Prélèvements hydriques par une architecture racinaire: imagerie quantitative et modélisation des transferts d'eau dans le système sol plante

Emmanuelle Garrigues

▶ **To cite this version:**

Emmanuelle Garrigues. Prélèvements hydriques par une architecture racinaire: imagerie quantitative et modélisation des transferts d'eau dans le système sol plante. Sciences du Vivant [q-bio]. Institut National Agronomique Paris Grignon, 2002. Français. NNT : . tel-02829597

HAL Id: tel-02829597
https://hal.inrae.fr/tel-02829597

Submitted on 7 Jun 2020

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.

Institut National Agronomique
PARIS-GRIGNON

Institut National de la Recherche Agronomique

Thèse

PRELEVEMENTS HYDRIQUES PAR UNE ARCHITECTURE RACINAIRE ; IMAGERIE QUANTITATIVE ET MODELISATION DES TRANSFERTS D'EAU DANS LE SYSTEME SOL – PLANTE.

Présentée par **Emmanuelle Garrigues**.

Pour l'obtention du titre de
DOCTEUR DE L'INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE PARIS - GRIGNON

Soutenu le 16 décembre 2002, devant la commission d'examen composée de :

MM. A. PERRIER	Professeur à l'INA-PG	président
L. BRUCKLER	Directeur de recherche INRA Avignon	directeur de thèse
S. PELLERIN	Directeur de recherche INRA Bordeaux	rapporteur
M. VAUCLIN	Directeur de recherche LTHE Grenoble	rapporteur
L. ABBADIE	Directeur de recherche CNRS Paris	examinateur
C.DOUSSAN	Chargé de recherche INRA Avignon	examinateur

INRA
UNITE REGIONALE DE DOCUMENTATION
24 AVR. 200
Domaine Saint Paul - Site Agroparc
84914 AVIGNON CEDEX 9

SS AVS TH-HCGE

REMERCIEMENTS

Cette thèse a été effectuée à l'INRA d'Avignon, dans l'Unité Climat Sol et Environnement, ancienne Science du Sol. Je tiens à remercier en premier lieu André Chanzy pour m'y avoir accueilli et surtout pour son soutient pour le projet de collaboration avec le CSIRO en Australie, qui a pu ainsi se concrétiser.

Cette thèse est l'aboutissement d'un parcours commencé plusieurs année auparavant. Ma rencontre avec Laurent Bruckler, qui m'avait alors accepté comme stagiaire de maîtrise, a été décisive par la suite dans le choix de mon DEA et par conséquent de mon sujet de thèse. Je ne le remercie donc pas seulement pour avoir accepté d'être mon directeur de thèse, mais aussi pour l'influence qu'il a pu exercer sur ma façon d'appréhender le monde de la recherche. Il m'a beaucoup marqué par sa personnalité mélangeant volonté, rigueur et humanité.

Je voudrais témoigner d'un très grand merci pour Claude Doussan sans qui cette thèse n'aurait pas pu exister. Cela a été une expérience très enrichissante et agréable de travailler avec lui. J'ai beaucoup appris à propos des connaissances scientifiques bien évidemment, mais aussi sur moi même grâce à l'espace d'autonomie qu'il a pu me donner pour mener cette thèse. Je le remercie pour la confiance dont il a fait preuve à mon égard.

Je remercie les membres du jury : Alain Perrier, Sylvain Pellerin, Michel Vauclin et Luc Abbadie pour avoir accepté de juger ce travail malgré leur emploi du temps chargés.

Durant la thèse, des comités de pilotages annuels m'ont permis de recadrer le travail effectuer et à venir. Ceci a été possible grâce aux membres de ce comité : Luc Abbadie, François Bartoli, Caroline Dürr et Thierry Simonneau. Je les remercie grandement pour leur investissement, leurs conseils et leurs encouragements.

Entourée essentiellement de physicien au bâtiment Sol, Loïc Pagès et Gilles Vercambre de l'Unité PSH, m'ont aidé pour le volet « écophysiologie » de cette thèse, je les en remercie sincèrement, leur aide a été précieux.

Un très grand merci à Alain Pierret avec qui j'ai collaboré pour la partie rayons X, ça été un réel plaisir de travailler avec lui. Je le remercie aussi très sincèrement pour m'avoir fait découvrir certaines parties du New South Wales !
J'ai également été très bien entouré dans mon travail au CSIRO dans l'unité Land&Water en la personne de John Mac Kirby. Merci aussi aux techniciens Colin McLachlan et James Margulies et aux personnes de l'unité Plant Industry.

En ce qui concerne la réalisation des expérimentations et leur mise au point, j'ai pu être aidé par Valérie Serra pour la préparation des solutions nutritives de mes chers lupins ; José Fabre pour le réglage du fonctionnement des phytotrons ; Alain Oriol, Bernard Bes, Dominique Renard et Jean Claude Gaudu pour les constructions de l'équipement de l'expérimentation transmission lumineuse, Nadine Bruguier pour le planimètre et Roland Huc pour le poromètre. Sans eux, les expérimentations n'auraient pas été possible, merci pour leurs aides essentiels.

Merci infiniment à Linda Gregory pour m'avoir hébergé et si bien accueilli en Australie. Nos soirées de discussions tout en regardant « the Secret Life of Us » ou bien « Dark Angel » font partis des souvenirs de fous rires de mon séjour.

Comment remercier Ghislain Sévenier et Nathalie Moitrier pour les nombreuses heures passés à résoudre mes problèmes informatiques ? Sachez que je vous en suis profondément reconnaissante. Egalement merci à Patrice Lecharpentier, pour m'avoir récupéré à plusieurs reprises des données disparues de mon disque dur par mégarde ou par malchance ; Edith Larue et Marie Odile Aries pour leurs aides et leurs réponses apportés à mes nombreux problèmes de réseaux, et cela toujours avec une très grande gentillesse. Merci à vous tous.

Un grand merci à Célia Carbo qui a effectué son stage d'IUT au bâtiment Sol et qui a travaillé sur les mesures de conductances racinaires, mesures longues et fastidieuses.

Spéciale dédicace à Chantal Gars pour sa participation très active à mes problèmes administratives de mon voyage en Australie. Il y a eu pleins de rebondissements mais elle a vaincu !

Je voudrais également remercier Hugues Leiser, Michèle Maximilien, Martine Tholozan pour leur aide dans mes recherches bibliographiques : je les ai inondés de post-it ! !

Merci à Stéphane Ruy, Gilles Vercambre, Cédric Bacour, Jérôme Demarty et François Lecompte pour leur relecture de mon manuscrit. Cédric et Jérôme, désolée de vous avoir donné à lire tant de fautes d'orthographes ! !

Pendant ma thèse, j'ai pu partagé mon bureau successivement avec Nathalie de Louvigny et Kawtar Hdadi. Le partage de la même expérience a permis de créer des liens sincères (liens symbolisés par le lègue de ce fameux fauteuil de bureau, initié par Nathalie, et qui maintenant échoue à Kawtar ☺ ! !). Merci de votre présence...

And last but not least, merci aux amis qui m'ont soutenu et avec qui j'ai passé durant cette thèse de très très bon moments : Frédérique J., Kawtar H., Carlos di B., Claire L., Marine R., Cédric B., Jérôme D., David B., Sébastien G., Marie W., Marie F. et tous les autres...

Cette thèse est dédiée à mes parents...

INTRODUCTION GÉNÉRALE 5

SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE 9

1 L'EXTRACTION DE L'EAU PAR LE SYSTÈME RACINAIRE 10

1.1 ALIMENTATION HYDRIQUE DE LA PLANTE 11

1.1.1 Phase d'approvisionnement 12

1.1.1.1 Le transport d'eau dans le sol 12

1.1.1.2 L'interface sol – racine 12

1.1.2 Phase d'absorption : le transport radial 14

1.1.3 Phase de transport : le transport longitudinal 16

1.1.3.1 Structures anatomiques associées 16

1.1.3.2 Mécanismes de circulation 18

1.1.4 Phase de transpiration 19

1.2 MISE EN PLACE DE L'ARCHITECTURE RACINAIRE 21

1.3 ARCHITECTURE ET CAPACITÉ D'ABSORPTION DE LA PLANTE 22

2 TECHNIQUES D'ÉTUDE DES TRANSFERTS D'EAU VERS ET DANS LES RACINES 24

2.1 TECHNIQUES DE MESURES « DE L'EAU » AU NIVEAU DE LA PLANTE ET DE LA RACINE 24

2.2 MÉTHODES D'IMAGERIE 26

2.2.1 Méthodes destructives 26

2.2.2 Méthodes non destructives 27

2.3 MÉTHODES DE TRANSMISSION LUMINEUSE ET DE RAYON X POUR L'IMAGERIE DES PRÉLÈVEMENTS EN EAU PAR LES RACINES 29

2.3.1 Transmission lumineuse 29

2.3.2 Rayon X 32

2.3.3 Conclusions 34

3 MODÉLISATION DES PRÉLÈVEMENTS D'EAU 35

3.1 L'APPROCHE MICROSCOPIQUE 35

3.2 L'APPROCHE MACROSCOPIQUE 36

3.3 L'APPROCHE DISCRÈTE 37

3.4 MODÈLE DE PRÉLÈVEMENTS PAR UNE ARCHITECTURE RACINAIRE 39

4 CONCLUSIONS 40

MATÉRIELS ET MÉTHODES 41

1 MATÉRIEL D'ÉTUDE 42

1.1 MATÉRIEL VÉGÉTAL 42

1.2 CHOIX DU MILIEU DE CULTURE 43

1.2.1 Pour l'imagerie par transmission lumineuse 43

1.2.2 Pour l'imagerie rayons X 44
1.3 CONDITIONS DE CULTURE 44
1.3.1 Mesures des conditions climatiques 44
1.3.2 Pour l'imagerie par transmission lumineuse 45
1.3.3 Pour l'imagerie rayons X 45
1.4 SOLUTION NUTRITIVE 46
2 DÉTERMINATION DES PROPRIÉTÉS HYDRODYNAMIQUES DES SOLS 47
2.1 POUR LE MÉLANGE SABLE – HECTORITE 47
2.1.1 Détermination de la courbe de rétention et résultats 47
2.1.2 Détermination de la conductivité hydraulique 48
2.2 POUR LE SOL LIMONEUX 50
3 IMAGERIE DU SYSTÈME SOL – EAU – PLANTE 52
3.1 PRÉSENTATION DES RHIZOTRONS 53
3.2 PRÉPARATION DU MÉLANGE SABLE-HECTORITE ET REMPLISSAGE DES RHIZOTRONS 53
3.3 DISPOSITIFS EXPÉRIMENTAUX 55
Pour l'imagerie par transmission lumineuse 55
3.3.2 Pour l'imagerie rayons X 56
3.4 ACQUISITION DES IMAGES 57
3.5 ETALONNAGE DE LA TENEUR EN EAU PAR LES DISPOSITIFS D'IMAGERIE. 59
3.5.1 Transmission lumineuse 59
3.5.2 Rayons X 64
3.6 LOGICIEL DE TRAITEMENT DES IMAGES 65
4 MESURES DES PARAMÈTRES ÉCOPHYSIOLOGIQUES 67
4.1 MESURE DU POTENTIEL HYDRIQUE FOLIAIRE 67
4.2 MESURE DE LA CONDUCTANCE STOMATIQUE 67
4.3 MESURE DES CONDUCTIVITÉS HYDRAULIQUES DES RACINES 68
4.3.1 Principe de la méthode 68
4.3.2 Dispositif expérimental 69
4.3.3 Protocole expérimental 70
4.3.4 $1^{ière}$ étape, mesure de la conductivité totale L_p 70
4.3.5 $2^{ième}$ étape, mesure de la conductance axiale K_h 71
4.3.6 $3^{ième}$ étape, calcul de la conductivité radiale L_r 71
5 PRÉSENTATION DU MODÈLE DE TRANSFERT D'EAU DANS LE SYSTÈME SOL – SYSTÈME RACINAIRE 72
5.1 MODÉLISATION DE L'ARCHITECTURE RACINAIRE 72
5.2 MODÉLISATION DES TRANSFERTS VERS ET DANS LES RACINES : LE MODÈLE D'ARBRE HYDRAULIQUE DU SYSTÈME RACINAIRE. 73
5.3 TRANSFERT D'EAU DANS LE SOL ET COUPLAGE DES TRANSFERTS SOL – PLANTE 75

5.4 LES SORTIES DES MODÈLES SOL ET PLANTE 76
5.4.1 Au niveau de la plante *76*
5.4.1.1 Maquette des systèmes racinaires 76
5.4.1.2 Architecture hydraulique des maquettes des systèmes racinaires. 78
5.4.2 Au niveau du sol *79*
5.4.3 Conditions aux limites du collet de la plante *80*

RÉSULTATS 81

1 VARIATION DANS LA MORPHOLOGIE DES SYSTÈMES RACINAIRES ET COLONISATION DU SOL 82

1.1 SYSTÈMES RACINAIRES OBTENUS SUITE À L'EXPÉRIMENTATION D'IMAGERIE PAR TRANSMISSION LUMINEUSE 82
1.1.1 Architectures racinaires obtenues et leurs caractéristiques *82*
Profils de densité racinaire *87*
1.2 SYSTÈME RACINAIRE OBTENUS SUITE L'EXPÉRIMENTATION D'IMAGERIE PAR RAYON X 89

2 EXTRACTION RACINAIRE DANS UN SOL SABLEUX ET LIMONEUX : RÉSULTATS DE L'IMAGERIE ET DE LA MODÉLISATION 91

2.1 IMAGERIE PAR TRANSMISSION LUMINEUSE : RÉSULTATS QUALITATIFS DANS UN MILIEU SABLEUX 91
2.1.1 Images des teneurs en eau *91*
2.1.2 Images des potentiels matriciels *92*
2.1.3 Images des variations de stock d'eau *93*
2.2 IMAGERIE PAR RAYONS X : RÉSULTATS QUALITATIFS SUR LE PRÉLÈVEMENT DANS UN SOL LIMONEUX ... 94
2.2.1 Description de l'évolution générale. *94*
2.2.2 Mise en évidence des variations de contact sol – racine *95*
2.2.3 Résultats quantitatifs des teneurs en eau dans le sol limoneux *96*
2.3 RÉSULTATS DE LA MODÉLISATION DES PRÉLÈVEMENTS EN EAU DANS UN SOL LIMONEUX 97

3 INFLUENCE DES DIFFÉRENTES MORPHOLOGIES DE SYSTÈMES RACINAIRES SUR LES PRÉLÈVEMENTS EN EAU. 100

3.1 ETUDE À L'ÉCHELLE DU RHIZOTRON 100
3.1.1 Comparaison de la transpiration à l'échelle du rhizotron *100*
3.1.2 Evolution diurne de la résistance stomatique et de la transpiration *102*
3.1.2.1 Evolution des prélèvements par rapport à l'évolution de la résistance stomatique R_s 102
3.1.2.2 Influence du type de système racinaire dans les prélèvements 106
3.1.3 Prélèvements reliés à la disponibilité de l'eau *107*
3.1.4 Conclusions de l'étude à l'échelle du système racinaire *108*
3.2 EVOLUTION DES PROFILS DE PRÉLÈVEMENTS EN EAU ET DE POTENTIELS MATRICIELS SUIVANT LA PROFONDEUR 109
3.2.1 Les prélèvements d'eau *109*
3.2.2 Prélèvement en fonction du potentiel *113*

3.3 ETUDE DE L'EXTRACTION À UNE ÉCHELLE SPATIALE FINE : CAS DU SOL SABLEUX. 114
3.4 CONCLUSIONS 118

4 MODÉLISATION DES PRÉLÈVEMENTS 119

4.1.1 Comparaison simulations / expériences 119
4.1.1.1 Comparaison au niveau des humidités 119
4.1.1.2 Comparaison au niveau des potentiels hydriques du sol et xylémiens en considérant les flux d'eau simulés dans les racines 121
4.1.2 Sensibilité de l'extraction à la distribution des conductances hydrauliques axiales du xylème.. 123
4.1.2.1 Comparaison pour le système racinaire pivotant 125
4.1.2.2 Comparaison avec le système racinaire fasciculé 127
4.1.2.3 Conclusions 127

CONCLUSION GÉNÉRALE 128

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 135

Introduction générale

Toute personne qui cultive des plantes, que ce soit en pot, dans un jardin ou sur un champ de plusieurs hectares, est consciente de l'importance de l'eau pour leur croissance et leur survie. L'eau est indispensable à toute vie et sa répartition sur la Terre conditionne en partie la distribution de la végétation, producteur primaire de la chaîne alimentaire. Les plantes n'ayant pas de réserves hydriques importantes, le sol constitue pour elles un réservoir permettant de faire face aux apports irréguliers de la pluie et de l'irrigation (pour les surfaces cultivées), alors qu'elles perdent en permanence de l'eau par transpiration. Si on considère le cycle de l'eau au niveau continental, le sol, la plante et l'atmosphère sont les différentes parties impliquées. Elles forment d'un point de vue des transferts hydriques, une entité physique appelé le continuum sol-plante-atmosphère (CSPA). Le système racinaire des végétaux y est un acteur central. Les processus mis en jeu, pour la circulation de l'eau, sont habituellement comparés aux maillons d'une chaîne à cause de leur caractère interdépendant.

Ainsi, l'extraction de l'eau du sol par un système racinaire est le résultat de différents processus liés à la plante et au sol qui interagissent selon différentes échelles d'espace et de temps. Les systèmes racinaires sont connus pour leur plasticité fonctionnelle et structurelle en relation avec l'hétérogénéité entre sol et l'hétérogénéité spatiale et temporelle d'un même sol. Les racines sont soumises à de nombreuses conditions et contraintes environnementales qui ne sont pas distribuées de façon homogène dans l'espace et dans le temps, et ont des effets interactifs avec le système racinaire entier. Cette hétérogénéité et cette complexité se retrouve dans le processus d'extraction racinaire. Jusqu'à présent, on considérait de façon extrêmement simplifiées, d'une part, certaines caractéristiques importantes et intrinsèques de la plante (caractéristiques physiologiques, géométriques et topologiques) et, d'autre part, l'hétérogénéité des caractéristiques du sol. Ces conceptions simplifiées des prélèvements par les racines ne permettent pas d'expliquer de façon précise les processus mis en jeu. Si elles permettent généralement de décrire correctement l'extraction dans les gammes de situation agro-pédo-climatique dans lesquelles elles sont estimées, l'évaluation des processus limitants, leur évolution et la transposition des connaissances acquises à d'autres contextes ne peut alors pas se faire.

Par conséquent, la prise en compte explicite de l'architecture géométrique et hydraulique du système racinaire dans des sols à différentes propriétés hydrodynamiques pourrait permettre de mieux appréhender et comprendre le processus d'extraction d'eau. Cela implique de pouvoir travailler de l'échelle de la racine à l'ensemble du système racinaire pour avoir au

final une vision détaillée intégrée du fonctionnement hydrique du système sol – système racinaire.

Les difficultés méthodologiques dans l'étude des racines dans le milieu naturel et opaque qu'est le sol est un point crucial dans l'avancée des connaissances. Les visions traditionnelles et globales comme la longueur totale de racine et la densité spatiale ne sont plus adaptées, mais elles étaient couramment utilisées à cause de la difficulté technique d'atteindre expérimentalement cette architecture. Le développement de nouvelles techniques a permis jusqu'à présent d'obtenir des données à différentes échelles d'études et dans différentes conditions. Parallèlement, le développement de concepts et de modèles pour interpréter ces données est l'autre aspect important dans la compréhension du fonctionnement du système racinaire. La difficulté d'appréhender le système racinaire montre l'intérêt des modèles d'architecture racinaire pour aider à intégrer, à l'échelle du système racinaire, les connaissances dans l'étude de l'extraction racinaire. Jusqu'à présent, les modèles d'architecture racinaire (opposés aux modèles de « densité racinaire », simplifiant trop les systèmes racinaires) prenaient difficilement en compte les interactions avec son environnement. Le couplage de modèles d'architecture racinaire avec des modèles de transferts d'eau dans le sol, vers les racines et dans la plante est une possibilité de progrès actuelle dans la modélisation de l'extraction hydrique par les plantes. En effet, dans la nature on trouve une très grande diversité d'architectures racinaires, on peut donc légitimement faire l'hypothèse que l'architecture racinaire a une influence sur la quantité et la qualité des prélèvements en eau des plantes. La position de ses racines dans l'espace, leur connections entre elles et leurs propriétés fonctionnelles seraient des éléments déterminants des prélèvements.

L'étude présentée dans ce manuscrit doit contribuer à comprendre les mécanismes de prélèvements d'eau par les racines en relation avec l'architecture racinaire d'une part, et de la distribution des propriétés hydrodynamiques du sol d'autre part, en ayant le même niveau de description du système racinaire de la plante et du sol, à la fois de l'échelle locale à l'échelle globale pour une vision intégrée des transferts d'eau dans le sol et la plante.

Les objectifs sont, (i) au niveau de la plante, de déterminer et analyser l'influence de l'architecture racinaire sur les prélèvements, dans le cas d'un sol homogène et, (ii) au niveau du sol, d'analyser l'influence de la texture du sol sur ces prélèvements.

Les deux axes de réflexions sont de comprendre et de tester les mécanismes impliqués dans les processus de prélèvements racinaires à l'aide de méthodes d'imagerie permettant des mesures directes des prélèvements et de la modélisation, expression des hypothèses de la théorie.

Dans la première partie est présenté l'état de l'art des connaissances actuelles sur les prélèvements d'eau par les racines, sur les méthodes expérimentales pour y accéder et la modélisation de l'extraction racinaire. La deuxième partie concerne les matériels et les méthodes utilisés pour les expérimentations par imagerie, pour les mesures écophysiologiques effectuées en parallèle sur les plantes et pour finir sur la présentation du modèle utilisé. La partie résultats traite en premier lieu des aspects architecturaux et de la distinction entre les différents systèmes racinaires par des variables quantitatives caractéristiques. Dans un deuxième temps, les résultats des suivis de prélèvement d'un sol sableux et limoneux sont présentés d'un point de vue expérimental et théorique via la modélisation. Dans un dernier temps, l'étude de l'influence de l'architecture racinaire sur les prélèvements est présentée à différentes échelles. L'approche choisi est l'étude de l'échelle globale à l'échelle locale pour permettre d'expliquer les différences observées à l'échelle globale en entrant plus dans le détail des processus de prélèvements.

Synthèse bibliographique

1 L'extraction de l'eau par le système racinaire

L'eau est indispensable à la vie d'une plante, elle est l'élément majoritaire des cellules. Elle joue un rôle essentiel dans la croissance de la plante et dans la régulation thermique au niveau des surfaces évaporantes que sont les feuilles. Cette eau est absorbée du sol et transféré dans la plante grâce au système racinaire. Celui-ci assure principalement quatre fonctions : l'ancrage de la plante au sol, l'alimentation hydrominérale, la synthèse de composés comme les facteurs de croissance et la mise en réserve de molécules de stockage (hydrate de carbone). Le prélèvement de l'eau du sol et son transport jusqu'aux parties aériennes est une fonction essentielle du système racinaire. Du point de vue des transferts hydriques, le sol, la plante et l'atmosphère forment un continuum appelé le Continuum Sol-Plante-Atmosphère (CSPA). Dans ce continuum, les processus mis en œuvre pour la circulation de l'eau sont interdépendants, comme les maillons d'une chaîne. La force motrice à l'origine des flux dans le CSPA est l'évapotranspiration potentielle qui est, pour un climat donné, la perte en eau maximum que le climat peut induire sur une surface donnée. Elle dépend des caractéristiques climatiques (rayonnement incident, température, déficit de pression de vapeur d'eau et vent). En réponse à cette demande climatique de l'atmosphère, un flux d'évaporation pour le sol et de transpiration pour la plante s'établissent. Pour les végétaux, la chute de potentiel hydrique, liée au départ d'eau des surfaces soumises à la transpiration va se propager le long de la plante, des feuilles aux racines, via les vaisseaux du xylème. Le potentiel hydrique des racines, chutant en dessous de celui du sol, va entraîner un transfert d'eau du sol aux racines. La transpiration est le vecteur de l'eau, des nutriments, et des facteurs de croissance à travers la plante. Les flux hydriques qui traversent les végétaux revêtent une importance considérable : par exemple, pour accroître sa matière sèche de 1g une plante absorbe puis transpire, selon les situations climatiques et nutritionnelles, entre 300 g et 1000 g d'eau (Fardeau and Stengel 1998). Elle n'en conserve au mieux que 0,5%. Le reste a été rejeté dans l'atmosphère. Ainsi, le couvert végétal impose un transfert d'eau massif depuis le sol jusqu'au compartiment atmosphérique, et le système racinaire, partie cachée de la plante y joue un rôle majeur.

Une des questions fondamentales qui se pose pour comprendre ces transferts d'eau est : comment la plante prélève-t-elle l'eau dans le sol ? Dans les paragraphes suivant, nous allons

répondre à cette question en l'état actuel des connaissances. Nous verrons que le système racinaire d'une plante a une forme et une structure complexes qui sont difficiles d'accès et à observer *in situ*. Se pose alors la question de comment appréhender le système racinaire ? La représentation variera suivant l'échelle d'étude. Actuellement, il existe des évaluations globales ou très locales des prélèvements racinaires. L'extraction de l'eau du sol par un système racinaire est le résultat de différents processus liés à la plante et au sol qui interagissent selon différentes échelles d'espace et de temps. Les physiciens du sol et les écophysiologistes travaillent à cette question avec différentes approches et à différentes échelles, créant une séparation entre ces deux domaines. L'intégration pourra se faire en ayant le même niveau de description pour le sol et la plante.

1.1 Alimentation hydrique de la plante

Le transfert de l'eau du sol vers l'atmosphère via la plante peut être décomposé en quatre phases successives : (i) la *phase d'approvisionnement*. Elle correspond à l'interception de l'eau par le système racinaire, via le transfert de l'eau dans le sol et la croissance du système racinaire qui va coloniser des zones non encore exploitées. (ii) la *phase d'absorption* par la plante (du milieu extérieur, le sol en général, vers les vaisseaux du xylème de la racine). Cette phase est particulièrement importante, elle dépend de l'interface sol / racine qui peut fortement évoluer suivant les variations diurnes de diamètres des racines (Faiz and Weatherley 1982), leur croissance ou les phénomènes de retrait / gonflement de sol (Herkelrath, Miller et al. 1977). (iii) la *phase de transport* à travers la plante par les vaisseaux conducteurs ; et (iv) la *phase de transpiration* où l'eau est vaporisée au niveau des feuilles et retourne vers le milieu extérieur. Le système sol - plante est un système complexe qui nécessite de prendre en considération dans l'étude de l'absorption hydrique à la fois l'aspect dynamique des flux et les interactions entre le sol et la plante. En effet, par leur déploiement dans le sol, les racines vont modifier les propriétés physiques, chimiques et biologiques du sol environnant. En réponse, le sol affectera la croissance et le fonctionnement racinaire (surtout par la modification de ses propriétés mécaniques et hydrodynamiques).

1.1.1 Phase d'approvisionnement

1.1.1.1 Le transport d'eau dans le sol

Le sol va jouer deux rôles principaux dans les échanges hydriques. Lieu de confrontation entre l'offre du milieu et la demande de la plante, il va être un tampon vis à vis du climat, grâce à sa capacité de stockage, et il va avoir un rôle déterminant sur la vitesse de déplacement de l'eau, et la satisfaction des besoins instantanés de la plante. La vitesse de déplacement de l'eau dépend du potentiel hydrique et des caractéristiques hydrodynamiques du sol : capacité de rétention et conductivité hydraulique. Ces caractéristiques sont fonction de la granulométrie du sol (la texture) et des modalités d'agencement des particules entre elles (la structure). La grande variabilité des types de sols et de leurs caractéristiques hydrodynamiques va déterminer des conditions d'alimentation hydrique très variables d'un sol à l'autre, et même d'un point du sol à l'autre.

Le potentiel hydrique est défini comme le travail qu'il faut fournir à une unité de masse d'eau, située en un point du système, pour la faire passer de l'état d'eau liée à un état de référence. Cet état de référence correspond à celui de l'eau libre à la même température et à un niveau de référence (le niveau du sol par exemple). Le potentiel hydrique de l'eau dans le sol, quand celui-ci n'est pas saturé, a ainsi une valeur négative car il faut fournir de l'énergie au système pour extraire l'eau. En considérant l'eau comme incompressible, le travail est exprimé en $J.m^{-3}$, ce qui équivaut à une pression. On trouve diverses unités dans la littérature pour le potentiel hydrique : Pascals, bars ou mètres d'eau (charge hydraulique). La différence de potentiel hydrique entre deux points est le moteur du transfert de l'eau : l'eau tendra à se déplacer des potentiels les plus élevés vers les potentiels les faibles, c'est à dire des milieux où l'eau est le plus disponible vers les milieux où elle l'est moins.

1.1.1.2 L'interface sol – racine

Selon l'échelle d'espace où l'on se place, les potentiels hydriques dépendent de la demande climatique (échelle globale), mais aussi, de façon plus précise dans l'espace, des gradients de potentiels locaux (échelle locale). Schématiquement, un dessèchement du sol causé par l'absorption racinaire provoque une diminution du potentiel hydrique et par conséquent de la conductivité hydraulique du sol, qui peut à terme entraîner un stress hydrique de la plante par limitation de l'approvisionnement (Reicosky and Ritchie 1976).

A l'échelle d'une racine, l'absorption hydrique induit le développement d'un gradient de potentiel hydrique dans la rhizosphère sur une distance de quelques mm. Hainsworth et Aylmore (Hainsworth and Aylmore 1989) observent d'une part, par tomographie à rayon X, le développement de tels gradients dans les 10 mm localisés autour d'une racine de jeune radis et de lupin. D'autre part, cette étude permet de rejeter l'hypothèse d'uniformité des prélèvements d'eau le long de l'axe racinaire. Ces mêmes auteurs démontrent que, dans le cas général où l'eau contient des solutés, les gradients de potentiels hydriques observés dans la rhizosphère diminuent par rapport au cas où l'eau serait pure, car la diminution du potentiel osmotique du sol, due à la présence des solutés, réduit le flux d'absorption racinaire.

A l'échelle d'un système racinaire, toute absorption de l'eau par celui-ci modifie immédiatement (1) le champ des teneurs en eau l'entourant, (2) la distribution spatiale des potentiels hydriques et (3) des conductivités hydrauliques (Bruckler and Lafolie 1991; Lafolie, Bruckler et al. 1991). Ces auteurs montrent que l'intensité des gradients de potentiels est très fortement liée à l'intensité de la demande climatique, aux propriétés hydrodynamiques du sol, à la densité des racines mais aussi à leur agencement dans l'espace. Cette multitude de facteurs d'action expliquerait pourquoi des résultats contradictoires existent dans la littérature sur l'importance relative des résistances au niveau du sol, comparées aux résistances liées au système racinaire proprement dit lors de la phase d'approvisionnement. Certains travaux suggèrent que le sol représente la plus forte résistance dans le système sol-plante (Gardner 1960; Newman 1969), alors que d'autres conclusions opposées existent (Passioura 1988)(Blizzard, 1980). Quant à la phase d'absorption proprement dite, la résistance au transfert de l'eau à l'interface sol-racine est directement liée à la qualité du contact entre le sol et la racine (Herkelrath, Miller et al. 1977).

Le système racinaire joue le rôle d'une surface mobile avec le sol. La longueur et la surface d'échanges des racines offerte au sol peut être considérable. Cette surface d'échange est encore multipliée par la présence de poils absorbants dans les zones jeunes des racines. De plus, la jeune racine et la microflore associée peuvent excréter différentes substances, dont les mucilages, qui peuvent aggréger les particules de sol et constituer une gaine de contact entre le sol et la racine grâce aux poils absorbants. Les substances excrétées peuvent également modifier la tension superficielle de l'eau (Passioura 1988), et donc la relation entre le potentiel hydrique et la teneur en eau. Pour un potentiel racinaire donné, la plante pourrait extraire plus d'eau grâce à ces exsudats.

Enfin, d'un point de vue physique, on peut concevoir une exorption d'eau des racines vers des zones de sol desséchées. Une telle exorption a été mise en évidence (Baker and VanBavel 1988; Xu and Bland 1993). La question de savoir si une plante peut transférer des quantités significatives d'eau des horizons profonds et humides du sol vers les horizons superficiels plus secs est ainsi posée et reste une question d'actualité en écologie.

1.1.2 Phase d'absorption : le transport radial

Lors de la phase d'absorption, l'eau traverse radialement les différentes couches de cellules (épiderme, exoderme, cortex, endoderme et stèle, **Cf figure I-1**) pour atteindre les vaisseaux du xylème, lieux du transport axial. Ces différentes couches de cellules sont plus ou moins épaisses selon les espèces et leur structure peut évoluer avec l'âge, le long de la racine. Deux grands types d'organisation anatomique existent dans les racines des plantes supérieures :

- la structure primaire caractéristique des monocotylédones ;
- la structure secondaire, caractéristique des dicotylédones. Plus fonctionnelle, elle va s'intercaler et permettre une croissance en épaisseur.

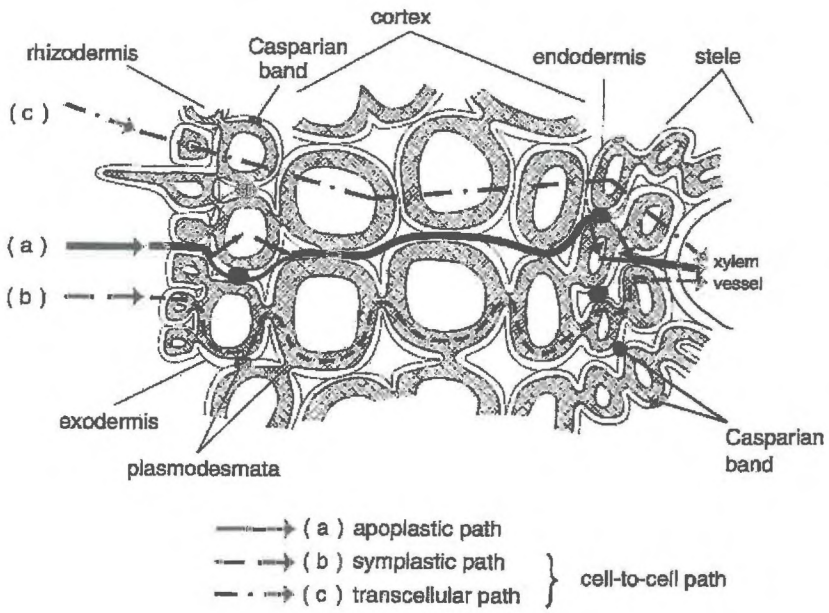


Fig I-1. Schéma simplifié des différentes couches de cellules et des voies de circulation de l'eau dans une racine (voies apoplasmique, symplasmique, cellulaire).

L'absorption hydrique est actuellement considérée comme un phénomène exclusivement passif (Passioura 1988) prenant son origine dans la différence de potentiel hydrique entre le milieu extérieur (sol, solution nutritive) et le xylème. Le flux total d'absorption peut être décomposé en deux composantes additives, l'une reliée au gradient de potentiel osmotique,

pondérée d'un terme de réflexion membranaire, et l'autre reliée au gradient de pression hydrostatique (Dalton, Raats et al. 1975) en considérant la racine comme un osmomètre. Pour chacune de ces composantes, le flux hydrique est donné par le produit du gradient de pression par un terme traduisant la résistance du tissu à l'écoulement : la conductivité hydraulique radiale de la racine.

$$J_v = L_r \cdot (\Delta P - \sigma \Delta \pi) \qquad (1)$$

Où : Jv est la densité de flux hydrique ($m^3.m^{-2}.s^{-1}$) ; L_r est la conductivité hydraulique radiale ($m.s^{-1}.Pa^{-1}$) ; ΔP la différence de pression hydrostatique entre deux points considérés, ici entre le sol et le xylème (Pa) ; σ le coefficient de réflexion membranaire ; $\Delta\pi$ la différence de pression osmotique (Pa). Ainsi, les différences de potentiels hydrostatiques et osmotiques sont les deux forces motrices impliquées dans la phase d'absorption.

Plus récemment, au niveau cellulaire, ce transfert radial a été modélisé par Steudle (Steudle 1994) avec un modèle de transport dit « composite » (**Fig I-1.**). Le transfert se fait, en théorie, par trois voies anatomiques. La première est dite apoplasmique, c'est à dire que l'eau se déplace dans les parois des cellules. Le gradient de pression hydrostatique dirige les transferts d'eau dans cette voie. La seconde voie est dite symplasmique, le flux d'eau a lieu de cellules à cellules, à travers le cytoplasme et par les plasmodesmes des parois cellulaires. La dernière voie est transcellulaire, l'eau est transportée de vacuole à vacuole. Ces deux dernières voies ne peuvent pas être distinguées expérimentalement, elles sont regroupées sous le nom de voie cellulaire. Les gradients de pression osmotiques sont responsables en majorité de ces transferts. Ces transferts d'eau se font sur des distances très courtes (de l'ordre de quelques millimètres au plus). En fonction de la force motrice appliquée, une voie peut être prépondérante sur les autres. Quand la transpiration chute, la pression hydrostatique devient moins importante que la pression osmotique, la voie cellulaire domine. Mais aussi, le transport radial peut incorporer la combinaison des différentes voies. Les couches de cellules subérisées empêchent le transport d'eau apoplastique et favorisent la voie cellulaire. Quant à la possibilité d'un transfert d'eau axial, dans le cortex, par les espaces intercellulaires (Salim and Pitman 1984), cela serait dû à un artefact de mesure. En effet, une racine décapitée et placée dans une solution nutritive pressurisée peut voir ses espaces intercellulaires infiltrés alors qu'une racine intacte empêcherait ce phénomène (Passioura 1988).

La question de la contribution des canaux à eau (aquaporines) à la perméabilité des racines à l'eau est une des voies de recherche actuelles dans la compréhension des prélèvements d'eau par les racines. Très tôt la possibilité du transfert de l'eau à travers des pores a été émise (Dainty 1963) in (Tyerman, Niemietz et al. 2002), mais la découverte des aquaporines a eu lieu dans les années 1990. Jusqu'aux années 1990, les flux d'eau à travers les membranes étaient considérés comme ne dépendant que les propriétés lipidiques de la membrane. En considérant les aquaporines, on permet ainsi aux cellules des racines d'étendre le contrôle de la perméabilité de leur membrane aux molécules d'eau par des pores protéiques. Dès 1994, le concept des aquaporines a été incorporé au modèle de transport composite de flux d'eau à travers les racines (Steudle 1997). Dans ce modèle, les aquaporines participe à la régulation des transferts d'eau de la voie cellulaire. Cette régulation prend toute son importance quand l'eau du sol devient limitante et quand la transpiration chute, c'est à dire, quand la voie apoplastique ne peut pas être pleinement efficace et que les flux d'eau sont majoritairement conduits par les gradients osmotiques. Dans ces conditions, les quantités d'eau transportées par les aquaporines permettent une régulation fine du transfert radial d'eau.

1.1.3 Phase de transport : le transport longitudinal

Lors de la phase de transport, l'eau suit un trajet ascendant depuis les racines jusqu'aux feuilles *via* les vaisseaux du xylème, elle correspond à un transfert axial de l'eau dans la plante.

1.1.3.1 Structures anatomiques associées

Le xylème est le terme qui désigne tous les éléments cellulaires qui constituent la voie de circulation de la sève « brute » (solution diluée de faible pression osmotique) et assure le transport à longue distance de l'eau et des sels nutritifs absorbés par les racines. Il est constitué de trachéides chez les gymnospermes et de trachées chez les angiospermes (**Figure I-2.**). Dans les deux cas, les cellules matures du xylème sont mortes, leurs structures se résument à une paroi primaire qui constitue un milieu poreux imbibé d'eau, et d'une paroi secondaire plus ou moins lignifiée. Les trachéides sont des cellules allongées dont l'extrémité est parfois spiralée et dont les parois lignifiées sont fortement ponctuées. Par contre, les trachées sont des tubes formés de plusieurs cellules fusionnées, les parois transversales des cellules ayant disparues. Les trachéides ont une longueur de 0,3 à 10 mm pour un diamètre de 30 μm environ. Les cellules des trachées ont la même longueur mais elles forment un réseau

de tubes continus qui peut atteindre plusieurs mètres chez les arbres. Le diamètre des trachées varie entre 10 et 400 μm, voire 700 μm chez les lianes. La résistance au transfert de l'eau dans le xylème est considéré comme faible étant donné que les éléments conducteurs ont perdu leur contenu cytoplasmique, les trachéides présentant une plus forte résistance à cause des parois transversales par rapport aux trachées et leurs tubes continus.

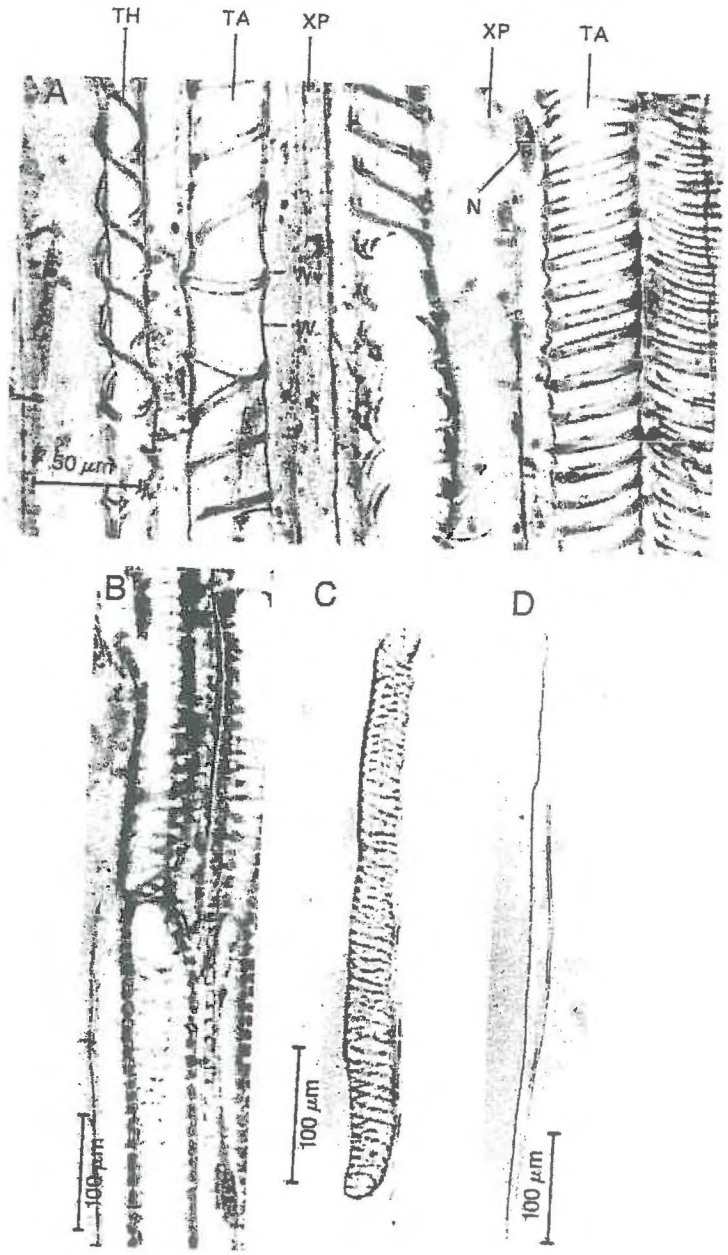


Figure I-2. Eléments conducteurs et de soutient du xylème. En haut, coupe longitudinale de xylème de *Vicia faba* avec trachées hélicoïdale (TH) et annelées (TA). XP, parenchyme du xylème ; N, noyau ; W paroi ; Wv, épaississement de la paroi. En bas à gauche , trachée ponctuée (coupe longitudinale) du xylème de *Fraxinus* (frêne). A côtés, trachéide et fibre du xylème de *Fraxinus.*

1.1.3.2 Mécanismes de circulation

La théorie de la tension cohésion (Tyree 1997; Steudle 2001) permet d'expliquer ce transport. Dans le xylème, l'eau est généralement sous tension et c'est principalement la transpiration qui est le moteur de la conduction longitudinale. Les hypothèses de cette théorie sont qu'il existe une continuité hydraulique à travers toute la plante depuis les parois des cellules foliaires, où a lieu l'évaporation, jusqu'aux particules de sols entourant les racines, ceci grâce aux très faibles diamètres des capillaires conducteurs et aux liaisons hydrogène entre les molécules d'eau qui assure une forte cohésion entre elles. Mais cet état de tension de la sève est physiquement instable car la pression dans le xylème est plus négative que la pression de vapeur de l'eau. L'eau peut alors évoluer brusquement vers une phase gazeuse plus stable (phénomène de cavitation). Par la suite, de l'air peut diffuser dans les vaisseaux provocant une embolie (blocage du flux de sève brute). Les points faibles du système sont les parois des vaisseaux qui contiennent des germes de cavitation. Ces germes de cavitation (« air seeding ») correspondent à l'hypothèse selon laquelle l'embolie se produit à la suite de l'entrée d'air extérieure aux vaisseaux fonctionnels, à travers la membrane des ponctuations. Ainsi, quand une valeur de tension critique est atteinte dans les vaisseaux du xylème, les ménisques formés au niveau de ces ponctuations, atteignent une taille critique, sont aspirés dans les vaisseaux pleins d'eau et remplissent brutalement tout un tube conducteur (Buchard, McCully et al. 1999; Linton and Nobel 1999; Comstock and Sperry 2000; Hacke, Stiller et al. 2001). Les liaisons hydrogènes peuvent être rompues par des tensions situées entre 0,5 à 14 MPa, selon que les parois contiennent plus ou moins de germes de cavitation.

Durant la phase nocturne, la transpiration ayant quasiment cessée, la poussée racinaire va être le moteur principal du transfert axial. Elle va permettre de rétablir la continuité hydraulique dans certains vaisseaux embolisés.

Une analogie électrique, l'analogie ohmique, peut illustrer de façon simple ces différentes étapes (**Figure I-3**).

$$\text{Absorption} = \frac{(\Psi_s - \Psi_r)}{R_{sr}} = \frac{(\Psi_r - \Psi_f)}{R_{rf}} = \frac{(C_f - C_a)}{(R_s + R_a)} = \text{Transpiration} \qquad (2)$$

Où Ψ_s, Ψ_r, Ψ_f sont les potentiels hydriques du sol, des racines et des feuilles ; C_f et C_a les concentrations en vapeur d'eau dans les feuilles et dans la couche limite foliaire ; R_{sr}, R_{rf}, R_s et R_a sont les résistances à l'interface sol-racine (résistance radiale), de la plante (résistance

longitudinale), stomatique et de la couche limite. La plante est donc réduite à un ensemble de résistances en série. Selon l'échelle où l'on se trouve, ce nombre de résistances peut varier. Cette analogie électrique offre l'avantage de définir avec le même formalisme les différents compartiments, et l'interdépendance des processus physiques (Molz 1981). Mais cette analogie ohmique n'est pas applicable dans toutes les situations : cette loi prédit que le flux d'eau augmente de façon proportionnelle et linéaire avec la différence de potentiel appliquée. Or ce n'est souvent pas le cas selon l'échelle d'espace et de temps qu'on considère. Si on s'intéresse au flux d'eau, celui-ci doit être conservatif entre les deux points extrêmes de mesures de potentiels. Dans deux cas cette condition n'est pas respectée : lorsque la plante remobilise / stock de l'eau mise en réserve et lors de la croissance, quand la plante synthétise de nouveau réservoirs. Si on s'intéresse au potentiel hydrique, il est la somme d'une composante d'origine osmotique et d'une d'origine hydrostatique. Lors des mesures de potentiels, c'est cette dernière qui est mesurée et assimilée au potentiel hydrique total. Mais la composante osmotique ne peut pas toujours être négligée, notamment lors des faibles niveaux de flux (quand la transpiration est très faible).

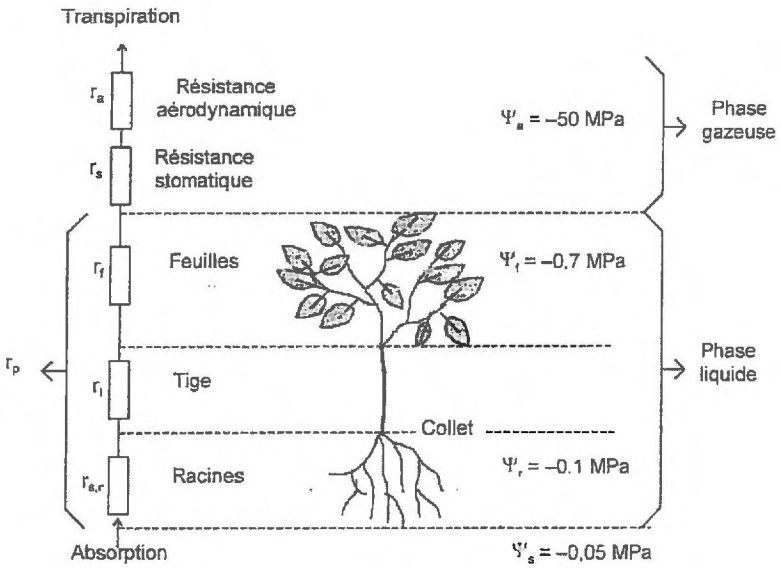


Figure I-3. Représentation schématique d'un végétal avec le formalisme ohmique lorsque l'on fait l'hypothèse des flux conservatifs.

1.1.4 Phase de transpiration

La phase de transpiration concerne le transfert de l'eau hors des cellules foliaires. A partir de là, l'eau passe en phase gazeuse et s'échappe vers l'atmosphère après avoir traversé les stomates, structures cellulaires particulières en forme de pores, et une couche d'air très fine, la

couche limite, dont les caractéristiques diffèrent de celles de l'atmosphère et dépendent de la géométrie des surfaces de transpiration.

Les stomates forment un ensemble comprenant une ouverture stomatique (pore ou ostiole) délimitée par deux cellules épidermiques spécialisées, les cellules de gardes et les cellules voisines (entourant les cellules de gardes). A travers les stomates se font les échanges gazeux de l'eau vers l'atmosphère et de CO_2 de l'atmosphère vers la plante pour les besoins de la photosynthèse. L'ouverture et la fermeture des stomates, résultant des variations de volume et de turgescence des cellules de gardes et des cellules voisines, sont provoqués par les modifications de leurs potentiels hydriques et osmotiques. Les variations de potentiel osmotique se font par un transport actif d'ions et requièrent donc de l'énergie. Ainsi, la lumière joue un rôle essentiel dans l'ouverture des stomates car elle active les pompes à ions. Ils existent plusieurs autres facteurs de régulation stomatique. L'acide abscissique (ABA) joue un rôle dans la fermeture des tomates (Tardieu, Zhang et al. 1992), mais les mécanismes et les transporteurs mis en jeu sont encore mal connus. La teneur en CO_2 de l'air et de la cavité sous stomatique joue également un rôle, et de façon indirecte, l'état hydrique du sol (Holbrook, Shashidhar et al. 2002) par l'intermédiaire de l'ABA synthétisé par les racines (Zhang, Schurr et al. 1987) et véhiculé par le xylème.

Dans la régulation des échanges gazeux, la plante doit faire face à deux objectifs contradictoires : (i) permettre l'entrée du CO_2 pour optimiser la photosynthèse via l'ouverture de stomates et (ii) éviter un abaissement excessif du potentiel hydrique via la fermeture des stomates. De plus cette régulation doit répondre à une demande en eau qui varie très rapidement au cours d'une journée et entre journées, et une offre en eau du sol qui varie sur une échelle de temps plus longue.

Du fait du continuum SPA, la capacité qu'a la plante à transférer l'eau du sol vers les feuilles correspond à celle qu'a les feuilles à perdre cette eau. Tant que la disponibilité de l'eau du sol est suffisante et que la demande évaporative n'est pas trop importante, les flux d'eau résultants des gradients de potentiel permettent d'alimenter la transpiration et de maintenir l'état d'hydratation des tissus. Mais si la transpiration devient trop importante par rapport à l'apport d'eau permit par l'état hydrique du sol et des résistances associées, ainsi que des réserves hydriques de la plante, des problèmes de cavitation peuvent apparaître (Sperry 2000). De nombreuses observations ont démontré une corrélation entre la conductivité hydraulique du sol au feuille et la conductance stomatique ou la transpiration (par exemple (Saliendra,

Sperry et al. 1995) (Meinzer and Grantz 1990)). Les plantes sont alors capables de réguler leur perte en eau en modulant l'ouverture des pores des stomates. La régulation stomatique de la transpiration permet de maintenir la continuité hydraulique entre le sol et les feuilles (Sperry 2000), c'est à dire qu'elle maintient au mieux le potentiel hydrique du xylème en deçà d'un seuil conduisant à une embolisation significative des vaisseaux conducteurs du xylème (Jones and Sutherland 1991).

1.2 Mise en place de l'architecture racinaire

La disponibilité de l'eau est hétérogène dans l'espace et le temps. La description du système racinaire est essentielle pour comprendre l'absorption de l'eau. Deux notions fondamentales permettent d'accéder à cette description, les notions de structure et de forme appliquées aux systèmes racinaires. Ces deux notions sont regroupées dans le terme d'architecture (Lynch 1995; Pagès, Le Roux et al. 1995; Pagès 2002). La notion de forme sous-entend l'organisation spatiale des différents éléments de constitution du système racinaire, ou la géométrie du système racinaire. La notion de structure intègre la diversité morphologique et fonctionnelle des racines et leurs connexions entre elles. La notion d'architecture ne suffit pas en elle même pour expliquer les prélèvements en eau de façon dynamique sur une échelle de temps où la croissance ne peut pas être négligée. Trois processus sont impliqués dans le développement du système racinaire : (i) l'émission, elle correspond à l'apparition de racines primaires (provenant de la radicule de la graine germée). (ii) La ramification, elle concerne les racines latérales. Elles sont issues de la ramification de l'axe « mère » (ou porteur). La ramification la plus étudiées est acropète : les racines latérales apparaissent généralement dans les jeunes tissus à une certaine distance de l'apex de l'axe porteur. C'est un processus important dans le résultat du développement du système racinaire : la plupart des racines latérales sont organisées selon leur âge. Mais d'autres latérales peuvent apparaître en dehors de cette séquence. Par exemple, sur le lupin bleu nous avons observé l'apparition de latérales dans les tissus âgés de la racine primaire, proche de la base. (iii) La croissance axiale ou l'élongation, elle dépend du type de racine. Le classement des types de racines est fondé sur plusieurs critères en relation avec les propriétés morphogénétiques : vitesse de croissance, temps de croissance, densité de ramification, croissance radiale, etc.

Au niveau des différents types de système racinaire, il existe deux grandes sortes de stratégies de mise en place des racines qui aboutissent soit à un système racinaire pivotant (le pivot est

la racine principale issue de la radicule, les latérales sont mises en place à partir d'elle), soit un système racinaire adventif. Les racines adventives proviennent des organes autres que les racines. Elles prennent le relais des racines séminales issues de la radicule. Il ressort de ces deux stratégies des morphologies très différentes dues à la distribution et à l'extension des racines. Les fortes contraintes infligées aux racines par le sol orientent aussi fortement les morphologies du système racinaire. Ainsi, l'architecture racinaire va résulter de l'interaction de l'expression de propriétés endogènes de développement et des contraintes externes imposées par l'environnement.

1.3 Architecture et capacité d'absorption de la plante

La structure fondamentale des racines présente une grande homogénéité, mais, à une échelle supérieure, la morphologie et l'anatomie des types racinaires sont très variables (hétérorhizie). Par exemple, il y a de fortes variations dans le diamètre des racines, l'épaisseur du cortex et des pôles ligneux et la possibilité pour une racine d'avoir une structure secondaire. Une telle hétérogénéité aura des conséquences sur les résistances au transfert radial de l'eau le long de la racine. L'importance relative des résistances radiales et axiales y déterminera la répartition de l'absorption hydrique (Frensch and Steudle 1989). Ces résistances sont plus ou moins fortes et évoluent avec l'âge de la racine (McCully and Canny 1988). En conséquences de ces variations physiologiques le long de la racine, les flux d'absorption vont également évoluer dans l'espace et dans le temps (Varney and Canny 1993). Doussan et al (Doussan, Vercambre et al. 1998) montrent à l'aide du modèle d'arbre hydraulique que la distribution des conductances axiales et des conductivités radiales pour les différents types racinaires peut influencer de façon significative la distribution des prélèvements en eau. Cette variation des propriétés hydrauliques est la conséquence de plusieurs phénomènes : les changements dans la morphologie, l'anatomie et la structure de la racine avec l'âge, les changements dans les moyens de transport et les mécanismes de transport de l'eau et l'interaction entre les flux d'eau et de solutés. Mais les changements de conductivité hydraulique peuvent également être dûs à des facteurs externes comme la sécheresse et la salinité (Azaizeh and Steudle 1991). Au niveau des changements dans l'anatomie, la subérisation des racines au niveau de l'endoderme (bande de Caspari) est le changement le plus important, il affecte la conductance radiale. La subérisation augmente avec l'âge de la racine et le stress hydrique, l'anoxie, la salinité et le déficit en nutriment. Il est communément admis que l'endoderme présente la structure de plus forte résistance (Passioura 1988). Mais à l'échelle de l'ensemble du système

racinaire, on ne connaît pas la contribution des racines les plus anciennes, donc présentant plusieurs couches de cellules subérisées, aux prélèvements en eau.

A l'échelle de la racine, la complexité de ce système absorbant, dont les propriétés hydrauliques évoluent dans le temps, au cours de l'ontogenèse, et dans l'espace, a été expliquée par le modèle de transport composite de Steudle (Steudle 1994) (Steudle and Peterson 1998). La variabilité des caractéristiques hydrauliques de la racine peut être intégrée à l'ensemble du système racinaire en faisant l'hypothèse que ce système est assimilé à un ensemble de segments de racines connectés entre eux et ayant des propriétés variables. Les méthodes expérimentales pour mesurer la conductivité hydraulique des tissus ont été développées relativement tardivement à cause de la difficulté pour atteindre les tissus et les organes qui ont une structure complexe. Ces dernières années, les propriétés hydrauliques des racines ont été étudiées à l'échelle de tout le système racinaire (Frensch and Steudle 1989; Tyree 1997) ainsi qu'à un niveau local sur des segments de racines (sur les courtes distances) (Steudle 1994). Les données de conductivité hydraulique concernent les jeunes racines (partie apicale) au niveau local, et l'ensemble du système racinaire au niveau global, mais il n'y a pas de mesures à des échelles intermédiaires et hors de la zone apicale. A l'heure actuelle, on a beaucoup d'incertitudes sur la contribution des différentes parties du système racinaire sur l'ensemble des prélèvements d'eau par un système racinaire (Kramer and Boyer 1995).

2 Techniques d'étude des transferts d'eau vers et dans les racines

2.1 Techniques de mesures « de l'eau » au niveau de la plante et de la racine

L'avancée dans la compréhension du phénomène de transfert d'eau du sol vers l'atmosphère, *via* la plante, se fait grâce à l'évolution de la mise au point de techniques permettant l'investigation des nouvelles idées et concepts. La mesure du potentiel hydrique est la variable d'état qui gouverne les flux traversant la plante. Dans ce qui suit, sont présentées différentes méthodes pour mesurer le potentiel hydrique à différents niveaux de la plante. Elles illustrent l'évolution de ces techniques. La chambre à pression de Scholander (Scholander, Hammel et al. 1965) est la méthode de référence pour mesurer le potentiel foliaire. Dans cette méthode, la section opérée au niveau d'une tige ou d'une feuille met au jour les vaisseaux conducteurs et créé par la même un ménisque air-sève à ce niveau. On applique alors une pression positive sur l'organe jusqu'à ce que le ménisque air-sève réapparaisse au niveau de la coupure et y reste stable. La pression appliquée est supposée être numériquement égale à la tension de la colonne d'eau dans le xylème en admettant que la pression dans la chambre est transmise directement au fluide dans le xylème. Du fait de sa simplicité, cette technique est largement utilisée dans les laboratoires, pour mesurer les potentiels hydriques de différentes parties / organes de la plante en fonction des conditions environnementales.

Suivant la taille de la chambre on peut également accéder au potentiel hydrique d'une tige ou d'une branche. La sonde à pression de Zimmermann et Balling (Balling and Zimmermann 1990) permet d'accéder directement à la pression ou la tension dans les vaisseaux intacts des plantes. C'est au début des années 90 que cette nouvelle technique voit le jour. Jusqu'alors l'existence de pression négative dans le xylème n'avait jamais été démontrée. La comparaison des résultats de potentiels mesurés à l'aide de la chambre à pression avec ceux de la sonde à pression (Zimmermann, Meinzer et al. 1994) montre que les valeurs trouvées avec la chambre à pression sont inférieures à celles de la sonde. Lla méthode de chambre à pression surestime la tension présente dans le xylème. Les raisons pour lesquelles les résultats des sondes à

pression ne sont pas toujours en accord avec la chambre à pression ne sont pas encore tout à fait claires. Il est fort probable que l'introduction de la sonde doit provoquer de l'embolie quand on sort de la gamme de pression de 0 à –0,6 MPa (Tyree 1997).

La mise au point d'une autre sonde à pression (Frensch and Steudle 1989; Melchior and Steudle 1993) (Steudle 2000) permet de mesurer de façon fine les conductances dans une racine excisée. La conductance est une variable caractéristique qui permet d'accéder aux flux dans la racine, le potentiel hydrique étant l'autre variable, l'autre vision de l'eau dans la racine. Cette méthode a permis de mettre en évidence que la variabilité de la conductivité hydraulique des racines dépend de la nature des forces agissantes, les flux d'eau osmotiques étant plus petits que ceux hydrostatiques. Avec cette méthode on mesure la pression d'une racine excisée à l'aide d'un petit manomètre adapté des sondes à pression cellulaires. La pression racinaire est mesurée en fixant la racine excisée à la sonde sans interrompre les vaisseaux conducteurs du xylème. Grâce à cette méthode, le modèle d'une racine considérée comme un simple osmomètre (une unique membrane équivalente) a été amélioré en incorporant une structure composite permettant le transfert d'eau radial dans différentes voies parallèles.

Avec la psychrométrie, cette méthode peut être utilisée au niveau du sol, par exemple (Bruckler 1984), mais également sur organe excisé (Simonneau and Habib 1991) et *in situ* (Vercambre 1998). Avec cette méthode, la gamme de mesure du potentiel hydrique est très large (–1 à –80 bars). Le principe de mesure consiste à déterminer la pression partielle de vapeur d'eau située dans la chambre interne du psychromètre, pression supposée en équilibre avec le potentiel hydrique du sol ou de l'organe.

La mesure du potentiel hydrique racinaire est plus délicate à cause de la fragilité de l'organe et de la complexité de la structure des différents tissus impliqués dans le transferts d'eau radial et axial. La méthode du potentiel hydrique du drageon est une méthode originale mise au point pour mesurer le potentiel hydrique de la racine au point d'insertion du drageon à l'équilibre (Simonneau 1992). Il mesure le potentiel hydrique d'un drageon à l'aide d'une chambre à pression. Le drageon est préalablement ensaché pour que la transpiration du drageon soit négligeable. Ce dispositif a permis de montrer la non-uniformité du potentiel hydrique dans le système racinaire.

L'étude des prélèvements d'eau par les racines repose sur une interaction entre une approche théorique et l'observation expérimentale. Au niveau expérimental, une des difficultés dans l'étude des racines réside dans le fait que le compartiment sol est opaque et solide. Jusqu'ici les méthodes présentées sont réalisées sur un organe excisé (sauf la méthode des drageons). Elles ne permettent pas de suivre le comportement de l'ensemble du système racinaire en interaction avec le sol environnant. La possibilité de pouvoir obtenir une vision précise du positionnement des racines sans intervenir ou faire intrusion dans le milieu et faire simultanément les mesures « d'eau » est toujours un problème d'actualité. Depuis quelques temps, de nouvelles méthodes ont été mises au point pour permettre d'explorer la matière et l'eau du sol et d'accéder à l'étude de l'architecture du système racinaire : ce sont les méthodes d'imagerie.

