root signals induced on peach tree roots in soil dehydrated by cover crops roots.

In young peach trees (i.e. after plantation), continuous groundcover of weed or grass has been shown to decrease tree size and vigour (Parker and Meyer 1996; Belding et al. 2004), due to grass root competition for water that restricts the soil volume available for peach tree roots. Since limitation in root system volume results in limitations in vegetative growth (Chalmers, 1988), associating a groundcover crop can restrict root growth and reduce vegetative growth in high density peach trees (Williamson et al., 1992). In fact, introducing grass in peach orchards has been advocated as a method of controlling excessive vegetative growth in much the same manner as RDI (Glenn et al., 1996b; Tworkoski and Glenn, 2010).

Since the entire orchard floor was covered by the cover crop in RDI + G, grass and peach tree roots shared the top soil horizon both under the irrigated and non-irrigated grass cover. The soil zone influenced by irrigation in our experiment extended about 75cm away from the tree trunk towards the middle of the inter-rows on each side of the tree. So as the trees were growing, roots were quickly starting to grow outside of this wetted zone (not shown) and as a result were growing in a soil where water was depleted by grass and not replaced by irrigation. As a consequence, soil water potential in this soil must have eventually fallen below a threshold where peach tree roots sense soil water deficit and send inhibitory growth signals to shoots. So even though part of the root system of the tree under the drip-irrigation influence zone would be growing in a soil with high soil water potential, another part would grow in a soil with a more negative soil water potential. Those roots would hence experience a more intense water deficit than the one applied under the wetted zone and send growth inhibitory signals such as ABA (Davies and Hartung, 2004) which would lead to the shoot growth reduction observed in our experiment. This hypothetical functioning is actually the eco-physiological basis for the partial root drying technique (Sepaskhah and Ahmadi, 2010), used to control vegetative growth in grapevine and fruit production (Dry and Loveys, 1999; Ghrab et al., 2013; Zegbe et al., 2007). This suggests that scheduling deficit irrigation in a system with a cover crop requires that the soil water deficit indicator would be able to take into account the position of the whole root system relative to dry and wet soil zones. If not the actual soil water deficit experienced by the tree would be underestimated, which was probably the case in our study since irrigation was scheduled according to soil water potential measurements taken within the root zone but only in the wetted zone. It also suggests that irrigation should be delivered in order to bring water in all of soil zones where roots actually grow, and not only below the tree row. In contrast, our water deficit intensity indicator (SWEP) was computed with a water budget

model which takes into account the spatial root growth dynamic and thus its position within wet and dry zones. Its high values (not shown) in RDI + G in 2014 indeed suggest that trees associated with grass were under a much stronger water stress than we thought based on our soil water potential measurements.

The combination of water deficit and grass competition led to a decrease in tree size at the end of 2014, and hence a decrease in carbon reserves necessary to resume growth the following year. Such a carry-over effect is known to happen in long-term RDI studies (Marsal et al., 2016) and was clearly noticed on all components of growth in our experiment. As a result, trees in RDI + G did not catch up with the control in 2015 whereas trees in RDI did. This carry-over effect was also noticed on photosynthesis, which could be the result of a limitation by carbon sinks. Indeed, net photosynthesis can be reduced in three ways: an increase in stomata and mesophyll resistance, a rise in leaf temperature and a negative feedback of photosynthates accumulating in leaves (Rahmati et al., 2015). Since trees in RDI + G were much smaller in 2015 because of the reduction in overall tree size resulting from the water deficit of the preceding year, the carbohydrates sinks (shoots and leaves) of the growing trees were also smaller. As a result, photosynthates could possibly accumulate in source leaves, since sink leaves were not sufficient to use them all up, and photosynthesis was forced to slow down, as shown in citrus and many crops (Goldschmidt and Huber, 1992; Iglesias et al., 2002).

4.3 RDI management in young plantation

In this study, we scheduled irrigation based on the soil water potential in the root zone measured with tensiometers. Our water tensiometers cover a range of soil water potential between 0 and -0.08 MPa, which is quite a narrow range and close to field capacity, since plants are assumed to be able to extract water up to the permanent wilting point, which is defined for a soil water potential of -1.5MPa (Tolk, 2003). Our results indicate that peach trees, as shown for annual and perennial crops (Wery, 2005) are actually impacted by water deficit at very high value of soil water potential (i.e. negative value close to 0), meaning that young plants respond to soil water deficit as soon as soil water content falls below field capacity. This confirms that tensiometers are actually very suitable water deficit monitoring tools in studies concerned with the effect of moderate water deficit (Lecoeur et al., 1992). However, tensiometers along with the neutron probe we used in this

study are devices laborious to use and can be advantageously replaced by new devices (Dobriyal et al., 2012) for scheduling irrigation in farmer's conditions outside of research.

As previously stated, the impact of soil water deficit on growth depends on a combination of three factors: its intensity, its duration and its position within the tree phenological cycle (Wery, 2005). In our experiment, the duration of water deficit increased its severity, as shown by intercropped trees (RDI + G) which were more impacted than RDI trees for the same water deficit intensity. The earliness of the water deficit probably also played a role in the observed result, but we could not test this since water deficit in RDI and RDI + G started at different times. The resulting contrasted water deficit irrigation situations in 2014 between RDI and RDI + G were not planned, RDI should have undergone the same duration of water deficit as RDI + G. This was due to the very efficient effect of the soil cover used on RDI plots on reducing soil evaporation thus preventing water deficit to kick off at the expected time.

Trees in RDI +G actually kept growing 15 days longer than in C and RDI in 2015, suggesting that trees were starting to recover. Tree recovery has been reported in young apricot trees upon the restoration of irrigation after the first three years after plantation without irrigation (Bussi and Plenet, 2013). In this study, the authors suggest that trees under water deficit developed mechanisms of acclimatisation to compensate for the negative effects of early water stress on growth, and that applying water deficit for a few years after planting could be a cropping practice to favour further resistance to water stress. Moreover, grass competition has been found to reduce tree growth more in young than mature trees (Tworkoski and Glenn, 2010) and grass implemented in already mature peach trees has been shown to have no effect on yield (Glenn et al., 1996a). This suggests that the strong effect of grass competition on the tree growth in the early stages of the tree development can be alleviated with time as trees mature.

5 Conclusion

Peach trees are very sensitive to water deficit since growth and net photosynthesis are reduced as soon as soil water content falls below field capacity. Thus, applying a moderate water deficit associated with grass competition after plantation can drastically reduce peach tree size and its potential for commercial growth if it is applied too early and/or for a too long period. Cultural practices for orchards aiming at modifying tree growth

such as RDI while associating continuous grass cover crop should therefore be able to reduce the water stress experienced by the trees by applying water deficit at the appropriate phenological stage (i.e. not too early after plantation) and by controlling the grass (mowing) when the monitoring of growth indicators suggest that the stress experienced by the trees is too important. Yet, trees could adapt to water competition in the long run (Glenn et al., 1996b). Our experiment lasted only two years, and raised new questions about the acclimation of young trees submitted to water deficit and grass competition from plantation. Since water deficit effects on growth are cumulative, long term studies seem necessary to evaluate the impact on such practices when started on young planted trees. Beyond the specific results, this work proposes a novel methodological approach which could be suitable for analysing the effects of other stresses than water stress on plant processes. Moreover, provided that the water stress experienced by the plant is characterized, it seems to be a suitable method for assessing the plant processes sensitivity in field conditions.

Acknowledgments

This work was supported by the Fondation de France. We would like to thank the UMR System and UE Diascope staffs for their technical support.

Chapitre 4 Effet de la combinaison du déficit hydrique et de la compétition avec un enherbement sur la distribution des racines de pêchers

Ce chapitre rédigé en anglais correspond à un article soumis dans la revue "European Journal of Agronomy" et est résumé en français ci-dessous.

Ce chapitre porte sur l'effet du déficit hydrique et de la compétition avec un enherbement total (c.-à-d. sur toute la surface du verger) sur la croissance des racines de jeunes pêchers les deux premières années après plantation. Le premier objectif de cette étude est de tester l'hypothèse qu' en situation de déficit hydrique modéré, le carbone issu de la photosynthèse (cf. hypothèse 1) est préférentiellement alloué à la croissance des racines, mettant ces dernières dans une situation de croissance optimale, sous réserve que les autres facteurs limitant potentiellement la croissance des racines ne soient pas limitants (densité apparente du sol non contraignante et azote non limitant) (hypothèse H2, cf. chapitre 1). Le but étant ici de favoriser la croissance des racines, condition première du pilotage de leur croissance en profondeur. Le deuxième objectif est de tester l'hypothèse qu'en situation de déficit hydrique modéré, la compétition pour l'eau induite par les herbacées associées au pied de l'arbre et dans l'inter-rang exclut les racines de l'arbre de l'horizon de surface. Etant dans des conditions de croissance optimales par le déficit modéré (cf. hypothèse 2), elles peuvent alors croître en profondeur, dans les horizons non explorés par les racines de l'herbacée (hypothèse H3, cf. chapitre 1).

Trois résultats principaux ressortent de cette étude:

- Le développement du système racinaire du pêcher dans les conditions de notre étude pendant les deux premières années après la plantation est essentiellement plagiotrope, c.-à-d. horizontal, et les pivots secondaires ne commencent à émerger des racines primaires plagiotropes qu'à partir de la deuxième année.

Cela est dû en partie à l'ontogénie de l'arbre, qui développe plus rapidement des racines horizontales que verticales, mais également aux pratiques de cultures des plants en pépinière, qui consistent à couper le pivot primaire des plants pour favoriser la ramification de racines et la reprise au champ. Cela laisse à penser que la pratique consistant à semer les arbres et à les greffer ensuite au champ serait plus adaptée que la replantation après élevage en pépinière dans le cas de systèmes agroforestiers dans lesquels l'objectif de pilotage des systèmes racinaires est la croissance des racines des arbres en profondeur.

- Le rapport appareil racinaire/appareil aérien n'a pas été significativement modifié en faveur des racines sous l'effet du déficit hydrique les deux années de suivi, même si la valeur était plus élevée en 2014 qu'en 2015 dans le traitement en déficit hydrique.

Puisque le déficit hydrique a duré plus longtemps en 2014 qu'en 2015, cela suggère que la durée de déficit hydrique n'a pas été suffisante en 2015 pour induire une augmentation du rapport appareil racinaire/appareil aérien. Cette augmentation non significative du R/S peut également être la conséquence de la tendance de ce rapport à diminuer avec l'âge de l'arbre.

- La combinaison du déficit hydrique et de la compétition avec l'enherbement a diminué par trois la biomasse racinaire des arbres et exclu totalement les racines de l'horizon de surface (0-10cm) à la fin de la deuxième année de croissance. Cependant, la croissance racinaire se concentre majoritairement dans les 30 premiers cm de sol.

Le système racinaire des arbres enherbés a été exclu de l'horizon superficiel comme hypothétisé, mais la diminution drastique de la biomasse racinaire due à la compétition avec l'herbe n'a pas permis au système racinaire de rediriger sa croissance vers d'autres horizons par manque de ressources. Cela suggère que la compétition avec l'herbe a entraîné un déficit hydrique ressenti par l'arbre plus fort que celui mesuré, ce qui peut s'expliquer par la présence des racines de l'arbre en dehors de la zone d'influence des goutteurs dans les zones asséchées par l'enherbement. Ces racines percevant un dessèchement du sol du à l'enherbement ont probablement contribué à la fermeture des stomates et la réduction de la photosynthèse sous l'action de signaux racinaires, ce qui a entraîné une diminution du carbone disponible et ainsi une diminution de la biomasse racinaire. L'autre explication est que l'exclusion de l'horizon superficiel a réduit le volume de sol prospecté par les racines et a entraîné une réduction de l'appareil aérien par diminution des apports d'eau et de nutriments, ce qui a entraîné une diminution de la capacité photosynthétique et donc du carbone disponible pour la croissance.

“Cropping the roots”: effect of combined deficit irrigation and grass competition on peach tree root distribution (submitted to European Journal of Agronomy)

Oswaldo Forey, Fida Temani, Aurélie Metay, Christophe Jourdan & Jacques Wery

Abstract

Agroforestry systems success is predicated on the assumption of root spatial separation between the two species. Such a feature, where tree roots prospect subsoil horizons whereas intercrop roots prospect top soil horizon is thought to eventually happen as the system ages and trees get older. However, since roots are very plastic, we can hypothesise that it is possible to shape the tree root system when trees are young, i.e. after plantation. In this experiment, we tested the hypothesis that combining a moderate water deficit to change the carbon allocation pattern in favour of root over shoot growth combined with the top soil competition brought about by the intercrop will force tree roots to grow deeper, thus leading to the vertical separation of the two root systems. To test this hypothesis, a peach tree orchard was established in 2014 with three water regime treatments: (i) a fully irrigated control without intercrop (C), (ii) a moderate water deficit treatment without intercrop (RDI) and (iii) a moderate water deficit treatment intercropped with a grass + legume mixture (RDI + G). Roots were manually excavated at the end of the first and the second growing seasons and root length and biomass per soil horizon and distance to the tree trunk were measured. The juvenile tree root system in all treatments was mainly plagiotropic, reaching 1.5m from the tree trunk (middle of the inter row) horizontally as opposed to 0.7m vertically. The combination of water deficit and intercrop competition reduced tree root biomass by 4 in 2014 and by 3 in 2015. Tree roots in RDI + G were also excluded from the topsoil horizon (0-10cm) due to grass competition, but because of the strong reduction in their total biomass, they did not grow in deeper soil horizons than the control tree roots (C). Secondary vertical tap roots were only starting to grow by the end of the second year, suggesting that root growth at depth could not take place in earlier tree developmental stages.

1 Introduction

For agroforestry systems to be beneficial and successful, complementarity in the use of above and below-ground resources between the trees and the crop must outcompete competition between species. In other words, agroforestry may produce more than monoculture only if trees acquire resources that the crop would not otherwise acquire (Cannell et al., 1996). For belowground resources such as water and nutrients, this mainly means that the tree and the crop root systems must not overlap and be segregated in time and/or space. Vertical stratification of root systems, i.e. the tree root system exploiting the subsoil below crop roots, is indeed a desirable feature in agroforestry. However, it is not an inherent property and can possibly not be produced (Odhiambo et al., 2001; Schroth, 1999; Smith et al., 1999), mainly because most trees have their maximum root length density in the attractive nutrient rich top soil (Schroth, 1995), especially during the early stages of their development. Therefore, tree roots overlap with crop roots (Ong et al., 2002) by preferentially developing long horizontal scavenging roots (Drénou, 2006). But since trees live longer than annual crops, they eventually develop deep root systems reaching the water table (Noordwijk et al., 2015), which suggest that agroforestry trees will be more prone to deeper root growth if the soil is not too shallow and the water table not too deep. Thus, vertical stratification has been reported in agroforestry systems (Isaac et al., 2014; Yocum, 1937) and silvopastoral systems (Lai et al., 2014) and some processes able to produce such a feature have been proposed: the species specific growth habit controlled by root system architecture, the species differential response to abiotic factors such as climate or nutrients availability, farmer's practices, i.e. root pruning, or root competition between two species. In situ root architecture being the result of a tightly coupled interplay between developmental processes and environmental constrains, it can greatly vary within a species depending on the local soil context and interspecific interactions (Hodge et al., 2009; Malamy, 2005; Schroth, 1999). Abiotic factors of the local soil environment will also impact the tree root system establishment, since roots exhibit a species dependant optimum temperature growth range, cannot grow if the soil impedance is too high, and will preferentially grow in water and nutrient rich soil patches (Bécel, 2010; Hodge, 2006). Therefore, it seems that there is no such thing as an ideal agroforestry tree that will grow a deep taproot in any pedoclimatic conditions. This suggests that in a specific soil context, root pruning and/or interspecific root competition would be the best options to create vertical segregation of the root systems. However, in order to reduce farmer's labour and to use the agroecosystem

properties to fulfil agronomic functions, in an agro ecological way, interspecific root competition seems promising.

In order to create a vertical segregation of root systems by interspecific root competition and favour deep tree-root growth, (Schroth, 1999), identified four conditions: (i) The intercrop must be sufficiently competitive to displace the tree root system so that the root systems don't intermingle (ii) the intercrop root system must be sufficiently shallow so that the tree still have room for lateral root spread below the intercrop roots (iii) the soil conditions must permit root growth in depth (subsoil not too compact, dry or infertile) and (iv) the tree root system must be capable of responding to the restriction in surface soil layers with compensatory root growth in depth.

The purpose of this study was to test the following hypotheses: (1) peach trees growing under water deficit not inhibitory to photosynthesis will favour root over shoot growth and increase their relative root length and biomass density as compared to the control, at least in the top soil horizon and (2) trees growing under moderate water deficit and intercropped with grass will be subjected to a competitive downward displacement of their root systems and will grow deeper than trees solely growing under the same moderate water deficit. We designed our experiment so that the three first conditions proposed by (Schroth, 1999) would be met, by setting up a fertilized and irrigated peach trees orchard intercropped with shallow rooted grass on a clay loam soil in the Southern France Mediterranean region. Regarding the capability of peach tree root system to grow at depth, we hypothesized that the root system can be helped by stimulating root growth through manipulation of the carbon allocation between shoots and roots by a moderate water deficit (hypothesis 1). This could be done by applying a moderate water deficit, since it has been shown that a moderate water deficit at a level not inhibitory to net photosynthesis would reduce shoot growth (Pellegrino et al., 2006), thus living more carbon to roots. We also hypothesise that young trees will be more plastic than older trees and that root of young peach tree intercropped with grass at plantation will be more easily manipulated (hypothesis 2).

2 Material and methods

2.1 Study site, plant material and experimental layout

The experiment was conducted during two years (2014 and 2015) at the INRA experimental centre in Montpellier Southern France (43.610533 N, 3.981312 E). The soil was a clay loam with a stony soil horizon at approximately a depth of 50 cm. The soil was subsoiled up to a 1 m depth before planting to remove any soil compaction. The peach scion used was “Summerlady” (*Prunus Persica*, L.) grafted on “Monctlar” rootstock (*Prunus Persica*, L.). The rootstock started as seeds and once the seedling reached 5 cm in size, it was uprooted by cutting its taproot and transplanted into the nursery for grafting at the end of the growing season. After grafting, trees grew for another season and as a result, the rootstocks were two years of age at plantation. Plantation occurred in January 2014 and 475 trees were planted in a 2000 m² plot (2375 trees.ha⁻¹), with 1.5 × 3 m spacing and a north-south line orientation on a clay-loam soil. Tree density was four times higher than in commercial plantations in order to have a more homogeneous colonization of soil by the roots around the soil water measurement probes. A Latin square design composed of three treatments replicated three times (9 elementary plots) was used: (i) C, a full irrigation control treatment with no intercropping (soil covered with a canvas which permits water flux between soil and air), (ii) RDI, a deficit irrigation treatment scheduled with tensiometers with no intercropping (soil covered with a canvas) and (iii) RDI+G, the same deficit irrigation treatment with a groundcover of grass-legume mixture (*Festuca ovina* + *Festuca rubra*+ *Trifolium repens*+ *Trifolium subterraneum*) continuous on the whole orchard floor (that we will call hereafter “grass”). Each elementary plot held 35 trees and plots were delimited by one adjacent tree row.

Micro-irrigation was applied with four 4l.h⁻¹ drip emitters per tree, two emitters on each side of the tree 40cm away from the tree trunk. Meteorological data were collected from the automatic weather station of the INRA centre located 300 m from the study site. Trees were managed according to commercial practices for pest control and standard fertilisation in order to ensure that there were no other limiting factors than water shortage. An amount of 40g of ammonium nitrate (33% N) per tree was applied manually under each emitter for all treatments each year at the beginning of the season, in order to avoid nitrogen stress for the trees. A second application was done in treatment RDI+G, in both

years to compensate for the cover crop nitrogen uptake. The canvas (130 g.m^{-2}) used in C and RDI was used for weed control and was made of a green woven weed barrier allowing rain water and soil evaporation to go through. The green colour was aimed to have a similar albedo than in RDI+G. Tree flowers were manually removed in all treatments in both years in order to remove any carbon competition from reproductive sinks (future fruits).

2.2 Soil water status monitoring and irrigation

Soil water potential at 40 cm depth within the root zone was monitored with tensiometers (SM 2000, SDEC France) 40 cm apart from the tree trunk and irrigation was applied according to tensiometers readings (manual readings every 1-3 days), in order to maintain soil water potential between -0.01 and -0.02 MPa (no soil water deficit for the plant) in C and between -0.04 and -0.06 MPa (moderate soil water deficit) in RDI and RDI+G (Wery, 2005). Thus, soil water content was maintained at field capacity in the C treatment and below field capacity in RDI and RDI+G in order to create a moderate soil water deficit sufficient to limit shoot growth without impacting net photosynthesis (Pellegrino *et al.*, 2006). The value of soil water potential at field capacity measured at a depth of 40cm was observed 48 hours after an extreme rainfall event having ensured the refill of soil micro-porosity with water in the root zone. The amount of irrigation water differed among treatments, the objective being to have the tree experiencing a moderate soil water deficit of similar intensity with and without grass intercropping. As shown by Forey *et al.*, 2016, this management allowed to obtain the desired differences between treatments to test our two hypothesis: a control without any stress for shoot growth and photosynthesis, and the same level of moderate water deficit in RDI and RDI+G with stronger effect on shoot growth than on photosynthesis (table 4.1).

Table 4.1: Mean water deficit duration (from water deficit start to end of active growth period) and intensity (mean of soil water potential at 40cm depth over the water deficit duration) per treatment in 2014 and 2015. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per year (Kruskal-Wallis test, $p < 0.05$). Adapted from Forey *et al.*, 2016, in press.

Year	Treatment	Water deficit duration (days)	Soil water potential (MPa)	Water deficit
2014	C	-	-0.021±0.02 ^a	None
	RDI	22±3 ^a	-0.055±0.04 ^b	Moderate
	RDI+G	50±6 ^b	-0.048±0.02 ^b	Moderate
2015	C	-	-0.018±0.01 ^a	None
	RDI	8±3 ^a	-0.038±0.01 ^b	Above moderate
	RDI+G	14±4 ^b	-0.036±0.01 ^b	Above moderate

Water deficit lasted longer in 2014 (first year after plantation) than in 2015 because it was applied later and because the active shoot growth stopped earlier in 2015.

2.3 Root excavations

Roots were excavated each year at the end of the growing season during vegetation dormancy on three trees per treatments, i.e. in January/February 2015 and January/February 2016 using the trench method (Weaver, 1926; Yocum, 1937) combined with the Voronoi polygon volumetric soil-root sample method (Levillain et al., 2011; Snowdon et al., 2002). Firstly, a Voronoi polygon was determined for each excavated tree, and excavations were performed within it. A Voronoi polygon is the elementary space defined by half the distances between the excavated tree and its neighbours. The hypothesis is that roots of the excavated tree growing outside the Voronoi polygon are balanced out by those of neighbouring trees growing inside the polygon. In our case this polygon was a 3*1.5 m rectangle centred on the excavated tree (figure 4.1).

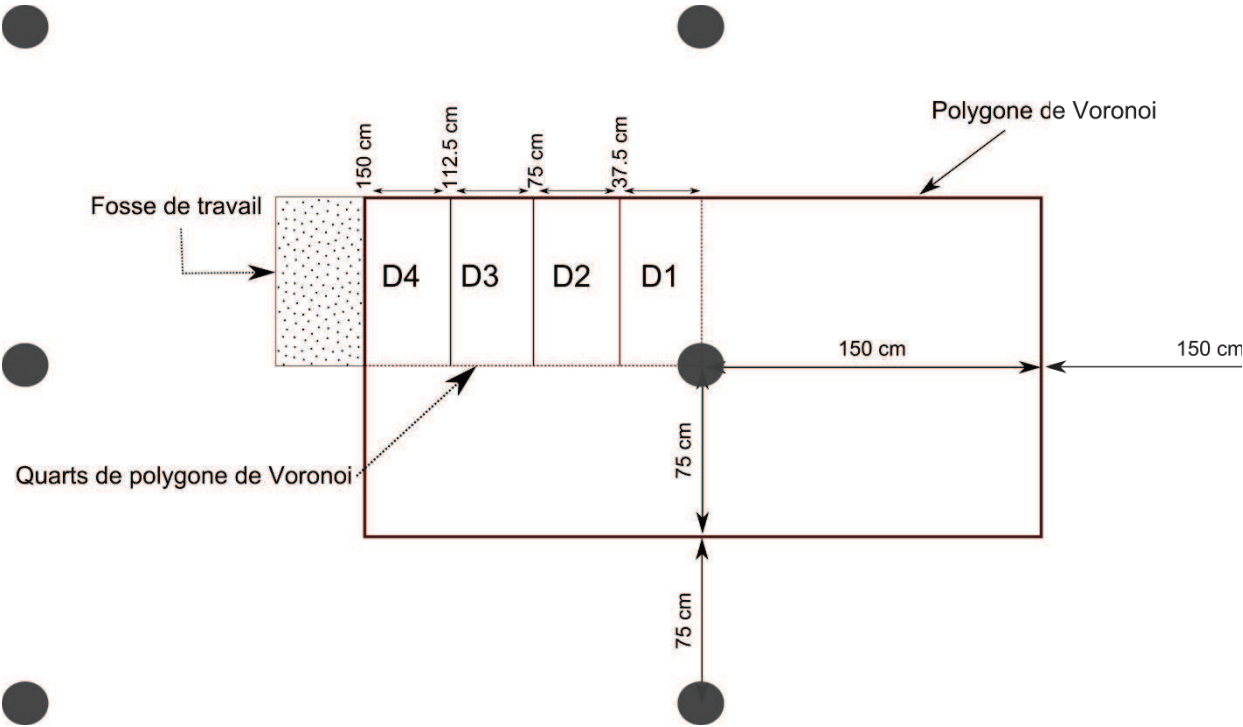


Figure 4.1: Layout of the excavations voxels within the Voronoi's polygon (space defined by half the distances between excavated trees and its neighbours). Tree trunks positions are indicated by the grey circles.

Secondly, a 0.8 m deep and 1.5m wide trench was dug outside of the Voronoi polygon and excavations were performed by picking into the side of the trench. Soil was

loosened with hand fork and then removed as carefully as possible to uncover the root system without breaking it. Roots accidentally separated from the root system were manually sorted from the removed soil and bagged. The soil excavations proceeded from top soil to bottom in voxels defined as the intersection of soil depth and distance to the tree trunk. Thereafter, the root system was uncovered in a voxel, photographs were taken and the roots were then cut and bagged. Excavation of the voxel below was then carried out, until a depth of 0.7 m was reached and the four voxels were excavated. Soil excavation was then resumed in the top soil voxel of the next distance to tree and proceeded in the same way. Soil excavations were difficult below 0.7 m of depth, due to the presence of too many stones and pebbles, but growing root observations were made below the depth of 0.7 m when it was the case. We excavated the whole tree roots in 2014 and only one fourth in 2015 because root systems had become too big to be fully excavated with our available human resources. To choose the quarter of the Voronoi polygon to be excavated in 2015 we uncovered the 1st order lateral roots in a 0.6 m square around the tree trunk down to the depth of 0.3 m and chose the quarter having the most 1st order lateral roots. This allowed us to estimate the maximum root growth potential in each treatment. After the excavations were completed, the trees were cut and the aerial biomass (trunk + branches) was bagged.

In addition to those thorough manual excavations, 9 mechanical excavations (3 trees per treatment) were performed using a mini excavator at the end of the active shoot growth in September 2015 to assess difference in global root architecture pattern between treatments. Grass root distribution was also described by counting numbers of root impacts on a 1-m-deep soil profile made in the most representative area in one of the RDI + G replicate and a root density map was drawn in order to estimate grass root density per soil horizon and maximum rooting depth.

2.4 Root traits measurements

Excavated roots were carried from the field to the laboratory in a cooler box and stored in a freezer to prevent decay before further analyses. Then roots were washed, spread out on a transparent tray and scanned at 400dpi with a scanner (Epson Expression © 10000 XL, Japan). The resulting images were then processed using an image analysis software (WinRHIZO v. 2005b ©, Regent Instruments Inc., Québec, Canada) to determine the total root length (RL, m) and mean root diameter per diameter class and per soil voxel, i.e. below 2 mm for fine roots and above 2 mm for coarse roots. Roots were then dried at 60

°C for 48 hours and weighed to determine their dry mass (DM, g). Specific root length (SRL, m.g^{-1}) was determined for fine roots on a subsample per voxel as the ratio RL/DM (m.g^{-1}). Root length density (RLD, m.m^{-3}) and Root biomass density (RBD, g.m^{-3}) were calculated per soil voxel as the ratio of RL and DM to soil volume respectively. In 2015, the root quantity per voxel was too important to be entirely scanned so a subsampling method was used. Since in 2015 only one-fourth of each tree root system was excavated, RLD and RBD values were multiplied by four to allow comparisons with 2014 values. Root/shoot ratio was calculated per tree in both years as the ratio of tree root biomass to tree aerial biomass (trunk and branches without leaves), bearing in mind that all roots were not sampled, especially the deep ones below 0.7m.

2.5 Statistical analysis

Data were analysed using R software (R Development Core Team 2007, version 3.2.3). The differences in RLD, RBD, R/S ratio and SRL were tested with ANOVA. The probability level used to determine significance was $P < 0.05$. When the ANOVA indicated significant effects, the means were compared with Tukey multiple comparison test.

3 Results

3.1 Root biomass growth and distribution two years after plantation

Root growth drastically increased the second year after plantation (i.e. in 2015). Total RBD in all treatments increased by more than 70% in 2015 compared to 2014 (table 4.2). For all treatments, RBD is mainly accounted for by coarse roots (figure 4.2).

Table 4.2: Total Root Biomass Density (RBD) in 2014 and 2015 (mean and standard deviation, $n=3$) and relative increase per treatment. Fine and coarse roots are pooled. Different superscript letters indicate significant difference between treatments (HSD Tukey test, $p<0.05$). C=control, RDI=regulated deficit irrigation and RDI + G= regulated deficit irrigation + grass).

Treatments	RBD in 2014 (g.m^{-3})	RBD in 2015 (g.m^{-3})	Relative increase (%)
C	459±85 ^a	1728±309 ^a	73
RDI	314±50 ^b	1402±107 ^a	78
RDI + G	117±66 ^c	532±102 ^b	78

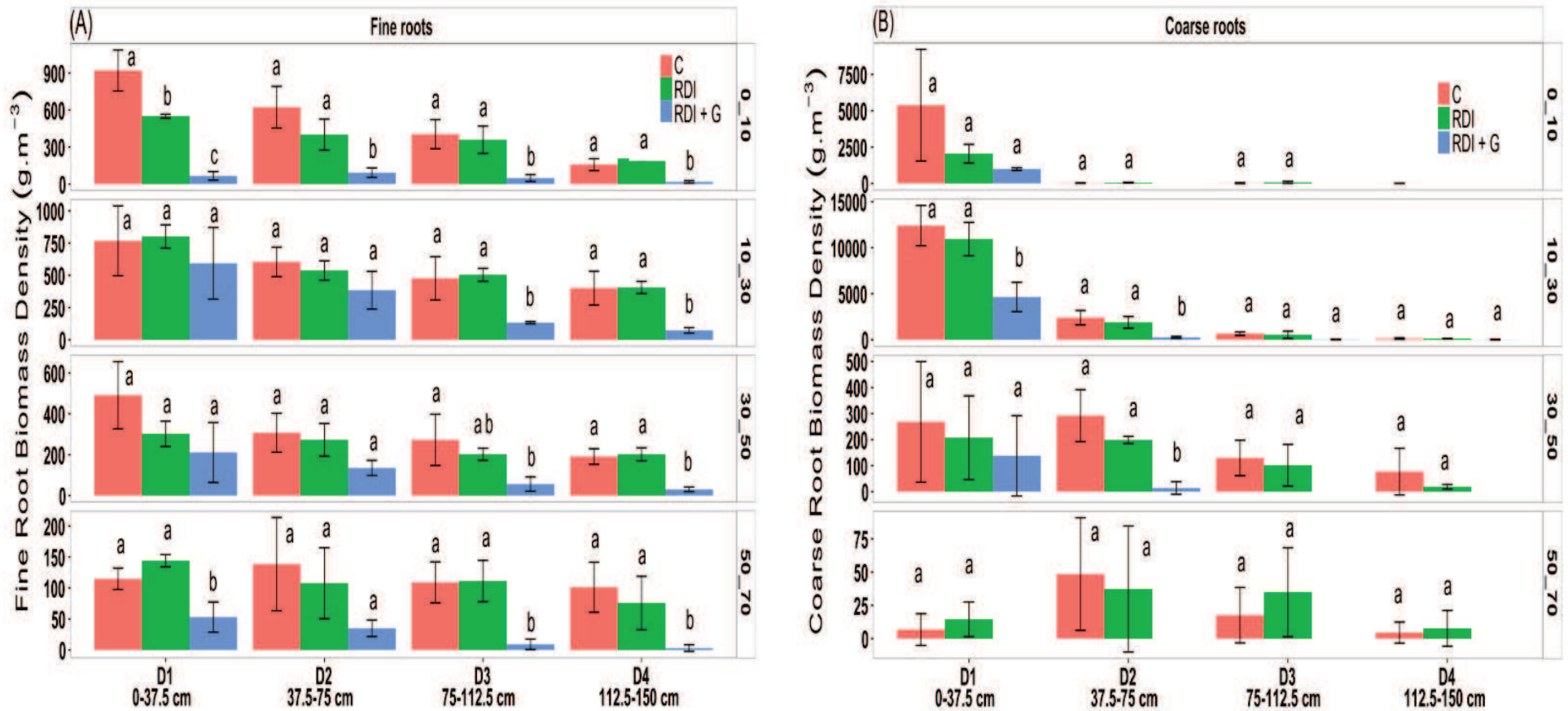


Figure 4.2: Mean (n=3) fine (<2mm) (A) and coarse (>2mm) (B) root biomass density per treatment per distance to the tree (D1 to D4) and per soil depth in 2015. Error bars are standard errors. C=control, RDI=regulated deficit irrigation and RDI + G= regulated deficit irrigation + grass. For better readability, y axes have different scaling in each soil horizon. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per soil horizon and distance (HSD Tukey test, p<0.05).