2.2 Méthodes d'imagerie

Passioura (Passioura 1988) remarque que la majorité des mesures de prélèvements d'eau sont faites sur des systèmes racinaires cultivés en hydroponie plutôt que dans des sols, et habituellement sur des segments de racines excisés ou sur le système racinaire séparé de la partie aérienne. Grâce aux méthodes d'imagerie on va pouvoir accéder directement au sol et aux systèmes racinaires sans perturbation du milieu. Certaines de ces méthodes sont dites « non invasives », c'est à dire que les échantillons étudiés maintiennent leur structure ou leurs propriétés lors de l'analyse. Ces méthodes d'imagerie vont permettre d'acquérir une grande quantité de mesures (plusieurs centaines de milliers) pour un instant t donné de façon quasi simultanée.

2.2.1 Méthodes destructives

La microscopie optique a permis cette dernière décennie de progresser dans l'observation et la quantification des relations entre le sol et les racines au niveau de l'arrangement spatial. La microscopie peut utiliser des échantillons, préalablement congelés au champ, de sol colonisé par des racines et découpés en fines sections. Cela permet d'étudier un phénomène très difficile d'accès et ayant une importance non négligeable dans la phase d'approvisionnement en eau des racines : le contact sol - racine (Van Noordwijk, Kooistra et al. 1992) (Kooistra, Schoonderbeek et al. 1992) (Veen, Van Noordwijk et al. 1992) (Van Noordwijk, Schoonderbeek et al. 1993). Cette technique couplée aux rayons X permet également d'étudier l'interface sol - racine en relation avec les prélèvements / exorption d'eau ainsi que

les effets sur la rhizosphère (McCully 1999). Deux des principaux inconvénients de cette méthode est le coût de l'équipement et la difficulté de préparation des échantillons en sections fines.

L'étude et la description quantitative de la relation entre la structure du sol et les racines peuvent être faites grâce à l'imagerie à rayon X d'échantillon de sol non remanié et imprégné de résine (Moran, Pierret et al. 2000). Dans cette méthode les racines sont clairement mises en évidences (grâce au contraste d'atténuation entre le sol et les racines) et digitalisées ce qui permet d'étudier l'interaction complexe entre les deux acteurs. Par rapport à la méthode précédente de microscopie, celle-ci est relativement moins chère.

2.2.2 Méthodes non destructives

Le développement de la Tomographie Assistée par Ordinateur (CAT) permet d'étudier le système racinaire *in situ* de manière non destructive, en trois dimensions, et de mesurer les prélèvements en eau localisés par la mesure directe des variations de densité du milieu. La tomographie appliquée à des mesures d'atténuation de rayons X et γ est la technique la plus couramment utilisée (Hainsworth and Aylmore 1986; Hainsworth and Aylmore 1989). Dans son principe, un générateur de rayons X ou γ émet un flux de rayonnement afin d'obtenir un plan de coupe de l'objet. Les rayons X ou γ traversent l'objet, et un détecteur placé dans l'axe du faisceau délivre un courant proportionnel au nombre de photons transmis ; ces signaux sont ensuite codés par l'électronique de mesure associée. Une analyse multidirectionnelle de l'objet permet de reconstituer une matrice de pixels qui sera exploitée à l'aide d'algorithmes de traitement d'image appropriés. De l'image (ou coupe) tomographique visualisée sur un écran, on peut extraire des valeurs numériques précises qui aident à l'analyse quantitative. Le principe de la méthode a été discuté dans de nombreux articles dont, par exemple, (Aylmore 1993) (Asseng, Aylmore et al. 2000). Le but de cette méthode est de déterminer la teneur en eau de chaque pixel en se basant sur la relation théorique entre l'humidité et l'atténuation de rayons X ou γ. Cette méthode permet d'étudier la dynamique des processus de transport à une petite échelle. Par exemple, l'application de la tomographie à des mesures d'atténuation de rayons X permet de mettre en évidence des changements de teneur en eau de l'ordre de 0,006 g/cm^3 sur une distance de 1,5 mm (Hainsworth and Aylmore 1983). Il existe aussi la microtomographie qui permet de descendre à des résolutions d'au moins 100 μm. Cette technique permet l'investigation d'objet comme des grains de sable de taille de 1 mm et de

racines de 1 mm d'épaisseur (Macedo, Crestana et al. 1998). Dans l'étude des racines, la tomographie a été utilisée pour étudier les prélèvements en eau par une unique racine ou une architecture racinaire très simple (Hainsworth and Aylmore 1983) (Hainsworth and Aylmore 1986) (Hamza and Aylmore 1992) (Hamza, Anderson et al. 2001).

Outre l'instrumentation très sophistiquée et peu accessible que nécessite la tomographie, ses principaux inconvénients sont :

(i) la difficulté d'affecter aux variations du coefficient d'atténuation mesuré soit des variations de teneur en eau, soit des variations de densité du milieu, ce qui se traduit par une seule équation et deux inconnues. Or, même dans des sols non gonflants, un changement de densité peut avoir lieu à proximité des racines lors de leur élongation et de leur croissance radiale (Bruand, Cousin et al. 1996). C'est une des limites courantes des méthodes d'imagerie « non invasive ».

(ii) De plus, le temps d'acquisition des données varie avec le volume du milieu. Plus la taille augmente, plus le temps d'acquisition des images est long pour une énergie donnée. Or, le temps d'acquisition est particulièrement important dans l'évaluation des changements de teneurs en eau ou de flux dans le sol car ces phénomènes peuvent être très rapides.

Ainsi, même si actuellement on dispose des instruments, on reste limité par les capacités de résolution spatiale et / ou temporelle de ces instruments. Par exemple, avec la tomographie micro-onde (Bolomey and Pichot 1990), l'acquisition de l'image est quasi instantanée mais la résolution est d'ordre centimétrique. Cela dit, même sans une fine résolution, ces technologies actuelles permettent d'éclairer sur le fonctionnement de l'interface sol / racine. Par exemple, Hainsworth et Aylmore (Hainsworth and Aylmore 1989) ont mesuré les variations de teneur en eau volumique dans un mélange de 15% de kaolinite et 85% de sable, à proximité d'une racine de radis, avec la technique de la tomographie appliquée à l'atténuation des rayons X. Ils montrent que les prélèvements sont clairement non uniformes le long de la racine. Dans le futur, le développement de la tomographie résidera dans la capacité à accéder séparément aux mesures des variations simultanées de teneur en eau et de densité du milieu qui peuvent avoir lieu lors de la croissance racinaire.

Une autre méthode d'imagerie est la méthode de résonance magnétique nucléaire (RMN). Son principe est basé sur des gradients de champ magnétique qui font entrer en résonance les

atomes d'hydrogènes. Cette méthode a permis de mesurer des variations de teneurs en eau autour de racines de pins (MacFall, Johnson et al. 1990). Ils montrent que des prélèvements d'eau ont lieu autour de la racine pivot subérisée et que ces prélèvements s'étendent aux racines latérales avec le temps. Cette méthode peut également permettre d'étudier de façon détaillée des fonctions physiologiques des racines et donc l'activité des racines dans le sol (Kuchenbrod, Landek et al. 1996). Comparé à la tomographie, la RMN est limitée dans son application aux sols ne contenant pas du fer.

2.3 Méthodes de transmission lumineuse et de rayon X pour l'imagerie des prélèvements en eau par les racines

Les méthodes d'imagerie ci-dessus permettent d'avoir des visions 3D du système étudié. Avec les méthodes à transmission à rayons X et transmission lumineuse, on perd une dimension de l'espace (on travaille en 2D), mais on gagne en taille de l'échantillon étudié, pour une bonne résolution spatiale. On peut donc accéder au système racinaire en entier en laboratoire. Pour les deux méthodes, le principe est basé sur la mesure des variations de rayon X ou d'intensité de lumière transmises à travers un échantillon de sol contenu entre deux parois minces. L'épaisseur de l'échantillon est limitée par la profondeur de pénétration du rayon X ou de la lumière.

Jusqu'à présent ces méthodes ont été utilisées pour étudier, le déplacement des fluides ou des fronts d'eau pendant l'infiltration (Tidwell and Parker 1996) (Glass and Steenhuis 1989; Darnault, Throop et al. 1998). Très récemment, la radiographie rayons X a permis d'explorer l'interaction entre les racines et la structure du sol (Moran, Pierret et al. 2000).

2.3.1 Transmission lumineuse

Le principe de la méthode est basé sur l'observation physique que l'intensité de la lumière transmise à travers un sable s'accroît avec l'augmentation de la teneur en eau. En effet, la lumière qui passe à travers un milieu poreux sableux rencontre du sable, de l'air et de l'eau. A travers chacune de ces phases, la lumière est, d'une part, absorbée exponentiellement, et d'autre part, comme la lumière rencontre plusieurs interfaces (air - eau, sable - air, sable - eau), elle est réfractée et réfléchie. L'intensité de la lumière transmise à travers le milieu est fonction des indices de réfraction des deux phases et de l'angle d'incidence. A la **figure I-4** est illustrée la lumière transmise et réfractée par passage d'un milieu 1 à un milieu 2, avec des

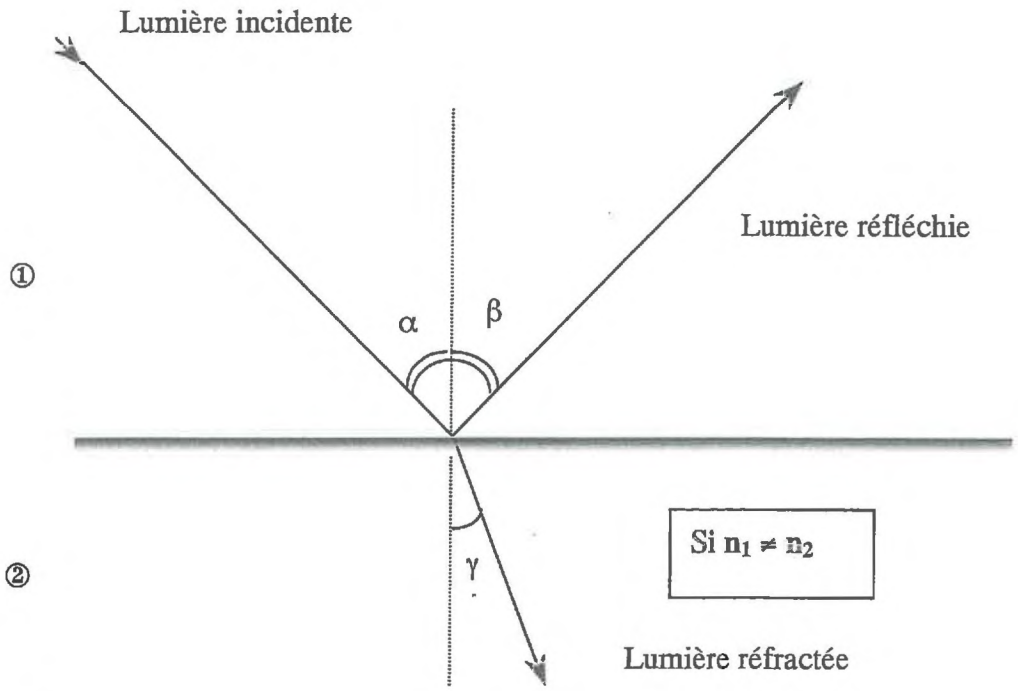


Figure I-4 : Illustration des phénomènes de réflexion - réfraction de la lumière (angle d'incidente incidente α, de réfraction γ) à la traversée de deux milieux d'indice de réfraction différents.

indices de réfraction absolue n_1 et n_2 (du milieu 1 et 2 respectivement). Ils correspondent au rapport de la vitesse de propagation de la lumière dans le vide (c_0) sur la vitesse de propagation de la lumière dans le milieu considéré (c_1 ou c_2) ;

$$n_i = \frac{c_0}{c_i} \qquad (3)$$

L'indice de réfraction du second milieu par rapport au premier, noté n, correspond au rapport des indices de réfraction absolue, mais également au rapport du sinus de l'angle d'incidence α au sinus de l'angle de réfraction γ (loi de Descartes) ;

$$n = \frac{n_1}{n_2} = \frac{\sin \alpha}{\sin \gamma} \qquad (4)$$

En supposant une incidence normale de la lumière, le facteur de transmission lumineuse τ (rapport de l'intensité lumineuse transmise sur l'intensité incidente) est donné par la loi de Fresnel :

$$\tau = \frac{4n}{(n+1)^2} \qquad (5)$$

La relation reliant l'intensité de la lumière transmise I_v à travers un milieu poreux sableux contenant de l'eau à la saturation est donnée par l'expression suivante (issue de (Tidwell and Glass 1994)) en faisant l'hypothèse que les pores sont soit vides soit remplis d'eau :

$$I_v = I_{vd} \exp\left[-(K_w - K_a) d_w\right] \cdot \left(\frac{\tau_{sw}}{\tau_{sa}}\right)^{2p} \quad (6)$$

avec $p = S \cdot k$, (7)

où, pour l'équation (6), I_{vd} est la lumière transmise pour un échantillon sec, K_w et K_a les coefficients d'absorption lumineuse de l'eau et de l'air, d_w la somme de l'épaisseur des pores remplis d'eau, τ_{sw} et τ_{sa} les facteurs de transmission lumineuse de l'interface sable-eau et sable –air respectivement (ces facteurs sont constants) et p le nombre de pores remplis d'eau. Pour l'équation (7), S est le taux de saturation du milieu (rapport entre teneur en eau volumique et porosité totale) et k le nombre moyen de pores à travers l'échantillon.

K_w et K_a étant quasiment identiques, on peut simplifier la relation en :

$$I_v = I_{vd} \cdot \left(\frac{\tau_{sw}}{\tau_{sa}}\right)^{2Sk} \quad (8)$$

Avec les indices de réfraction du sable, de l'eau et de l'air (1,6 ; 1,33 et 1,0 respectivement), quand l'interface sable-air est remplacée par l'interface sable-eau, le facteur de transmission lumineuse passe de $\tau_{sa} = 0{,}946$ à $\tau_{sw} = 0{,}991$. Ainsi, dans l'équation (8), le rapport des facteurs de transmission étant supérieur à 1, plus le nombre de pores remplis d'eau augmente, plus la lumière transmise avec la réfraction augmente.

La relation entre la valeur de la lumière transmise et l'humidité du milieu peut être obtenue de plusieurs façons : à l'aide d'un étalonnage (Darnault, Throop et al. 1998) ou par des considérations purement physiques fondées sur des hypothèses quant à la répartition de l'eau dans un milieu poreux (Tidwell and Glass 1994) aboutissant à l'équation (8). L'étalonnage consiste à acquérir des photos de la lumière transmise à travers une chambre d'étalonnage ayant les mêmes propriétés physiques et géométriques que le milieu analysé et constituée de compartiments amenés à différentes teneurs en eau connues. Quand on ne dispose pas de relation d'étalonnage entre la teneur en eau du milieu et l'intensité de la lumière transmise,

une teneur en eau relative peut être obtenue en travaillant avec les différences d'intensités d'images successives dans le temps.

Les points forts de cette méthode sont : (i) le temps requis pour faire une mesure de plusieurs centaines de milliers de points de façon simultanée(quelques $1/100^{ième}$ de seconde) ; (ii) une bonne résolution théorique du signal (à chaque point est assigné 255 niveaux de gris, ou plus suivant la caméra utilisée) ; et (iii) une bonne résolution spatiale, la technique permettant des mesures d'ensemble ou beaucoup plus ciblées suivant l'éloignement de la caméra à la scène et la taille des pixels de la matrice CCD.

Cependant cette technique présente des limites importantes : le milieu doit être plus ou moins translucide et donner un contraste suffisant, c'est à dire une différence d'intensité lumineuse transmise entre le milieu à l'état sec et à l'état saturé suffisamment grande. Ceci est facilement obtenu avec des sables grossiers (> à 200 μm), mais lorsque la taille des grains diminue l'épaisseur du milieu doit diminuer également pour laisser passer la lumière. Généralement dans le cas des sables grossiers l'épaisseur de la chambre de mesure est de 1 cm (Tidwell and Parker 1996) (Glass and Steenhuis 1989; Darnault, Throop et al. 1998).

Cette méthode n'a pas encore été appliquée à l'étude les prélèvements d'eau par les racines.

2.3.2 Rayon X

Le principe de la méthode de transmission à rayons X est donné par la théorie de l'absorption des rayons X (voir (Brown 1966)). Pour un faisceau de rayon X de longueur d'onde monochromatique, la loi de Beer - Lambert prévoit que l'intensité I de la lumière, atténuée par absorption lors de son passage à travers un corps, décroît exponentiellement en fonction de l'épaisseur traversée d : avec $d = \rho.x$

$$I = I_0 \exp(-\mu \cdot \rho \cdot x) \qquad (9)$$

où μ est le coefficient d'absorption, I_0 l'intensité incidente, ρ et x la densité volumique et x l'épaisseur du milieu. Quand un faisceau de rayons X traverse plusieurs matériaux, il faut additionner les caractéristiques (μ, ρ, x) de chacun en négligeant ceux de l'air car son coefficient d'absorption est négligeable face aux autres. Par exemple, la loi de Lambert appliquée à une chambre de mesure remplie d'un sol partiellement saturé s'écrit :

$$I_x = I_{x0} \exp[-(\mu_s \cdot \rho_s \cdot x_s + \mu_e \cdot \rho_e \cdot x_e + 2T \cdot \mu_c \cdot \rho_c)], \qquad (10)$$

avec T l'épaisseur d'une face de la chambre de mesure, les indices s, e et c se rapportant au sol, à l'eau et à la chambre de mesure respectivement. Les sources de rayons X utilisées pour de telles mesures n'étant généralement pas monochromatiques, on suppose que la loi de Lambert donne une bonne approximation. Cette hypothèse est tout à fait réaliste car le sol et les parois de la chambre de mesures absorbent préférentiellement les grandes longueurs d'ondes des rayons X, c'est à dire les rayons de faibles énergies.

Les mesures de rayons X transmis sont récupérées et scannées à partir d'un film de lecture placé derrière l'objet étudié. On peut relier l'intensité des rayons X transmis à l'intensité d'exposition du film, et l'intensité d'exposition à l'intensité de la lumière de l'image scannée. En combinant les deux et en l'incluant dans l'équation (10), on obtient la relation entre la teneur en eau du milieu et l'intensité de gris de l'image scannée. En normalisant par la différence entre l'image saturée et l'image sèche, on s'affranchit de l'influence du milieu poreux qu'est le sol et des parois de la chambre de mesure, et on obtient une relation simple reliant la saturation du milieu à chaque pixel de l'image :

$$S = \left[\frac{\ln I - \ln I_d}{\ln I_s - \ln I_d}\right], \qquad (11)$$

avec I, I_s et I_d les valeurs pour les intensités de gris de l'image étudiée, de l'image du milieu saturée et de celle de l'image sèche respectivement.

La méthode de transmission de rayons X partage les mêmes points forts que ceux de la transmission lumineuse. Avec cette technique, la difficulté provient de la faible densité de l'eau par rapport au milieu poreux environnant. Ainsi, une variation importante d'eau se traduira par une faible variation d'intensité de gris : les millimètres d'eau correspondant seront très faibles par rapport à l'épaisseur du milieu. Pour augmenter le contraste, il faut alors diminuer l'épaisseur du milieu pour équilibrer le rapport mm d'eau en jeu / mm d'épaisseur.

Les performances des méthodes de transmission lumineuse et de rayons X ont été évaluées par Tidwell (Tidwell and Glass 1994) en comparant leurs résultats à ceux de deux méthodes couramment utilisées pour mesurer les teneurs en eau du milieu : la méthode gravimétrique et les mesures gammamétriques. Les résultats de la comparaison montrent de bons accords entre chaque technique, avec des variations de 5% de saturation en moyenne.

2.3.3 Conclusions

Les deux méthodes d'imagerie 2D présentées ci-dessus semblent être les outils les mieux adaptés à l'heure actuelle pour étudier les variations de teneur en eau dans un milieu poreux, les méthodes d'imagerie 3D étant limitées dans leur résolution spatiale ou temporelle, ou dans la taille de l'échantillon et nécessitant un équipement spécialisé très onéreux.

Ainsi, grâce aux méthodes d'imagerie, les mesures ne sont plus discontinues dans l'espace et le temps, comme avec les méthodes traditionnelles, elles offrent une vision détaillée et directe du système sol / racine. Auparavant, seule la modélisation permettait d'avoir un ensemble d'informations continues sur le phénomène d'extraction racinaire. Mais dans le domaine de la modélisation l'information est issue d'hypothèses faites à partir de l'observation expérimentale du phénomène. Avec l'imagerie, une description plus fine de l'extraction racinaire peut être faite, dégageant de nouvelles pistes dans la modélisation de l'absorption hydrique.

3 Modélisation des prélèvements d'eau

Les prélèvements d'eau sont le résultat de l'interaction constante entre le sol (et son comportement fortement non linéaire vis à vis des transferts hydriques) et le système racinaire (et son architecture racinaire et ses capacités d'absorption), ce qui rend difficile la représentation théorique du phénomène. Ce qui suit présente l'évolution conceptuelle de la modélisation des prélèvements d'eau par les racines.

3.1 L'approche microscopique

Dans les années 1960, Gardner (Gardner 1960) a été un des premiers à conceptualiser l'extraction d'eau par le système racinaire avec une vision dynamique de l'écoulement vers la racine en proposant une formulation analytique. Dans ce modèle, la racine est considérée comme un cylindre infiniment long et générant un écoulement radial, prélevant de l'eau à débit constant dans un sol présentant des caractéristiques hydrodynamiques très simplifiées. Par la suite, cette approche a été étendue à un ensemble de racines en supposant que celles-ci étaient identiques et réparties idéalement de façon homogène en cylindres parallèles dans le sol.

Cette approche simplifiée a permis de mettre en relief un certain nombre de comportements :

(1) Par exemple, ce modèle montre qu'il faut plusieurs jours pour extraire l'eau disponible dans un rayon de quelques centimètres autour de la racine. La plante a donc intérêt à avoir un système racinaire dense pour pouvoir extraire rapidement de l'eau dans le sol.

(2) En supposant que le système est en condition de flux permanent, et que la teneur en eau initiale est uniforme dans le sol, le modèle permet de simuler l'évolution de la différence de potentiel entre les racines et des points du sol environnant. Ainsi, Gardner montre mathématiquement, que les gradients de potentiels s'établissant dépendent directement de l'intensité des prélèvements.

Cette approche microscopique et dynamique a permis d'améliorer les concepts statiques de capacité au champ et de point de flétrissement permanent qui, jusque là, étaient les seuls

utilisés pour la compréhension du système sol / plante et d'introduire un formalisme synthétique pour les transferts d'eau. Cependant, il existe un problème à étendre cette formulation locale à tout le système racinaire. Le modèle repose sur une hypothèse de répartition uniforme des racines, mais dans la réalité, le système racinaire n'est pas une entité homogène du point de vue spatial (système ramifié) (Tardieu and Manichon 1986) et physiologique. Il en est de même pour le sol dont les caractéristiques et les propriétés physiques varient avec la profondeur. La nécessité d'une approche plus globale considérant le système racinaire dans son ensemble dans le sol s'est imposé par la suite.

3.2 L'approche macroscopique

Dans les années 80, face à la difficulté d'appréhender la complexité de la géométrie du système racinaire et les mécanismes en jeu participant au transfert de l'eau vers et dans les racines, il apparaissait très difficile de décrire analytiquement l'ensemble des flux d'eau existant au niveau de la rhizosphère. Une approche alternative a été alors développée cherchant à appréhender le système racinaire dans son ensemble. Un terme « puits » distribué dans le sol est combiné à l'équation de Darcy-Richards des transferts dans le sol et simule l'extraction racinaire :

$$\frac{\partial \theta}{\partial t} = \nabla\left[K_s grad(\psi + z)\right] + Q\,\delta(x,y,z), \qquad (12)$$

où K_s est la conductivité hydraulique du sol, (Ψ+z) le potentiel matriciel+gravitaire, Q la fonction « puits racinaire » exprimée en volume d'eau extrait par unité de volume de sol et par unité de temps ($cm^3cm^{-3}s^{-1}$). Avec cette approche, le sol est discrétisé en couches successives pour rendre compte de l'hétérogénéité du système racinaire. Différentes fonctions puits ont été proposées pour décrire l'extraction de l'eau par un système racinaire. Certaines sont fondées sur des considérations physiques [différence de potentiel hydrique sol / racine, parfois pondérée par des facteurs correctifs tenant compte de la résistance au transfert d'eau dans le sol et/ou la plante (étroitement dépendant de la teneur en eau), et de la densité racinaire], ou peuvent être totalement empirique. Par exemple, voici trois fonctions puits racinaires (**Tableau 1**) : une semi-empirique, une basée uniquement sur des considérations physiques et une totalement empirique.

Auteurs	Fonction puits racinaire Qδ(x,y,z)	Paramètres
Feddes et al. (1974, 1976) ; Neuman et al. (1975)	$Q = \frac{K(\theta)(\Psi_s - \Psi_r)}{b(z)}$	b(z) fonction empirique représentant la géométrie du système racinaire. Formule semi-empirique.
Hillel et al. (1975)	$Q = \frac{\Psi_s - \Psi_r}{R_s + R_r}$	R_s résistance du sol ; R_r résistances des racines.
Van Genuchten & Hoffman (1984)	$Q = \frac{q_{rac,max}}{1 + \left(\frac{ah + \pi}{\pi_{50}}\right)^3}$	$a = \frac{\pi_{50}}{h_{50}}$, π_{50} et h_{50} pressions osmotiques et matricielles qui réduisent l'extraction maximale de 50%. Formule totalement empirique.

Tableau 1 : Exemples de fonctions puits racinaires dans la littérature.

La revue de Molz (Molz 1981) donne un grand nombre d'exemple de fonction puits. L'extraction de l'eau y est décrite avec différentes approches. Selon les approches, l'importance relative des résistances aux transferts se situent à différents endroits : sol, interface sol- racine ou dans les racines. Ces différentes approches permettent de discuter et de donner des explications au sujet des controverses de l'hétérogénétié spatiale et temporelle des résistances hydrauliques du système sol – plante. Ces modèles nécessitent des calages pour les différents paramètres à partir de mesures (Molz 1981).

Les inconvénients majeurs de cette approche sont qu'elle ne prend pas en compte la plante dans sa diversité et complexité, c'est à dire la géométrie et l'extension dans l'espace, la variabilité des capacités d'absorption des racines et les transferts d'eau dans la plante.

3.3 L'approche discrète

En effet, la disposition spatiale des racines dans le sol (Tardieu, Bruckler et al. 1992), les contacts sol / racine (Herkelrath, Miller et al. 1977) (Jensen, Svendsen et al. 1993), les capacités d'absorption différenciées des racines (Steudle 1994) ont une importance essentielle sur les potentialités de prélèvement hydrique de la plante. C'est pourquoi, depuis les années

90 on reconsidère les racines individuellement pour mettre au point des modèles d'extraction racinaire non uniforme. L'approche discrète couple l'approche microscopique (pour appréhender les transferts d'eau vers l'ensemble des racines) à une localisation hétérogène du système racinaire.

Des modèles sol / plante définis de façon bidimensionnelle (Lafolie, Bruckler et al. 1991) (Bruckler and Lafolie 1991) ou tridimensionnelle (Clausnitzer and Hopmans 1994) existent, prenant en compte la variabilité spatiale des teneurs en eau du sol et la répartition hétérogène des racines dans le sol. Des simulations ont permis d'étudier l'effet de la distribution du système racinaire sous différentes propriétés hydrodynamiques et sous différentes conditions d'évapotranspiration (Bruckler and Lafolie 1991; Lafolie, Bruckler et al. 1991; Tardieu, Bruckler et al. 1992). Elles montrent que pour une même densité racinaire, mais avec des répartitions différentes (régulière, groupée ou aléatoire) (**Figure I-5**), le décrochement de la transpiration par rapport à l'évapotranspiration se fait plus rapidement pour une répartition groupée.

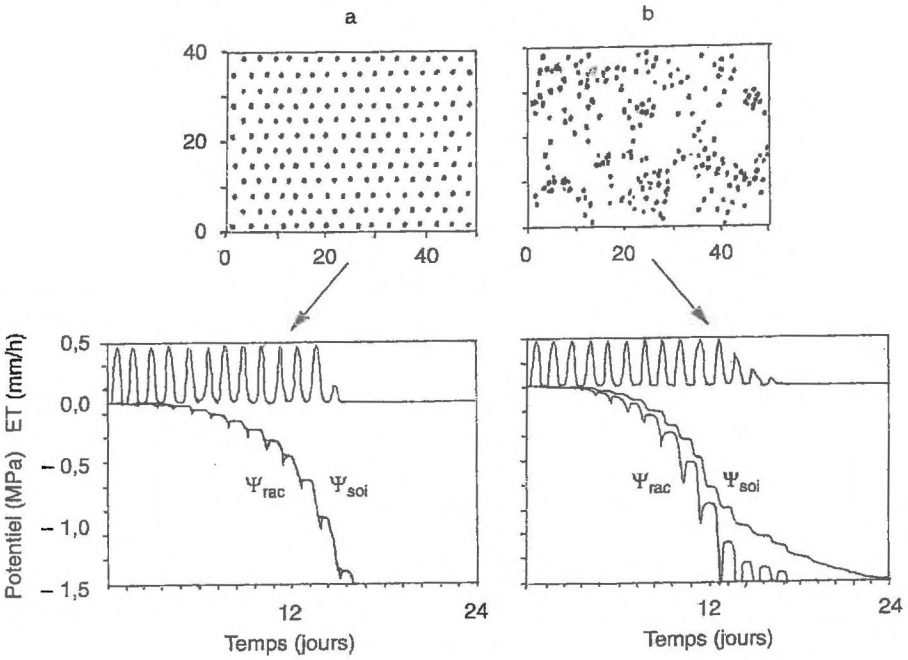


Figure I-5.
Evapotranspiration (ET) , potentiel hydrique moyen du sol (Ψsol),e t potentiel racinaire (Ψrac) dans le cas d'une distribution racinaire homogène (a) ou groupée (b) dans un plan vertical.

Les simulations montrent également que ce sont les transferts dans le sol qui sont limitants, entraînant la fermeture stomatique. Les modèles d'extractions hétérogènes montrent l'importance de prendre en compte la distribution du système racinaire pour comprendre l'extraction racinaire, et l'importance que peut avoir la résistance du sol aux transferts d'eau.

Comme limites des modèles, il y a que toutes les racines ont une même capacité ou localisation de la zone « active » du prélèvement et / ou que le potentiel hydrique racinaire est supposé uniforme partout dans le système racinaire. De plus, expérimentalement, il est clair que les racines ne sont pas placées le plus souvent dans un environnement de disponibilité uniforme d'eau. Et, de par leurs fonctionnements, les racines vont créer cette hétérogénéité. Expliquer les prélèvements par des variations de densité racinaire, sans pouvoir accéder à l'architecture racinaire, ne suffit plus, la répartition spatiale des racines et leur connexion entre elles sont des facteurs déterminants dans les prélèvements d'eau (Tardieu and Manichon 1986).

3.4 Modèle de prélèvements par une architecture racinaire

Une voie de progrès actuelle est une meilleure prise en compte des propriétés de la plante dans l'absorption. Ceci est possible car il existe actuellement des modèles d'architecture racinaire (Pagès, Jordan et al. 1989) qui décrivent la géométrie, les connections entre racines, et la croissance du système racinaire de manière réaliste tout au long de la vie de la plante. Ce type de modèle couplé à un modèle de transferts hydriques vers et dans les racines permet d'obtenir un 'modèle d'arbre hydraulique du système racinaire' et donne une vision détaillée de l'absorption hydrique (flux et potentiels hydriques) de l'échelle du segment de racine à celle du système racinaire global (Doussan, Pagès et al. 1998). Le modèle d'architecture racinaire va ainsi intégrer la notion de forme et de structure, incluses dans le terme « architecture ». La notion de forme du système racinaire est particulièrement importante car elle définit ses capacités d'accès à la ressource en eau. La structure va définir les relations que les différentes parties du système racinaire peuvent établir, les racines n'ayant pas les mêmes aptitudes d'absorption et de transfert. Le modèle d'arbre hydraulique va donc décrire le plus réellement possible la complexité du réseau de transport et des connexions entre racines. Il permet d'étudier plus précisément, par exemple, les interactions entre absorption hydrique et disposition spatiale des racines, ou encore entre absorption et croissance. Jusqu'à présent, les modèles présentent quelques limites dans leurs capacités à introduire les contraintes du milieu. La difficulté réside dans la simulation de manière couplée et interactive du fonctionnement du sol et du système racinaire. Le couplage de modèles d'architecture racinaire avec des modèles de transferts d'eau dans le sol, vers les racines et dans la plante est une possibilité actuelle de progrès dans la modélisation de l'extraction hydrique par les plantes.

4 Conclusions

Une des difficultés majeures rencontrée dans l'étude de la relation entre l'eau du sol et les prélèvements de la plante vient du fait que peu de méthodes permettent d'appréhender l'évaluation de la teneur en eau dans le sol à différentes échelles dont celles pertinentes pour les racines. Dans l'étude des prélèvements d'eau par les racines, la variable la plus importante semble être le potentiel de l'eau à l'interface sol /racine car il correspond à la caractéristique principale du sol contrôlant la disponibilité de l'eau pour la plante. Cette valeur est le reflet de la résistance du sol au transfert et de la demande de la plante. Les progrès de la quantification de la répartition des prélèvements de l'eau du sol ont été limités par les difficultés associées aux mesures expérimentales directes de la teneur en eau du sol ou du potentiel à l'interface sol / racine et au niveau du sol environnant. De plus, l'accès expérimental à l'architecture racinaire et hydraulique de l'ensemble d'un système racinaire *in situ* est peu développé. L'utilisation et le développement des méthodes d'imageries cette dernière décennie, permet d'investir ce domaine. A l'heure actuelle, pour l'étude de l'ensemble d'un système racinaire *in situ* la radiographie à rayons X et la méthode de transmission lumineuse à travers un sol peu épais semblent les méthodes répondant le mieux au compromis entre résolution spatiale et résolution temporelle. En parallèle, les progrès de la modélisation nous permettent de nous diriger vers la description plus complexe, certes, mais aussi plus précise des étapes intervenants dans le prélèvement d'eau par les racines en prenant en compte à la fois l'architecture racinaire ainsi que son architecture hydraulique des racines et les transferts d'eau dans le sol et vers les racines.

Matériels et Méthodes

1 Matériel d'étude

1.1 Matériel végétal

Le lupin bleu (*Lupinus angustifolius L.* cv Chittick, dicotylédone de la famille des légumineuses et de la sous-famille des papilionacées) a été choisi pour la simplicité « relative » de l'architecture de son système racinaire. Cette famille se caractérise par la capacité qu'ont les plantes à fixer l'azote atmosphérique grâce à une symbiose avec le *Rhizobium*, bactérie fixatrice d'azote, qui s'effectue dans des nodosités au niveau des racines. Ces nodosités ne se forment pas si la bactérie n'est pas présente dans le milieu de culture, nous n'avons observé aucune de ces formations particulières dans nos cultures au cours des expérimentations.

En comparaison avec les autres espèces de lupin, le système racinaire du lupin bleu se caractérise par une racine pivotante dominante, un nombre relativement important de racines latérales primaires (c'est à dire insérées sur la racine pivot) diminuant rapidement avec la profondeur, mais peu de latérales secondaires (Clements, White et al. 1993). L'extension des latérales etant peu étendue, le système racinaire peut atteindre une profondeur maximum de 2 mètres à l'âge adulte et les racines sont relativement épaisses (la racine pivot fait environ 1,5-2 mm de diamètre (Dracup and Kirby 1996)). Toutes ces caractéristiques font que le lupin bleu est plutôt adapté aux sols à tendance sableuse (et profonds), les sols à textures plus fines nécessitant des systèmes racinaires plus ramifiées. La méthode d'imagerie de transmission lumineuse nécessitant de travailler avec un milieu sableux et l'imagerie du système racinaire étant facilité avec des racines relativement épaisses, le choix du lupin bleu se justifie *a posteriori*.

Les graines utilisées pour les expérimentations sont issues de plantes différentes, mais provenant de la même population, elles sont génétiquement homogènes. De plus, les graines ont été sélectionnées en fonction de leur masse afin qu'elles aient le même potentiel de croissance.

Des lots de six lupins ont été mis en culture. Parmi ceux-ci, une plante a subi un traitement spécial. Afin d'obtenir des architectures contrastées, le système racinaire naturellement

pivotant peut être transformé en système racinaire fasciculé par blocage mécanique de la racine pivot, peu de temps après la germination / émergence, à l'aide d'un capuchon en aluminium. Au final, les 6 plantes ont 49 ou 53 jours au début des expérimentations. La profondeur de leurs système racinaires est de l'ordre de 80 cm et leur extension latérale est d'environ 46 cm.

1.2 Choix du milieu de culture

1.2.1 Pour l'imagerie par transmission lumineuse

Dans le cas de l'imagerie par transmission lumineuse, le choix du milieu de culture doit satisfaire à plusieurs critères. Le premier est imposé par la méthode en elle même : le milieu ne doit pas être opaque à la lumière et doit offrir un contraste de leur intensité suffisant entre l'état sec et l'état saturé en eau. De plus, la plante impose également des contraintes au niveau de son alimentation hydrique. Un substrat composé exclusivement de sable a une réserve en eau facilement utilisable par la plante très faible. Un tel substrat entraînerait une faible dynamique de prélèvement et limiterait les observations associées. Notre choix s'est donc porté sur le sable de quartz : il est relativement translucide selon sa pureté et on peut disposer de différentes granulométries. En introduisant de l'argile dans le milieu, on agrandi la gamme de porosité et on peut améliorer de façon conséquente la rétention d'eau. La proportion d'argile ajoutée au sable aura également des conséquences sur l'aération, la structuration, la conductivité hydraulique et les propriétés mécaniques du milieu (Halila 1998). Trop d'argile dans le milieu, suivant son type minéral, peut aboutir à la génération de fissures du fait des cycles d'humectation – dessication. Une telle instabilité dans la structure rend extrêmement difficile le suivi de la dynamique de prélèvement. Il est alors nécessaire de définir une proportion seuil d'argile au delà de laquelle le milieu se fissurera et rendra trop opaque le milieu et en dessous de laquelle la rétention n'est pas notablement améliorée.

Au cours de la mise au point de la méthode (Garrigues 1999), différents sables et argiles ont été testés pour répondre au mieux à ses critères. Au final, le mélange est composé de *98,5 % de sable de Fontainebleau* et de *1,5 % d'hectorite*. L'hectorite utilisée est une argile translucide et gonflante du gisement d'Hectore en Californie (BENTOME MA®, RHEOX). Elle a été utilisée sous forme purifiée envoyée par le fournisseur, et sa granulométrie est inférieure à 1 μm. Le sable de Fontainebleau a un diamètre moyen de grain de 175 μm.

1.2.2 Pour l'imagerie rayons X

Les rayons X nous permettent de travailler avec un « vrai » sol, c'est à dire un sol naturel et opaque. Le sol a été récupéré dans un champ de blé localisé à 40 km au Nord-Ouest de Wagga Wagga (Etat de New South Walles, Australie). Seuls les 20 premiers centimètres ont été prélevés car ils correspondent à un horizon limono-sableux. Les horizons plus profonds contenant trop d'argile, on risquait de voir apparaître des fissures lors des différentes phases d'humectations et dessications qui ont lieu lors des prélèvements racinaires et des phases d'irrigation.

1.3 Conditions de culture

1.3.1 Mesures des conditions climatiques

La demande évaporative a été calculée à partir du suivi de perte de masse par évaporation d'un bac d'eau placé sur une balance. Le bac est entouré de matériau isolant (polystyrène) pour limiter le réchauffement du récipient. Pour l'expérimentation de transmission lumineuse, le récipient a une surface suffisamment grande de 45×45 cm^2 pour limiter les effets de bords. Pour les rayons X, la « boite » climatisée ne permettaient pas d'avoir un récipient de cette surface. Nous disposions d'un récipient de 230 cm^2. En réglant l'humidité et la température de la pièce et on obtient des millimètres d'eau évaporés par jour.

La température et l'humidité sont suivies grâce à des capteurs placés au même niveau que les parties aériennes des plantes. Pour la transmission lumineuse la sonde utilisée est un thermo-hygromètre Vaisala HMP35D. Pour l'expérimentation rayons X le thermo-hygromètre est un Testostor 175.

Le rayonnement global a été mesurée avec un pyranomètre relié à une campbell, ainsi qu'avec le poromètre LiCOR 1600. Au niveau du feuillage des plantes on mesure un rayonnement global d'environ 300 – 350 μmol PAR/m^2/s, soit environ 150 – 175 watt/m^2. Or le rayonnement global solaire avec un ciel d'été clair est, au cours de la période de 10 à 14 h , de 800 à 900 watt/m^2 (à Avignon - Montfavet (Guyot 1997)). La faible valeur du flux énergétique en laboratoire est en partie compensée par une valeur constante pendant 12 heures.

1.3.2 Pour l'imagerie par transmission lumineuse

Après le remplissage des rhizotrons, ceux-ci sont mis à saturation par montée progressive d'une nappe d'eau. Une fois mis à saturation, une graine pré-germée (2 jours de germination) est placée en haut du rhizotron et recouverte de 4-5 cm d'un mélange tourbe perlite pour lui fournir un environnement obscur et humide propice à l'implantation. A chaque étape de préparation des rhizotrons, sont effectuées les pesées nécessaires aux calculs de variations de teneur en eau (masse du rhizotron vide, remplis sec, à saturation ...).

Lors de la phase de croissance des lupins, les rhizotrons sont recouverts d'un plastique noir et placés dans des chambres de culture climatisées (phytotrons). Pour la transmission lumineuse (INRA d'Avignon), le phytotron est réglé avec une photopériode de 12 heures, la température correspondant la période « nuit » est de 20°C, et celle de la période « jour » est de 25°C, l'humidité relative de 60%. Ces réglages correspondent à une demande évaporative de 3,6 mm/j. Le suivi de la croissance du système racinaire se fait à l'aide d'un relevé tout les 2 jours. Pour cela, on place un rhodoïd sur une paroi du rhizotron et on trace pour chaque date de relevé et avec un code couleur, la distance parcouru par l'apex des racines depuis le dernier relevé.

1.3.3 Pour l'imagerie rayons X

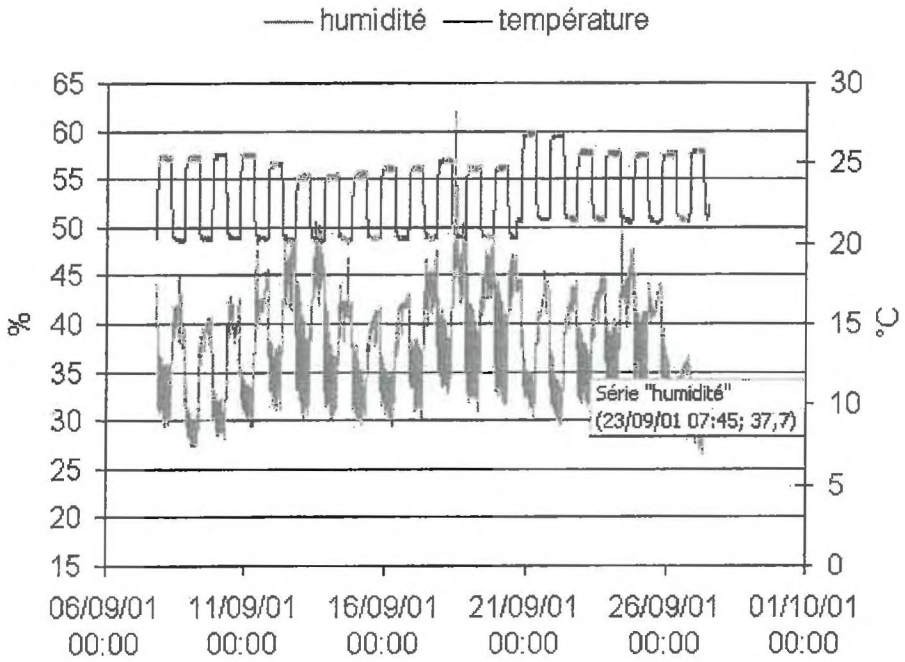


Figure II-1. Canberra, relevé de température et humidité

L'expérimentation avec l'imagerie par rayons X s'éffectuée au CSIRO Land & Water, Canberra, Australie. Pendant la phase de croissance des lupins, les rhizotrons sont placés dans une « boîte » climatisée. La photopériode est de 12 heures de lumière avec 20°C la « nuit » et 25°C le « jour », l'humidité ne pouvant être contrôlée, son niveau est celui de l'air ambiant. A cette époque, l'humidité relative oscillait autour de 35% (**Figure II-1.**). Le suivi de la croissance du système racinaire se fait grâce à la prise hebdomadaire d'images de rayons X de chaque rhizotron. La soustraction de l'image du rhizotron colonisé par le système racinaire à celle du rhizotron rempli de sol, sans lupin, permet de mettre en évidence de façon très précise la position des racines dans le plan.

1.4 Solution nutritive

Pour l'alimentation minérale des plantes nous avons irrigué les rhizotrons avec une solution de Hoagland modifiée composée de :

Micro - éléments	*µMol / L*	*Macro - éléments*	*meq / L*
H_3BO_3	23	KH_2PO_4	0,5
$MnCl_2, 4H_2O$	4,6	KNO_3	3
$CuSO_4, 5H_2O$	0,16	$Ca(NO_3)_2$	2
$ZnSO_4, 7H_2O$	0,38	$MgSO_4$	2
$(NH_4)_6Mo_7O_{24}, 4H_2O$	0,05		
Fe (EDTA)	300		

Tableau 2 : composition et concentrations des éléments de la solution nuturitive.

2 Détermination des propriétés hydrodynamiques des sols

2.1 Pour le mélange sable – hectorite

2.1.1 Détermination de la courbe de rétention et résultats

La courbe de rétention du mélange sableux a été obtenue grâce aux mesures sur table à succion et chambre à pression. Sur table à succion, les échantillons sont prélevés à 0,01 ; 0,02 ; 0,05 et 0,08 bar avec 5 répétitions pour chaque potentiel hydrique. Avec la chambre à pression, les échantillons (de masse volumique d'environ 1,6 $g.cm^{-3}$) sont mis à 0,05 ; 0,1 ; 0,15 ; 0,28 et 0,85 MPa, avec 5 répétitions pour chaque potentiel. La courbe de rétention du mélange sable-hectorite est présentée à la **figure II-2.**

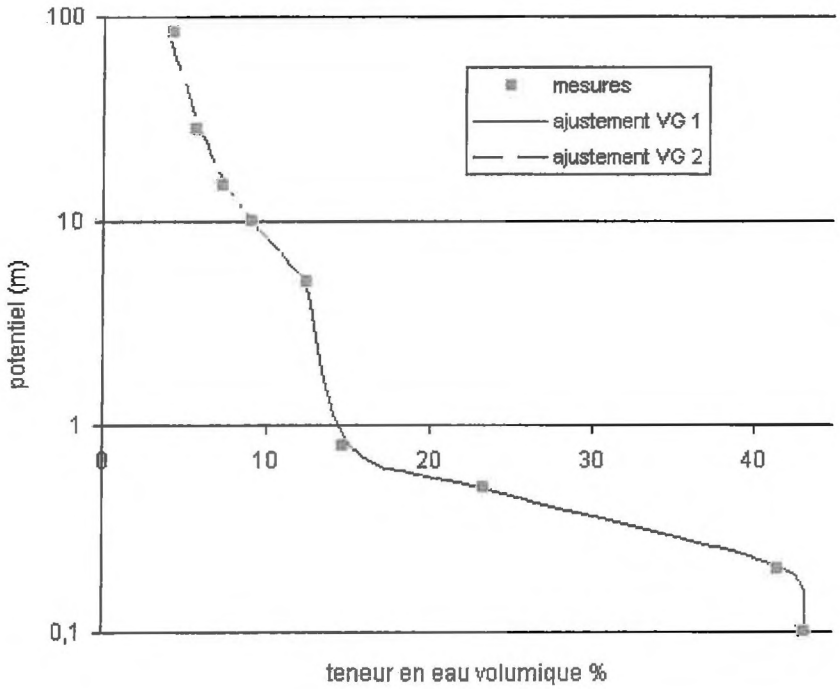


Figure II-2. Courbe de rétention du mélange Sable + Hectorite obtenue par des mesures et deux ajustements par Van Genuchten dans deux zones de teneur en eau distincte

Elle présente deux zones de fortes variations de l'humidité avec le potentiel hydrique, l'une vers 0,004 MPa et l'autre vers 0,2 MPa (correspondant à des diamètres de pores de 75 et 1,4 µm respectivement). La partie de la courbe où la teneur en eau est supérieure à 10 % est liée à

la présence du sable, et la dernière partie aux modifications apportées par l'hectorite. Deux ajustements sur les points de mesures de potentiel / teneurs en eau à l'aide des plaques à succion et pression ont été faits en utilisant l'équation de Van Genuchten (Van Genuchten 1980) :

$$h(\theta) = \frac{1}{\alpha}\left[\left(\frac{\theta - \theta_r}{\theta_s - \theta_r}\right)^{-1/m} - 1\right]^{1/n} \qquad (13)$$

avec $m = 1 - \left[\frac{1}{n}\right]$ et pour les coefficients des deux ajustements (potentiel en m) :

Van Genuchten	θ *•12,3%*	θ *>12,3%*
θ_r	1,6%	12,32%
θ_s	43%	43,2%
n	1,54	4,34
α (m^{-1})	2,38	2,56

Tableau 3 : paramètres du modèle de van Genuchten utilisé pour le double ajustement de la courbe de rétention.

2.1.2 Détermination de la conductivité hydraulique

La conductivité hydraulique du mélange sable – hectorite a été déterminée par deux méthodes complémentaires dans leur domaine de mesure : la méthode de Wind en évaporation et la calcul de la diffusivité par évaporation d'une colonne contenant le mélange sable - hectorite.

La méthode de Wind (Tamari, Bruckler et al. 1993) est une méthode de laboratoire qui permet d'accéder aux propriétés hydrodynamiques d'un échantillon de sol grâce à un algorithme de reconstitution du profil de teneur en eau moyenne de l'échantillon : l'algorithme de Wind. Elle ne nécessite pas la connaissance de profils de teneurs en eau mais seulement la teneur en eau moyenne de l'échantillon. La méthode de Wind en évaporation consiste à prélever sur le terrain un cylindre de sol non remanié et à la saturer en eau. Pour notre mélange sable – hectorite, l'échantillon de sol est introduit sec dans le cylindre puis mis à saturation. Après

ressuyage, il est équipé de microtensiomètres (installés horizontalement) et posé sur une balance. Il est soumis ensuite à une évaporation naturelle pendant laquelle on enregistre le potentiel matriciel h(t,z) à différentes profondeurs de l'échantillon et sa perte en eau m(t). Ces informations sont ensuite traitées par l'algorithme de Wind qui, par inversion, nous donne la courbe de rétention et, par l'application de la loi de Darcy, la conductivité hydraulique. Dans cette configuration, on démarre à saturation et on ne maîtrise pas le flux d'évaporation. Les gradients de potentiels sont alors faibles, voire très faibles, dans le domaine proche de la saturation ce qui rend la méthode peu fiable dans cette gamme de teneurs en eau. Cette méthode est valable pour des potentiels compris entre –0,005 MPa et 0,08 MPa.

La diffusivité D (m^2/s) est définie comme le rapport de la conductivité hydraulique K(θ) du sol à sa capacité capillaire (c= dθ/dh). Ainsi, la connaissance des relations D(θ) et h(θ) implique directement celle de la relation K(θ). Pour calculer cette diffusivité, 4 colonnes de PVC contenant du mélange sable – hectorite ont été construites. Elles ont un diamètre interne de 5 cm. Elles sont constituées, pour 2 colonnes, d'anneaux de différentes épaisseurs : 5 anneaux de 5 cm, 5 de 10 cm et 4 de 25 cm. Les 2 autres colonnes sont constituées de 5 anneaux de 5 cm, 5 de 10 cm et 5 de 25 cm. Les anneaux sont joints de façon étanche pour pouvoir être découpés facilement. Les anneaux les plus fins sont situés dans la partie distale de la colonne, là où la surface est offerte à l'évaporation. Le remplissage des colonnes se fait à sec. Elles sont ensuite mises à saturation par montée progressive d'une hauteur d'eau. Les colonnes une fois saturées et drainées sont placées horizontalement dans une étuve bien ventilée à 35°C. A 4, 8, 16 et 24 heures une colonne est prélevée, et tous ses anneaux sont découpés pour mesurer l'humidité et la masse volumique de leur contenu. La diffusivité, fonction de la teneur en eau, est obtenue en utilisant la transformation de Boltzman de l'équation de Richards :

$$D(\theta) = -\frac{1}{2}\frac{dB}{d\theta}\int_{\theta_0}^{\theta} B(\theta)\,d(\theta), \qquad (14)$$

où $B = xt^{-1/2}$: x est la distance à partir de la partie distale de la colonne et t le temps.

Avec ces deux méthodes, on va pouvoir obtenir la conductivité hydraulique sur toute la gamme de teneur en eau : de 0 à la saturation. La courbe de conductivité est ainsi le résultat de deux ajustements (**figure II-3**) pour deux zones de potentiel h : h<1m et h>1m. Cette

courbe a les caractéristiques d'un milieu sableux, à savoir une variation importante de la conductivité pour de faibles variations de potentiel situées dans la zone de saturation.

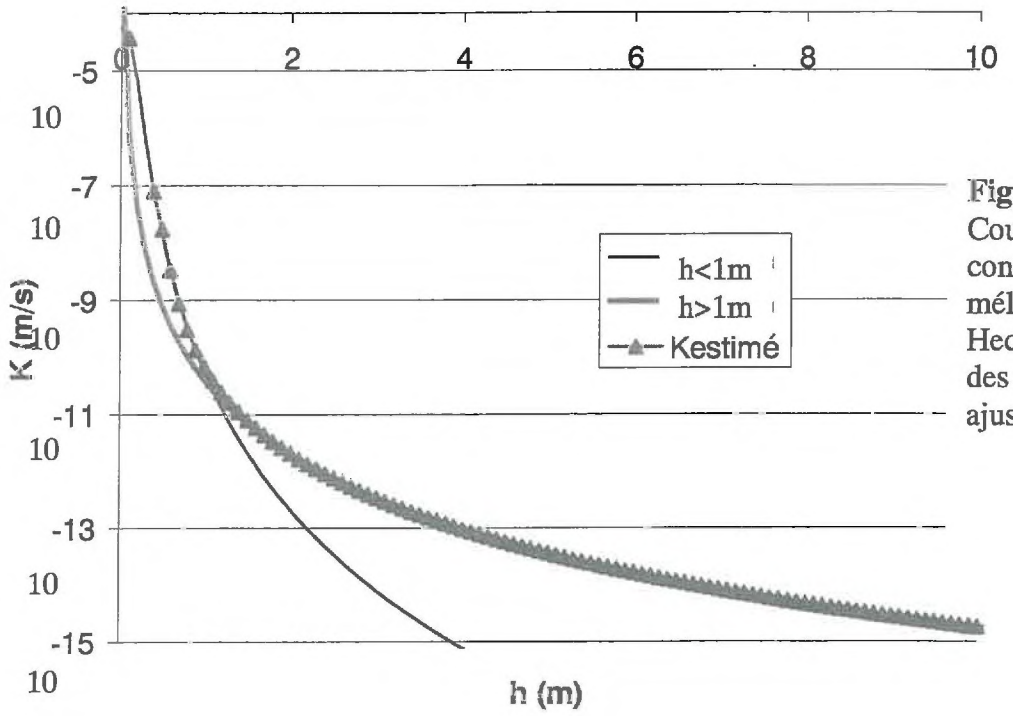


Figure II-3. Courbe de conductivité du mélange Sable + Hectorite, résultat des deux ajustements

2.2 Pour le sol limoneux

La courbe de rétention a été ajustée sur des mesures faites par l'équipe technique en Australie par la méthodes de chambre à pression. L'ajustement utilisé est celui de Van Genuchten [équation (13)] (**Figure II-4**).

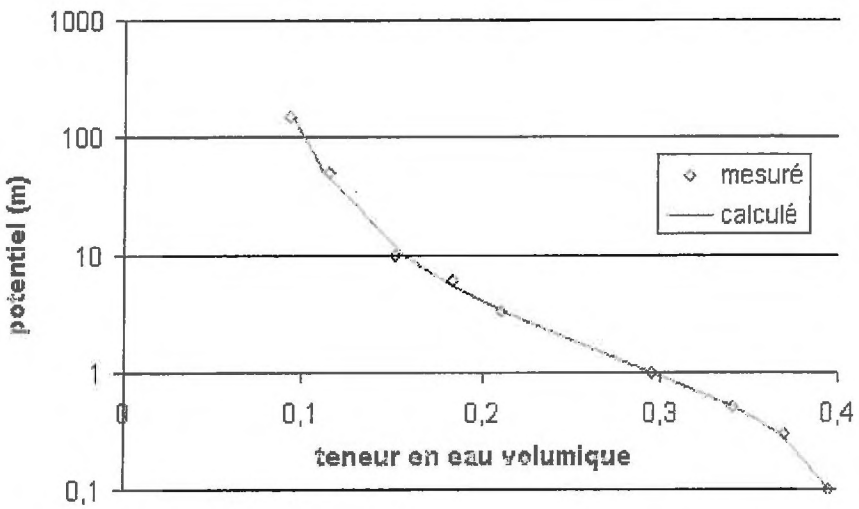


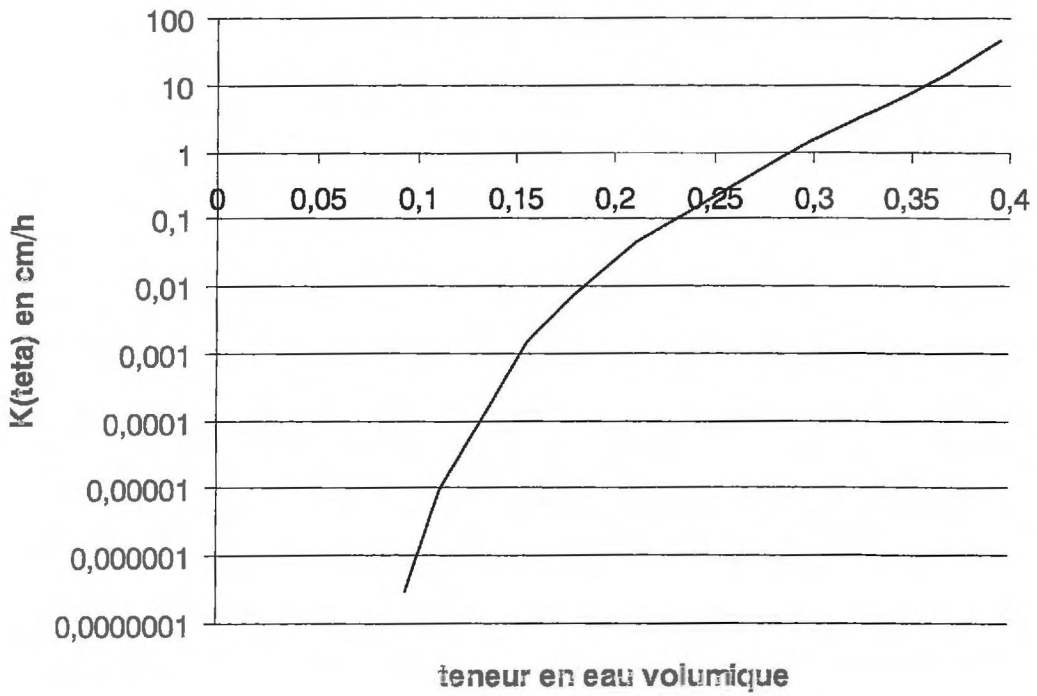
Figure II-4. Courbe de rétention du sol limoneux . Ajustement de Van Genuchten.

A partir des paramètres de l'équation de rétention de van Genuchten et de Ksat (valeur moyenne de 4,41 cm/h fournie par l'équipe technique), on peut en déduire la relation de conductivité grâce à l'expression mathématique du modèle de Mualem/Van Genuchten :

$$K(\theta) = K_s \left(\frac{\theta - \theta_r}{\theta_s - \theta_r} \right)^{1/2} \left[1 - \left(1 - \left(\frac{\theta - \theta_r}{\theta_s - \theta_r} \right)^{1/m} \right)^m \right]^2 \qquad (15)$$

avec, pour les paramètres des deux équations de Van Genuchten : θ_r=6,99% ; θ_s=40,4%, α=1,879.10^{-2} ; n=1,4597 et K_s=4,41cm/h. La courbe de conductivité obtenue est représentée à la **Figure II-5.**

Figure II-5. Courbe de conductivité du sol limoneux.



3 Imagerie du système sol – eau – plante

L'utilisation de l'imagerie pour étudier le système sol – eau – plante permet d'appréhender directement les différents acteurs du système. En l'état actuel des techniques d'imagerie et de leur coût, l'imagerie de l'échelle de la racine à l'ensemble du système racinaire est quasiment impossible. La tomographie 3D ne permet pas une assez bonne résolution du système. De plus, l'étude au champ introduit une plus grande complexité du système sol et des processus de transferts d'eau associés. L'étude en laboratoire s'impose donc logiquement, elle nous permet ainsi de travailler avec des sols homogènes et de contrôler les conditions environnementales. L'imagerie par transmission lumineuse et la radiographie X imposent des milieux peu épais (rhizotrons), nous assimilons alors le système étudié à un système à 2 dimensions, avec comme hypothèse sous-jacentes que les propriétés du milieu sont identiques selon l'épaisseur du milieu.

La méthode générale utilisée à la fois pour la transmission lumineuse et les rayons X est fondée sur l'utilisation de différences d'images et un étalonnage. Comme nous voulons mettre en évidence de façon qualitative et quantitative les différences de teneur en eau des milieux au cours du temps, la soustraction par une image de référence permet de s'affranchir de la structure des milieux (qui ne peuvent être parfaitement homogènes) et de ne visualiser que les différences de teneur en eau. L'image de référence représente un état du rhizotron à une teneur en eau connue et distribuée de façon homogène dans l'espace. Cette image à été choisie, par commodité, à l'image à saturation. L'idéal aurait été d'avoir l'image sèche comme image de référence car cela nous aurait permis également de s'affranchir des différences densité des milieux. Mais du fait des caractéristiques géométriques des rhizotrons, obtenir l'image sèche du milieu colonisé par un système racinaire pose des problèmes de stabilité du milieu lors du séchage et de temps de séchage excessivement longs. Travailler sur des différences d'images implique un recalage géométrique des images entre elles pour qu'elles puissent être superposables. Une précaution toute particulière doit être prise pour éviter tout mouvement des appareils enregistreurs par rapport aux rhizotrons et des repères distinctifs doivent être apposés sur ces rhizotrons.

3.1 Présentation des rhizotrons

Les rhizotrons (du grec *rhizos :* racine et *tron* :instrument) peuvent être définis comme des installations ou instruments utilisés pour voir et mesurer de façon non destructive le système racinaire des plantes à travers des parois transparentes (Klepper 1992).

Dans le cas de l'imagerie par transmission lumineuse, l'épaisseur du rhizotron ne doit pas atténuer complètement la lumière et autoriser suffisamment de contraste humide / sec, ce qui correspond à une épaisseur d'environ 1 cm dans le cas du sable grossier (Glass and Steenhuis 1989; Tidwell and Glass 1994; Darnault, Throop et al. 1998). L'espace entre les deux plaques doit également être suffisamment grand pour permettre la croissance du système racinaire. Enfin, cette épaisseur doit être compatible avec une description bi-dimensionnelle des transferts. L'épaisseur des rhizotrons respectant ces contraintes dans le cas du mélange sable / hectorite est égale à 4 mm. Les dimensions des rhizotrons sont de 100×50×0,4 cm. Ils sont constitués de 4 parois transparentes d'altuglass de surface 50×50 cm et d'épaisseur 5 mm. Régulièrement réparties sur la hauteur du rhizotron, des lignes de trous de 2 mm de diamètre permettent l'aération du milieu. De plus, des entretoises de 4 mm d'épaisseur sont répartis régulièrement entre les deux plaques, empêchant leur déformation. La taille des trous est suffisamment grande pour que l'air diffuse dans le milieu et suffisamment petite pour ne pas laisser échapper le mélange sable-argile en absence de charge d'eau. Le fond du rhizotron est également percé pour permettre le drainage de l'eau. Pour l'expérimentation, 6 rhizotrons ont été utilisés, chaque rhizotron accueillant une seule plante.