Coarse root growth occurred close to the tree trunk and within the first 30 cm of soil layer. For all treatments after two years of growth, 80% of RBD was distributed within 0 – 30 cm depth and within the 0 to 75 cm distance to the tree trunk (figure 4.2B). Neither water deficit nor grass competition had an effect on vertical relative RBD distribution (table 4.3).

Table 4.3: Relative Root biomass density distribution per horizon (% of total root biomass) in 2014 and 2015 coarse and fine roots pooled. No significant difference between treatments per soil depth per year was detected with an Anova ($p < 0.05$). C=control, RDI=regulated deficit irrigation and RDI + G= regulated deficit irrigation + grass.

Year	Soil horizon (cm)	Treatments		
		C	RDI	RDI + G
2014	0-10	20±3	25±8	29±8
	10-30	72±6	69±8	67±7
	30-50	7±3	6±3	4±5
	50-70	1±1	0.5±0.3	0±0
2015	0-10	26±7	17±2	15±2
	10-30	65±8	73±2	76±4
	30-50	7±1	7±1	7±3
	50-70	2±1	2±1	1±1

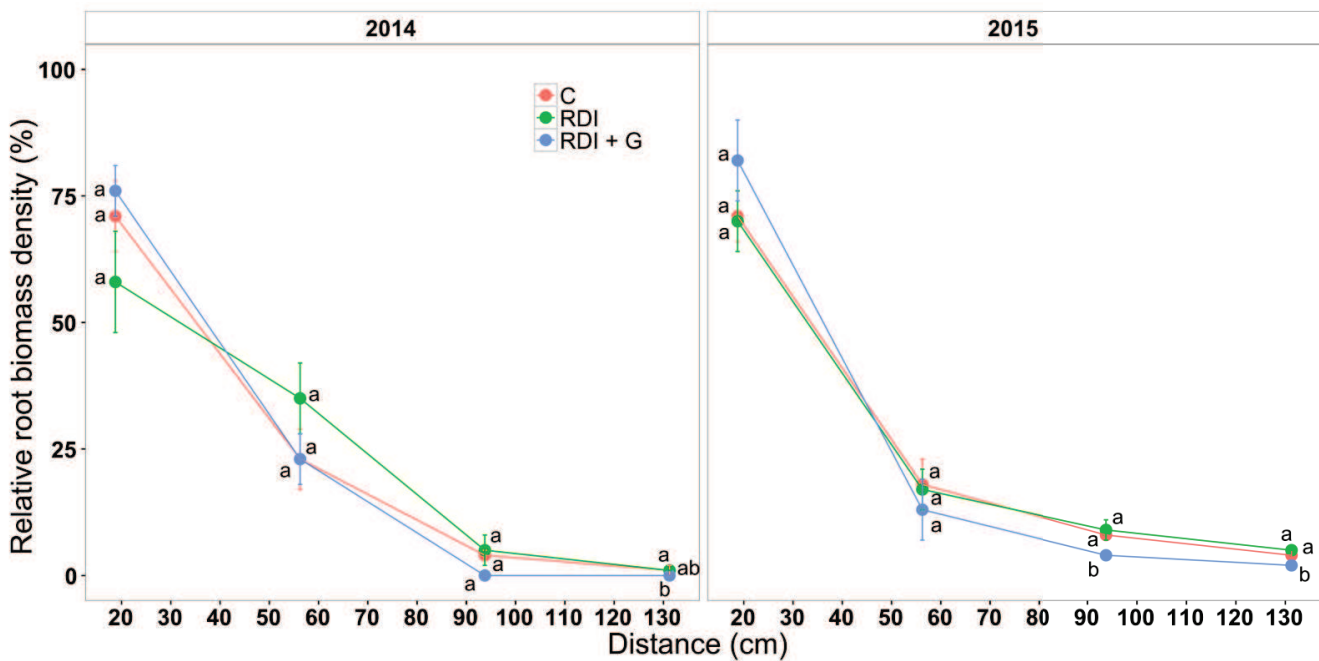


Figure 4.3: Mean relative root biomass density (%) per treatment per distance to the tree trunk per year. Error bars are standard deviation. Coarse (>2mm) and fine (<2mm) roots are pooled. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per distance (HSD Tukey test, $p < 0.05$). C=control, RDI=regulated deficit irrigation and RDI + G= regulated deficit irrigation + grass.

Grass competition did affect RBD horizontal distribution though, since no coarse roots had reached the middle of the inter-row in RDI + G in 2014 (no roots beyond 0.75m

away from the tree trunk) and the proportion of RBD further than 90 cm away from the tree was significantly lower than in C and RDI treatments in 2015 (figure 4.3).

For treatment RDI+C, the roots of the grass + legume mixture densely colonised the first 10 cm of the first soil horizon (figure 4.4) and grew up to 40 cm depth in places, probably due to pivot root of clover, suggesting that competition between tree and grass roots mainly took place in the first soil horizon (0-10cm).

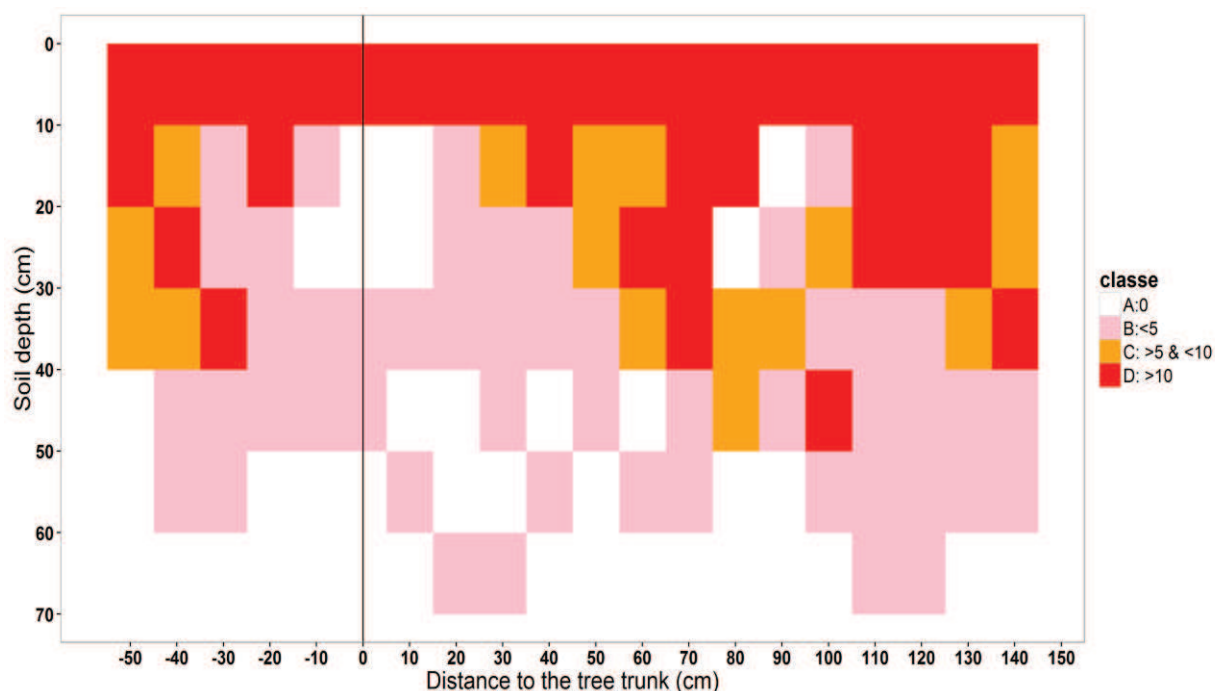


Figure 4.4: Root impacts map of the grass + legume mixture roots in 2015. The vertical line at 0 is the location of the peach tree trunk. Class A = no root impacts, B= less than 5 root impacts, C = between 5 and 10 root impacts and D = more than 10 root impacts.

3.2 Root/shoot ratio and specific root length

The bigger the tree, the more root biomass it produced, since root biomass was well correlated with total biomass ($R^2=0.99$) (figure 4.5). Despite the strong root biomass increase between 2014 and 2015 this relationship remained the same, suggesting that the carbon allocation pattern did not change in 2015 (figure 4.5). The decrease in root/shoot ratio observed in 2015 for all treatments (table 4.4) was not significant ($p<0.05$). Soil water deficit (RDI compared to C) as well as soil water deficit + grass competition (RDI+G compared to RDI) significantly reduced shoot biomass in both years, but only soil water deficit + grass competition reduced root biomass in both years (table 4.4). However, neither water deficit

nor grass competition significantly modified the carbon allocation pattern in both years, since root/shoot ratio was not significantly different between treatments (table 4.4).

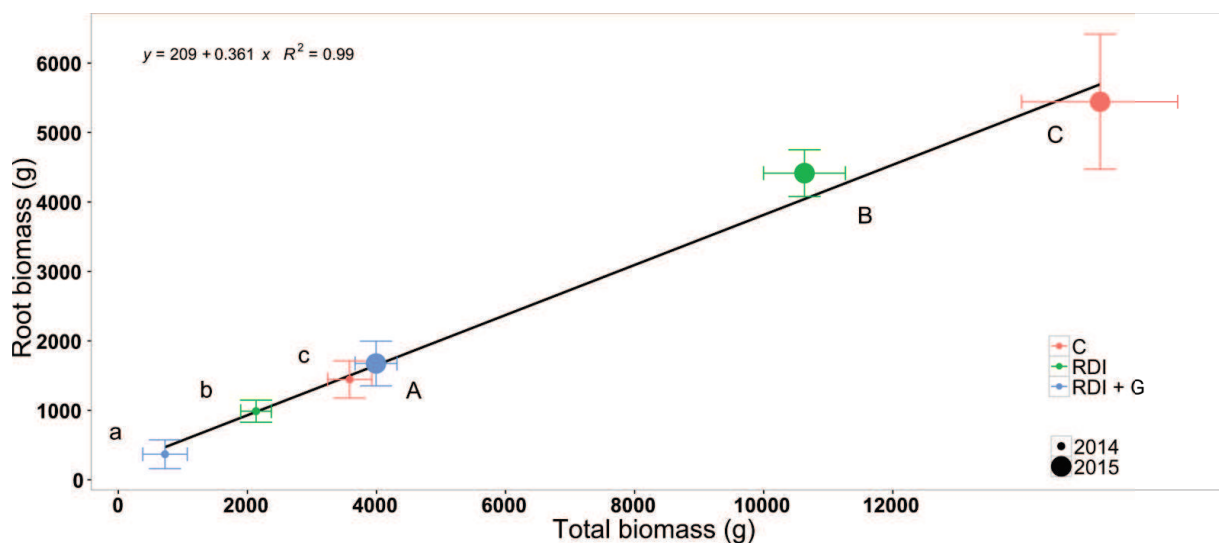


Figure 4.5: Mean root biomass (g) per treatment plotted against mean total tree biomass per treatment for both years. Error bars are standard error bars (n=3). Different small and capital letters indicate significant difference between treatments in 2014 and 2015 respectively (HSD Tukey test, $p < 0.05$). C=control, RDI=regulated deficit irrigation and RDI + G= regulated deficit irrigation + grass.

Table 4.4: Shoot, root and root/Shoot ratio per treatment per year (mean values \pm standard deviation, n=3). Different superscript letters indicate significant difference between treatments per year (HSD Tukey test, $p < 0.05$). C=control, RDI=regulated deficit irrigation and RDI + G= regulated deficit irrigation + grass.

Treatments	2014			2015		
	Shoot (g)	Root (g)	Root/Shoot ratio	Shoot (g)	Root (g)	Root/Shoot ratio
C	2140 \pm 183 ^a	1444 \pm 267 ^a	0.68 \pm 0.12 ^a	9769 \pm 651 ^a	5443 \pm 972 ^a	0.56 \pm 0.1 ^a
RDI	1146 \pm 112 ^b	988 \pm 159 ^a	0.86 \pm 0.11 ^a	6217 \pm 422 ^b	4415 \pm 337 ^a	0.71 \pm 0.06 ^a
RDI + G	355 \pm 140 ^c	368 \pm 207 ^b	0.97 \pm 0.28 ^a	2319 \pm 199 ^c	1674 \pm 322 ^b	0.73 \pm 0.18 ^a

Fine root SRL was not significantly affected by treatments but was significantly lower in 2015 than in 2014 for all treatments (Table 4.5).

3.3 Root length distribution

RLD is mainly accounted for by fine roots (figure 4.6 and 4.7), since in all treatments they represent more than 90% of total RLD. In 2014, fine roots had already reached the 50-70 cm horizon close to the tree in C and RDI and by the end of the second year, all treatments had colonized the 50-70 cm horizon over the whole Voronoi polygon area (figure 4.7 B). Fine roots were mainly growing away from the tree, since for all treatments after two

years of growth, 70% of RLD was distributed within 0 – 30 cm depth and 1.5m away from the tree, i.e. up to the middle of the inter-row (figure 4.7 B).

Table 4.5: Mean specific root length (m.g^{-1}) \pm standard deviation per year for each treatment (n=3).

Year	Treatments	SRL (m.g^{-1})
2014	C	9.6 \pm 7.7
	RDI	8.5 \pm 6.8
	RDI + G	10.8 \pm 13.8
2015	C	3.6 \pm 0.8
	RDI	4.3 \pm 1.2
	RDI + G	4.5 \pm 1.4

Significant differences in RLD distribution between treatments were already noticeable at the end of the first growing season (2014) and were enhanced at the end of the second one (2015). Grass competition excluded roots from the 0 – 10 cm horizon in RDI + G and as a result, less than 27% and 12% of RLD was located in the 0 – 10 cm in 2014 and 2015 respectively (figure 4.8). In contrast, C and RDI had significantly more roots (fine and coarse pooled) in the two first soil horizons, with 39% and 34% of roots in the C treatment and 35% and 40% of roots in the RDI treatment being within the 0 – 10 cm and 10 – 30 cm soil horizon respectively by the end of 2015. Tree fine roots in RDI + G did not grow as far away from the tree as in the other two treatments, 80% of fine RLD being found in the first 75cm away from the tree in RDI + G, as opposed to 63% and 61% in C and RDI respectively (figure 4.9).

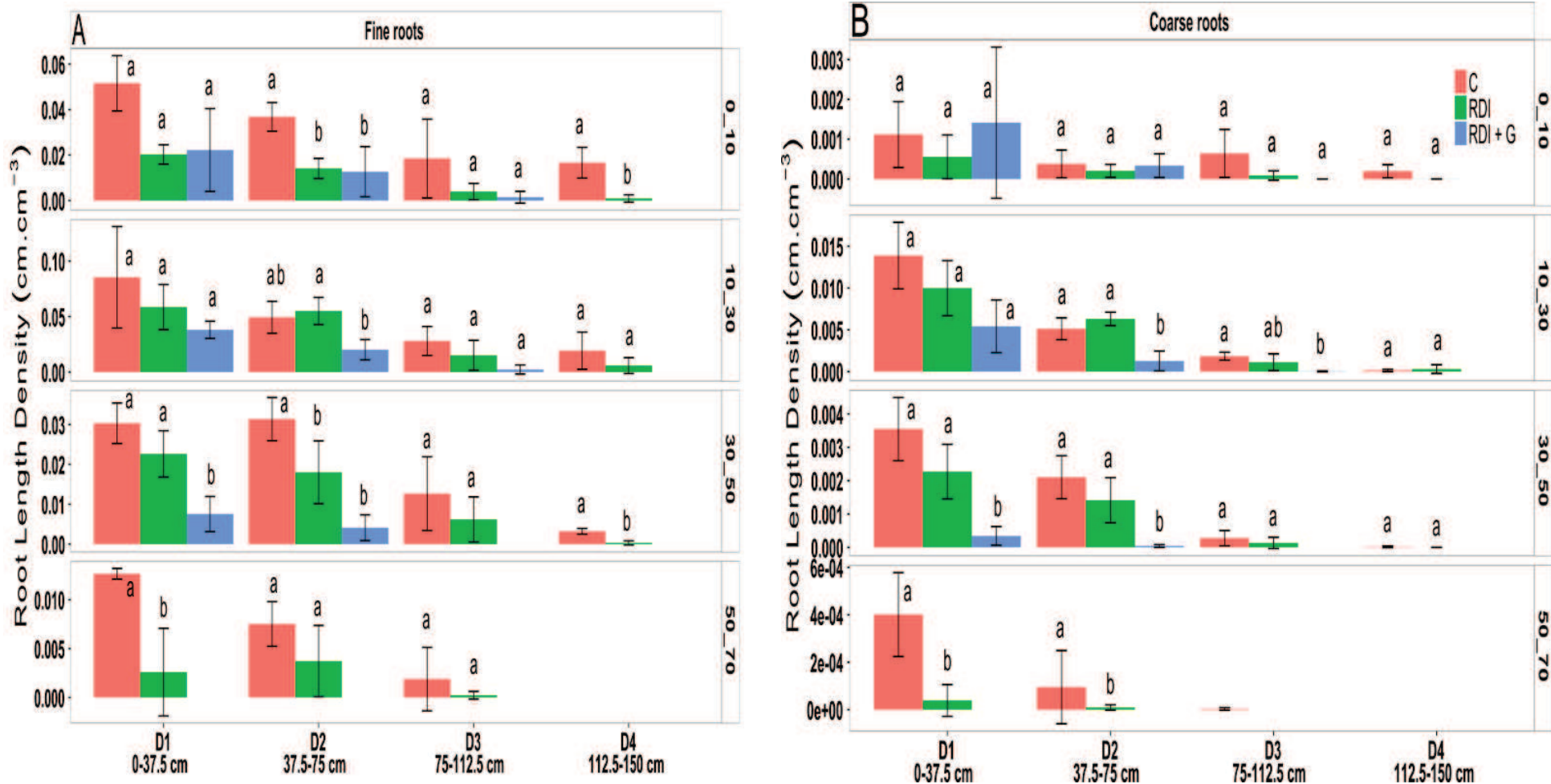


Figure 4.6: Mean (n=3) root length density for fine (<2mm) and coarse (>2mm) roots per treatment per distance to the tree (D1 to D4) and per soil depth in 2014. Error bars are standard errors. Y axis scales are different between fine and coarse roots. C=control, RDI=regulated deficit irrigation and RDI + G= regulated deficit irrigation + grass. For better readability, y axes have different scaling in each soil horizon. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per soil horizon and distance (HSD Tukey test, p<0.05).

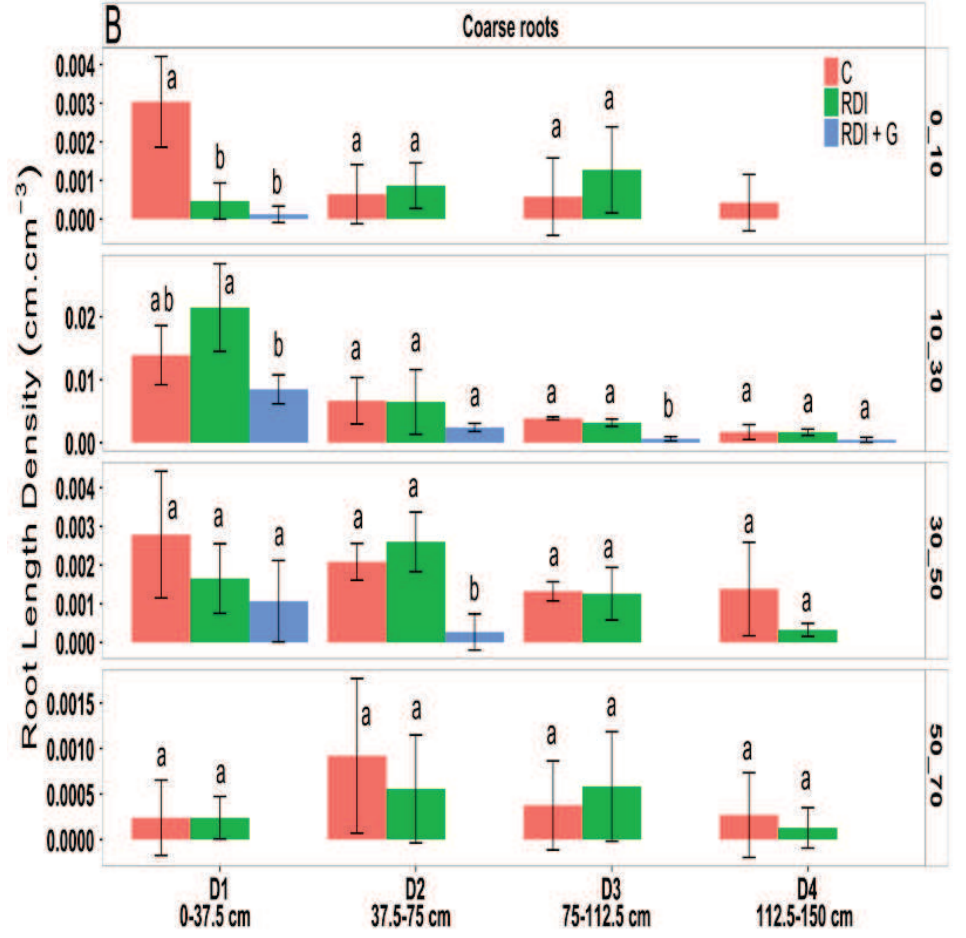
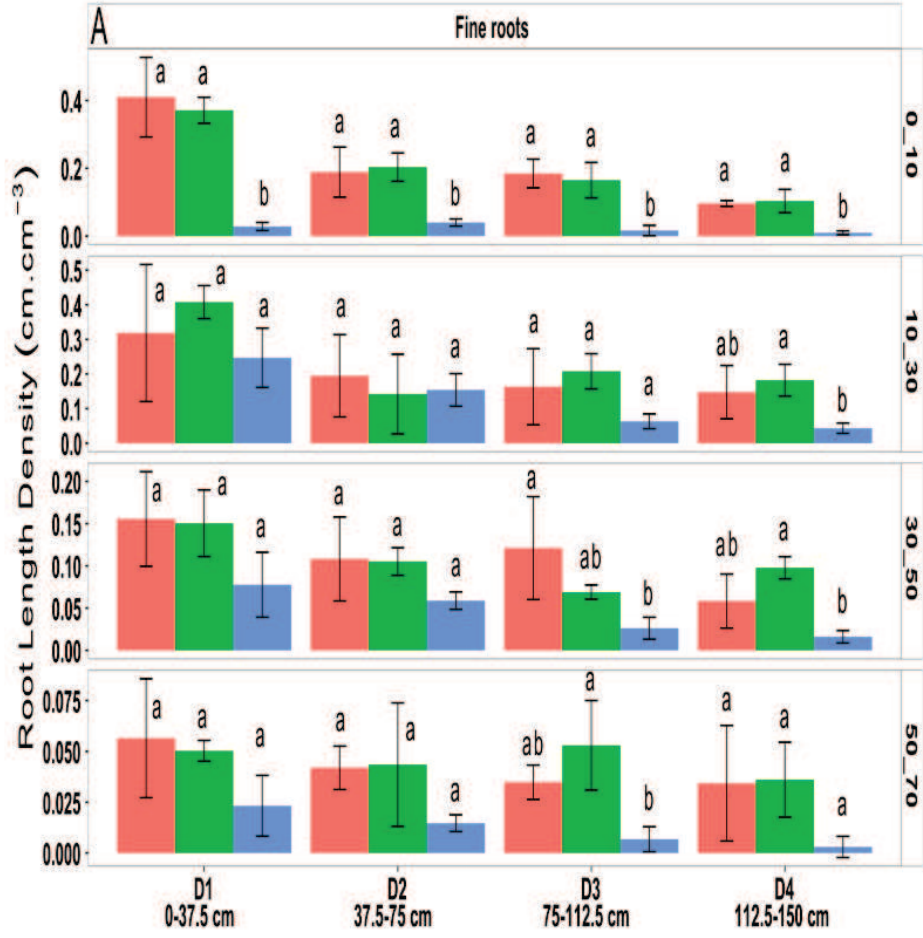


Figure 4.7: Mean (n=3) root length density for Coarse (>2mm) and fine (<2mm) roots per treatment per distance to the tree (D1 to D4) and per soil depth in 2015. Error bars are standard errors. Y axis scales are different between fine and coarse roots. C=control, RDI=regulated deficit irrigation and RDI + G= regulated deficit irrigation + grass. For better readability, y axes have different scaling in each soil horizon. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per soil horizon and distance (HSD Tukey test, p<0.05).

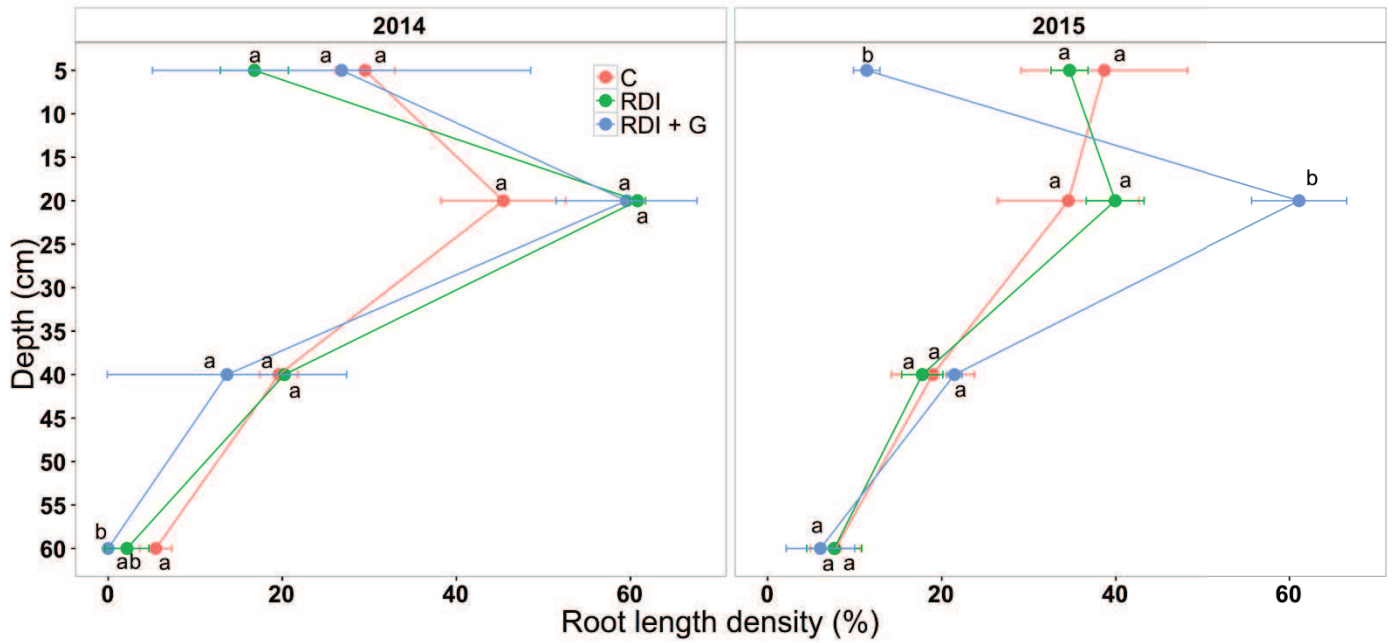


Figure 4.8: Mean root length density percentage per horizon per treatment per year. Error bars are standard errors. Coarse (>2mm) and fine (<2mm) roots are pooled. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per depth (HSD Tukey test, $p < 0.05$). C=control, RDI=regulated deficit irrigation and RDI + G= regulated deficit irrigation + grass.

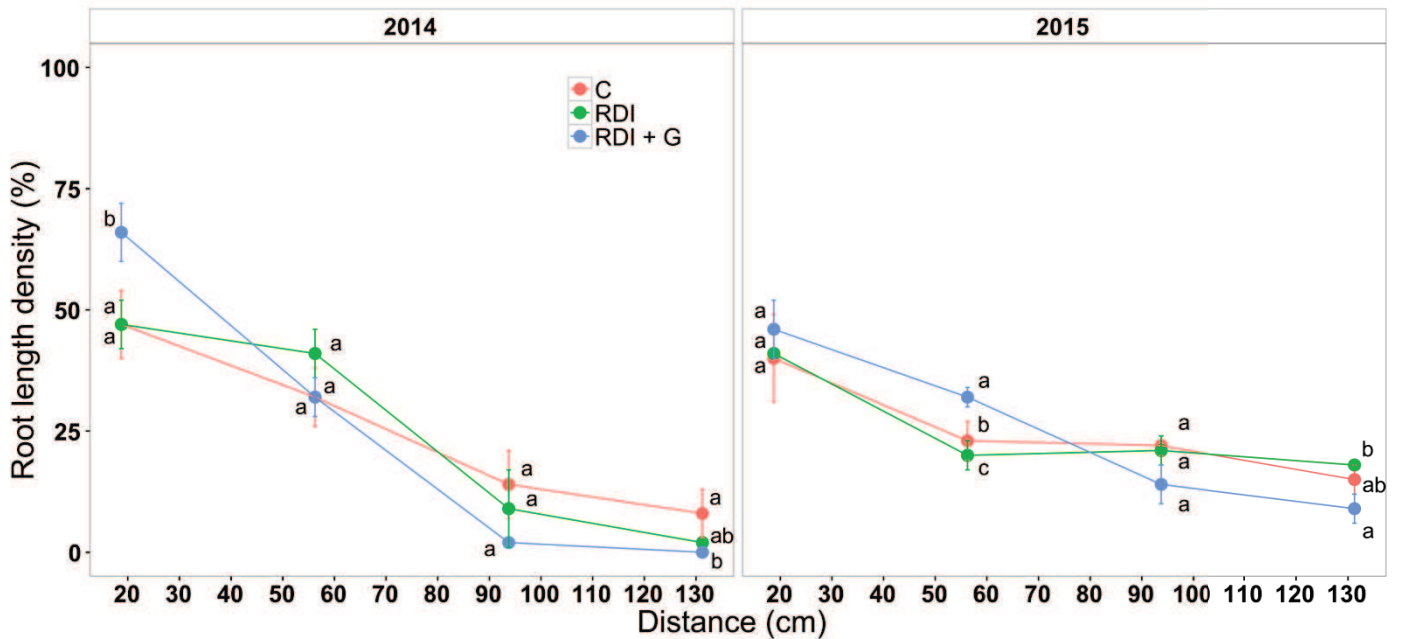


Figure 4.9: Mean root length density percentage per distance to the tree per treatment per year. Error bars are standard errors ($n=3$). Coarse (>2mm) and fine (<2mm) roots are pooled. Different superscript letters indicate significant difference between treatments per distance to the tree (HSD Tukey test, $p < 0.05$). C=control, RDI=regulated deficit irrigation and RDI + G= regulated deficit irrigation + grass.



Figure 4.10: Photographs of three uprooted trees per treatment in September 2015 after the second year of growth

The global root system architecture pattern is similar between treatments. Coarse first order laterals, branched on the taproot, were cut in the nursery but resumed into a horizontal growth after plantation (figure 4.10, photographs taken in September 2015 after the mechanical excavation) within the 30-50cm soil horizon. Coarse vertical secondary taproots had arisen from first order laterals within the 50-70cm horizon by the end of the second year (figure 4.11). Apart from one tree in the RDI + G treatments, we observed in all other trees that in each deepest voxel, few roots with a diameter lower than 5mm were growing beneath the 50-70 cm soil horizon by the end of the second year of growth (2015).



Figure 4.11: Excavated root system of a control tree in 2015 showing the emergence of secondary vertical taproots on first order horizontal coarse roots. Top: view from above; bottom: front view.