Dans le cas de l'imagerie pour rayons X, seule une face des rhizotrons est transparente. Les dimensions du rhizotron sont plus petites : 50×25×1 cm. La taille du rhizotron est limitée par celle des plaques de lectures des rayons X transmis à travers le rhizotron. Dans ce dispositif, il faut 3 plaques de lecture pour recouvrir l'ensemble de la surface du rhizotron. Pour l'expérimentation, 4 rhizotrons ont été utilisés.

3.2 Préparation du mélange sable-hectorite et remplissage des rhizotrons

Pour le mélange sableux, l'argile étant déjà fournie sous forme purifiée, aucun traitement n'est nécessaire. Pour le sable, son état de « propreté » influence grandement les propriétés hydrodynamiques du milieu final (Glass, Steenhuis et al. 1989), à cause de la poussière ou des

huiles sur la surface des grains eux mêmes. Il est alors nécessaire de laver et rincer le sable pour obtenir un état initial reproductible. La procédure utilisée est la suivante : le sable est mis à bouillir avec un produit détergeant pour la verrerie (TFD4, Franklab S.A.) dilué à 0,5% pendant 30 ou 45 minutes. Le sable est ensuite rincé sous l'eau chaude pendant 15 minutes, puis mis à bouillir encore pendant 15 minutes avec l'eau du robinet. Il est rincé ensuite pendant une minute avec l'eau courante et ensuite avec de l'eau déminéralisée. Le sable est alors mis à sécher à l'étuve à 60°C.

Le mélange sable – hectorite se fait à sec. On fait ensuite subir un cycle d'humectation (à saturation) / dessication (105°C à l'étuve) au mélange, avant de l'introduire dans le rhizotron.

Pour le sol prélevé *in situ*, après le prélèvement en champ, celui –ci est mis à sécher à l'étuve à 105°C pendant 48 heures avant d'être broyé et tamisé à 1 mm.

La phase de remplissage des rhizotrons est très importante car d'elle dépendra la stabilité du milieu. Le milieu souhaité doit également être le plus homogène possible : nous voulons obtenir une homogénéité et une isotropie dans la structure des pores, c'est à dire dans la distribution de la taille des grains et dans la masse volumique sèche du milieu. Il faudrait également obtenir une uniformité dans les angles de contact afin de tendre vers une isotropie de la relation entre la conductivité et l'humidité dans l'ensemble du rhizotron. La procédure de remplissage permettant d'obtenir cette homogénéité doit être, de plus, reproductible. Le remplissage se fait avec le matériau sec pour faciliter la distribution uniforme et aléatoire des grains.

Le remplissage se fait une fois les rhizotrons construits. La méthode repose sur celle utilisée par Glass et al (Glass and Steenhuis 1989) qui étudie les fronts d'humidité dans un milieu poreux par la méthode de transmission lumineuse. Pour les 2 sortes de rhizotrons (pour la transmission lumineuse et les rayons), on apporte et on laisse tomber en une seule fois la quantité du mélange sableux ou de sol remplissant la totalité du rhizotron, à l'aide d'un entonnoir « réservoir » adapté à l'épaisseur de l'ouverture du haut des rhizotrons. La hauteur de chute et les entretoises distribuées régulièrement dans les rhizotrons de transmission lumineuse permettent une distribution aléatoire des grains. Pour les rhizotrons des rayons X, aucun obstacle n'est placé dans la chute des particules de sols plus ou moins agrégées. On suppose que la faible hauteur de chute (maximum de 50 cm) limite la distribution ordonnées des particules de sol suivant leur taille et donc leur poids. On tasse ensuite le milieu en tapant

le même nombre de coup sur le sommet du dispositif. Le fond des rhizotrons contient 3-4 cm de graviers surmontés de sable grossier pour améliorer le drainage du milieu et éviter la perte du mélange sableux.

3.3 Dispositifs expérimentaux

3.3.1 Pour l'imagerie par transmission lumineuse

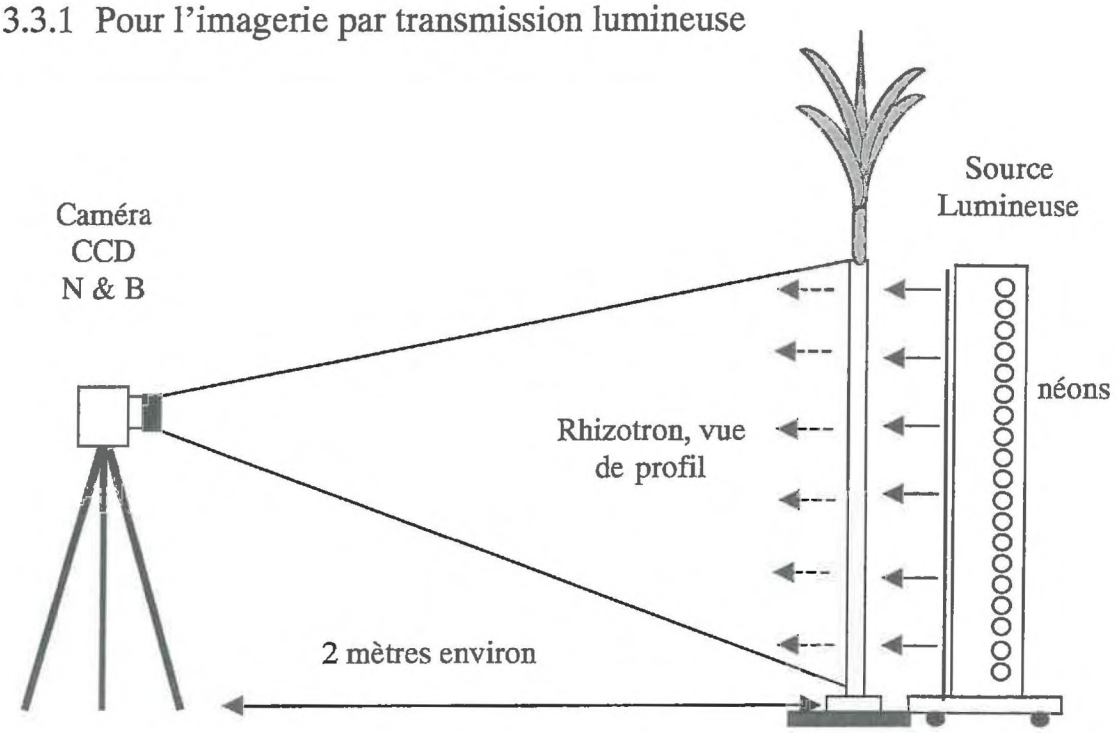


Figure II-6. Schéma dispositif expérimental de la méthode d'imagerie par transmission lumineuse.

Pendant la phase du suivi des prélèvements d'eau par les racines, le rhizotron est placé sur une balance (SARTORIUS, modèle FC, portée maximum de 34 kg, résolution de 0,1 g pour une précision de ±0,3 – 0,4 g, plateau inox 417×307 mm) pour suivre la diminution de masse assimilée à la perte en eau du rhizotron par prélèvement racinaire. Il faut s'assurer qu'il n'y a aucun frottement entre le rhizotron et la boite à lumière, et le rhizotron et le système de cache. A préalable, différent poids étalon ont été placés seul sur la balance pour suivre l'éventuelle dérive de la balance sur les 2 jours ½ de mesures. Derrière le rhizotron est placée la boite à lumière. Elle fait 1m30 de haut et 80cm de large. A l'intérieur se trouve la source lumineuse plane constituée de 19 néons de 18 watts chacun, 56 cm de long et disposés sur une hauteur de 116 cm. Une plaque d'atluglass (référence 27 018) diffusante et pigmentée blanche de 4 mm d'épaisseur est disposée devant la boite à lumière pour homogénéiser la lumière provenant des

différents néons. A environ deux mètres du rhizotron une caméra CCD sur pied (WAT-505EX, Watec) permet d'enregistrer la lumière transmise à travers le rhizotron. Un système de cache et de cadre noirs dirigés de la boite à lumière vers le rhizotron permet d'empêcher toute fuite de lumière qui parasiterait l'enregistrement de la lumière transmise à travers le rhizotron. Les murs de la pièce climatisée sont recouverts de papiers noirs pour éviter des réflexions de lumière parasite. En dehors des phases d'enregistrement, le rhizotron est recouvert d'une bâche pour maintenir les racines à l'obscurité. Pendant la totalité du suivi un soin tout particulier est accordé pour que la caméra et le rhizotron restent dans leur position initiale Quatre marques, en forme de croix, disposées sur la paroi du rhizotron visible par la caméra permettent de révéler un éventuel déplacement, et le cas échéant, sont utilisées par la suite pour le recalage géométrique des images entre elles.

3.3.2 Pour l'imagerie rayons X

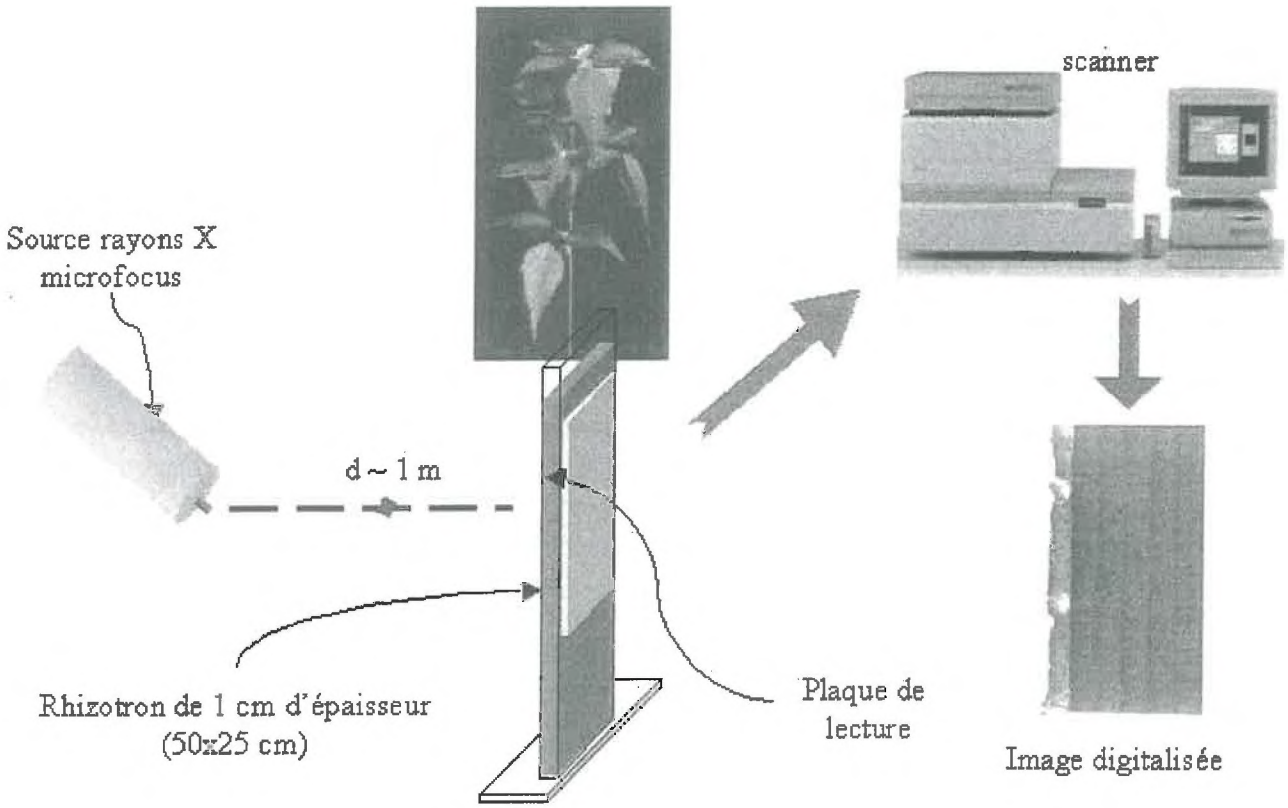


Figure II-7. Schéma du dispositif expérimental de la méthode d'imagerie par rayons X

Le dispositif expérimental est le même que celui utilisé par Moran et al (Moran, Pierret et al. 2000) pour obtenir des images d'absorption de rayons X à haute résolution. Dans ce dispositif, la source de rayons X est une source microfocus plus ou moins ponctuelle produite par un tube Oxford™ XTG. Cette source délivre un rayon d'un minimum focal de 20 μm de diamètre sur une gamme de 20 à 90 kV avec une puissance maximal de 80W. L'angle d'émission de rayons X est de 45 degrés. Le rhizotron est placé à environ 125 cm du tube. Le champ d'intensité est enregistré sur une plaque de lecture Fujifilm™ BAS-SR. Ces plaques sont faciles d'utilisation et réutilisables. Elles sont composées de petits cristaux (taille des grains environ 5μm) photosensibles. Ces plaques sont des détecteurs 2D largement utilisés dans les applications biomédicales comme une alternative aux films autoradiographiques. L'ensemble est disposé dans une chambre de plombs protégeant des rayonnements. Le système de positionnement des rhizotrons est très important à cause du recalage a posteriori des images car les rhizotrons sont déplacés à chaque enregistrement. Ce système est composé de règles graduées, de plaques percées de trous pour fixer la base des rhizotrons et un pointeur laser permettant d'ajuster de façon fine un point de référence du rhizotron à la distance indiquée sur la règle graduée fixée au plancher de la chambre. Dans notre dispositif, les plaques sont placées le plus près possible du rhizotron pour avoir un grossissement proche de 1. A cette distance, les plaques ont une résolution de 50 μm avec un champ de vue de 20×25 cm. A cause de l'épaisseur de sol autour des racines (environ 1cm), seules les racines de diamètre supérieur à 200 μm (environ) peuvent être visualisées. La qualité de l'image obtenue dépend principalement de 2 ajustements : le potentiel électrique appliqué et le temps d'exposition. Pour chaque image, l'appareil est mis sous tension à 60kV pendant une minute, puis le rhizotron est exposé aux rayons X pendant 1'15''. Pour corriger les variations d'intensité des rayons X qui ne sont pas dues aux variations de teneurs en eau (par exemple les variations temporelles de la source), un escalier en aluminium est placé sur les bords du rhizotron comme référence de normalisation.

3.4 Acquisition des images

Pour la transmission lumineuse, l'acquisition des images est quasiment instantanée, ce qui nous permet d'acquérir des images à une fréquence élevée. Pour le suivi des prélèvements en eau, les images sont acquises en moyenne toutes les deux heures pendant toute la phase « diurne ». La première image de la journée est réalisée juste avant que les lumières ne s'allument. Les conditions de prises de vue sont : (1) hormis la source lumineuse située

derrière le rhizotron, la pièce ne doit avoir aucune autre source de lumière, (2) les réglages de la caméra doivent être identiques à chaque prise de vue (ouverture du diaphragme, vitesse d'acquisition de l'image...). Pour chaque horaire de mesure, on effectue 4 répétitions. On faisant la moyenne des quatre images, on minimise les variations d'intensités lumineuses dues aux bruits thermiques de la caméra. A chaque acquisition d'image, la masse du rhizotron est relevée grâce à la balance. Cette acquisition se fait sur 2 jours ½ après avoir irrigué abondamment le rhizotron. Aucun apport d'eau supplémentaire n'a lieu lors de ces 2 jours ½. Pendant cette période, la demande évaporative est augmentée jusqu'à 5,7 mm/j. Cela correspond à une température de 25°C la « nuit » et 30°C le « jour » et une humidité relative de 40%, le dispositif ne permettant pas de descendre au dessous (**Figure II-8**).

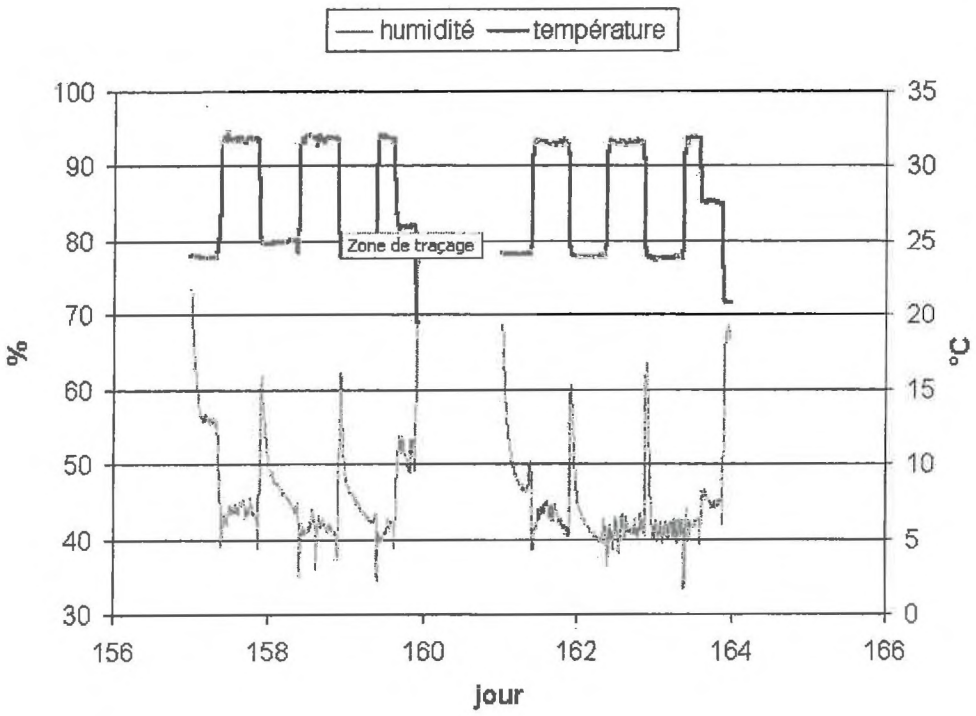


Figure II-8. Relevé température et humidité du 09/06/01 au 13/06/01 dans la pièce climatisée à Avignon. (relevé toutes les 15 minutes).

Pour les rayons X, une image entière du rhizotron correspond à l'assemblage de trois acquisitions d'image. Il faut enregistrer et lire (scanner Fujifilm BAS-1800 II) trois plaques pour recouvrir l'ensemble du rhizotron. Le temps d'exposition du rhizotron aux rayons X et le temps de scanner et « nettoyer » la plaque (boite de lumière FUJIX BAS 1000) rendent impossible une acquisition d'image à une fréquence élevée. De plus, étant donné que pour cette expérimentation nous utilisons un sol limoneux, la dynamique de prélèvement est plus espacée dans le temps. Les conditions de prises de vue respectent plusieurs choses (1) le temps d'exposition doit être identique entre chaque prise à la seconde près, (2) les plaques utilisées pour les différentes zones recouvrant le rhizotron (haut, milieu, bas) doivent être

strictement les mêmes. L'acquisition de l'image d'un rhizotron est alors effectuée deux fois par jour : dans le courant de la matinée et de l'après midi. La masse du rhizotron est également relevée avant chaque passage aux rayons X. Le suivi se fait donc 2 fois par jour pendant 5 jours, puis le $8^{ième}$ jour. Comme pour la transmission lumineuse, il n'y a aucun apport d'eau pendant ces 8 jours, les rhizotrons ayant été amenés le plus proche possible de la saturation au temps t=0. Pour des raisons de facilité de calcul de transferts d'eau, la quantité d'eau apportée ne devait pas provoquer de drainage au fond du rhizotron. Pendant cette phase, la « boite » climatisée est réglée avec environ 25°C la nuit et 30°C le jour. L'humidité oscille toujours autour de 25 %, ce qui correspond à une demande évaporative de 11 mm/j en moyenne.

3.5 Etalonnage de la teneur en eau par les dispositifs d'imagerie.

3.5.1 Transmission lumineuse

Avant l'étalonnage proprement dit, qui consiste à transformer les niveaux de gris en valeur de teneur en eau, il existe une étape préalable dans le traitement des images. Des variations d'intensités lumineuses qui ne sont pas dues aux variations de teneur en eau dans le rhizotron peuvent avoir lieu. Elles peuvent provenir des variations temporelles de la source lumineuse ou des bruits thermiques de la caméra. Pour pouvoir s'affranchir de ces variations parasites, on introduit dans le champ de vision de la caméra, jouxtant le rhizotron, une mire constituée de 10 bandes d'intensité de gris différentes éclairées par la boite à lumière. Concrètement, la mire permet de corriger chaque image en la ramenant à une échelle de gris normalisée, invariable, grâce à une relation ajustée de type 'Valeur Mire Normalisée = f (Valeur Mire mesurée)'. Cette normalisation est légèrement différente pour chaque rhizotron.

La relation d'étalonnage a été obtenue dans une chambre construite pour l'occasion et analogue aux rhizotrons : mêmes matériaux utilisés, même épaisseur du milieu traversé par la lumière, mêmes conditions de source lumineuse et de réglages de la caméra. La chambre d'étalonnage (50×14× 0,4cm) est constituée de 7 compartiments différents dans lesquels sont introduits le mélange sableux préalablement humidifié à des teneurs en eau pondérales connues : 0, 2, 5, 7, 10, 15, 20 et 25%. Une partie des mélanges humidifiés utilisés pour chaque compartiment est échantillonnée pour mesurer précisément la teneur en eau par gravimétrie.

La qualité de l'étalonnage peut être évaluée en fonction de la distribution des intensités lumineuses pour les différentes teneurs en eau de chaque compartiment. Ces résultats correspondent à un échantillonnage de 1000 pixels. On voit que les maxima des courbes sont bien distincts et qu'il n'y a pas de recouvrement à la base (**Figure II.9.**). En comparaison avec la littérature, la qualité de l'étalonnage de Darnault (Darnault, Throop et al. 1998) est estimée par la distribution des teintes associées aux différentes teneurs en eau et huile dans un sable grossier 12/20. Son échantillonnage pour chaque valeur de teneur en eau/huile est de 100 pixels. Avec ce plus faible échantillonnage, leurs distributions présentent un recouvrement des histogrammes pour 2 valeurs de teneur en eau (21 et 28 %). Or, plus le nombre de pixels échantillonnés est faible, plus on a de possibilité de sélectionner des zones les plus homogènes possibles. Avec les 1000 pixels, aucun histogramme ne se recouvre, la valeur moyenne de chaque distribution sera bien distincte et représentative de la teneur en eau associée.

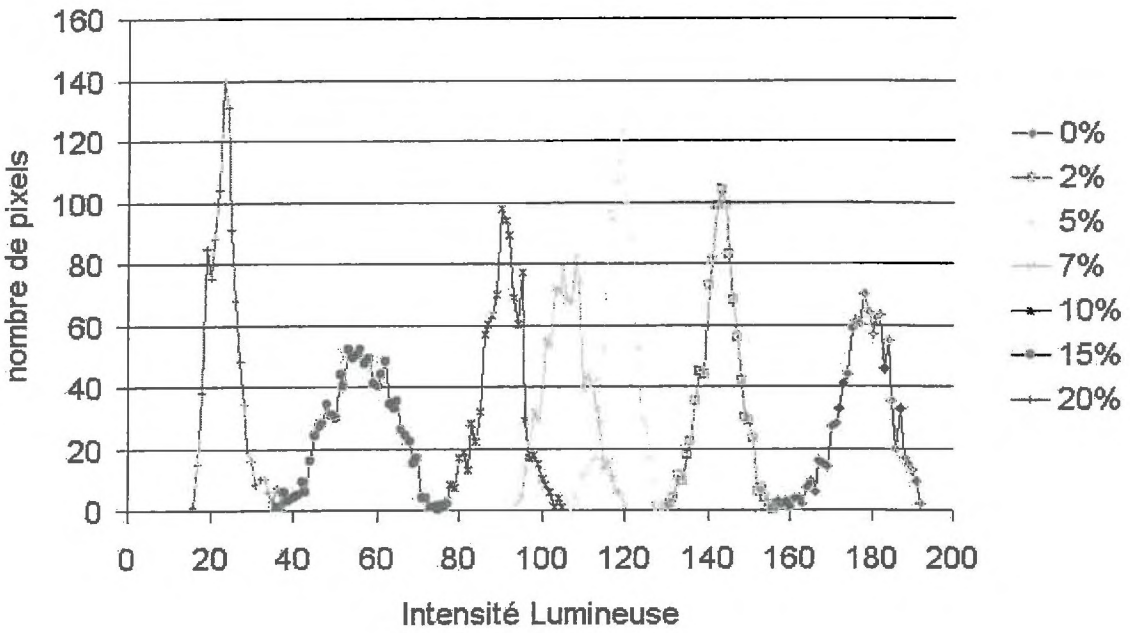


Figure II-9. distribution des intensités lumineuses pour les teneurs en eau de chaque compartiment de l'étalonnage. 1000 pixels échantillonnés par teneur en eau.

Pour faire correspondre les intensités lumineuses transmises à travers chaque compartiment à la teneur en eau, on doit supposer que la structure et la masse volumique sèche du milieu à l'intérieur de la chambre d'étalonnage est la même que celle à l'intérieur des rhizotrons. Pourtant, contrairement aux rhizotrons, les mélanges sableux ayant été introduits humidifiés, les masses volumiques de la chambre d'étalonnage sont supérieures à celles des rhizotrons en

raison du remplissage manuel de chaque compartiment et du tassement. Or l'intensité de la lumière dépend de la densité du milieu. Ceci est traduit dans l'équation (8) par I_{vd} la lumière transmise pour un échantillon sec. En normalisant par rapport à l'image à saturation, c'est à dire en soustrayant les images à la première image de la série à saturation, on élimine les effets liés à la structure, ce qui nous permet de n'observer que les variations de teneur en eau du milieu. Mais on ne s'affranchit pas de l'influence de la densité sur la transmission lumineuse. Pour cela il faudrait calculer l'intensité de la lumière reçue sur celle émise or nous n'avons accès qu'à l'intensité de lumière reçue. A partir de l'équation (8), en calculant le rapport $\frac{(I_{vs} - I_v)}{I_{vs}}$ on obtient la relation suivante reliant la saturation du milieu à l'intensité lumineuse :

$$S = \frac{\theta}{\theta_s} = 1 + \left(\frac{1}{2k \ln\left(\frac{\tau_{sw}}{\tau_{sa}} \right)} \right) \cdot \ln\left[1 - \frac{\Delta I_v}{I_{vs}} \right] \qquad (16)$$

$\frac{\Delta I_v}{I_{vs}}$ correspond à la valeur moyenne sur l'ensemble des pixels. La relation d'étalonnage est assimilée à deux droites valables dans deux domaines de saturation (**Figure II.10.**), ce qui introduit une incertitude dans le domaine des faibles saturations, car la droite passe uniquement par deux points. De plus, la pente de cette droite étant très faible, on va avoir une grande variation du signal de lumière transmise pour une faible variation de saturation de 0 à 8%.

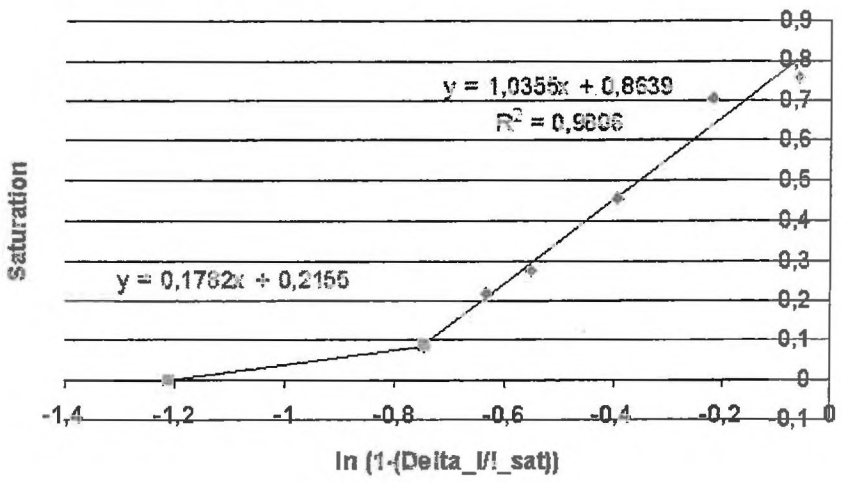
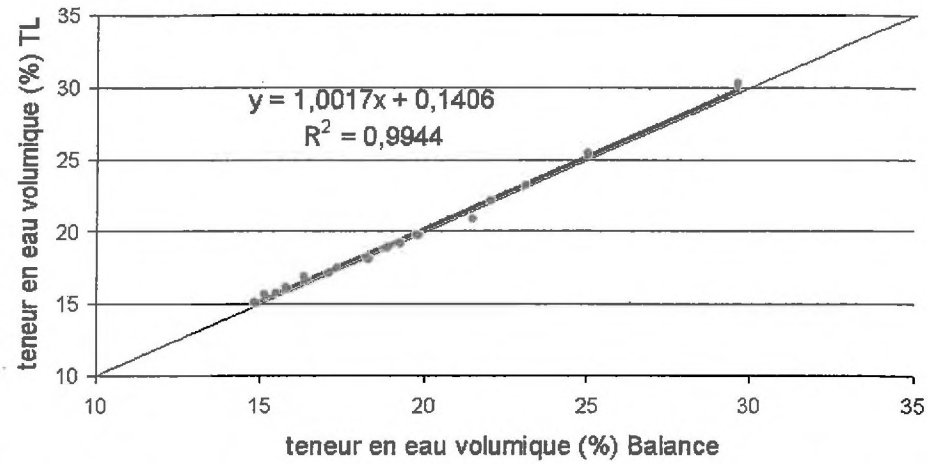


Figure II.10. relation d'étalonnage pour chaque compartiment de la chambre d'étalonnage. Exemple du rhizotron F.

Les résultats de la méthode de transmission lumineuse son validés par rapport à ceux d'une méthode de référence : les données gravimétriques. **Figures II.11.** Avec la transmission lumineuse on intègre la teneur en eau de chaque pixel sur l'ensemble du rhizotron. Avec la gravimétrie, les variations de masse sont interprétées comme équivalente aux variations de teneurs en eau visualisées par l'image. On compare ainsi deux valeurs intégrées.



Figures II.11.
Régression entre les teneurs en eau volumique calculées par la méthode de transmission lumineuse et celles des mesures gravimétriques. Exemple du rhizotron A.

On observe une très bonne adéquation des résultats pour le rhizotron A. Les résultats pour les autres rhizotrons sont également bons, on observe une valeur de pente qui ne sont pas significativement différente de 1. On remarque néanmoins un biais constant (d'environ 1 à 1,5% de teneur en eau volumique) tout au long de l'expérimentation, très certainement dû au fait que les premières images du suivi des rhizotrons ne correspondent pas tout à fait à la saturation, alors que la relation d'étalonnage est fondée sur cette hypothèse. Au final, pour le traitement des images, les teneurs en eau « réelles » correspondent à des teneurs en eau « équivalente balance » avec les régressions calculées.

Rhizotron	*Type de système racinaire*	*Densité* ρ_v	θ_{sat}(%)	*Régression étalonnage* (*)	*Régression balance*(**)
A	pivotant	1,657	37,6%	$y^{(1)}$=1,15x+0,83 $y^{(2)}$=0,16x+0,18	$\theta_{réel}$=0,99θ_{TL}+0,14 R^2=0,99
B		1,633	38,5%	$y^{(1)}$=0,91x+0,85 $y^{(2)}$=0,18x+0,23	$\theta_{réel}$=1,2θ_{TL}-5,8 R^2=0,99
C		1,61	39,3%	$y^{(1)}$=1,18x+0,86 $y^{(2)}$=0,17x+0,20	$\theta_{réel}$=0,99θ_{TL}-0,43 R^2=0,98
D		1,67	37,1%	$y^{(1)}$=1,14x+0,83 $y^{(2)}$=0,14x+0,18	$\theta_{réel}$=θ_{TL}+1 R^2=0,99
E		1,673	37%	$y^{(1)}$=1,10x+0,87 $y^{(2)}$=0,21x+0,13	$\theta_{réel}$=0,97θ_{TL}+2,6 R^2=0,99
F	fasciculé	1,646	38%	$y^{(1)}$=1,03x+0,86 $y^{(2)}$=0,17x+0,20	$\theta_{réel}$=0,98θ_{TL}+2,2 R^2=0,99

Tableau 4 : Tableau récapitulatif des relations utilisées pour le traitement des images.

(*) : $x = \ln\left(1 - \frac{\Delta I}{I_{sat}}\right)$; y = saturation.

(1) : pour x>-0,082. Avec pour chaque rhizotrons R^2=0,98 sauf A avec R^2=0,99 ; (2) : pour x<-0,082

(**) : $\theta_{réel}$ est la teneur en eau calculée à partir de la régression entre θ_{TL} teneur en eau de la transmission lumineuse et la teneur en eau gravimétrique (mesures balance).

3.5.2 Rayons X

Deux approches sont possibles pour effectuer un étalonnage de la teneur en eau contenu dans les rhizotrons. La première consiste à déterminer la relation entre la valeur moyenne de l'intensité de gris d'images normalisées et le poids du rhizotron associé. Les teneurs en eau sont alors calculées sur des valeurs intégrées.

La seconde approche relie l'intensité de gris associés à une épaisseur d'eau mesurée par la transmission des rayons X. Pour cela on utilise un étalonnage de référence constitué de compartiments contenant de l'eau à différentes épaisseurs : de 0,5 à 5 mm par incréments de 0,5 mm. Mais cette relation ne peut être utilisée telle quelle à cause de l'effet de l'absorption préférentielle des radiations de faibles énergies issues de la source de rayons polychromatiques (beam hardening effetcs). Pour illustrer cet effet, on voit à la **figure II-12.** le résultat de différents étalonnages : la relation entre l'épaisseur d'eau et l'intensité de gris, ainsi que la même relation mais avec deux épaisseurs constantes d'aluminium différentes (6 et 10 mm) associées aux épaisseurs d'eau.

Plus l'épaisseur augmente, plus la pente de la relation augmente également. Soit, pour une même épaisseur d'eau, l'intensité transmise est moins importante. Ainsi, à cause de l'effet beam hardening, l'intensité de gris mesurée dans le rhizotron donnera une épaisseur d'eau plus importante que ce qu'elle est véritablement. Il est possible d'estimer directement l'effet du sol : cela nécessiterait d'utiliser un container de mêmes matériaux et de différentes épaisseurs constantes, remplis de façon homogène par le sol utilisé dans l'expérience et à la même densité. Pour contourner cette difficulté (faute de temps), l'épaisseur de sol a pu être mis en correspondance avec une épaisseur d'aluminium équivalente. La démarche consiste à mesurer le coefficient d'absorption pour deux matériaux de même épaisseur : 1 mm de sol sec de densité 1,7 et 1 mm d'aluminium. Ce rapport des coefficients est proportionnel à la densité d'électron, elle même dépendant à la fois de la densité du milieu et de la composition du matériau. Au final, on trouve que 1 cm du sol limoneux utilisé, à une densité de 1,45 est équivalent, en termes de densité d'électron, à ~4,5 mm d'aluminium. C'est ce qui a été utilisé pour obtenir la fonction épaisseur d'eau = f(intensité de gris).

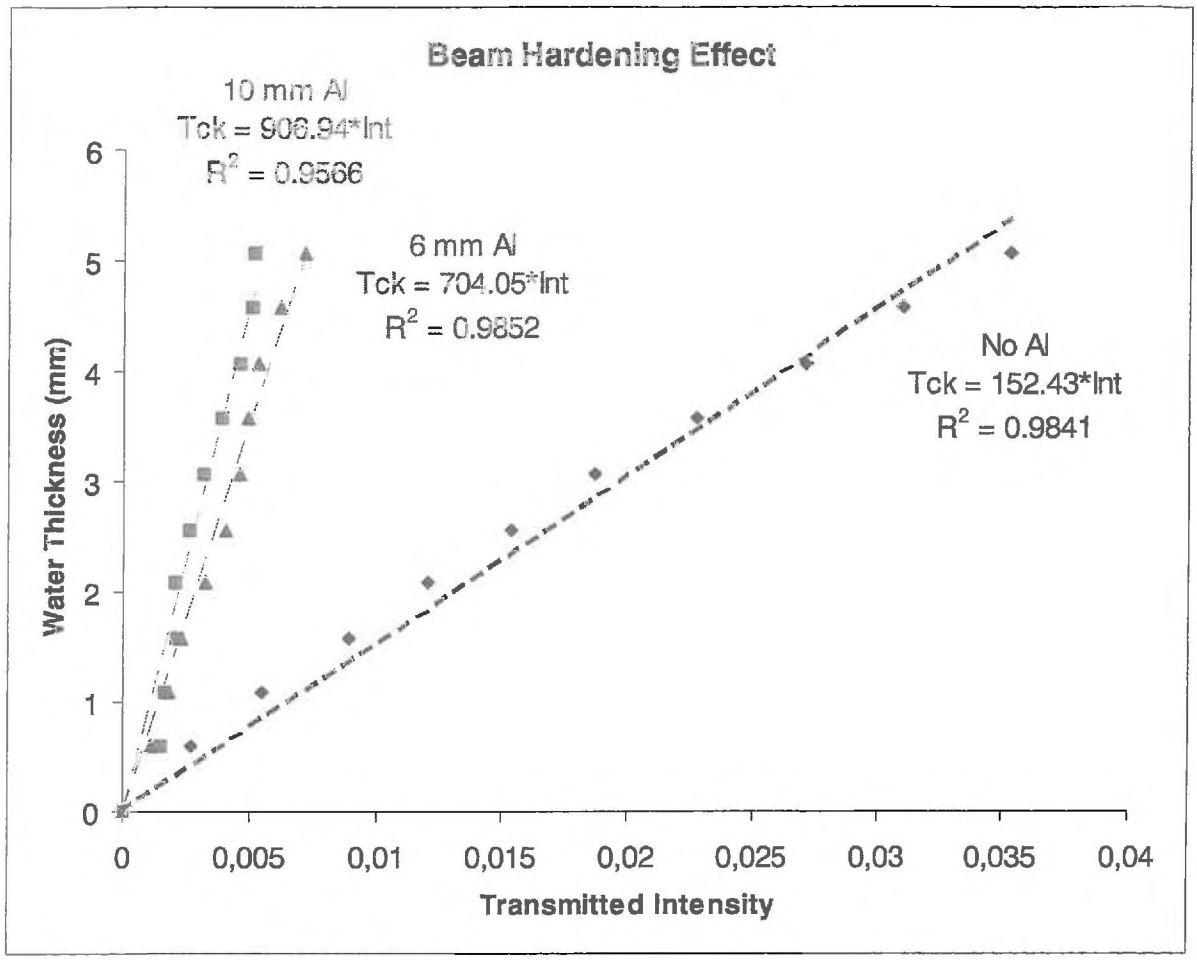


Figure II-12 Relation entre l'intensité de gris des images rayons X et l'épaisseur d'eau pour différentes épaisseurs d'aluminium ajoutées.

3.6 Logiciel de traitement des images

Pour étudier et traiter les images plusieurs logiciel ont été utilisés :

- Photoshop : les relevés de croissance racinaire ont été photographiés par un appareil photonumérique (JPEG). Ce logiciel a permis de digitaliser ces relevés à partir desquels sont effectuer tous les calculs de vitesse de croissance, densité de ramification...
- Image J : téléchargeable via internet, ce logiciel a permis de calculer les longueurs de racines à partir des images digitalisées par Photoshop (JPEG), ainsi que les distances d'un point de l'image aux racines avec des images 32 bits (RAW) et des valeurs réelles pour

chaque pixels. Scion Image est un autre logiciel proche d'ImageJ, mais on ne peut travailler avec des images .RAW 32 bits.

- Visilog : ce logiciel permet de visualiser les images TIF et d'opérer des transformations et opérations d'une image et entre images. Les images de la caméra sont des images TIF

- Unix : le traitement des images (moyennes des images, normalisation par rapport à la mire, transformation des intensité de gris en teneur en eau et potentiels matriciels) ont été effectués par des programmes « maisons » en Fortran, Splus. Les images traitées finals sont des images RAW.

- Cantata : logiciel de traitement d'image permettant de travailler dans l'environnement de Khoros. Il nous a permis de visualiser les image RAW du traitement des images de la transmission lumineuse, mais aussi les images de l'imagerie à rayons X.

Tous ces logiciels permettent d'obtenir les informations statistiques sur la distribution des intensités de gris de zones sélectionnées des images ou de l'image entière pour vérifier les qualités des traitements effectués.

4 Mesures des paramètres écophysiologiques

Parallèlement aux mesures de prélèvements d'eau par les racines, des mesures écophysiologiques sont effectuées aux niveaux des parties aériennes. Ces mesures vont permettre de travailler dans une optique de plante entière. L'évolution des potentiels foliaires pourra être comparée à celle des potentiels du sol calculés par les méthodes d'imagerie. Les mesures de la conductance stomatique, qui nous donnent des indications sur les limitations par la plante, pourront être comparées aux calculs de prélèvements par les racines grâce aux méthodes d'imageries. Les mesures de surfaces foliaires complètent les mesures de conductance stomatique. La longueur totale des racines est accessible grâce à l'imagerie. Pour comparer les croissances de chaque plante, le nombre de feuilles insérées sur la tige principale est compté tout le long de la croissance.

Les mesures de conductances hydrauliques des racines ont été faites pour les capacités de conductions axiale et latérale des racines.

4.1 Mesure du potentiel hydrique foliaire

Les mesures ont été faites pour chaque plante, sur une ou deux feuilles le matin avant la mise en route de l'éclairage (mesure correspondant au potentiel de base) et à 16 heures. Les mesures ont été faites à l'aide d'une chambre à pression (Scholander, Hammel et al. 1965). La résolution de l'appareil est de ± 0,01 MPa. Le faible nombre de mesures est dû au caractère destructif de la méthode et au faible nombre de feuilles principales par plante lors des expérimentations.

4.2 Mesure de la conductance stomatique

Les mesures ont été faites avec un poromètre LiCOR 1600. Ce système permet de mesurer le température de la feuille au moyen d'un thermocouple qui entre en contact avec la feuille, l'humidité relative et la température de l'air dans la chambre au moyen d'un hygromètre capacitif et d'un thermocouple. Il permet également la mesure du rayonnement PAR (Rayonnement Photosynthétiquement Actif) reçu par la feuille à l'aide d'une pile quantum

sensor LI-190S-1. L'ouverture de la pince utilisée a une surface de 1 cm^2, elle correspond à l'ouverture pour feuilles fines. Cette pince permet de mesurer la conductance stomatique sur une face de la feuille. Les lupins ayant des stomates sur les deux faces, les mesures seront multipliées par deux. Les mesure sont effectuées 5 fois par jour sur 5 feuilles de taille adulte et non ombragées.

Les surfaces totales des feuilles sont mesurées à l'aide d'un planimètre (LiCOR LI-3000A) à la fin de chaque suivi des prélèvements en eau.

4.3 Mesure des conductivités hydrauliques des racines

La conductivité hydraulique caractérise la capacité de conduction de l'eau par les racines et le système racinaire. Cette conductivité peut être analysée à différentes échelles : d'un segment de racine à l'ensemble du système racinaire. Dans notre étude, ces données d'architecture hydraulique sont pré-requises pour l'utilisation du modèle de transfert d'eau dans le sol, vers et dans les racines. Ces mesures serviront de données d'entrée du modèle. Les mesures de conductivité sont toutes fondées sur la mesure d'un flux d'eau à travers un segment de racine auquel on applique un potentiel osmotique ou hydrostatique connu (Huang et Nobel 1994). Ici, on impose un potentiel hydrostatique par application d'une dépression à des segments de racines, ainsi le flux d'eau a la même direction que celui induit par la transpiration.

4.3.1 Principe de la méthode

Cette méthode est basée sur celle de Nobel (Nobel, Schulte et al. 1990) : une racine ou un segment de racine est monté sur un capillaire en verre partiellement rempli d'eau. On applique par l'intermédiaire du capillaire une dépression. Par cette dépression crée un mouvement d'eau dans la racine qui se propage dans le capillaire. En suivant le déplacement du ménisque dans le capillaire, on peut mesurer le débit d'eau Q. Plusieurs tensions sont appliquées grâce à une pompe à vide. La pente de la droite reliant le débit d'eau à la différence de potentiel ΔP imposée nous donne la conductivité L de la racine :

$$L = \frac{Q}{\Delta P} \qquad (17)$$

La mesure est effectuée en 2 étapes séquentielles pour obtenir la conductivité totale puis axiale. La conductivité radiale est calculée à partir des deux précédentes. La mesure de la

conductivité totale d'un segment nécessite que la partie distale du segment de racine soit bouchée et hermétique en particulier pour les segments en milieu de racines, sans apex. Ainsi l'eau aspirée traverse les différentes couches de cellules du cortex avant d'atteindre les vaisseaux du xylème puis le capillaire, ceci correspond aux composantes radiales et axiales du transfert d'eau. Par contre, pour mesurer la conductance axiale, la partie distale doit être ouverte pour permettre à l'eau de passer directement dans les vaisseaux du xylème.

4.3.2 Dispositif expérimental

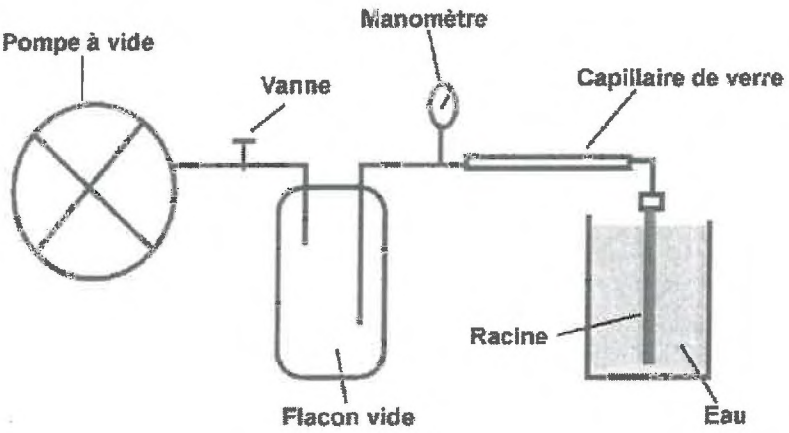


Figure II-13. Dispositif expérimental des mesures des conductivités hydrauliques.

Le segment de racine est relié à un capillaire qui est fixé à une pompe à vide. Une vanne micrométrique permet de faire varier l'intensité de la dépression imposée. Un capteur de pression convertit la dépression appliquée en tension électrique mesurée à l'aide d'un multimètre (Fluke 73 séries II). Le volume d'eau entrant dans le capillaire est déterminé en mesurant la vitesse du ménisque d'eau dans le capillaire. Pour ce faire, un micromorphomètre gradué tout les 20 μm sur une gamme de 2 mm est utilisé. Pour faciliter l'observation, une caméra CCD est attachée à l'extrémité du micromorphomètre pour grossir l'image du ménisque qui est visualisée sur un moniteur télé. Le flux d'eau entrant dans le capillaire est mesuré en chronométrant le temps nécessaire au ménisque pour parcourir une certaine distance. Connaissant le diamètre du capillaire (0,58 mm), on peut calculer le volume d'eau qui a traversé la racine pour un temps donné, c'est à dire le débit Q (m^3/s^{-1}).

4.3.3 Protocole expérimental

Des segments d'environ 5 cm de long sont prélevés de systèmes racinaires cultivés. Les segments sont immergés immédiatement dans une solution nutritive diluée jusqu'à ce qu'ils soient montés sur le tube capillaire juste avant les mesures. Pour mesurer la conductivité totale, il faut boucher la partie distale des segments ne présentant pas d'apex à l'aide d'une pâte de prise d'empreinte dentaire (Président, Coltène, n°4667) qui adhère aux surfaces végétales humides. Pour améliorer la polymérisation, l'extrémité de la racine est nettoyée avec de l'éthanol et de l'acétone. Le bouchon ainsi formé est renforcé par l'application de deux couches de vernis à ongle (polysilaxane). Pour insérer la partie proximale de la racine dans le capillaire, le cortex est retiré à l'aide d'un scalpel sur quelques millimètres le long de la racine, en laissant la stèle à nu. Ainsi, pendant les mesures, l'eau ne pourra passer qu'à travers les tissus de la stèle. L'extrémité de la stèle est coupée sous l'eau pour éviter les phénomènes de cavitation. Pour ajuster l'extrémité de la stèle (0,15 à 0,4 mm) au diamètre du capillaire (0,58 à 1 mm), on insère un bout de tube de Tygon®. On enveloppe ensuite le tube de Tygon® et l'extrémité de la racine avec de la pâte dentaire. Pendant toute ces opérations le segment de racine est maintenu le plus humide possible à l'aide de papier absorbant humidifié.

4.3.4 1^{ière} étape, mesure de la conductivité totale L_p

Pour cette mesure la racine est complètement immergée dans la solution nutritive diluée à l'exception de la zone d'attache entre le capillaire et la racine. La première tension appliquée est d'environ -2.10^{-2} MPa. Une fois la vitesse de déplacement du ménisque stabilisée, on mesure le temps que prend le ménisque pour parcourir une distance donnée. Ces mesures sont de nouveau faites avec des tensions plus élevées (-3.10^{-2} et -4.10^{-2} MPa). Pendant les mesures, la surface A (m^2) de racine impliquée dans l'absorption est égale à :

$$A = 2\pi \times R \times l \qquad (18)$$

où R est le rayon de la racine (m) et l la longueur du segment de racine immergé dans la solution (m). Le flux d'eau à travers le capillaire (m^3s^{-1}) est obtenu par multiplication de la vitesse du ménisque (ms^{-1}) avec la surface du capillaire (m^2). Ce flux divisé par la surface de racine A donne la densité de flux à travers la racine ($m^3m^{-2}s^{-1}$). La pente de la régression linéaire entre la densité de flux et la tension appliquée donne la conductivité totale L_p ($ms^{-1}MPa$).

4.3.5 2^{ième} étape, mesure de la conductance axiale K_h

Après la mesure de la conductivité totale, on coupe la partie distale de la racine sous l'eau. L'extrémité de la racine, sur 1 à 2 mm, est placée dans une solution d'acide oxalique à une concentration identique à celle de la sève brute, soit 10 mM (Sperry, Donnelly et al. 1988). Pour éviter une déshydratation trop rapide des tissus non immergés, ceux-ci peuvent être recouverts de lanoline pendant les mesures. De la même manière que précédemment, on mesure le temps nécessaire au ménisque pour parcourir une distance donnée pour 3 tensions différentes. Les débits d'eau étant nettement plus important que pour la mesure de la conductivité totale, on doit connecter le tube capillaire à une pipette de plus grand volume pour les parties basales des racines âgées.

4.3.6 3^{ième} étape, calcul de la conductivité radiale L_r

Connaissant L_p, K_h, l et R, la conductivité radiale L_r peut être calculée à partir du modèle de Landsberg et Fowkes (Landsberg and Fowkes 1978) en résolvant numériquement l'équation non linéaire ci-dessous pour un flux d'eau passif et un flux permanent :

$$L_r = \frac{L_p \times \alpha \times l}{\tanh(\alpha \times l)} \qquad (19)$$

avec $\alpha = \sqrt{2\pi R \times \frac{L_r}{K_h}}$ en (m^{-1}).

La conductivité radiale est donc obtenue indirectement, elle représente pourtant le paramètre le plus important quand on veut étudier et modéliser les prélèvements d'eau dans un sol segmenté dans l'espace. Cette petite échelle de mesure est importante car c'est à cette échelle que les variations de conductivité s'opèrent dans l'espace et le temps.

5 Présentation du modèle de transfert d'eau dans le système sol – système racinaire

La difficulté d'accéder directement aux systèmes racinaires montre l'intérêt des modèles d'architecture racinaire pour aider à intégrer, à l'échelle du système racinaire, les connaissances dans l'étude de l'extraction racinaire. Dans cette étude, nous analysons l'effet d'architectures racinaires contrastées avec les propriétés hydrodynamiques du sol colonisé par le système racinaire sur le prélèvement grâce à une modélisation du système sol-plante. Ce modèle a été développé pour essayer d'intégrer dans une structure globale les connaissances actuelles de l'extraction racinaire de l'échelle de la racine à celle de l'ensemble du système racinaire. Il décrit en trois dimensions les interactions entre les transferts d'eau dans le sol, les prélèvements hydriques des racines et le transfert de cette eau dans la plante.

Ce modèle de transfert sol – plante comprend 3 sous modèles :

- Un modèle d'architecture racinaire, simulant le développement, la géométrie et les connexions d'un système racinaire en 3D.
- Un modèle d'arbre hydraulique du système racinaire, simulant le transfert d'eau vers et dans les racines du système racinaire simulé.
- Un modèle de transfert 3D d'eau dans le sol, suivant le formalisme de Richards, à une échelle spatiale compatible avec celle du système racinaire. Ce modèle « sol » est couplé au modèle d'arbre hydraulique via les débits prélevés par le système racinaire.

5.1 Modélisation de l'architecture racinaire

Ce modèle (Pagès, Jordan et al. 1989) permet de simuler le développement d'un système racinaire et de son architecture 3 dimensions. Dans la simulation, le système racinaire croît par pas de temps discrets en appliquant sur la structure existante trois processus fondamentaux de construction du système racinaire : (1) émission de nouveaux axes racinaires ; (2) croissance ; et (3) ramification des racines. D'autres processus peuvent être intégrés : mortalité, élagage, réitération, croissance radiale (Vercambre 1998). Le système racinaire est

simulé par un ensemble de segments, chaque segment représentant une partie du système racinaire qui a été généré à un pas de temps. Les sorties du modèle donnent l'extension dans l'espace et les connexions entre les segments de racines générés à chaque pas de temps, avec comme informations la position dans l'espace, l'ordre de ramification, la date de formation, l'âge, la connexion avec les autres segments.

L'élongation des racines est reliée à une fonction des sommes de températures :

$$L = A\left(1 - e^{-\alpha T}\right), \qquad (20)$$

où L est la longueur de la racine, T la somme de température de l'air depuis la date d'émergence de la racine concernée, A la longueur finale de la racine et α un paramètre, lié à la vitesse de croissance initiale, constant. La direction de croissance est calculée en combinant les effets du géotropisme et des contraintes mécaniques. La ramification a lieu après un temps prédéterminé écoulé à partir de l'initiation et avec une densité qui dépend de l'ordre de ramification. La modélisation est stochastique, divers paramètres étant tirés de distribution de probabilité et chaque sortie du modèle donnera une structure différente.

5.2 Modélisation des transferts vers et dans les racines : le modèle d'arbre hydraulique du système racinaire.

A l'échelle d'un segment de racine, le transfert d'eau vers et dans le segment peut s'exprimer par (Landsberg et Fowkes 1978) :

$$J_h(z) = -K_h \frac{d\Psi_x(z)}{dz} \qquad (21)$$

$$J_r(z) = L_r \cdot \left[\Psi_s(z) - \Psi_x(z)\right] \qquad (22)$$

Où J_h (z) ($m^3\ s^{-1}$) est le flux d'eau axial dans les vaisseaux du xylème à une distance z de l'apex et J_r (z) est le flux d'eau radial par unité de surface de racine provenant du sol, à travers le cortex et la stèle, pour atteindre le xylème. $\Psi_s(z)$ et $\Psi_x(z)$ sont respectivement les potentiels hydriques du sol et du xylème.

Ces équations sont appliquées sur le système racinaire discrétisé en segments représentant des compartiments hydrauliques (Doussan, Pagès et al. 1998). Chaque segment est connecté à ses

nœuds voisins par la conductance axiale entre les deux compartiments. De même, chaque nœud de racine est connecté à un nœud du sol par la conductivité radiale (**Figure II-14**). Les nœuds sont numérotés à partir du collet, de façon séquentielle en suivant les racines primaires et les latérales portées. Les nœuds du sol sont numérotés séparément une fois le maillage du sol effectué, un table de correspondance relie les nœuds du sol connectés à ceux des racines. Les conductances axiales et conductivités radiales sont numérotées et orientées selon les numéros croissants des nœuds.

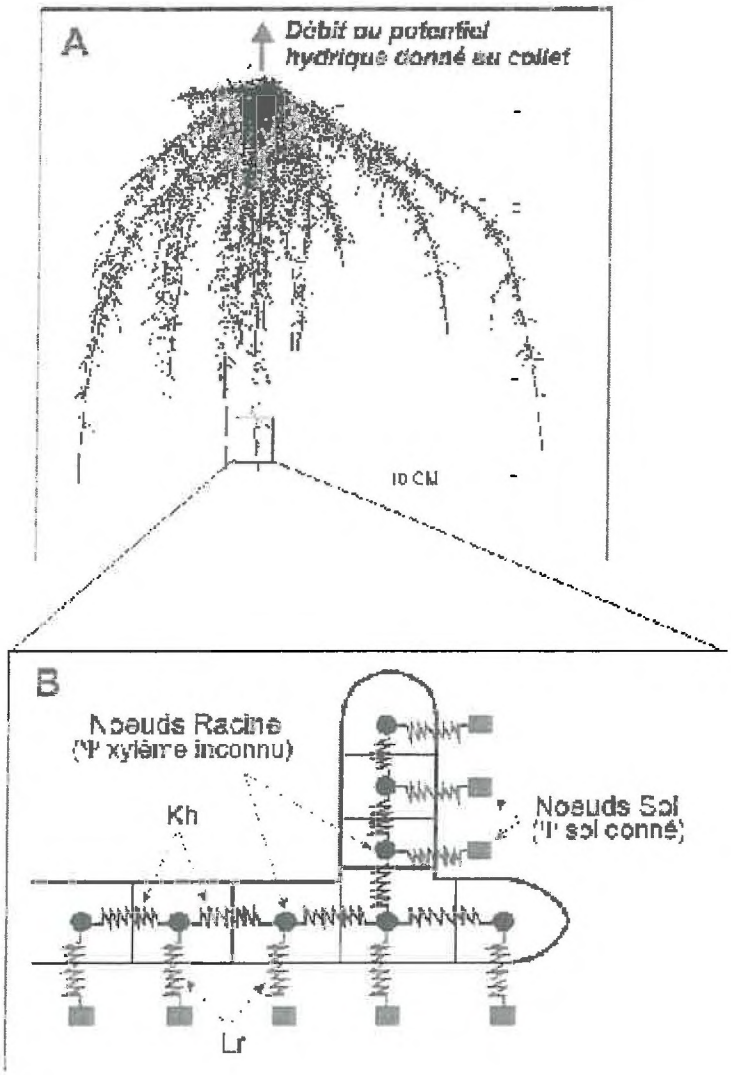


Figure II-14 :
Schéma du principe de couplage entre architecture racinaire et transferts d'eau vers et dans les racines par discrétisation du système racinaire simulé.

Dans ce système, les nœuds sol représentent la condition aux limites des racines. Les valeurs des potentiels dans le xylème sont trouvés en imposant soit un débit soit un potentiel hydrique au collet de la plante (résolution par gradient conjugué). Connaissant les potentiels en chaque point du système racinaire, on peut calculer les débits vers / dans les racines.

Dans ce modèle, on suppose premièrement que l'influence des solutés est négligeable ($\Delta\pi=0$), c'est à dire que la force motrice des flux d'eau est essentiellement le gradient de pression hydrostatique ou que $\sigma=1$ (réflexion totale des solutés à travers les membranes). Ceci est correct dans la mesure où, pendant la phase active de transpiration, le gradient de pression hydrostatique domine le gradient de pression osmotique (Steudle 2000). De plus, on considère que la solution du sol est une solution diluée comme dans la sève brute. Deuxièmement, on considère les flux d'eau à l'état stationnaire, l'effet réservoir ou capacitif des racines est négligé. En effet, la quantité d'eau mise en réserve dans les racines (chez les herbacées) est généralement très faible par rapport aux quantités d'eau transitoire traversant la plante dues à la demande climatique (Simonneau 1992).

5.3 Transfert d'eau dans le sol et couplage des transferts sol – plante

Les transferts 3D d'eau dans le sol en transitoire sont représentés par le formalisme de Darcy - Richards :

$$\begin{cases} \dfrac{\partial \theta}{\partial t} = div\left[K\overrightarrow{grad}(\psi + z)\right] + Q\,\delta(x,y,z) & (23) \\ Q\,\delta(x,y,z) = L_R\left(\Psi_{xylème} - \Psi_{sol}\right) & (24) \end{cases}$$

où θ est la teneur en eau volumique, t le temps, K la conductivité hydraulique du sol, ψ le potentiel matriciel, $\delta(x,y,z)$ est une fonction de densité racinaire au point (x,y,z) de l'espace. L'axe vertical z est orienté vers le haut, Q est le terme puits concentré représentant les racines discrétisées. La résolution des transferts dans le solest effectuée avec la méthode des éléments finis (Becker, Carey et al. 1981). Le sol est discrétisé dans l'espace avec une grille d'éléments finis hexaédriques 3D. Ce maillage permet de discrétiser le sol et de mettre en relation les nœuds du sol et ceux de la plante. La taille du maillage est ajustée suivant la nécessité de discrétisation plus ou moins fine des racines (taille des mailles de 0,2 à 1 cm). Les racines sont en effet représentées dans le sol par une succession de nœuds sol où sera imposé le débit sol – racine.

Les conditions aux limites du sol peuvent être un débit ou un potentiel imposé. Dans le cas des rhizotrons, qui sont des boites étanches, les limites sont des flux nuls sur toutes les faces. On peut ainsi introduire soit une évolution diurne de potentiel foliaire mesurée, soit une

évolution de la transpiration mesurée. Les conditions aux limites des racines sont les valeurs du potentiel hydrique du sol. Le système sol plante (i.e. les potentiels à chaque nœud du système) est résolu par un processus itératif.

1. Les transferts dans la plante sont calculés en imposant, comme conditions aux limites des racines, les potentiels du sol calculés au pas de temps précédent et la nouvelle condition aux limites du collet de la plante. On génère ainsi un ensemble de débit sol plante Q^{n-1}.

2. Les transferts dans le sol sont calculés à partir des débits plante générés à l'étape (1) (plus les conditions aux limites du sol)

3. Les nouveaux champ de potentiel hydrique du sol sont utilisés comme condition aux limites pour le système racinaire qui, après résolution, génère un ensemble de débit sol – plante Q^n.

4. On itère x fois tant que Q^{n-1}-Q^n est supérieur à un seuil de tolérance. En général si le pas de temps est suffisamment petit le système converge en quelques itérations.

5.4 Les sorties des modèles sol et plante

5.4.1 Au niveau de la plante

5.4.1.1 Maquette des systèmes racinaires

Il est nécessaire de renseigner les caractéristiques de l'architecture géométrique et hydraulique du système racinaire. L'étude portant sur des périodes relativement courte, on ne cherche pas à intégrer l'effet de la croissance racinaire sur les capacités d'absorption. Ainsi, comme entrée du modèle, une maquette du système racinaire doit être générée. Bien que l'on dispose de données pour plusieurs géométries de système racinaires, on va s'intéresser aux cas extrêmes : le système racinaire pivotant *sensus stricto* et le système racinaire fasciculé (par blocage mécanique initiale de la racine pivot).

Les deux maquettes générées reflètent statistiquement les systèmes racinaires obtenus expérimentalement A et F. Ces maquettes ont été obtenues avec le modèle d'architecture racinaire en paramètrant les vitesses de croissances des racines primaires, secondaires et tertiaires si elles existent, leur profil de densité de ramification, leurs angles d'insertion, leur date d'apparition mesurées : tableau 5.

Système Racinaire / Racines :	*Paramètres de croissance A et α de l'éq.19 :* A	α (d°jour)	*Angle insertion (degré)*	*Durée de développ^t du promordium (jour)*	*Ramification R des II^R et III avec la profondeur Z (cm) :* $R=ae^{(-bZ)}$	
Fasciculé / I^R	441	0,00019	45°	0	-	-
Fasciculé / II^R	4,85	0,005	74°	4	a=0,28	b=0,04
Pivot / I^R	123	0,0013	0°	0	-	-
Pivot / II^R	3,8	0,015	80°	2	a=0,28	b=0,04
Pivot / III^R	4,4	0,018	50°	10	a=0,28	b=0,04
Pivot / longues II^R	454	0,00011	45°	3	-	-

Tableau 5 : paramètres de simulation des maquettes des systèmes racinaires. Les longues racines secondaires observées avec le système racinaire pivotant apparaissent sur les 15 premiers centimètres à la base avec une probabilité de 0,3.

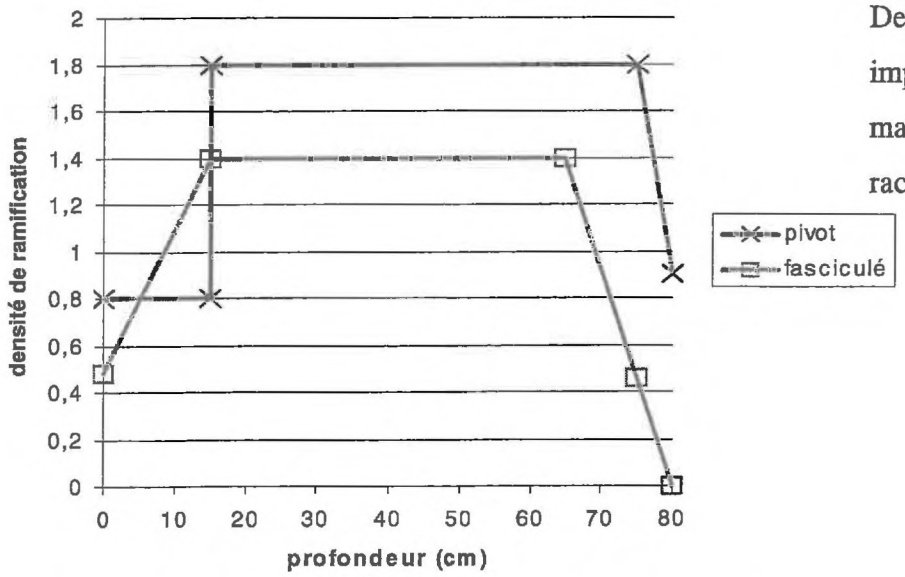


Figure II-15
Densité de ramification imposée pour les deux maquettes de système racinaire.

La densité de ramification des primaires et des longues latérales du système racinaire pivotant est présentée à la **figure II-15**, elle ne suit pas une loi exponentielle comme les secondaires et les tertiaires, mais varie linéairement avec la profondeur suivant 3 zones : de 0 à 15 cm de profondeur, 15 à 65 ou 75 cm et au delà de ces dernières.

La maquette reproduisant les systèmes racinaires obtenus avec l'imagerie par rayons X est obtenue en utilisant les paramètres du système pivotant ci-dessus, mais sans les longues racines secondaires.

5.4.1.2 Architecture hydraulique des maquettes des systèmes racinaires.

En ce qui concerne l'architecture hydraulique, il est nécessaire de disposer des conductances hydrauliques axiales et radiales des racines. Les données ont été tirées des expériences de mesures de conductances hydrauliques racinaires par application d'une tension hydraulique. Mais les mesures ont été faites sur des plantes âgées de 30 jours au maximum (**Figure II-16** et **II-17**), alors que nos plantes ont 50 jours. Dans le modèle, l'utilisation de ces données se fait par définition d'un nombre d'intervalle (longueur de racine pour la primaire ou âge des tissus pour les secondaires), et des bornes de ces intervalles sur lesquels la conductance est considérée constante (**Figure II-18**). Etant donné la différence d'âge entre les plantes des mesures des conductivités et les plantes des expériences de transmission lumineuse, nous avons dû interpoler les conductivités au delà de 20 jours (ce qui correspond à une distance à l'apex supérieure à 50 cm) pour les racines primaires et secondaires. Les racines primaires ayant une croissance secondaire (en épaisseur), on peut faire l'hypothèse qu'après 20 jours la conductance axiale continue à évoluer. Par contre nous n'avons pas de preuve expérimentale qu'il existe une croissance secondaire pour les racines secondaires du lupin bleu. Les racines tertiaires émergeant tardivement, leur conductivité est constante et égale à 1.10^{-5} $cm^4/s/bar$.

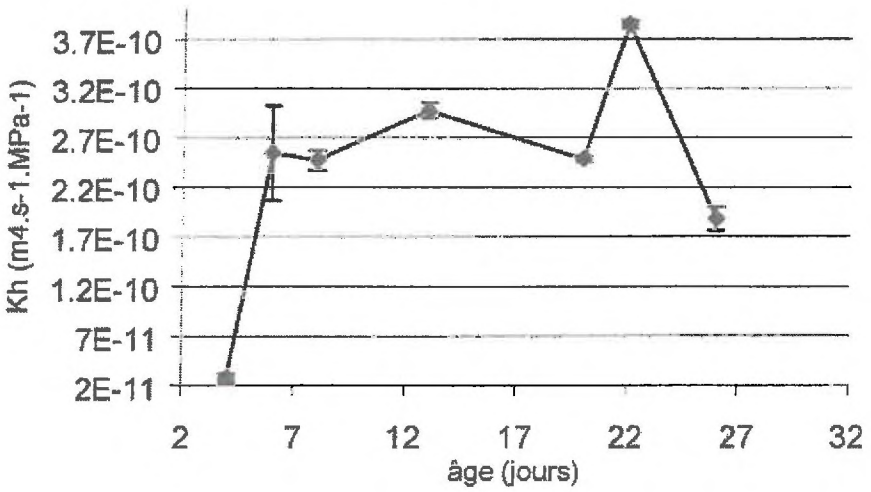


Figure II-16. Mesures des conductances hydrauliques axiales pour les racines primaires d'un lupin de 30 jours

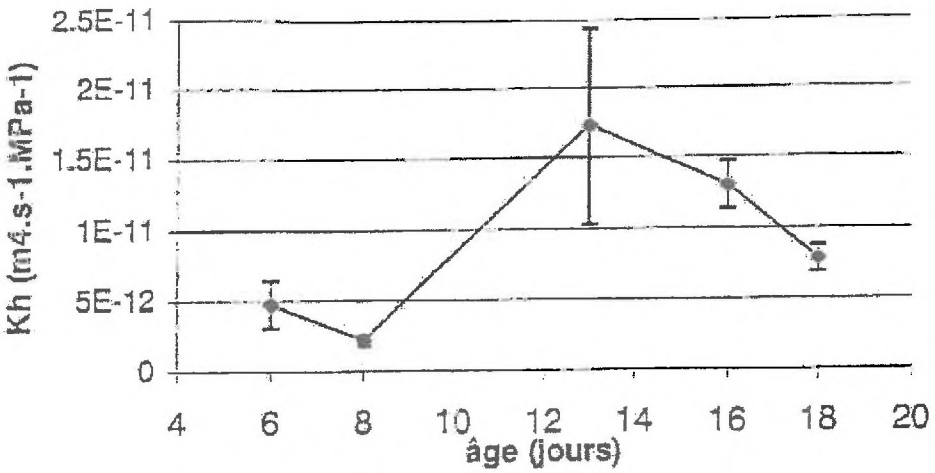


Figure II-17. Mesures des conductances hydrauliques axiales pour les racines secondaires d'un lupin de 30 jours

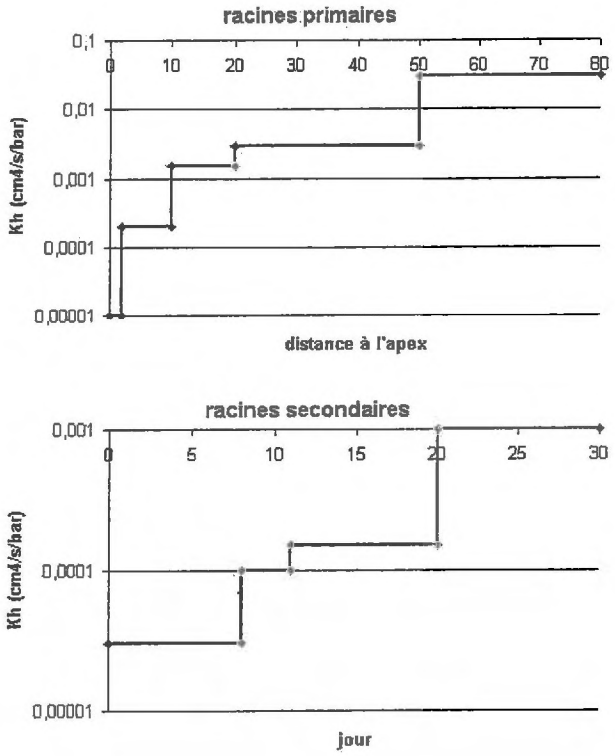


Figure II-18. Evolutions des conductances pour les racines primaires et secondaires déterminées à partir de données expérimentales.

5.4.2 Au niveau du sol

Les propriétés de transfert du sol sont paramétrés par ses propriétés hydrodynamiques : conductivité hydraulique, courbe de rétention. La courbe de rétention est décrite par la relation de Van Genuchten (Van Genuchten 1980)

$$h(\theta) = \frac{1}{\alpha}\left[\left(\frac{\theta - \theta_r}{\theta_s - \theta_r}\right)^{-1/m} - 1\right]^{1/n}, \qquad (13)$$

avec $m = 1 - \left[\frac{1}{n}\right]$ ou $1 - \left[\frac{2}{n}\right]$ selon l'ajustement choisi.

Les paramètres utilisés correspondent à ceux du **tableau 3**

Pour la conductivité hydraulique, les propriétés peuvent être représentés par des ajustements de type VanGenuchten ou Brooks et Corey (Brooks and Corey 1964) :

$$K(\theta) = K_s \left(\frac{\theta - \theta_r}{\theta_s - \theta_r} \right)^{3+2/\lambda} \qquad (25)$$

ou encore par une fonction fourni par l'utilisateur.

5.4.3 Conditions aux limites du collet de la plante

Avec les mesures gravimétriques parallèle aux mesures de transmission lumineuse, nous disposons de mesure du débit (en cm^3/s) de prélèvement global pour chaque plante. Pour les simulations pour les systèmes racinaires pivotant et fasciculé, nous utilisons comme débits imposés au collet : **figure II-19**, qui correspondent aux variations diurnes mesurées.

Pour la simulation reproduisant l'expérimentation par rayons X, le débit imposé est le même sur toute la demi-journée (pendant 12 heures) , il correspond au débit moyen mesuré le premier jour des expérimentations, il est de $8{,}9.10^{-4}$ cm^3/s. Ce débit mesuré correspond à 6,2 mm/j, alors que la demande climatique est d'environ 11 mm/j. La nuit, le débit imposé est nul.

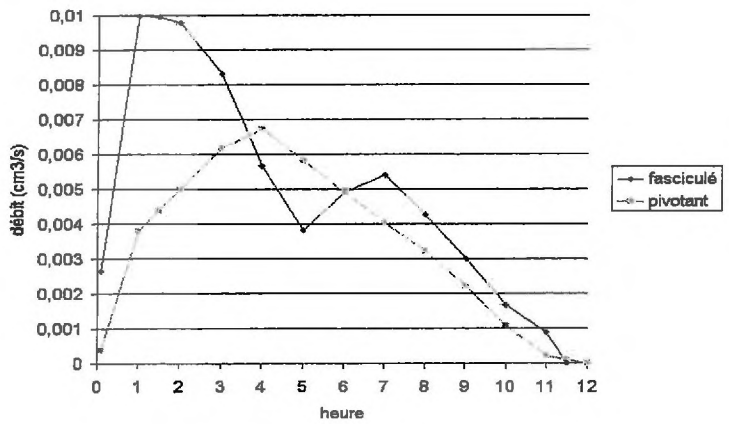


Figure II-19 :
Débits imposés au collet pour les systèmes racinaires fasciculé et pivotant simulés

Résultats

1 Variation dans la morphologie des systèmes racinaires et colonisation du sol

1.1 Systèmes racinaires obtenus suite à l'expérimentation d'imagerie par transmission lumineuse

1.1.1 Architectures racinaires obtenues et leurs caractéristiques

On dispose de 6 systèmes racinaires présentant des types d'architectures différentes (**Figure III-1**). Ceux-ci sont compris entre 60 et 80 cm de profondeur. 2 sont strictement pivotants (A et B), 1 présente le caractère « fasciculé » obtenu par blocage mécanique de la croissance du pivot (F), et 3 sont des architectures racinaires intermédiaires où la racine pivot a stoppé sa croissance de façon plus ou moins précoce au cours de son développement et où certaines racines latérales secondaires ont pris le relais du pivot par une croissance plus longue dans le temps que les secondaires « classiques » (C, D et E).

A ce stade de développement, les systèmes racinaires ont entre 49 et 53 jours. Ils ont grandi dans les mêmes conditions environnementales, exceptés pour B et C. Pour ces derniers, ne disposant que d'une seule chambre climatisée, la germination des graines a été réalisée décalée, afin qu'au début de chaque expérience les plantes aient le même âge à 4 jours près. La demande évaporative est passée de 3,6 à 5,7 mm/j pour le suivi des prélèvements. Les plantes B et C n'étaient alors âgées que de 24 et 28 jours. En conséquence, elles ont donc effectué leur deuxième moitié de croissance exposées à une plus « forte » demande évaporative. Cela pourrait expliquer le développement moins important de leur système racinaire qui a été observé et ceci bien qu'elles aient été suffisamment irriguées. Les longueurs totales de racines sont inférieures aux autres systèmes racinaires que ce soit pour le système racinaire pivotant B et un « intermédiaire » entre pivotant et fasciculé, le système C.

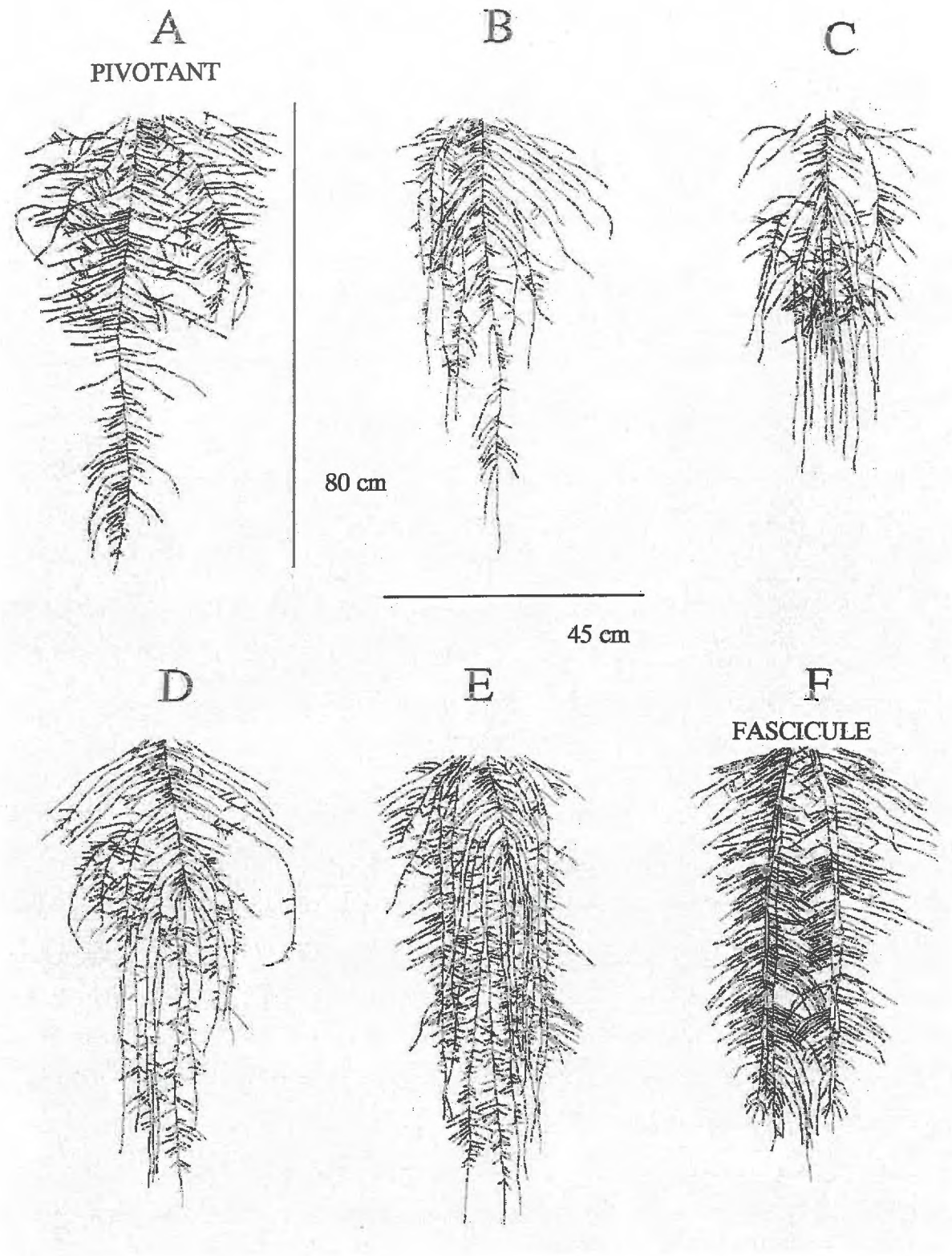


Figure III-1. Résultat des relevés de croissance des différents systèmes racinaires utilisés pour l'expérience de transmission lumineuse. Les plantes sont âgées d'environ 50 jours.

Les systèmes racinaires varient fortement, que ce soit de manière inter et intra-espèces. De nombreuses tentatives de classification typologiques ont été réalisées (Fitter 2002). Toutefois, la caractérisation typologique des systèmes racinaires n'a pas abouti à l'heure actuelle à la proposition d'une méthode normalisée. Un paramètre qui caractérise le mieux les systèmes racinaires est leur structure de ramification. Par exemple, Fitter (Fitter 1991) décrit le système racinaire par une caractérisation topologique de sa structure de ramification. Il obtient un « arbre mathématique » ayant pour composants : le nombre de nœuds (insertion d'une racine sur un ordre inférieur), la distance entre les nœuds (longueur des liens), la distribution des latérales dans le système (sa topologie) et les angles d'insertion. Le nombre de liens « extérieurs », c'est à dire les liens se terminant par un méristème, renseigne sur l'amplitude du système racinaire. Pour une même amplitude, la topologie peut varier entre deux systèmes extrêmes. Ainsi, on peut passer d'un système dichotomique (ramification équiprobable de chaque lien extérieur) à un système en forme d'arête de poisson (la ramification concerne uniquement l'axe principal) (**Figure III-2**)

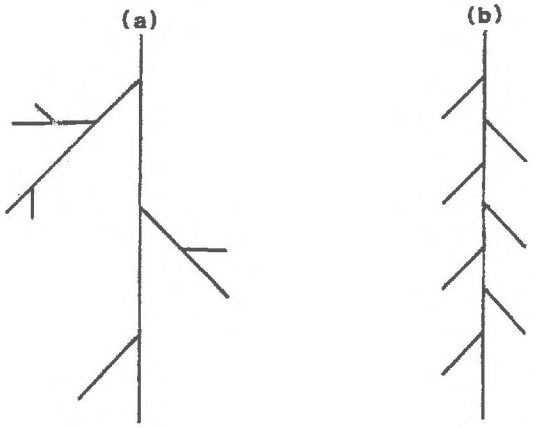


Figure III-2.
Systèmes racinaires à structure (a) dichotomique, (b) en arête de poisson (d'après Fitter, 1991).

Suivant le système considéré, l'exploration de l'espace est être différente. Ainsi, le système dichotomique induit une colonisation maximale de l'espace alors que d'un autre côté le système arrête de poisson favorise la colonisation en profondeur. Pour nos systèmes racinaires le facteur de caractérisation sera la distance moyenne d'un point du sol à une racine. Ce paramètre caractérise bien l'expansion des systèmes racinaires dans l'espace. Le tableau 6 indique les distances moyennes (en cm) de chaque système racinaire (classées de manière décroissante). Par ailleurs, la longueur totale de racines associée à chaque système étudié a aussi été indiquée.

Syst. Rac. :	C	B	A	D	F	E
Dist. Moy (cm)	13,129	11,513	9,533	8,939	8,284	8,209
Std. Dev.	±11,383	±10,04	±9,101	±8,993	±8,693	±8,522
L_{tot} *(cm)*	1100	1019	1479	1525	2243	2054

Tableau 6 : distance moyenne d'un point du sol à la racine pour les différents systèmes racinaires. Les déviations standards sont très élevées du fait que la distance moyenne concerne tous les points du sol, points étant à proximité des racines et points étant à la périphérie extérieure du rhizotron.

Les distances moyennes les plus fortes concernent les systèmes racinaires C et B, ceux là même qui ont le développement de leur système racinaire le moins important. En opposition, les distances moyennes les plus faibles correspondent aux systèmes racinaires E et F. Leurs racines étant réparties régulièrement dans l'espace du rhizotron, l'occupation y est optimisée. Dans le cas du système fasciculé F, le blocage de la croissance du pivot en tout début de son élongation a obligé la plante à explorer le sol avec les racines latérales. L'architecture du système E a les caractéristiques très proches d'un système racinaire fasciculé. Il est le résultat d'un arrêt précoce de la croissance du pivot (à l'âge de 15 jours) et de l'apparition, dès le $15^{ième}$ jour, de 8 racines secondaires qui ont pris le relais du pivot. Elles mesurent au final entre 60 et 80 cm. Les longueurs totales de racine de ces deux systèmes sont également les plus élevées. Par ailleurs, le pivot du système D quant à lui, s'est arrêté de croître à l'âge de 20 jours. Les 8 racines secondaires qui ont repris ou débuté leur croissance suite à l'arrêt du pivot ont au final une longueur entre 40 et 60 cm. Le système D présente une longueur totale des racines inférieure de 5 m à E, sa distance moyenne pour un point du sol aux racines est supérieure à celle de E et F. Le système racinaire pivotant A n'a eu aucun « accident » de croissance, il a une longueur totale légèrement inférieure au D. Au vue de ces résultats, il semblerait que plus la racine pivot a un accident de croissance prématuré, plus la longueur totale de racine soit grande et plus l'expansion spatiale de son système racinaire soit importante. Ces accidents de croissance induisent un développement plus important des racines secondaires et tertiaires qui pallient ainsi à l'absence de la racine pivot dominante. Cette fragilité apparente de la racine pivot suscite des interrogations sur le maintien du système racinaire pivotant lors de la croissance aux champs des lupins et de la grande

diversité des architectures racinaires qui en découle, ainsi que leurs conséquences sur les prélèvements.

Le développement des systèmes racinaires a une conséquence directe avec le développement des parties aériennes. La **figure III-3** montre la corrélation existante entre le développement des parties aériennes (en terme de surface foliaire) et celui des racines. Les résultats montrent que pour chaque système racinaire le développement des parties aériennes est proportionnel à celui des racines. De ce fait, il est légitime de s'interroger sur le fait suivant. Lors des suivis de prélèvements d'eau, les plantes ont été soumises à la demande évaporative identique ; les prélèvements sont-ils proportionnels aux surfaces transpirantes (et par conséquent à la longueur de racines) ? Les plantes, ayant une plus grande surface transpirante, peuvent potentiellement faire transiter plus d'eau, ceci étant d'autant plus vrai que le développement des racines captant l'eau est également plus important. Si nous observons des différences de prélèvements normalisés par rapport à l'unité de surface des feuilles, ces différences seront imputées aux différences entre systèmes racinaires.

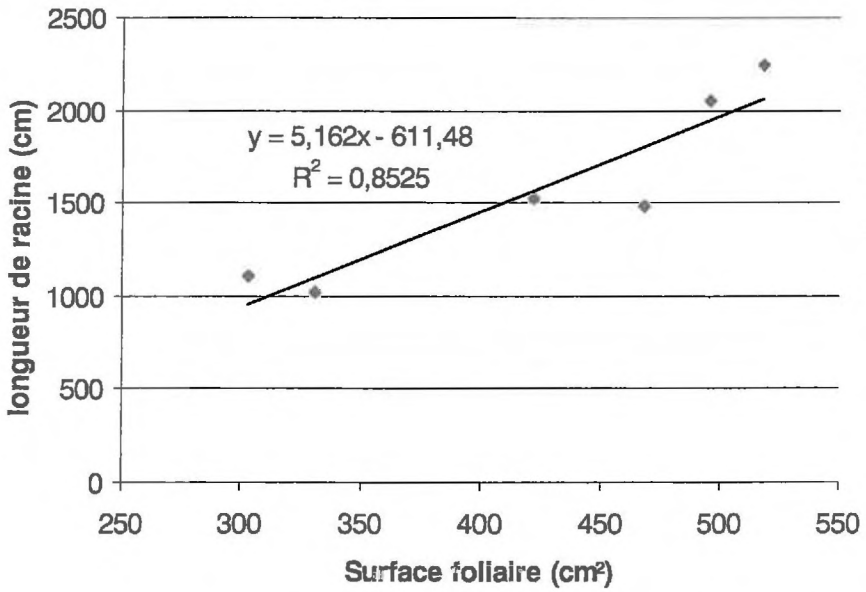


Figure III-3. Régression linéaire entre la longueur de racine et la surface foliaire.

Si l'on fait la distinction entre les types de racines, les vitesses moyennes de croissance de tous les systèmes racinaires confondus sur la période complète de croissance (**Figure III-4**) montrent que les latérales (racines d'ordres 2 et plus) ont des vitesses de croissance significativement inférieures à celle des pivots. De plus, les longues latérales (racines d'ordre 2 ayant repris leur croissance suite à l'arrêt du pivot) ont augmenté leur vitesse de croissance, elles sont comparables à celles des pivots. Le fait que la vitesse de croissance soit différente

en fonction du type de racine induit des différences de structure des parties conductrices de l'eau dans les racines. Au final, les capacités d'absorption peuvent donc être différentes selon le type de racine et leur répartition, l'architecture racinaire peut avoir une influence sur la quantité et la qualité des prélèvements en eau des plantes.

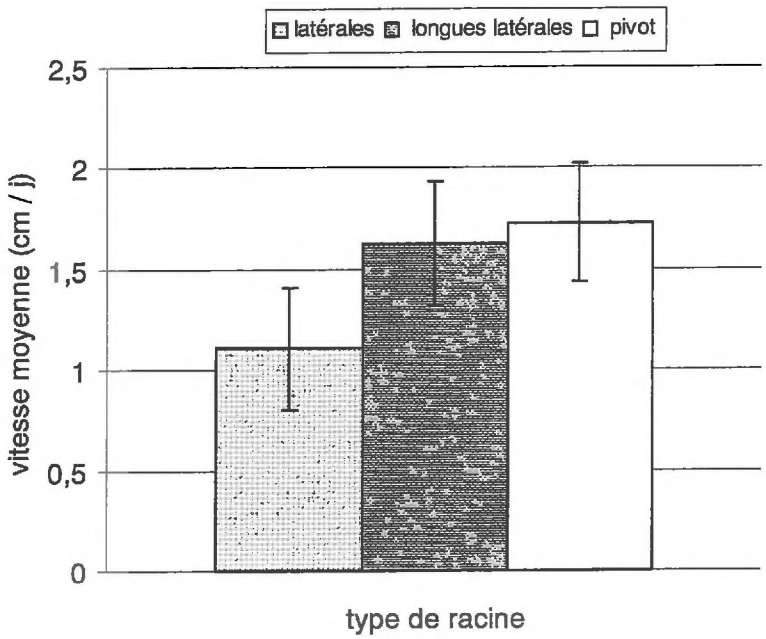


Figure III-4. Vitesse de croissance moyenne pour les différents types de racines (latérales, longues latérales et pivot) et écart type des vitesses.

1.1.2 Profils de densité racinaire

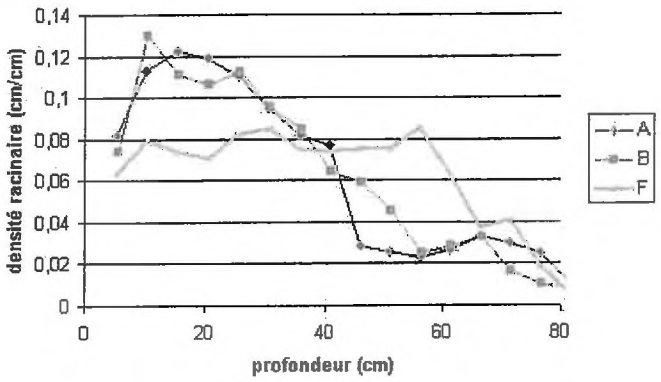


Figure III-5. Profils de densité racinaire pour les systèmes racinaires A, B et F.

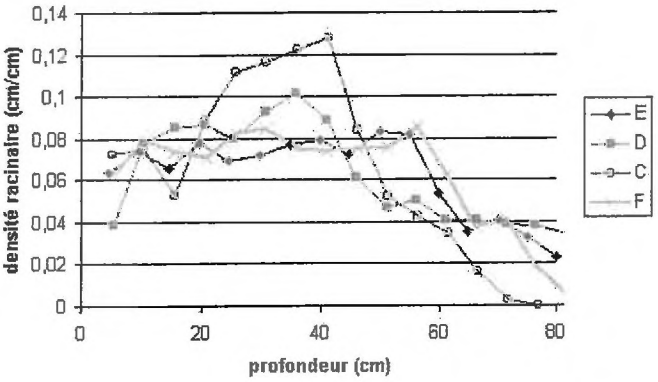


Figure III-6. Profils de densité racinaire pour les systèmes racinaires C, D, E et F.

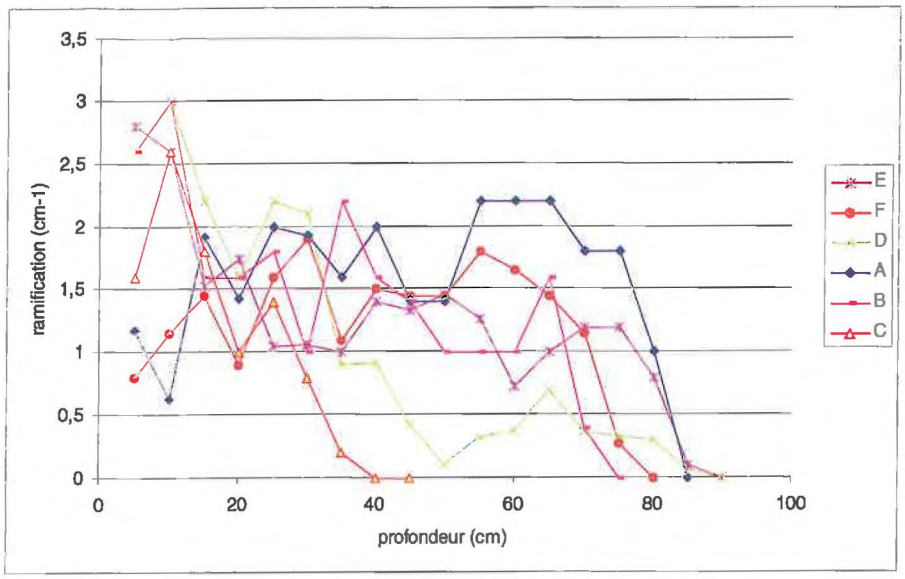


Figure III-7
Profils de densité de ramification pour tous les systèmes racinaires

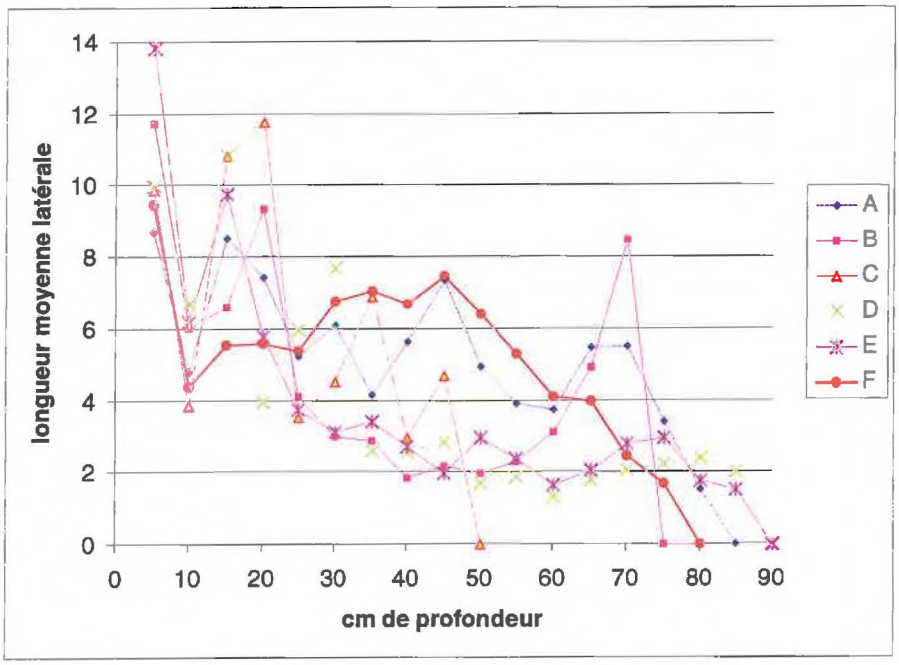


Figure III-8
Profils des longueurs moyennes des latérales pour tous les systèmes racinaires

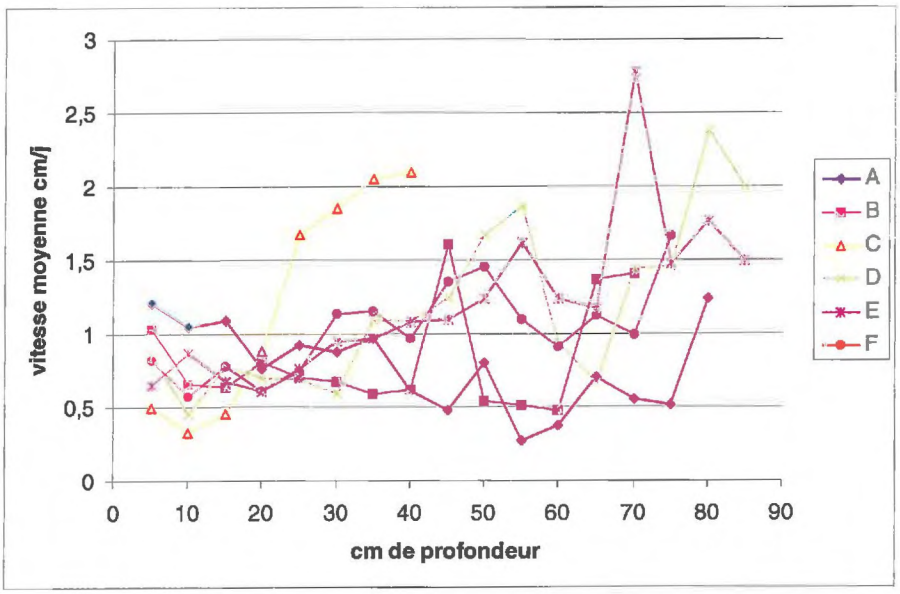


Figure III-9
Profils des vitesses moyennes des latérales pour tous les systèmes racinaires

Les **figures III-5** et **III-6** montrent les densités racinaires par tranches de 5 cm de profondeur. Sur la **figure III-5** sont représentés les systèmes racinaires pivotants A et B en comparaison avec le système fasciculé F. Il est important de souligner que B présente les mêmes caractéristiques que A : forte densité dans la moitié supérieure et diminution importante de cette densité de 40 cm à 80 cm. La moitié supérieure du rhizotron est donc beaucoup plus colonisée par les racines alors qu'avec le système fasciculé F, les racines sont réparties de façon homogène avec la profondeur, avec une chute de la densité à partir de 60 cm de profondeur. Nous avons des profils bien distincts entre ces deux architectures.

La **figure III-6** présente les systèmes racinaires intermédiaires entre les pivotants et les fasciculés en comparaison avec le système fasciculé F. Le système E, très proche d'un système fasciculé a un profil similaire à celui de F sur toute la profondeur. Le système D diffère par une chute de la densité qui commence de 40 à 60 cm mais se maintient plus en profondeur. Le système C présente un profil plus marqué avec augmentation de la densité jusqu'à 40 cm et chute ensuite.

A cette échelle, des différences dans les profils de densités racinaires caractéristiques sont observées entre les différentes architectures racinaires. Elles évoluent entre deux profils extrêmes : d'une part, forte densité dans la moitié supérieure puis chute importante dans la moitié inférieure ; d'autre part, répartition homogène avec la profondeur. Ces deux profils extrêmes peuvent être également associés au type de système racinaire extrême : le système pivotant (arête de poisson) et le système fasciculé (dichotomique).

Si on s'intéresse aux profils de ramifications moyennes par tranches de 5 cm de profondeur (**figure III-7**), ceux-ci sont relativement homogènes avec la profondeur pour tous les systèmes racinaires, oscillant entre 1 et 2 ramifications par cm de 20 à 70 cm de profondeur. Les systèmes A et F ont le même profil. C et D se démarquent par une chute de leur ramification dès 30 cm de profondeur. Les profils de longueurs moyennes des latérales (racines secondaires) par tranches de 5 cm de profondeur (**figure III-8**) pour tous les systèmes racinaires sont également homogènes entre eux ; exception faite pour C qui n'a plus de nouvelles latérales à partir de 50 cm de profondeur. Les profils de vitesses moyennes par tranches de 5 cm de profondeur (**figure III-9**) pour toutes les racines confondues sont aussi homogènes entre eux. Deux caractéristiques principales se dégagent. D'une part, des vitesses constantes jusqu'à 40 cm de profondeur, puis d'autre part une augmentation des vitesses moyennes dans la moitié inférieure des rhizotrons. Ces augmentations de vitesse moyenne

pour les racines profondes sont dues aux croissances enregistrées pendant les expérimentations, quand les plantes ne sont plus irriguées. Par conséquence, elles sont associées au changement brutal du régime hydrique pour la plante passant d'apports non limitants à un stress hydrique. Les conditions de sécheresse semblent ainsi stimuler la croissance des racines profondes. Le système racinaire C se démarque clairement dans chaque profil, sa croissance en réponse à la forte demande évaporative (tout en étant bien irrigué) semble avoir eu des conséquences importantes sur la mise en place de son système racinaire.

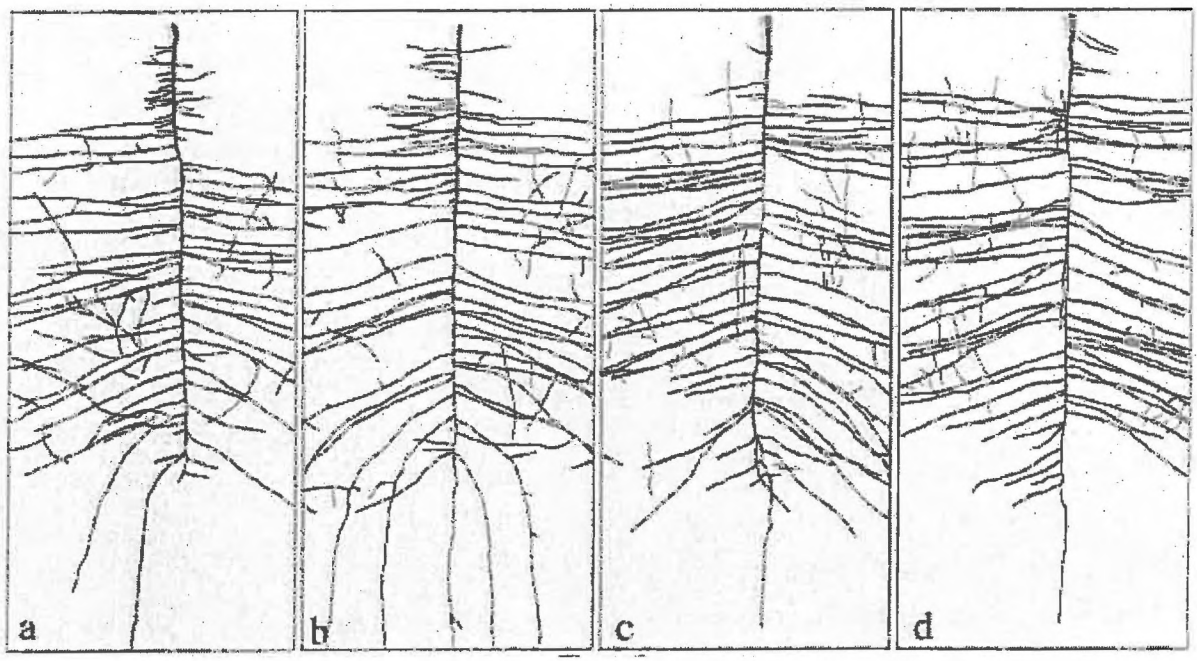
En conclusion, les différents systèmes racinaires se distinguent entre eux par leur organisation spatiale, pour les mêmes caractéristiques de ramification ou de longueur moyenne de racine. Leurs principales différences résident dans l'occupation de l'espace découlant de leur topologie.

1.2 Système racinaire obtenus suite l'expérimentation d'imagerie par rayon X

Les rhizotrons se répartissent sur 50 cm de profondeur et 25 cm de large, les plantes ayant une trentaine de jours. Pour l'imagerie par rayons X, il n'a pas été essayé d'obtenir des architectures différentes. En fait, dans ce contexte, l'objectif était ici de voir l'effet de la structure du sol sur les prélèvements. Le système racinaire est mis en évidence sur l'image par soustraction directe de deux images ; l'image du rhizotron rempli de sol humide avant que les racines colonisent le milieu, avec l'image du rhizotron colonisé par le système racinaire. Par ce procédé, l'architecture pivotante caractéristique des lupins bleu a été obtenue. Il se dégage de l'image résultante que les systèmes racinaires sont similaires. Premièrement, ils présentent une racine pivot et des racines latérales subhorizontales insérées dessus. Deuxièmement, entre les 5 et 10 centimètres de profondeur se présentent une faible densité de racines latérales. Enfin, jusqu'à 30 – 35 cm, la ramification est importante. Pour les systèmes racinaires a et b, le pivot semble même avoir stoppé sa croissance et des latérales prennent le relais de l'exploration dans les derniers 20 cm. Les systèmes racinaires c et d ont une zone apicale de pivot non ramifiée.

Les longueurs de racines pour les plantes se situent entre 7,2 et 8,5 m (7,41m pour le rhizotron a ; 8,5 pour b ; 7,21m pour c et 7,29m pour d). Entre les $8^{ième}$ et $10^{ième}$ jours d'expérimentation du suivi des prélèvements, la longueur des racines a augmenté de ~1,5 à 1,7 m pour les

rhizotrons a et b respectivement. Cette expansion est principalement due aux croissances des latérales, notamment dans la partie inférieure du rhizotron (**Figure III-10**).



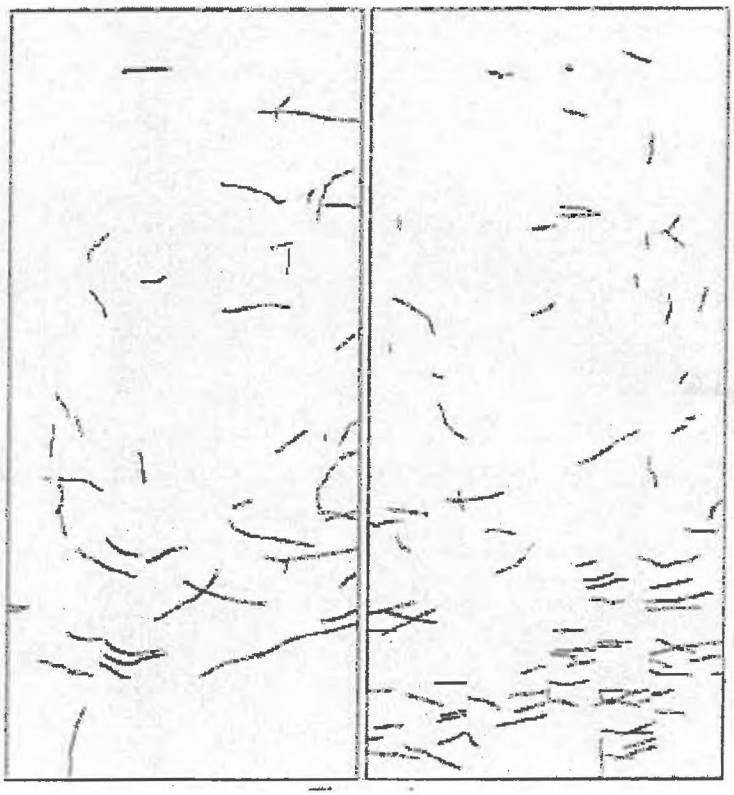


Figure III-10.

En haut : images des systèmes racinaires (a), (b), (c) et (d).

En bas : visualisation de la croissance des racines lors de l'expérience du suivi des prélèvements en eau pour les systèmes racinaires a et b.

2 Extraction racinaire dans un sol sableux et limoneux : Résultats de l'imagerie et de la modélisation.

2.1 Imagerie par transmission lumineuse : résultats qualitatifs dans un milieu sableux.

2.1.1 Images des teneurs en eau

Les images des teneurs en eau ont été obtenues après différentes étapes de traitement : (1) normalisation par rapport à la mire, (2) recalage des images par rapport à l'image de référence, (3) soustraction à l'image de référence et (4) transformation des intensités de gris en teneur en eau grâce à l'étalonnage. Sur les figures résultantes, plus les pixels sont foncés, plus le milieu est sec. Les **figures III-11 et III-12** présentent respectivement deux exemples de séries d'image d'humidité obtenus pour le rhizotron A (système racinaire pivotant) et le rhizotron F (système racinaire fasciculé). Les plus fortes variations de teneur en eau ont lieu le premier jour. Dès la fin de la première journée, il ne reste que très peu d'eau autour des racines comprises dans la moitié supérieure du rhizotron. Si l'on s'intéresse à l'évolution temporelle de la teneur en eau au cours de cette journée, celle-ci diminue d'abord en surface, bien que les racines et l'eau soient présentes sur l'ensemble du profil. Avec le temps le front de faible teneur en eau se déplace progressivement en profondeur. Le système racinaire fasciculé colonisant assez régulièrement l'espace du rhizotron, le front de faible teneur en eau se propage de façon régulière dans l'espace et la zone concerne après 2 jours et demi une relativement grande surface du rhizotron. La **figure III-13** montre le déplacement de ce front en profondeur avec le temps pour les systèmes A et F. D'après la courbe de rétention, le front a été choisi à 1,5 MPa, soit une teneur en eau volumique de 14%. Le premier jour, le front se déplace plus rapidement les quatre premières heures pour A. Toutefois, il atteint comme F une profondeur de 37 cm à la fin de journée, c'est à dire à une vitesse moyenne de 3,7 cm/h pour A et F. Le deuxième jour le front se déplace à une vitesse moyenne plus faible de 0,9 cm/h pour A et de 2,2 cm/h pour F. A la fin de l'expérimentation le front est plus profond de 11 cm pour F par rapport à A.

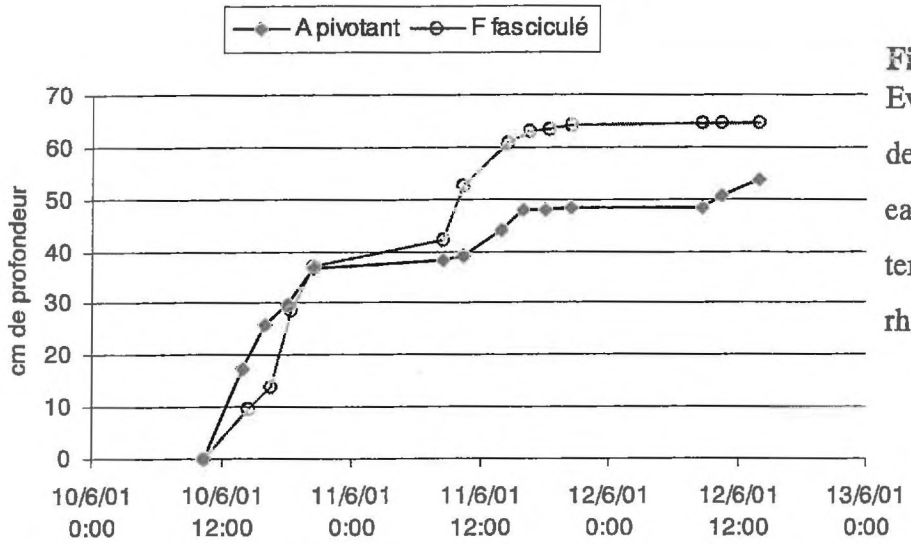


Figure III-13. Evolution du front de faible teneur en eau au cours du temps pour les rhizotrons A et F

La teneur en eau diminue fortement dans la moitié supérieure du rhizotron pour le système racinaire pivotant, là où se trouve la majorité des latérales. On aurait pu s'attendre à ce que la teneur en eau diminue également plus en profondeur malgré une densité racinaire plus faible. En effet, la zone du front de faible teneur en eau n'englobe pas toute la zone colonisée par le système racinaire. Le quart inférieur du rhizotron accueille la partie apicale du pivot, mais l'intensité lumineuse reste très élevée dans cette zone dénotant une forte teneur en eau. Les séries d'images montrent distinctement les différences d'évolution de la localisation de la teneur en eau suivant la localisation des racines.

2.1.2 Images des potentiels matriciels

Les images du potentiel ont été obtenues en transformant les images d'humidité par la courbe de rétention du milieu pixel par pixel. Les **Figures III-14 et III-15** montrent les résultats obtenus. Plus les pixels sont foncés plus le potentiel est élevé et plus l'eau est disponible pour la plante.

Les images du potentiel matriciel présentent un contraste plus important que pour celles de l'humidité. Ceci est dû aux propriétés texturales du sol à dominance sableuse. Le potentiel diminue brutalement une fois que la teneur en eau atteint une valeur limite, correspondant sur la courbe de rétention à la zone de forte variation de potentiel pour une faible variation de teneur en eau. Pour le système racinaire fasciculé F, la diminution de la disponibilité de l'eau se répartie de façon assez diffuse dans l'espace et dans le temps le long du système racinaire.

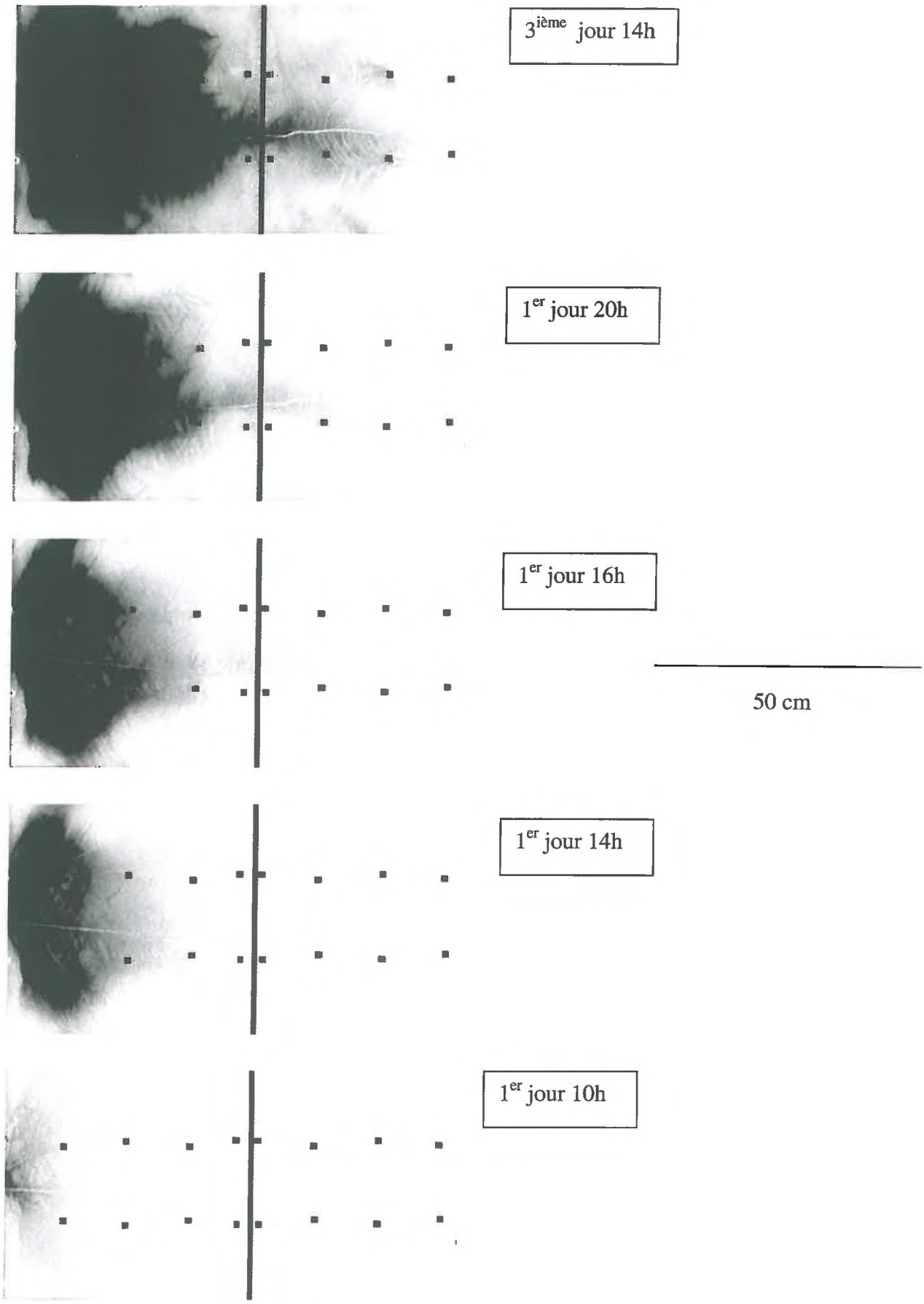


Figure III-11. Rhizotron A, système racinaire pivotant, images des humidités

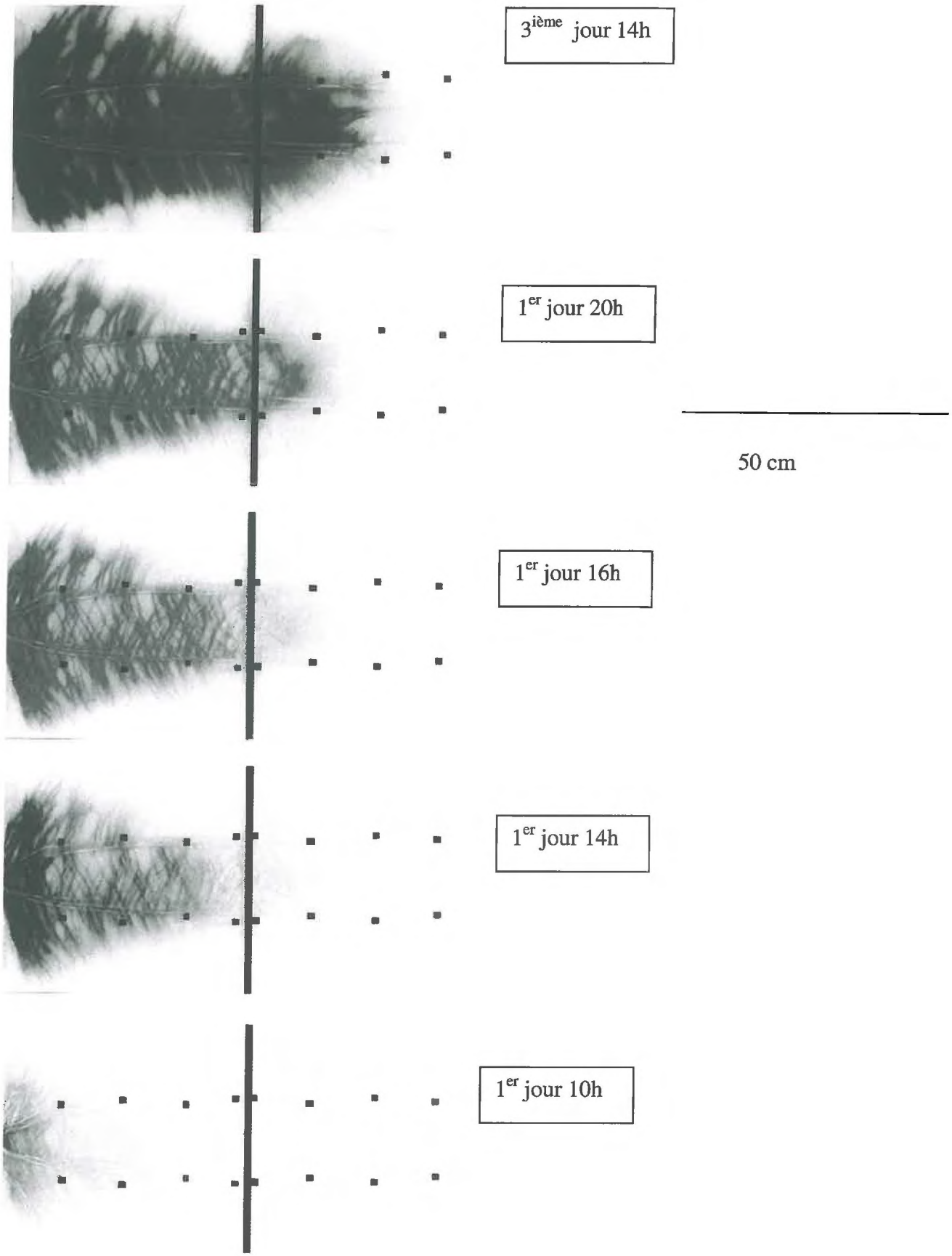


Figure III-12. Rhizotron F, système racinaire fasciculé, images des humidités

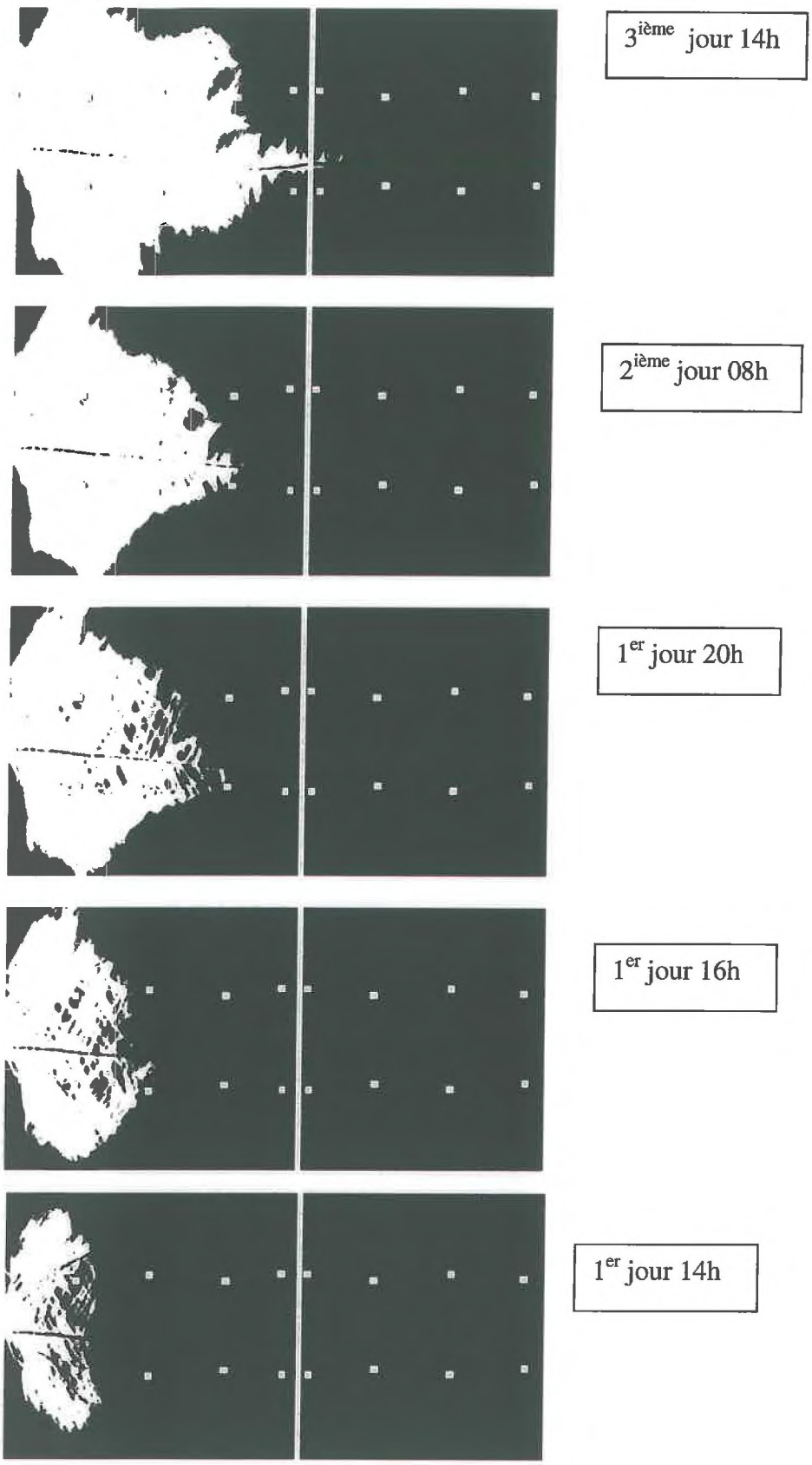


Figure III-14. Rhizotron A, système racinaire pivotant, images des potentiels

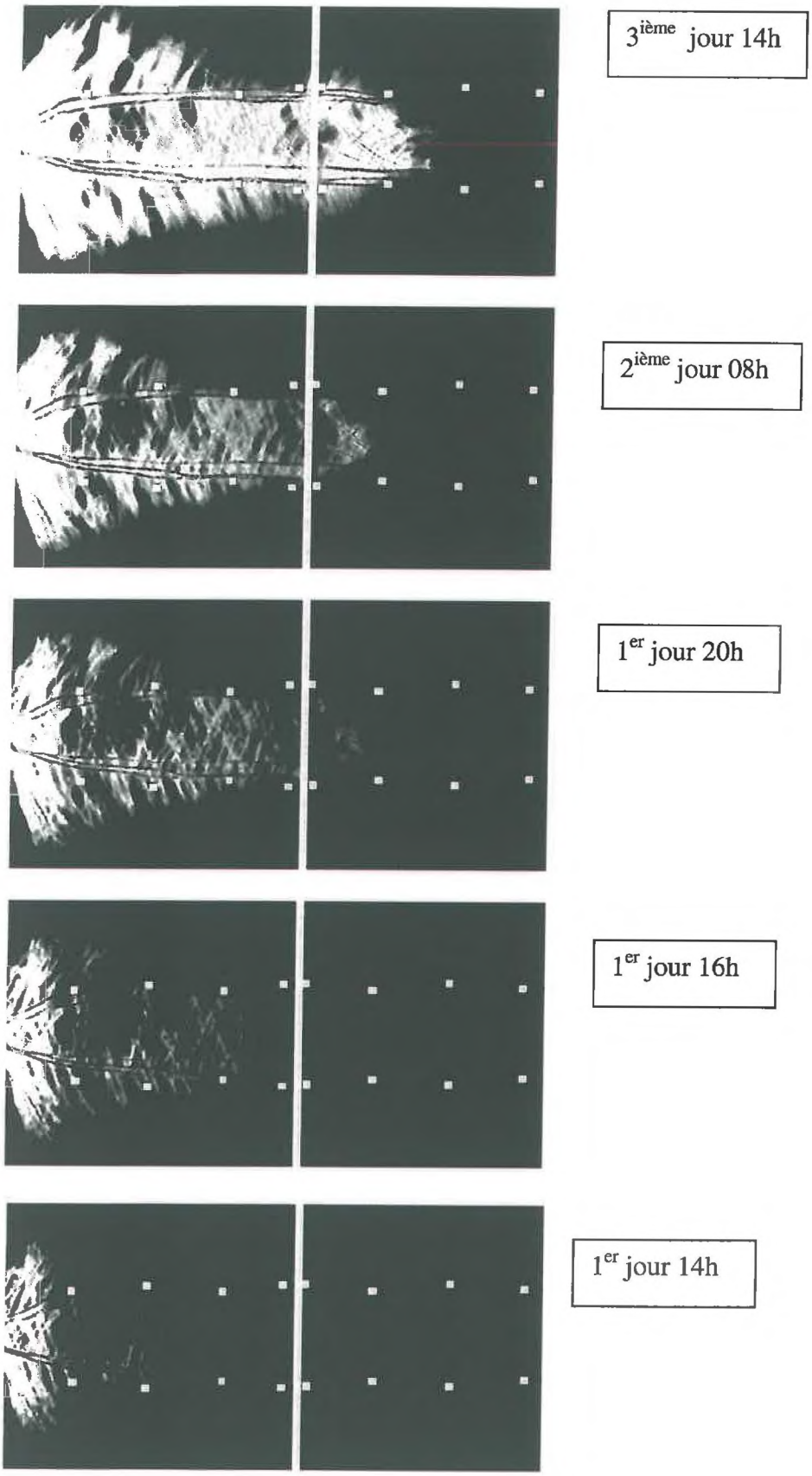
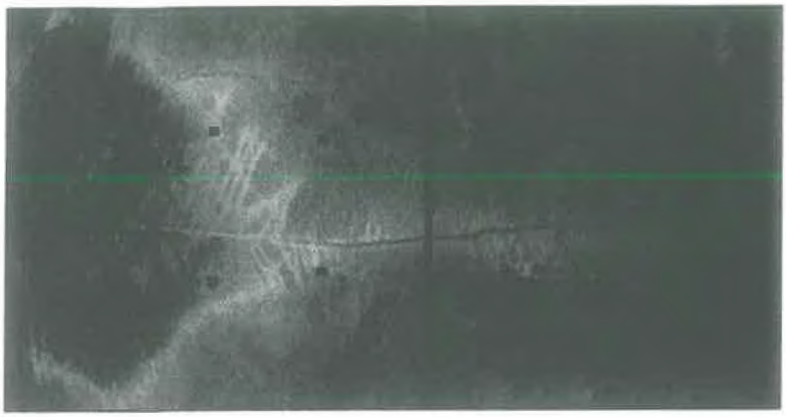
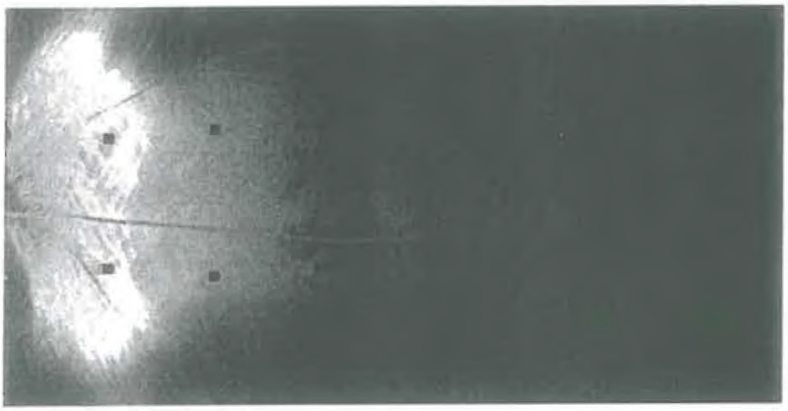


Figure III-15. Rhizotron F, système racinaire fasciculé, images des potentiels

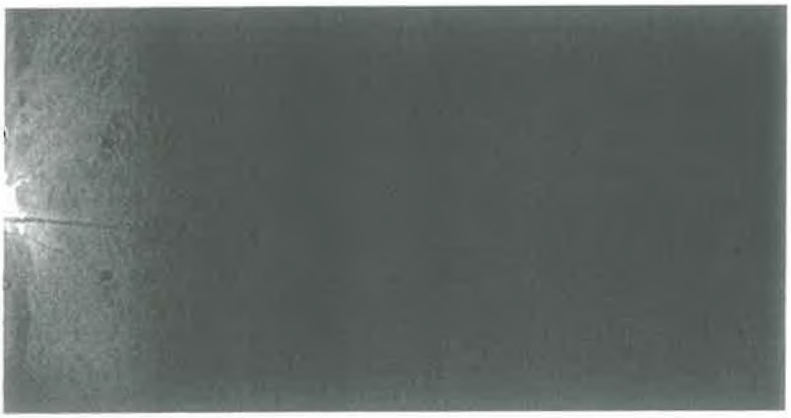


Jour 1 : 16h – 20h

Jour 1 : 14h – 16h



Jour 1 : 10h – 14h

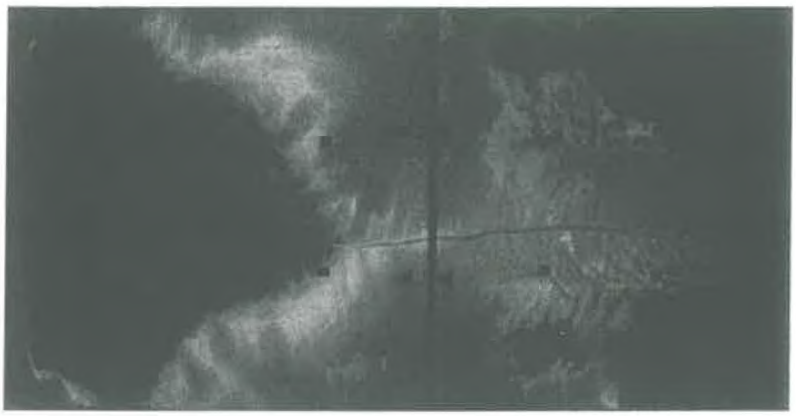


Jour 1 : 8h – 10h

Rhizotron A, système racinaire pivotant, 1er jour, différence d'images d'humidité.
(Figure III-16)

Jour 3 : 8h – 14h

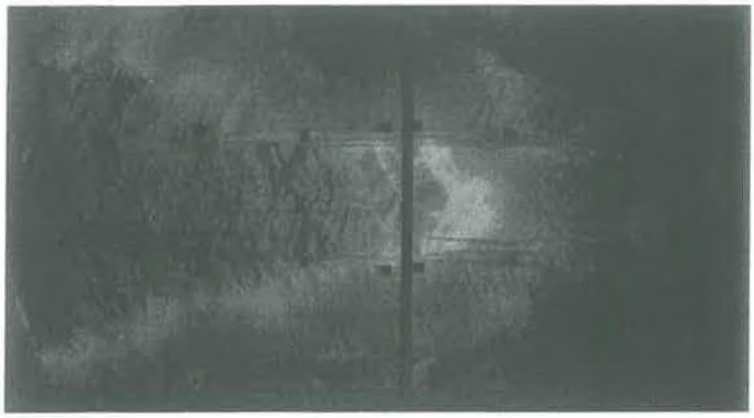
Rhizotron A, système racinaire pivotant, 3^{ième} jour 8h-14h



Jour 2 : 8h – 20h

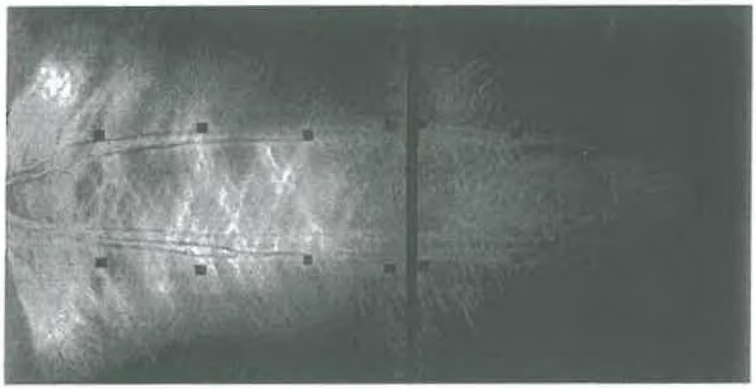
Rhizotron A, système racinaire pivotant, 2^{ième} jour 8h-20h

Figure III-16. Images des variations de stock d'eau dans le rhizotron A sur différents intervalles de temps.