4 Discussion

4.1 Root growth pattern of young peach trees: C treatment

Our results show that the development of root system of the well irrigated peach trees after two years of growth was more plagiotropic than positively geotropic, and as a result were mostly found within the 10-30 cm soil horizon. Such results have been reported for other agroforestry systems, such as eucalypt/rice systems (Edberg, 2016). Black et al., 2010, compared five peach rootstocks rooting patterns and found that roots preferentially grew sub-horizontally within the first 60cm. It would be however misleading to attribute this feature to the sole peach rootstock architecture growing habit. Since root architecture is under the strong influence of local soil conditions such as soil compaction or resource availability (Bécel, 2010; Hodge, 2006; Jourdan and Rey, 1997), a tree species can exhibit different architecture types depending on the soil type in which it grows (Vennetier et al., 2014; Zanetti et al., 2014). The study of Yocum, 1937, showed that one-year old apple trees growing on clay loam soil had a more developed horizontal than vertical root growth pattern compared to loess soil, suggesting that soil texture and structure has an influence on root growth pattern. Nursery practices and plantation management also play a great part in the root growing habits of fruit trees. The peach tree root stock used in this study is Montclar (*Prunus persica*, L.), known to have a typical tap root system, but since this tap root was cut in the nursery, its root system which developed during one year in the nursery was made of first order lateral roots which had emerged from the cut taproot. As pointed out by Fitter, (1987), since lateral roots arise from the pericycle layer and have to go through the cortex to emerge, we can expect them to take the shortest path and therefore emerge at a 90° angle (Hodge et al., 2009). Emerging at a 90° angle from a vertical taproot implies that those first order laterals start their growth horizontally and only local soil conditions would change their orientation. When trees were transplanted out of the nursery for on-site plantation, they had indeed a well-developed root system mainly composed of coarse plagiotropic lateral roots. Plantation then influenced even more this plagiotropic orientation since when trees were positioned in the hand-dug plantation holes, roots were involuntarily pushed down against the bottom of the hole and as a result pushed up by soil and bent horizontally. One way to avoid this drawback caused by plantation is to actually sow peaches pits to establish the orchard and graft directly in the field the desired scion on the following year one-year shoots. It has the advantage over the bench grafting method to let the tree

develop its natural root system and tap root in the field and is a technique that should be experimented in future agroforestry experiments aiming at separating root systems.

Only few roots and mainly fine roots started to grow below 0.7m by the end of the second year, but these roots may play an important role in the tree water and nutrient uptake (Glenn and Welker, 1993a; Paltineanu et al., 2016). Indeed, trees have been shown to switch water uptake from top soil to deep soil as the top soil dries out. Nippgen et al., (2016), showed in a rubber plantation that by the end of the dry season, more than half of the water transpired by the trees originated from soil layers below 1.7m. In our experimental orchard, soil water content measurements in 2015 showed that C trees started to take up water in soil horizons below 0.7m as soon as irrigation was stopped, up to 1.20m (Forey, 2016). This suggests that the few roots that were growing below 0.7m had probably developed and ramified in the wetter deep soil horizons, as depicted by (Kutschera and Lichtenegger, 1960).

According to Harris, (1992), root/shoot ratio for most adult trees under normal condition fall between 0.2 to 0.16. In temperate oak forests, Mokany et al., (2006) found median values of 0.3. Our values for the control peach trees were much higher, probably because trees were young. It has indeed been shown that root/shoot ratio is related to ontogenetic traits and is high when trees are young, i.e. root growth is favoured over shoot growth, but decreases with age and height (Cao and Ohkubo, 1998; Mokany et al., 2006). We observed a fourfold increase in root biomass and root length during the second year. Atkinson (1983), showed on a 10 year experiment on defruited apple trees grown under grass that new root growth was much higher in the first two years after plantation than any other year thereafter. In our case both root and shoot growth were more important during the second year after plantation, leading to no change in the allometric relationship between root and shoot growth suggesting that root growth was not favoured over shoot growth in young peach trees of our study. As opposed to natural trees, peach trees are pruned at the end of every season of growth, and this favour shoot growth the following season, maybe counterbalancing the natural pattern of younger trees having a higher root/shoot ratio. Mediene et al., (2002), showed in one year old peach trees that after a severe pruning mimicking commercial practices, root/shoot ratio was restored to its initial value (before pruning) in 41 days, suggesting that shoot growth was favoured over root

growth to restore the balance between the two compartments, functioning which cannot lead to an increase of the root/shoot ratio observed before pruning.

4.2 Effects of moderate soil water deficit on peach tree root growth after plantation: C vs RDI

Even though root/shoot ratio was higher in RDI than in C in both years, the difference was not significant, suggesting that water deficit did not favour root growth over shoot growth as we hypothesized. In peach seedlings, Steinberg (1990), showed a significant increase of root/shoot ratio (from 0.4 to 0.6) with a 50% irrigation reduction regime. In our experiment, root/shoot ratio was in 2014 also increased by 0.2 with a 50% irrigation reduction treatment, and only by 0.1 in 2015 with a 25% reduction in irrigation. The fact that root/shoot ratio did not increase as much in 2015 suggests that the level of water deficit was not high enough to induce a switch in the carbon allocation pattern. Another explanation lies in the ontogenetic drift of the root/shoot ratio, i.e. its natural allometric decrease as perennial plants age (Chalmers and Van den Ende, 1975), which would counterbalance its expected increase induced by water deficit by driving it in the opposite direction. Moreover, since the root excavation sampling method in 2015 led to an overestimation of the total root biomass, we can assume that the real root/shoot ratio values in each treatment in 2015 were actually less than the ones we calculated. In this case, the root/shoot ratio in each treatment would have actually decreased the second year of growth, in agreement with the ontogenetic drift hypothesis.

The distribution pattern of roots both horizontally and vertically was not affected by water deficit when comparing it in RDI versus C treatment, and the fine roots in RDI grew mainly close to the soil surface. The first explanation lies in the fact that secondary vertical root growth was only at its beginning (see next section) and not at its full potential after two years of growth, and as a result water deficit did not have enough material to act upon. The second explanation lies in the fact that the canvas used as soil cover in RDI probably maintained high water availability in the top soil over the whole orchard floor area, even outside of the wetted zone of the drip emitters. As a result, fine roots growth may have been enhanced in the topsoil horizon in response to this high water availability, as it is a well-known behaviour of the highly plastic fine roots (Hodge, 2006).

According to the optimal partitioning theory, stating that plants allocate resources among organs to optimize growth (Comas et al., 2013), roots are expected to optimise their foraging capacity in case of a water stress by investing more in root length for a given biomass. As a result, SRL is expected to increase as water stress increases, and to decrease as water stress decreases. Our results show that SRL significantly decreased in 2015 as compared to 2014, confirming that soil water deficit experienced by the plant was lower and shorter in 2015.

4.3 Effects of grass competition on peach tree root growth: RDI + G vs RDI

Tree roots were excluded from the 0-10cm soil horizon under the grass cover as shown in other studies (Black et al., 2010; Tworkoski and Glenn, 2001). Tree root growth reduction under the grass cover was expected to happen due to competition for water, as it is a well-known effect of cover-crop competition in orchards, especially on young trees (Black et al., 2010; Yocum, 1937). However, we expected tree roots not only to be excluded from the top soil horizon but also to be redirected towards deeper soil horizon without a reduction of total root biomass as the soil water deficit experienced were similar in RDI+G and RDI. Yet, RDI + G trees were 3 times smaller than RDI suggesting that shoot and root biomass reduction in RDI + G was mainly caused by grass competition. This strong effect on tree roots suggests a very competitive behaviour of the grass, which can be explained by (i) the full coverage of the grass over the entire orchard floor and (ii) the species choice, which determine the rooting density and the effective rooting depth, and hence the intensity of competition. The classical experiment of (Yocum, 1937), in which apple scion were intercropped with corn at three different spacing, showed that lateral reduction in root growth increased with the proximity of the corn and that lateral roots turned downward when reaching the corn, but that apple tree roots grew deeper when corn was closest (1m) than farthest (2m), after two years of growth. Moreover, root systems were not reduced by corn competition whereas both the roots and shoots of trees intercropped with sod mulch were. Since lateral growth mainly occurred in the vegetation free space between the trees and the corn, i.e. while corn was not competing for water, this suggests that a full cover such as a sod mulch or in our case a grass + legume cover is too competitive for water than an intercrop spaced apart from the tree and does not leave enough room for the root system to grow at its full potential. Glenn and Welker, (1993b), also suggested on peach trees that partial cover by grass is less detrimental to peach trees growth than a uniform cover. But the

competition intensity of a total cover will vary between species, and the species mixture we chose in this study (*Festuca ovina*, *Festuca rubra* and *Trifolium repens*) may have been too competitive or not managed enough (more frequent mowing) so as to reduce competition. Parker and Meyer (1996), showed in an experiment on peach trees planted and grown for four years in 5 different covers grown completely under the trees that a cover of *Muhlenbergia schreberi*, a stoloniferous lawn grass, did not reduced root growth compared to bare soil, whereas spontaneous weed and *Paspalum notatum* covers were the most competitive, *Bromus* and *Eremochloa ophiuroides* covers being intermediate.

Moreover, the roots of the grass + legume mixture in our experiment had so densely colonized the 0-10 cm soil horizon that we can assume that tree roots were impacted by two types of competition: (i) a direct effect for space and (ii) an indirect effect for resource scarcity (water), both impacting the shoots, which then impacted the roots by retroaction. The restriction of soil volume available for root exploration has been shown to reduce shoot growth in pot experiments because of the growth dynamic imbalance between the growing shoots and the restricted roots: roots cannot provide enough water to the transpiring yet unimpeded growth of the shoots, and as a results shoots stomata close and growth stops (Tschaplinski and Blake, 1985); growth and hence carbon fixation being stopped, root growth is in turned stunted. In field conditions, a groundcover grass reduces the soil volume for root exploration in much the same way as a pot and produces a similar effect of reduced shoot growth (Williamson et al., 1992) and it has even been advocated as a method of controlling excessive tree vigour (Glenn et al., 1996a; Tworkoski and Glenn, 2010). The other effect of grass is to take up water in soil horizons shared with the peach tree, especially in the inter-row outside of the irrigated zone where water taken up by grass is not replaced by irrigation. In this zone, tree roots eventually encounter dry soil conditions up to the point where the soil water potential threshold at which hormonal signals such as ABA are sent to the shoots in order to close stomata and stop transpiration is reached (Davies and Hartung, 2004). Carbon fixation is then stopped and root growth retroactively stunted. Those two effects of the grass competition on the tree functioning were combined in our study and enhanced by the fact that root volume restriction occurred over the whole tree rooting area due to the continuous pattern of the grass groundcover and by the fact that peach tree roots could share drying soil horizons with the grass due to the localised drip irrigation.

We hypothesised that it would be easier to manipulate the tree root growing habits in young trees, those being more plastic than old ones with an already established root system. Results from Schaller et al., 2001 (cited in Schroth et al. (2007)) on the effects of a grass barrier on 8 month old *Cardia alliodora* saplings root growth suggest that tree root systems can be manipulated at an early development stage at least on a horizontal direction. However, peach trees in our experiment may have been very responsive to grass competition because of their young age. Wang et al. (2014), showed that 3 years old jujube trees had a more important rooting depth reduction due to wheat competition than 5 and 7 years old ones, suggesting that young trees are indeed more sensitive than old ones to intercrop root competition. In peach orchard experiments, with different ground covers and peach tree ages, it was shown that old peach trees are less sensitive to water competition than young ones, since their root system is already established in soil horizons deeper than the ones in which the roots of the cover crop grow (Glenn et al., 1996b; Tworokski and Glenn, 2001). This suggests that water competition at an early stage of growth may not allow the production of the root biomass potential necessary for sustaining growth at depth. However, the effect of water deficit depends on its intensity, duration and tree's phenological stage of application (Forey et al., 2016). In RDI + G in 2014, water deficit was moderate but it lasted twice longer and was applied 2 months after budburst and one month earlier than in RDI. A reduction of leaf area hindering optimal carbon assimilation and growth, and carbon reserves storing for the following year growth was then observed in this treatment. So not only tree biomass was reduced during the first year, but they also suffered in 2015 from a carry-over effect of the preceding year, and resumed their growth with less potential to establish an optimal light interception canopy. Applying a moderate water deficit at a later phenological stage after canopy establishment and not inhibitory to photosynthesis might hence be a possibility to allow for enough carbon assimilation to sustain root growth at depth in young trees after plantation.

4.4 Effects of water deficit combined with grass competition on peach tree root growth: RDI + G vs C

It has been reported that water deficit promotes root growth in deeper soil horizons (Abrisqueta et al., 2008; Atucha et al., 2013; Contador et al., 2015). We therefore expected water deficit combined with grass competition in the top soil horizon to promote deeper root growth but this was not the case. There are two main explanations for this. Firstly, in

order to exhibit root growth in deeper soil horizons, the tree must have enough carbon to grow. The strong reduction in root biomass of the RDI + G trees did not leave the roots with enough carbon to invest in deep root growth below 30cm depth. This suggests that the effects of water deficit and grass competition are too strong when they are combined. One way of alleviating the effect of the combination could be to manage grass more finely, by limiting its growth by frequent mowing to reduce its impact on trees or by choosing species less competitive than the ones used in this study. Secondly, growth at depth is the result of two root behaviours: the emission of second order vertical taproots and the change in orientation of plagiotropic roots. In our study, secondary vertical coarse roots emerging from the plagiotropic first order laterals was observed only at the end of the second year. Then, new tap roots develop from plagiotropic first order laterals (Carlson et al., 1988) only when trees have reached a size large enough (Drénou, 2006). Moreover, lateral roots start in most plants by growing horizontally and change from plagiotropic orientation to a positively geotropic one as they grow in order to increase the volume of foraged soil (Fitter, 1987; Malamy, 2005). Our results actually suggest that downwards growth in fruit trees extracted from nursery is a secondary growth process which cannot be expected to take place before the end of the second year after plantation.

5 Conclusion

Our objective was to test the hypothesis that tree root growth can be manipulated through grass competition and water deficit in young peach trees after plantation. We showed that deeper root growth can be promoted by direct and indirect competition, but that young peach trees are very sensitive to competition. This can lead to a situation where carbon stock is so reduced that roots are not able to grow in deeper soil horizon than roots of trees without competition, especially when water deficit is applied consecutively two years in a row. We also showed that in peach trees whose rootstock taproot has been cut in nursery, secondary vertical growth is a process occurring only after two years of growth in the field, and that growth at depth cannot be expected to take place before that, unless the angle of the primary plagiotropic roots is changed, which did not seem to be the case in our experiment. However, Glenn et al. (1996a), showed on a 6 years experiment that trees in competition with grass covers were set back during the early years but adapted to grass competition over time. Our two years experiment showed that grass competition did indeed

stunt the growth of our young peach trees. It would be interesting though to carry on the experiment to see whether trees would recover and adapt over time.

Acknowledgments

This work was supported by the Fondation de France. We would like to thank the UMR System and UE Diascope staffs for their technical support.

Chapitre 5 Des jeunes pêchers de deux ans peuvent prélever de l'eau à une profondeur plus importante que celle estimée par l'observation des racines

Ce chapitre rédigé en anglais correspond à un article qui sera soumis à la revue "Plant and Soil" et est résumé en français ci-dessous.

Ce chapitre porte sur la dynamique de l'eau du sol et des prélèvements en eau des arbres et de l'enherbement en relation avec leur profondeur d'enracinement. Le premier objectif de cette étude est de tester l'hypothèse selon laquelle dans un sol avec un horizon à structure contraignante pour la pénétration des racines d'annuelles, les arbres de par leur caractère pérenne, émettront des racines au-dessous de cet horizon à partir d'un certain âge et auront ainsi accès à une ressource (en eau) à laquelle l'annuelle n'a pas accès.

Trois résultats principaux ressortent de cette étude:

- Les jeunes pêchers de deux ans en condition hydrique non limitante (sol maintenu à la capacité au champ) émettent des racines inférieures à 2 mm de diamètre en dessous de 0.7 m (profondeur d'excavation maximale) capables de prélever de l'eau jusqu'à 2 m de profondeur. Ces racines de faible diamètre ne représentent pourtant qu'une faible proportion du système racinaire totale (5%).

Cela est dû au fait que les racines peuvent s'allonger en conservant leur diamètre, ce qui explique que des racines de faible diamètre peuvent s'allonger sur une distance d' 1.3 m et également au phénomène de remontées capillaires qui peut se produire sur un front de 0.4 m. Les racines n'ont ainsi qu'à être physiquement présentes à 1.6 m de profondeur pour prélever de l'eau jusqu'à 2 m.

- La quantité d'eau transpirée par les pêchers a été simulée par couche de sol à l'aide d'un modèle de bilan hydrique et montre que seulement 20% de l'eau totale transpirée provient des couches de sol inférieures à 0.8m.

Cette faible consommation d'eau des couches profondes pourtant à forte capacité de rétention en eau au vu de leur texture est probablement due au fait que les racines des pêchers sont en faible quantité à ces profondeurs après seulement deux ans de croissance. En

revanche, la consommation d'eau profonde par ces pêchers augmentera chaque année au fur et à mesure de leur croissance jusqu'à maturité.

- Les racines des pêchers ont commencé à traverser l'horizon caillouteux au bout de deux ans de croissance, alors que les racines de l'enherbement ne l'ont pas atteint.

Cela peut s'expliquer par le développement de chacune des espèces, l'enherbement annuel n'ayant pas le temps de se développer plus bas, au contraire de l'arbre. Les cultures annuelles telles que le coton ou le pois chiche développent au contraire des enracinements jusqu'à 1.5 m de profondeur lorsque les sols sont profonds. On peut cependant faire l'hypothèse que ces espèces annuelles ne développeront pas un enracinement si profond dans un sol possédant un sol caillouteux superficiel difficile à la pénétration sur une année de croissance, au contraire de l'arbre qui le pénétrera au fil des années, et qu'ainsi une telle structure de sol peut être favorable à l'implantation d'un système agroforestier.

Two years-old peach trees may extract water deeper than estimated with root observation (to be submitted to Plant and Soil)

Oswaldo Forey, Aurélie Metay, Nicolas Bertrand & Jacques Wery

Abstract

The aim of this study was to test the hypotheses that 2 years old peach trees roots can extract deep soil water and that a shallow stony soil horizon can increase the spatial complementarity of an agroforestry system by segregating the root systems of the two species. The experiment took place in a two years old peach (*Prunus persica*, L.) tree orchard on a soil with a 0.5 m deep stony soil horizon. Soil water was measured every fortnight both on the row and on the inter-row every 0.2 m depth and up to 3 m depth. The contribution of each 0.2m thick soil layer to tree transpiration was simulated with a 2D water budget model (Bis_Wat). Tree roots were growing through the stony soil horizon and accessing water below after two years of growth. Water uptake was measured up to 1.6 m depth but 85% of the tree water uptake occurred within the first 0.8 m of soil. Our results suggest that a soil with a stony soil horizon can favour the segregation of root systems between the perennial trees and the annual intercrop in an agroforestry system and could therefore be an asset to optimise soil water uptake.

1 Introduction

In mechanized agriculture there is a growing interest in sylvo-arable agroforestry, i.e. the association of perennial trees with annual intercrops (Eichhorn et al., 2006). This combination leads, through time, to a differential root growth pattern between the two species, since trees increase in size each year, at least for the root system and the trunk for fruit trees which are pruned, and therefore its capacity to explore a soil volume also increases, whereas the annual intercrop is harvested and sown again each year thereby limiting its soil volume exploration, especially for the deep soil layers. It is therefore hypothesised that after some year tree roots will have access to deep soil horizons not explored by the intercrop roots. But this segregation of the two species root systems does not systematically happen since tree roots, like roots of all plants, preferentially develop in the surface soil horizons, richer in water and nutrients. However, in agroforestry systems,

soil resource competition between the two species is believed to favour vertical root segregation, especially if soil resources are available to the tree roots at depth (Cardinael et al., 2015; Isaac et al., 2014; Noordwijk et al., 2015).

In the Languedoc Mediterranean alluvial soils (southern France), on which peach tree production is common, it is very frequent to find a stony soil horizon at shallow depth (i.e. 60cm) (Bordas, 1954). Those soil horizons can get very dry and harden as soil water is depleted (Bordas, 1954) and can therefore limit fine root growth, since soil impedance is one of the most hindering factor for root growth (Becel, 2010). Roots of annual plants could reach this unfavourable soil horizon but since their growth is limited by their short lifespan, root growth is likely to occur preferentially in the more favourable shallow soil horizons above. Tree root growth would also preferentially occur in the more favourable shallow soil horizons but competition with intercrop roots may force them to allocate some resources for growth in the unfavourable stony soil horizon below. In addition, root growth is very plastic and during the year, root growth can be rapidly switched towards richer soil zones when others are depleted in nutrient or water (Hodge, 2006). After a rainfall event that would recharge the whole soil profile over the rooting zone, soil water is firstly depleted in the shallow soil horizons (Plamboeck et al., 1999; Rambal, 1984) where gravimetric potential is lower and fine root density is higher than in deeper soil horizons. During a soil water extraction period soil water becomes progressively available only in deeper soil horizon and root growth is redirected towards these horizons (Kulmatiski and Beard, 2013). Therefore we can expect that with time, each yearly increase in the growth of tree roots through this stony soil horizon would eventually lead to its penetration and the colonisation of the horizon beneath the stony layer. Provided the latter is more favourable to root growth and provides resources, we can expect tree roots to thrive in it, leaving more space in the shallow soil horizon for the annual intercrop roots.

Deep roots, i.e. roots growing below 1m, can account in dry situations from 20% to 50% of total water uptake (Giambelluca et al., 2016; Markewitz et al., 2010). The presence of deep roots can be attested by direct observation, but assessing root presences in deep soil horizon is often nor possible not done accurately enough, especially below a stony soil layer. On the other hand, accessing deep soil water content variations can be done with a soil moisture measurement apparatus such as a neutron probe (Dobriyal et al., 2012). Deep root presence can therefore be inferred from deep soil water variations, providing that a

measured decrease in soil water is not the result of other mechanisms than root uptake, such as soil evaporation, slow drainage or subsurface lateral flows. Since in deep soil horizons, there is no soil evaporation, we can expect that a significant deep water decrease could only be the result of water uptake by tree roots to sustain plant transpiration (Lacape et al., 1998; Pellegrino et al., 2004). In this respect, soil water measurement with neutron probes are very useful, since they allow very deep soil water measurement with very few soil disturbance, providing that the soil can be drilled for the access tube installation thanks to specific equipment (Pellegrino et al., 2004). Capacitance probes methods require on the contrary that a pit should be dug in order to install the probes horizontally at each of the desired depths, which requires a lot of probes and a lot of digging work especially since treatments have to be replicated, and is also quite disturbing for root growth. Yet, since soil water measurements are logically localized around the probe, whatever apparatus is used, it only gives information on the depth at which a plant can take up water but not on its quantity. The estimation of the quantity of water taken up in each soil horizon requires knowing the rooting pattern and dynamic of the tree in the soil, since water uptake in each soil horizon depends on the quantity of roots within. In this respect, a water balance model such as the Bis_Wat model (Bertrand et al., 2015) which takes into account the root growth dynamic within the soil could be a great asset to estimate the proportion and the dynamics of tree transpiration in each soil horizon (Ogle et al., 2004).

The aim of this study was to test the following hypothesis: (i) roots of two-years old peach trees can extract water in deep soil horizons (deeper than 1m) and (ii) in an agroforestry system on a soil with a shallow stony horizon and as the system ages, the roots of the trees will eventually grow through the hardened but yet penetrable stony soil horizon and access soil water reserve inaccessible to the intercropped annual.

2 Material and methods

2.1 Study site and experimental layout

This study was part of another field study aiming at modifying tree root growth pattern through water deficit and grass competition (Forey et al., submitted). It was conducted in 2015 on two years old peach trees with or without intercropping, at the INRA experimental station in Montpellier Southern France (43.610533 N, 3.981312 E). The soil was a clay loam with a stony soil horizon occurring between 45 and 100cm depth and locally

known as "taparas". The 2000 m² experimental peach trees orchard was planted in January 2014, with 475 trees at a 1.5 × 3 m spacing (2375 trees.ha⁻¹) and a north-south orientation. Tree density was four times higher than in commercial plantation in order to have a more homogeneous colonization of soil by the roots around the soil water measurement probes. The peach scion used was "Summerlady" (*Prunus persica*, L.) grafted on "Monctlar" rootstock (*Prunus persica*, L.). A Latin square design composed of three treatments replicated three times (9 elementary plots) was used: (i) C, a full irrigation control treatment with no intercropping (soil covered with a canvas), (ii) RDI, a deficit irrigation treatment scheduled with tensiometers with no intercropping (soil covered with a canvas) and (iii) RDI+G, the same deficit irrigation treatment with a groundcover of grass-legume mixture (*Festuca ovina* + *Festuca rubra*+ *Trifolium repens*+ *Trifolium subterraneum*) continuous on the whole orchard floor (that we will call hereafter "grass") (Forey et al., 2016). Each elementary plot held 35 trees and elementary plots were delimited by one adjacent tree row.

2.2 Irrigation scheduling and soil water content monitoring

Soil water potential at 40 cm depth within the root zone was monitored with tensiometers (SM 2000, SDEC France) 40 cm apart from the tree trunk and drip irrigation (four 4l.h⁻¹ drip emitters per tree, two emitters on each side of the tree) was applied according to tensiometers readings (manual readings every 1-3 days). It allowed to maintain soil water potential between -0.01 and -0.02 MPa in C (no soil water deficit for the plant) and between -0.04 and -0.06 MPa in RDI and RDI+G (moderate soil water deficit) in order to create a soil water deficit sufficient to limit shoot growth without impacting net photosynthesis (Forey et al., 2016). These water deficits were applied the year of tree plantation (2014) and repeated in 2015 on the same plots.

Soil water content was measured in the row and in the inter-row in each elementary plot fortnightly with a neutron probe (CPN, model: 503 DR) every 20cm down to 3m depth, depending of the local soil context (in some elementary plot the soil could not be drilled down to 3m because of pebbles). The neutron probe was parameterized with soil bulk density values measured with a gamma probe (CPN, model: 501 DR) and gravimetric measurements of soil water content at the beginning of the experiment.

Daily rain and calculated ET_0 (Penman) were collected from an automatic weather station located 300 m from the study site.

2.3 Soil texture and structure characterization

Three sources of data were used to characterise the soil texture profile of the orchard over 3m depth: (i) the description of a 2m soil trench profile along with a soil sample textural analysis, (ii) the observation of the photographs of the 180 samples taken out of the 18 holes dug for neutron probe access tube installation and the soil textural analysis of subsamples at four depths (0.5-0.5m, 0.5-0.9 m, 0.9-2.3 m and 2.3-2.9 m), and (iii) soil textural analysis of soil samples taken randomly over the whole orchard at three depths (0-0.3 m, 0.3-0.50 m, 0.5-0.7 m) before plantation.

The soil of the orchard being characterised by the presence of a stony horizon around 0.5 m depth, we described the variability of the depth of this horizon using three sources of data: (i) the observation of the soil samples taken every 0.2 m in the two neutron probe access tubes holes of each elementary plot (ii) the description of the 1m deep soil profiles trenches dug in the nine elementary plots in 2015 and (iii) the description of the soil profiles in the 0.7 m deep pits dug during the 2015 and 2016 root excavation campaign in the nine elementary plots (Forey et al., 2016 (submitted)).

2.4 Roots observation

Roots were excavated at the end of the growing season during vegetation dormancy on three trees per treatments, i.e. in January/February 2016 using the trench method (Weaver, 1926; Yocum, 1937) combined with the Voronoi polygon volumetric soil-root sample method (Levillain et al., 2011; Snowdon et al., 2002), as described in Forey et al., 2016 (submitted). Since it was not possible to excavate soil below 0.7m because of the stony soil horizon, the maximal rooting depth could not be observed. However, excavations below 0.7m were done in the soil voxel closest to the tree in column 1 in the 3 treatments in order to estimate the root length and biomass below the stony soil horizon.

2.5 Description and parametrization of the model used to simulate water uptake by peach trees and grass

BIS_Wat (Bispecific Intercropped Systems – Water balance model) is a 2D bispecific tipping-bucket model that simulates at a daily time step the water balance of an intercropped system dynamics and the dynamics of the water stress experienced by each crop (Bertrand et al., 2015). It is based on the Fraction of Transpirable Soil Water (FTSW) concept (Sinclair and Ludlow, 1986) adapted to perennial plants by (Pellegrino et al., 2004) and used as a water stress indicator (Pellegrino et al., 2006). The use of this integrative concept allows taking into account both soil and crops characteristics for the sensing of soil water deficit (Bertrand et al., 2015). The soil is sampled into layers and columns with roots representation based on the effective rooting depth concept (Lacape et al., 1998). The model is based on three main hypotheses: i) homogeneity along the row and symmetry on either side of the tree, which allows extrapolation of results to field scale; ii) the four water fluxes which impact the water balance are soil evaporation, plants transpiration, surface runoff and deep percolation, implying that others water fluxes are negligible; iii) the evaporation and transpiration fluxes are directly driven by the intercepted radiation and by the soil water deficit experienced by plants, each plant of the association having its specific FTSW (Bertrand et al., 2015).

BIS_Wat was designed in order to require only few input variables and parameters. Input variables list and parameters values are given in the supplementary material and were all measured in field conditions in 2015, following the method of Bertrand et al., (2015). The parametrization relies mainly on two concepts: the Radiation Interception Efficiency (RIE) and the Total Transpirable Soil Water (TTSW) for each of the associated species. RIE increases with time as tree grows and reaches a plateau when growth stops before declining with leaf senescence. To depict this behaviour and get the RIE curve, we took hemispheric photographs at 5 different phenological stages and used the WinSCANPOY software (Regent, 2014) to convert them into radiation interception values. TTSW is the difference between the soil water content at field capacity (SWC_{FC}) and the Soil Water Content at the lower limit of soil water extraction capacity for a given plant in this soil (SWC_{lower}). It was computed in each elementary plot using values of SWC_{FC} and values of SWC_{lower} established per soil horizon and per elementary plot. The value of SWC_{FC} was measured every 0.2 m up to 3m depth with the neutron probe 48 hours after an extreme rainfall event having ensured the

refill of soil micro porosity with water in the root zone. Irrigation was stopped in all treatments on August 10 and a canvas was laid around the trees close to the neutron probe access tube on August 4 in RDI + G in order to kill the grass and allow for the measurement of SWC_{lower} following the protocol of Pellegrino et al., 2004. SWC_{lower} was measured as the minimum value of soil water content in the tree row in each elementary plot after cessation of irrigation, in the absence of soil evaporation and water supply. SWC_{lower} is an integrative indicator which takes into account soil texture and structure, the hydric behaviour of the plant (either isohydric or anisohydric) and its Effective Rooting Depth (ERD) (Pellegrino et al., 2004). As suggested by Lacape et al., 1998, ERD was derived from soil water depletion measured with the neutron probes as the depth at which soil water content did not change with time.

The model was evaluated on its ability to satisfactorily simulate the soil water content of each soil horizon around each of the 18 neutron probe access tubes. Simulated soil water content was plotted against measured soil water content and Relative Root Mean Square Error was used as a statistical indicator to estimate the goodness of the model.

3 Results

3.1 Soil texture and structure

The soil textural and structural profile depicted in figure 5.1 represents the mean soil profile of the experimental orchard.

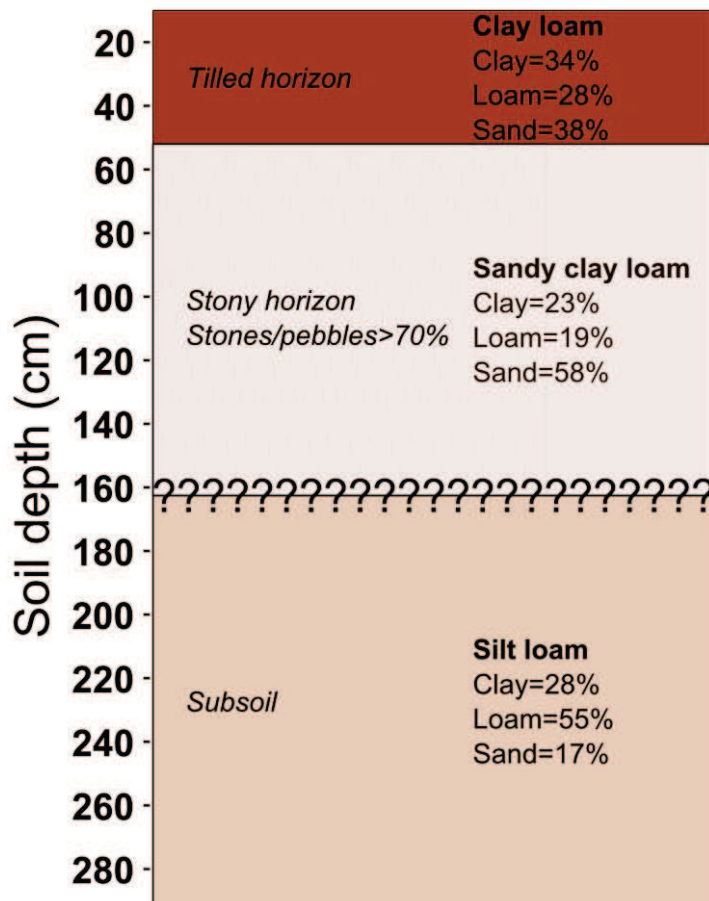


Figure 5.1: Mean soil textural profile of the experimental orchard. The question marks indicate that the bottom of the stony horizon is variable throughout the orchard.

Since this soil profile is reconstructed from different soil samples taken at different places within the orchard, the depth and the thickness of each soil horizon may vary within it, apart from the tilled horizon whose bottom was found at an identical depth (0.5 m) throughout the orchard. However, it can be assumed that its overall description holds true throughout the orchard due to its small area and the distribution of the observation points. This mean soil profile is composed of three main soil horizons with contrasted textures which are likely to have different water dynamic behaviour. The top clay loam horizon being rich in clay and poor in sand holds more water than the stony and the sandy clay loam horizons beneath it, which may drain more quickly due to their high sand content. The deepest and last soil horizon sampled is expected to exhibit the higher water holding capacity of the three, as it is rich both in clay and loam and is the poorest in sand. We can therefore expect the soil water profile at field capacity to exhibit a reverse "S" shape, as can be seen in figure 5.2.

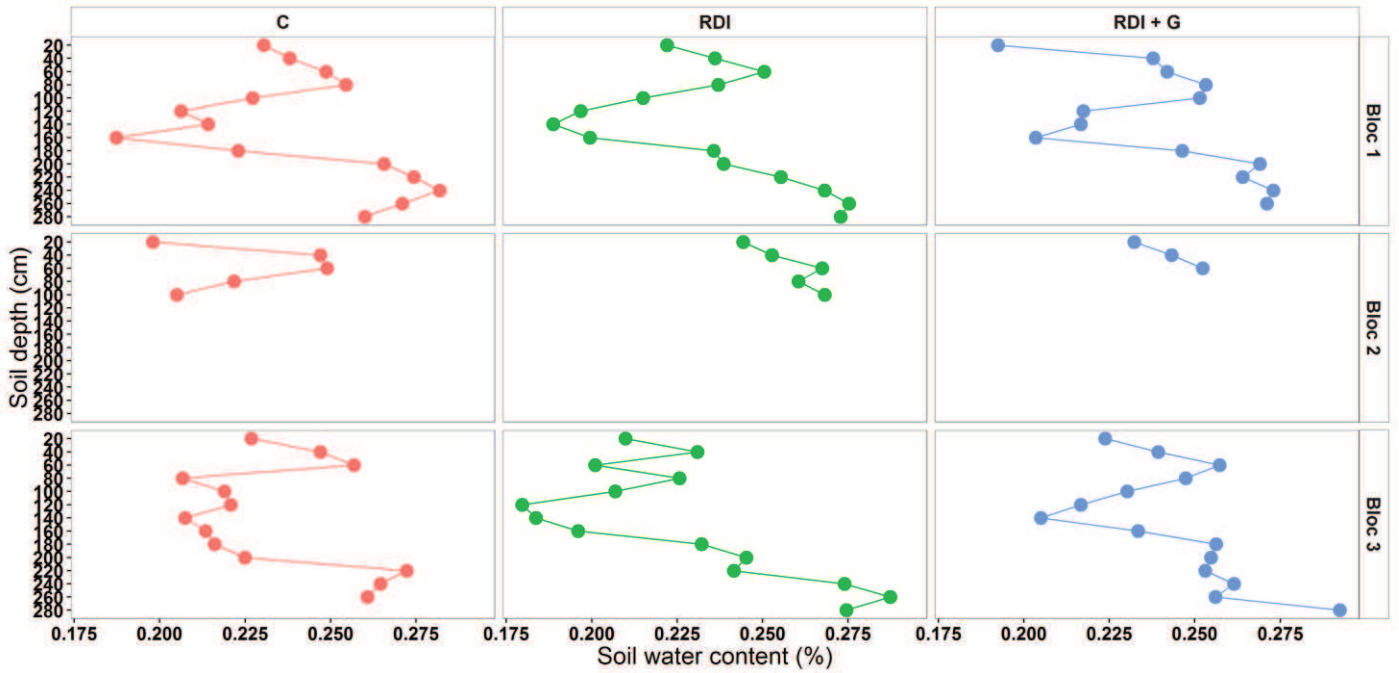


Figure 5.2: Soil water profiles at field capacity per elementary plot measured at the beginning of the experiment.

The shape of the soil water profile at field water capacity is similar in each elementary plot, which strengthens the preceding hypothesis of a soil textural profile composed of three main soil horizons throughout the experimental orchard (figure 5.2). The reverse "S" shape could therefore be explained by soil texture, soil water content being high in the 0-0.5 m soil horizon due to the high clay content (34%), then decreasing in the 0.5-1.6 m soil horizon due to the high rock content of the stony horizon and the high sand content of the rest of the horizon, and finally increasing in the 1.6-2.8 m soil horizon due to high loam and clay content. These curves suggest that at field capacity, i.e. when the stock of available soil water to the plant is maximal, there is more water available in the topsoil horizon and in the deepest one.

The stony soil horizon, composed of 70% of centimetric to decametric stones and/or pebbles was found at variable depths (0.45 to 1 m) (figure 5.3).

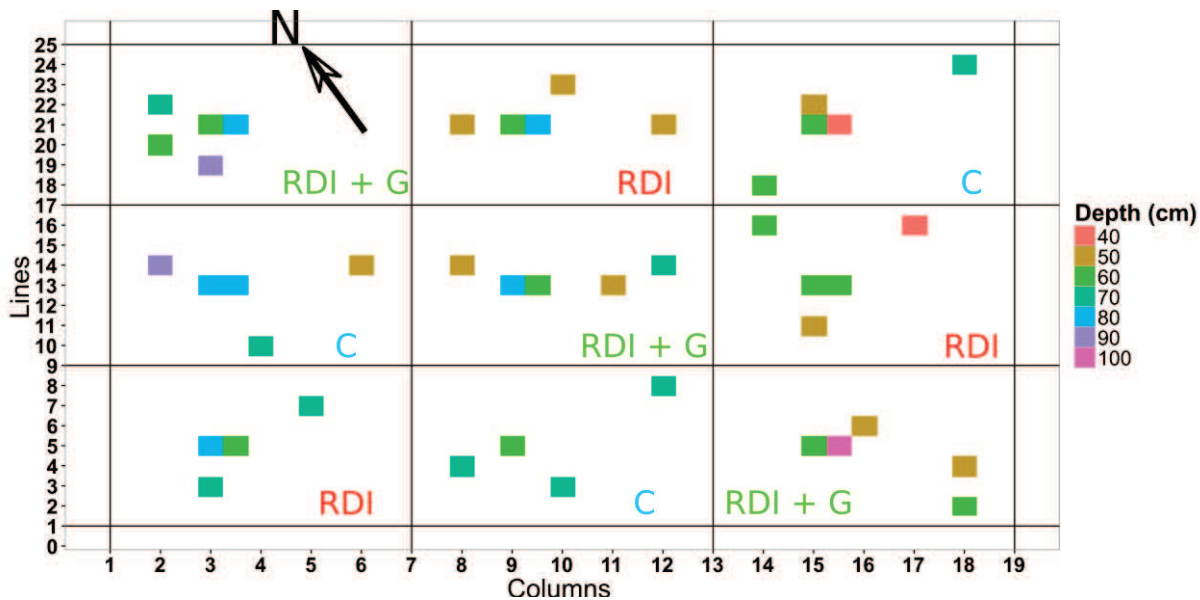


Figure 5.3: Depth of the stony soil horizon at the various positions of observation across the experimental orchard (plan view). The nine black rectangle corresponds to the nine elementary plots, which are the intersection between the 3 columns (on x-axis, column1:1 to 7, column2: 7 to 13, column3: 13 to 19) and the 3 lines (on y-axis, line 1: 1 to 9, line 2: 9 to 17, line 3: 17 to 25) and the coloured squared are the position of the observation in each elementary plot. The black arrow points North. C, RDI and RDI + G indicate the position of each treatment within the experimental Latin square design. Distance between each number is 3m and 1.5m on the x-axis and y-axis respectively.

There was no significant difference in the depth of the stony soil horizon between lines (N/S gradient) but there was a slight E/W gradient (column effect), the depth of the stony soil horizon being significantly lower in column 3 than in column 1 ($p=0.009$, $\alpha=0.05$). Some variability was also found within each elementary plot, as the stony soil horizon could be found at different depths, but variability was low since between closest sample locations the depth difference was never bigger than 0.1 m, apart from two close locations which had a 0.4 m difference (figure 3: location $(x=5,y=15)$ and location $(x=5,y=15.5)$) in one elementary plot. Thus we estimated that the variation of the depth in the stony soil horizon within an elementary plot was small enough to allow us to evaluate the effect of the stony soil horizon on the tree water uptake by using the soil water profiles data obtained at another location than the root profiles of the excavated trees within an elementary plot. The thickness of this stony horizon and of the two underlying horizons could however not be determined and may also vary within and between elementary plots.

3.2 Soil water uptake and rooting depth

Figure 5.4 shows the dynamics of rain and evapotranspiration (ET_0) and the amount of irrigation received per treatment during the active growth period of the trees. The amount of irrigation differed between treatments (Table 5.1), the objective being to have the tree experiencing the same moderate soil water deficit of similar intensity with and without grass intercropping (Forey et al., 2016).

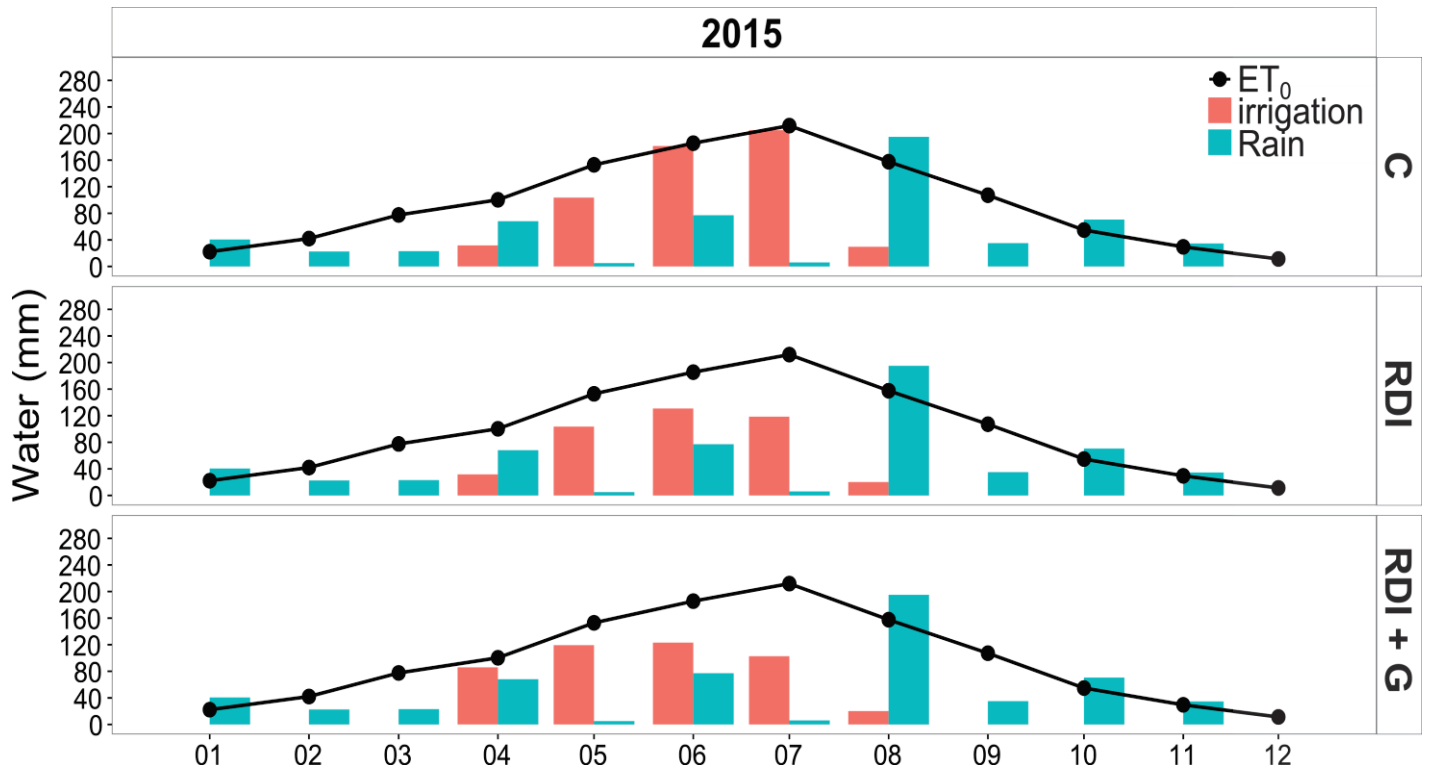


Figure 5.4: Dynamics of evapotranspiration and rain and irrigation received per treatment in 2015.

Figures 5.5 to 5.7 show soil water profiles in the tree row and in the middle of the inter-row and the proportion of total root length found in the excavation pit, in each soil horizon after two years of growth in each treatment and each elementary plot.

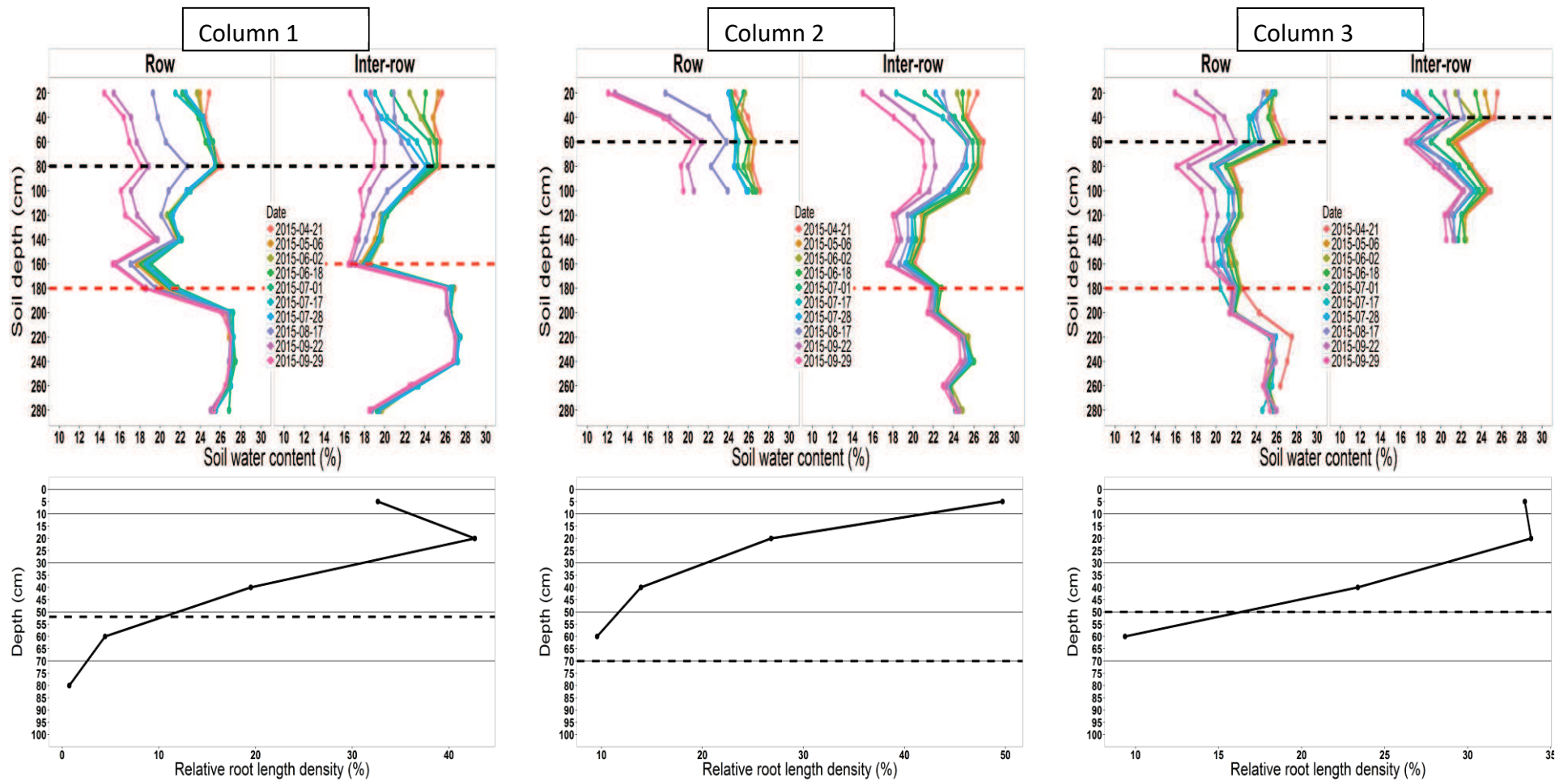


Figure 5.5: Soil water profiles and root profiles (percentage of root length density ($\text{m}\cdot\text{m}^{-3}$) per depth in the in row and inter-row) at the end of the 2015 growing season after two years in the C treatment. Irrigation was stopped the 10/08/2015. The red dashed line indicates the depth at which soil water profiles for each date superimpose and therefore the maximal water uptake depth. The black horizontal dashed line represents the ceiling of the stony soil horizon; it is missing in column 2 on the inter-row because it could not be determined with certainty. Black dots in the root profiles are centred in the middle of each soil horizon but roots actually reach the bottom of each soil horizon.

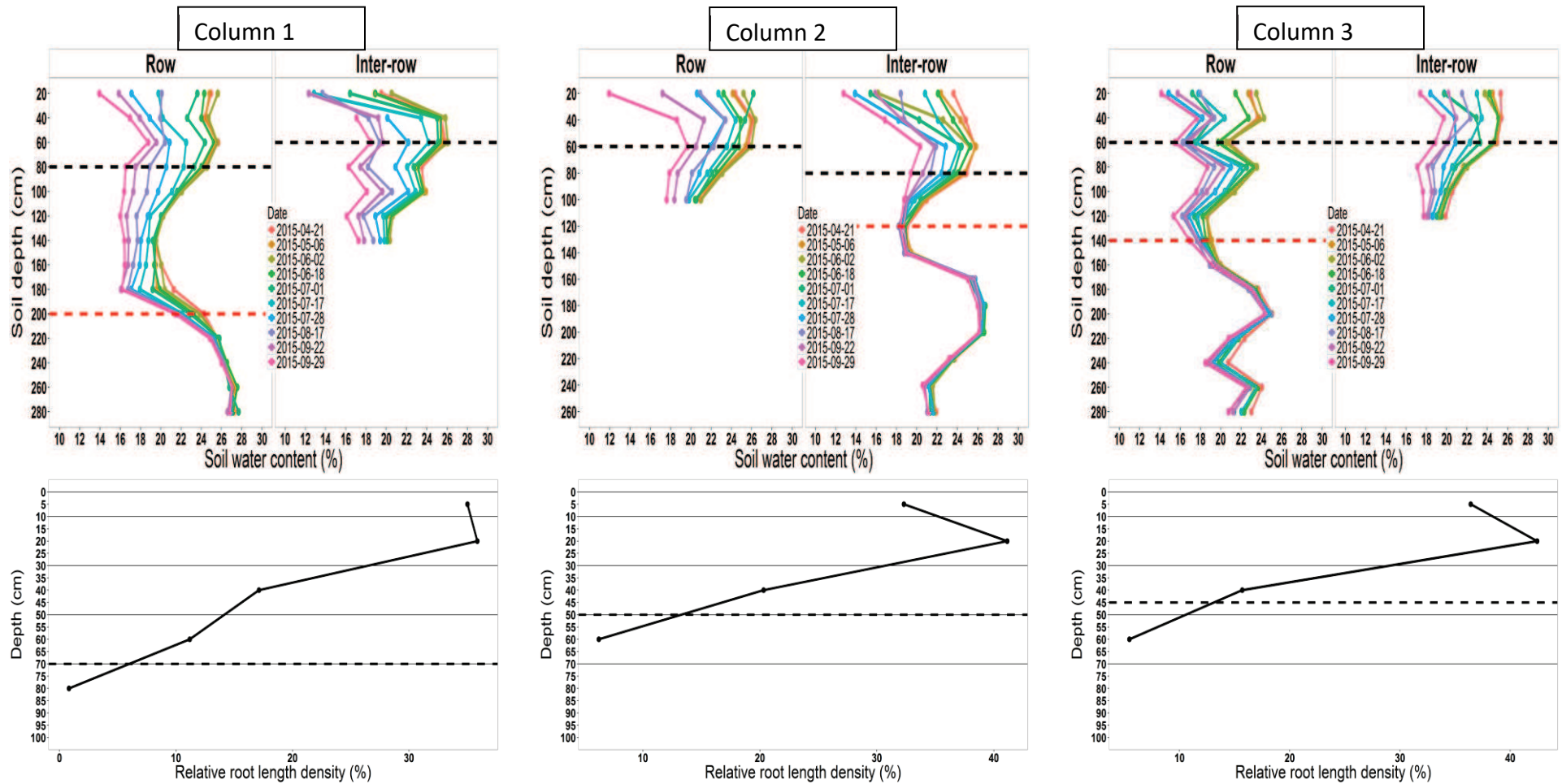


Figure 5.6: Soil water profiles and root profiles (percentage of root length density ($\text{m}\cdot\text{m}^{-3}$) per depth in the in row and inter-row) at the end of the 2015 growing season after two years in the RDI treatment. Irrigation was stopped the 10/08/2015. The red dashed line indicates the depth at which soil water profiles for each date superimpose and therefore the maximal water uptake depth. The black horizontal dashed line represents the ceiling of the stony soil horizon. Black dots in the root profiles are centred in the middle of each soil horizon but roots actually reach the bottom of each soil horizon.

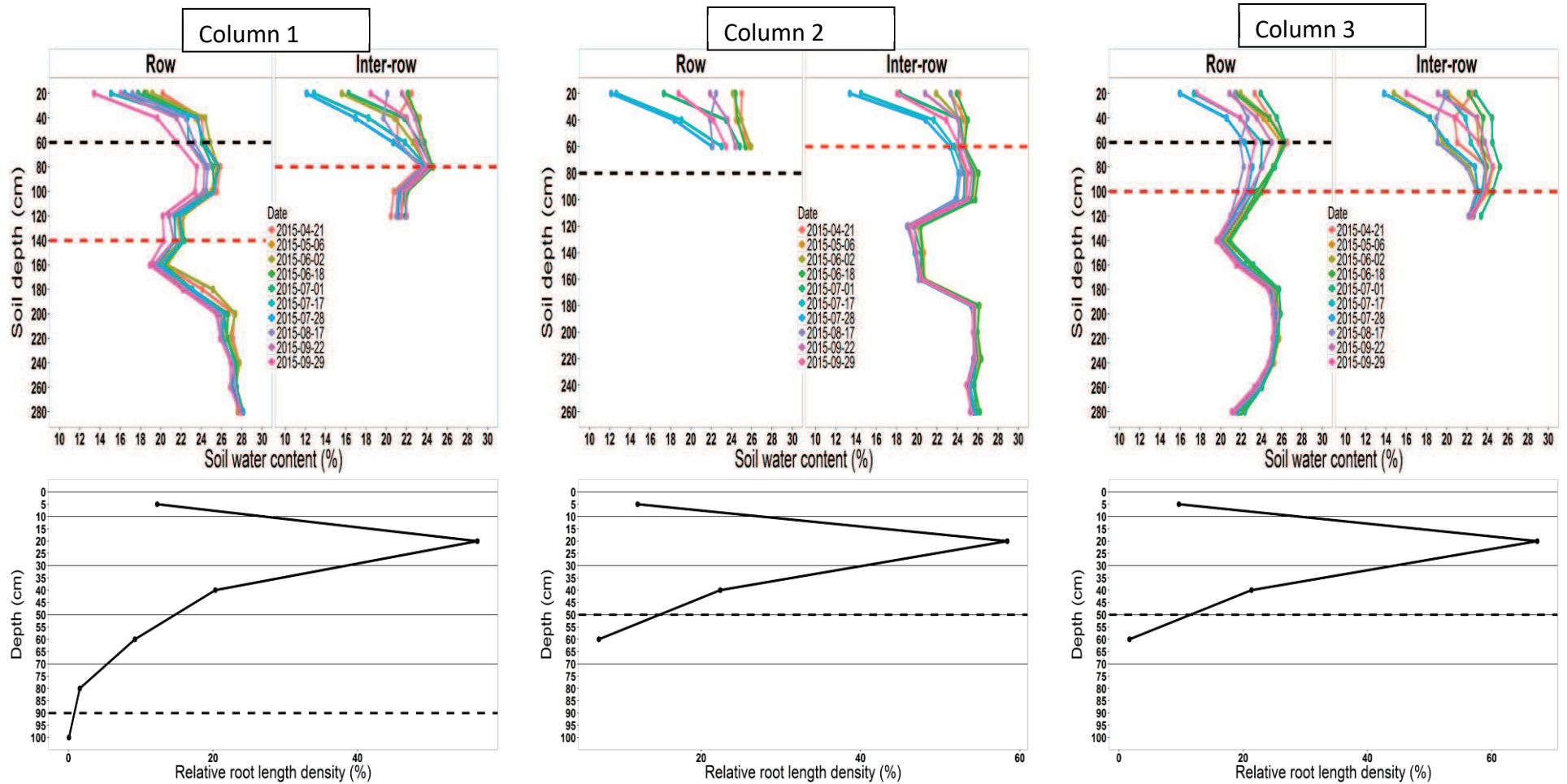


Figure 5.7: Soil water profiles and root profiles (percentage of root length density ($\text{m}\cdot\text{m}^{-3}$) per depth in the in row and inter-row) at the end of the 2015 growing season after two years in the RDI + G treatment. Irrigation was stopped the 10/08/2015. The red dashed line indicates the depth at which soil water profiles for each date superimpose and therefore the maximal water uptake depth. The black horizontal dashed line represents the ceiling of the stony soil horizon; they are not visible on the inter-row because they have the same values as the maximal water uptake depth and are therefore hidden by the red dashed line. Black dots in the root profiles are centred in the middle of each soil horizon but roots actually reach the bottom of each soil horizon.

For all treatments, the proportion of root length at 0.7 m depth was less than 5% of the total tree root length. However, roots did grow below 0.7 m depth, since excavations in column 1 showed that roots equal or lower than 2 mm in diameter could still be found down to 1 m depth (figure 5.5, bottom left).

In treatments C and RDI, soil water content progressively and drastically decreased after cessation of irrigation to a soil depth much deeper than the deepest soil horizon sampled for roots and deeper than the stony soil horizon. Since in treatments C and RDI the canvas precluded any other plants to grow and stopped soil evaporation, we concluded that only tree roots were responsible for the progressive decrease of soil water content observed in figures 5 and 6. In RDI + G, the pattern of soil drying with time is less clear but the same trend can be seen, although to a lower depth.

There was no significant relationship between the small proportion of root length at 0.7 m depth and the depth of the stony horizon for all treatments (linear regression, $p > 0.05$).

3.3 Model evaluation

Figure 5.8 shows the regression curve of the relation between simulated and measured soil water content across the 9 elementary plots, the various soil depths and measurement dates.

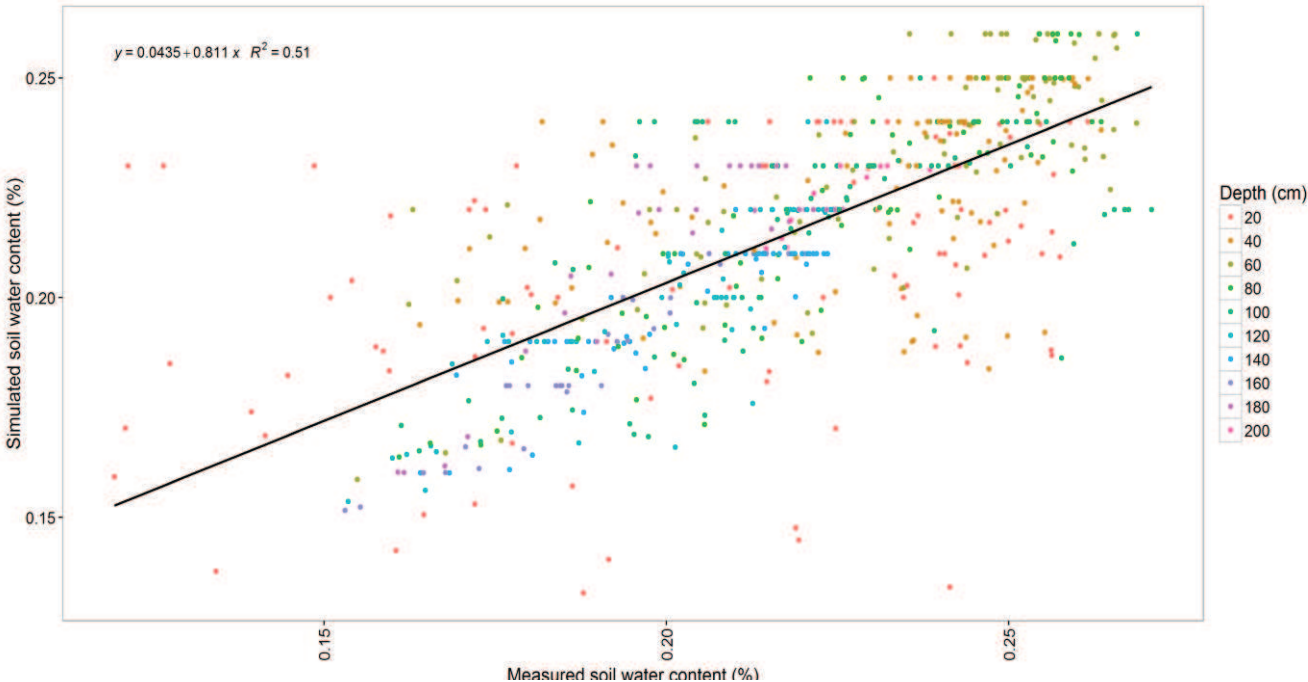


Figure 5.8: Simulated soil water content (%) plotted against measured soil water content (%) across the 9 elementary plots, the various soil depths and measurement dates. N=120.

The R^2 of this regression was only 51% but the mean RRMSE for all simulations was 10%. Over the 120 values of RRMSE calculated for each soil horizon in each elementary plot, only 10 were between 20% and 29% and 1 was 33% (Supplementary material). The model parameterization was therefore considered as sufficient to use the model for our study.

3.4 Simulated tree transpiration dynamics per soil horizon

Table 5.1 shows the cumulated values of the water balance flows and state variables over the 2015 growth period.

Table 5.1: Total simulated soil evaporation, peach tree and cover cropped grass transpiration and drainage in each elementary plot over the simulation period (from budburst the 15/04/2015 to the 16/08/2015) and total rain and irrigation over the same period. ET_0 value summed over the simulation period was 725mm.

Treatment	Rain (mm)	Irrigation (mm)	Drainage (mm)	Peach trees transpiration (mm)	Grass transpiration (mm)	Soil water stock variation
C	370	715±87	556±62	504±38	-	-84±4
RDI	370	568±24	478±40	390±47	-	-67±20
RDI + G	370	600±40	327±65	113±48	453±35	-38±16

In all treatments, the model parametrization hypothesized that there was no soil evaporation because the canvas in C and RDI prevented soil evaporation (as shown by tensiometer measurements below the canvas, Forey et al., 2016). In RDI + G the soil was fully covered by the grass canopy leaving no solar radiation to reach the soil surface. In RDI + G, most of the soil water was transpired by grass. Simulated percolation values were quite high in all treatments, accounting for 48%, 49% and 66% of water coming in the soil (rain + irrigation) in C, RDI and RDI + G treatments respectively. This is likely to be the unavoidable result of a drip irrigation scheduled to avoid any soil drying below 0.06 MPa in the dense tree rooting zone (i.e. the moderate deficit as defined in Forey et al., 2016) in a climate with significant rainfall during the tree growth period.

Figures 5.9 to 5.12 show the simulated dynamics of the contribution of each soil depth to the tree transpiration in each treatment and also to grass transpiration in RDI+ G. Water was preferentially taken up by trees in all treatments in the first 0.8 m of the soil throughout the simulation period, which account for more than 83%, 85% and 93% of the total transpiration over the simulation period in the C, RDI and RDI + G treatments respectively (figures 5.9 to 5.11). The smaller contribution of the 0.05 m depth to tree

transpiration in all treatments can be explained by the smaller size of this layer (0.1 m) as compared to all the other ones (0.2 m).