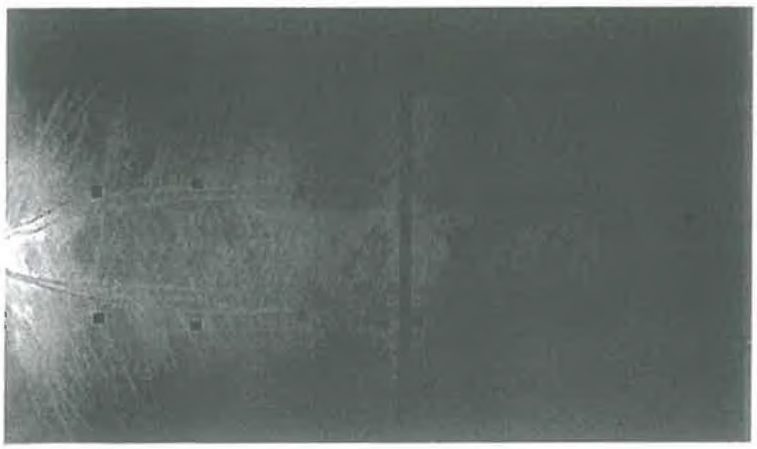


Jour 1 : 16h – 20h

Jour 1 : 14h – 16h



Jour 1 : 10h – 14h

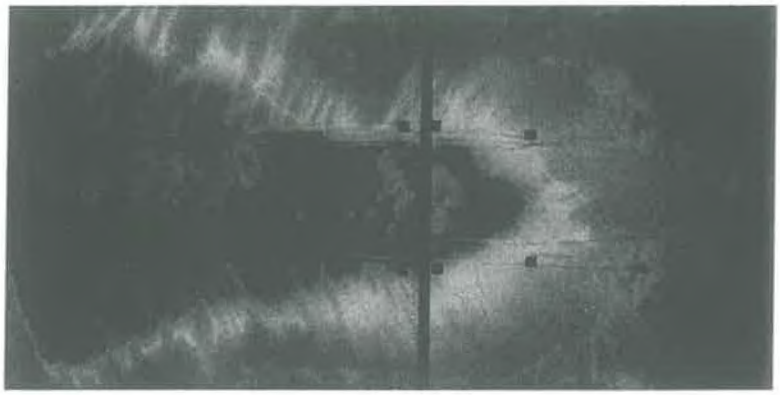


Jour 1 : 8h – 10h

Rhizotron F, système racinaire fasciculé, 1er jour, différence d'images d'humidité.
(Figure III-17)

Jour 3 : 8h – 14h

Rhizotron F, système racinaire fasciculé, 3^{ième} jour 8h-14h.



Jour 2 : 8h – 20h

Rhizotron F, système racinaire fasciculé, 2^{ième} jour 8h-20h.

Figure III-17. Images des variations de stock d'eau dans le rhizotron F sur différents intervalles de temps.

Dans le cas du système racinaire pivotant, la chute du potentiel est très localisée dans la moitié supérieure du rhizotron. De plus, elle s'étale plus en largeur avec des variations nettement plus marquées.

2.1.3 Images des variations de stock d'eau

Dans ce contexte d'étude, l'hypothèse que les variations de teneur en eau sont exclusivement dues aux prélèvements racinaire a été considérée. De ce fait, l'image des prélèvements est obtenue en soustrayant, pixel par pixel, deux images consécutives dans le temps. La différence de teneur en eau estimée est alors attribuée aux prélèvements intégrés sur le pas de temps considérée. Ainsi, ces images permettent de localiser précisément l'endroit où les prélèvements ont eu lieu. La **figure III-16** présente la distribution des prélèvements dans le rhizotron A pour différents intervalles de temps du 1er jour, sur la totalité du 2^{ième} jour et sur la demi-journée du 3^{ième} jour. Il est important de noter que sur les deux derniers jours, les prélèvements étaient trop faibles pour effectuer l'analyse sur des intervalles de temps plus petits. Concernant les résultats obtenus le premier jour, la figure montre que les racines prélèvent d'abord dans les zones les plus proches du collet. Cette zone s'étend ensuite latéralement et en profondeur en devenant de moins en moins diffuse. On voit que les prélèvements sont très localisés dans l'espace. Au départ, alors que les racines sont présentes partout, ce n'est qu'une faible proportion d'entre elles, par ailleurs voisines les unes des autres, qui prélèvent l'eau de façon importante. Les zones de prélèvements maximales se déplacent le long du système racinaire en accord avec l'épuisement de la teneur en eau locale. Cette observation est liée à la forte chute de la conductivité hydraulique avec la chute de la teneur en eau. D'un autre côté, il est relativement étonnant de voir que le deuxième et le troisième jour, il n'y a pas de pixels qui « s'allument » autour de la racine pivot et de ses latérales situées dans la moitié inférieure du rhizotron, alors que les racines sont présentes et l'eau disponible. A ce niveau de profondeur, les racines étant les plus jeunes, il est possible que leurs vaisseaux conducteurs ne soient pas complètement matures et par conséquent que la conductivité axiale des racines soit limitante. Ceci pourrait expliquer en outre les prélèvements faibles dans la partie apicale du système racinaire.

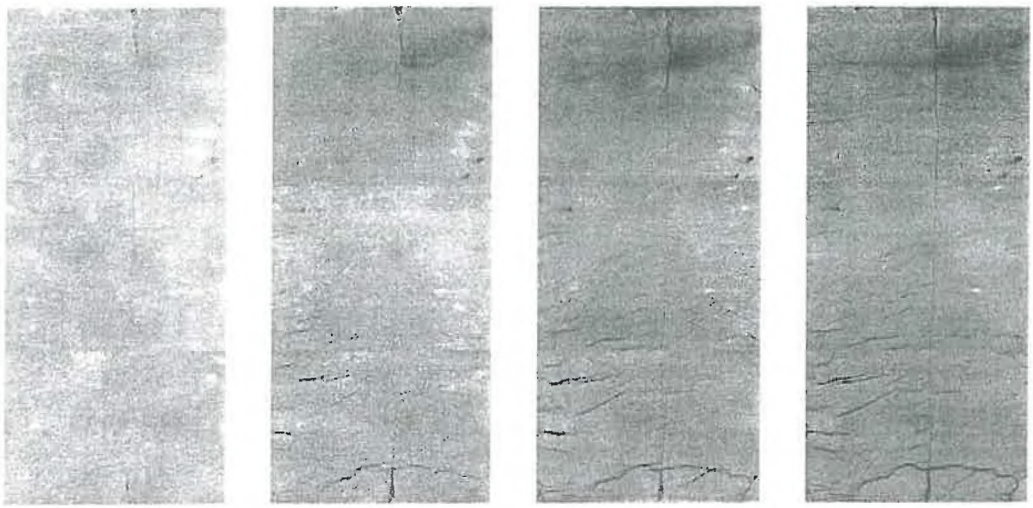
La **figure III-17** montre les prélèvements obtenus pour le rhizotron F sur les mêmes intervalles temporels. On retrouve les mêmes tendances de prélèvement, aux exceptions notables que la zone de prélèvements est plus étendue et que les parties apicales les primaires sont capables de prélever l'eau de manière plus importante.

2.2 Imagerie par rayons X : résultats qualitatifs sur le prélèvement dans un sol limoneux.

2.2.1 Description de l'évolution générale.

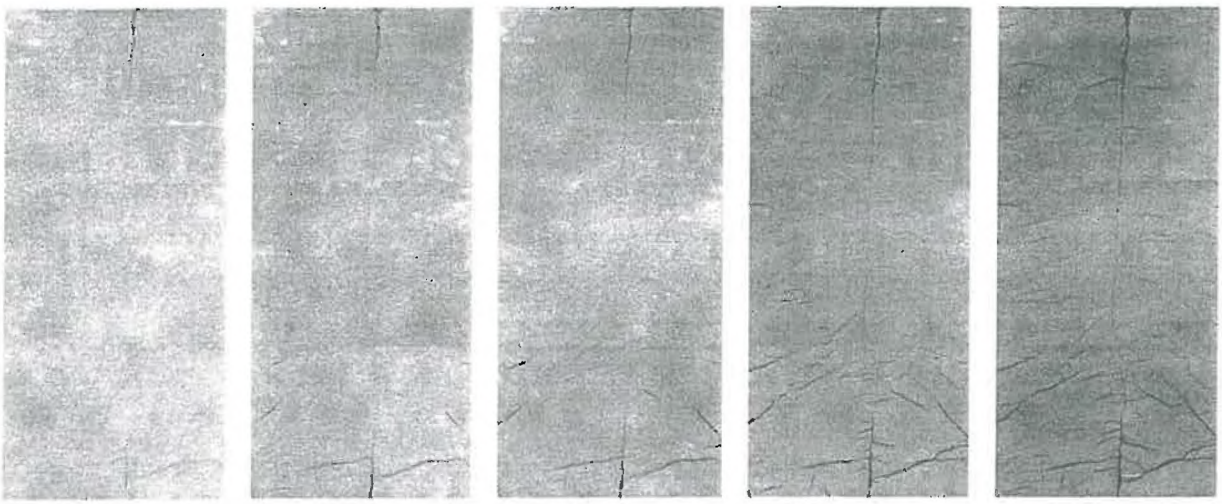
Sur la **figure III-18** sont présentées les images obtenues après normalisation par rapport aux différentes épaisseurs d'aluminium et soustraction avec l'image de référence (image du rhizotron colonisé par le système racinaire avec une teneur en eau proche de la capacité au champ) pour les rhizotrons c et d. Plus les pixels sont foncés, plus le milieu est sec. Il apparaît que les images sont aléatoirement bruitées. Cet aspect non prévisible du bruit empêche l'application d'une correction systématique, visant ainsi à supprimer l'essentiel des « ombres ». L'origine de ce bruit est probablement due à un problème de dégradation interne du scanner utilisé pour la lecture des plaques ayant enregistré les rayons X transmis à travers le rhizotron. En effet, des tests montrent que différentes expositions aux rayons X de plaques sans objet entre la source et les plaques de lecture, scannées dans différentes orientations dans le scanner ne donnent pas d'images symétriques ou décalées. Le problème ne vient donc pas des plaques de lecture, ni de la source. De plus, les variations quotidiennes de teneur en eau sur l'épaisseur du rhizotron correspondent à moins de 1 mm d'eau (sur la période de 9 jours, un rhizotron perd en moyenne 2 mm d'eau), ce qui est très faible par rapport au centimètre de matière traversée par les rayons X. Cela se traduit par une faible variation d'intensité de gris qui, de plus, est du même ordre de grandeur que le bruit. Ce bruit correspond à environ 10% de teneur en eau volumique (1 mm d'eau). Même si les teneurs en eau entre le début et la fin d'expérience correspondent à des épaisseurs de quelques mm d'eau extraits, la quantification de la cinétique de prélèvement pose ici un réel problème.

Pour les rhizotrons c et d, on observe un obscurcissement général des images avec le temps. Il n'y a pas de zone bien distincte de prélèvements. On peut quand même observer une diminution plus importante de la teneur en eau qui a lieu d'abord dans la partie supérieure du rhizotron, puis au fond. Au final, la partie centrale est la zone la plus claire. Ici, l'hétérogénéité de teneur en eau liée à l'extraction d'eau par les racines, si elle existe dans le cas de ce sol limoneux, n'apparaît pas clairement et est peut être noyée dans le bruit des images. On peut quand même supposer qu'il n'existe probablement pas dans ce sol limoneux de gradients de teneurs en eau tels que ceux observés précédemment dans le sable. En soustrayant les images successives dans le temps, on ne fait pas apparaître de façon



Jour 1 4 7 9

Rhizotron d



Jour 1 3 4 8 10

Rhizotron c

Figure III-18. Images des teneurs en eau obtenues par les rayons X des rhizotrons c et d. Plus les pixels sont foncés, plus le milieu est sec.

significative de front de prélèvement qui se déplace en profondeur contrairement à la transmission lumineuse. En effet, dans ce dernier cas, les plantes étaient plus âgées, l'épaisseur du sol est environ 2 fois plus faible, et le sable présente des propriétés hydrodynamiques très différentes en regard du sol limoneux. L'ensemble de ces différents arguments va dans le sens que l'absence d'observation de gradient n'est pas seulement due aux défaillances techniques du scanner.

2.2.2 Mise en évidence des variations de contact sol – racine

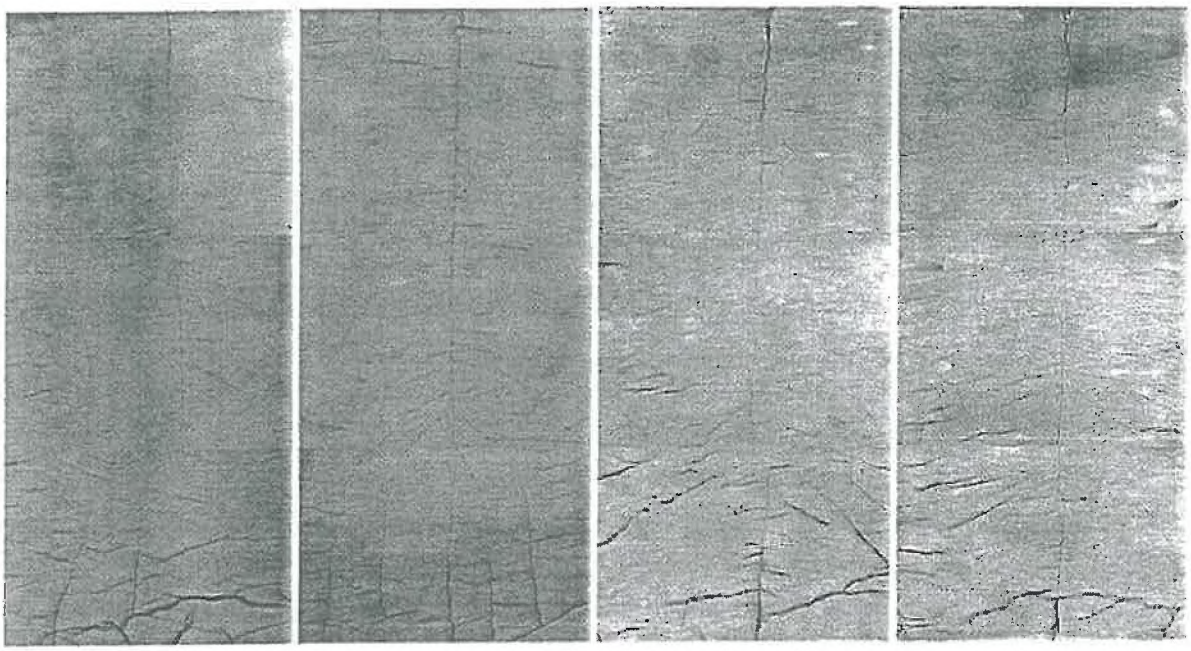


Figure III-19. Images des teneurs en eau après 10 jours de prélèvement par la plante pour les 4 rhizotrons : a, b, c et d.

Sur les images de la **figure III-18**, on voit également apparaître des formes noires au cours du temps. Elles sont associées à une « perte » de matière dans cette zone (chute de la masse volumique). Sur la **figure III-19** se trouvent les images des 4 rhizotrons obtenues après 10 jours de transpiration sans apport d'eau. On peut distinguer différentes formes qui apparaissent dans chacun des rhizotrons :

(1) le long de la racine pivot. Proche de la surface, cette marque est plus sombre et large, elle correspond à une fissure qui s'est développée le long du pivot ;

(2) des traces noires qui correspondent à la croissance de racines pendant l'expérimentation ;

(3) des traces noires qui apparaissent le long de racines déjà présentes au début de l'expérimentation ;

(4) et des fissures qui se développent soit le long d'une racine, soit perpendiculairement dans les 10 derniers centimètres du rhizotron.

Ne disposant que de ces images, on ne peut émettre que des hypothèses pour expliquer l'apparition de telles traces sur les images. Les traces qui semblent correspondre à la croissance de nouvelles racines s'expliquent par le fait que les racines, en grandissant, écartent les particules de sol et créent une zone de plus faible densité volumique laissant passer plus de rayons X. Les traces le long des racines déjà présentes pourraient s'expliquer par le fait que ce sol contient de l'argile (28%), provoquant un retrait du sol lors du dessèchement par extraction racinaire. En allant plus loin dans les hypothèses, on peut supposer qu'en premier lieu, alors que la plante ne subit pas de stress hydrique, le sol se rétracte légèrement, la racine peut, en parallèle et de façon indépendante, augmenter de diamètre par croissance radiale. Dans un second temps, l'eau devenant limitante et l'extraction racinaire plus difficile, non seulement le sol continue de se rétracter, mais la racine peut, elle aussi, se contracter et diminuer de diamètre, augmentant le phénomène. Les rayons X traverseront alors plus intensément cette zone où il y a moins de matière. Ces images soulèvent la question de l'importance du contact sol – racine sur les prélèvements en eau dans un matériau susceptible de retrait. Les images montrent qu'à partir d'un certain temps de prélèvements d'eau par les racines (variable selon la texture et la structure du sol), sans apport d'eau dans le milieu, il existe des endroits où le contact sol – racine ne s'opère plus. A ce moment les résistances du transfert de l'eau du contact sol – racine doivent donc être très élevées par rapport aux autres résistances dans le système et donc amplifier le phénomène de sécheresse que subissent les racines. Dans l'expérimentation avec la transmission lumineuse, le pourcentage d'argile du milieu est très faible (1,5%), ce qui évite tout phénomène de fissuration visible.

2.2.3 Résultats quantitatifs des teneurs en eau dans le sol limoneux

La qualité des résultats du rhizotron d étant trop faible, les images n'ont pas été traitées plus avant. Pour les 3 autres rhizotrons, des images suffisamment espacées dans le temps (2, 5, 7 et 8 jours) afin de mettre en évidence des différences significatives de teneur en eau ont été traitées en appliquant la relation d'étalonnage aux images normalisées par rapport aux

références en aluminium. Les trois rhizotrons montrent une tendance similaire (**Figure III-20**) : un dessèchement progressif dans le temps réparti de façon uniforme sur toute la hauteur du rhizotron. Pour le rhizotron a, la diminution de teneur en eau est plus importante à partir de 30 cm de profondeur. Pour le rhizotron b, cette diminution plus marquée commence vers 17 cm de profondeur. Pour le rhizotron c, la partie supérieure (jusqu'à 20 cm de profondeur) est le siège d'une plus importante diminution d'humidité. Ces zones de plus forte diminution d'humidité ne correspondent pas aux zones de plus fortes densités racinaires qui se trouvent au centre des rhizotrons. Mais ces résultats sont fondés sur l'hypothèse que la teneur en eau initiale est uniforme dans le rhizotron. Or, cette hypothèse ne peut pas être vérifiée. A cause de la faible précision de ces mesures, les variations de teneur en eau dans les rhizotrons, au temps initial, doivent être inférieures à la limite de détection du système : <10% de teneur en eau volumique.

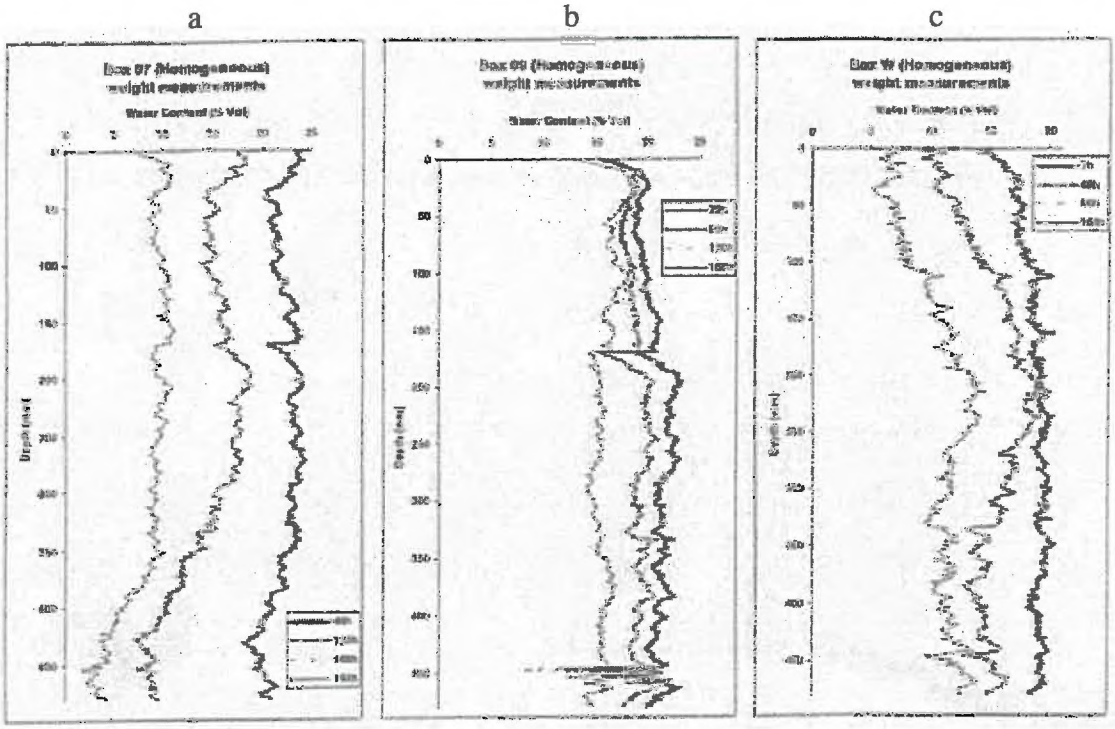


Figure III-20. Profils de prélèvements pour les rhizotrons a, b et c pour 4 heures consécutives.

2.3 Résultats de la modélisation des prélèvements en eau dans un sol limoneux

Les transferts d'eau dans le sol et la plante, ainsi que les prélèvements ont été simulés à l'aide des propriétés hydrodynamiques du sol limoneux utilisé dans les expérimentations. La

géométrie du milieu correspond à celle du rhizotron : 1 cm d'épaisseur, 50cm de hauteur et 25cm de large. Celui-ci est colonisé par un système racinaire dont les propriétés géométriques et hydrauliques correspondent à celles d'un système racinaire pivotant de lupin âgé d'un mois. La période de simulation s'étale sur 5 jours. On impose une transpiration de $8{,}9.10^{-4}$ cm^3/s. Les images des teneurs en eau simulées du sol (**figure III-21**) correspondent aux images obtenues en fin de journée (avant que le débit imposé au collet ne chute) ; et ceci pour les 5 jours simulés, sauf pour la première image qui correspond à une heure de prélèvement simulé. Sur ces images simulées on n'observe pas de formation d'un front très marqué des faibles teneurs en eau évoluant au cours du temps. La teneur en eau totale diminue de façon régulière au cours du temps (**figure III-22**), mais à l'intérieur du rhizotron, les variations maximales simulées sont de l'ordre de 10% de teneur en eau volumique. Ces 10% correspondent à la limite de détection de l'imagerie à rayons X, expliquant ainsi l'absence de mise en évidence expérimentale d'une zone nette de prélèvements privilégiés. Dans les simulations, les prélèvements les plus intenses sont d'abord localisés dans les 20 premiers centimètres, puis le quatrième et cinquième jour, majoritairement aux profondeurs de 20 - 40 cm (Cf les profils d'humidité à la **figure III-20**). Au cinquième jour le dessèchement autour des racines est peu marqué.

Ce faible gradient de teneur en eau dans le rhizotron observé dans la journée est encore plus faible le lendemain matin, après redistribution de l'eau dans le rhizotron pendant la nuit, quand la plante ne prélève pas d'eau (débit imposé au collet nul) : **figure III-24**. Le potentiel au collet calculé le « matin » est le potentiel avant le début de la phase de transpiration. Il peut être assimilé au potentiel de base : sur les cinq jours il reste très bas et n'augmente que très légèrement le dernier jour. La plante arrive à se mettre en équilibre hydrique avec le sol pendant la nuit, et au matin les gradients de potentiels du sol à la plante doivent devenir très faibles voire nuls.

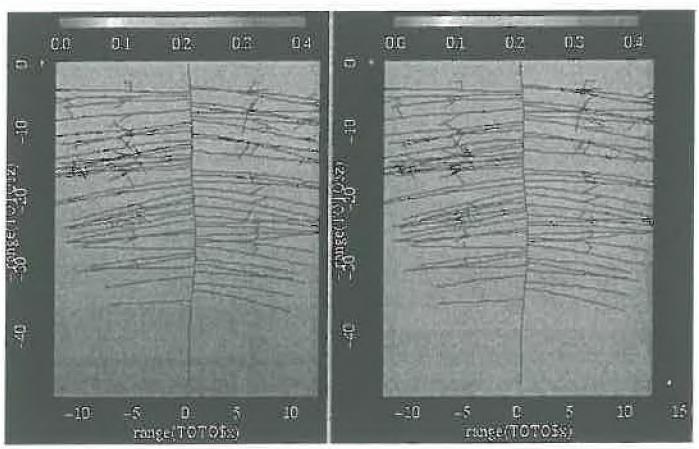


Figure III-24.
Images des simulations des teneurs en eau dans un sol limoneux. Les images correspondent à 12h et 24h.

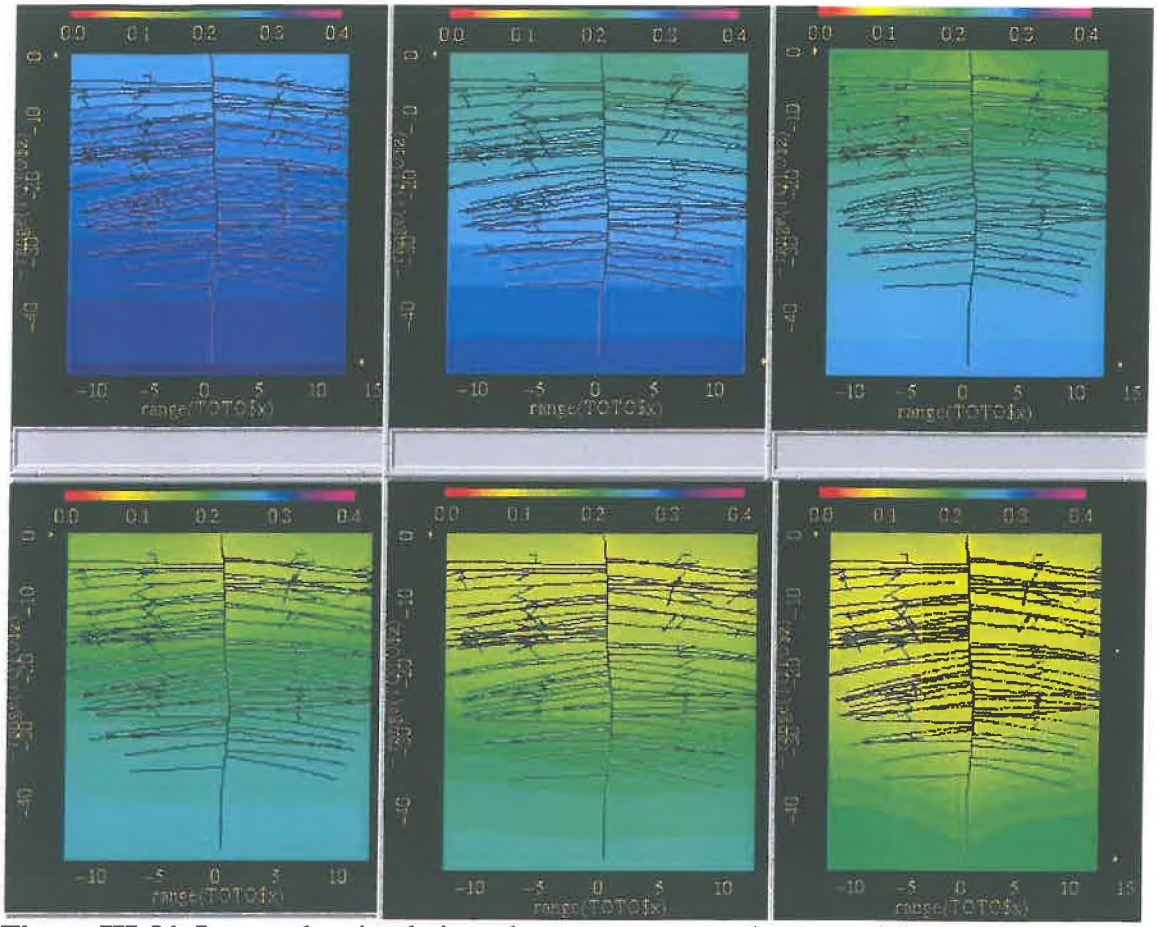


Figure III-21. Images des simulations des teneurs en eau dans un sol limoneux. Les images correspondent à 1h, 11h, 35h, 59h, 83h, 108h.

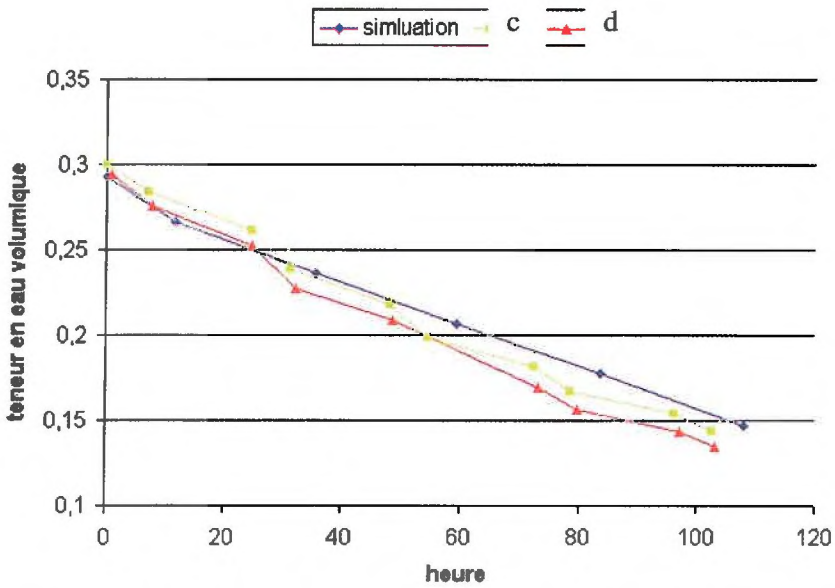


Figure III-22. Evolution de la teneur en eau totale pour la simulation et les expériences avec les rhizotrons c et d.

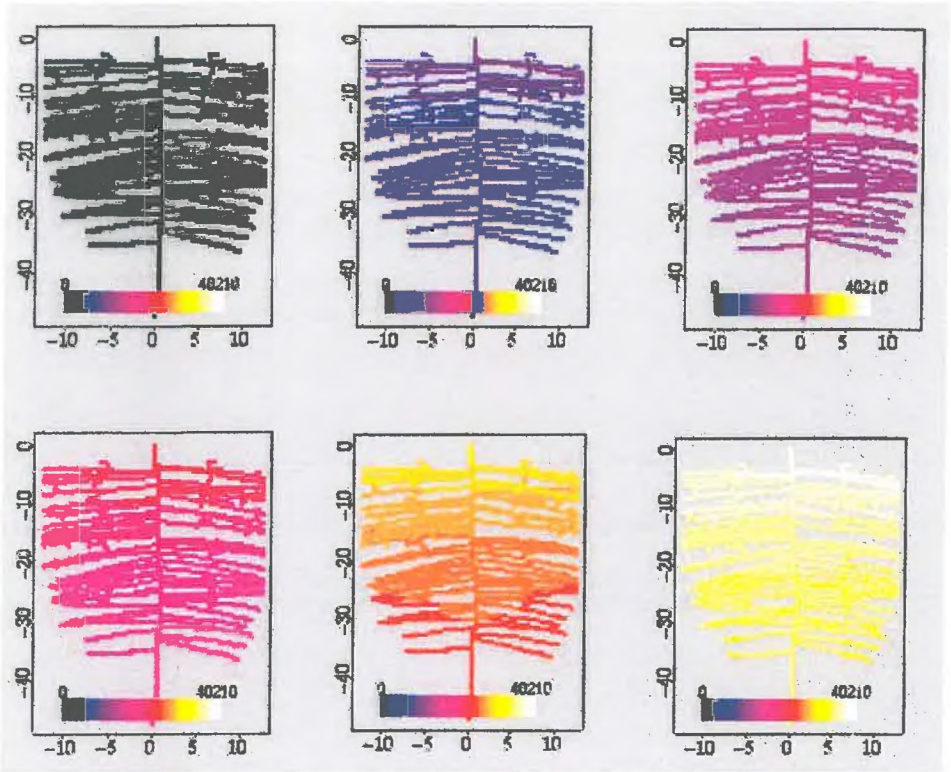
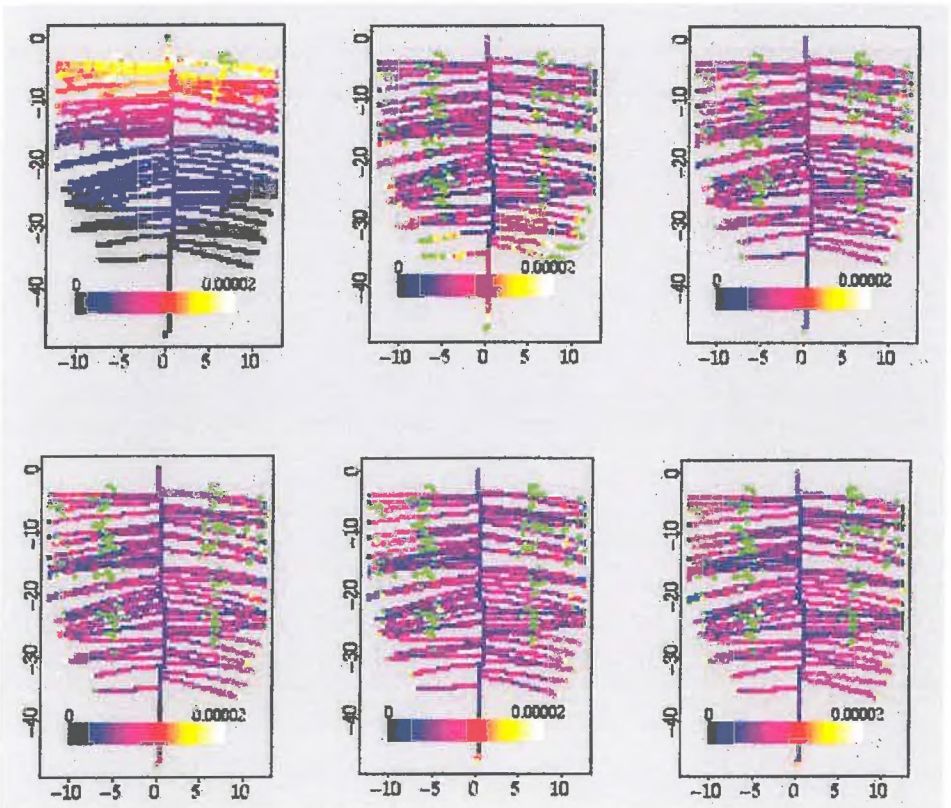


Figure III-25. Images des simulations des potentiels hydriques (cm) des racines dans un sol limoneux. Les images correspondent à 1h, 11h, 35h, 59h, 83h, 108h.



La couleur verte correspond aux valeurs de flux supérieures à 2.10^{-5} cm/s. Elle se situe sur les racines tertiaires.

Figure III-26. Images des simulations des flux d'eau (cm^3 d'eau/s/cm^2 de racine) dans les racines dans un sol limoneux. Les images correspondent à 1h, 11h, 35h, 59h, 83h, 108h.

Au niveau des potentiels xylémiens (**figure III-25**), les gradients dans la plante sont comme ceux présents dans le sol, c'est à dire faibles. A la fin du premier jour, de l'extrémité du pivot au collet le potentiel passe de –2,5 bars à –12 bars, le deuxième de –11,4 à –18 bars, le troisième de –18 à –24 bars. La plante atteint à ce moment le potentiel minimum que le lupin peut atteindre selon les valeurs trouvées dans la littérature. Mais la simulation donne des potentiels de –25 à –31 bars le quatrième jour et de –33 à –40 bars le cinquième jour. Au niveau des flux dans les racines (**figure III-26**) : le comportement des racines est identique à la fin des 5 jours de simulation : les prélèvements se font de façon relativement hétérogène le long des racines secondaires et les flux maximums simulés se situent au niveau des racines tertiaires. Expérimentalement, les variations de teneurs en eau dans les rhizotrons étaient également homogènes au cours des cinq premiers jours de prélèvements. Mais les simulations indiquent que les valeurs des potentiels que les racines atteignent sont très faibles et n'ont pas été observées d'après la littérature. D'un côté, nous avons donc des variations de teneurs en eau du sol qui varient de façon identique selon les expériences et la modélisation, mais les potentiels racinaires de la simulation sont beaucoup trop bas. La maquette du système racinaire simulé doit présenter un nombre de racines inférieur à la réalité, ce qui, pour les mêmes prélèvements, abaissent plus les potentiels racinaires.

En conclusion, les propriétés hydriques de ce sol limoneux ainsi que la colonisation racinaire font que la phase d'approvisionnement en eau du sol vers la racine ne devient pas rapidement limitante, ce qui est le cas avec le sol sableux comme nous l'avons vu lors de la phase expérimentale. Le sol limoneux tamponne les variations de teneurs en eau dans le sol. Cela se traduit par le maintient des gradients de potentiels hydriques dans le sol au cours du temps, et donc par le maintient des prélèvements totaux. Cette homogénéité se retrouve dans les racines avec des flux relativement constants dans le temps.

3 Influence des différentes morphologies de systèmes racinaires sur les prélèvements en eau.

3.1 Etude à l'échelle du rhizotron

3.1.1 Comparaison de la transpiration à l'échelle du rhizotron

Le tableau donne les transpirations moyennes (en g/h) pendant les deux jours et demi de suivi :

Plante	C	B	A	D	E	F
Transpiration (g/h)	5,12	5,5	6,76	6,95	7,14	7,46
Surface foliaire (cm^2)	302,88	330,8	421,27	461,88	495	517

Tableau 8 : Transpiration et surface foliaire des différentes plantes.

Ces valeurs ont été calculées à partir des résultats de la méthode par transmission lumineuse. L'ouverture supérieure des rhizotrons ayant été recouvert d'un film plastique empêchant toute évaporation de l'eau, on peut assimiler la perte d'eau mesurée à la transpiration seule. Ces valeurs de transpiration présentent une corrélation positive avec les surfaces foliaires (**figure III-27**).

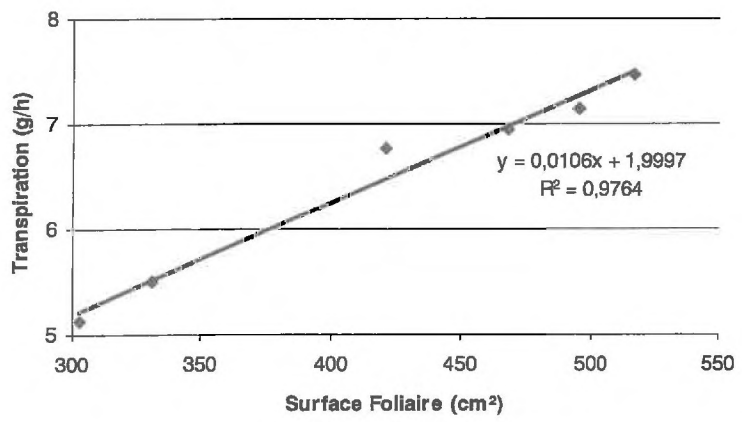


Figure III-27. Régression linéaire entre la transpiration et la surface foliaire pour chaque plante.

L'ordre de grandeur de transpiration d'une herbacée en condition de bonne alimentation hydrique est de 0,5 à 2 l/j (soit 21 à 83 g/h). On trouve dans la littérature (**Henson, Jensen** et al. 1989), que le lupin bleu bien alimenté en eau, âgé de 50 à 65 jours et cultivé en pot, transpire de 29 à 37,5 g/h. Ici, l'ordre de grandeur des transpirations moyennes totales, pour des plantes âgées d'environ 50 jours est beaucoup plus faible. Ceci est à relier au stress hydrique qu'a pu induire le milieu de culture sableux des rhizotrons, présentant une faible épaisseur (4mm). La réserve en eau de ce milieu est très inférieure par rapport à une culture au champ. Si on considère la répartition de la transpiration sur les 3 jours, la valeur faible de transpiration moyenne s'explique par le fait que la transpiration qui chute très fortement dès le 2^{ième} jour, passant de 20,3 g/h ±4,2 en moyenne pour tous les rhizotrons le premier jour à 6,9 g/h ±0,7 le deuxième jour. Le troisième jour, la transpiration chute de nouveau avec une moyenne de 3,6 g/h ± 0,9.

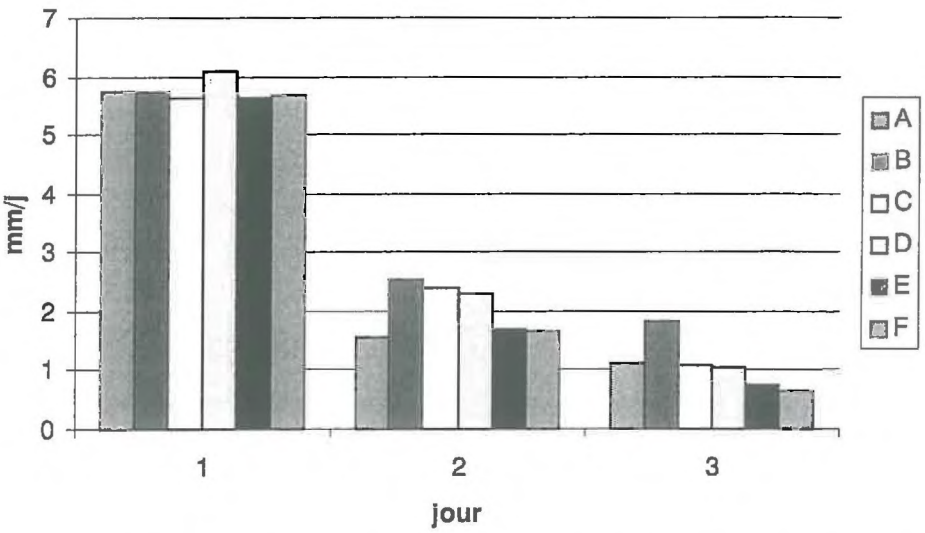


Figure III-28. Transpiration moyenne journalière par unité de surface évaporante pour chaque plante et pour les 3 jour de mesure.

Les transpirations moyennes journalières par unité de surface évaporante, sachant que les lupins sont amphistomatiques (stomates présents sur les faces inférieure et supérieure), sont représentées sur la **figure III-28**. Le premier jour les plantes transpirent au maximum correspondant à la demande climatique (qui est de l'ordre de 5,6 mm/j), l'offre du sol / racines apparaît comme non limitante, et il y a peu de différence entre plantes (excepté D). Le deuxième et troisième jour les transpirations chutent bien que la demande climatique soit identique. Dans ce cas, l'offre du sol / racines apparaît ici limitante et des différences entre systèmes racinaires apparaissent. La comparaison entre rhizotrons est présentée à la **figure III-29** où on a normalisé la transpiration à l'unité de surface des feuilles et l'unité de longueur

de racine. Sur les 3 jours, on observe la même tendance entre rhizotrons : les plantes aux systèmes racinaires présentant les plus faibles longueurs de racines transpirent plus que l'offre du sol soit limitante ou non.

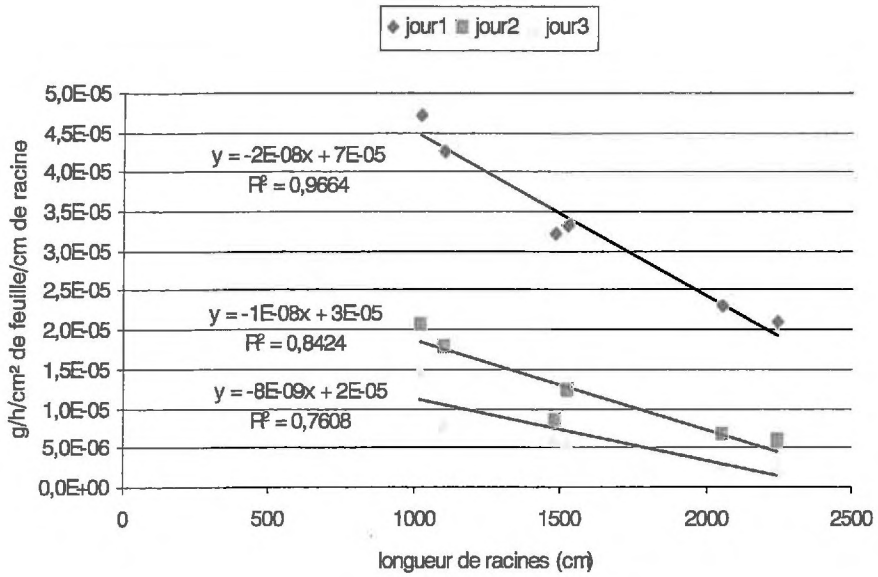


Figure III-29. Régression linéaire entre la transpiration et les longueurs de racines pour chaque plante et pour les 3 jours de mesures.

3.1.2 Evolution diurne de la résistance stomatique et de la transpiration

3.1.2.1 Evolution des prélèvements par rapport à l'évolution de la résistance stomatique R_s

Sur les **figures III-30 à III-35** sont représentées les évolutions en fonction du temps des prélèvements (exprimés en g/h) calculées par la méthode de transmission lumineuse et les résistances stomatiques R_s (exprimées en s/cm) mesurées au poromètre. La **figure III-30** concerne le système racinaire A, présentant le caractère pivotant : Le premier jour, R_s reste relativement stable alors que les prélèvements augmentent dans la matinée et diminuent fortement l'après-midi. Cette diminution de prélèvement ne doit donc pas être causée par la résistance des parties aériennes au transfert d'eau, mais plutôt à la résistance se situant soit dans le sol, soit à l'interface sol / racine. Un lupin bien irrigué au champ a une résistance stomatique de l'ordre de 1 à 2 s/cm (Leport, Turner et al. 1998). Ici R_s reste relativement stable autour de 6 s/cm : le lupin n'est plus irrigué, mais le stress hydrique qui apparaît et se développe avec le temps permet le maintient de R_s à un niveau stable. Le deuxième jour, on observe une bonne corrélation entre les variations de R_s et les prélèvements : le stress hydrique imposé aux racines provoque la fermeture des stomates l'après-midi. Le troisième jour la résistance stomatique est la plus élevée de la période et les prélèvements les plus bas.

Pour le système racinaire présentant le caractère fasciculé F (figure III-31), le premier jour présente une évolution identique au système racinaire A sauf à la fin de la journée : avec cette

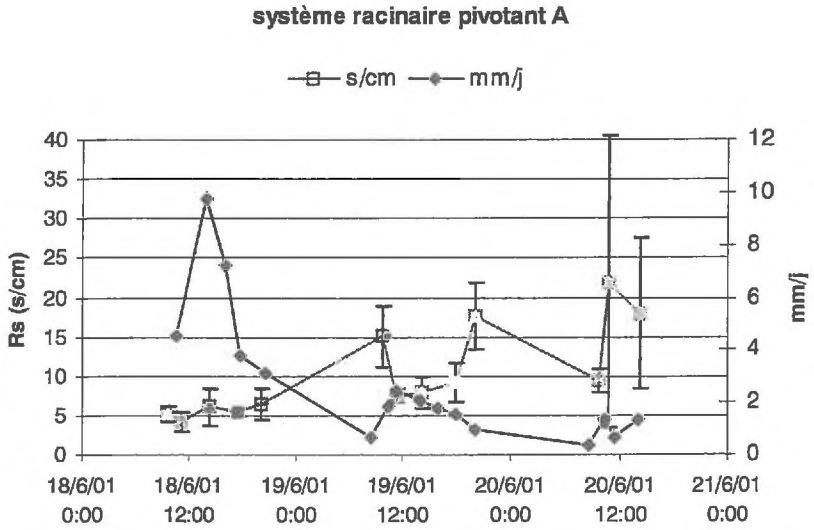


Figure III-30. Evolution de la résistance stomatique et de la transpiration pour le système racinaire A

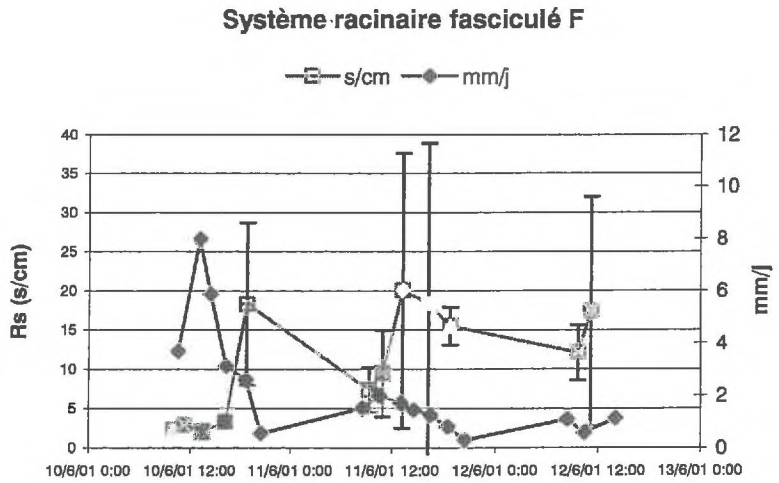


Figure III-31. Evolution de la résistance stomatique et de la transpiration pour le système racinaire F

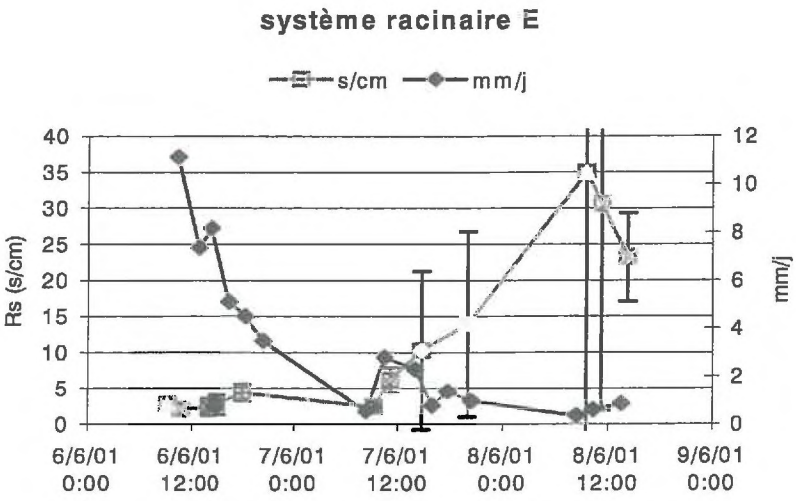


Figure III-32. Evolution de la résistance stomatique et de la transpiration pour le système racinaire E

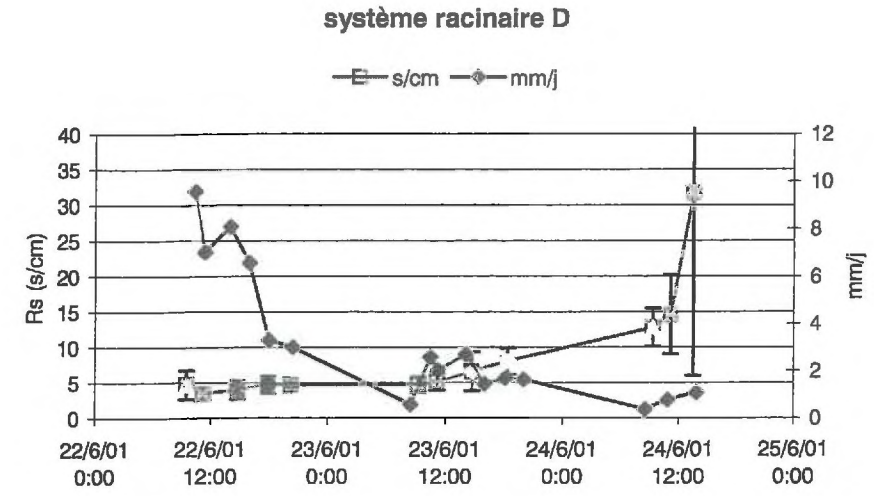


Figure III-33. Evolution de la résistance stomatique et de la transpiration pour le système racinaire D

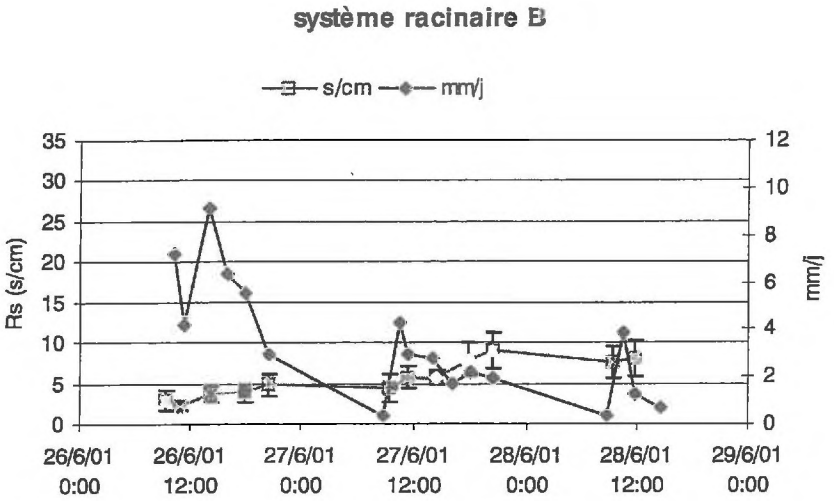


Figure III-34. Evolution de la résistance stomatique et de la transpiration pour le système racinaire B

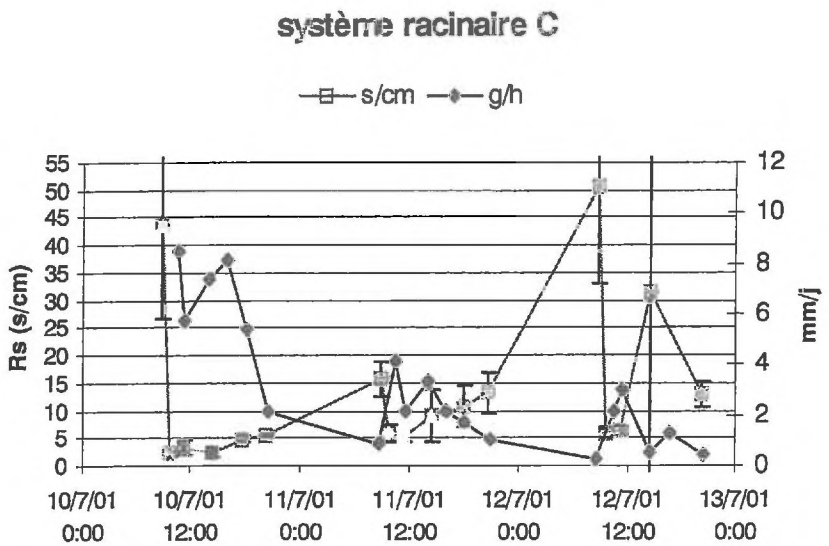


Figure III-35. Evolution de la résistance stomatique et de la transpiration pour le système racinaire C

plante, la diminution des prélèvements en fin d'après-midi est d'une amplitude plus importante et on observe de façon concomitante une forte augmentation de la résistance. Le niveau de stress hydrique atteint à la fin de cette journée suffit à déclencher la fermeture des stomates. Des études antérieures ont montré que la résistance stomatique du lupin (en champ et en pot) augmente quand une partie seulement du système racinaire est dans une zone de sol sec (**Henson, Jensen** et al. 1989) (**Jensen, Henson** et al. 1989). Une zone suffisamment importante du système racinaire F a du atteindre une taille critique où les racines sont dans un sol sec ($\psi_{sol} \approx$ -17 bars sur les images) pour déclencher la fermeture des stomates. Cette taille critique, si on peut définir le phénomène ainsi, est atteinte plus vite avec le système racinaire F du fait de son déploiement plus important dans l'espace que le système pivotant. Le lendemain matin R_s est plus faible que la veille au soir, mais elle augmente de nouveau très rapidement. Une incohérence survient à ce niveau : alors que les prélèvements décrivent une courbe en cloche avec un pic de prélèvement à la mi-journée (comportement similaire aux autres plantes), R_s chute légèrement en fin de journée. Cependant, la variabilité des mesures de Rs en mi-journée est très élevée.

Les systèmes racinaires E et D (**figures III-32 et III-33**) présentes les mêmes évolutions générales : stabilité de la R_s le premier jour, alors que les prélèvements diminuent, puis augmentation régulière de R_s le $2^{ième}$ jour alors que l'évolution des prélèvements présente une courbe en forme de cloche et une forte augmentation de R_s le dernier jour alors que les prélèvements sont au plus bas.

Avec le système racinaire C (**figure III-35**), les premières mesures de R_s ont été faites chaque jour avant le déclenchement de l'éclairage, contrairement aux autres plantes. Cela se traduit par des valeurs de R_s en début de journée très élevées pour le 1^{er} et le $3^{ième}$ jour, autour de 45 – 50 s/cm. La R_s maximum n'est donc pas atteint au bout des 2,5 jours d'expérimentation. Les ordres de grandeurs des résistances stomatiques sont proches de 50 s/cm pour un lupin subissant un stress hydrique (Leport, Turner et al. 1998), ce qui est en accord avec nos résultats mesurés avant l'allumage des lumières malgré une grande variabilité sur les mesures. Globalement la variabilité augmente avec l'augmentation de la R_s, ce qui doit impliquer un fonctionnement différent des feuilles.

Ces mesures témoignent d'une certaine cohérence de comportement entre les parties souterraine et aérienne. Mais au niveau des valeurs de transpirations, alors que la demande climatique a été estimée à 5,7 mm/j, les plantes peuvent transpirer jusqu'à 10 mm/j le premier

jour, soit 2 fois plus que la demande. Cette demande est le résultat de mesures effectuées dans la pièce climatisée sujette à des fluctuations d'humidité et surtout à des périodes de brassage d'air très important, succédant à des périodes beaucoup plus calmes. La demande calculée correspond aux mesures effectuées l'après-midi, soit plusieurs heures après que l'éclairage a été activé, et à l'équilibre thermique du bac d'eau (qui était placé à la température de consigne de nuit). Cette valeur estimée par bac d'eau peut être représentative d'une moyenne journalière de l'ETP, mais la variabilité des conditions de brassage de l'air peut faire varier la valeur de l'ETP en particulier en début de journée quand l'enceinte climatique passe des conditions de nuit à celle de jour.

3.1.2.2 Influence du type de système racinaire dans les prélèvements

Pour comparer l'intensité des prélèvements (exprimés en g/h) entre chaque système racinaire sur les 3 jours d'expérimentation, on ramène les prélèvements à des prélèvements par unité de longueur des racines par unité de surface foliaire (**figure III-36**), chaque point représente un rhizotron). Comparer les prélèvements d'eau par unité de longueur de racine et par unité de surface foliaire sous-entend que toutes les racines prélèvent de la même manière tout le long de la racine et que toutes les feuilles transpirent de la même façon. Or nous savons que cette hypothèse est fausse, mais elle permet, à cette échelle d'étude, de donner un aperçu global sur l'implication éventuelle de l'architecture racinaire dans le processus d'extraction d'eau, ainsi que sur l'efficacité des plantes à prélever l'eau.

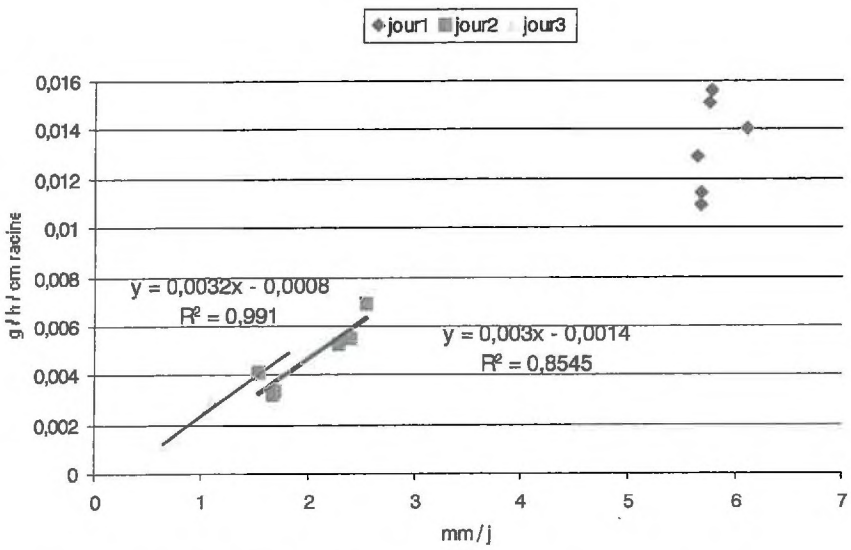


Figure III-36. Relation entre les prélèvements normalisés par l'unité de longueur des racines et la transpiration normalisée par l'unité de surface des feuilles pour les 3 jours et pour chaque plante.

Le 1er jour de mesure, la transpiration par unité de surface de feuille est quasiment la même (5,75 ±0,25 mm/j, soit une dispersion de ±2% autour de la valeur moyenne) alors qu'on

observe une différence plus significative par unité de surface de racine (0,013 ±0,002 g/h/cm, soit une dispersion de ±15,4% autour de la valeur moyenne). La transpiration moyenne est environ égale à la demande climatique pour toutes les plantes, il n'y a pas de limitation de transfert d'eau au niveau des parties aérienne. De plus, les mesures ayant été fait avec la même espèce de lupin, dans les mêmes conditions et au même stade de développement, la différence de prélèvement ne peut être due qu'aux différences existantes entre les systèmes racinaires.

Le 2^{ième} et 3^{ième} jour, les plantes ne présentent pas une même transpiration par unité de surface de feuille, mais les écarts observés autour de la valeur moyenne restent moins importants que ceux de la transpiration par unité de longueur de racine : 18,7% contre 25% le 2^{ième} jour et 33,3% contre 50% le 3^{ième} jour. Durant ces journées les plantes présentes des stress hydriques de plus en plus importants, les prélèvements sont alors limités. Dans ces conditions hydriques, la régulation par les parties aériennes entre en jeu également. Il existe alors une relation linéaire entre la transpiration par unité de longueur de racine et la transpiration par unité de surface de feuille. Le 2^{ième} et 3^{ième} jour la transpiration est inférieure à la demande climatique (ETP), c'est à cette période que l'influence du système racinaire devrait être mieux mise en valeur. En terme d'efficacité de prélèvement (Transpiration / surface de feuille / ETP) pour le deuxième jour, on trouve B>C>D>A,E,F, et pour le troisième jour B>A,C,D>E>F. B semble le plus efficace, c'est d'ailleurs la plante qui présente les résistances stomatiques les plus basses sur toute la période. Si on effectue également un classement de remplissage de l'espace des différents systèmes racinaires, en termes de distance moyenne décroissante d'un point du sol aux racines (Tableau X), on obtient C>B>A>D>F>E. Le recoupement entre les différents classements permet de dire que, à l'exception du système racinaire C, les systèmes racinaires colonisant de façon moins intense le sol sont plus efficaces pour prélever l'eau du sol sableux.

3.1.3 Prélèvements reliés à la disponibilité de l'eau

La relation entre les prélèvements et les potentiels moyens (intégrés sur l'ensemble du rhizotron) aux temps t (**figure III-37**) rend compte de l'efficacité des prélèvements en fonction de la disponibilité en eau. Le début des expérimentations commence aux potentiels hydriques matriciels les plus bas (en valeur absolue), c'est à dire à la plus forte disponibilité en eau, et, a contrario, la fin des expérimentations, aux potentiels les plus élevés (en valeur absolue). Deux plantes se distinguent : B et C. Leurs prélèvements chutent rapidement pour

des potentiels compris entre 0 et 10 m. Ils sont tout de suite affectés par la chute de potentiel. Cela reflète un problème de définition du potentiel moyen : les potentiels correspondent à la moyenne arithmétique de tous les pixels concernant le rhizotron au lieu d'intégrer sur la surface occupée par les systèmes racinaires. Comme on a constaté que les gradients de potentiels sont très localisés autour des racines, les systèmes racinaires comme B et C qui occupe une surface plus restreinte ont un potentiel moyen sur l'ensemble du rhizotron plus élevé en valeur algébrique. La plante qui maintient le plus ses prélèvements avec la chute du potentiel est A (système racinaire pivotant). Dans le domaine de potentiel de –10 à –40 m (teneur en eau volumique au-dessus de 10%), le système racinaire fasciculé F est affecté le plus tôt. Suivent ensuite E (comportement jusqu'à présent toujours proche de F) et D.

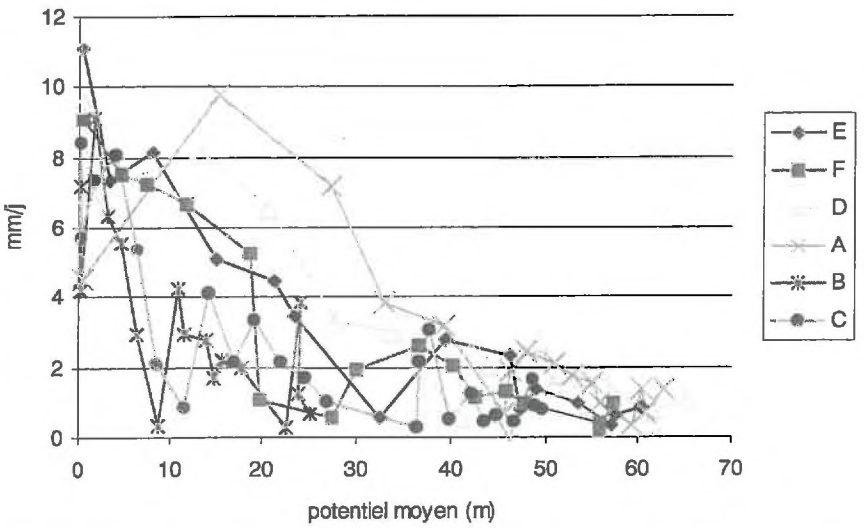


Figure III-37. Relation entre les prélèvements et le potentiel moyen, pour l'ensemble des temps des 3 jours de mesure.

Ainsi, au niveau du système racinaire entier, plus on tend vers un caractère fasciculé du système racinaire, c'est à dire plus le système racinaire colonise l'espace du rhizotron, plus tôt le système racinaire est affecté par la chute de potentiel moyen calculé sur l'ensemble du rhizotron. De cette figure, il en ressort une grande variabilité de l'extraction. Même si on observe une tendance monotone de décroissance des prélèvements avec l'augmentation du potentiel, il existe de fortes variations par rapport à cette tendance où pour un même débit, les potentiels associés étant très variables. Le calcul du potentiel à cette échelle pose le problème de la définition du potentiel moyen dans le sol et de sa signification pour la plante.

3.1.4 Conclusions de l'étude à l'échelle du système racinaire

A l'échelle du système racinaire, on observe bien une différence de comportement entre les différents types de systèmes racinaires, avec aux extrêmes des comportements, le système

pivotant B d'un côté et le système fasciculé F de l'autre. Sur l'échelle de temps de l'expérimentation, on peut faire un parallèle entre les prélèvements et l'amplitude spatiale de colonisation du système racinaire, les systèmes fasciculés colonisant au maximum les rhizotrons étants les moins « efficaces » dans la satisfaction de l'ETP. Les prélèvements ramenés à l'unité de longueur de racine et l'unité de surface des feuilles sont, toutes choses égales par ailleurs, différents selon les systèmes racinaires, et cela même quand la transpiration ne satisfait plus la demande climatique, excluant par-là même une simple explication des différences de prélèvements observées par la longueur totale de racine. Ces différences sont-elles dues à la répartition spatiale des racines ? La taille de la zone d'influence du système racinaire joue bien un rôle dans le processus de prélèvements. Cela traduirait une compétition entre les racines pour l'approvisionnement en eau. Dans ce cas les résistances aux transferts d'eau dans le sol seraient alors les éléments limitants. Mais on peut envisager que les variations dans les prélèvements soient dues aux propriétés intrinsèques des racines, c'est à dire à leurs capacités d'absorption différentes en fonction du type de racines. Il a déjà été mis en évidence les différences de conductivité le long d'une racine (Jones, Leigh et al. 1988; McCully and Canny 1989; Brar, McMichael et al. 1990), c'est à dire en fonction de la maturité des tissus transporteurs et de leur type de racines primaires ou latérales, mais pas en fonction de la position des racines dans le système racinaire. Par exemple, la racine pivot et les racines équivalentes à des primaires du système fasciculé (qui sont génétiquement des secondaires mais qui apparaissent comme des primaires à cause de l'absence racine pivot), peuvent avoir des différences de conductance pour des tissus du même âge. Dans ce cas, les résistances aux transferts dans la plante seraient déterminantes pour expliquer les prélèvements. Enfin, il peut y avoir coexistence en proportion variable des deux causes selon la gamme de teneur en eau où l'on se situe.

3.2 Evolution des profils de prélèvements en eau et de potentiels matriciels suivant la profondeur

3.2.1 Les prélèvements d'eau

Les profils de densité racinaire ont montré de grandes différences suivant les architectures racinaires, avec aux extrêmes le système racinaire pivotant qui ne colonise de façon conséquente que la moitié supérieure du rhizotron et le système racinaire fasciculé qui exploite au mieux tout l'espace qui lui est offert. Ceci est traduit par une distance moyenne

d'un point du sol aux racines supérieure pour le système pivotant que pour le fasciculé (9,5 cm contre 8,2 cm). Le système racinaire D a, quant à lui, une architecture racinaire intermédiaire entre ces deux extrêmes : la racine pivotante coexiste dans la moitié supérieure du rhizotron avec des latérales très développées suite à l'arrêt de croissance du pivot, la distance moyenne est de 8,9 cm. Pour les profils de prélèvements, ceux-ci ont été estimés par tranche de sol de 5 cm d'épaisseur. Sur les **figures III-38 à III-40**, seuls les profils de la première journée sont portés, ceux des jours 2 et 3 présentant des prélèvements très faibles en intensité. Avec l'architecture racinaire où une racine dominante va explorer le sol en profondeur (**figure III-38**), la figure de prélèvement présente très distinctement un front d'absorption qui se déplace en profondeur avec le temps et qui diminue d'intensité. Avec le système racinaire fasciculé (**figure III-39**), le prélèvement s'effectue plus ou moins sur tout le profil. On distingue tout de même un front d'absorption plus large que précédemment qui se déplace en profondeur. L'intensité des prélèvements n'est pas proportionnelle à la densité racinaire. Par exemple, avec le système racinaire F, alors que les racines sont au début dans les mêmes conditions hydriques, et que la densité racinaire est la même de 10 à 60 cm de profondeur, on s'attendrait à retrouver en profondeur les mêmes intensités de prélèvements que dans les premiers centimètres. Ce n'est pas le cas, l'intensité de prélèvement diminue de moitié à partir de 20 – 30 cm de profondeur. Les racines les plus profondes étant les plus jeunes, elles ne peuvent pas présenter les mêmes capacités pour prélever l'eau. De plus, la densité de ramification étant plus importante dans les 30 premiers centimètres et la distance au collet étant plus grande, les résistances aux transferts doivent être plus importantes. Pour le système racinaire intermédiaire D (**figure III-39**), il va être capable de prélever de façon très localisée les premières heures dans la partie supérieure du rhizotron, puis de façon plus diffuse, grâce à ses longues latérales en profondeur. Outre les distributions différentes entre architecture, les intensités sont également distinctes. Le prélèvement très localisé du système racinaire A dans les 20 premiers centimètres présente une intensité plus importante que pour les autres architectures.

Si on calcule les prélèvements par unité de longueur de racine (**figures III-41 à III-43**), en supposant que toutes les racines prélèvent de façon identique, les intensités de prélèvements du système pivotant sont supérieures sur tout le profil par rapport au système D et au système fasciculé F. Les racines de A seraient alors plus « performantes » en terme de prélèvement d'eau.

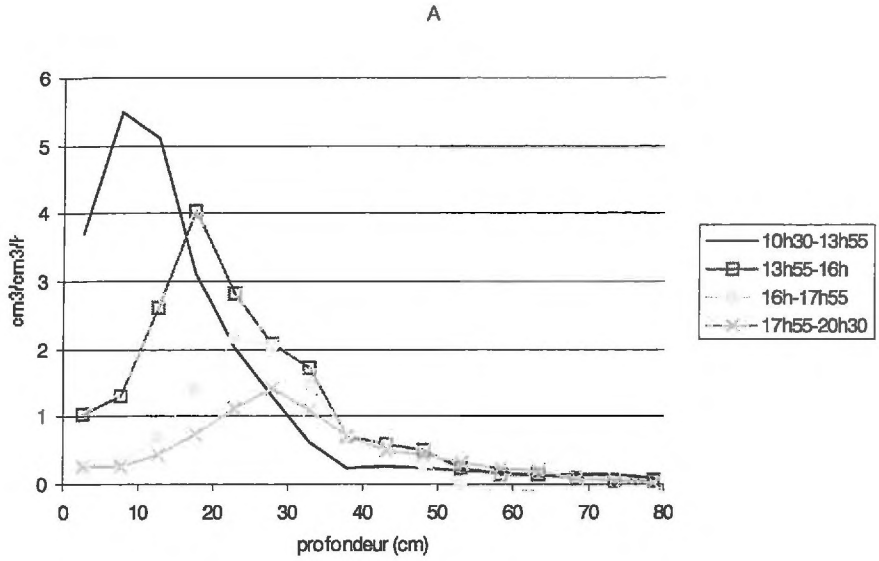


Figure III-38. Profil de prélèvement pour le système racinaire A.

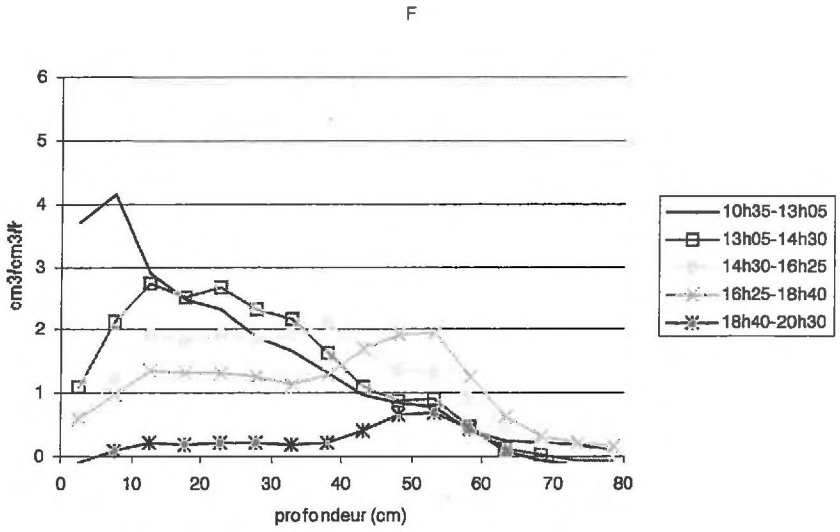


Figure III-39. Profil de prélèvement pour le système racinaire F.

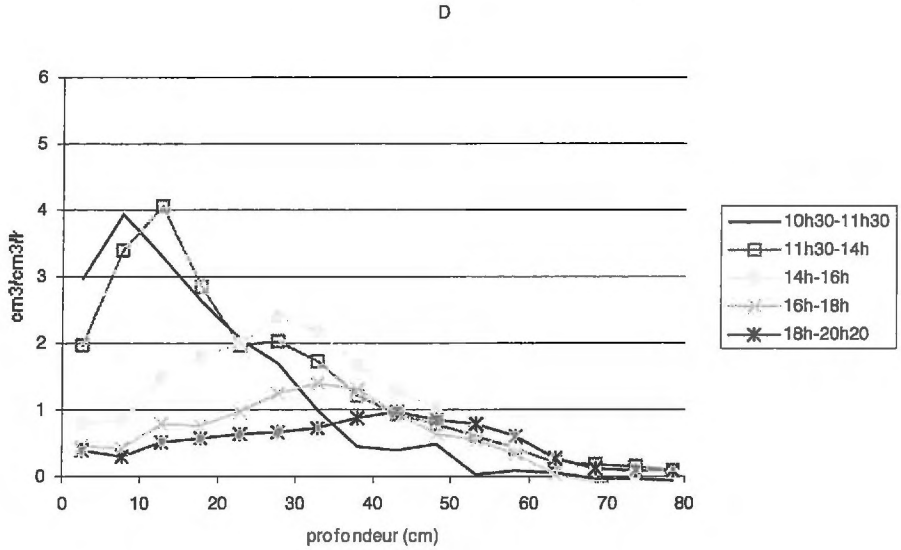


Figure III-40. Profil de prélèvement pour le système racinaire D.

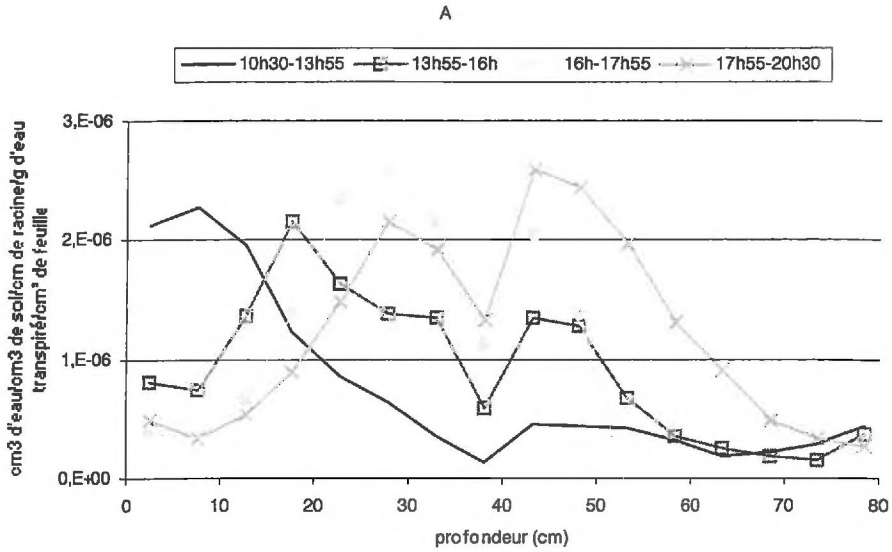


Figure III-41. Profil de prélèvement normalisée par l'unité de longueur de racine pour le système racinaire A.

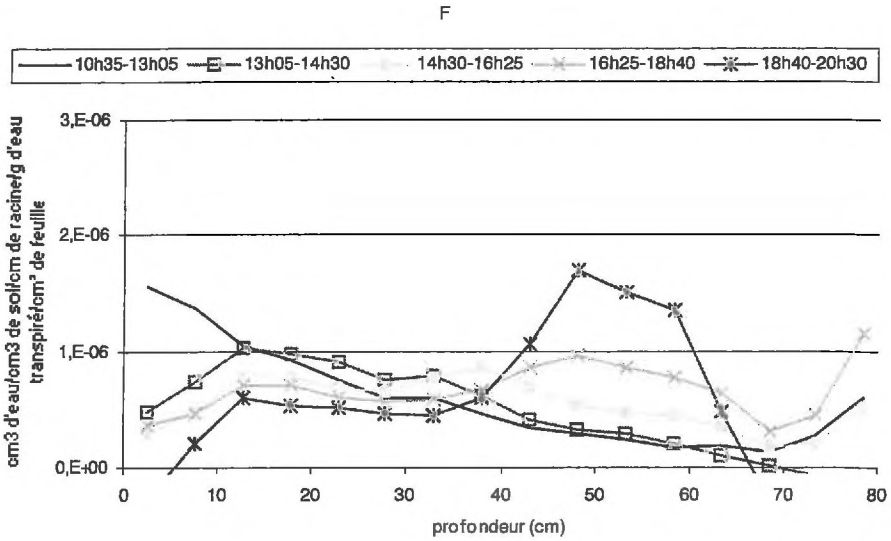


Figure III-42. Profil de prélèvement normalisée par l'unité de longueur de racine pour le système racinaire F.

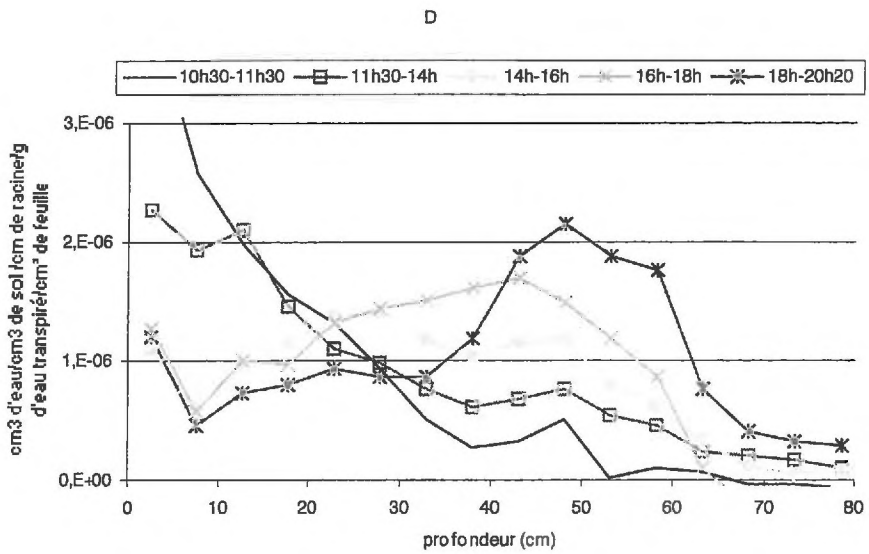


Figure III-43. Profil de prélèvement normalisée par l'unité de longueur de racine pour le système racinaire D.

3.2.2 Prélèvement en fonction du potentiel

L'efficacité des plantes à prélever l'eau en fonction du potentiel sur un intervalle de temps t est donné par la **figure III-44**. Les prélèvements (cm^3 d'eau / cm^3 de sol / g d'eau transpiré / cm^2 de feuille / cm de racine) et les potentiels représentent une valeur moyenne entre le temps t_1 et t_2, intégrée sur une profondeur de 5 cm dans le rhizotron. Les potentiels les plus élevés en valeur absolue (points de mesure dans la partie droite de la figure) correspondent aux parties supérieures des rhizotrons. Plus on va en profondeur, plus on se dirige sur la gauche des courbes. Les intervalles de temps considérés se situent à 3 moments clé de la journée : 10h30-13h, l'eau du sol n'y étant pas limitante (Cf ; courbe des prélèvements et des résistances stomatiques en fonction du temps) ; 14h-16h les plantes prélèvent de façon optimale ; 18h30-20h30 l'eau du sol devient limitante. Plus une plante pourra prélever à un potentiel négatif, plus elle sera efficace. Le système racinaire D prélève le plus d'eau sur la première intervalle de temps, mais il ne peut maintenir ces prélèvements à ce niveau par la suite. De plus, il ne prélève pas de l'eau au-delà d'un potentiel de –130 m. Le système pivotant A ne prélève pas autant que D au début, mais il arrive à maintenir ses prélèvements. Il peut également atteindre des potentiels de –155 m. Le moins « efficace » est le système racinaire fasciculé F : les prélèvements sont les plus faibles et ils chutent fortement dès 14h30.

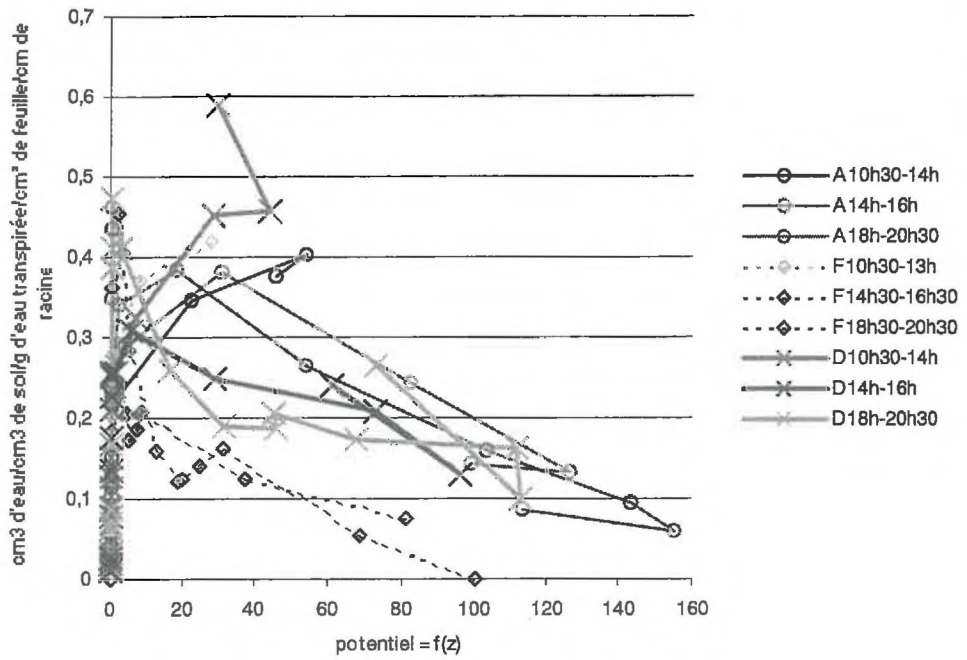


Figure III-44. Prélèvements en fonction du potentiel (en m) pour des profondeurs intégrées sur 5 cm.

A l'échelle globale, nous avons vu qu'au total F aura prélevé plus d'eau. Donc en terme de prélèvement « instantané », c'est à dire sur une courte échelle de temps, le système racinaire pivotant est plus efficace, mais sur le long terme, le système racinaire fasciculé pourra prélever plus. Les points d'absence de prélèvements (ou très faibles) pour un faible potentiel en valeur absolue correspondent aux profondeurs où les racines sont peu ou pas présentes.

3.3 Etude de l'extraction à une échelle spatiale fine : cas du sol sableux.

Grâce aux images obtenues par la transmission lumineuse, on peut également accéder à une échelle spatiale relativement fine et étudier les variations de teneurs en eau à l'échelle de la racine. La teneur en eau moyenne en fonction de la distance aux racines sur différentes zones, a été calculé pour les plantes A et F grâce à un programme élaboré par le Dr Moran (CSIRO Land & Water, Canberra, Australie). Ces zones s'étalent sur la largeur interne du rhizotron sur les profondeurs de 0-20 cm = zone I ; 20-40cm = zone II ; 40-60cm = zone III ; 60-80cm = zone IV. Les résultats sont présentés aux **figures III-45 à III-48** pour chaque zone et pour 4 temps sur la première journée de prélèvement. Ils représentent la teneur en eau moyenne en fonction de la distance à une racine virtuelle représentant l'ensemble des racines. Les écarts types sur les teneurs en eau volumique moyennes ne sont pas figurés, ils sont très faibles, de l'ordre de ±0,001 de teneur en eau volumique.

Il est intéressant de noter que les courbes d'humidité en fonction de la distance aux racines présentent une forme sigmoïdale comme l'ont trouvé auparavant Hainsworth et al. (Hainsworth and Aylmore 1986) (Hainsworth and Aylmore 1989). Ils ont travaillé directement à l'échelle d'une racine grâce à la tomographie à rayons X pour des racines de lupins et de radis âgées de 10 jours seulement et dans un sol composé à 85% de sable et 15% de kaolinite. La méthode proposée par ces auteurs ne permet pas actuellement de travailler avec un système racinaire plus âgé et plus grand. Toutefois les auteurs suggèrent que cette forme sigmoïde à proximité des racines est le résultat de la baisse du potentiel hydrique racinaire et qu'elle met en évidence la résistance du sol au flux d'eau du sol à la racine. Le sol est alors le principal facteur limitant qui détermine la disponibilité de l'eau aux racines, même à des potentiels hydriques du sol faibles en valeur absolue.

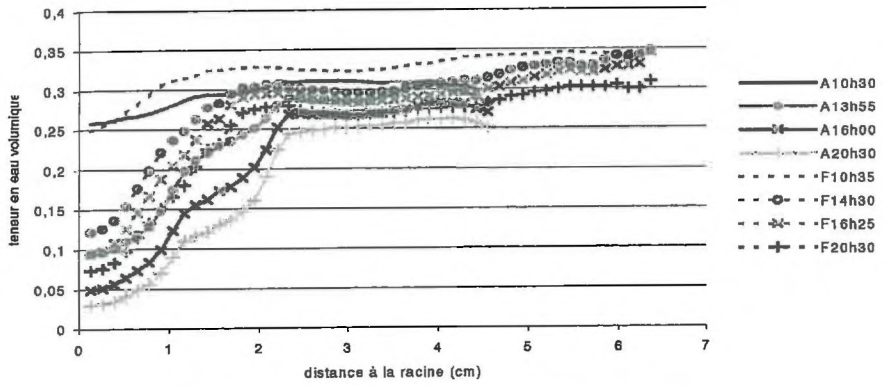


Figure III-45.
Diminution de la teneur en eau en fonction de la distance moyenne à la racine pour la **zone I** pour les plantes A et F

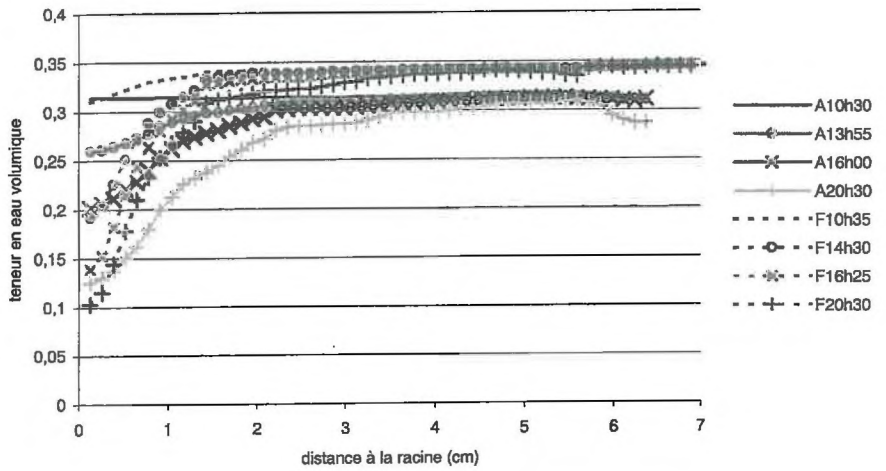


Figure III-46.
Diminution de la teneur en eau en fonction de la distance moyenne à la racine pour la **zone II** pour les plantes A et F

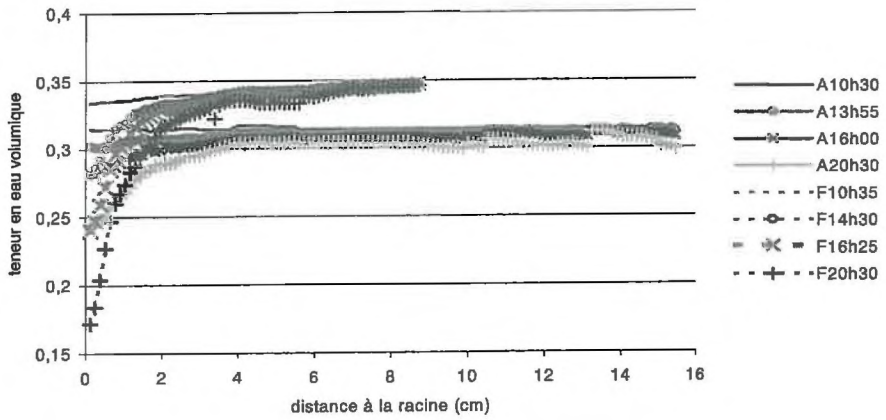


Figure III-47.
Diminution de la teneur en eau en fonction de la distance moyenne à la racine pour la **zone III** pour les plantes A et F

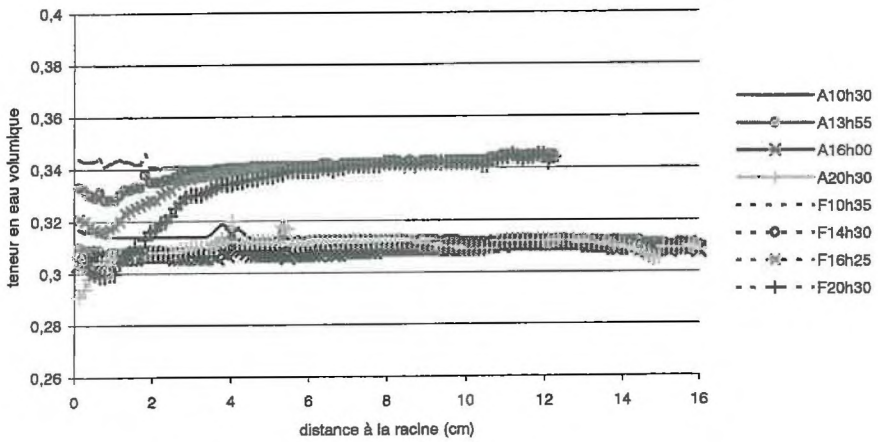


Figure III-48.
Diminution de la teneur en eau en fonction de la distance moyenne à la racine pour la **zone IV** pour les plantes A et F

Les figures montrent qu'il existe des gradients de teneur en eau importants à proximité des racines, sachant que ce sont des valeurs moyennes. L'intensité de ces gradients de teneur en eau varie suivant la zone, le temps et la plante. Ils sont présentés au Tableau 9 avec les gradients de potentiels associés :

Tableau 9 : Gradients de potentiels sont exprimés en $\times 10^{-1}$MPa/cm et les gradients de teneur en eau volumique en cm^{-1}.

A	*I*		*II*		*III*		*IV*	
Gradients de :	Ψ	θ	Ψ	θ	Ψ	θ	Ψ	θ
10h30	0,003	0,02	0	0,0003	0	0	0	0
13h55	1,4	0,08	0,003	0,02	0,0002	0,002	0	0
16h	16,3	0,09	1,4	0,04	0,0008	0,006	ε*	0,005
20h30	16,3	0,09	5,2	0,07	0,003	0,01	ε*	0,03
Δd (cm)	2,3		2,3		4		0,6	

* : valeur inférieure à l'erreur de mesure

F	*I*		*II*		*III*		*IV*	
Gradients de :	Ψ	θ	Ψ	θ	Ψ	θ	Ψ	θ
10h35	0,004	0,024	0,0009	0,009	0	0,0008	0	0,0003
14h30	0,44	0,06	0,014	0,046	0,001	0,008	0	0,0005
16h25	1,02	0,06	0,1	0,06	0,003	0,01	ε*	0,001
20h30	2,58	0,066	0,77	0,07	0,01	0,03	ε*	0,001
Δd (cm)	1,8		1,4		4		6	

Δd représente la distance à laquelle la variation de teneur en eau en fonction de la distance à la racine devient constante.

Pour une plante et pour une même zone, les gradients augmentent au cours du temps. Les gradients de potentiels sont plus importants en surface qu'en profondeur pour A et F, ce qui concorde avec les résultats de profil d'humidité. Dans la moitié supérieure du rhizotron (zone I et II), les gradients de potentiels sont plus importants pour le système racinaire pivotant que fasciculé, pour chaque heure, excepté 10h30. La zone d'influence de la racine sur la distribution de la teneur en eau du sol est également supérieure pour le système pivotant A que pour le fasciculé F. Cette zone d'influence peut être fonction de plusieurs facteurs : du temps, de la diffusivité du sol (et donc de la teneur en eau initiale et de la demande évaporative), de la densité racinaire et de l'intensité de prélèvement. Ici nous partons avec les mêmes teneurs en eau initiales et la même demande évaporatrice et pour la zone I, les densités racinaires de A et F sont comparables (L_{VA}=1,96 cm^{-2} et L_{VF}=1,90 cm^{-2}), cette plus grande

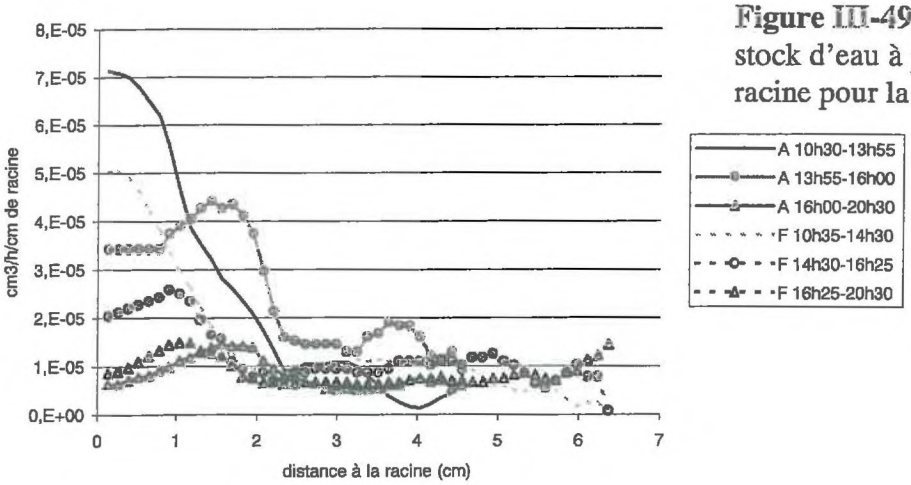


Figure III-49. Variations de stock d'eau à proximité de la racine pour la zone I.

zone d'influence pour A est donc le résultat de prélèvements plus importants par les racines. En effet, la courbe des variations de stock d'eau par unité de longueur de racine (cm^3 d'eau prélevé / cm^3 de sol / h /cm de racine) pour la zone I (**Figure III-49**) montre que A prélève plus que F. On voit également que de 13h55 à 16h, l'eau apportée à la racine provient non plus du premier centimètre à proximité où l'eau doit y être épuisée, mais de la zone située de 1 à 2,3 cm de la racine. Le sol devient limitant, la diminution du potentiel racinaire ne permettrait pas d'augmenter plus les flux de prélèvements.

Cette échelle de mesure nous permettant de mettre en évidence la distance d'influence des prélèvements d'eau par les racines sur le sol, ainsi que de calculer les gradients de potentiels

associés, il est possible de calculer les flux d'eau vers les racines. Pour cela on peut faire l'hypothèse que l'eau provient de façon uniforme du cylindre de sol entourant la racine avec un flux par unité de longueur constant. Il faut également estimer la conductivité hydraulique dans la zone d'influence. L'étude à cette échelle locale peut permettre également de calculer le flux limité par le sol, malgré la possibilité de la plante d'abaisser son potentiel racinaire. Celui-ci peut varier selon les systèmes racinaires. Et pour finir, cette échelle d'étude peut aussi être appliquée à des zones plus restreintes du système racinaire pour nous focaliser sur tel ou tel type de racine.

3.4 Conclusions

La méthode d'imagerie par transmission lumineuse a permis d'étudier l'extraction racinaire à différentes échelles d'espace : de l'échelle du rhizotron à celle de la zone proche (centimétrique) des racines. Selon toutes les échelles étudiées on retrouve le même résultat qui montre que le système racinaire pivotant, par opposition au système racinaire fasciculé, est plus efficace pour prélever l'eau : il est capable de prélever plus par unité de longueur de racine. L'échelle globale permet d'établir le constat des différences d'extraction entre les systèmes racinaires. Les profils permettent d'émettre des hypothèses sur les causes de ces différences de prélèvements. Le système racinaire du lupin ayant une croissance acropète, les parties les plus profondes coïncident avec les parties les plus jeunes. Les profils hydriques montrent que leur efficacité est moindre dans les prélèvements, on suppose alors qu'elles ne présentent pas les mêmes capacités pour prélever l'eau. Cette constatation entraîne que les différences de prélèvements ne peuvent pas être expliquer que par la densité racinaire, mais par « l'organisation » du système racinaire dans l'espace et par les propriétés hydrauliques intrinsèques des racines. L'étude à une échelle spatiale plus fine met en évidence de forts gradients de teneur en eau et de potentiels à proximités des racines, gradients qui varient en fonction du temps, de la profondeur et du système racinaire. La limitation du sol pour les transferts d'eau ne rentre pas seul en ligne de compte dans les variations de prélèvement entre les systèmes racinaires. La distribution spatiale des racines est également insuffisante à expliquer les prélèvements. L'agencement des racines entre elles, la connaissance de leurs propriétés hydrauliques intrinsèques permettraient de retirer le voile sur certaines zones d'ombres encore présentes sur les mécanismes de prélèvements. La modélisation nous permet d'accéder aux propriétés hydrauliques racinaires.

4 Modélisation des prélèvements

4.1.1 Comparaison simulations / expériences

Le modèle couplé de transfert d'eau sol – plante a été appliqué à deux architectures racinaires contrastées obtenues expérimentalement (systèmes racinaires pivotants A et fasciculé F) dans un sol sableux aux propriétés hydrodynamiques de notre mélange sable + hectorite. Les conductances racinaires axiales de la simulation avec le système racinaire pivotant p(A) sont d'une valeur maximum de 3.10^{-3} $cm^4/s/bar$ pour les racines primaires et de 10^{-3} $cm^4/s/bar$ pour les secondaires. Les conductances racinaires axiales de la simulation avec le système racinaire fasciculé f(F) sont d'une valeur maximum de 3.10^{-3} $cm^4/s/bar$ pour les racines primaires et de $1{,}5.10^{-4}$ $cm^4/s/bar$ pour les secondaires. Les débits imposés sont ceux de la **figure III-50**. Ces simulations, p(A) et f(F), sur 12 heures de prélèvements après arrêt de l'irrigation peuvent être directement comparées aux résultats de transmission lumineuse.

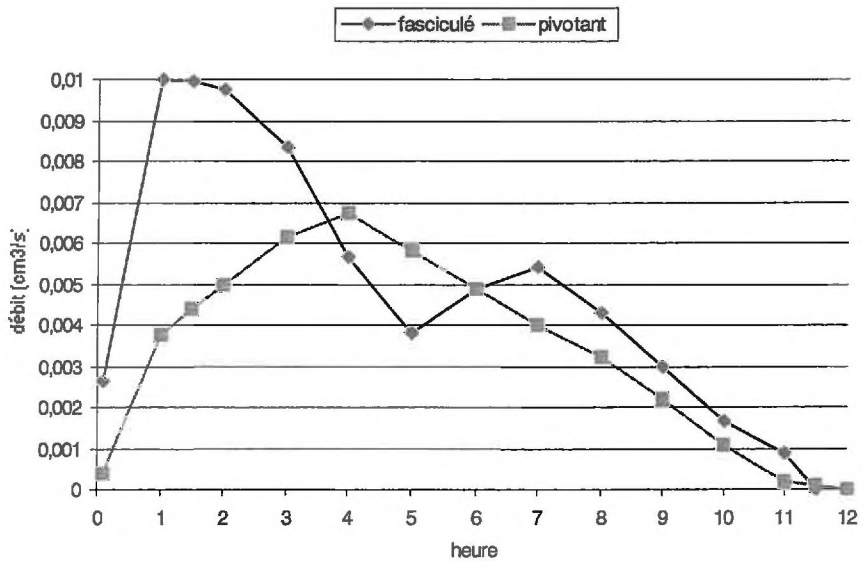


Figure III-50. Débits imposés au collet pour les systèmes racinaires simulés : fasciculé et pivotant

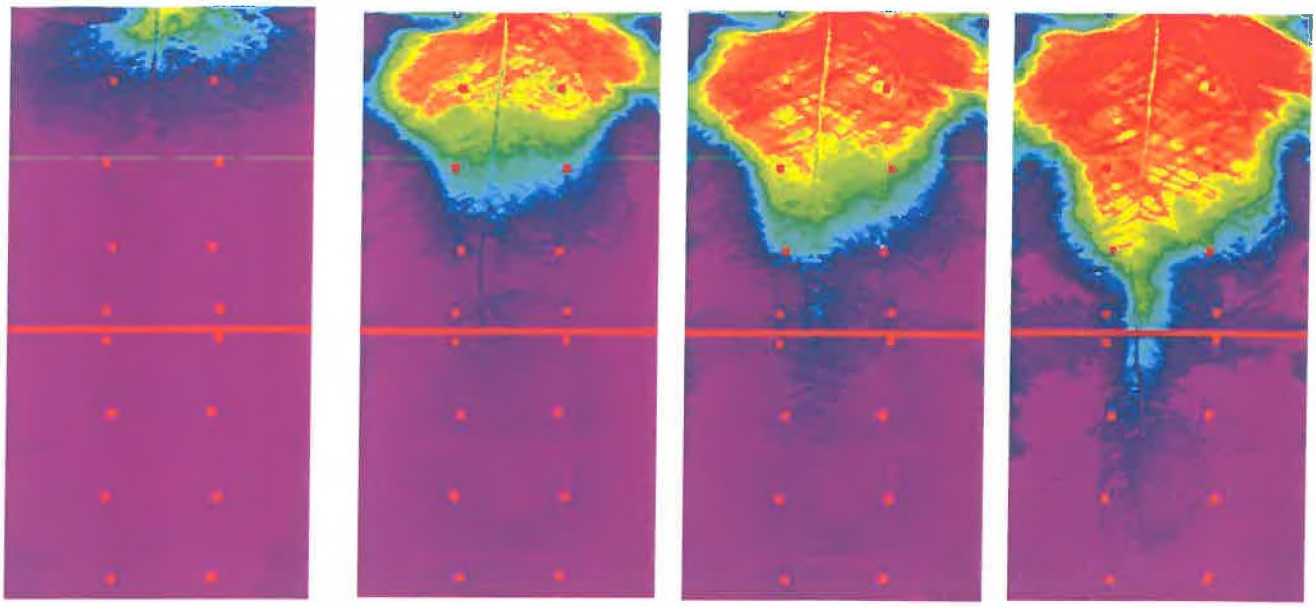
4.1.1.1 Comparaison au niveau des humidités

Sur les **figures III-51 et III-52** sont mis en parallèle les images d'humidités obtenues avec la transmission lumineuse et les sorties du modèle après 1h, 5h 7h et 11,5h de simulation. L'échelle de couleurs codant l'humidité est identique pour les deux techniques d'investigations des prélèvements. [La condition initiale au niveau du sol pour la simulation

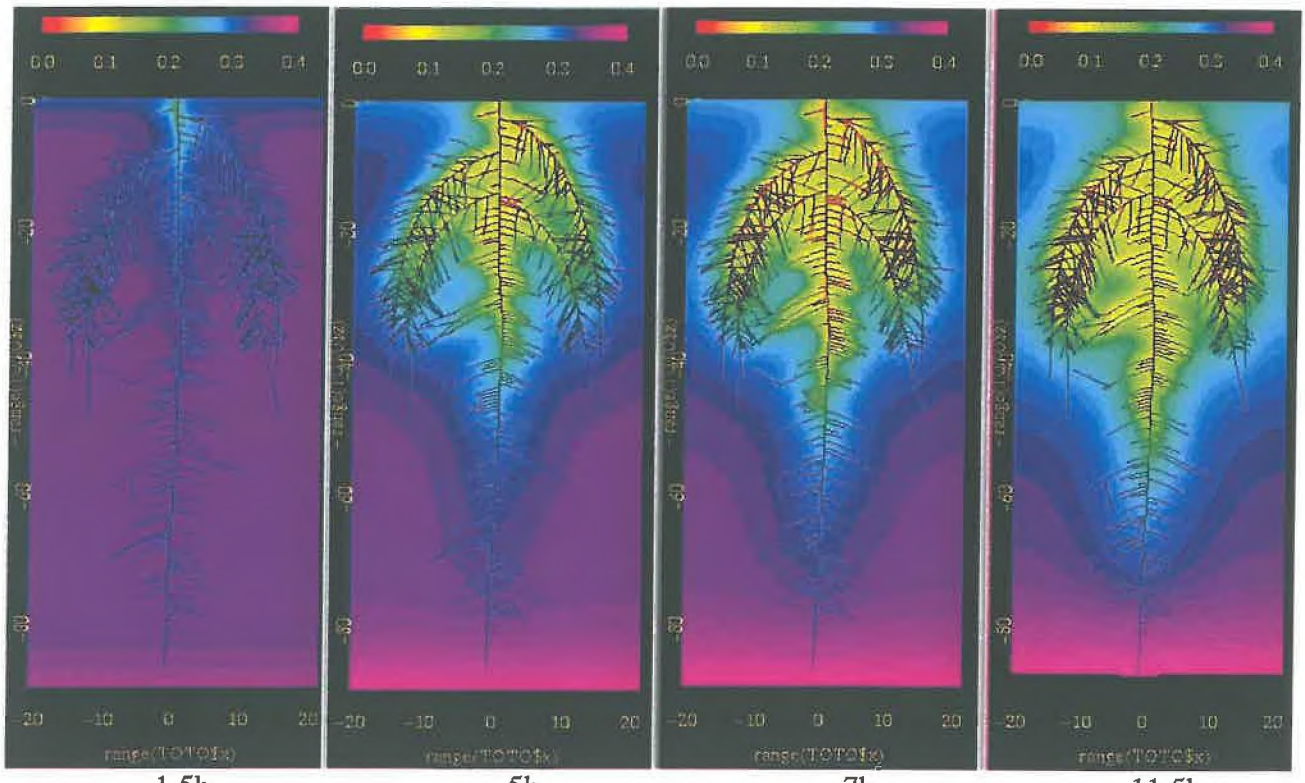
est le même potentiel matriciel dans tout le rhizotron ce qui implique une mise à l'équilibre du potentiel total et donc des mouvements d'eau dans le rhizotron lors des premiers instants de la simulation.] Sur les 12 heures simulées l'allure générale du développement spatial de l'extraction est la même qu'avec l'expérience : les prélèvements ont lieu d'abord au niveau des racines les plus proches du collet, puis ils se propagent le long de la ou des racines primaires (pivot / fasciculé) en profondeur et de façon latérale, le long des racines secondaires. Pour le système racinaire pivotant, la distribution spatiale des prélèvements diffère entre expérience et modèle : l'extraction reste cantonnée le long du pivot dans la simulation alors que dans l'expérience on voit déjà des prélèvements répartis latéralement. Ceci est à relier à la simulation de la maquette du système racinaire qui ne reproduit pas en même quantité les racines présentes dans les premières couches de surface que dans l'expérience. Ensuite la zone de prélèvements se propage dans l'espace de façon identique entre modèle et expérience avec le temps, mais les variations de teneurs en eau sont plus importantes avec la transmission lumineuse. Pour le système fasciculé, les zones de prélèvements sont comparables à chaque heure, mais les variations de teneurs en eau sont également plus importantes avec l'expérience que la simulation.

Les profils d'humidité aux différents moments de la journée sont présentés aux **figures III-53 à III-54**. Pour chaque type de système racinaire l'allure des profils entre simulation et expérience est la même, avec uniquement la zone de plus faible teneur en eau légèrement plus basse pour les simulations (autour de 20 cm de profondeur pour les simulations contre 10 cm pour les expériences). Les valeurs des humidités pour les expériences atteignent cependant des valeurs plus basses que celles des simulations, avec des écarts de plus de 10% de teneur en eau pour une profondeur pour le système racinaire pivotant.

Ces différences observées entre modèle et expérience peuvent être dues, pour une partie importante, à la lacune de représentation du nombre exacte de racine présente dans le milieu. Moins de racines présentes, moins de prélèvement potentiel. La longueur totale de racines pour la maquette du système racinaire fasciculé est de 1837 cm alors que la longueur mesurée expérimentalement est de 2243 cm. En simulant moins de racine, les prélèvements sont potentiellement moins importants. Cependant la longueur totale de racine pour la maquette du système racinaire pivotant est de 1474 cm, soit la même que celle mesurée : 1479 cm pour le système racinaire A. Même si avec la transmission lumineuse les racines peuvent être visualisées via le dessèchement du milieu (et de la diminution de l'intensité lumineuse associée), il est possible que toutes les racines n'aient pu être dénombrées exactement, les

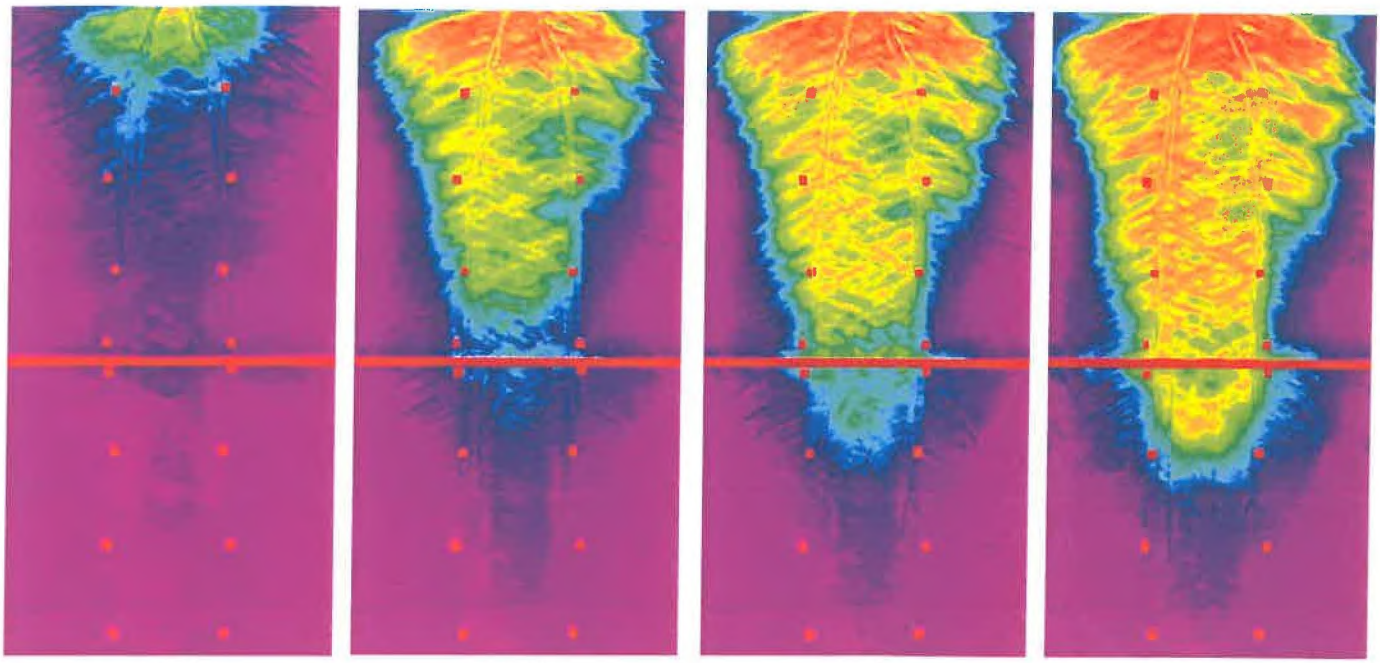


1,5h 5h 7h 11,5h

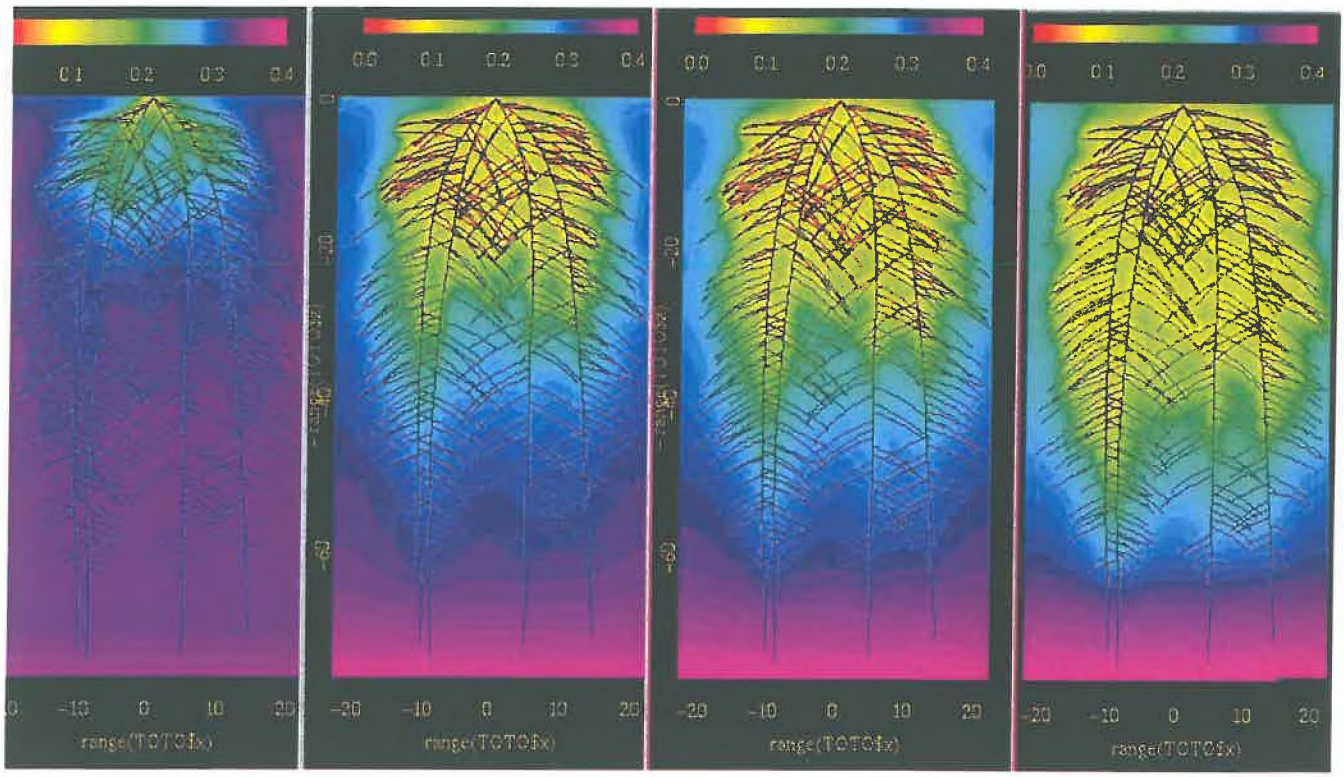


1,5h 5h 7h 11,5h

Figure III.51. Cas du système racinaire pivotant. En haut : images des humidités obtenues par la méthode de transmission lumineuse. En bas : images des humidités obtenues par la modélisation.



1,5h 5,5h 7,5h 11,5h



1h 5h 7h 11,5h

Figure III.52. Cas du système racinaire fasciculé. En haut : images des humidités obtenues par la méthode de transmission lumineuse. En bas : images des humidités obtenues par la modélisation.