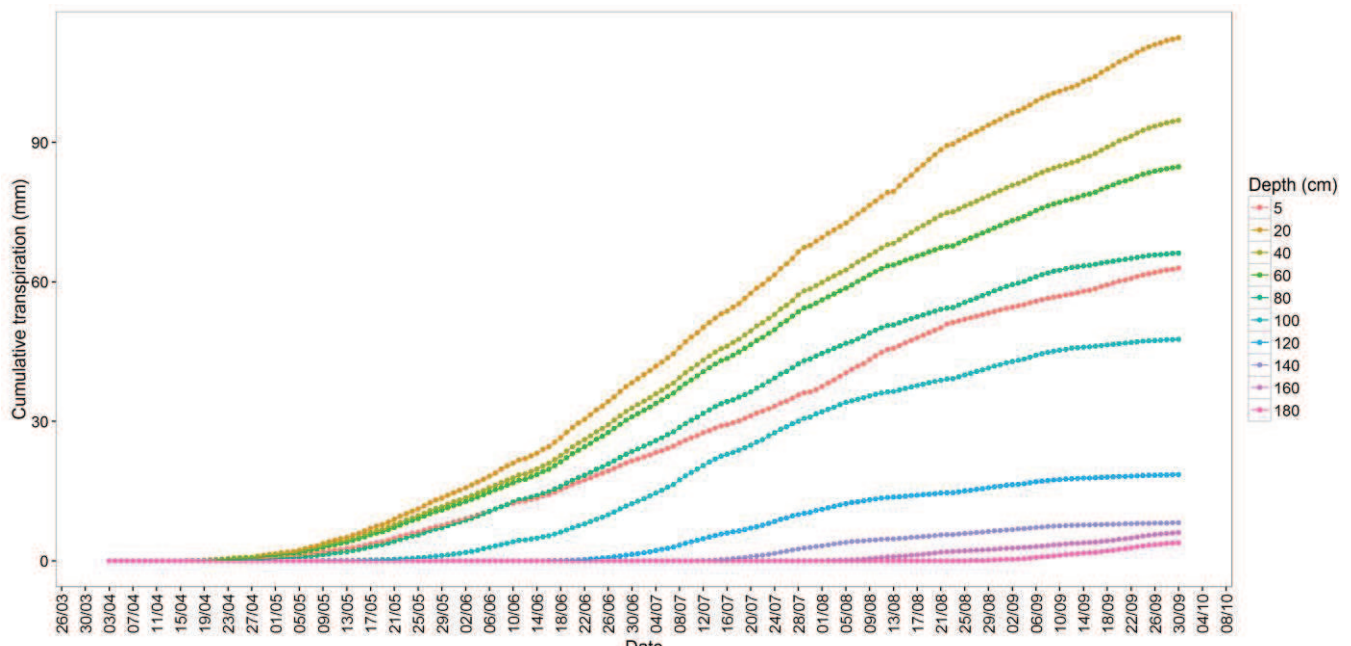


Figure 5.9: Contribution of each soil layer to the peach transpiration (mm) dynamics from the beginning of the simulation to the end of the irrigation period for the C treatment. Each dot is a mean value (n=3). Budburst occurred the 15/04/2015. Each soil depth is centred in the middle of its corresponding soil layer and each layer is 20cm thick apart from the first one which is only 10 cm thick (e.g. 5cm depth => 0-10cm soil layer, 20cm depth => 10-30cm soil layer, etc.).

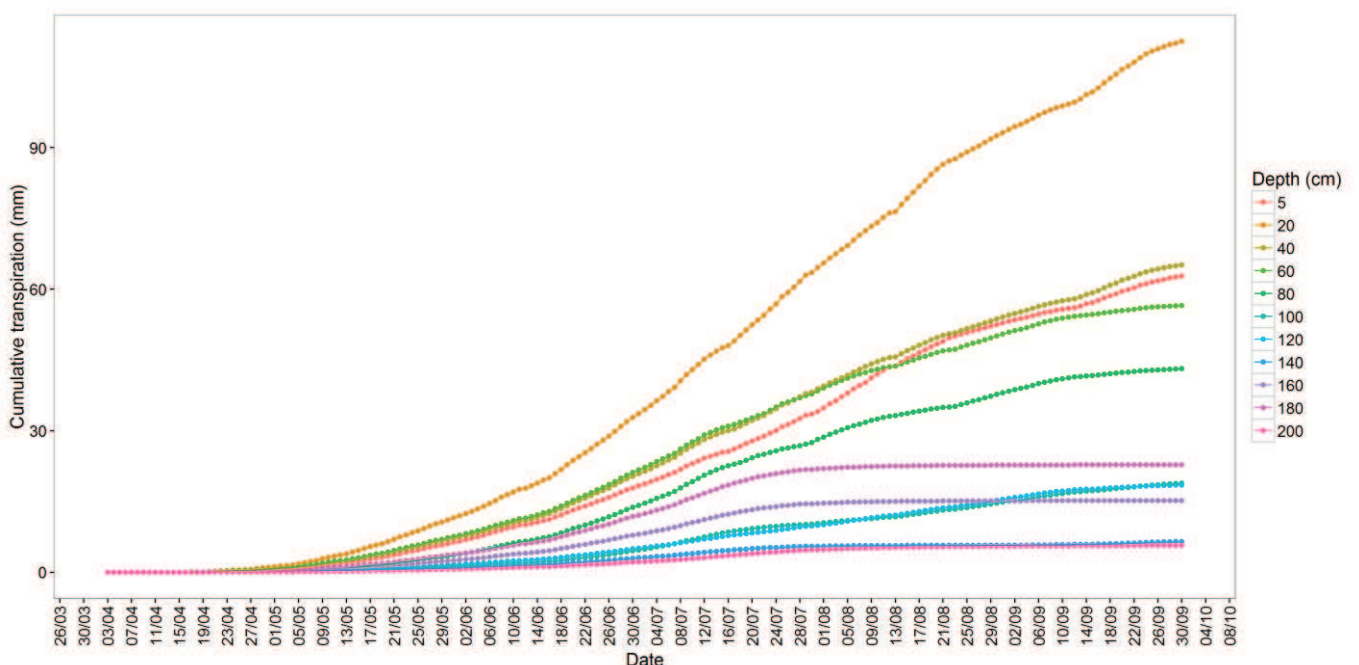


Figure 5.10: Contribution of each soil layer to the peach transpiration (mm) dynamics from the beginning of the simulation to the end of the irrigation period for the RDI treatment. Each dot is a mean value (n=3). Budburst occurred the 15/04/2015. Each soil depth is centred in the middle of its corresponding soil layer and each layer is 20cm thick apart from the first one which is only 10 cm thick (e.g. 5cm depth => 0-10cm soil layer, 20cm depth => 10-30cm soil layer, etc.).

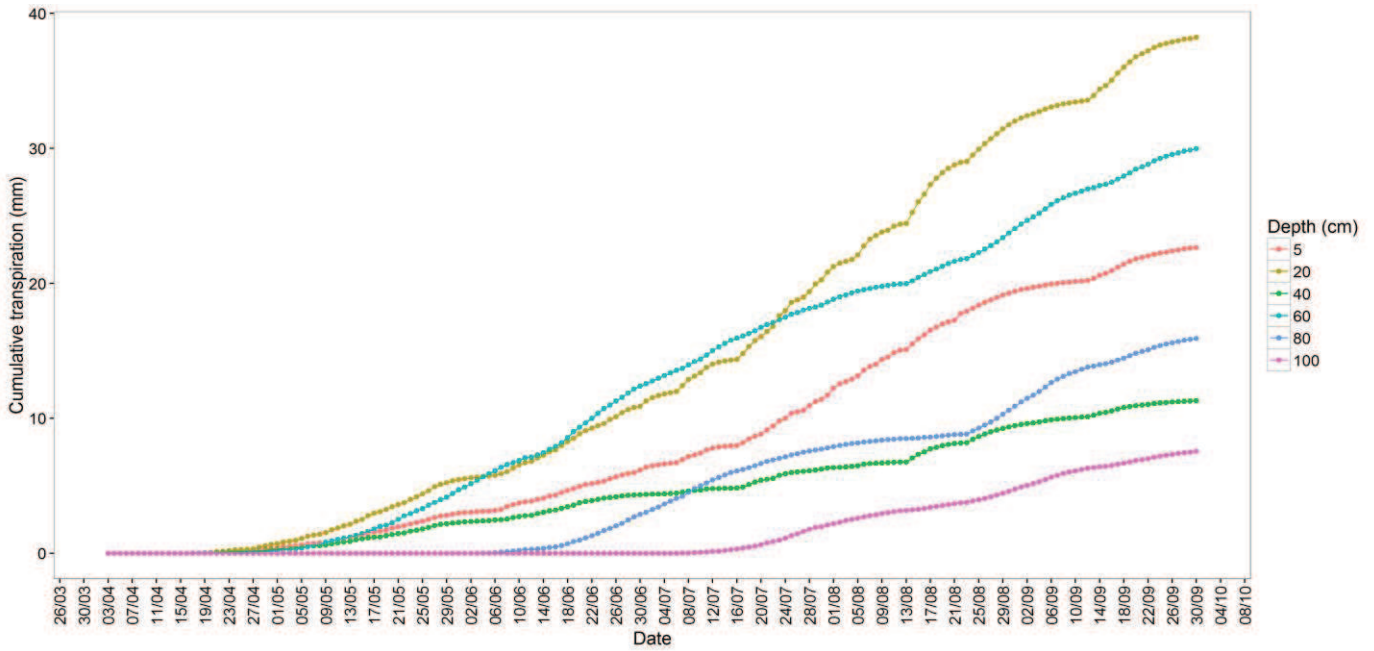


Figure 5.11: Contribution of each soil layer to the peach transpiration (mm) dynamics from the beginning of the simulation to the end of the irrigation period for the RDI + G treatment. Each dot is a mean value (n=3). Budburst occurred the 15/04/2015. Each soil depth is centred in the middle of its corresponding soil layer and each layer is 20cm thick apart from the first one which is only 10 cm thick (e.g. 5cm depth => 0-10cm soil layer, 20cm depth => 10-30cm soil layer, etc.).

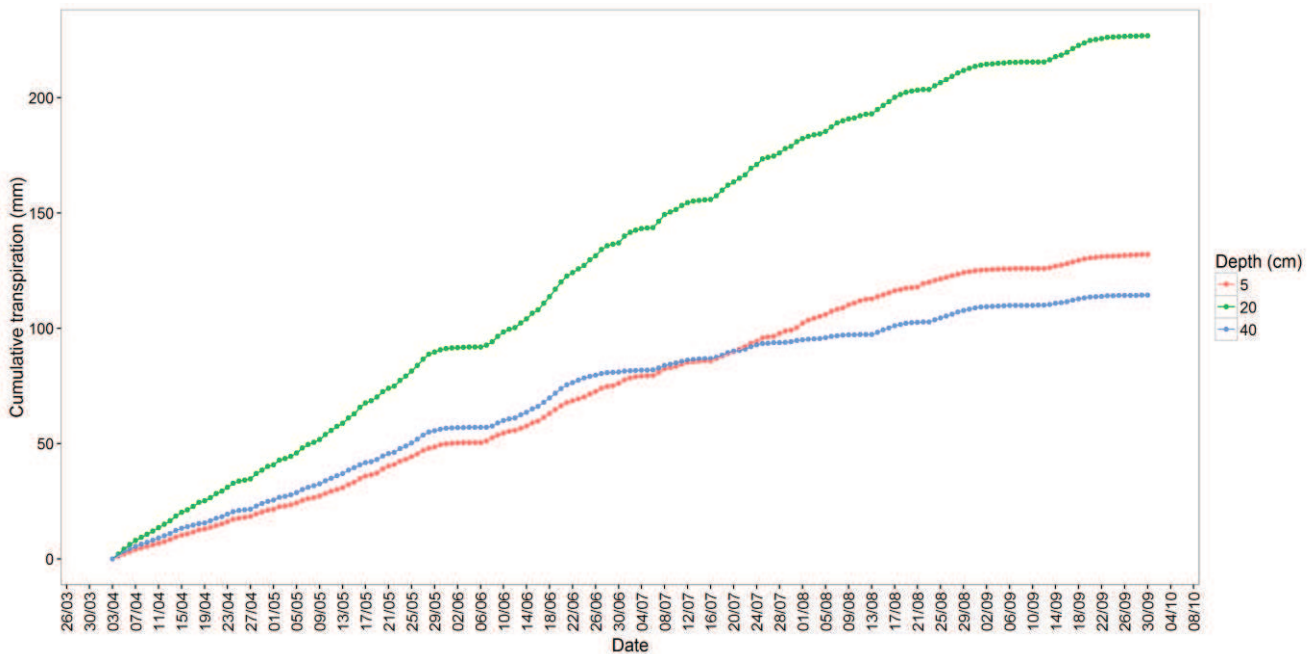


Figure 5.12: Contribution of each soil layer to the grass transpiration (mm) dynamics from the beginning of the simulation to the end of the irrigation period for the grass in the RDI + G treatment. Each dot is a mean value (n=3). Budburst occurred the 15/04/2015. Each soil depth is centred in the middle of its corresponding soil layer and each layer is 20cm thick apart from the first one which is only 10 cm thick (e.g. 5cm depth => 0-10cm soil layer, 20cm depth => 10-30cm soil layer, etc.).

4 Discussion

4.1 To which depth two years-old peach trees can extract soil water?

The soil water profiles after cessation of irrigation in C and RDI, i.e. the two treatments with the canvas soil cover, show that deep water uptake progressively increases as water is depleted in upper soil layers. This behaviour of preferential water uptake from the soil surface downward is in accordance with other studies (Plamboeck et al., 1999; Rambal, 1984) and can be explained by many ecological factors such as high water and nutrient availability, lower root construction costs or lower soil strength (Schenk, 2008).

Root excavations performed on trees in January 2015, i.e. only one year after tree scions plantation and four months before budburst, showed that peach tree roots in all C and RDI treatments had already reached 0.7 m depth but were not growing below (Forey et al., 2016 (submitted)). By the end of the second year of growth, i.e. in winter 2015 roots had grown below 0.7 m depth and according to the soil water profiles up to 2 m (figure 6, column 1). Our manual method of excavating roots did not allow us to access roots growing in and below the stony soil horizon, and as a consequence, we could assess neither the maximal rooting depth nor the proportion of roots below 0.7 m depth. However, we observed that the roots which had grown below 0.7 m depth were not bigger than 2 mm in diameter and it is not clear if thin roots can elongate over such distance (1.3 m), especially if we assume that roots reduce in diameter as they elongate. A recent study has on the contrary shown that fine roots can maintain their diameter and even increase it as they elongate (Wu et al., 2016), which could explain how the 2mm peach tree roots in our study could maintain growth over a 1.3 m distance. But roots can also take up water in a soil horizon without being physically in it through capillary rises if they extract enough water to reduce soil water potential and create an hydraulic gradient with the wetter soil layers below (Romero-Saltos et al., 2005). Observations in peach tree orchards (Philippe Blanc, pers. com.) suggest that capillary rises due to root water uptake can take place over a distance up to 0.4 m below the deepest roots. This means that peach tree roots in the RDI treatment only need to reach 1.6 m (2 m measured uptake – 0.4 m capillary rise) in order to take up the soil water between 1.6 m and 2 m depth. Peach tree roots have been shown to be able to reach 1 m depth after 2 years of growth (Parker and Perry, 1993), but the literature being scarce on the subject, we could not verify that peach tree roots have ever

been observed at 1.6 m after two years of growth. Would capillary rise be able to develop over a distance closer to 0.6 m than 0.4 m under the suction of deep roots? Also, the growth behaviour of those deep roots and its relationship with the amount of water they are able to take up remains unknown: do those roots remain few in number but stay sufficiently active in this period of tree transpiration and dry soil in the upper layers or are they able to branch in the deep and wetter soil horizons as proposed by Kutschera and Lichtenegger, 1960?

Root observation is a painstaking task, especially when the maximal root depth is to be determined, which is the main reason why most of the root profiles studies correspond to incomplete profiles (Pierret et al., 2016). In our study, the stony soil horizon precluded us to investigate root growth below 0.7m, and as a result, maximal tree root depth could not be determined. However, in order to evaluate the impact of the inaccurate estimation of the tree rooting depth, we performed two calculations of TTSW, one based on the rooting depth observed in the excavation pit, which did not correspond to the complete root profiles and one based on the rooting depth derived from water uptake measured with the neutron probe. The "observed" TTSW was 41 ± 10 , 39 ± 6 and 24 ± 3 mm in the C, RDI and RDI + G respectively whereas the "measured" TTSW was 88 ± 25 , 86 ± 35 and 36 ± 14 mm in the C, RDI and RDI + G respectively. The twofold difference in TTSW that was found suggests that it is paramount to precisely determine the maximal rooting depth in order to accurately estimate soil water available for a plant, especially if one is to use a water balance model to estimate tree water consumption for irrigation scheduling purpose.

4.2 How can modelling help in understanding soil water uptake distribution?

There are two main approaches commonly used to model water transfer in soil: (i) simple reservoir models based on the principle of water conservation, and (ii) physically based models based on the Richards equation to model water movement (Domínguez et al., 2016), both of them having drawbacks. On the one hand, the simplest reservoir models may not be able to take into account localised irrigation and produce outputs such as transpiration per soil layers, and on the other hand, the more complex mechanist models may require extensive field data for parameters estimation. In this study, we used an intermediate type of model which is a 2D reservoir model with integrative parameters allowing the description of the essential plant processes without the need to finely describe their mechanisms, and hence requiring few parameters easily measured in a one year experiment. With such a model, we could simulate tree transpiration dynamics in 0.2 m thick

soil layers over the root zone, based on simulated tree root and shoot growth and on localised irrigation.

In an irrigated system such as the one in this study, irrigation inputs are designed to replace water taken up by trees and as a result, it is not possible to evaluate the contribution of each soil depth to tree transpiration since soil water curves superimpose between consecutive measurements. Using a water balance model able to simulate the dynamics of the soil water at each depth allowed us to work around this problem and evaluate the contribution of each soil depth to the tree transpiration over the growing season. Our results suggest that soil layers deeper than 0.8 m and therefore either within or below the stony soil horizon account for less than 20% of total tree water uptake. These results can be explained by the fact that roots started to reach the deepest soil layers (e.g. below 1.4 m in the C treatment) only late in summer and that even though roots started to take water up in soil layers below 0.8 m from the beginning of June (e.g. between 1 m and 1.6 m in the RDI treatment), they were probably too few to account for a significant amount of the total tree water uptake. However, this implies that with time, tree roots will start each growing season with more and more roots already present in deep soil layers and that deep water uptake will be able to start earlier. In the conditions of our study, this implies that roots will develop in deep soil layers and therefore increase the tree deep water uptake potential as early as the third year of growth, provided that these deep soil layers hold enough water. The soil profile and soil water profiles at field capacity indeed suggest that the soil horizon deeper than 1.6 m in which 2 years old tree roots were started to grow had a more important water holding capacity than the soil horizon between 0.6 m and 1.6 m. This suggests that provided that this deep soil horizon is filled up by heavy rains and/or subsoil water, roots could increase their growth in the deeper soil horizon while reducing it in the more easily drained and harder middle stony soil horizon as depicted by Kutschera and Lichtenegger, 1960.

Simulated percolation values under the rooting zone, i.e. drainage was high in all treatments. Such high values are probably unavoidable in an irrigated system in which water content in the soil profile is always high. As a matter of fact, deep percolation has been found to be positively correlated to antecedent soil moisture content especially when the antecedent soil moisture value was high (Lai et al., 2016), which was typically the case in our study, as shown by the superimposed soil water profiles during the irrigation period.

Drainage under the rooting zone can be an important loss of water in an irrigated system and its quantification is necessary in order to prevent it (Silburn et al., 2004). A water balance model able to estimate the dynamics and the quantity of water loss through deep percolation is a great asset in this respect, since it is less labour intensive and costly to use than field lysimeters (Weaver et al., 2005).

The simulations we performed were based on the "measured" TTSW, i.e. on the deepest rooting depth and showed that even if some roots were in deep soil horizons up to 2 m, the relative part of water uptake of those deep soil layers was small. It would be interesting to perform simulations with a parametrization of the effective rooting depth at shallower depths to see whether the tree transpiration is consequently reduced. Modelling experiments have indeed shown that the quantification of water uptake through simulation could indicate a much deeper soil water uptake than predicted from root biomass alone (Mazzacavallo and Kulmatiski, 2015).

4.3 Is soil structure an asset for segregating roots in an agroforestry system?

According to our results, young trees can access deep water due to their capacity to grow some roots below 0.7m depth even within a stony soil horizon. In such a system, we hypothesized that the roots of the annual intercrop would neither have the time nor the means to grow through the stony horizon. In this study, the intercrop was a one year old shallow rooted grass mixture with shallow rooted species (90% *Festuca rubra* and 10% *Trifolium repens*) which had more than 80% of the root grass growing within the 0-0.1 m soil layer (Forey et al., submitted). The maximal rooting depth of those roots was estimated at 0.5 m depth and was mainly due to the few clover taproots. No grass roots were observed below this depth and we assume that they were not growing through the stony soil horizon. This suggests that the difference in the growing pattern between the trees growing progressively at depth and the grass not growing below 0.5 m is the major explanation of the difference in the water uptake depths between the two components of the agroforestry system (trees extracting water below the stony layer and the intercrop remaining above). But we can hypothesize that a deep rooting annual plant such as cotton (Lacape et al., 1998) or chickpea (Plancquaert et al., 1990) which can extract water down to 1.5 m depth in a deep alluvial soil would hardly have time to develop roots through the stony horizon. Hence, in a soil with a contrasted vertical structure, we can hypothesize that a stony soil horizon

could increase the performance of an agroforestry system by helping in vertically segregating the two species root systems and hence reducing soil water competition.

Conclusion

The use of soil water measurements can be effectively used to assess the presence of active roots over the total tree rooting depth when as often tree roots repartition could not be established with a complete root profile. The use of the Bis_Wat water model can be used to determine the contribution of each soil layers to the tree transpiration. Two years old peach trees seem to be able to grow roots up to 1.6 m, but the contribution of such deep soil layers to tree transpiration remains small, since more than 85% tree water uptake occurs within the first 0.8 m of soil. After two years of growth, tree roots are were growing through the 0.5 m deep stony soil horizon and were extracting water within and probably below it. In such a soil with a contrasted vertical structure (presence of a stony soil horizon) presumably less favourable to annual root development than perennial root development, an agroforestry system seems to be a suitable system to optimise soil water uptake.

Acknowledgments

This work was supported by the Fondation de France. We would like to thank the UMR System and UE Diascope staffs for their technical support.

Chapitre 6 Discussion générale

1 Le déficit hydrique pour favoriser la croissance racinaire

L'hypothèse selon laquelle la croissance des racines est stimulée lorsqu'une plante pérenne est soumise à un déficit hydrique modéré (Bradford and Hsiao, 1982) est basée sur la théorie de l'allocation optimale (McConnaughay and Coleman, 1999), qui stipule qu'en cas de stress environnemental causé par la diminution d'une ressource, les ressources disponibles de la plante sont allouées préférentiellement dans la croissance des organes qui permettent d'acquérir la ressource limitante afin de diminuer le stress. Ainsi, une plante souffrant d'un manque de lumière investirait préférentiellement dans la croissance des feuilles, alors qu'une plante souffrant de stress hydrique ou azoté investirait préférentiellement dans la croissance des racines. Cet investissement différentiel se traduirait par, ou résulterait d'une allocation préférentielle du carbone à destination de l'organe cible au détriment des autres à partir du pool de ressources disponibles. On s'attendrait donc à ce que dans le cas d'un déficit hydrique modéré, la plante augmente la part relative des racines par rapport aux parties aériennes, augmentant ainsi le rapport racines/branches ("R/S" pour "root to shoot ratio"). Les résultats présentés au chapitre 4 montrent que le déficit hydrique, pourtant modéré en intensité, n'a pas significativement modifié cette allocation aux racines si on compare les arbres du traitement "déficit hydrique" (RDI) comparativement au traitement témoin (C). Deux éléments de réponses peuvent être apportés pour expliquer ce résultat.

Premièrement, si l'on part du principe que l'hypothèse d'allocation optimale est juste, il nous faut expliquer pourquoi dans les conditions de notre expérimentation le déficit hydrique n'a pas augmenté le R/S. Dans une telle approche, il convient tout d'abord d'écarter l'effet du changement de la relation d'allocation de biomasse entre les compartiments d'une plante avec le stade de développement de la plante et donc de son âge (Garnier et al., 2013; Xie et al., 2012), phénomène connu sous le nom de dérive ontogénétique (Evans, 1972), qui est le premier facteur à prendre en compte avant de tester l'effet de contraintes environnementales, même si les deux s'ajoutent (Mccarthy and Enquist, 2007). Notre dispositif étant constitué d'arbres de même âge, cet effet peut donc être écarté et on peut interpréter les résultats comme résultant du seul effet du déficit hydrique. L'état azoté du sol, qui aurait pu aussi expliquer ces effets, peut également être

écarté compte-tenu des fertilisations azotées que nous avons réalisées. Comme expliqué au chapitre 4, le déficit hydrique a été appliqué en 2014 sur une durée courte dans le traitement "déficit hydrique" (RDI) (22 jours) et son intensité était a priori faible, puisqu'elle correspondait à une valeur de potentiel hydrique d'un sol juste en dessous de la capacité au champ. De plus, le pilotage au champ de l'irrigation avec des mesures et apports au pas de temps journalier entraîne des variations inéluctables de la valeur du potentiel hydrique du sol autour de la valeur cible, ce qui fait que l'on se retrouve parfois à des valeurs plus hautes (moins négatives, donc se rapprochant de la capacité au champ) que celles de la fenêtre de déficit hydrique objectif sur des courtes périodes. Cela a diminué encore l'effet du déficit hydrique sur l'ensemble de la saison de croissance. En 2015, le déficit hydrique n'a duré que 8 jours. La faible durée et la faible intensité du déficit hydrique peuvent donc être une des raisons pour lesquelles le R/S n'a pas augmenté, même si en 2014 le déficit hydrique a été perçu par les arbres puisque la croissance de leurs parties aériennes a été réduite (réduction de l'élongation des rameaux, de la ramification et de la production de feuilles), comme montré au chapitre 3 (figures 3.4 et 3.5).

Deuxièmement, de par la quantité importante de travail que représentent les chantiers d'excavations racinaires et le traitement des échantillons qui s'ensuit, seulement trois répétitions par traitement ont pu être effectuées. Dans ces conditions, on peut se poser la question de la faible puissance statistique du dispositif expérimental qui a abouti à conserver l'hypothèse nulle dans l'analyse de variance (c'est à dire pas de différence de R/S entre le traitement "déficit hydrique" et le traitement témoin). En effet, les résultats montrent que le R/S augmente sous l'effet du déficit hydrique les deux années, mais le test de Fischer indique que cette différence n'est pas significative. La puissance calculée a posteriori avec la fonction "power.anova.test" du package "stats" du logiciel R est pour les deux années de 60% ce qui implique qu'il n'y avait seulement que 3 chances sur 5 de voir une différence si elle existait. Avec la variabilité observée, les calculs montrent qu'une quatrième répétition aurait permis de passer la barre des 80%, et qu'il aurait fallu 10 répétitions pour obtenir une puissance de 99%. Il est donc possible que le faible nombre de répétitions n'ait pas permis d'atteindre le seuil de significativité du test statistique permettant de rejeter l'hypothèse H_0 de l'absence d'effet du déficit hydrique sur le ratio, du moins dans le cas des déficits hydriques modérés qui nous intéressent ici et qui sont proches des niveaux de déficit hydrique tolérables sur de jeunes vergers irrigués. On peut faire l'hypothèse que les phénomènes d'augmentation du R/S rapportés dans la littérature

concernent des situations dans laquelle les arbres subissent des déficits hydriques plus intenses et plus longs et avec plus de réplicats.

D'ailleurs la littérature sur l'effet du déficit hydrique sur la modification du R/S ne montre pas systématiquement une augmentation du rapport racines/ branches avec le déficit hydrique. Cet effet a été montré sur le maïs (Benjamin et al., 2014; Wang et al., 2012) et sur *Arabidopsis* (Hummel et al., 2010). Sur les arbres fruitiers, une augmentation du ratio a été constatée sur de jeunes pêchers (Steinberg, 1990). Une augmentation a également été montrée sur la chicorée, herbacée vivace, malgré une diminution de la masse des deux termes du rapport (Vandoorne et al., 2012). Sur le coton aucune modification n'a été obtenue avec un système d'irrigation déficitaire alterné, les parties aériennes ayant été diminuées autant que les racines (Du et al., 2008). Sur la myrtille, aucune augmentation n'a été observée avec un déficit modéré et un déficit sévère a induit une réduction plus importante de la biomasse aérienne que de la biomasse souterraine (Navarro et al., 2009). Sur le café, un même niveau de déficit hydrique peut également avoir un effet différent en fonction de la variété : augmentation, diminution ou constance du ratio (Tesfaye et al., 2014). Une expérience portant sur deux méthodes d'application du déficit hydrique (« partial root drying ») sur des plants de *Ginkgo biloba* (L.) de 3 ans a montré que le niveau d'augmentation du R/S variait selon la méthode (Wang et al., 2016). Il semble donc que la direction de l'allocation de biomasse entre le compartiment aérien et souterrain sous l'effet du déficit hydrique soit fonction de l'espèce voire de la variété, de la méthode d'application du déficit hydrique, de l'intensité et de la durée du déficit hydrique.

2 Sensibilité des organes/processus au déficit hydrique: intensité et durée du déficit hydrique

Comme nous l'avons montré au chapitre 3, l'effet du déficit hydrique sur le fonctionnement de la plante doit être analysé en considérant: (i) que l'importance de son impact sur les processus ou organes de la plante dépend de son intensité, de sa durée et de sa position par rapport à la dynamique du processus ou du développement de l'organe, et (ii) qu'il n'a pas le même impact sur les différents processus de la plante.

Nous avons fait l'hypothèse que la plante serait impactée par un déficit hydrique de faible intensité, qualifié de modéré à partir de l'état hydrique du sol perçu par les racines. Nous avons piloté au champ ce terme de modéré en appliquant un niveau d'irrigation

légèrement inférieur à celui permettant de conserver le sol à la capacité au champ. La pratique nous a enseigné qu'il serait très difficile de piloter un déficit hydrique encore plus modéré, c.-à-d. encore plus proche de la capacité au champ. Or, la diminution de 25% de la croissance des rameaux d'ordre 1 du traitement "déficit hydrique" (RDI) présentée au chapitre 3 montre que l'arbre réagit déjà de manière significative à ce niveau de déficit hydrique pourtant très proche de la capacité au champ et correspondant à des potentiels hydriques du sol généralement considérés comme non limitants (entre -0.04 et -0.06 MPa). Cela suggère qu'un arbre en conditions de culture de production ne réalise son potentiel de croissance que lorsque le sol est en permanence à la capacité au champ. La durée du déficit hydrique appliqué pendant la saison de croissance joue également un rôle important dans le fonctionnement de la plante. A cette notion de durée s'ajoute également la notion de stade phénologique auquel est appliqué le déficit hydrique. Bien étudié sur les fruitiers notamment en relation avec les stades de développement du fruit (Goodwin and Boland, 2002; Mirás-Avalos et al., 2016), peu d'études malheureusement apportent des informations sur l'application du déficit hydrique à la plantation.

L'hypothèse d'allocation de carbone en direction des racines est en partie basée sur le fait que les processus ont une sensibilité différente au déficit hydrique. Ainsi, pour qu'un déficit hydrique modéré soit en mesure de favoriser la croissance des racines par une allocation préférentielle du carbone, il faut que la photosynthèse soit peu sensible à ce niveau de déficit modéré, pour que la plante continue à produire du carbone et que les parties aériennes soient suffisamment sensibles pour que leur croissance et donc leur force de puits soit diminuée augmentant alors la part de carbone disponible pour les racines. Nous avons montré que cette hypothèse était partiellement vérifiée dans les conditions de l'étude, en cohérence avec d'autres études tant sur annuelles que sur pérennes (Boyer, 1970; Muller et al., 2011). Mais nous n'avons pas pu tester dans l'analyse la sensibilité des racines au déficit hydrique. En effet, si les racines s'avéraient plus sensibles que les parties aériennes au déficit hydrique, le bénéfice attendu du déficit hydrique sur l'allocation de biomasse aux racines s'estompe. La littérature montre cependant que le déficit hydrique a un effet négatif sur la croissance à la fois des racines et des parties aériennes, mais que les parties aériennes sont plus impactées que les racines, ce qui entraîne l'augmentation du R/S observé sur le maïs (Benjamin et al., 2014), la chicorée (Vandoorne et al., 2012), le coton (Pace et al., 1999) et le *Callistemon citrinus* (Álvarez and Sánchez-blanco, 2013).

Nos résultats sur les composants du déficit hydrique montrent que les parties aériennes de jeunes arbres sont plus sensibles que les racines au déficit hydrique, mais que la croissance des racines est au final également réduite par le déficit hydrique. Il semblerait donc que le déficit hydrique, même modéré ne soit pas un levier notable d'augmentation de la croissance racinaire. Nos résultats suggèrent aussi qu'au-delà de ce niveau modéré, et en proportion de sa durée et de son intensité, le dessèchement du sol entrainera une baisse de la biomasse racinaire, ce qui renforce l'importance d'une irrigation des arbres jeunes pour assurer leur potentiel de production (parties aériennes) et leur capacité à s'enraciner.

3 Piloter l'enracinement en profondeur de l'arbre par l'association d'herbacées combinée au déficit hydrique à la plantation

L'objectif du pilotage de l'enracinement par la combinaison de deux leviers agro-écologiques (irrigation déficitaire et culture intercalaire) était d'associer les bénéfices attendu de chacun, c.-à-d. une augmentation de la biomasse et de la densité racinaire due au déficit hydrique combinée à une descente en profondeur due à la compétition avec l'enherbement dans les horizons de surface.

Comme montré au chapitre 4, aucune augmentation de la croissance racinaire ni en absolu ni en relatif n'a eu lieu dans le cas du traitement enherbé (RDI + G). Cela peut s'expliquer par le fait que les compartiments aériens et souterrains ont été simultanément réduits par la combinaison du déficit hydrique et de l'enherbement, en conséquence de quoi le R/S n'a pas changé en faveur de l'un des deux compartiments. Deux effets certainement combinés permettent d'expliquer cette réduction symétrique des deux compartiments: (i) l'effet de la restriction du volume de sol accessible aux racines du pêcher et (ii) la perception par le pêcher du dessèchement du sol causé par l'enherbement.

L'effet, sur les parties aériennes, de la restriction du volume de sol disponible pour la prospection des racines est bien connu dans le milieu des pépinières horticoles ou forestières. Les études portant sur le sujet indiquent qu'une restriction du volume racinaire causée par la réduction de la taille du contenant de culture entraîne (entre autres) une diminution de la biomasse des parties aériennes (Mandre et al., 1995; NeSmith and Duval, 1998). En verger de pêchers, la restriction du volume racinaire peut être induite par la compétition avec un enherbement et ainsi être utilisée pour diminuer la vigueur des parties aériennes dans le but d'augmenter l'efficacité de la production (Tworkoski and Glenn, 2010).

Les mécanismes permettant d'expliquer que la réduction du volume prospecté par les racines entraîne une diminution de la croissance des parties aériennes, dans des conditions d'alimentation hydrique pourtant optimales ne sont pas encore élucidés (Ismail and Davies, 1998), notamment dans les cas où aucun signe de stress hydrique n'a été détecté (potentiel de feuille du traitement en restriction racinaire identique à celui du témoin) mais où la conductance stomatique a été réduite. L'émission de signaux non hydrauliques par les racines tels que les hormones de régulation (gibbérellines, cytokinines ou ABA) a été proposée (Ismail and Davies, 1998). En revanche, lorsque la diminution de la conductance stomatique a été suivie d'une diminution de l'état hydrique des feuilles (diminution du potentiel hydrique foliaire), comme dans notre cas, l'explication avancée est cette fois hydraulique. En effet, la croissance des racines et des rameaux étant coordonnée, si les racines se trouvent soudainement contraintes et leur croissance ainsi ralentie, elles se trouvent alors dans l'incapacité d'assurer l'alimentation hydrique de la partie aérienne qui elle continue sa croissance (Tschaplinski and Blake, 1985). Cela entraîne alors une diminution de la teneur en eau des parties aériennes et un déficit hydrique interne qui déclenche la fermeture des stomates et inhibe la croissance, comme montré sur de jeunes aulnes par Tschaplinski and Blake (1985). Cette inhibition de la croissance entraîne à son tour une diminution du stock de carbone disponible pour la croissance par la diminution de la surface photosynthétique et par rétroaction, ne favorise pas la croissance des racines qui se retrouvent également diminuée.

Dans les conditions de notre expérimentation, les jeunes pêcheurs au système racinaire déjà de faible volume à la plantation ont été dès la première année contraints dans l'espace par l'exclusion de l'horizon de surface (0-0.1m) par l'enherbement fortement enraciné dans cet horizon. Si l'on considère que la surface de sol maximale sous laquelle peuvent se développer les racines est la surface du polygone de Voronoi (4.5 m^2), et puisque les racines des arbres des traitements témoin (C) et "déficit hydrique" (RDI) avaient atteint les limites de ce polygone dès la fin de la première année, on peut estimer le volume de sol duquel les racines des arbres du traitement enherbé (RDI + G) ont été exclues à $4.5 * 0.1 = 0.45 \text{ m}^3$. Les racines des arbres des traitements témoin (C) et déficit hydrique (RDI) ne dépassant pas 0.7 m de profondeur à la fin de la première année, on peut de la même manière estimer le volume total de sol potentiellement exploré par les racines la première année, soit $4.5 * 0.7 = 3.15 \text{ m}^3$. La réduction, par l'enherbement, du volume de sol exploré par le pêcheur peut donc s'estimer à 14%. L'enherbement couvrant toute la surface du verger, la seule

manière pour le pêcher d'augmenter le volume du sol prospecté aurait été de descendre plus en profondeur. Les résultats du chapitre 4 tant en termes de biomasse que de longueur racinaire montrent cependant que le développement des racines plagiotropes du pêcher est plus important que celui des racines à géotropisme positif à ce stade de développement de l'arbre (au bout d'un an de croissance). En effet, les racines secondaires verticales étaient à ce moment seulement en début de développement et l'arbre ne pouvait donc pas diminuer la contrainte en prospectant des horizons plus profonds durant la première année de croissance. Cette situation expliquerait le ralentissement drastique de la croissance tant aérienne que souterraine la première année (les arbres du traitement enherbé étant 3 fois plus petits que les arbres du témoin, chapitre 4), et la non modification du R/S en faveur des racines, quand bien même la plante se trouvait en conditions de stress hydrique. Il semblerait donc qu'une réduction de 14% du volume du sol pour la prospection racinaire conduise à une réduction de la biomasse totale de plus de 70% et diminue le volume de sol réellement prospecté par les racines de 46%. La profondeur d'enracinement maximale étant probablement sous-estimée dans les excavations en 2015 (cf. chapitre 5), le calcul n'a pas pu être répété pour l'année 2015.

Cependant, cette réduction du volume de sol n'est pas la seule en cause. Un autre mécanisme dû à la présence de l'enherbement s'est certainement ajouté à cet effet de restriction racinaire, celui de la perception du dessèchement du sol dû à la diminution de l'eau disponible dans le sol par les racines de l'enherbement et de la production par les racines de pêcher de signaux non hydrauliques à destination des parties aériennes. En effet, il a été montré que lorsque les racines sont en contact avec des zones de sols en dessèchement, elles produisent des hormones de régulation telles que l'ABA, qui reçues par les feuilles, déclenchent la fermeture des stomates afin de limiter les pertes en eau dues à la transpiration (Costa et al., 2013; Davies and Zhang, 1991). Dans notre expérimentation, une faible proportion de racines du pêcher (5% de la longueur totale) poussait dans le même horizon de sol que les racines de l'enherbement, notamment dans la zone en dehors des goutteurs. Le prélèvement en eau de l'enherbement n'a certes pas été mesuré, mais les simulations de la transpiration de l'herbe présentées au chapitre 5 montrent que l'herbe consommait sur une année de croissance 70% de l'eau restant dans le sol après ressuyage. En période estivale, les pluies faibles et occasionnelles, seules entrées d'eau en dehors de la zone d'influence des goutteurs ont donc certainement été consommées d'abord par l'herbe, et le sol se retrouvait très vite asséché en surface. On peut donc faire l'hypothèse que les

racines de pêchers étaient en contact avec des zones sèches en quasi permanence, et que les signaux envoyés pour réguler la transpiration du pêcher et sa croissance foliaire, l'étaient également. Xylogiannis et al., 2015, ont effectivement cherché à vérifier cette hypothèse, et ont montré que les racines de pêchers en dehors de la zone d'irrigation avaient une concentration en ABA 1.4 fois plus importante que celles situées dans la zone d'irrigation. Dans ces conditions, les stomates de l'arbre étaient probablement très souvent fermés, et la photosynthèse réduite, entraînant une diminution du carbone disponible et donc de la croissance.

On peut penser qu'avec le temps et une croissance plus verticale dans des horizons profonds non partagés avec une autre espèce, l'effet de la restriction du volume racinaire s'estompera, et qu'il ne restera que l'effet de la compétition pour l'eau et les nutriments et les messages racinaires issus de ces horizons partagés avec l'enherbement. Cependant, ce cadre d'analyse suggère qu'un arbre qui possède des racines dans les horizons superficiels partagés avec d'autres espèces, produira toujours des signaux non hydrauliques de perception du dessèchement du sol et cela même s'il a accès de par son enracinement profond à des ressources hydriques en quantité suffisante. De plus, la réduction de l'état hydrique du sol s'accompagnant également d'une réduction de la minéralisation de la matière organique et donc de l'azote disponible, dans ces conditions la perception d'un déficit en azote s'ajoutera à celle du dessèchement du sol. Un arbre dont les racines exploreraient des zones de sol sous l'influence des racines d'une espèce associée serait donc très souvent stressé, en tous cas à chaque fois que l'espèce associée diminuerait la disponibilité en eau et en nutriments, et serait à donc incapable d'atteindre son potentiel de croissance maximal (potentiel atteint en condition hydrique non limitante). Atteindre l'objectif de production maximale nécessiterait donc de séparer les systèmes racinaires de la manière la plus franche possible, afin que les racines des deux espèces aient le moins d'influence possible les unes sur les autres.

La compétition interspécifique avec l'enherbement, en combinaison avec le déficit hydrique modéré, avait pour fonction de faire descendre le système racinaire de l'arbre en profondeur. Cette croissance plus profonde des racines sous l'effet de la compétition avec l'enherbement n'a pas eu lieu. En effet, à la fin de la première année, les racines des arbres des traitements témoin (C) et "déficit hydrique" (RDI) avaient atteint 0.7 m de profondeur, alors que les racines des arbres du traitement enherbé (RDI + G) ne dépassaient pas 0.5 m de

profondeur. Comme discuté précédemment, la raison principale de ce résultat est la diminution trop importante de la biomasse racinaire par le déficit hydrique pour permettre une croissance en profondeur. Le fait que les arbres sans contrainte hydrique (C) ou avec une contrainte moindre (RDI) aient effectivement atteint une profondeur plus importante montre bien que l'effet de réduction de la biomasse racinaire par le déficit hydrique est largement dominant par rapport à un éventuel effet d'augmentation du R/S. Il semble cependant que l'architecture joue un rôle important malgré tout, car le développement des racines plagiotropes (c.-à-d. horizontales) est prépondérant les deux premières années par rapport au développement des racines à géotropisme positif, et semble s'estomper seulement en deuxième année. Les racines plagiotropes semblent ainsi croître plus vite que les racines verticales. En effet, si l'on mesure cette vitesse à partir de nos mesures, on voit que dans la direction horizontale les racines passent de 0.5 m du tronc à la plantation à 1.5 m en fin 2014 (milieu de l'inter-rang, chapitre 4) pour les traitements témoin (C) et "déficit hydrique" (RDI) soit en un an une vitesse de $V_{\text{horizontale}} = 1/365 * 1000 = 8 \text{ mm.jour}^{-1}$. Le même calcul dans la direction verticale, pour des racines qui passent d'une profondeur de 0.3 m à la plantation à une profondeur de 0.7 m fin 2014 aboutit à $V_{\text{verticale}} = 1/365 * 400 = 2 \text{ mm.jour}^{-1}$. Ce patron de vitesse différentielle en fonction de l'orientation change-t-il avec l'âge de l'arbre sous l'effet de la dérive ontogénétique ou la croissance des racines verticales reste-t-elle plus lente que celle des racines horizontales? La croissance des racines plagiotropes semble répondre à la quantité de ressources disponibles, la vitesse de croissance augmentant lorsque les racines se retrouvent en contact avec une zone de sol riche en azote (Malamy, 2005). La plus forte disponibilité en azote dans l'horizon travaillé pourrait donc expliquer cette différence de vitesse de croissance entre les racines verticales et les racines plagiotropes, stimulées par la disponibilité en ressources dans les couches superficielles de sol. De plus, il semble que les racines soient programmées pour croître selon un angle par rapport à la gravité ("Gravitropic set-point angle") prédéterminé (Malamy, 2005), ce qui impliquerait que les racines plagiotropes ne peuvent changer d'angle même sous l'effet d'une contrainte environnementale. Nos observations sur le terrain lors des excavations n'ont effectivement pas suggéré de changement d'angle des racines plagiotropes. Dans ce cas, la compétition avec une plante associée est inévitable et la seule possibilité qu'a le système racinaire pour descendre en profondeur est d'émettre des racines pivotantes secondaires.

Par ailleurs, la capacité compétitive souterraine d'une espèce est liée à des traits racinaires tels que le taux de croissance et la densité de longueur (Casper and Jackson, 1997b; Jose et al., 2006). La fétuque rouge et la fétuque ovine constituaient 90% du mélange d'espèces choisi pour constituer l'enherbement dans cette étude et les observations de leur enracinement ont montré une densité de longueur racinaire tellement importante dans l'horizon 0-10 cm que lorsque l'herbe était arrachée, le sol dans lequel elle était enracinée venait avec et qu'il était impossible de distinguer le sol entre les racines. Il est donc probable que la fétuque ait une capacité compétitive très forte, comme le montre l'absence quasi-totale de racines de pêchers dans l'horizon 0-10 cm en 2015 (chapitre 4, figure 4.8), comparativement aux autres espèces, qui dominaient par rapport à la fétuque en 2014 et qui n'ont pas exclu de manière aussi drastique les racines du pêcher (chapitre 4, figure 4.8).

Ainsi, la compétition engendrée par l'enherbement sur le pêcher les deux premières années après plantation a réduit la croissance racinaire dans toutes les directions et a donc réduit son volume d'exploration, ce qui n'a pas permis aux racines de descendre plus profondément que les racines des arbres bien irrigués (C) ou les arbres en déficit hydrique modéré (RDI). Cette réduction de la partie racinaire s'est accompagnée d'une réduction de la partie aérienne sous l'effet combiné de deux mécanismes aux effets additifs: une diminution du volume de prospection racinaire et la fermeture des stomates provoquée par les signaux racinaires de perception de dessèchement du sol entraînant une diminution de la photosynthèse et un déficit carboné pour la croissance globale. De plus, l'architecture racinaire du jeune pêcher semble favoriser sa croissance dans le plan horizontal les deux premières années après plantation tandis que la croissance des axes verticaux secondaires ne démarre qu'à la fin de la deuxième année. Enfin, la capacité compétitive de l'espèce associée joue également un rôle dans la réponse de l'arbre à la compétition. L'hypothèse centrale de cette thèse est que la séparation des systèmes racinaires est due essentiellement à la compétition interspécifique. Cependant, d'autres facteurs semblent nécessaires pour expliquer et aider au pilotage de cette séparation de niche entre les racines, tels que les conditions locales de sol et les itinéraires techniques.

4 Quelles conditions pour le pilotage de la séparation des systèmes racinaires à la plantation?

Cette partie discute les leviers qu'il semble nécessaire de mobiliser pour aboutir à la séparation des systèmes racinaires d'un système agroforestier dès la plantation, en se basant essentiellement sur les résultats obtenus lors de cette étude.

4.1 Choix de la parcelle où implanter le système : privilégier les sols à horizon caillouteux peu profond plutôt que les sols alluviaux homogènes en profondeur ?

Selon Noordwijk et al., 2015, le bon fonctionnement d'un système agroforestier dans lequel la compétition pour les ressources souterraines est réduite n'est possible qu'à condition que l'arbre utilise des ressources auxquelles les plantes qui lui sont associées n'ont pas accès. Dans un système installé avec des arbres adultes, cela signifie essentiellement que les systèmes racinaires soient séparés spatialement. Cette séparation des systèmes racinaires peut résulter de la compétition pour les ressources de l'horizon de sol prospecté par les deux espèces, à la double condition que la capacité de compétition de la culture soit supérieure à celle de l'arbre et que des ressources uniquement accessibles à l'arbre soient présentes dans les horizons profonds (Smith et al., 1999). Dans notre expérimentation, les profils d'humidité du sol à la capacité au champ (chapitre 5) ont montré que les horizons profonds (entre 1.6 m et 2.6 m) avaient une capacité de rétention en eau plus importante que l'horizon caillouteux intermédiaire (entre 0.5 m et 1.6 m). De telles conditions seraient donc favorables à la séparation des systèmes racinaires, à partir du moment où les racines des arbres arrivent à passer l'horizon caillouteux et à prospecter ces horizons profonds. Les mesures d'humidité du sol ont en effet montré que des racines prélevaient de l'eau à 1.6 m de profondeur dès la deuxième année même si les excavations racinaires ont montré que ces racines ne peuvent que représenter une faible proportion (<5%) du système racinaire total (chapitre 5). Selon Kondo et al., 2000, la quantité d'eau prélevée dans chaque couche est proportionnelle à la quantité de racines présentes dans chaque couche. Les simulations conduites dans le chapitre 5 nous indiquent effectivement qu'une faible partie de l'eau transpirée par l'arbre est prélevée dans ces couches profondes. Cela implique que pour que la consommation en eau dans les couches profondes contribue de manière significative à l'alimentation hydrique de l'arbre, il faut que les racines se ramifient dans ces couches afin d'augmenter leur densité racinaire, comme suggéré par (Kutschera and Lichtenegger, 1960). Une autre possibilité serait que des racines en petit nombre prospectent sur une très grande longueur des couches profondes de grande épaisseur, comme dans les plantations d'Eucalyptus sur sols profonds du Brésil (Christina et al., 2011). Dans tous les cas, le fait que

les racines des pêchers aient déjà atteint et en partie traversé cet horizon caillouteux au bout de deux ans, alors que les racines de l'enherbement ne l'ont pas atteint, montrent que ce type de sol est propice à l'installation de systèmes agroforestiers. En effet, les espèces d'intérêt agronomique ont bien souvent un enracinement important (supérieur à 1 m et jusqu'à 3 m) en sols profonds (Dardanelli et al., 1997), ce qui peut entraîner une compétition avec les arbres sur une grande profondeur dans un système agroforestier. Dans un sol possédant un horizon caillouteux à faible profondeur (0.5 m) et un horizon à forte rétention d'eau en dessous, comme celui de cette étude, les cultures annuelles ne pourront à priori pas développer un système racinaire au-delà de l'horizon caillouteux, trop difficile à traverser en une saison de croissance. A l'inverse, les plantes pérennes comme les arbres traverseront progressivement cet horizon au fil des saisons et développeront des racines dans des horizons inatteignables par les racines des annuelles. Un tel sol, courant en Languedoc-Roussillon (Bordas, 1954) et plus largement dans la zone méditerranéenne, pourrait donc favoriser la séparation des systèmes racinaires dans un système agroforestier.

4.2 La décompaction en profondeur

Avant installation du verger en janvier 2014, le sol avait été décompacté sur une profondeur de 0.9 m. Cette décompaction a rempli deux fonctions: (i) décompacter les horizons de surface et (ii) fissurer l'horizon caillouteux. Il est en effet reconnu que le facteur qui contraint le plus la croissance des racines est l'augmentation de la densité apparente du sol (Bécel, 2010), provoquée en surface essentiellement par la compaction due au trafic des engins agricoles sur la parcelle. Un sol trop tassé par le passage des engins agricoles augmentera la résistance du sol à la pénétration et diminuera les capacités de l'arbre à émettre ses racines. Cette action avait donc pour effet de ne pas entraver la croissance des racines. La décompaction a également permis de fissurer le haut de l'horizon caillouteux, avec pour objectif de favoriser la pénétration des racines des pêchers.

4.3 Le type de plant et le mode de plantation

La méthode de production des arbres en pépinières influe grandement sur la mise en place de l'architecture racinaire, selon que les plants sont repiqués, "dépivotés", marcottés ou semés. Le "dépivotage" est couramment pratiqué par les pépinières forestières, et consiste à sarcler le pivot des jeunes plants semés d'un an à l'aide d'une lame passée entre 0.1 et 0.2 m de profondeur. Cela entraîne la production de nouvelles racines sur le pivot

coupé et sur les latérales déjà en place et une croissance en largeur du pivot. Les plants "dépivotés" possèdent alors un chevelu racinaire plus dense, ce qui améliore la reprise après replantation (Drénou, 2006). Mais le "dépivotage" entraîne la ramification de racines à partir du pivot coupé dans le plan horizontal, racines qui deviendront les futures charpentières. Le développement essentiellement plagiotrope décrit dans le chapitre 3 est probablement en grande partie la résultante de cette opération culturale. La méthode de plantation est également un facteur important dans la mise en place de l'architecture racinaire, car elle peut induire des contraintes supplémentaires. Une ouverture insuffisante de la fosse de plantation peut conduire à courber les racines sorties de pépinières, d'autant plus qu'elles sont grosses et nombreuses, et orienter la croissance des racines selon des directions inattendues dont l'arbre gardera la marque. Ce problème de plantation a été constaté dans notre expérimentation (chapitre 4, paragraphe 4.1). Pour pallier ces deux problèmes, une solution serait d'implanter le porte-greffe directement au champ par semis, et de greffer le scion au champ l'année d'après. Cette méthode se heurte cependant au problème d'hétérogénéité de germination des noyaux de pêchers, qui fait que pour l'instant, personne ne la pratique (Philippe Blanc, com. pers.).

Dans notre étude, nous avons montré que les jeunes pêchers n'ont pas répondu à la compétition créée par l'enherbement en développant des racines en profondeur. Or, toutes les espèces d'arbres n'ont peut-être pas les mêmes capacités à répondre à la compétition par une croissance compensatoire des racines dans les horizons plus profonds. La sélection de plantes sur des traits racinaires tels que la forte plasticité ou la croissance en profondeur est une voie de recherche nouvelle et prometteuse dans le cadre d'une agriculture durable (Kell, 2011b).

4.4 La taille des arbres

La modification de la part relative des compartiments de la plante par la taille des parties aériennes peut modifier le patron d'allocation des ressources. Après plantation, les pêchers ont subi une taille de formation et ont été rabattus à 0.5 m au-dessus du sol. L'effet de la taille des parties aériennes sur la croissance des racines n'est pas clair. Certains auteurs ont montré que la taille favorise le développement de racines fines dans l'horizon superficiel, ce qui augmente la compétition avec la culture associée et serait donc une pratique désavantageuse pour les systèmes agroforestiers (van Noordwijk and Purnomosidhi, 1995), d'autres au contraire ont montré que la taille des parties aériennes réduit la croissance des

racines fines (Jones et al., 1998; Lehmann et al., 1998). Des recherches doivent être conduites sur cette question afin de déterminer de quelle manière la taille des parties aériennes, indispensable pour limiter la hauteur des arbres fruitiers et limiter les coûts de main d'œuvre dans les vergers peut être mobilisée comme outil de pilotage de l'enracinement des arbres dans de tels systèmes.

4.5 Le type d'irrigation et son pilotage

La méthode d'irrigation a une influence sur la distribution des racines. A la différence des asperseurs, les goutteurs d'un système d'irrigation par goutte à goutte amènent l'eau de manière très localisée et vont engendrer une concentration des racines dans un rayon faible autour des goutteurs diminuant l'étendue horizontale des racines (Bécel, 2010). Cette concentration des racines sous les goutteurs n'a pas été observée de manière franche, mais lors de nos excavations racinaires, nous avons constaté qu'une partie des racines fines qui prospectaient dans l'horizon 0-10cm remontaient de l'horizon inférieur (10 - 30cm). L'apport de l'irrigation en surface proche de l'arbre pourrait donc expliquer ce comportement des racines sous la zone d'influence des goutteurs et ainsi la distribution plus importante des racines fines proche de l'arbre dans l'horizon 0-10 cm (chapitre 4, figure 6). L'irrigation par aspersion sur toute la surface d'influence des racines de l'arbre serait une alternative, d'autant plus qu'elle permettrait également de résoudre le problème de la perception du dessèchement du sol provoqué par l'herbe en dehors de la zone irriguée par les goutteurs et de la production par les racines de signaux hormonaux à destination des feuilles pour réduire la transpiration. Cependant, une telle méthode d'irrigation entraînerait inévitablement une augmentation de la croissance de l'enherbement et donc de son prélèvement en eau et en azote, et nécessiterait de recourir à des méthodes pour contrôler sa vigueur. De plus, dans les cas où la plante associée ne serait pas un enherbement mais une culture qui ne tolérerait pas une irrigation aussi fréquente que celle apportée au pêcher, un tel système n'est pas envisageable.

Le pilotage de l'irrigation est quasiment un art, tant la détermination des quantités et moments d'application optimums sont difficiles à quantifier sur le terrain surtout lorsque l'objectif est de maintenir un déficit hydrique modéré. Comme expliqué dans le chapitre 2, déterminer les quantités nécessitent de connaître la quantité d'eau transpirée, et déterminer le moment opportun et la fréquence d'irrigation nécessite d'intégrer les propriétés du sol. Dans cette double détermination, l'agronome utilise le concept de

capacité au champ, qui est la quantité d'eau que le sol contient après que l'excès d'eau présent dans la macroporosité du sol se soit évacué par percolation (Veihmeyer and Hendrickson, 1931). De nombreuses critiques ont été formulées par certains auteurs, qui considèrent que ce concept de capacité au champ est difficile à appréhender par la mesure (Assouline and Or, 2014; Twarakavi et al., 2009). Selon ces auteurs, ses défauts principaux sont que: (i) la description de l'état hydrique du sol à la capacité au champ n'est pas très claire, (ii) le caractère statique de l'état d'équilibre de l'eau du sol qu'elle est censée représenter est en fait partiellement faux, la capacité au champ étant plutôt un état dynamique dont la valeur change avec le temps (iii) le nombre de jours de ressuyage nécessaires pour l'atteindre dépend de la texture du sol et peut donc varier d'un sol à un autre. L'utilisation de ce concept amène donc deux difficultés majeures:

- (i) Puisque par définition la capacité au champ correspond à l'état idéal pour la plante où il n'y a ni déficit hydrique (macroporosité pleine d'air) ni anoxie racinaire (microporosité pleine d'eau), si son estimation au champ n'est pas bonne, comment être sûr que l'on n'apporte pas trop d'eau?
- (ii) Si la valeur de la capacité au champ est mal estimée, et que l'on souhaite irriguer de manière à être en deçà de sa valeur dans une stratégie d'irrigation déficitaire, comment être sûr qu'une irrigation déficitaire est bien déficitaire?

La sur-irrigation est un problème bien identifié en vergers qui entraîne notamment une réduction du nombre de fruits (Marsal et al., 2002) et une des cibles des démarches actuelles de pilotage plus précis de l'irrigation. Nous avons fait l'hypothèse au début de cette étude que la capacité au champ correspondait à l'état hydrique du sol lorsque son potentiel hydrique total à 0.4 m de profondeur se situait entre -0.01 et -0.02 MPa, soit un potentiel matriciel entre -0.006 et -0.016 MPa (Potentiel total = Potentiel gravitaire + potentiel matriciel, et Potentiel gravitaire à 0.4 m = 0.004 MPa). La mesure de potentiel matriciel à 0.4 m de profondeur que nous avons effectuée 48h après l'irrigation massive qui a fait suite à la plantation, donc lorsque le sol est à la capacité au champ, selon sa définition agronomique large, était bien de -0.006 MPa, ce qui correspond à -0.01MPa de potentiel hydrique total à cette profondeur. Nous avons donc piloté l'irrigation du traitement témoin de manière à maintenir le potentiel hydrique du sol à 0.4 m de profondeur autour de cette valeur. Des estimations de la capacité au champ conduites au champ rapportent la valeur de potentiel hydrique total de -0.01 MPa (Bruand et al., 1996), et l'estimation faite en

laboratoire avec une chambre à pression par (Colman, 1946) (devenue par la suite la définition standard *de facto* de la capacité au champ estimée par la méthode de la chambre à pression, encore appelée capacité de rétention) est de -0.033 MPa. La valeur déterminée dans nos conditions de sol correspond donc à une valeur de capacité au champ plus élevée que dans les deux cas cités ici, c'est-à-dire à une quantité d'eau dans le sol plus importante à la capacité au champ. Cela amène à penser que notre apport d'eau dans le traitement témoin était probablement un peu trop important, car nous avons observé la mort de 6 arbres dans le traitement bien irrigué (C), qui présentaient les symptômes compatibles avec ceux d'une asphyxie racinaire. Nous en avons donc conclu que ces arbres étaient morts d'avoir été sur-irrigués.

Le pilotage de l'irrigation, notamment dans le cas de l'irrigation déficitaire, nécessite donc de caractériser la capacité au champ dans les conditions de l'expérience comme nous l'avons fait (sans toutefois s'assurer que le temps de drainage du sol de notre étude était bien de deux jours) et non pas de se baser sur des valeurs issues de la bibliographie ou d'une mesure de la capacité de rétention à -0,033 MPa en laboratoire. L'obtention d'un déficit hydrique modéré, c.-à-d. un état hydrique du sol juste en deçà de la capacité au champ nécessite également que soit caractérisée l'évolution de l'état hydrique du sol de manière rigoureuse, car la gamme de valeurs qui sépare l'état du sol ne générant pas de stress (la capacité au champ) de celui générant un stress (le déficit hydrique) est très étroite. Cette caractérisation est cependant possible en conditions de production, en équipant la parcelle de sondes tensiométriques automatiques, qui ont l'avantage d'être peu onéreuses et faciles d'utilisation (Tron et al., 2000).

4.6 Le choix de la culture intercalaire

Toutes les espèces d'enherbement n'ont pas la même capacité compétitive et n'auront donc pas la même intensité d'effet sur les arbres dans un verger enherbé, comme montré par Parker and Meyer, 1996 sur des pêchers plantés dans 5 types d'enherbements différents. Dans cette étude, les effets les plus forts sur la diminution de croissance des pêchers causés par les plantes associées ont été attribués à leur enracinement profond et la plante qui n'a pas entraîné de diminution de la croissance relativement au témoin en sol nu est la *Muhlenbergia* de Schreber, une poacée stolonifère utilisée comme plante de gazon¹². Dans

¹² http://extension.psu.edu/plants/green-industry/turfgrass/weed-id/nimblewill/extension_publication_file

notre étude, nous avons fait le choix d'espèces ayant un enracinement superficiel pour constituer le mélange d'enherbement, mais ce choix peut certainement être encore amélioré en sélectionnant d'autres traits, tels que la reproduction par stolons ou le faible taux de croissance. Cependant, il ne faut pas oublier que pour jouer son rôle de compétiteur entraînant la séparation des systèmes racinaires, l'enherbement doit être suffisamment compétitif pour gagner la compétition et contraindre les racines de l'arbre à descendre en profondeur. Pour que ce rôle soit rempli sans que l'arbre ne soit pénalisé dans sa croissance les premières années comme dans notre étude, on pourrait envisager d'utiliser un enherbement peu compétitif les deux premières années, qui pousse lentement et s'enracine très superficiellement, ou bien une culture annuelle ayant un cycle de croissance décalé par rapport à celui du pêcher (exemple engrais vert semé en septembre et détruit en février), puis utiliser un enherbement plus agressif à partir de la troisième année, au moment où la croissance en profondeur des racines secondaires commence. Le mode de conduite de la culture intercalaire (notamment irrigation, fertilisation et fréquence de coupe) peut également être un facteur permettant de moduler l'effet du génotype.

4.7 Piloter le système dès la plantation ?

Au vu des résultats de cette étude sur la forte diminution de biomasse totale des arbres enherbés, on peut se demander si l'application d'un déficit hydrique couplée à l'association d'une herbacée est une pratique adaptée à une jeune plantation dans des conditions de production. La réponse est non si l'on applique un déficit hydrique trop précoce comme cela a été le cas dans notre étude en première année mais il serait intéressant de tester un déficit modéré appliqué en première année au moment où les arbres ont terminé leur croissance sur les rameaux primaires. De plus, nos résultats indiquent que la croissance des pivots secondaires ne commence que lorsque l'arbre a atteint une certaine taille, à partir de la deuxième année, et à moins que l'on puisse modifier l'angle des racines plagiotropes, la croissance en profondeur repose essentiellement sur les pivots secondaires tardifs. Il n'entrait pas dans le champ de notre étude d'étudier l'architecture racinaire de l'arbre et l'angle d'insertion dans le sol des racines charpentières n'a donc pas été suivi. Il ne nous est donc pas possible de conclure sur la plasticité de ce trait de ces jeunes racines, qui était une de nos hypothèses. Il serait pertinent au vu de nos résultats de tester cette hypothèse de plasticité en laissant l'arbre se développer sans compétition la première année, puis en appliquant un déficit modéré seulement en fin de

saison de croissance pour ne pas pénaliser la mise en place de la surface foliaire et favoriser la croissance des racines, puis d'installer une culture associée sur toute la surface (rang et l'inter rang) à l'automne avant la deuxième saison de croissance. A l'inverse, si la plasticité dans l'angle d'insertion dans le sol des racines des arbres jeunes se trouve infirmée, la séparation des systèmes racinaires reposerait alors essentiellement sur la croissance des pivots secondaires verticaux. Dans ces conditions, il semblerait pertinent de laisser aux arbres le temps de descendre en profondeur grâce à leurs pivots secondaires en évitant la compétition interspécifique pendant cette phase, puis d'implanter la culture dans un deuxième temps. Nos résultats indiquent que pour les pêchers, il faut au moins attendre la deuxième année de croissance pour que le système racinaire secondaire vertical se mette en place. C'est donc à partir de la troisième année qu'il semble pertinent d'installer la culture associée.