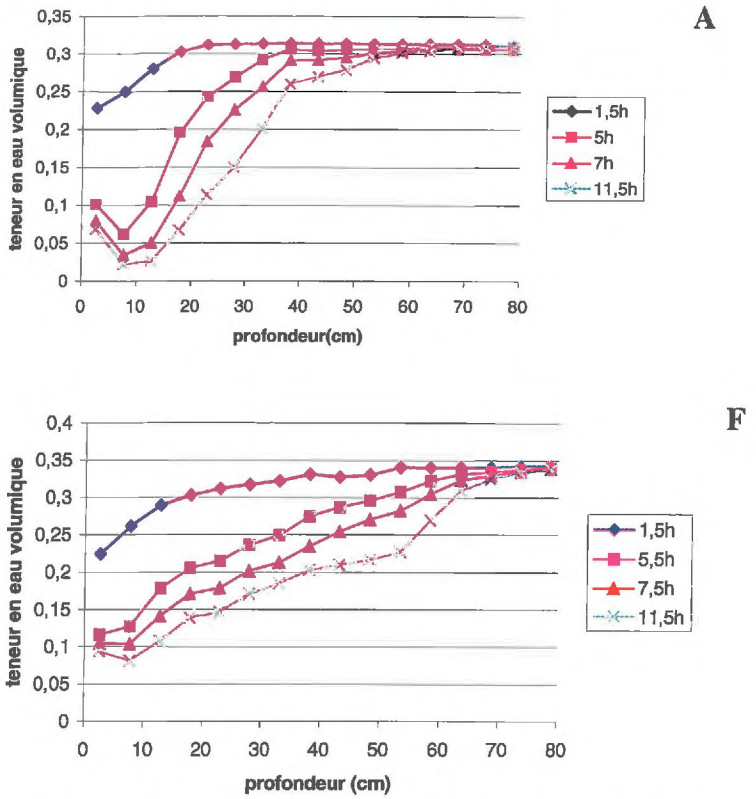
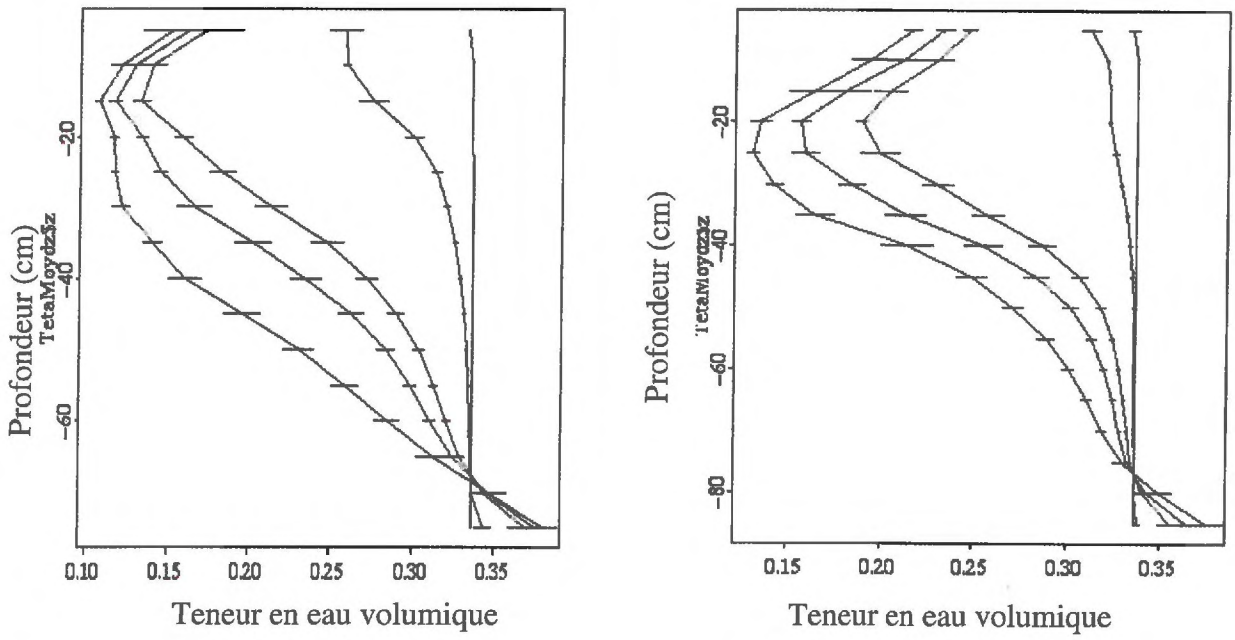


Figure III-53. Profils d'humidité obtenus par la méthode de Transmission Lumineuse pour les systèmes racinaires pivotants (A, en haut) et fasciculé (F, en bas).



f(F) p(A)

Figure III-54. Profils d'humidité pour les simulations avec le système racinaire fasciculé [f(F) à gauche] et pivotant [p(A) à droite] dans un sol sableux.

racines les plus fines notamment. La récupération du système racinaire après ouverture des rhizotrons est fastidieuse et donne des mesures imprécises du fait de la très grande fragilité des racines qui se rompent facilement lors du lavage pour séparer les grains de sable des racines. En effet la sécrétion de mucilage par les racines crée des gaines résistantes à un lavage à l'eau des racines.

4.1.1.2 Comparaison au niveau des potentiels hydriques du sol et xylémiens en considérant les flux d'eau simulés dans les racines

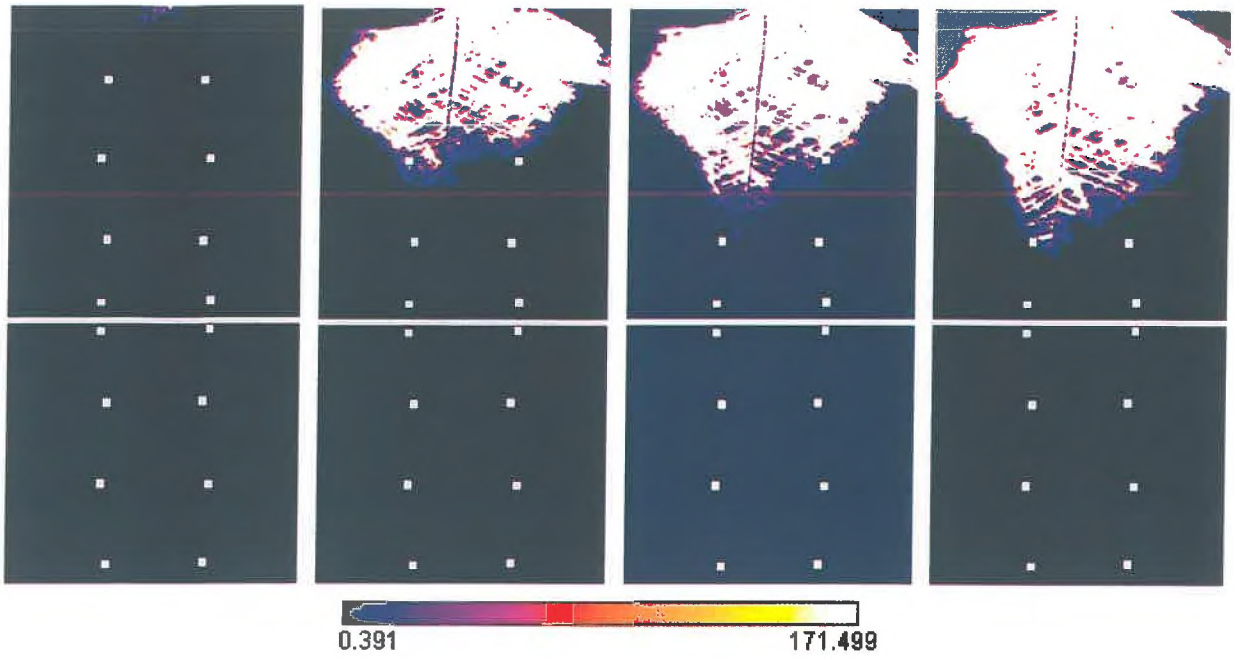
La méthode d'imagerie par transmission lumineuse permet d'obtenir la distribution du potentiel total dans le sol. Le modèle nous fournit la distribution du potentiel dans les racines, ainsi que les flux d'eau xylémiens. Les résultats sont présentés aux **figures III-55 à III-58** pour les systèmes racinaires A et F, ainsi que les simulations p(A) et f(F). Les flux sont normalisés par l'unité de surface de racine : ils sont exprimés en cm^3 d'eau / s / cm^2 de racine.

Après 1,5 heures de prélèvement, le potentiel est uniformément élevé dans tout le rhizotron pour A et F, mais un gradient de potentiel s'installe entre le collet et les premières racines en surface pour les deux simulations. Les flux maximums que le modèle va générer sur cette période de prélèvement simulée sont atteints à cette heure au niveau du collet pour le système racinaire pivotant. Les flux xylémiens du système racinaire fasciculé sont plus faibles, mais ils sont répartis sur 4 axes principaux au lieu d'un.

Après 7 heures, les potentiels du sol diffèrent par leurs intensités et leur distribution : pour le système pivotant A, il y a un très fort contraste entre la zone où les racines ont prélevé (dans les premiers 20 cm) et le reste du rhizotron. On passe très rapidement d'un potentiel élevé au potentiel le plus bas. Au niveau des potentiels xylémiens, dès 7 heures le potentiel au collet atteint la valeur de –28 bars. Pour le système racinaire fasciculé, le gradient de potentiel dans le sol est le même, mais diminue plus progressivement et de façon plus étalée dans les horizons inférieurs, et la surface de sol qui a atteint le potentiel minimum est beaucoup plus petite. Cela se traduit à l'intérieur des racines par un gradient de potentiel plus faible, avec un potentiel au collet de –15 bars. Les racines qui ont les flux d'eau qui ont diminué pour atteindre des valeurs proches de 0 sont situées dans la zone du sol qui a atteint le potentiel les plus bas pour le système racinaire fasciculé. Mais pour le pivotant, certaines racines arrivent à prélever l'eau à ces potentiels : ce sont les racines tertiaires insérées sur les grandes latérales.

Après 9 heures, les débits imposés au collet pour les systèmes racinaires sont dans leur phase descendante, les gradients de potentiels dans le xylème diminuent pour les deux plantes. Dans le sol, la surface où les potentiels atteignent les –1,7 MPa augmente en taille. Dans les racines, les flux d'eau les plus importants sont situés aux extrémités des racines secondaires (situés dans le sol où le potentiel n'est pas au minimum) pour le système racinaire fasciculé et au niveau des tertiaires pour le système racinaire pivotant. Dans les deux cas, les racines les plus profondes ne prélèvent pas autant que l'ont fait celles plus en surface. Après 9 heures, il y a un autre phénomène qui apparaît : l'ascenseur hydraulique (hydraulic lift). En effet : dans la simulation des flux sol – plante, la conductance hydraulique des racines est la même que le gradient hydrique soit orienté du sol vers les racines ou inversement, ainsi l'eau peut entrer mais aussi sortir des racines vers le sol quand le potentiel de celui-ci est trop bas. Ceci apparaît en vert foncé sur les figures. 9 heures après le début des transpirations, le système racinaire pivotant prélève $2{,}34.10^{-3}$ cm^3/s au total, au collet le débit est de $2{,}20.10^{-3}$ cm^3/s : l'exorption représente 5,76% du débit total. Pour le système racinaire fasciculé, le pourcentage d'exorption est de 9,94%. A 11,5 heures, l'exorption est plus importante encore en proportion, mais à cette heure là la plante prélève très peu d'eau le débit total est de $4{,}4.10^{-4}$ cm^3/s pour le système racinaire pivotant et de $7{,}8.10^{-4}$ cm^3/s pour le fasciculé. L'exorption représente 75% pour le système racinaire pivotant et de 99,9% pour le fasciculé. Ce phénomène a pour conséquence d'abaisser le potentiel au collet de façon plus importante que si celle-ci était inexistante. La plante permet alors une redistribution rapide des teneurs en eau dans le sol, l'exorption ayant lieu dans les zones les plus sèches.

En conclusion, les résultats des simulations concordent qualitativement avec les résultats de transmission lumineuse. On peut, avec ce modèle, accéder ainsi à ce qui se passe à l'intérieur des racines et mettre en évidence les différences de fonctionnement intrinsèque entre les différents systèmes racinaires dans les hypothèses de simulation. Pour le système racinaire pivotant, celui-ci possède moins de racines secondaires que le fasciculé, surtout en profondeur, mais ses racines tertiaires ont une part très importante dans les prélèvements. Le système racinaire fasciculé ne possède pas de tertiaire visible (elles doivent être au stade de primordium), les prélèvements sont effectués en majeure partie par les secondaires qui sont réparties de façon très régulière dans l'espace.



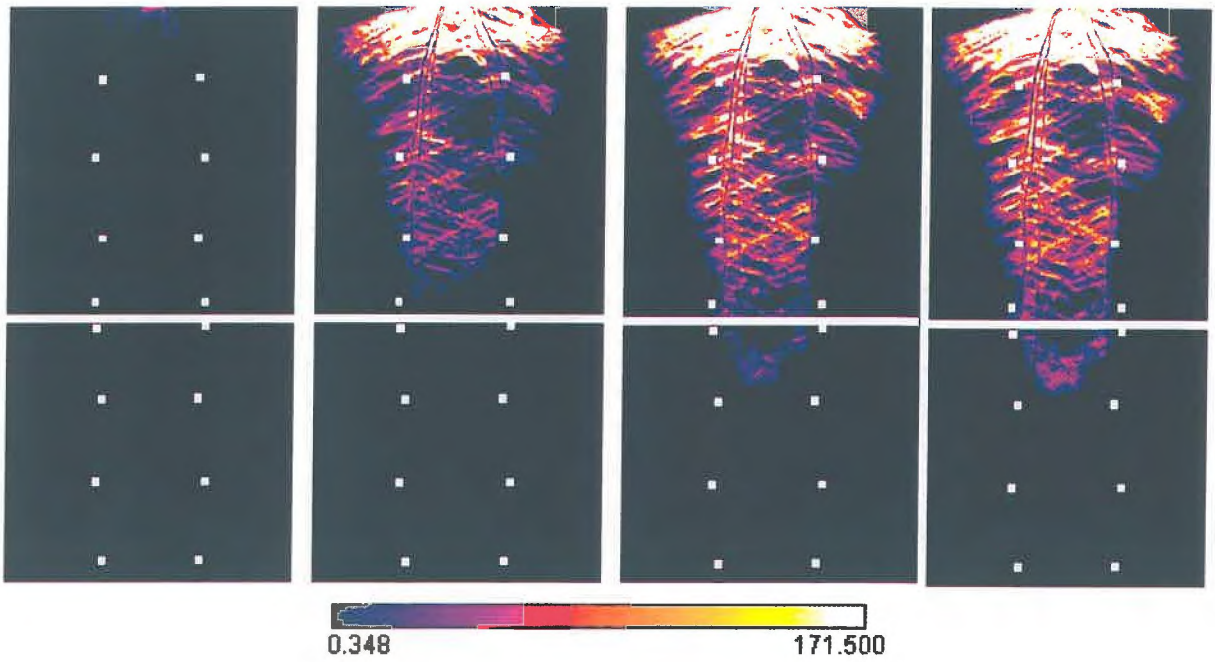


Figure III-55. Images du potentiel hydrique dans le sol obtenue par la méthode de transmission lumineuse. La gamme de potentiel est exprimée en mètre. En haut : cas du système racinaire pivotant. En bas : cas du système racinaire fasciculé.

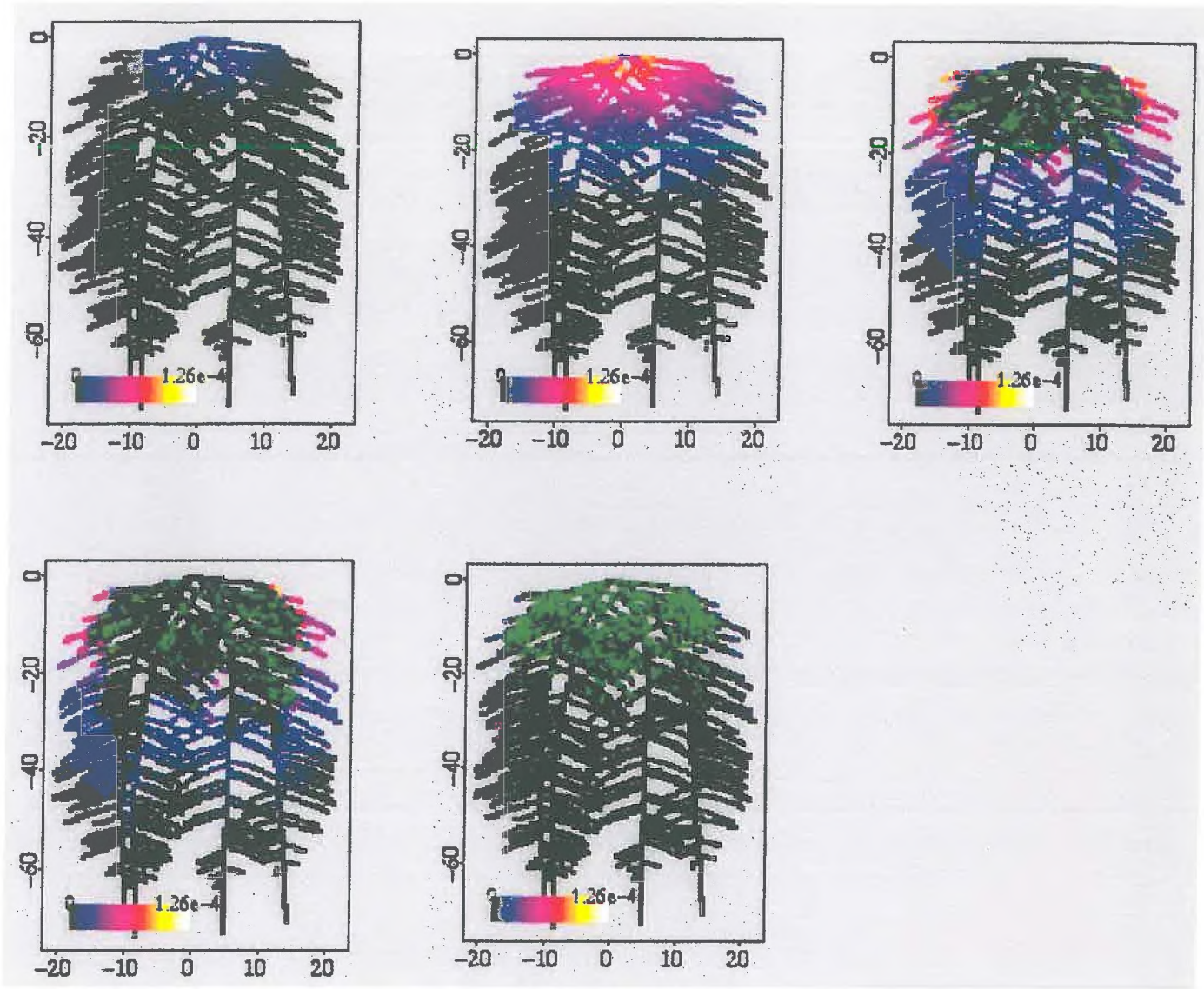


Figure III-56. Cas du système racinaire fasciculé. Simulation des flux d'eau dans les racines (exprimés en cm^3 d'eau / s / cm^2 de racine).

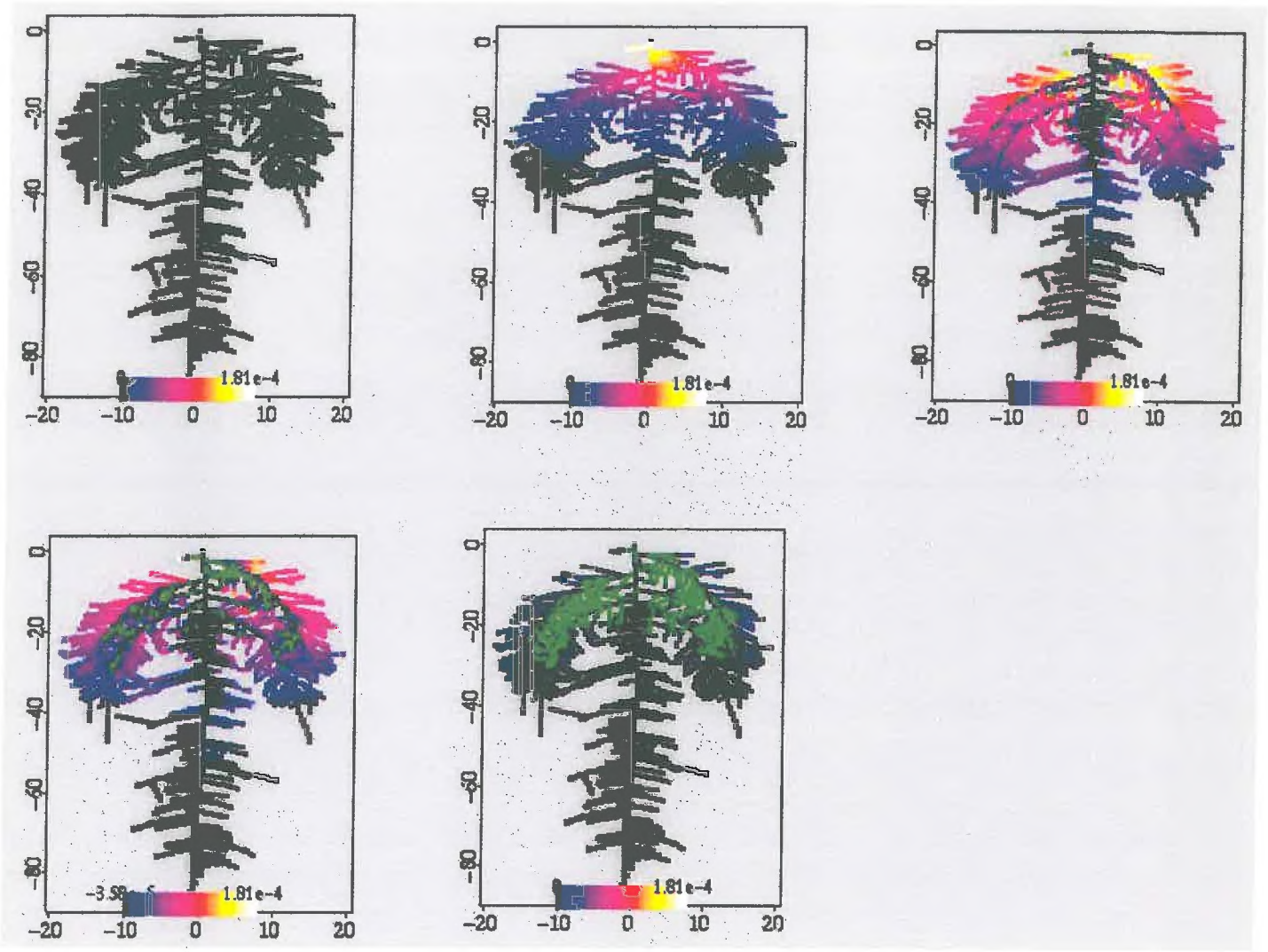


Figure III-57. Cas du système racinaire pivotant. Simulation des flux d'eau dans les racines (exprimés en cm^3 d'eau / s / cm^2 de racine).

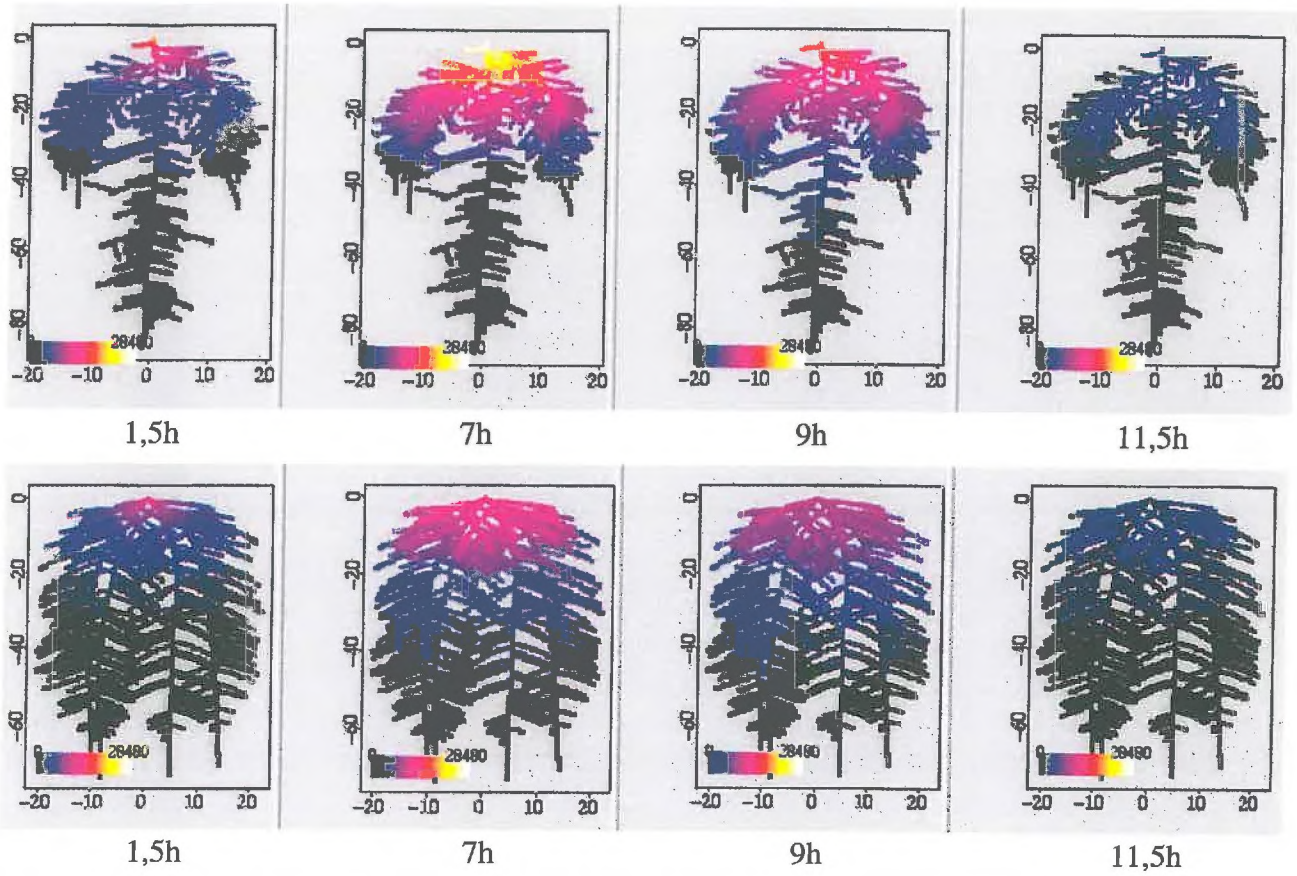


Figure III- 58. Simulation des potentiels hydriques dans les racines pour différents heures. En haut : cas du système racinaire pivotant. En bas : cas du système racinaire fasciculé.

4.1.2 Sensibilité de l'extraction à la distribution des conductances hydrauliques axiales du xylème

La répartition des conductances axiales conditionne de façon importante la répartition des flux d'eau dans tout le système racinaire (Doussan, et al. 1998). Ce résultat a été trouvé en condition de sol non limitant, c'est à dire en hydroponie. Dans un sol réaliste, ce résultat a des conséquences importantes au niveau des prélèvements. En effet, si la distribution des conductances est hétérogène, la distribution spatiale des prélèvements doit donc aussi être hétérogène. De plus, l'évolution de la disponibilité de l'eau du sol à proximité des racines complique encore plus la prévision d'évolution des prélèvements. L'hétérogénéité des conductances axiales dans les racines a été mise en évidence et mesurée expérimentalement par exemple par Vercambre et al. (Vercambre, et al. 2002) pour différents types de racines de « *prunus* » : par exemple, des racines subérisées et des racines fines (**figure III-59**). Les ordres de grandeurs des variations des conductances axiales peuvent être de 100 pour un type de racine, ce qui est tout à fait considérable. Par conséquent, la mauvaise estimation et / ou distribution des conductances racinaires peut avoir des conséquences non négligeables sur les prélèvements. L'étude de la sensibilité de l'extraction à la distribution des conductances axiales va permettre de situer les valeurs des conductances axiales susceptibles d'expliquer les prélèvements observés lors des expérimentations par transmission lumineuse.

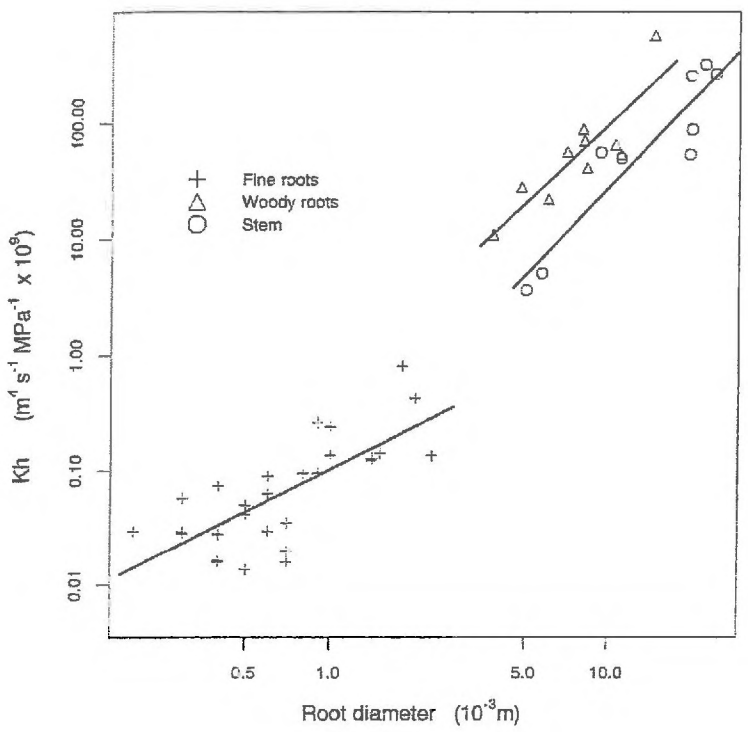


Figure III-59. Variation de la conductance axiale d'un « prunus » en fonction du diamètre des racines pour des racines fines, subérisées et pour la tige. (d'après Vercambre et al., 2002)

Pour cela, nous avons fait varier la conductance axiale des racines primaires et secondaires en fonction des résultats des mesures de conductances effectuées sur le lupin bleu. Ces résultats correspondent à des mesures effectuées sur des plantes âgées d'un mois alors que les lupins de l'expérimentation de transmission lumineuse sont âgés de 50 jours. Chez les dicotylédones, la croissance radiale sur cette période permet la création de nouveaux vaisseaux et une évolution de la conductance axiale à une position donnée de la racine. Ainsi, l'évolution des conductances le long d'une racine peut être reliée à l'âge des tissus ou à la distance de l'apex. Dans les différents scénarios qui ont été envisagés les conductances évoluent de cette manière (**Figure III-60**). Les valeurs maximales de conductance (le dernier palier pour les courbes des racines primaires et secondaires) ont été inférées. L'ordre de grandeurs des variations relatives inférées correspond à celle mesurées par Nobel et al (Nobel et Alm, 1993) sur des cactus (*Ferocactus A.*, dicotylédone) : de 20 à 40 cm de l'apex la conductance axiale passe de $2{,}6.10^{-10}$ à 10^{-9} $m^4/s/MPa$.

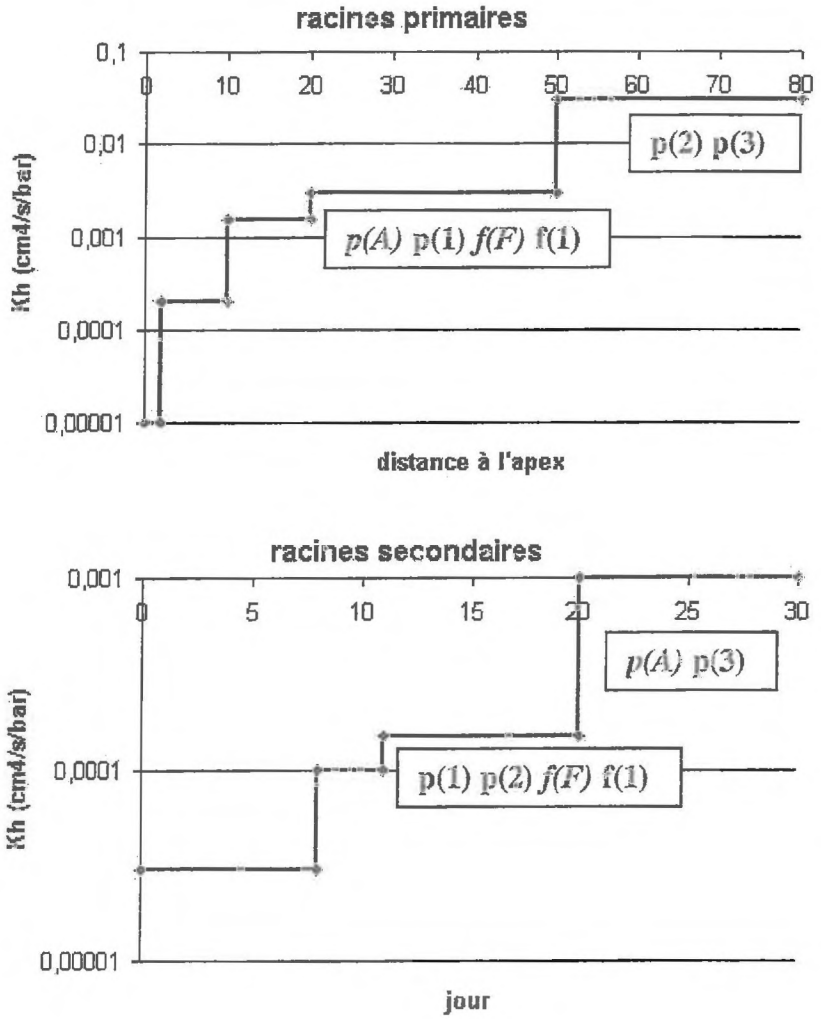


Figure III-60. Distribution des conductivités axiales pour les différents scénarios. Simulations : p(A), p(1), p(2), p(3) pour le système racinaire pivotant ; f(F) et f(1) pour le système racinaire fasciculé.

Racines tertiaires : 1.10^{-5} $cm^4/s/bar$

Rayon moyen des racines :

- Primaires : 0,06 cm
- Secondaires : 0,03 cm
- Tertiaires : 0,005

Les différents scénarios sont :

(1) conductances maximales des primaires de 3.10^{-10} $m^4/s/MPa$ et pour les secondaires de $1,5.10^{-11}$ $m^4/s/MPa$. Ces valeurs correspondent aux valeurs mesurées sur des racines de lupins âgés de 1 mois. On peut faire l'hypothèse que ces conductances sont inférieures à ce qu'elles devraient être dans les parties âgées de plus d'un mois des racines primaire et secondaire. Le scénario est appliqué aux simulations p(1), f(F) et f(1) ;

(2) conductances maximales des primaires de 3.10^{-9} $m^4/s/MPa$ et pour les secondaires de $1,5.10^{-11}$ $m^4/s/MPa$. Le scénario est appliqué à la simulation p(2) ;

(3) conductances maximales des primaires de 3.10^{-9} $m^4/s/MPa$ et pour les secondaires de 10^{-10} $m^4/s/MPa$. Le scénario est appliqué à la simulation p(3) ;

(4) conductances maximales des primaires de 3.10^{-10} $m^4/s/MPa$ et pour les secondaires de 10^{-10} $m^4/s/MPa$. Le scénario est appliqué à la simulation p(A).

La période simulée s'étale sur 12 heures. On impose une transpiration qui varie au cours de la journée selon les mesures effectuées sur les plantes A et F des expérimentations de transmission lumineuse (Cf **figure III-50**). Les simulations concernant le système racinaire pivotant [p(A), p(1), p(2), p(3)] ont toutes la même transpiration imposée, celle mesurée avec la plante A (Cf figure X). Les simulations concernant le système racinaire fasciculé ont des transpirations imposée distinctes : f(1) a la transpiration imposée correspondant à celle mesurée avec la plante A. Ainsi la simulation f(1) pourra être comparée à la simulation p(1). La transpiration imposée à f(F) correspond à celle mesurée avec la plante F.

4.1.2.1 Comparaison pour le système racinaire pivotant

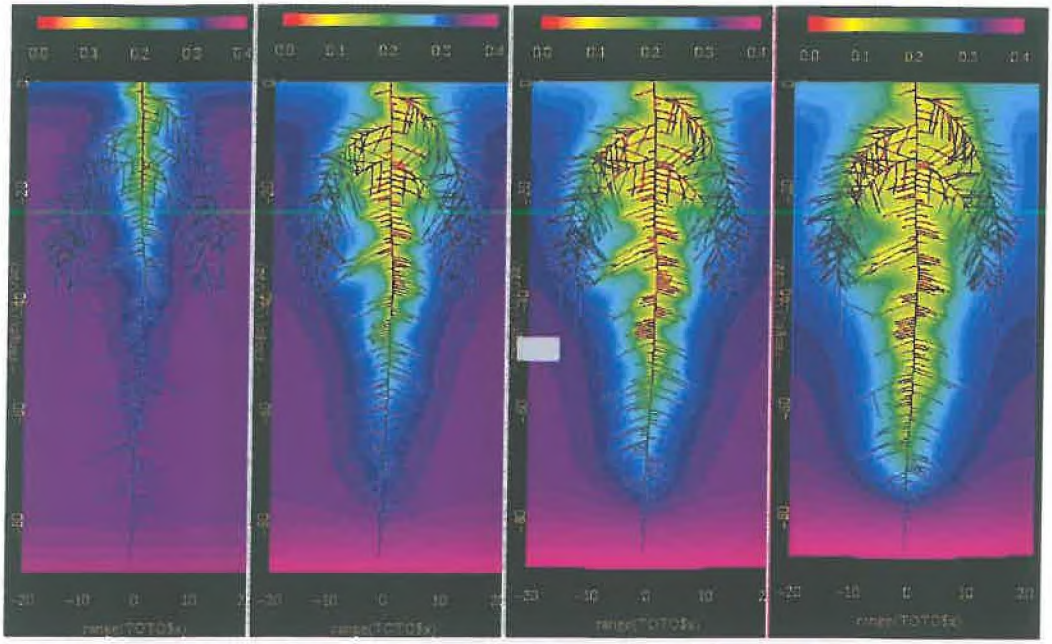
Le scénario (1) correspond au scénario de référence, les valeurs de conductances correspondent aux valeurs mesurées. Pour le système racinaire pivotant, ce scénario montre que les variations de teneur en eau sont situées principalement le long de l'axe pivot et moins le long des longues latérales (**figure III-61**).

En augmentant la conductance axiale de la racine primaire [scénario (2)], les variations de teneurs en eau ont lieu presque exclusivement le long du pivot, et après 12 heures de simulation les racines les plus profondes ont prélevé de façon beaucoup plus conséquente. En augmentant uniquement la conductance axiale du pivot, on privilégie le transfert d'eau le long

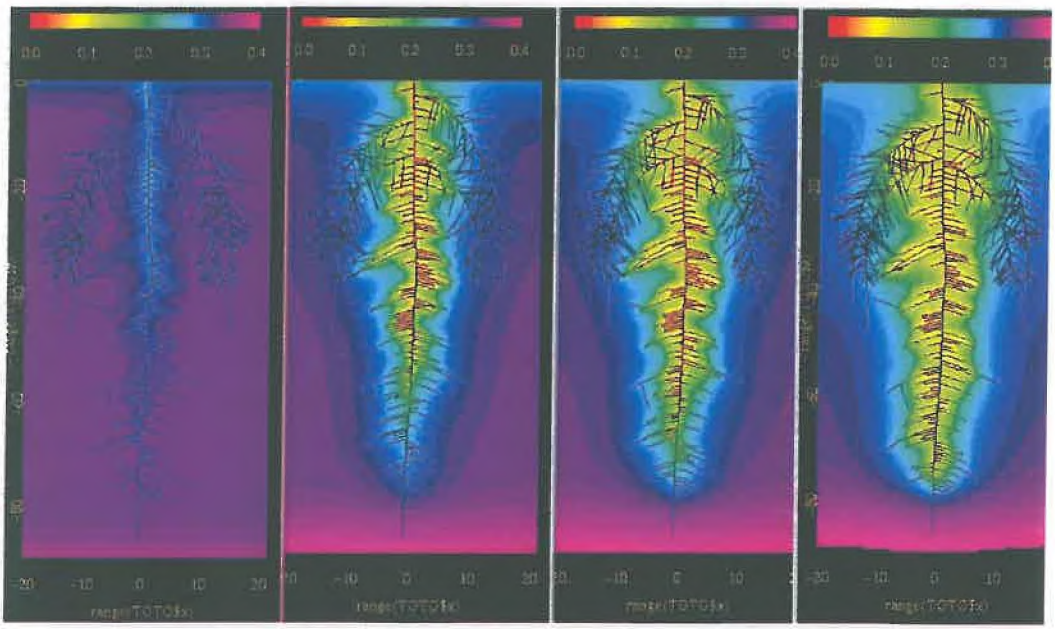
de cet axe, car ces racines offrent ainsi une moindre résistance aux transferts par rapport aux racines latérales, les conductances des latérales dans la zone d'insertion sur la racine pivot étant 100 fois inférieures à celles du pivot.

En prenant compte de l'accroissement éventuel de la conductance des racines secondaires, en plus de celle des racines primaires [scénario (3)], les prélèvements le long des latérales sont augmentés au détriment des racines les plus profondes. Les différences entre les conductances des latérales et celles du pivot dans les 20 premiers centimètres de la surface ne sont plus que d'un facteur 10, rendant plus équilibré les flux d'eau dans les deux types de racines à cette profondeur.

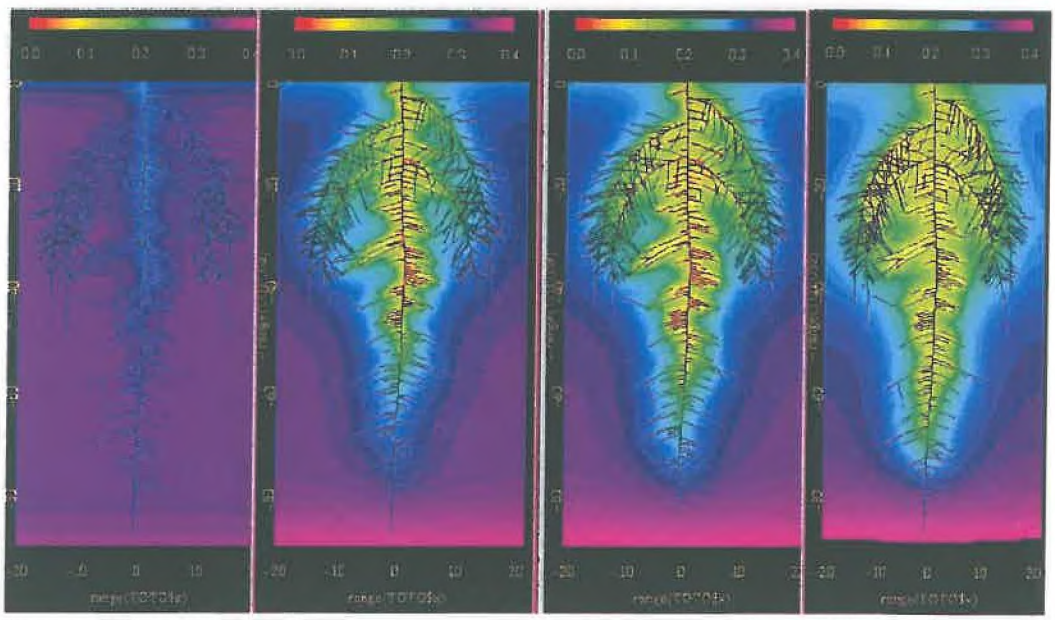
Si on compare ces simulations à l'expérimentation par transmission lumineuse avec la plante A (système racinaire pivotant) : le potentiel au collet pour le scénario (1) atteint un minimum après 4 heures de simulation de –5 MPa. Si on suppose que potentiel foliaire minimum que peut atteindre le lupin est de –2,2 MPa (valeur minimum en milieu d'après-midi tiré de la littérature pour un lupin bleu en condition de stress hydrique) (Leport, Turner et al. 1998), la plante ne pouvant descendre à –5 MPa pour maintenir le flux transpiratoire, la plante cesserait de prélever l'eau dès la deuxième heure de simulation, sachant que les racines les plus profondes sont déjà engagées dans les prélèvements. Au final la plante aurait prélevé encore moins d'eau, ce qui ne correspond pas à ce que nous observons expérimentalement. Dans les paramètres d'entrées du modèle, la conductance axiale est la seule valeur dont nous ne sommes pas exactement sur, les différences observées avec l'expérience peuvent venir d'une mauvaise estimation de ces conductances. Avec le scénario (2), le potentiel au collet atteint des valeurs maximales réalistes, mais la distribution spatiale des prélèvements n'est pas celle observée au cours de l'expérience : les prélèvements ont lieu trop profondément et sont quasi inexistants le long des grandes latérales. La différence entre les conductances axiale du pivot et des grandes latérales est trop importante. Le scénario (3) estompe un peu cette différence par rapport au (2), mais, toujours en comparaison avec l'expérience, les prélèvements restent localisés trop profondément. On aboutit alors au choix final de répartition de conductances axiales pour la simulation p(A), scénario (4) où la répartition des prélèvements le long des racines correspond à celle observée. Mais avec ces conductances axiales, le potentiel hydrique atteint au collet est au minimum de –3,5 MPa, ce qui est très élevé au vu la valeur trouvée dans la littérature.



Simulation p(2) pour le scénario (2)



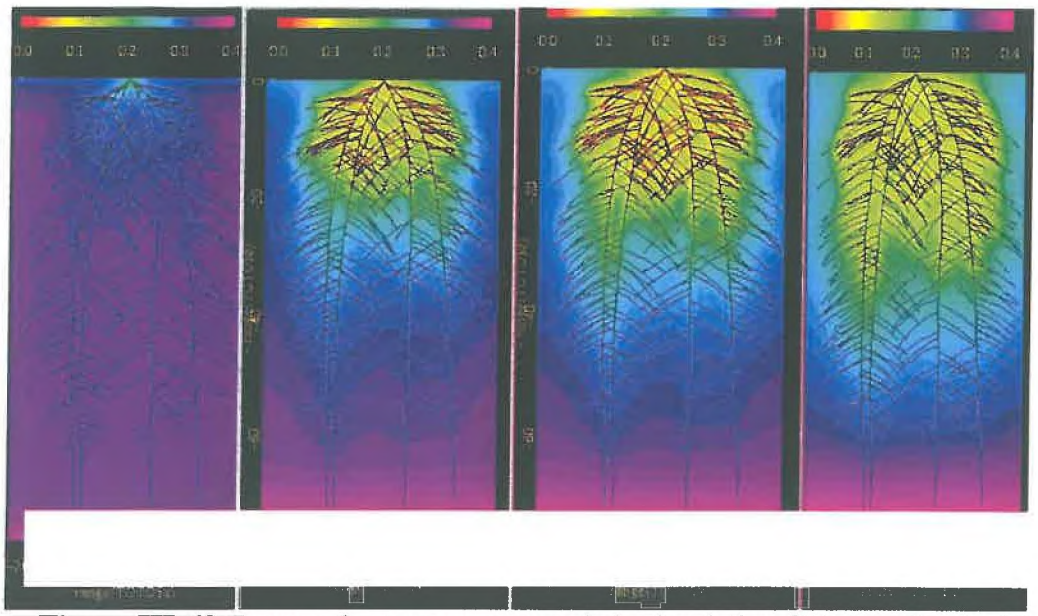
Simulation p(2) pour le scénario (2)



Simulation p(3) pour le scénario (3)

Cas du système racinaire pivotant

Figure III-61. Images des teneurs en eau des simulations des différentes scénarios.



Cas du système racinaire fasciculé

Figure III-62. Images des teneurs en eau de la simulation f(1) du scénario (1).

4.1.2.2 Comparaison avec le système racinaire fasciculé

La simulation f(1) (figure III-62) pour le système racinaire fasciculé, présentant les mêmes débits au collet que pour p(1) ainsi que les mêmes conductances axiales, montre que le potentiel au collet n'atteindra plus –5 MPa, mais seulement –1 MPa. Il y a donc une différence assez conséquente entre les deux systèmes racinaires : le système racinaire pivotant a plus de « mal » à prélever l'eau, ou plus précisément à collecter l'eau avec son unique axe principal. Le système racinaire fasciculé a 4 racines primaires qui collectent jusqu'au collet l'eau prélevée le long de leur axe par les racines secondaires. En effet, pour un même débit au collet, la résistance au transfert d'eau sera donc environ 4 fois plus faible pour un système racinaire présentant 4 racines principales fonctionnant « en parallèle », en reprenant l'analogie du courant électrique.

Avec des débits imposés plus important (ceux observés expérimentalement) que pour f(1), le système racinaire fasciculé de la simulation f(F) arrive à maintenir le potentiel au collet à un niveau supérieur à –2,2 MPa qui correspond à la valeur la plus basse que nous avons trouvé dans la littérature pour le lupin bleu, donc à une valeur que la plante peut atteindre réellement.

4.1.2.3 Conclusions

En conclusion, les valeurs et les distributions des conductances racinaires ont un impact direct sur la répartition des prélèvements et des variations de teneurs en eau dans le sol. La distribution des valeurs absolues des conductances le long d'une racine montre que le rapport des conductivités axiales entre un axe collecteur et une ramification est également important à prendre en compte pour expliquer les prélèvements. Les différentes architectures racinaires, par l'organisation spatiale des différents éléments de constitution du système racinaire, et par la diversité morphologique et fonctionnelle des racines et leurs connexions entre elles, auront donc un impact sur les distributions des prélèvements dans le sol, au-delà de la simple répartition des densités racinaires.

Conclusions générales

Le système racinaire des végétaux est un acteur central des transferts d'eau au sein du continuum sol-plante-atmosphère. L'extraction de l'eau du sol par un système racinaire est le résultat de différents processus liés à la plante et au sol qui interagissent selon plusieurs échelles d'espace et de temps. Actuellement, il n'y a pas ou peu de prise en compte, d'une part, des caractéristiques physiologiques et géométriques de la plante et, d'autre part, de l'hétérogénéité des caractéristiques du sol. Face à ce constat, la prise en compte explicite de l'architecture racinaire et hydraulique du système racinaire dans des sols aux propriétés hydrodynamiques contrastées permettraient de mieux appréhender et comprendre le processus d'extraction.

Dans ce contexte, les objectifs sont d'étudier l'extraction racinaire à la fois à un niveau très local et à un niveau global, et de faire le lien entre ces deux échelles pour avoir une vision globale et intégrée des transferts d'eau dans le sol et la plante. Dans ce cadre, nous pensons que l'architecture racinaire, mais aussi l'hétérogénéité de fonctionnement des racines (ou même le long d'une racine), ont une influence prépondérante sur la quantité et la répartition des prélèvements d'eau par la plante. Ils déterminent le fonctionnement local mais aussi le fonctionnement global par l'effet intégrateur de l'architecture. Bien entendu, le fonctionnement de l'extraction est très lié aux caractéristiques hydrodynamiques du sol qui va moduler ce fonctionnement intrinsèque de la plante. Cette vision du fonctionnement de l'extraction racinaire nécessite de travailler à l'interface de l'écophysiologie végétale et de la physique des transferts d'eau dans le continuum sol – plante – atmosphère.

Pour pouvoir étudier l'extraction à un niveau global et local et l'interaction des deux échelles d'espaces, il est nécessaire de posséder des moyens permettant la quantification des teneurs en eau et de l'extraction de l'eau d'un sol colonisé par un système racinaire à différentes échelles (de la racine au système racinaire). L'influence de l'architecture racinaire et de différentes textures de sol sur les prélèvements doivent être également évaluées. Dans ce cadre, nous avons choisi d'utiliser des méthodes d'imageries 2D qui permettent de visualiser le sol et l'ensemble du système racinaire et d'avoir des estimations directes des prélèvements. L'image 2D obtenue permet également de travailler à différentes échelles en fonction de la zone de pixels étudiée et du traitement effectué. Les méthodes d'imagerie choisies sont l'imagerie par transmission lumineuse et la radiographie par rayon X. La méthode de transmission lumineuse a été mise au point pour cette application particulière. Cette méthode a été utilisée auparavant pour étudier l'infiltration de l'eau et son instabilité dans du sable grossier. Ici cette méthode est appliquée à un milieu sableux colonisé par un système racinaire qui peut être âgé et de

grande dimensions (de l'ordre de1 m de profondeur, 0,5 mètre de large et 4 mm d'épaisseur). Le fait de pouvoir travailler à différentes échelles d'espace est une particularité nouvelle pour une méthode d'étude des prélèvements d'eau par des systèmes racinaires bien développés. Jusque là, les méthodes expérimentales donnaient des évolutions globales ou très locales. La deuxième méthode utilisée est l'imagerie par rayons X. Avec cette méthode, nous pouvons travailler avec un sol opaque, mais elle restreint l'espace que le système racinaire peut occuper (50×25×1cm).

L'utilisation de ces méthodes a une implication importante qui est la nécessité de travailler dans des milieux de faibles épaisseurs. Ceci impose des contraintes importantes sur la croissance du système racinaire qui se développe dans un plan et sur la visualisation des processus qui est dans un plan également. De plus, l'utilisation d'un milieu très sableux, pour la transmission lumineuse, combiné à une faible épaisseur accélère les processus d'extraction racinaire. Nous sommes loin des conditions « naturelles » de croissance d'une plante, mais cette méthode nous permet tout de même d'observer les comportements et de vérifier des hypothèses de fonctionnement.

La plante choisie pour cette étude est le lupin bleu (*Lupinus angustifolius*). C'est une plante dicotylédone avec un système racinaire pivotant relativement simple dans son architecture. De plus cette plante est adaptée aux sols sableux. L'étude de l'influence de l'architecture racinaire sur les prélèvements implique de disposer d'un panel d'architectures différentes. Nous avons créé 6 architectures différentes allant de l'architecture pivotante (naturelle de la plante) à l'architecture fasciculée (par blocage mécanique de la croissance du pivot), en passant par des architectures intermédiaires entre ces deux extrêmes, c'est à dire que les systèmes racinaires obtenues présentent plus ou moins le caractère pivotant. Ce faible nombre ne permet pas de tirer une règle générale de prélèvement d'eau en fonction de l'architecture racinaire, mais il permet de dégager des comportements établis en fonction d'une variable quantitative synthétique caractéristique pour chaque système racinaire. La caractérisation des systèmes racinaires ne présente pas à l'heure actuelle de méthode normalisée. Nous avons choisi comme variable la distance moyenne d'un point du sol à une racine. Cette variable intègre l'aspect architectural de l'expansion des systèmes racinaires dans l'espace, mais on ne tient pas explicitement compte de la structure de ramification.. Il semble néanmoins que l'on puisse faire le lien entre une distance moyenne élevée et le caractère pivotant du système

racinaire et, a contrario, entre une distance moyenne faible (forte expansion dans l'espace) et le caractère fasciculé.

Un modèle de transfert d'eau dans le système sol - système racinaire a été créé et utilisé pour interpréter les résultats expérimentaux et tester l'influence de l'architecture sur l'extraction. Ce modèle a été développé pour essayer d'intégrer dans une structure globale les connaissances actuelles de l'extraction racinaire de l'échelle de la racine à celle de l'ensemble du système racinaire. Il décrit en trois dimensions les interactions entre les transferts d'eau dans le sol, les prélèvements hydriques des racines et le transfert de cette eau dans la plante. On peut obtenir ainsi une information détaillée des transferts locaux à la fois dans le sol et la plante et les synthétiser à une échelle globale.

Dans les milieux sableux, grâce à la méthode de transmission lumineuse, nous avons pu observer directement la formation et l'évolution d'un front de prélèvement d'eau se déplaçant sur le système racinaire en profondeur et radialement. A notre connaissance, un tel résultat n'a pas été montré jusqu'à présent sur un système racinaire adulte. Ce front de prélèvement se retrouve sur les profils de prélèvements intégrés sur la largeur du rhizotron qui montrent que les racines prélèvent l'eau d'abord en surface, puis se propage en profondeur au cours du temps. En effet, la chute du potentiel hydrique de la plante, liée au départ d'eau des surfaces soumises à la transpiration, va se propager le long de la plante, des feuilles aux racines via les vaisseaux du xylème. Le potentiel hydrique racinaire devenant inférieur à celui du sol, va entraîner un transfert d'eau du sol aux racines, d'abord dans les zones en surface, puis en profondeur avec la propagation de la chute du potentiel hydrique xylémien. Les profils mettent également en évidence des capacités différentes des racines à prélever l'eau : les racines les plus profondes étant les moins actives dans les prélèvements d'eau. Ici il n'est plus seulement question de propagation de la chute de potentiel, mais également des conductances hydrauliques des racines. Dans le système racinaire du lupin, les parties les plus profondes coïncident avec les parties les plus jeunes. L'ouverture des vaisseaux du xylème se faisant progressivement avec la maturité de la racine de la partie apicale vers la partie basale, les racines les plus jeunes présentes des capacités différentes pour prélever l'eau et on trouve, le long de l'axe racinaire, une variabilité des capacités d'absorption. L'imagerie par transmission lumineuse a également permis de mettre en évidence des gradients importants de teneurs en eau et de potentiel hydrique à proximité d'une racine, et donc la résistance du sol au flux d'eau du sol à la racine.

L'étude de l'influence des différentes morphologies de systèmes racinaires sur les prélèvements en eau montrent, à l'échelle du système racinaire, que les prélèvements ramenés à l'unité de longueur de racine et l'unité de surface des feuilles sont, toutes choses égales par ailleurs, différents selon les systèmes racinaires, excluant par-là même une simple explication des différences de prélèvements observées par la longueur totale de racine. Un parallèle peut être fait entre l'expansion dans l'espace des racines et les prélèvements : plus l'expansion est faible, plus les racines sont efficaces en terme d'extraction par rapport à la demande, le système racinaire pivotant présentant ce caractère peu colonisateur par rapport au système racinaire fasciculé.

La modélisation nous a permis de tester l'influence des propriétés hydrauliques des racines. Ainsi, les valeurs et les distributions des conductances hydrauliques racinaires ont un impact fort sur la répartition des prélèvements et les variations de teneurs en eau dans le sol. Ainsi, (1) la distribution de l'ordre de grandeurs des conductances le long d'une racine et (2) le rapport des valeurs des conductivités axiales entre un axe collecteur et une ramification sont importants à prendre en compte pour expliquer les prélèvements. En effet, le système racinaire fasciculé avec 4 axes collecteurs principaux (les 4 racines primaires) n'explique pas une chute du potentiel hydrique au collet de façon aussi importante que le système racinaire pivotant. Ce dernier, avec son unique axe collecteur peut avoir plus de difficulté à faire transiter l'eau jusqu'au collet. Les différentes architectures racinaires, par l'organisation spatiale des différents éléments de constitution du système racinaire, et par la diversité morphologique et fonctionnelle des racines et leurs connexions entre elles, ont un impact sur les distributions des prélèvements dans le sol, au-delà de la simple variation des densités racinaires.

La méthode d'imagerie par rayons X nous a permis de suivre qualitativement les prélèvements d'eau par les racines de lupins bleu âgés de 4 semaines dans un sol limoneux. La quantification fine des prélèvements n'a pu être effectuée à cause de la faiblesse de variation de teneur en eau mise en jeu au cours du suivi des prélèvements par rapport à la masse volumique totale du milieu traversé par les rayons X. L'imprécision sur les mesures de teneurs en eau s'est révélée plus élevée que les variations mesurées pendant le prélèvement racinaire (environ 10% de teneur en eau volumique). Néanmoins, certaines observations qualitatives ont pu être faites et confirmées par les résultats de simulation dans les mêmes conditions, à savoir que les variations de teneur en eau dans le sol limoneux sont plus graduelles que dans un sol sableux du fait des propriétés hydrodynamiques du milieu. Cela se

traduit par des gradients de teneurs en eau faible, tandis qu'avec un sol sableux de forts gradients de teneur en eau ont été observés à proximité des racines.

Les images de rayons X soulèvent également la question de l'importance du contact sol – racine sur les prélèvements en eau dans un matériau susceptible de retrait. Les images montrent qu'à partir d'un certain temps de prélèvement d'eau par les racines (visible par les rayons X dès le deuxième jour de prélèvement dans le cas du limon étudié, mais probablement variable selon la texture et la structure du sol), et sans apport d'eau dans le milieu, il existe des endroits où le contact sol – racine ne s'opère plus. Dans ce cas, les résistances au transfert du contact sol – racine peuvent être élevées par rapport aux autres résistances dans le système et donc amplifier le phénomène de sécheresse que subissent les racines. Le modèle ne prend pas en compte actuellement les variations dynamiques de contacts sol / racine. La difficulté dans la validation de tel mécanisme est la quantification de l'importance du phénomène et de la quantification du contact.

Grâce à la modélisation et à l'expérimentation, nous avons pu faire le lien entre l'échelle globale (celle du système racinaire) et l'échelle locale (celle du segment de racine), mais dans un cadre particulier qui est le confinement 2D du système racinaire et l'utilisation d'un sol sableux et limoneux homogènes, c'est à dire sans structure contraignant le développement du système racinaire. L'influence du système racinaire et de son architecture géométrique et hydraulique ont pu être mis en évidence. Dans une perspective globale de l'étude de l'extraction racinaire différents points importants n'ont pas été abordés qui sont :

- L'effet de la structure du sol : en effet, celle-ci modifie l'architecture racinaire et peut contraindre le système racinaire dans une géométrie particulière. Cet effet structure peut être accessible par la modélisation, avec une architecture simulée où les racines peuvent être réfléchies par des obstacles.

- La croissance au sens strict (et donc des échelles de temps longues) et les effets de rétroaction de la sécheresse sur la croissance et les prélèvements n'ont pas été pris en compte.

- L'effet du contact sol – racine : cet effet sera probablement quantifiable à l'avenir grâce aux progrès de la tomographie à rayons X (en 3D) ou la résonance magnétique nucléaire.

Malgré ces points non abordés, la modélisation actuelle pourrait nous permettre d'étudier différents l'adaptation de différentes architectures racinaires à textures de sol variées (c'est à dire avec différentes propriétés hydrodynamiques). Par exemple, les systèmes racinaires pivotants semblent les plus adaptés à des sols plutôt sableux où les variations de teneurs en eau sont très rapides et les systèmes racinaires fasciculés à des sols plus limoneux et argileux. On peut également envisager d'étudier les conséquences des variations des conductances hydrauliques des racines sur les prélèvements en relation avec l'architecture par la modélisation : par exemple, une plante qui aura des vaisseaux de xylème plus gros, et donc une conductance axiale plus importante, sera-t-elle plus efficace en terme d'extraction. Ces perspectives pourraient amener quelques éléments pour la sélection de variétés végétales et l'adaptation des plantes par rapport au milieu et pour une meilleure maîtrise de l'irrigation. Dans ce cadre, la prise en compte de la croissance est tout à fait nécessaire.

Enfin, même si on tend vers une représentation très fine des prélèvements hydriques, il sera nécessaire de simplifier la description par la prise en compte de paramètres intégrateurs pour différentes architectures et différentes plantes afin d'obtenir des termes « puits racinaires » moins empiriques et prenant mieux en compte la plante dans les modélisations « opérationnelles ».

Références bibliographiques

Asseng, S., L. A. G. Aylmore, et al. (2000). Computed-assisted tomography and magnetic resonance imaging. Roots Methods. A. L. S. e. al. Berlin Heidelberg, Springer-verlag: 343-363.

Aylmore, L. A. G. (1993). "Use of computer-assisted tomography in studying water movement around plant roots." *Advances in Agronomy* 49: 1-54.

Azaizeh, H. and E. Steudle (1991). "Effects of salinity on water transport of excised maize (*Zea mays* L.) roots." Plant Physiol. 99: 1136-11455.

Baker, J. M. and C. H. M. VanBavel (1988). "Water transfer trough cotton plants connecting soil regions of differing water potential." Agron. J. 80: 993-997.

Balling, A. and U. Zimmermann (1990). "Comparative measurements of the xylem pressure of *Nicotiana* plants by means of the pressure bomb and pressure probe." Planta 182: 325-338.

Becker, E. B., G. F. Carey, et al. (1981). Finite elements: an introduction. London, Prentice-Hall Inc.

Bolomey, J.-C. and C. Pichot (1990). "Microwave tomography : from theory to practical imaging systems." *International Journal of Imaging Systems and Technology* 2: 144-156.

Brar, G. S., B. L. McMichael, et al. (1990). "Hydraulic conductivity of cotton roots as influenced by plant age and rooting medium." Planta 196: 804-813.

Brooks, R. H. and A. T. Corey (1964). Hydraulic properties of porous media. Colorado, Colorado State Univ.

Brown, J. G. (1966). X-rays and their applications. New York.

Bruand, A., I. Cousin, et al. (1996). "Backscattered electron scanning images of soil porosity for analysing soil compaction around roots." Soil Sci. Soc. Am. J. 60: 895-901.

Bruckler, L. (1984). "Utilisation des micropsychromètres pour la mesure du potentiel hydrique du sol en laboratoire et *in situ*." Agronomie 4(2): 171-182.

Bruckler, L. and F. Lafolie (1991). "Modeling root water potential and soil-root water transport: II Field comparaisons." *Soil Sci. Soc. Am. J.* 55: 1213-1220.

Buchard, C., M. McCully, et al. (1999). "Daily embolism and refilling of root xylem vessels in three dicotyledonous crop plants." Agronomie 19: 97-106.

Clausnitzer, V. and J. W. Hopmans (1994). "Simultaneous modeling of transient three-dimensional root growth and soil water flow." Plant and Soil 164: 299-314.

Clements, J. C., P. F. White, et al. (1993). "The root morphology of *Lupinus angustifolius* in relation to other *Lupinus* species." *Aust. J. Agric. Res.* 44: 1367-1375.

Comstock, J. P. and J. S. Sperry (2000). "Theoretical considerations of optimal conduit length for water transport in vascular plants." New Phytol. 148: 195-218.

Dainty, J. (1963). "Water relations of plant cells." Advances in Botanical Research 1: 279-326.

Dalton, F. N., P. A. C. Raats, et al. (1975). "Simultaneous Uptake of Water and Solutes by Plant Roots." *Agron* 67: 334-339.