Par ailleurs, la durée de l'étude n'a pas permis d'étudier les capacités d'acclimatation des arbres à la compétition créée par l'enherbement. Or, Glenn et al., 1996a ont montré que des pêchers adultes peuvent s'adapter avec le temps à la compétition interspécifique. Il est donc possible que les pêchers dans les conditions de notre étude aient pu s'adapter à la présence de l'enherbement en modifiant leur fonctionnement d'une manière ou d'une autre. Nous avons ainsi constaté qu'en 2015, les pêchers du traitement RID + G avaient prolongé de 15 jours leur croissance active par rapport aux deux autres traitements, montrant donc un patron de croissance différent et à priori causé par la cohabitation avec l'enherbement, tout étant égal par ailleurs. Pour l'arbre, augmenter sa durée de croissance permet d'allonger la période de photosynthèse active et donc d'augmenter la quantité de carbone fixée. On peut ensuite émettre l'hypothèse que ce carbone est soit investi dans la production de racines après l'arrêt de croissance des parties aériennes afin de prospecter plus de sol, notamment hors des horizons prospectés par les racines de l'enherbement, soit investi dans la mise en réserve à la chute des feuilles. L'arbre pourrait ainsi démarrer l'année suivante avec plus de carbone disponible et augmenterait ses capacités compétitives vis à vis de l'enherbement.

Conclusion générale

Le travail effectué dans le cadre de cette thèse a permis de tester en conditions de plein champ, sur un verger de pêchers planté pour l'étude, deux leviers agronomiques potentiellement mobilisables pour engendrer la séparation spatiale des racines d'un arbre et

d'une culture associée dans un système agroforestier: (i) le déficit hydrique modéré pour modifier le patron d'allocation du carbone entre les compartiments de la plante en faveur des racines et (ii) la compétition interspécifique avec une plante à enracinement superficiel pour forcer les racines de l'arbre à explorer des horizons plus profonds. Les résultats ont montré que la combinaison de ces deux leviers sur des arbres dès la plantation n'entraîne pas la séparation des systèmes racinaires, essentiellement car l'effet des deux pratiques est trop fort sur des arbres si jeunes: leur croissance est trop pénalisée pour qu'ils investissent dans une croissance des racines en profondeur.

Cependant, nos résultats permettent d'émettre des pistes de travail prometteuses. La séparation des systèmes racinaires est très certainement une propriété émergente pilotable, à condition de caractériser l'architecture racinaire de l'arbre et notamment sa plasticité chez des arbres jeunes, première hypothèse à vérifier sur laquelle de futures recherches doivent être menées. Des pratiques innovantes telles que l'installation des arbres par semis puis greffage au champ de la variété de production qui permettraient de s'affranchir des traumatismes racinaires inhérents au mode de production des plants en pépinière devrait également faire partie des agendas de la recherche en agroforesterie. Il est également possible de moduler l'effet de la culture associée en sélectionnant des espèces et variétés dont la capacité compétitive souterraine est adaptée au stade de développement de l'arbre, en associant par exemple des espèces à faible capacité compétitive au début de son développement et à capacité compétitive graduellement plus importante au fur et à mesure qu'il grandit. Enfin, il est d'autant plus probable que la séparation des systèmes racinaires apparaisse dans des sols possédant un horizon caillouteux plus ou moins induré défavorable à la croissance des racines des cultures annuelles associées mais que les racines de l'arbre, de par son caractère pérenne, pénétreront avec le temps, ce qui offre des perspectives pour l'agroforesterie dans ces types de sol.

L'originalité de ce travail est d'avoir abordé la question du pilotage de la séparation des systèmes racinaires sur un système agroforestier dès son installation, dans l'objectif d'apporter des éléments de réponse aux agriculteurs pour qui la problématique de l'installation et de la gestion du système est centrale. La question reste cependant ouverte, et il conviendrait d'y apporter des éléments de réponse en conduisant des études sur des systèmes divers, avec des arbres aux développements racinaires contrastés et sur un pas de temps plus long, adapté aux systèmes agroforestiers basés sur des plantes pérennes.

Références bibliographiques

- Abrisqueta, J.M., Mounzer, O., Álvarez, S., Conejero, W., García-Orellana, Y., Tapia, L.M., Vera, J., Abrisqueta, I., Ruiz-Sánchez, M.C., 2008. Root dynamics of peach trees submitted to partial rootzone drying and continuous deficit irrigation. *Agric. Water Manag.* 95, 959–967. doi:10.1016/j.agwat.2008.03.003
- Agreste, 2011. Recensement Agricole 2010 : Languedoc- Roussillon, premières tendances, Agreste Données.
- Allen, R.G., Pereira, L.S., Raes, D., Smith, M., 2006. *Crop Evapotranspiration*, FAO Irrigation and Drainage Paper Crop N°56. FAO.
- Allen, S.C., Jose, S., Nair, P.K.R., Brecke, B.J., Nkedi-Kizza, P., Ramsey, C.L., 2004. Safety-net role of tree roots: Evidence from a pecan (*Carya illinoensis* K. Koch)-cotton (*Gossypium hirsutum* L.) alley cropping system in the southern United States. *For. Ecol. Manage.* 192, 395–407. doi:10.1016/j.foreco.2004.02.009
- Alvarez-Uria, P., Körner, C., 2007. Low temperature limits of root growth in deciduous and evergreen temperate tree species. *Funct. Ecol.* 21, 211–218. doi:10.1111/j.1365-2435.2007.01231.x
- Álvarez, S., Sánchez-blanco, M.J., 2013. Changes in growth rate , root morphology and water use efficiency of potted *Callistemon citrinus* plants in response to different levels of water deficit. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 156, 54–62. doi:10.1016/j.scienta.2013.03.024
- Assouline, S., Or, D., 2014. The concept of field capacity revisited: Defining intrinsic static and dynamic criteria for soil internal drainage dynamics. *Water Resour. Res.* 50, 4787–4802. doi:10.1002/2014WR015475
- Atkinson, D., 1983. The growth, activity and distribution of the fruit tree root system. *Plant Soil* 71, 23–35.
- Atucha, A., Merwin, I.A., Brown, M.G., Gardiazabal, F., Mena, F., Adriazola, C., Goebel, M., Bauerle, T., 2013. Root distribution and demography in an avocado (*Persea americana*)

- orchard under groundcover management systems. *Funct. Plant Biol.* 40, 507–515.
- Atucha, A., Merwin, I. a., Brown, M.G., 2011. Long-term effects of four groundcover management systems in an apple orchard. *HortScience* 46, 1176–1183.
- Bécel, C., 2010. Variabilité de la croissance racinaire chez le pêcher.
- Behboudian, M.H., Lawes, G.S., Griffiths, K.M., 1994. The influence of water deficit on water relations, photosynthesis and fruit growth in Asian pear (*Pyrus serotina* Rehd.). *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 60, 89–99. doi:10.1016/0304-4238(94)90064-7
- Belaygue, C., Wery, J., Cowan, A., Tardieu, F., 1996. Contribution of Leaf Expansion, Rate of Leaf Appearance, and Stolon Branching to Growth of Plant Leaf Area under Water Deficit in White Clover. *Crop Sci.* 36, 1240–1246. doi:10.2135/cropsci1996.0011183X0036000500028x
- Belding, R.D., Majek, B.A., Lokaj, G.R.W., Hammerstedt, J., Ayeni, A.O., 2004. Orchard Floor Management Influence on Summer Annual Weeds and Young Peach Tree Performance 1. *Weed Technol.* 18, 215–222. doi:10.1614/WT02-180
- Benjamin, J.G., Nielsen, D.C., Vigil, M.F., Mikha, M.M., Calderon, F., 2014. Water Deficit Stress Effects on Corn (*Zea mays*, L.) Root:Shoot Ratio. *Open J. Soil Sci.* 4, 151–160. doi:10.4236/ojss.2014.44018
- Bertrand, N., Roux, S., Guinet, M., Wery, J., 2015. Putting the coherence between crop processes and model inputs at the core of model development: a case study for water stress in intercropped systems, in: Gritti, E., Wery, J. (Eds.), 5th International Symposium for Farming Systems Design. Montpellier, France.
- Black, B.L., Drost, D., Lindstrom, T., Reeve, J., Gunnell, J., Reighard, G.L., 2010. A Comparison of Root Distribution Patterns Among Prunus Rootstocks. *J. Pomol. Soc.* 64, 52–62.
- Blanc, P., Patouillard, B., Arregui, M., Cavalier, R., 2012. Compte rendu d ' essai : Pêcher 2012, alternative au désherbage chimique de pêchers adultes.
- Bogeat-Triboulot, M.B., Brosché, M., Renaut, J., Jouve, L., Thiec, D. Le, Fayyaz, P., Basia , Erwin Witters, Kris Laukens, Thomas Teichmann, Arie Altman, Jean-François Hausman, Andrea Polle, J.K. and E.D., 2006. Gradual Soil Water Depletion Results in Reversible Changes of Gene Expression, Protein Profiles, Ecophysiology, and Growth Performance

- in *Populus euphratica*, a Poplar Growing in Arid Regions. *Plant Physiol.* 143, 876–892.
doi:10.1104/pp.106.088708
- Bordas, J., 1954. Comment étudier le milieu cultural. *Econ. Rural.* 19, 25–33.
- Boyer, J.S., 1970. Differing sensitivity of photosynthesis to low leaf water potentials in corn and soybean. *Plant Physiol.* 46, 236–239. doi:10.1104/pp.46.2.236
- Bradford, K.J., Hsiao, T.C., 1982. Physiological Responses to Moderate Water Stress, in: *Physiological Plant Ecology II.* pp. 263–324.
- Bruand, a, Duval, O., Gaillard, H., Darthout, R., Jamagne, M., 1996. Variabilité des propriétés de rétention en eau des sols : importance de la densité apparente. *Etude Gest. des Sols* 3, 27–40.
- Bugg, R.L., Dutcher, J.D., McNeill, P.J., 1991. Cool-season cover crops in the pecan orchard understory: Effects on coccinellidae (Coleoptera) and pecan aphids (Homoptera: Aphididae). *Biol. Control* 1, 8–15. doi:10.1016/1049-9644(91)90095-H
- Bussi, C., Plenet, D., 2013. Effect of three different irrigation regimes on young apricot (*Prunus armeniaca* L. Batsch) trees. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 88, 519–524. doi:10.1080/14620316.2013.11513000
- Cabibel, 1978. Influence du mode d'irrigation sur la structure et le fonctionnement du système racinaire de jeunes pommiers. *Comptes Rendus des Séances l'Académie d'Agriculture Fr.* 616–624.
- Cannell, M.G.R., Noordwijk, M. Van, Ong, C.K., 1996. The central agroforestry hypothesis: the trees must acquire resources that the crop would not otherwise acquire. *Agrofor. Syst.* 34, 27–31. doi:10.1007/BF00129630
- Cao, K.-F., Ohkubo, T., 1998. Allometry , root / shoot ratio and root architecture in understory saplings of deciduous dicotyledonous trees in central Japan. *Ecol. Res.* 13, 217–227.
- Capra, A., Consoli, S., Scicolone, B., 2008. Deficit irrigation : Theory and practice, in: *Agricultural Irrigation Research Progress.* pp. 53–82.
- Cardinael, R., Mao, Z., Prieto, I., Stokes, A., Dupraz, C., Kim, J.H., Jourdan, C., 2015.

- Competition with winter crops induces deeper rooting of walnut trees in a Mediterranean alley cropping agroforestry system. *Plant Soil*. doi:10.1007/s11104-015-2422-8
- Carlson, W.C., Harrington, C.A., Farnum, P., S.W., H., 1988. Effects of root severing treatments on loblolly pine. *Can. J. For. Res.* 1376–1385. doi:10.1017/CBO9781107415324.004
- Casper, B.B., Jackson, R.B., 1997a. Plant Competition Underground. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28, 545–570. doi:10.1146/annurev.ecolsys.28.1.545
- Casper, B.B., Jackson, R.B., 1997b. Plant Competition Underground. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28, 545–570.
- Chalmers, D.J., 1988. The role of root growth in regulation of assimilate partitioning and productivity of annual and perennial crops, in: *Processing of the 4th International Congress on Micro-Irrigation*.
- Chalmers, D.J., Mitchell, P.D., Van Heek, L., 1981. Control of peach tree growth and productivity by regulated water supply, tree density, and summer pruning. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 106, 307–312.
- Chalmers, D.J., Van den Ende, B., 1975. Productivity of Peach Trees: Factors Affecting Dry-weight Distribution During Tree Growth. *Ann. Bot.* 39, 423–432.
- Cheng, F., Sun, H., Shi, H., Zhao, Z., Wang, Q., Zhang, J., 2012. Effects of Regulated Deficit Irrigation on the Vegetative and Generative Properties of the Pear Cultivar “ Yali ” 14, 183–194.
- Chirko, C.P., Gold, M.A., Nguyen, P. V., Jiang, J.P., 1996. Influence of direction and distance from trees on wheat yield and photosynthetic photon flux density (Q_p) in a Paulownia and wheat intercropping system. *For. Ecol. Manage.* 83, 171–180. doi:10.1016/0378-1127(96)03721-8
- Christina, M., Laclau, J.-P., Gonçalves, J.L.D.M., Jourdan, C., Nouvellon, Y., Bouillet, J.-P., 2011. Almost symmetrical vertical growth rates above and below ground in one of the world’s most productive forests. *Ecosphere* 2, art27. doi:10.1890/ES10-00158.1
- Colman, E.A., 1946. A laboratory procedure for determining the field capacity of soils. *Soil*

Sci.

- Comas, L.H., Becker, S.R., Cruz, V.M. V, Byrne, P.F., Dierig, D. a, 2013. Root traits contributing to plant productivity under drought. *Front. Plant Sci.* 4, 442. doi:10.3389/fpls.2013.00442
- Contador, M.L., Comas, L.H., Metcalf, S.G., Stewart, W.L., Gomez, I.P., Negron, C., Lampinen, B.D., 2015. Root growth dynamics linked to above-ground growth in walnut (*Juglans regia*). *Ann. Bot.* mcv064. doi:10.1093/aob/mcv064
- Costa, J.M., Renaud, J., Muller, B., Genty, B., 2013. Rapid report The dual effect of abscisic acid on stomata 65–72.
- Ctifl, 2004. Enherbement total du verger de prunier: quelles conséquences pour l'arbre?
- Danjon, F., Reubens, B., 2007. 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 Soil* 303, 1–34. doi:10.1007/s11104-007-9470-7
- Dardanelli, J.L., Bachmeier, O.A., Sereno, R., Gil, R., 1997. Rooting depth and soil water extraction patterns of different crops in a silty loam Haplustoll. *F. Crop. Res.* 54, 29–38. doi:10.1016/S0378-4290(97)00017-8
- Daudin, D., Sierra, J., 2008. Spatial and temporal variation of below-ground N transfer from a leguminous tree to an associated grass in an agroforestry system. *Agric. Ecosyst. Environ.* 126, 275–280. doi:10.1016/j.agee.2008.02.009
- Davies, W.J., Hartung, W., 2004. Has extrapolation from biochemistry to crop functioning worked to sustain plant production under water scarcity ?, in: *New Directions for a Diverse Planet. Proceedings of the 4th International Crop Science Congress.* pp. 1–14.
- Davies, W.J., Zhang, J., 1991. Root signals and the regulation of growth and development of plants in drying soil. *Annu. Rev. Plant Biol.* 42, 55–76.
- Dobriyal, P., Qureshi, A., Badola, R., Hussain, S.A., 2012. A review of the methods available for estimating soil moisture and its implications for water resource management. *J. Hydrol.* 458–459, 110–117. doi:10.1016/j.jhydrol.2012.06.021
- Domínguez, C.G., Pryet, A., García Vera, M., Gonzalez, A., Chaumont, C., Tournebize, J.,

- Villacis, M., d'Ozouville, N., Violette, S., 2016. Comparison of deep percolation rates below contrasting land covers with a joint canopy and soil model. *J. Hydrol.* 532, 65–79. doi:10.1016/j.jhydrol.2015.11.022
- Drénou, C., 2006. Les racines - Face cachée des arbres, Institut pour le développement forestier. doi:10.3917/deba.013.0068
- Drew, M.C., 1991. Growth under oxygen stress. *Plant Roots Hidden Half* 331–350.
- Dry, P.R., Loveys, B.R., 1999. Grapevine shoot growth and stomatal conductance are reduced when part of the root system is dried. *Vitis* 38, 151–156.
- Du, T., Kang, S., Zhang, J., Li, F., 2008. Water use and yield responses of cotton to alternate partial root-zone drip irrigation in the arid area of north-west China. *Irrig. Sci.* 26, 147–159. doi:10.1007/s00271-007-0081-0
- Dupraz, C., Liagre, F., 2008. *Agroforesterie, des arbres et des cultures.*
- Dupraz, C., Simorte, V., Dauzat, M., Bertoni, G., Bernadac, A., Masson, P., 1997. Growth and nitrogen status of young walnuts as affected by intercropped legumes in a Mediterranean climate, in: Auclair, D., Dupraz, C. (Eds.), *Agroforestry for Sustainable Land-Use Fundamental Research and Modelling with Emphasis on Temperate and Mediterranean Applications.* pp. 72–80. doi:10.1007/978-94-017-0679-7
- Durand, M., Porcheron, B., Hennion, N., Maurousset, L., Lemoine, R., Pourtau, N., 2016. Water deficit enhances C export to the roots in *A. thaliana* plants with contribution of sucrose transporters in both shoot and roots. *Plant Physiol.* 4, pp.01926.2015. doi:10.1104/pp.15.01926
- Edberg, S., 2016. Commercial eucalyptus plantations with Taungya system in Lao PDR: analysis of tree root biomass.
- Eichhorn, M.P., Paris, P., Herzog, F., Incoll, L.D., Liagre, F., Mantzanas, K., Mayus, M., Moreno, G., Papanastasis, V.P., Pilbeam, D.J., Pisanelli, a., Dupraz, C., 2006. Silvoarable Systems in Europe – Past, Present and Future Prospects. *Agrofor. Syst.* 67, 29–50. doi:10.1007/s10457-005-1111-7
- Evans, G., 1972. *The Quantitative Analysis of Plant Growth.* University of California Press, USA, California.

- Fereres, E., Soriano, M.A., 2006. Deficit irrigation for reducing agricultural water use. *J. Exp. Bot.* 58, 147–159. doi:10.1093/jxb/erl165
- Fitter, A.H., 1987. An Architectural Approach to the Comparative Ecology of Plant Root Systems. *New Phytol.* 106, 61–77. doi:10.1111/j.1469-8137.1987.tb04683.x
- Forey, O., 2016. Vergers plurispécifiques: piloter l'enracinement des arbres en profondeur par l'association d'herbacées dès la plantation.
- Forey, O., Metay, A., Wery, J., 2016. Differential effect of regulated deficit irrigation on growth and photosynthesis in young peach trees intercropped with grass. *Eur. J. Agron.* 81, 106–116. doi:10.1016/j.eja.2016.09.006
- Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, I.J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G.H., Vos, A.C. De, Buchmann, N., Funes, G., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., Steege, H., Heijden, M.G.A. Van Der, Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M. V, Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C., 2013. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide 167–234.
- Ghrab, M., Gargouri, K., Bentaher, H., Chartzoulakis, K., Ayadi, M., Ben Mimoun, M., Masmoudi, M.M., Ben Mechlia, N., Psarras, G., 2013. Water relations and yield of olive tree (cv. Chemlali) in response to partial root-zone drying (PRD) irrigation technique and salinity under arid climate. *Agric. Water Manag.* 123, 1–11. doi:10.1016/j.agwat.2013.03.007
- Giambelluca, T.W., Mudd, R.G., Liu, W., Ziegler, A.D., Kobayashi, N., Kumagai, T., Miyazawa, Y., Lim, T.K., Huang, M., Fox, J., Yin, S., Mak, S.V., Kasemsap, P., 2016. Evapotranspiration of rubber (*Hevea brasiliensis*) cultivated at two plantation sites in Southeast Asia. *Water Resour. Res.* 52, 660–679. doi:10.1002/2015WR017755
- Glenn, D.M., Welker, W. V, 1993a. Root Development Patterns in Field Grown Peach Trees. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 118, 362–365.
- Glenn, D.M., Welker, W. V, 1993b. Water Transfer Diminishes Root Competition Between Peach and Tall Fescue. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 118, 570–574.
- Glenn, D.M., Welker, W. V, Fruit, A., Road, W., 1996a. Sod Competition in Peach Production:

II. Establishment Beneath Mature Trees 121, 670–675.

- Glenn, D.M., Welker, W. V, Greene, G.M., 1996b. Sod competition in peach production .1. Managing sod proximity. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 121, 666–669.
- Goldhamer, D.A., Fereres, E., 2004. Irrigation scheduling of almond trees with trunk diameter sensors. *Irrig. Sci.* 23, 11–19. doi:10.1007/s00271-003-0088-0
- Goldhamer, D.A., Fereres, E., Mata, M., Girona, J., Cohen, M., 1999. Sensitivity of continuous and discrete plant and soil water status monitoring in peach trees subjected to deficit irrigation. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 124, 437–444.
- Goldschmidt, E.E., Huber, S.C., 1992. Regulation of photosynthesis by end-product accumulation in leaves of plants storing starch, sucrose, and hexose sugars. *Plant Physiol.* 99, 1443–1448. doi:10.1104/pp.99.4.1443
- Goodwin, I., Boland, A.-M., 2002. Scheduling deficit irrigation of fruit trees for optimizing water use efficiency, *Deficit irrigation practices.*
- Hanson, B., Orloff, S., Peters, D., others, 2000. Monitoring soil moisture helps refine irrigation management. *Calif. Agric.* 54, 38–42. doi:10.3733/ca.v054n03p38
- Harris, R.W., 1992. Root-shoot ratios. *J. Arboric.* 18, 39–42.
- Havis, L., 1938. Peach Tree Root Distribution. *Ecology* 19, 454–462.
- Hilaire, C., Giaucque, P., Mathieu, V., Aubert, C., 2003. *Le pêcher*. Ctifl, Paris.
- Hipps, N. a, Pagès, L., Huguet, J.G., Serra, V., 1995. Influence of controlled water supply on shoot and root development of young peach trees. *Tree Physiol.* 15, 95–103.
- Hodge, A., 2006. Plastic plants and patchy soils. *J. Exp. Bot.* 57, 401–11. doi:10.1093/jxb/eri280
- Hodge, A., Berta, G., Doussan, C., Merchan, F., Crespi, M., 2009. Plant root growth, architecture and function, *Plant and Soil.* doi:10.1007/s11104-009-9929-9
- Hostalnou, E., 2008. Fiche technique Pêche-Nectarine, in: *Synthèse Régionale « Alternatives Agricoles À L'arrachage de La Vigne »*. pp. 1–6.
- Hulugalle, N.R., Lal, R., 1986. Root growth of maize in a compacted gravelly tropical alfisol as

affected by rotation with a woody perennial. *F. Crop. Res.* 13, 33–44. doi:10.1016/0378-4290(86)90005-5

Hummel, I., Pantin, F., Sulpice, R., Piques, M., Rolland, G., Dauzat, M., Christophe, A., Pervent, M., Bouteille, M., Stitt, M., Gibon, Y., Muller, B., 2010. Arabidopsis Plants Acclimate to Water Deficit at Low Cost through Changes of Carbon Usage: An Integrated Perspective Using Growth, Metabolite, Enzyme, and Gene Expression Analysis. *Plant Physiol.* 154, 357–372. doi:10.1104/pp.110.157008

Iglesias, D.J., Lliso, I., Tadeo, F.R., Talon, M., 2002. Regulation of photosynthesis through source: sink imbalance in citrus is mediated by carbohydrate content in leaves. *Physiol. Plant.* 116, 563–572. doi:10.1034/j.1399-3054.2002.1160416.x

Ingels, C.A., 1998. Cover cropping in vineyards: a grower's handbook. UCANR Publications.

Intrigliolo, D.S., Castel, J.R., 2004. Continuous measurement of plant and soil water status for irrigation scheduling in plum. *Irrig. Sci.* 23, 93–102.

Isaac, M.E., Anglaaere, L.C.N., Borden, K., Adu-Bredu, S., 2014. Intraspecific root plasticity in agroforestry systems across edaphic conditions. *Agric. Ecosyst. Environ.* 185, 16–23. doi:10.1016/j.agee.2013.12.004

Ismail, M.R., Davies, W.J., 1998. Root restriction affects leaf growth and stomatal response: the role of xylem sap ABA. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 74, 257–268.

Johnson, R.S., Handley, D.F., 2000. Using Water Stress to Control Vegetative Growth and Productivity of Temperate Fruit Trees. *Hortscience* 35, 1048–1050.

Jones, H.G., 2004. Irrigation scheduling: advantages and pitfalls of plant-based methods. *J. Exp. Bot.* 55, 2427–2436. doi:10.1093/jxb/erh213

Jones, M., Sinclair, F.L., Grime, V.L., 1998. Effect of tree species and crown pruning on root length and soil water content in semi-arid agroforestry. *Plant Soil* 201, 197–207.

Jose, S., Gillespie, A.R., Pallardy, S.G., 2004. Interspecific interactions in temperate agroforestry. *Agrofor. Syst.* 61–62, 237–255. doi:10.1023/B:AGFO.0000029002.85273.9b

Jose, S., Gillespie, A.R., Seifert, J.R., Biehle, D.J., 2000. Defining competition vectors in a

- temperate alley cropping system in the midwestern USA: 2. Competition for water. *Agrofor. Syst.* 48, 41–59.
- Jose, S., Williams, R., Zamora, D., 2006. Belowground ecological interactions in mixed-species forest plantations. *For. Ecol. Manage.* 233, 231–239. doi:10.1016/j.foreco.2006.05.014
- Jourdan, C., Rey, H., 1997. Architecture and development of the oil-palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) root system. *Plant Soil* 189, 33–48. doi:10.1023/A:1004290024473
- Kell, D.B., 2011a. Breeding crop plants with deep roots: their role in sustainable carbon, nutrient and water sequestration. *Ann. Bot.* 108, 407–418. doi:10.1093/aob/mcr175
- Kell, D.B., 2011b. Breeding crop plants with deep roots: Their role in sustainable carbon, nutrient and water sequestration. *Ann. Bot.* 108, 407–418. doi:10.1093/aob/mcr175
- Kondo, M., Murty, M.V.R., Aragones, D. V., 2000. Characteristics of root growth and water uptake from soil in upland rice and maize under water stress. *Soil Sci. Plant Nutr.* 46, 721–732. doi:10.1080/00380768.2000.10409137
- Kozlowski, T.T., Pallardy, S.G., 2002. Acclimation and adaptive responses of woody plants to environmental stresses. *Bot. Rev.* 68, 270–334. doi:10.1663/0006-8101(2002)068[0270:AAAROW]2.0.CO;2
- Kulmatiski, A., Beard, K.H., 2013. Root niche partitioning among grasses, saplings, and trees measured using a tracer technique. *Oecologia* 171, 25–37. doi:10.1007/s00442-012-2390-0
- Kutschera, L., Lichtenegger, E., 1960. *Wurzelatlas mitteleuropäischer Ackerunkräuter und Kulturpflanzen: 1. Band der Wurzelatlas-Reihe.* DLG-Verlag, Frankfurt.
- Lacape, M.J., Wery, J., Anneros, D.J.M., 1998. Relationships between plant and soil water status in five field-grown cotton (*Gossypium hirsutum* L.) cultivars. *F. Crop. Res.* 57, 29–43.
- Lacointe, A., 2000. Carbon allocation among tree organs: A review of basic processes and representation in functional-structural tree models. *Ann. For. Sci.* 57, 521–533. doi:10.1051/forest:2000139
- Laget, E., Guadagnini, M., Plénet, D., Simon, S., Assié, G., Billote, B., Borioli, B., Bourgoïn, B.,

- Fratantuono, M., Guérin, A., Hucbourg, B., Lemarquand, A., Loquet, B., Mercadal, M., Parveaud, C.-E., Ramade, L., Rames, M.-H., Ricaud, V., Rousselou, C., Sagnes, J.-L., Zavagli, F., 2014. Guide écophyto fruits guide pour la conception de systèmes de production. Ministère de l'Agriculture, de l'Agroalimentaire et de la Forêt.
- Lai, X., Liao, K., Feng, H., Zhu, Q., 2016. Responses of soil water percolation to dynamic interactions among rainfall, antecedent moisture and season in a forest site. *J. Hydrol.* 540, 565–573. doi:10.1016/j.jhydrol.2016.06.038
- Lai, Z., Zhang, Y., Wu, B., Zha, T., Qin, S., Jia, X., Liu, J., Feng, W., 2014. Fine root distribution and belowground interactions in an alley silvopasture system in northern China. *Turkish J. Agric. For.* 38, 644–651. doi:10.3906/tar-1401-10
- Layne, D.R., Bassi, D., 2008. *The Peach: Botany, Production and Uses*. CABI.
- Lebon, E., Dumas, V., Pieri, P., Schultz, H.R., 2003. Modelling the seasonal dynamics of the soil water balance of vineyards. *Funct. Plant Biol.* 30, 699–710.
- Lecoeur, J., Wery, J., Turc, O., 1992. Osmotic adjustment as a mechanism of dehydration postponement in chickpea (*Cicer arietinum* L.) leaves. *Plant Soil* 144, 177–189. doi:10.1007/BF00012874
- Lehmann, J., Peter, I., Steglich, C., Gebauer, G., Huwe, B., Zech, W., 1998. Below-ground interactions in dryland agroforestry. *For. Ecol. Manage.* 111, 157–169. doi:10.1016/S0378-1127(98)00322-3
- Levillain, J., Thongo M'Bou, A., Deleporte, P., Saint-André, L., Jourdan, C., 2011. Is the simple auger coring method reliable for below-ground standing biomass estimation in Eucalyptus forest plantations? *Ann. Bot.* 108, 221–30. doi:10.1093/aob/mcr102
- Li, S.H., Huguet, J., Schoch, P.G., Orlando, P., 1989. Response of peach tree growth and cropping to soil water deficit at various phenological stages of fruit development. *J. Hortic. Sci.* 64, 541–552.
- Liagre, F., Santi, F., Vert, J., 2012. *L'agroforesterie en France : intérêts et enjeux*, Analyse.
- Lin, B.B., 2007. Agroforestry management as an adaptive strategy against potential microclimate extremes in coffee agriculture. *Agric. For. Meteorol.* 144, 85–94. doi:10.1016/j.agrformet.2006.12.009

- Lipecki, J., Berbeć, S., 1997. Soil management in perennial crops: Orchards and hop gardens. *Soil Tillage Res.* 43, 169–184. doi:10.1016/S0167-1987(97)00039-1
- Lose, S.J., Hilger, T.H., Leihner, D.E., Kroschel, J., 2003. Cassava, maize and tree root development as affected by various agroforestry and cropping systems in Bénin, West Africa. *Agric. Ecosyst. Environ., Balanced Nutrient Management Systems for cropping systems in the tropics: from concept to practice* 100, 137–151. doi:10.1016/S0167-8809(03)00182-8
- Lynch, J.P., 1995. Root Architecture and Plant Productivity. *Plant Physiol.* 109, 7–13.
- Maeght, J.-L., Rewald, B., Pierret, A., 2013. How to study deep roots-and why it matters. *Front. Plant Sci.* 4, 299. doi:10.3389/fpls.2013.00299
- Malamy, J.E., 2005. Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture. *Plant. Cell Environ.* 28, 67–77.
- Mandre, O., Rieger, M., Myers, S.C., Seversen, R., Regnard, J.-L., 1995. Interaction of root confinement and fruiting in peach. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 120, 228–234.
- Markewitz, D., Devine, S., Davidson, E.A., Brando, P., Nepstad, D.C., 2010. Soil moisture depletion under simulated drought in the Amazon: impacts on deep root uptake. *New Phytol.* 187, 592–607. doi:10.1111/j.1469-8137.2010.03391.x
- Marsal, J., Casadesus, J., Lopez, G., Mata, M., Bellvert, J., Girona, J., 2016. Sustainability of regulated deficit irrigation in a mid-maturing peach cultivar. *Irrig. Sci.* doi:10.1007/s00271-016-0498-4
- Marsal, J., Girona, J., 1997. Relationship between leaf water potential and gas exchange activity at different phenological stages and fruit loads in peach trees. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 122, 415–421.
- Marsal, J., Mata, M., Arbonés, A., Rufat, J., Girona, J., 2002. Regulated deficit irrigation and rectification of irrigation scheduling in young pear trees: an evaluation based on vegetative and productive response. *Eur. J. Agron.* 17, 111–122. doi:10.1016/S1161-0301(02)00002-3
- Mazzacavallo, M.G., Kulmatiski, A., 2015. Modelling water uptake provides a new perspective on grass and tree coexistence. *PLoS One* 10, 1–16.

doi:10.1371/journal.pone.0144300

- Mccarthy, M.C., Enquist, B.J., 2007. Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Funct. Ecol.* 21, 713–720. doi:10.1111/j.1365-2435.2007.01276.x
- McConnaughay, K.D.M., Coleman, J.S., 1999. Biomass allocation in plants: Ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology* 80, 2581–2593. doi:10.2307/177242
- Mediene, S., Jordan, M.O., Pagès, L., Lebot, J., Adamowicz, S., 2002. The influence of severe shoot pruning on growth, carbon and nitrogen status in young peach trees (*Prunus persica*). *Tree Physiol.* 22, 1289–96. doi:10.1093/treephys/22.18.1289
- Merot, a., Wery, J., Isbérie, C., Charron, F., 2008a. Response of a plurispecific permanent grassland to border irrigation regulated by tensiometers. *Eur. J. Agron.* 28, 8–18. doi:10.1016/j.eja.2007.04.004
- Merot, a., Wery, J., Isbérie, C., Charron, F., 2008b. Response of a plurispecific permanent grassland to border irrigation regulated by tensiometers. *Eur. J. Agron.* 28, 8–18. doi:10.1016/j.eja.2007.04.004
- Merwin, I.A., Ferree, D.C., Warrington, I.J., 2003. Orchard-floor management systems, in: Ferree, D.C., Warrington, I.J. (Eds.), *Apples: Botany, Production and Uses*. CABI, Wallingford, pp. 303–318. doi:10.1079/9780851995922.0000
- Mills, T., Behboudian, M.H., 1996. Water relations, growth, and the composition of Braeburn'apple fruit under deficit irrigation. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 121, 286–291.
- Mirás-Avalos, J.M., Pérez-Sarmiento, F., Alcobendas, R., Alarcón, J.J., Mounzer, O., Nicolás, E., 2016. Maximum daily trunk shrinkage for estimating water needs and scheduling regulated deficit irrigation in peach trees. *Irrig. Sci.* doi:10.1007/s00271-016-0523-7
- Mokany, K., Raison, R.J., Prokushkin, A.S., 2006. Critical analysis of root: Shoot ratios in terrestrial biomes. *Glob. Chang. Biol.* 12, 84–96. doi:10.1111/j.1365-2486.2005.001043.x
- Moriana, A., Fereres, E., 2002. Plant indicators for scheduling irrigation of young olive trees. *Irrig. Sci.* 21, 83–90. doi:10.1007/s00271-001-0053-8

- Muller, B., Pantin, F., Génard, M., Turc, O., Freixes, S., Piques, M., Gibon, Y., 2011. Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *J. Exp. Bot.* 62, 1715–1729. doi:10.1093/jxb/erq438
- Navarro, A., Álvarez, S., Castillo, M., Bañón, S., Sánchez-Blanco, M.J., 2009. Changes in tissue-water relations, photosynthetic activity, and growth of *Myrtus communis* plants in response to different conditions of water availability. *J. Hortic. Sci. Biotechnol.* 84, 541–547. doi:10.1080/14620316.2009.11512563
- NeSmith, S., Duval, J.R., 1998. The effect of container size. *Horttechnology* 8, 1–4.
- Nippgen, F., McGlynn, B., Emanuel, R., Vose, J., 2016. Evapotranspiration of rubber (*Hevea brasiliensis*) cultivated at two plantation sites in Southeast Asia. *Water Resour. Res.* 1–20. doi:10.1002/2014WR015716
- Noordwijk, M. Van, Lawson, G., Hairiah, K., Wilson, J., 2015. Root Distribution of Trees and Crops : Competition and / or Complementarity, in: *Tree-Crop Interactions: Agroforestry in a Changing Climate*. pp. 1–33.
- Nuzzo, V., Xiloyannis, C., Dichio, B., Montanaro, G., Celano, G., 1997. Growth and yield in irrigated and non-irrigated olive trees cultivar coratina over four years after planting, in: *Proceedings of the 2nd Symposium on Irrigation of Horticultural Crops*.
- Odhiambo, H.O., Ong, C.K., Deans, J.D., Wilson, J., Khan, A.A.H., Sprent, J., 2001. Roots, soil water and crop yield: tree crop interactions in a semi-arid agroforestry system in Kenya. *Plant Soil* 221–223.
- Ogle, K., Wolpert, R.L., Reynolds, J.F., 2004. Reconstructing plant root area and water uptake profiles. *Ecology* 85, 1967–1978. doi:10.1890/03-0346
- Oliveira, M.T., Merwin, I.A., 2001. Soil physical conditions in a New York orchard after eight years under different groundcover management systems. *Plant Soil* 234, 233–237. doi:10.1023/A:1017992810626
- Ong, C.K., Corlett, J.E., Singh, R.P., Black, C.R., 1991. Above and below ground interactions in agroforestry systems. *For. Ecol. Manage.* 45, 45–57. doi:10.1016/0378-1127(91)90205-A

- Ong, C.K., Wilson, J., Deans, J.D., Mulayta, J., Raussen, T., Wajja-Musukwe, N., 2002. Tree-crop interactions: Manipulation of water use and root function. *Agric. Water Manag.* 53, 171–186. doi:10.1016/S0378-3774(01)00163-9
- Pace, P.F., Cralle, H.T., El-Halawany, S.H., Cothren, J.T., Senseman, S.A., 1999. Drought-induced changes in shoot and root growth of young cotton plants. *J. Cott. Sci* 3, 183–187.
- Paltineanu, C., Septar, L., Gavati, C., Chitu, E., Oprita, A., Moale, C., Calciu, I., Vizitiu, O., Lamureanu, G., 2016. Characterising root density of peach trees in a semi-arid Chernozem to increase plant density. *Int. Agrophysics* 30, 67–74. doi:10.1515/intag-2015-0079
- Parker, M.L., Meyer, J.R., 1996. Peach Tree Vegetative and Root Growth Respond to Orchard Floor Management. *HortScience* 31, 330–333.
- Parker, M.L., Perry, R.L., 1993. Orchard Floor Management Affects Peach Rooting. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 118, 714–718.
- Pellegrino, A., 2003. Elaboration d'un outil de diagnostic du stress hydrique utilisable sur la vigne en parcelle agricole par couplage d'un modèle de bilan hydrique et d'indicateurs de fonctionnement de la plante. Ecole nationale supérieure agronomique (Montpellier).
- Pellegrino, A., Gozé, E., Lebon, E., Wery, J., 2006. A model-based diagnosis tool to evaluate the water stress experienced by grapevine in field sites. *Eur. J. Agron.* 25, 49–59. doi:10.1016/j.eja.2006.03.003
- Pellegrino, A., Lebon, E., Simonneau, T., Wery, J., 2005. Towards a simple indicator of water stress in grapevine (*Vitis vinifera* L.) based on the differential sensitivities of vegetative growth components. *Aust. J. Grape Wine Res.* 11, 306–315.
- Pellegrino, A., Lebon, E., Voltz, M., Wery, J., 2004. Relationships between plant and soil water status in vine (*Vitis vinifera* L.). *Plant Soil* 266, 129–142.
- Pierret, A., Maeght, J.-L., Clément, C., Montoroi, J.-P., Hartmann, C., Gonkhamdee, S., 2016. Understanding deep roots and their functions in ecosystems: an advocacy for more unconventional research. *Ann. Bot.* mcw130. doi:10.1093/aob/mcw130
- Plamboeck, H., Grip, H., Nygren, U., 1999. A hydrological tracer study of water uptake depth

in a Scots pine forest under two different water regimes 452–460.

Plancquaert, P., Braun, P., Wery, J., 1990. Agronomic studies on chickpea (*Cicer arietinum* L.). Options Méditerranéennes. Série A, Séminaires Méditerranéens 87–92.

Pregitzer, K.S., King, J.S., Burton, A.J., Brown, S.E., 2000. Responses of tree fine roots to temperature. *New Phytol.* 147, 105–115. doi:10.1046/j.1469-8137.2000.00689.x

Quinkenstein, A., Wöllecke, J., Böhm, C., Grünewald, H., Freese, D., Schneider, B.U., Hüttl, R.F., 2009. Ecological benefits of the alley cropping agroforestry system in sensitive regions of Europe. *Environ. Sci. Policy* 12, 1112–1121. doi:10.1016/j.envsci.2009.08.008

Rahmati, M., Davarynejad, G.H., Génard, M., Bannayan, M., Azizi, M., Vercambre, G., 2015. Peach Water Relations, Gas Exchange, Growth and Shoot Mortality under Water Deficit in Semi-Arid Weather Conditions. *PLoS One* 10, e0120246. doi:10.1371/journal.pone.0120246

Rambal, S., 1984. Water balance and pattern of root water uptake by a *Quercus coccifera* L. evergreen shrub. *Oecologia* 62, 18–25. doi:10.1007/BF00377367

Remorini, D., Massai, R., 2003. Comparison of water status indicators for young peach trees. *Irrig. Sci.* 22, 39–46. doi:10.1007/s00271-003-0068-4

Ritchie, J.T., 1981. Water dynamics in the soil-plant-atmosphere system. *Plant Soil* 58, 81–96. doi:10.1007/BF02180050

Rizvi, S.J.H., Tahir, M., Rizvi, V., Kohli, R.K., Ansari, A., 1999. Allelopathic Interactions in Agroforestry Systems. *CRC. Crit. Rev. Plant Sci.* 18, 773–796. doi:10.1080/07352689991309487

Romero-Saltos, H., Sternberg, L. da S.L., Moreira, M.Z., Nepstad, D.C., 2005. Rainfall exclusion in an eastern Amazonian forest alters soil water movement and depth of water uptake. *Am. J. Bot.* 92, 443–455. doi:10.3732/ajb.92.3.443

Ruiz-Sánchez, M.C., Plana, V., Ortuño, M.F., Tapia, L.M., Abrisqueta, J.M., 2005. Spatial root distribution of apricot trees in different soil tillage practices. *Plant Soil* 272, 211–221. doi:10.1007/s11104-004-4781-4

Sadras, V.O., Milroy, S.P., 1996. Soil-water thresholds for the responses of leaf expansion

- and gas exchange: A review. *F. Crop. Res.* 47, 253–266. doi:10.1016/0378-4290(96)00014-7
- Schenk, H.J., 2008. Soil depth, plant rooting strategies and species' niches. *New Phytol.* 178, 223–225. doi:10.1111/j.1469-8137.2008.02427.x
- Schroth, G., 1999. A review of belowground interactions in agroforestry, focussing on mechanisms and management options. *Agrofor. Syst.* 43, 5–34. doi:10.1023/a:1026443018920
- Schroth, G., 1995. Tree root characteristics as criteria for species selection and systems design in agroforestry 125–143.
- Schroth, G., Krauss, U., Gasparotto, L., Duarte, J.A., 2000. Pests and diseases in agroforestry systems of the humid tropics. *Agrofor. Syst.* 50, 199–241. doi:10.1007/BF00122638
- Schroth, G., Schaller, M., Jiménez, F., 2007. Belowground Interactions in Tree–Crop Agroforestry: Need for a New Approach. *Ecol. BASIS Agrofor.* 157–170.
- Sepaskhah, A.R., Ahmadi, S.H., 2010. A review on partial root-zone drying irrigation. *Int. J. Plant Prod.* 4, 241–258.
- Silburn, M., Montgomery, J., McGarry, D., Gunawardena, T., Foley, J., Ringrose-Voase, A., Nadelko, T., 2004. Deep drainage under irrigated cotton in Australia: a review, in: *The Australian Cotton Industry Development & Delivery Team (Ed.), WATERpak-a Guide for Irrigation Management in Cotton and Grain Farming Systems.* pp. 40–58.
- Sinclair, T.R., Ludlow, M.M., 1986. Influence of Soil Water Supply on the Plant Water Balance of Four Tropical Grain Legumes. *Aust. J. Plant Physiol.* 13, 329–341. doi:10.1071/PP9860329
- Smith, D.M., Jackson, N.A., Roberts, J.M., Ong, C.K., 1999. Root distributions in a *Grevillea robusta*-maize agroforestry system in semi-arid Kenya. *Plant Soil* 211, 191–205. doi:10.1023/A:1004635414462
- Smith, J., 2010. *Agroforestry : Reconciling Production with Protection of the Environment A Synopsis of Research Literature.* *Org. Res. Cent.* 1–24.
- Snowdon, P., Raison, J., Keith, H., Ritson, P., Grierson, P., Adams, M., Montagu, K., Bi, H.,

- Burrows, W., Eamus, D., 2002. Protocol for Sampling Tree and Stand Biomass, nation.
- Steinberg, S.L., 1990. Dry matter partitioning and vegetative growth of young peach trees under water stress. *Aust. J. Plant Physiol.* 17, 23–36.
- Tang, L.S., Li, Y., Zhang, J., 2010. Biomass allocation and yield formation of cotton under partial rootzone irrigation in arid zone. *Plant Soil* 337, 413–423. doi:10.1007/s11104-010-0537-5
- Tardieu, F., Granier, C., Muller, B., 1999. Modelling leaf expansion in a fluctuating environment: Are changes in specific leaf area a consequence of changes in expansion rate? *New Phytol.* 143, 33–43. doi:10.1046/j.1469-8137.1999.00433.x
- Taylor, H.M., Upchurch, D.R., McMichael, B.L., 1990. Applications and limitations of rhizotrons and minirhizotrons for root studies. *Plant Soil* 129, 29–35. doi:10.1007/BF00011688
- Taylor, S.A., 1965. Managing irrigation water on the farm. *Trans. ASAE* 8, 433–436.
- Tesfaye, S.G., Ismail, M.R., Ramlan, M.F., Marziah, M., Kausar, H., 2014. Effect of Soil Drying on Rate of Stress Development, Leaf Gas Exchange and Proline Accumulation in Robusta Coffee (*Coffea Canephora* Pierre Ex Froehner) Clones. *Exp. Agric.* 50, 458–479. doi:10.1017/S001447971300063X
- Tolk, J.A., 2003. Soils, Permanent Wilting Points. *Encycl. water Sci.* doi:10.1081/E-EWS
- Tron, G., Isbérie, C., Chol, P., 2000. La tensiométrie pour piloter les irrigations: une gestion raisonnée de la ressource en eau. *Educagri*, Dijon.
- Tschaplinski, T.J., Blake, T.J., 1985. Effects of root restriction on growth correlations, water relations and senescence of alder seedlings. *Physiol. Plant.* 167–176.
- Twarakavi, N.K.C., Sakai, M., Šimůnek, J., 2009. An objective analysis of the dynamic nature of field capacity. *Water Resour. Res.* 45, 1–9. doi:10.1029/2009WR007944
- Twooski, T.J., Glenn, D.M., 2010. Long-term effects of managed grass competition and two pruning methods on growth and yield of peach trees. *Sci. Hortic. (Amsterdam)*. 126, 130–137. doi:10.1016/j.scienta.2010.06.020
- Twooski, T.J., Glenn, D.M., 2001. Yield, shoot and root growth, and physiological responses

- of mature peach trees to grass competition. *HortScience* 36, 1214–1218.
- Tworokski, T.J., Scorza, R., 2001. Root and shoot characteristics of peach trees with different growth habits. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 126, 785–790.
- Valverde-Barrantes, O.J., Smemo, K.A., Feinstein, L.M., Kershner, M.W., Blackwood, C.B., 2013. The distribution of below-ground traits is explained by intrinsic species differences and intraspecific plasticity in response to root neighbours. *J. Ecol.* 101, 933–942. doi:10.1111/1365-2745.12087
- van Noordwijk, M., Purnomosidhi, P., 1995. Root architecture in relation to tree-soil-crop interactions and shoot pruning in agroforestry. *Agrofor. Syst.* 30, 161–173.
- Vandoorne, B., Mathieu, A.-S., Ende, W. Van den, Vergauwen, R., Périlleux, C., Javaux, M., Lutts, S., 2012. Water stress drastically reduces root growth and inulin yield in *Cichorium intybus* (var. *sativum*) independently of photosynthesis. *J. Exp. Bot.* 63, 4359–4373. doi:10.1093/jxb/ers095
- Veihmeyer, F.J., Hendrickson, A.H., 1931. The moisture equivalent as a measure of the field capacity of soils. *Soil Sci.* doi:10.1097/00010694-193109000-00003
- Vennetier, M., Zanetti, C., Meriaux, P., Mary, B., 2014. Tree root architecture: new insights from a comprehensive study on dikes. *Plant Soil* 387, 81–101. doi:10.1007/s11104-014-2272-9
- Wang, B.J., Zhang, W., Ahanbieke, P., Gan, Y.W., Xu, W.L., Li, L.H., Christie, P., Li, L., 2014. Interspecific interactions alter root length density, root diameter and specific root length in jujube/wheat agroforestry systems. *Agrofor. Syst.* 88, 835–850. doi:10.1007/s10457-014-9729-y
- Wang, L., Shi, H., Wu, J., Cao, F., 2016. Alternative partial root-zone irrigation enhances leaf flavonoid accumulation and water use efficiency of *Ginkgo biloba*. *New For.* 47, 377–391. doi:10.1007/s11056-015-9521-5
- Wang, Q., Shogren, J.F., 1992. Characteristics of the crop-paulownia system in China. *Agric. Ecosyst. Environ.* 39, 145–152. doi:10.1016/0167-8809(92)90050-L
- Wang, Z., Liu, F., Kang, S., Jensen, C.R., 2012. Alternate partial root-zone drying irrigation improves nitrogen nutrition in maize (*Zea mays* L.) leaves. *Environ. Exp. Bot.* 75, 36–40.

doi:10.1016/j.envexpbot.2011.08.015

Wanvestraut, R.H., Jose, S., Ramachandran Nair, P.K., Brecke, B.J., 2004. Competition for water in a pecan (*Carya illinoensis* K. Koch) - Cotton (*Gossypium hirsutum* L.) alley cropping system in the southern United States. *Agrofor. Syst.* 60, 167–179. doi:10.1023/B:AGFO.0000013292.29487.7a

Weaver, J.E., 1926. Root Development of Field Crops. *Nature* 118. doi:10.1038/118258a0

Weaver, T.B., Hulugalle, N.R., Ghadiri, H., 2005. Comparing deep drainage estimated with transient and steady state assumptions in irrigated vertisols. *Irrig. Sci.* 23, 183–191. doi:10.1007/s00271-005-0106-5

Wery, J., 2005. Differential effects of soil water deficit on the basic plant functions and their significance to analyse crop responses to water deficit in indeterminate plants. *Aust. J. Agric. Res.* 56, 1201. doi:10.1071/AR05066

Williamson, J.G., Coston, D.C., Cornell, J.A., 1992. Root Restriction Affects Shoot Development of Peach in a High-density Orchard. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 117, 362–367.

Wu, Q., Pagès, L., Wu, J., 2016. Relationships between root diameter, root length and root branching along lateral roots in adult, field-grown maize. *Ann. Bot.* 117, 379–390. doi:10.1093/aob/mcv185

Xiao, Y., Peng, F., Dang, Z., Jiang, X., Zhang, J., Zhang, Y., Shu, H., 2015. Influence of rhizosphere ventilation on soil nutrient status, root architecture and the growth of young peach trees. *Soil Sci. Plant Nutr.* doi:10.1080/00380768.2015.1045404

Xie, J., Tang, L., Wang, Z., Xu, G., Li, Y., 2012. Distinguishing the biomass allocation variance resulting from ontogenetic drift or acclimation to soil texture. *PLoS One* 7, 1–12. doi:10.1371/journal.pone.0041502

Xylogiannis, E., Sofu, A., Montanaro, G., Mininni, A.N., Dichio, B., 2015. Preliminary Assessment of ABA Concentration in Roots of Drip Irrigated Peach Trees 555–560.

Yocum, W.W., 1937. Root Development of Young Delicious Apple Trees as Affected by Soils and by Cultural Treatments.

Yuan, J.H., Dai, Z.W., Zhao, J.Y., Li, S.H., 2009. Distribution of newly fixed ¹⁴C-

photoassimilate under deficit irrigation and half-root stress in peach trees. *Plant Sci.* 177, 691–697. doi:10.1016/j.plantsci.2009.09.006

Zanetti, C., Vennetier, M., Mériaux, P., Provansal, M., 2014. Plasticity of tree root system structure in contrasting soil materials and environmental conditions. *Plant Soil* 387, 21–35. doi:10.1007/s11104-014-2253-z

Zegbe, J.A., Behboudian, H., Clothier, B.E., 2007. Reduced irrigation maintains photosynthesis, growth, yield and fruit quality in “pacific rose” apple. *J. Sustain. Agric.* 30, 105-. doi:10.1300/J064v30n02

Zhang, S., Yang, H., Singh, L., 1998. Biophysical interactions in tropical agroforestry systems. *Agrofor. Syst.* 38, 3–50. doi:10.1023/A

ANNEXES

Annexe A

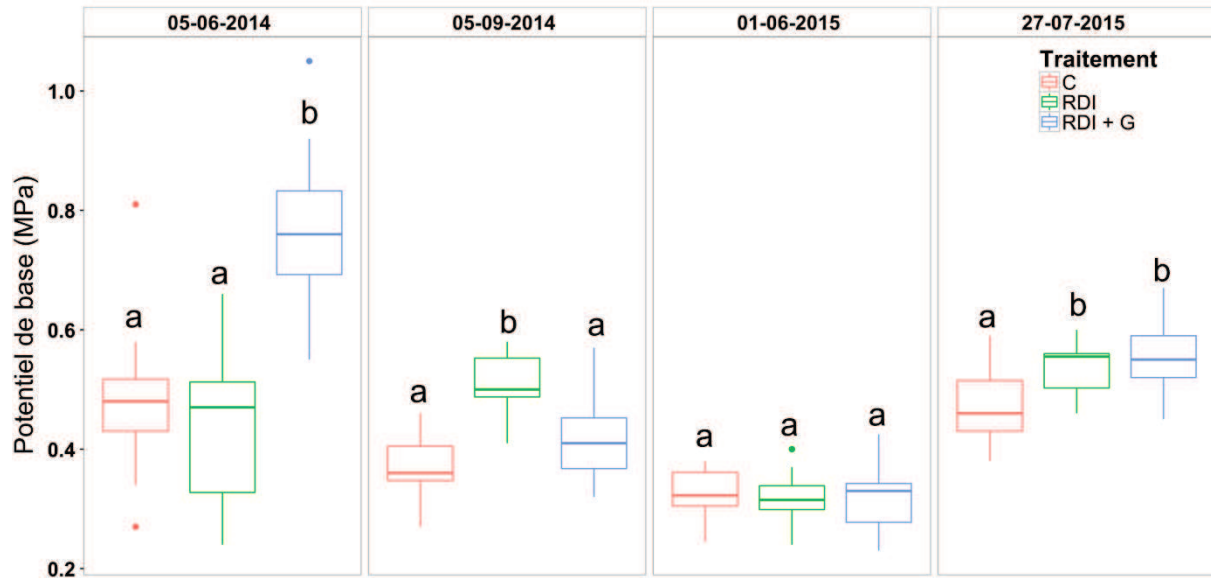


Figure A.1: Potentiel foliaire de base à deux dates en 2014 et deux dates en 2015. Les lettres différentes indiquent une différence significative entre traitements par date (test de Tukey HSD, $p < 0.05$).

Annexe B

Table B.1: Exemple pour une parcelle élémentaire en 2015 (colonne 1, ligne2, traitement C) des valeurs des paramètres du modèle et de leur justification.

Flag	Valeur	Traçabilité
StartDate	03/04/2015	Correspond à la mesure de sonde à neutrons la plus proche avant le débourrement.
Duration	181	Fin de la simulation correspondant à la dernière mesure d'humidité du sol + 1 jour : 30/09/2015.
EnableRunoff	1	Le ruissellement est considéré comme nul car la parcelle est plate.
DistanceAB_mm	1500	Largeur de la moitié de l'inter-rang.
SoilNbColumns	15	Choix de l'utilisateur. La sonde à neutrons à rayon de 10 cm, donc on découpe 15 colonnes de 10 cm.
SoilZ_mm	0/100/300/500/700/900/ 1100/1300/1500/1700/1900	10 horizons pour coller avec les mesures de sonde à neutrons qui faites à partir de 20 cm se retrouvent au milieu d'une case, ce qui est mieux pour évaluer le modèle.
ThetaFC	0.24/0.24/0.24/0.25/0.26/0.2 3/0.2/	Estimation de la capacité au champ à partir des mesures de sondes à neutrons.
T0Theta	0.25/0.25/0.24/0.25/0.25/0.2 2/	Fourni par les mesures à la sonde à neutrons réalisées le 14/02/2014 sur le rang. Pour l'horizon 0-10 cm on prend comme valeur la valeur du 10-30 cm.
ThreshEvap1_mm	4.96	Utilisation des mesures de textures de sol et des tables de la FAO.
ThreshEvap2_mm	13.92	Utilisation des mesures de textures de sol et des tables de la FAO.
BaseTemperature	7	Source bibliographique (Marra et al., 2002).
T0ErdA_mm	700	On utilise les données des excavations racinaires de 2014.
ErdMax	1900	On utilise les données d'humidité des tubes de sonde.
TsToReachErdMax	2386.8	Calculée à partir du fichier météo, entre T_0 et la date à laquelle on constate le prélèvement en eau sur les profils hydriques à l'ERDmax tel que défini ci-dessus.
T0ErwA_mm	1500	On utilise les données des excavations racinaires de 2014.
ErwMax	1500	On utilise les données des excavations racinaires de 2015.
TsToReachErwMax	8.15	Les racines occupent toute la largeur du motif dès le début de la simulation selon les excavations racinaires de 2014.
ThetaMinus	0.14/.014/0.16/.017/0.18/0.1 6/	Humidité la plus basse des mesures de sonde du rang après l'arrêt de l'irrigation le 10/08/2015.
FtswThresh	0.4	Fournie par le manuel utilisateur
RIE_A		Mesures de photos hémisphériques sur un arbre par parcelle élémentaire. On atteint le plateau puis on fait décroître linéairement jusqu'à la chute des feuilles.
Temperature / Rain / ET_0	Station météo	Données issues de la station météo de la base CLIMATIK (station 34154004) à 300 m de la parcelle.
Irrigation	815 mm en cumulé entre le 09/04/2015 et le 10/08/2015	Irrigation calculée à partir des durées d'irrigation, du nombre de goutteurs avec une hypothèse de débit constant de 4l/l/goutteur (information fabricant).

Vergers plurispécifiques: piloter l'enracinement des arbres en profondeur par l'association d'herbacées dès la plantation

Résumé: L'agroforesterie consiste à mélanger sur la même surface des arbres et des cultures et nécessite que des relations de complémentarité s'établissent entre les deux espèces pour diminuer la compétition pour les ressources, notamment au niveau des interactions racinaires. L'objectif du travail de cette thèse était de tester et d'évaluer la possibilité de piloter l'enracinement de jeunes pêcheurs sous les racines de la culture associée (enherbement) afin d'établir une complémentarité dans l'utilisation des ressources du sol et en utilisant deux leviers: (i) un déficit hydrique modéré pour changer le patron d'allocation du carbone entre les compartiments aériens et souterrains en faveur des racines et (ii) la compétition interspécifique pour l'eau pour exclure les racines de l'arbre des horizons de sol superficiels et le contraindre à pousser en profondeur. Pour cela, un verger de pêcheurs composé de trois traitements (témoin bien irrigué, déficit modéré, déficit modéré + enherbement) a été installé en janvier 2014 et suivi pendant deux ans. La croissance du compartiment aérien a été suivie de manière dynamique sur la saison de croissance et des excavations racinaires ont été effectuées chaque année à la fin de la saison de croissance. Nos résultats montrent que tous les composants de la croissance ont été significativement réduits par le déficit hydrique très modéré. La combinaison d'un déficit hydrique modéré et d'un enherbement total ont réduit par quatre la taille des arbres au bout de deux années de croissance, réduction causée par deux mécanismes probablement additifs: (i) la compétition de l'herbe pour l'espace, réduisant le volume de sol prospectable par les racines de l'arbre et par répercussion le volume de l'appareil aérien et (ii) la compétition de l'herbe pour l'eau, qui en créant un dessèchement du sol, amène probablement le pêcheur à générer des signaux racinaires à destination des parties aériennes pour réduire la transpiration par fermeture des stomates. Nos résultats sur les racines montrent que le développement du système racinaire du pêcheur dans les conditions de notre étude pendant les deux premières années après la plantation est essentiellement plagiotrope. Le rapport racines/branches n'a pas été significativement modifié en faveur des racines sous l'effet du déficit hydrique mais la combinaison du déficit hydrique et de la compétition avec l'enherbement a diminué par trois la biomasse racinaire des arbres et exclu totalement les racines de l'horizon de surface (0-10 cm) au bout de deux ans. Cependant, la croissance racinaire se concentre majoritairement dans les 30 premiers cm de sol pour tous les traitements, mais une faible proportion du système racinaire totale (5%) des pêcheurs en condition hydrique non limitante dépasse les 70 premiers cm de sol (profondeur d'excavation maximale de l'étude) et est capable de prélever de l'eau jusqu'à 2 m de profondeur. Ainsi, nos résultats amènent à penser que la séparation des systèmes racinaires entre l'arbre et la culture est très certainement une propriété émergente pilotable, à condition de caractériser l'architecture racinaire de l'arbre et notamment sa plasticité chez des arbres jeunes. Des pratiques innovantes telles que l'installation des arbres par semis puis greffage au champ de la variété de production pourraient permettre de s'affranchir des traumatismes racinaires inhérents au mode de production des plants en pépinière. Il est également possible de moduler l'effet de la culture associée en sélectionnant des espèces et variétés dont la capacité compétitive souterraine est adaptée au stade de développement de l'arbre, en associant par exemple des espèces à faible capacité compétitive au début de son développement et à capacité compétitive graduellement plus importante au fur et à mesure qu'il grandit.

Plurispesific orchards: manage deep tree rooting by associating a grass groundcover at plantation

Abstract: Agroforestry consists of associating trees and crop in the same plot and requires that complementarity relationships be established between the two species in order to reduce competition, especially at the root level. The aim of this work was to test and evaluate the possibility of driving young peach tree roots under the roots of the associated crop (grass) in order to establish complementarity in resources uptake using two levers: (i) a moderate water deficit to change the carbon allocation pattern between shoots and roots in favour of roots and (ii) interspecific water competition to exclude tree roots from the first soil horizons and force them to grow at depth. To do so, we planted in January 2014 a peach tree orchard composed of three treatments (well-watered control, moderate water deficit and moderate water deficit + grass groundcover) which was monitored for two years. Shoot growth was dynamically monitored over the growing season and root excavations were performed each year at the end of the growing season. Our results show that all components of aerial growth were significantly reduced by the very moderate water deficit applied. The combination of a moderate water deficit and a grass groundcover led to a fourfold reduction in tree size after two years due to (i) grass competition for space, which reduced soil volume for the tree roots and consequently reduced shoot size and (ii) grass competition for water which by drying the soil led the tree to send root to shoot signals in order to reduce transpiration by stomatal closure. Our results on roots show that peach tree roots in the first two years of growth are mainly plagiotropic in the conditions of our study. The root/shoot ratio was not significantly modified in favour of roots under a moderate water deficit but combination of water deficit with grass competition led to a threefold reduction in root biomass et excluded tree roots from the topsoil horizon (0-10 cm) after two years. However, root growth mainly concentrated in the first 30 cm of soil in all treatments, but a small fraction of the root system (5%) in the control treatment was growing below the first 70 cm of soil (maximal excavation depth in our study) and was able to take up water up to 2 m depth. Thus, our results suggest that root system separation between trees and crop is a manageable emerging property, given that tree root architecture is characterized, and especially its plasticity in young trees. Innovating practices such as sowing trees and grafting them in the field could alleviate root injuries inherent to nursery practices. It is also possible to adjust the effect of the associated crop by selecting species and cultivars whose competitive ability is adapted to the tree age, by associating species with low competitive ability at the beginning of the tree development and with gradually more important competitive ability as the tree ages.