Darnault, C. J. G., J. A. Throop, et al. (1998). "Visualisation by Light Transmission of Oil and Water Contents in Transient Two-Phase Flow Fields." *J. Contam. Hydrol.* 31: 337-348.

Doussan, C., L. Pagès, et al. (1998). "Modelling of the hydraulic architecture of root systems - an integrated approach to water absorption - model description." Annals of Botany 81: 213-223.

Doussan, C., G. Vercambre, et al. (1998). "Modelling of the hydraulic architecture of root systems - Distribution of axial and radial conductances in Maize." Annals of Botany 81: 225-232.

Dracup, M. and E. J. M. Kirby (1996). Lupin development guide. Perth, University of Western Australia Press.

Faiz, S. M. A. and P. E. Weatherley (1982). "Root contraction in transpiring plants." New Phytol. 92: 333-343.

Fardeau, J. C. and P. Stengel (1998). Sol et échanges avec le couvert végétal. Sol : interface fragile. Gelin: 41-63.

Fitter, A. (1991). "Architectural analysis of plant root systems. I. Architectural correlates of exploitation efficiency." New Phytol. 118: 375-382.

Fitter, A. (2002). Characteristics and functions of root systems. Plant roots, the hidden half (third edition). A. E. Y. Wasel, U. Kafkafi. New York, Marcel Dekker: 15-32.

Frensch, J. and E. Steudle (1989). "Axial and radial hydraulic resistance to root of Maize (*Zea mays L.*)." Plant Physiol. 91: 719-726.

Gardner, W. R. (1960). "Dynamics aspects of soil water availability to plants." Soil Sci. 89: 63-73.

Garrigues, E. (1999). Mise au point préliminaire d'un dispositif d'imagerie du prélèvement racinaire dans un sol sableux par transmission lumineuse. Paris - Grignon, INRA: 30 pages + annexes.

Glass, R. J. and T. S. Steenhuis (1989). "Mechanism for Finger Persistence in Homogeneous, Unsaturated, Porous Media : Theory and Verification." *Soil Sci.* 148: 60-70.

Glass, R. J., T. S. Steenhuis, et al. (1989). "Wetting Front Instability 2. Experimental Determination of Relationships Between System Parameters and Two-Dimensional Unstable Flow Field Behaviour in Initially Dry Porous Media." *Water Resour. Res.* 25: 1195-1207.

Guyot, G. (1997). Les rayonnements naturels. Climatologie de l'environnement. Masson. Paris: 15-31.

Hacke, U. G., V. Stiller, et al. (2001). "Cavitation Fatigue. Embolim and refilling cycles can weaken the cavitation resistance of xylem." Plant Physiol. 125: 779-786.

Hainsworth, J. M. and L. A. G. Aylmore (1983). "The use of computed Assisted tomography to determine spatial distribution of soil water content." Aust. J. Soil. Res. 21: 435-443.

Hainsworth, J. M. and L. A. G. Aylmore (1986). "Water Extraction by Single Plant Roots." *Soil Sci. Soc. Am. J.* 50: 841-848.

Hainsworth, J. M. and L. A. G. Aylmore (1989). " Non-Uniform Soil Water Extraction by Plant Roots." *Plant and soil* 113: 121-124.

Halila, M. T. (1998). Etude expérimentale de sable additionné d'argile, comportement physique et organisation en conditions salines et sodiques. Paris Grignon, INA-PG: 202p.

Hamza, M. A., S. H. Anderson, et al. (2001). "Studies of soil water drawdowns by single radish roots at decreasing soil water content using computer-assisted tomography." Aust. J. Soil. Res. 39: 1387-1396.

Hamza, M. A. and L. A. G. Aylmore (1992). "Soil solute concentration and water uptake by single lupin and radish plant roots. I. Water extraction and solute accumulation." *Plant and Soil* 145: 187-196.

Henson, I. E., C. R. Jensen, et al. (1989). "Leaf gas exchange and water relations of lupins and wheat. I. Shoot response to soil water deficits." *Aust. J. Plant Physiol.* 16: 401-413.

Herkelrath, W. N., E. E. Miller, et al. (1977). "Water Uptake by Plants : II. The Root Contact Model." *Soil Sci. Soc. Am. J.* 41: 1039-1043.

Holbrook, N. M., V. R. Shashidhar, et al. (2002). "Stomatal control in tomato with ABA-deficient roots : response of grafted plants to soil drying." J. Exp. Bot. 53(373): 1503-1514.

Huang, B. and P. S. Nobel (1994). "Root hydraulic conductivity and its components with emphasis on desert succulents." Agron. J. 86: 767-774.

Jensen, C. R., I. E. Henson, et al. (1989). "Leaf gas exchange and water relations of lupins and wheat. II. Root and shoot water relations of lupin during drought-induced stomatal closure." *Aust. J. Plant Physiol.* 16: 415-428.

Jensen, C. R., H. Svendsen, et al. (1993). "Use of the root contact concept, an emperical leaf conductance model and pressure-volumes curves in simulating crop water realtions." Plant and Soil 149: 1-26.

Jones, H., R. G. Leigh, et al. (1988). "The integration of whole root and cellular hydraulic conductivities in cereal roots." Planta 174: 1-7.

Jones, H. G. and R. A. Sutherland (1991). "Stomatal control of xylem embolism." Plant Cell Environ. 14: 607-612.

Klepper, B. (1992). "Development and growth of crop root systems." Advances in Soil Science 19: 1-25.

Kooistra, J., D. Schoonderbeek, et al. (1992). "Root-soil contact of maize as measured by a thin-section technique. II. Effects of soil compaction." Plant and Soil 139: 119-129.

Kramer, P. J. and J. S. Boyer (1995). Water relations of plants and soils. Orlando.

Kuchenbrod, E., M. Landek, et al. (1996). "Measurement of water flow in xylem vessels of intact maize plants using flow-sensitive NMR imaging." Bot. Acta 109: 184-186.

Lafolie, F., L. Bruckler, et al. (1991). "Modelling Root Water Potential and Soil-Root Water Transport: I Model Presentation." *Soil Sci. Soc. Am. J.* 55: 1203-1212.

Landsberg, J. J. and N. D. Fowkes (1978). "Water movement through plant roots." Annals of Botany 42: 493-508.

Leport, L., N. C. Turner, et al. (1998). "Water relations, gas exchange and growth of cool-season grain legumes in a Mediterranean-type environment." European Journal Of Agronomy 9: 295-303.

Linton, M. J. and P. S. Nobel (1999). "Loss of water transport capacity due to xylem cavitation in roots of two CAM succulents." *American Journal of Botany* 86(11): 1538-1543.

Lynch, J. (1995). "Root architecture and plant productivity." Plant Physiology 109(1): 7-13.

Macedo, A., S. Crestana, et al. (1998). "X-ray microtomography to investigate thin layers of soil clod." *Soil and Tillage Research* 49: 249-253.

MacFall, J. S., G. A. Johnson, et al. (1990). "Observation of a water-depletion region surrounding lobolly pine roots by magnetic resonance imaging." *Botany* 87: 1203-1207.

McCully, M. E. (1999). "Roots in soil: unearthing the complexities of roots and their rhizospheres." Annu. Rev. Plant Physiol.Plant Mol. Biol. 50: 695-718.

McCully, M. E. and M. J. Canny (1988). "Pathways and processes of water and nutrient movement in root." Plant and Soil 111: 159-170.

McCully, M. E. and M. J. Canny (1989). Pathways and processes of water nutriment movements in roots. Structural and functional aspects of transport in roots. B. C. Lougman, Kluwer Academic Publishers: 3-14.

Meinzer, P. C. and D. G. Grantz (1990). "Stomatal and hydraulic conductance in growing sugarcane: stomatal adjustment to water transport capacity." Plant Cell Environ. 13: 383-388.

Melchior, W. and E. Steudle (1993). "Water transport in Onion (*Allium cepa* L.) roots. Changes of axial and radial hydraulic conductivities during root development." Plant Physiol. 101: 1305-1315.

Molz, F. J. (1981). "Models of water transport in the soil plant system : a review." Water Resour. Res. 17: 1245-1260.

Moran, C. J., A. Pierret, et al. (2000). "X-ray absorption and phase contrast imaging to study the interplay between plant roots and soil structure." Plant and Soil. 223: 99-115.

Nobel, P.S., Alm, M. (1993). "Root orientation vs water uptake simulated for monocotyledonous and dicotyledonous desert succulents by a root segment model." Functional Ecology. 7: -600-609.

Newman, E. I. (1969). "Resistance to water flow in soil and plant. I. Soil resistance in relation to amounts of roots: theoretical estimates." J. Apll. Ecol. 6: 261-272.

Nobel, P. S., P. J. Schulte, et al. (1990). "Water influx charactéristics and hydraulic conductivity for roots of *Agave deserti* Engelm." J. Exp. Bot. 41(225): 409-415.

Pagès, L. (2002). Modeling root system architecture. Plant roots, the hidden half (third edition). A. E. Y. Wasel, U. Kafkafi. New York, Marcel Dekker: 359-381.

Pagès, L., M. O. Jordan, et al. (1989). "A simulation of the three-dimensional architecture of the maize root system." Plant and Soil 119: 147-154.

Pagès, L., Y. Le Roux, et al. (1995). "Modélisation de l'architecture racinaire." Plantation, recherche, développement.. 1(1): 19-34.

Passioura, J. B. (1988). "Water Transport in and to Roots." *Ann. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol.* 39: 245-265.

Reicosky, D. C. and J. T. Ritchie (1976). "Relative importance of soil resistance and plant resistance in root water absorption." *Soil Sci. Soc. Am. J.* 40: 293-297.

Saliendra, N. Z., J. S. Sperry, et al. (1995). "Influence of leaf water status on stomatal responses to hydraulic conductance, atmospheric drought, and soil drought in *Betula occidentalis*." Planta 196: 357-366.

Salim, M. and M. G. Pitman (1984). "Pressure-induced water and solute flow through plant roots." J. Exp. Bot. 35: 869-891.

Scholander, P. F., H. T. Hammel, et al. (1965). "Sap pressure in vascular plants. Negative hydrostatic pressure can be measured in plants." Science 148: 339-346.

Simonneau, T. (1992). Absorption d'eau en condition de disponibilité hydrique non uniforme. Etude sur pêchers en solution nutritive. Paris- Grignon, Institut National Agronomique Paris-Grignon.: 293 pages + annexes.

Simonneau, T. and R. Habib (1991). "The use of tree root suckers to estimate root water potential." Plant Cell and Environment 14: 585-591.

Sperry, J. S. (2000). "Hydraulic constraints on plant gas exchange." Agricultural and Forest Meteorology 104: 13-23.

Sperry, J. S., J. R. Donnelly, et al. (1988). "A method formeasuring hydraulic conductivity and embolism in xylem." Plant Cell and Environment 11: 35-40.

Steudle, E. (1994). "Water Transport Across Roots." *Plant Soil* 167: 79-90.

Steudle, E. (1997). "water transport across plant tissue: role of water channels." Biology of the Cell 89: 259-273.

Steudle, E. (2000). "Water uptake by plant roots: an integration of views." Plant and Soil. 226: 45-56.

Steudle, E. (2001). "The cohesion-tension mechanism and the acquisition of water by plat roots." Annu. Rev. Plant Physiol.Plant Mol. Biol. 52: 847-875.

Steudle, E. and C. A. Peterson (1998). "How does water get through roots ?" *Journal of Experimental Botany* 49(322): 775-788.

Tamari, S., L. Bruckler, et al. (1993). "A simple method for determining soil hydraulic properties in the laboratory." Soil Sci. Soc. Am. J. 58: 1596-1603.

Tardieu, F., L. Bruckler, et al. (1992). "Root clumping may affect the root water potential and the resistance to soil -water transport." Plant and Soil. 140: 291-301.

Tardieu, F. and H. Manichon (1986). "Caractérisation en tant que capteur d'eau de l'enracinement du maïs en parcelle cultivée. 1. Discussion des critères d'étude." Agronomie 6(4): 345-354.

Tardieu, F. and H. Manichon (1986). "Caractérisation en tant que capteur d'eau de l'enracinement du maïs en parcelle cultivée. 2. Une méthode d'étude de la répartition verticale et horizontale des racines." Agronomie 6(45): 415-425.

Tardieu, F., J. Zhang, et al. (1992). "Xylem ABA controls the stomatal conductance of field-grown maize subjected to soil compaction or soil drying." Plant Cell Environ. 15: 193-197.

Tidwell, V. C. and R. J. Glass (1994). "X ray and Visible Light Transmission for Laboratory Measurement of Two-Dimensional Saturation Fields in Thin-Slab Systems." *Water Resour. Res.* 30: 2873-2882.

Tidwell, V. C. and M. Parker (1996). "Laboratory Imaging of Stimulation Fluid Displacement from Hydraulic Fractures." *Society of Petroleum Engineers* 36491: 793-804.

Tyerman, S. D., C. M. Niemietz, et al. (2002). "Plant aquaporins: multifunctional water and solute channels with expanding roles." Plant, Cell and Environment 25: 173-194.

Tyree, M. T. (1997). "The cohesion-tension theory of sap ascent: current controversies." Journal of Experimental Botany 48(315): 1753-1765.

Van Genuchten, T. (1980). "A closed-form equation for predicting the hydraulic conductivity of unsaturated soils." Soil Sci. Soc. Am. J. 44: 892-898.

Van Noordwijk, M., J. Kooistra, et al. (1992). "Root-soil contact of maize as measured by a thin-section technique. I. Validity of the method." Plant and Soil 139: 109-118.

Van Noordwijk, M., D. Schoonderbeek, et al. (1993). "Root-soil contact of field-grown winter wheat." Geoderma 56: 277-286.

Varney, G. T. and M. J. Canny (1993). "Rates of Water Uptake into the Mature Root System of Maize Plants." *New Physiologist.* 123: 775-786.

Veen, B. W., M. Van Noordwijk, et al. (1992). "Root-soil contact of maize as measured by a thin-section technique. III. Effects on shoot growth, nitrate and water uptake efficiency." Plant and Soil 139: 131-138.

Vercambre, G. (1998). Modélisation de l'extraction de l'eau par une architecture racianire en condition de disponibilité non uniforme. Institut National Agronomique Paris-Grignon. Paris-Grignon, INA-PG: 150 + annexes.

Vercambre, G., C. Doussan, et al. (2002). "Distribution of axial hydraulic conductance in plum tree root system. Links to xylem development." Trees: Structure and Function 16: 479-487.

Xu, X. and W. L. Bland (1993). "Reverse water flow in sorghum roots." Agron. J. 85: 384-388.

Zhang, J., V. Schurr, et al. (1987). "Control of stomatal behaviour by abscisic acid wich apparently originates in the roots." J. Exp. Bot. 192(1174-1181).

Zimmermann, U., F. C. Meinzer, et al. (1994). "Xylem water transport: is the available evidence consistent with the cohesion theory ?" Plant Cell and Environment 17: 1169-1181.

Observing plant roots in their environment: Current imaging options and perspectives

A. Pierret[a,*], C. Doussan[b], E. Garrigues[b] and J.M. Kirby[a]

[a]*CSIRO Land & Water, GPO Box 1666, Canberra ACT, Australia*
[b]*INRA - CSE – Domaine Saint Paul – Site Agroparc –F 84914 – Avignon cedex 9*

*Corresponding author
Email : alain.pierret@csiro.au

Version 1.0 (16 May 2002)

To be submitted to Agronomie by the 30th June 2002

26 pages,
4501 words (abstract: 149),
62 references,
9 figures.

Short title: Imaging of roots in soil

Observing plant roots in their environment: Current imaging options and perspectives

A. Pierret[a,*], C. Doussan[b], E. Garrigues[b] and J.M. Kirby[a]

[a]*CSIRO Land & Water, GPO Box 1666, Canberra ACT, Australia*

[b]*INRA - CSE – Domaine Saint Paul – Site Agroparc –F 84914 – Avignon cedex 9*

*Corresponding author

Email : alain.pierret@csiro.au

Abstract

We provide an overview of current options for imaging roots in their environment, using both destructive and non-destructive techniques, in either two or three dimensions. Our primary aim is to describe the potential and limitations of these techniques, rather than their physical principles. Although three-dimensional imaging is discussed, two-dimensional imaging alternatives we have recently experimented with are described in more detail. We show that these technically simple alternatives to three-dimensional imaging are cheaper, more readily accessible, and offer larger field-of-view or better resolution for a similar field-of-view. We conclude that, while fully appropriate 3D imaging tools will ultimately become available, in the meantime, two-dimensional techniques should be considered as relevant options for observing roots in their environment. In particular, we show that 2D imaging can be quite useful when examining issues such as the association of the root distribution and soil structure, or the functioning of whole root systems.

1. Introduction

The above ground parts of plants have been well studied but roots have received much less attention. A simple reason for this apparently limited interest in roots is purely technical: roots being tightly enmeshed in the opaque soil matrix, it is extremely difficult to observe them in situ [12]. Under field conditions, roots are exposed to a very heterogeneous environment: the physical, chemical and biological properties of soil can vary greatly within a few millimeters, e.g. [49, 56], and affect root growth, either beneficially or detrimentally, at a very local scale. Interactions between roots and soil structure and the resulting effects on root physiology remain poorly understood. Such knowledge is however essential as it is likely that plant performance is linked to the precise location of roots with respect to soil structure features [41, 42] as well ass the micro-environment surrounding the roots [38]. For example, observations based on physical separation of roots from soil, suggest that although roots growing down macropores may be able to access more water and nutrient from depth, this is most likely offset by poor soil-contact and impeded lateral growth [54].

In this paper we examine the current options for imaging roots and their environment, both destructively and non-destructively, in either two or three dimensions. We deliberately give little description of the principles behind these techniques and concentrate on their suitability and limitations, in the specific context of root-soil studies. In addition, 3-dimensional techniques are only briefly discussed, since they have received reasonable coverage in recent literature, e.g. [2]. On the other hand, we consider and discuss in greater detail 2-dimensional imaging alternatives we have recently experimented with, namely: (i) high-resolution X-ray imaging of roots in undisturbed, resin impregnated soil samples, (ii) X-ray imaging of root growth and response to soil constraints in thin containers and (iii) Light transmission imaging of root water uptake in thin containers. We show that these technically simple alternatives to 3-dimensional imaging are cheaper, more readily

accessible and generally offer a larger field-of-view or better resolution for a similar field-of-view.

2. Two-dimensional destructive/invasive techniques

2.1 Core washing, root mapping and mini-rhizotrons

Although not an imaging technique, it is worth mentioning here that the most basic technique for observing/measuring roots (and probably the most widely used) consists in washing auger sampled cores. This technique can be used to determine the root length density, a key parameter in many models of root water extraction. However, it is well documented that many fine roots may be broken and washed away with the soil, leading to biased estimates, e.g. [33].

Trench profile mapping and mini-rhizotron tubes are simple invasive techniques that allow observation of root growth and spatial distribution in situ. However, difficulties in identifying all the roots present due to poor contrast with the soil matrix can be an issue and are likely to affect results of root mapping [23]. There are also concerns about roots growing preferentially around mini-rhizotron tubes [15]. Furthermore, neither of these techniques permits observation of the root environment.

2.2 Microscopy of roots in undisturbed soil samples

During the last decade, substantial progress in observing/measuring the spatial relations between roots and soil was achieved via optical microscopy. Using thin sections of undisturbed soil samples van Noordwijk et al. [57] and Kooistra et al. [29] demonstrated that it is possible to qualitatively investigate the degree of contact between roots and soil, an important parameter influencing oxygen, water and nutrient uptake [14]. Similar studies on polished sections of undisturbed soil demonstrated, at a slightly coarser scale, non-random relationships between roots and soil structural features such as macropores [30, 52, 53].

At a finer scale, electron microscopy of thin sections has been used to study physical interactions between roots and soil. For example, using backscattered electron images, Bruand et al. [7] showed that by rearranging the packing of soil skeleton grains, root radial growth can cause local changes in bulk density of up to 0.26 Mg m^{-3}.

Examination of fresh, undisturbed samples frozen in the field, by cryo-SEM coupled with X-ray microanalysis is leading to advances in the study of the water relations at the soil-root interface, as well as feed-forward/feedback effects between roots and their rhizospheres [38]. One example which clearly demonstrates the potential of this technique was the finding of so-called rhizosheaths [59], zones of enhanced and stabilized soil aggregation around roots of many grass species including cereals. From a functional point of view, rhizosheaths have been shown to considerably increase the contact between roots and soil. Cryo-SEM studies demonstrated that although rhizosheaths have an inherent porosity, parts of root hairs constantly stay in contact with rhizosheath soil via surrounding mucilage expanded by exuded water [39].

The main hindrance to a wider adoption of these microscopic techniques results either from the cost of specialized laboratory equipment and labour required for sample preparation (thin sections), or from the cost of analytical equipment (cryo-SEM). However, these methods can provide essential information on how plant roots grow and function under field conditions, at a scale which is not accessible by any other means.

2.3 X-ray imaging of roots in undisturbed, resin impregnated soil samples

2.3.1 Principle and experimental setup

This method was first introduced by Moran et al. [40]. To some extent, it can be seen as an X-ray equivalent of the thin section method described in the previous section, with the advantage of providing a quantified description of the soil structure as a density/porosity field. X-rays emitted by a microfocus source (i.e. a source with a

small focal spot of about 10-20 μm) are attenuated differently by sample features such as soil structural elements with different densities. In addition to this differential attenuation, materials with a phase contrast such as the interface between soil and roots cause a slight refraction of the X-rays [60]. This enhances the attenuation contrast between soil and roots, and thus leads to improved image clarity. The resulting images permit ready discrimination of the roots. Samples observed are typically 1 mm thick sections of resin impregnated soil collected in the field. Due to the cone-shaped X-ray beam, projected images can be directly magnified on the image detector. Possible imaging configurations are many: the most commonly used for this application yields images of a 66 mm square field-of-view with a 17.5 μm pixel size. With high-flux sources now available, exposure times are of the order of a few seconds. Different types of image detectors can be used, such as photographic plates, CCD cameras coupled with phosphor screens or phosphor image plates. Once acquired, the images can be transformed into soil density fields according to the calibration procedure of Bresson and Moran [6]. The images are subsequently processed and various attributes such as the root length density, root diameter or estimates of the spatial association of roots with the least dense areas of soil determined.

2.3.2 Performance

To assess the potential of this method, undisturbed samples were collected from a Natric Palexeralf [50] under a wheat crop. After transportation to the laboratory, samples were impregnated with polyester resin and sectioned both vertically and horizontally. It could be shown that, under this soil/crop combination, roots grew preferentially in looser soil but not necessarily in the macropores (Figure 1a,b). This confirmed previous results [52], obtained from observation of the surface of the same soil sections. Estimates of root length density obtained with this method were very high, about an order of magnitude greater than those commonly obtained by core

washing. They were however in good agreement with values reported by Stewart [52] or Krebs [30], based on microscopic examination of polished sections, or by Heeraman et al. [24] based on X-ray tomography. Such results indicate that fine roots (≈0.1 mm in radius), which cannot be retrieved by core washing, may indeed account for up to 50-60 % of the total root length. Finally, the method can be used to get some insight into root system geometry, through quantification of root orientation and branching intensity [40].

Although restricted to 2-dimensions, this method offers new opportunities for the quantification of root system geometry and the interaction of roots with soil structure. As in the case of optical and electronic microscopy, the cost of equipment and labour associated with this method is certainly not negligible. However, this is counterbalanced by the fact that it enables unique characterization of roots and root-soil interplay under field conditions. In addition, this method is quite versatile and with modification can also be used to study root growth dynamics and activity in controlled laboratory experiments (see below 4.1).

3. Three-dimensional non-destructive/invasive imaging techniques

3.1 Computed tomography(X- and γ -ray) and nuclear magnetic resonance imaging

The principles and potential of computed tomography (X- and γ– ray) and nuclear magnetic resonance imaging (NMRI) have been extensively discussed in recent review papers and special monographs, e.g. [1, 2, 3]. X-ray CT has become quite popular in soil science and it has been applied to address a wide range of issues including (i) the characterization of macropores [58], (ii) the observation of preferential water flow through macropores and measurement of solute breakthrough through porous media [11, 25, 45], (iii) the visualization of earthworm burrows in artificial cores [27, 28], (iv) the reconstruction and measurement of natural earthworm burrow systems [9, 10, 32, 44], (v) the detection of tree roots [46], and

(vi) the discrimination of soil phases using dual energy X-ray sources [47]. In the study of plant roots, considerable effort has been put into using X-ray CT and NMRI to investigate water extraction by single plant roots in soil at high [e.g.19, 20, 21, 36] and low [22] water potential. NRMI has also been reported as a suitable technique for studying root system architecture in both artificial, e.g. [51] and natural soils, e.g. [48]. It is noteworthy that, NMRI has the potential to unravel not only root architecture and growth dynamics, but also some physiological functions: recent work on water flow through xylem vessels using flow sensitive NMRI [31] indicate that, ultimately, NMRI may allow detailed studies of root activity in soil. X-ray CT was only reported once [24] as a means to reconstruct 3-dimensional plant root distribution and root length density. Due to experimental constraints these studies were most frequently based on somewhat artificial systems including (i) root systems with simple architecture such as radish [20, 21, 22], (ii) pruned root systems [36] (iii) small soil volumes, typically cores about 10 cm tall and of the order of 5 cm in diameter [18, 24, 51] and (iv) carefully selected growing media (most of the time, sandy mixtures).

Although there is clear evidence in the literature that both CT and NMRI are very valuable techniques for detailed study of e.g. water relations at the root/soil interface, they suffer several limitations the most important of which are, (i) cost, (ii) difficult access to the equipment, (iii) insufficient spatial resolution to detect fine roots when field-of-view compatible with observation of whole root systems, and vice versa (iv) counting times [18, 35] which negatively impacts on field of view and preclude the study of transient events, and (v) in the case of NMRI, interferences with soil paramagnetic nuclei and, to some extent, soil water.

There is no doubt, that, because of their importance in e.g. medical imaging applications, the pace at which non-destructive 3-dimensional imaging tools improve will, at least, be steady. Recently developed capabilities of medical X-ray CT technology include fast multi-detector systems allowing shorter scanning times, sub-millimeter slice imaging which improves resolution, or co-registration of studies

acquired in different modalities, at different times, or with different scan conditions which is of great interest for the study of dynamics processes. As an illustration of what such technological advances has to offer to the study of whole root systems, we present here (Figure 2), the image of the root system of a chickpea plant (age ??) obtained by A. McNeill (University of Adelaide, Australia) using a new medical scanner model XXX, at a resolution of 0.5mm. Clearly, continued and rapid progress in the field 3D imaging will ultimately give rise to major tools for observing roots in their environment.

4. Two-dimensional non-destructive/invasive imaging techniques

The idea of observing and measuring living roots through the walls of thin transparent containers (rhizotrons) is quite old and has been implemented in a variety of forms for decades. Coupled with time-lapse photography, it was successfully used by many authors to study root dynamics and how different root zone conditions affect root growth, e.g. [34]. Combined with the use of dye indicators, such an approach proved powerful for visualizing pH changes along the root system under a range of nutritional conditions [37]. A recent improvement of this kind of techniques is the so-called videodensitometry method which permits the mapping at high spatial resolution of the dynamics of pH changes occurring along roots [26].

Rhizotrons have also been used in combination with radioisotopes to monitor root induced changes in the rhizosphere. For example, Barber and Ozanne [4] grew plants in ^{45}Ca labeled soil to demonstrate autoradiographically the accumulation/depletion of this element along roots. Finally, although more loosely related to the classical rhizotron concept, we mention two recent applications. The first is a light transmission technique in which projection images of roots in translucent gels are used to obtain unbiased estimates of root lengths, branching patterns and diameter distribution [61]. The second is a high-resolution X-radiographic method used to monitor root tissue differentiation and primordium development in roots grown on synthetic mesh with circulating nutrient solution [5]. In the subsequent sections, we

discuss in further detail two rhizotron based methods we have recently experimented with.

4.1 X-ray imaging of live root systems: response to soil constraints in rhizotrons

4.1.1Principle and experimental setup

Radiographic techniques, using either, X-ray [62] or neutron sources, e.g [8], have been successfully used to image and measure live plant roots in soil. Here, we present and discuss the efficacy of X-radiography as a tool for monitoring root growth and response to soil constraints in simplified systems (rhizotrons). The imaging equipment and setup we used to acquire images is basically the same as that described under 2.3 for the imaging of roots in thin sections of impregnated soil. However, to obtain the largest possible field-of-view (20×25 cm in our experiments), samples were placed in near to close contact with the image detector resulting in slightly more than ×1 magnification. Exposure times were of the order of 1 minute, with the X-ray source set at 60 kVp and 0.33 mA.

Narrow leafed Lupins were grown in rhizotrons 50×25 cm, 1 cm thick, under controlled environmental conditions (12 hours photoperiod with 400 $\mu mole/m^2/s$ PAR, average relative humidity 30-40%, air temperature variable depending on experiment). In a first series of experiments, two light-to-medium clay materials were used. One soil provided a reasonable chemical environment to roots, the other was highly sodic and boron toxic. Rhizotrons were filled with both these materials packed either loosely (ρ ~1.1 Mg m^{-3}) or densely (ρ ~1.6 Mg m^{-3}). The soil water content was set at field capacity at the beginning of the experiments but plants were not irrigated afterwards. Plants grew for 4 to 6 weeks on average after which they started to show signs of water stress. Images were taken on most days to follow root growth dynamics. Air temperature was set to 30- 35°C during the day and ~20 °C at night. In a second series of experiments, we used a sandy loam soil. This material was either packed homogeneously at medium bulk density (1.4 Mg m^{-3}), or as high density (~2

Mg m^{-3}) pre-compacted aggregates distributed in a medium density matrix (1.4 Mg m^{-3}). Soil moisture was maintained near field capacity for 6 weeks with daily additions of modified Hoagland's solution matching the water daily loss (as assessed by weighing the rhizotrons). Following this initial growth period, plants were not re-watered for a week during which they were X-rayed twice daily.

4.1.2 Performance

The technique proved very effective at detecting roots and monitoring root growth. Figure 3 illustrates the typical image resolution that can be achieved with such a radiographic system: second-order lateral roots ~ 0.5 mm in diameter could be imaged. The first series of experiments showed that the technique permits observation of a clear limiting effect of higher bulk density on root architecture and growth rates. Overall, plants grew longer, more branched, root systems in the loose soil. Instead of the simple 'fishbone' like morphology of roots systems developed in the loose soil (Figure 4a), the root system in the dense soil (Figure 4b) had fewer branches and the taproot changed direction when soil resistance was too high (at the interface between the loose upper layer and the dense lower soil). When hitting a dense layer, this plant's taproot intermittently grew upward until its tip found a weaker zone from which it could resume its normal gravitropic course (as indicated by the arrow in Figure 5a). It can be measured (Figure 5b) that, concomitantly to this perturbed growth pattern, soil around the root is compacted, as indicated by higher (lighter) grey level values. Roots of plants grown in the sodic and Boron toxic soil grew short root systems with seriously gnarled lateral roots (Fig 6a,b). Although the density effect observed in the non-toxic soil was still present (shorter root system and more buckled taproots), it appeared to be less important than the limiting effect of detrimental chemistry.

In the second series of experiments, plants in loose soil developed long and highly branched root systems (including many second-order laterals), with simple 'fishbone' like morphology (Figure 7a). In contrast, plants grown in soil with distributed

aggregates grew much fewer first-order laterals and secondary laterals. A pattern specific of this root system's architecture is the frequent change in growth direction as roots encountered the surface of dense aggregates. Some occurrences of this pattern are indicated by arrows in Figure 7b. Roots that appear to penetrate or grow through the dense disks are in fact growing along the surface of the disk, in contact with the rhizotron wall.

Even in non-swelling soils, particles inevitably move to some extent as soil dries up. Hence, it is virtually impossible to strictly discriminate between local changes in water content and bulk density. However, if some degree of approximation can be tolerated, i.e., if it can be assumed that soil particles remain immobile as the soil moisture content diminishes, then some qualitative observations about local changes in water content can be made. Applying such an approximation to the images of homogeneously repacked loamy soil, it could be observed that soil water content dropped more quickly around the lower part of the root system, and that the most intense drying was occurring along a zone ~ 10 cm long behind the root tips (figure 8a). In the soil with distributed aggregates, it was observed (Figure 8b) that water content changed more rapidly in the loose soil matrix than in the aggregates. This tends to indicate that water was preferentially taken up from the loose matrix, and is consistent with the fact that (i) roots preferentially colonized the matrix and (ii) soil water suction was greater in the aggregates.

This technique gives access to spatial information on how a root system develops in the soil with time, depending on local environmental conditions such as, e.g. variable soil density and associated water availability. Soil structural changes occurring concurrently with root development can also be visualized: note the different cracking patterns in the loose and dense soil of Figures 4a and 4b. Finally, it provides some insight into how roots perform through assessment of local changes in water content. One of the strengths of this method is that it permits to assess the efficiency of different parts of the root system in extracting water.

4.2 Light transmission imaging of root water uptake in rhizotrons

4.2.1Principle and experimental setup

Visible light transmission can be used to quantitatively determine the moisture content within a thin, sand filled slab chamber [13, 55]. In such a 3 phase system made of sand, water and air, the higher the soil moisture content, the better the light transmission. Physically, this is due to the higher refractive index of water than that of air: image contrast is governed by differences in the refractive indices of the air-sand and fluid–sand interfaces. One important requirement/limitation of this technique is that the porous media be translucent and thus the thickness of experimental chamber is generally limited to less than 10 mm.

This principle has been successfully applied to detect the changes in moisture content that develop around roots as they extract water from the sand mixture they grow in [16, 17]. Rhizotrons 50 x 100 cm and 0.4 cm thick were used to grow plants. These rhizotrons were made of 7 individual compartments connected to one another by PVC spacers. Plants were grown for 4-6 weeks under controlled environmental conditions (24ºC/day 20ºC/night, 13 hours photoperiod, 450 $\mu ml/m^2/s$ PAR, and 60% relative humidity). A specifically devised mixture of 1.5 % clay and 98.5 % quartz sand (average particle size 175 μm) was chosen for its moisture retention and optical properties. The light source was composed of 19, regularly spaced, 18 W fluorescent tubes, in front of which was placed an Altuglas® sheet used as a diffuser. Images of transmitted light through the growing container were recorded with a black and white CCD video camera connected to a personal computer via a video acquisition card. Captured images were digitized in 8-bit format and had a size of 752 x 582 pixels (1 pixel ~ 1.5 mm). A calibration chamber was used to derive a calibration curve for point wise estimation of water contents in the images. This calibration chamber was partitioned into 7 separate sections filled with the same sand mixture as the growth container, each at known, different, water content. An image of this chamber was

used to derive the function $\theta = f(GL)$, where θ is the gravimetric moisture content and GL the image grey level. To account for random variations in the light source field and video signal noise, a normalization reference with 8 shades of grey was included in each image's field-of-view.

4.2.2 Performance

As an illustration of the technique's performance and potential, we briefly describe here the results of experiments aimed at monitoring water uptake patterns developing around root systems of Lupin and Maize plants. During these experiments, the plant evaporative demand was stimulated by setting the air temperature to 30ºC during the day and 24ºC at night and the relative humidity to 45%. Image acquisition was completed within a few seconds and several images were captured daily. Time series images of drying patterns developing around the root systems of the two plant species considered here are shown in Figure 9. It can be seen that in both cases, water extraction first takes place in the upper part of the growing containers. As shallow soil is dried up, roots extract water from increasingly deep parts of the rhizotrons. A major difference in the water uptake patterns of maize and lupin is due to the different root system architecture of these two species: for lupin, which has a taprooted root system, the region from which water is extracted appreciably expands laterally with time. In contrast, with maize, which has a more complex and laterally spread out root system, including seed derived (or axile), stem-derived (or nodal) as well as first- and second-order lateral roots [43], the drying front did not progress laterally but only vertically.

Beside its inherent 2-dimensional nature, this technique's main limitations are that it is restricted to translucent materials and that its sensitivity is reduced at high water content (gravimetric water contents higher than 20% could not be resolved). However, these weaknesses are significantly offset by uniquely attractive features such as (i) very low cost, (ii) simplicity, (iii) large field-of-view compatible with the

root system's size of most field grown annual plants, and (iii) high temporal resolution enabling the study of transient water movement around plant roots.

5. General discussion and conclusions

In this paper, we discuss current options for imaging roots in their environment, both destructively and non-destructively, in either two or three dimensions. We show that the current range of imaging techniques available is quite extensive. Yet, notwithstanding their respective merits, none of them is free from restrictions: using a single technique one should not expect to probe more than a small part, at a specific scale, of the wide and complex range of interactions between roots and soil. In this context, one will need to carefully target a technique or a range of techniques depending on the question(s) to be addressed and the time and resources available.

Firstly, one must choose between non-destructive/non-invasive and destructive/invasive techniques. Obviously, the former enables the study of live plants, which is most valuable when dealing with dynamic processes such as water uptake. On the other hand, although destructive investigations only provide a static, 'snapshot-like' view of a sample, they certainly represent a valuable option for small-scale study of the interplay between roots and soil, in particular under field conditions. We conclude that, microscopic or high-resolution X-ray imaging of roots in undisturbed soil samples have a considerable value because they can provide, at a scale which is not accessible by any other means, essential information on complex interactions between roots and soil structure.

Secondly, irrespective of the physical principle involved in the image forming process (i.e. interaction with electromagnetic radiations, particles or nuclear magnetic resonance), all imaging techniques used to study roots fall into two broad categories: the projection or 2-dimensional techniques and the tomographic (3-dimensional) techniques. With projection techniques, physical characteristics of the volume of the sample under scrutiny (attenuation coefficients, refractory index, spin density, relaxation times, etc...) are integrated onto the image plane, whereas tomographic

techniques explicitly reveal, through mathematical reconstruction, the spatial distribution of these properties. Despite recent advances in source, detector and computing technology, root scientists interested in non-destructive/non-invasive observation of plant roots and their environment still face a trade-off between spatial resolution, field-of-view and 3-dimensionality: with the current state of the technology it is possible to have any two. This is a major limitation, considering that unconstrained root systems are 3-dimensional entities which include many fine roots, and which explore large volumes of soil. We conclude that, while fully appropriate 3D imaging tools will ultimately become available, in the meantime, simpler two-dimensional techniques should be considered for observing roots in their environment. In particular, we show that 2D imaging techniques, based on either visible light or X-ray attenuation through thin growing containers (rhizotrons), can be quite useful to study the functioning of whole root systems.

Acknowledgements

Part of the experimental work described in this paper was financially supported by the Grains Research and Development Corporation. Colin McLachlan of CSIRO Land and Water, Canberra helped with fieldwork and in the preparation of the thin section. Annagret Fier of Osnabrueck University, Germany, helped with X-ray imaging of live roots.

References

[1] Anderson S.H., Hopmans J.W., Tomography of soil-water-root processes. Soil Science Society of America Special publication Number 36 (1994).

[2] Asseng S., Aylmore L.A.G., McFall J.S. Hopmans J.W., Gregory P.J., Computer –assisted tomography and magnetic resonance imaging, in: A.L. Smit et al (Eds.), Roots Methods, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 2000, 343-363.

[3] Aylmore L.A.G., Use of computer-assisted tomography in studying water movement around plant roots. Adv. Agronomy 49 (1993) 2-54.

[4] Barber S.A., Ozanne P.G., Autoradiographic evidence for the differential effect of four plant species in altering the calcium content of the rhizosphere soil. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 34 (1970) 635-37.

[5] Bidel L.P.R., Mannino M.R., Rivière L.M., Pagès L., Tracing root development using the soft X-ray radiographic method, as applied to young cuttings of western red cedar (Thuja plicata). Can. J. Bot. 77 (1999) 348-60.

[6] Bresson L.M, Moran C.J., High-resolution bulk density images, using calibrated X-ray radiography of impregnated soil slices. Soil Sc. Soc. Am. J. 62 (1998) 299-305.

[7] Bruand A., Cousin I., Nicoullaud B., Duval O., Bégon J.C., Backscattered electron scanning images of soil porosity for analyzing soil compaction around roots. Soil Sci. Soc. Am. J. 60 (1996) 895-901.

[8] Bushamuka V. N., Zobel R. W, Differential genotypic and root type penetration of compacted soil layers. Crop Sci. 38 (1998) 776-781.

[9] Capowiez Y., Pierret A., Daniel O., Monestiez P., Kretzschmar A., 3D skeleton reconstructions of natural earthworm burrow systems using CAT scan images of soil cores. Biol. Fertil. Soils 27:1, (1998) 51-59.

[10] Capowiez Y., Pierret A., Monestiez P., Belzunces L., Evolution of burrow systems after the accidental introduction of a new earthworm species in a Swiss pre-alpine meadow. Biol. Fertil. Soils 31 (2000) 494-500.

[11] Clausnitzer V., Hopmans J.W., Pore-scale measurements of solute breakthrough using microfocus X-ray computed tomography. Water. Resour. Res. 36:8 (2000) 2067-2079.

[12] Clothier B. E., Green S. R., Roots: the big movers of water and chemicals in soil. Soil Sc. 162:8, (1997) 534-543.

[13] Darnault C.J.G., Throop J.A, DiCarlo D.A., Rimmer A., Steenhuis T.S., Parlange J.Y., Visualization by light transmission of oil and water contents in transient two-phase flow fields. J. Contam. Hydrology. 31 (1998) 337-348.

[14] de Willigen P., van Noordwijk M. Roots, Plant production and nutrient use efficiency. PhD thesis, Agricultural University of Wageningen, The Netherlands, 1987, 282 pp.

[15] Devereux-Joslin J., Wolfe M.H., Disturbances during minirhizotron installation can affect root observation data. Soil Sci. Soc. Am. J. 63 (1999) 218-221.

[16] Garrigues E., Doussan C., Debroux M., Plant water uptake and transfer- from the single root to the root system scale: experimental study, Geophysical Research Abstract, vol. 2, Congrès EGS, 25ème assemblée, Nice Avril 2000, CDROM édition, ISSN: 1029-7006, 2000.

[17] Garrigues E., Doussan C., A comparison of root water uptake between maize and Lupin: Experimental study. 26ème colloque de l'EGS Nice, mars 2001. Geophysical Research Abstracts, vol. 3, CD-ROM edition, ISSN: 1029-7006, 2001.

[18] Gregory P.J., Hisinger P., New approaches to studying chemical and physical changes in the rhizosphere: an overview. Plant Soil 211 (1999) 1-9.

[19] Hainsworth J.M, Aylmore L.A.G., The use of computer assisted tomography to determine spatial distribution of soil water content. Aust. J. Soil Res. 21 (1983) 435-443

[20] Hainsworth J.M, Aylmore L.A.G., Water extraction by single plant roots Soil Sci. Soc. Am. J. 50 (1986) 841-848.

[21] Hamza M.A., Aylmore L.A.G., Soil solute concentration and water uptake by single lupin and radish plant roots. I Water extraction and solute accumulation. Plant Soil 145 (1992) 187-196.

[22] Hamza M.A., Anderson S.H., Aylmore L.A.G., Studies of soil water drawdowns by single radish roots at deacreasing soil water content using computer-assisted tomography. Aust J. Soil Res. 39 (2001) 1387-1396.

[23] Heeraman D.A., Juma N.G., A comparison of minirhizotron, core and monolith methods for quantifying barley (*Hordeum vulgare* L.) and fababean (*Vicia faba* L.) root distribution. Plant Soil 148 (1993) 29-41.

[24] Heeraman D.A., Hopmans J.W., Clausnitzer V., Three dimensional imaging of plant roots in situ with X-ray computed tomography. Plant and Soil 189 (1997) 167-179.

[25] Heijs A.W.J., de Lange J., Schoute J.F.Th., Bouma, J., Computed tomography as a tool for non-destructive analysis of flow patterns in macroporous clay soils. Geoderma 64 (1995) 183-196.

[26] Jaillard B., Ruiz L., Arvieu J.C. (1996) pH mapping in transparent gel using color indicator videodensitometry. Plant Soil 183, 85-95.

[27] Jégou D., Cluzeau D., Wolf H.J., Gandon Y., Trehen P., Assessment of the burrow system of *Lumbricus terrestris*, *Aporrectodea giardi* and *Aporrectodea caliginosa* using X-ray computed tomography. Biol. Fertil. Soils 26 (1998) 116-121.

[28] Joschko M., Muller P.C., Kotzke K., Dohring W., Larink O., Earthworm burrow system development assessed by means of X-ray computed tomography. Geoderma 56 (1993) 209-221.

[29] Kooistra M.J., Schoonderbeek D., Boone F.R., Veen B.W., van Noordwijk M., Root-soil contact of maize, as measured by a thin-section technique. II. Effects of soil compaction. Plant Soil, 139 (1992) 119-29.

[30] Krebs M., Kretzschmar A., Babel U., Chadoeuf J., Goulard M., Investigations on distribution patterns in soil: basic and relative distributions of roots, channels and cracks. Develop. Soil Sc. 22 (1994) 437-449.

[31] Kuchenbrod E., Landek M., Thurmer F., Haase A., Zimmermann U., Measurement of water flow in xylem vessels of intact maize plants using flow-sensitive NMR imaging. Bot. Acta 109 (1996) 184-186.

[32] Langmaack M., Schrader R.S., Rapp-Bernhardt U., Kotzke K., Quantitative analysis of earthworm burrow systems with respect to biological soil-structure regeneration after soil compaction. Biol. Fertil. Soils 28 (1999) 219-229.

[33] Livesley S.J., Stacey C.L., Gregory P.J. and Buresh R.J., Sieve size effects on root length and biomass measurements of maize (Zea mays) and Grevillea robusta. Plant Soil, 207 (1998) 183-93.

[34] Lonkerd W.E., Ritchie J.T., Split root observation system for root dynamics studies. *Agronomy Journal* 71(3) (1979) 519-22

[35] Macedo A., Crestana S., Vaz C.M.P. X-ray microtomography to investigate thin layers of soil clod. Soil Tillage Res. 49 (1998) 249-253.

[36] MacFall J.S., Johnson G.A., Use of magnetic resonance imaging in the study of plants and soils, in: S.H. Anderson, J.W. Hopmans (Eds.) Tomography of soil-water-root processes. Soil Science Society of America Special publication Number 36, 1994, 99-114.

[37] Marshner H. Römheld V, Horst W.J., Martin P., Root-induced changes in the rhizosphere: Importance for the mineral nutrition of plants. Z. Pflanzenernaehr. Bodenk. 149 (1986) 441-56.

[38] McCully M.E., Roots in soil: unearthing the complexities of roots and their rhizosphers. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 50 (1999) 695-718.

[39] McCully M.E., Water efflux from the surface of filed-grown roots. Observations by cryoscanning electron microscopy. Physiol. Plant. 95 (1995) 217-224.

[40] Moran C.J., Pierret A., Stevenson A.W., X-ray absorption and phase contrast imaging to study the interplay between plant roots and soil structure. Plant Soil 23:1-2 (2000) 99-115.

[41] Passioura J.B., Roots and water economy of wheat, in: Wheat growth and modelling, W. Day and R. Atkin (Eds.) Plenum Press, New York, 1985, 185-198.

[42] Passioura J.B. Soil structure and plant growth. Aust. J Soil Res. 29 (1991) 717-728.

[43] Pellerin S., Pagès L., Evaluation in field conditions of a three-dimensional architectural model of the maize root system: comparison of simulated and observed horizontal root maps. Plant Soil 178 (1996) 101-112.

[44] Perret J., Prasher S.O., Kantzas A., Langford C., Three-dimensional quantification of macropore networks in undisturbed soil cores. Soil Sci. Soc. Am. J. 63 (1999) 1530-1543.

[45] Perret J., Prasher S.O., Kantzas A., Langford C., A two-domain approach using CAT scanning to model solute transport in soil. J. Environ. Qual. 29 (2000) 995-1010.

[46] Pierret A., Capowiez Y., Moran C. J., Kretzschmar, A., X-ray computed tomography to quantify tree rooting spatial distributions. *Geoderma* 90:3-4 (1999) 307-326.

[47] Rogasik H., Crawford J. W., Wendroth O., Young I. M., Joschko M., Ritz K., Discrimination of soil phases by dual energy X-ray tomography. Soil Sci. Soc. Am. J. 63 (1999) 741-751.

[48] Rogers H.H., Bottomley P.A., In situ nuclear magnetic resonance imaging of roots: influence of soil type, ferromagnetic particle content, and soil water. Agron. J. 79 (1987) 957-965.

[49] Santos D., Murphy S.L.S., Taubner H., Smucker A.J.M., Horn R. Uniform separation of concentric surface layers from soil aggregates Soil Sci. Soc. Am. J. 61:3 (1997) 720-24.

[50] Soil Survey Staff, Keys to soil taxonomy. U.S.D.A., Natural Resources Conservation Service, 1998.

[51] Southon T.E., Jones R A., NMR imaging of roots: methods for reducing the soil signal and for obtaining a 3-dimensional description of the roots. Physiol. Plant. 86 (1992) 322-28

[52] Stewart J.B., The spatial distribution of plant roots and their interaction with soil structure. Ph. D. Thesis, The University of Sydney, 1997.

[53] Stewart J.B., Moran C.J., Wood J.T., Macropore sheath: quantification of plant root and soil macropore association. Plant Soil 211 (1999) 59-67.

[54] Stirzaker R.J., Passioura J.B. Wilms T., Soil structure and plant growth – impact of bulk density and biopores. Plant Soil 185 (1996) 151-162.

[55] Tidwell V.C., Glass R.J., X-ray and visible light transmission for laboratory measurement of two-dimensional saturation fields in thin-slab systems. Water Resour. Res. 30:11 (1994) 2873-2882.

[56] Tiunov A.V., Scheu S., Microbial respiration, biomass, biovolume and nutrient status in burrow walls of *Lumbricus terrestris* L. (Lumbricidae). Soil Biol. Biochem 31 (1999) 2039-2048.

[57] van Noordwijk M., Schoonderbeek D., Kooistra M.J., Root-soil contact of field-grown winter wheat. Geoderma 56 (1993) 277-286.

[58] Warner G.S., Nieber J.L., Moore I.D., Geise R.A., Characterizing macropores in soil by computed tomography. Soil Sci. Am. J. 53 (1989) 653-660.

[59] Watt M. McCully M.E., Canny M.J., Formation and stabilization of rhizosheaths in Zea mays L. Effect of soil water content. Plant Physiol. 106 (1994) 179-186.

[60] Wilkins S.V., Gureyev T.E., Gao D., Pogany A., Stevenson A.W., Phase-contrast imaging using polychromatic hard X-rays. Nature 384 (1996) 335-338.

[61] Wulfsohn D., Nyengaard J. R., Gundersen H.J.G., Cutler A.J., Squires T.M., Non-destructive, stereological estimation of plant root lengths, branching pattern and diameter distribution. Plant and Soil 214 (1999) 15-26.

[62] Zwiggelaar R., Bull C.R., Mooney M.J., Czarnes S., The detection of "soft" materials by selective energy X-ray transmission imaging and computer tomography. J. Agric. Engng. Res. 66 (1997) 203-212.

Figure captions

Figure 1

(a) Image of roots growing in structured subsoil (vertical section), showing the soil density and root diameter. (b) Relationship between bulk density of soil in contact with roots and root radius. This indicates that, for the case study discussed under section 2.3, in both the topsoil and subsoil, roots grew preferentially in soil less dense than the average bulk densities of the subsoil and the topsoil (represented by the thick and thin dotted lines, respectively). (Redrawn from [40]).

Figure 2

Three-dimensional rendering of the root system of a chickpea plant (age ??) obtained by A. McNeill (University of Adelaide, Australia) using a recent medical X-ray CT-scanner model XXX, at a resolution of 0.5mm.

Figure 3

X-ray imaging of live root systems in rhizotrons: series of images taken at weekly interval demonstrating the technique potential for monitoring root growth. The enlarged section of the central image shows the typical spatial resolution: second-order lateral roots ~ 0.5 mm in diameter are clearly visible.

Figure 4

X-ray imaging of live root systems in rhizotrons. Lupin root system architecture 31 days after sowing in non-toxic clay soil, loose (a) and dense (b) (Field of view is ~20×45 cm, roots have been dilated and contrast-enhanced to improve visualization).

Figure 5

X-ray imaging of live root systems in rhizotrons. (a) Detail of an X-ray image corresponding to the root system of Figure 4b, showing the tap root's morphology at the

interface between the loose upper layer and the dense lower soil. (b) Plot of grey level values at increasing distances from this impeded taproot: higher (lighter) values indicate root-induced soil compaction (the thin and thick dotted lines are the average grey levels of the soil within 20 mm and at further distances from the root, respectively).

Figure 6

X-ray imaging of live root systems in rhizotrons. Lupin root system architecture 28 days after sowing in Boron-toxic clay soil, loose (a) and dense (b) (Field of view is ~20×45 cm, roots have been dilated and contrast-enhanced to improve visualization).

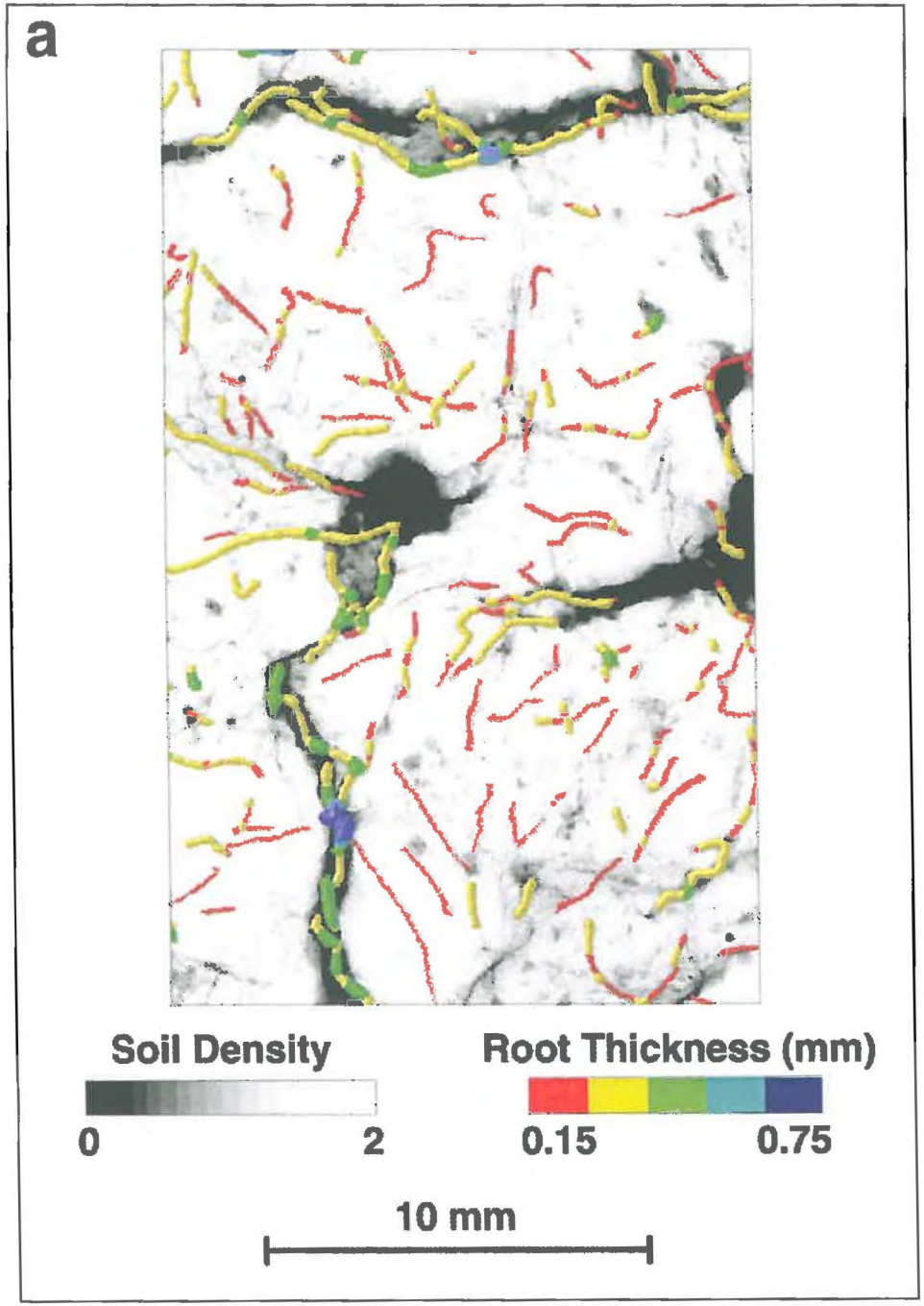
Figure 7

X-ray imaging of live root systems in rhizotrons. Lupin root system architecture 28 days after sowing in sandy-loam soil, loose (a) and with distributed aggregates (b) (Field of view is ~20×45 cm, roots have been dilated and contrast-enhanced to improve visualization). Note, in presence of distributed aggregates, the frequent change in growth direction as roots encountered the surface of dense aggregates (as indicated by arrows in b).

Figure 8

X-ray imaging of live lupin root systems in rhizotrons. (a) Water uptake pattern 4 days after stopping irrigation in loose sandy-loam soil at depths 35-50 cm (Field of view ~20×15 cm): dryer zones (indicated by lighter shades of grey) developed around the lower part of the root system, and the most intense drying was occurring along a zone ~ 10 cm long behind the root tips. (b) Water uptake pattern 2 days after stopping irrigation in sandy-loam soil with distributed aggregates at depths 2-17 cm (Field of view ~20×15 cm): the loose matrix dried up more rapidly (as indicated by lighter shades of grey) than the dense aggregates. This tends to indicate that water was preferentially taken up from

1 the loose matrix, and is consistent with the fact that (i) roots preferentially colonized the
2 matrix and (ii) soil water suction was greater in the aggregates.
3
4 **Figure 9**
5 Light transmission imaging of root water uptake in rhizotrons. Time series images of
6 drying patterns developing around the root systems of the lupin (top) and maize (bottom)
7 plants. The lighter the shade of grey, the drier the soil (field of view ~50×100 cm).


a
Soil Density
0
2
Root Thickness (mm)
0.15
0.75
10 mm

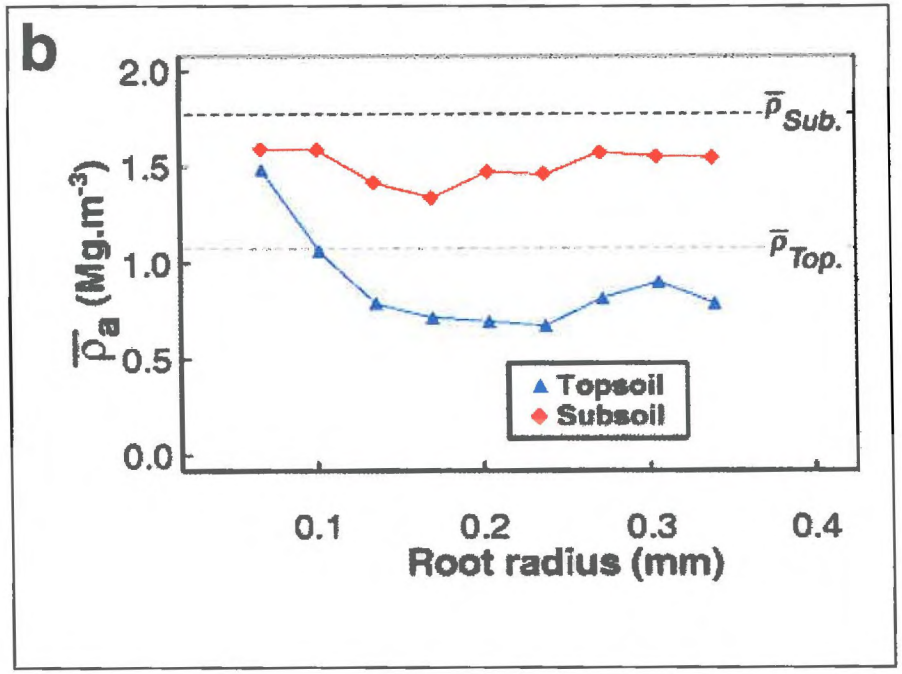

b
2.0
1.5
1.0
0.5
0.0
$\overline{\rho}_a$ (Mg.m^{-3})
$\overline{\rho}_{Sub.}$
$\overline{\rho}_{Top.}$
Topsoil
Subsoil
0.1
0.2
0.3
0.4
Root radius (mm)

Figure 1

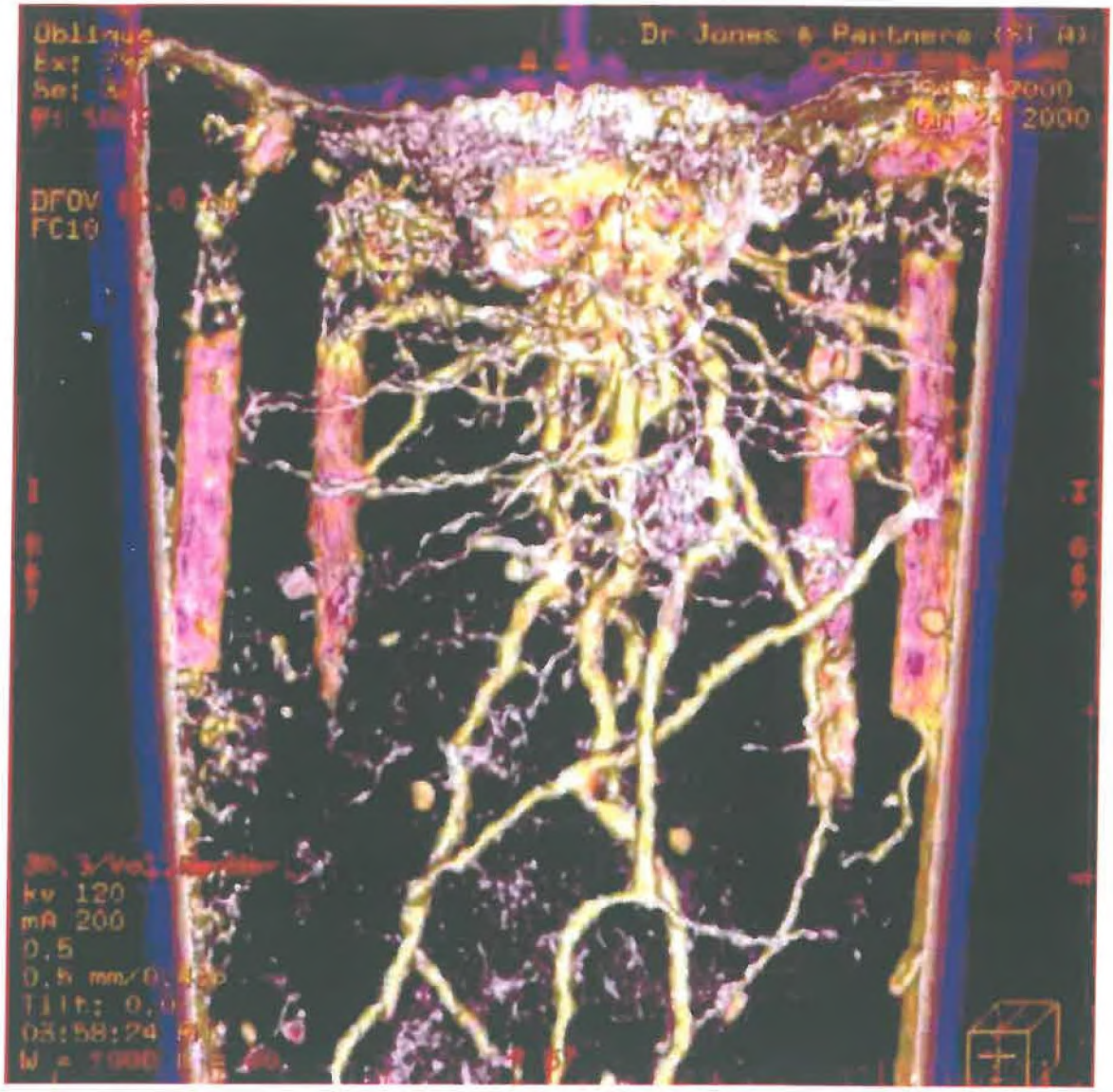


Figure 2

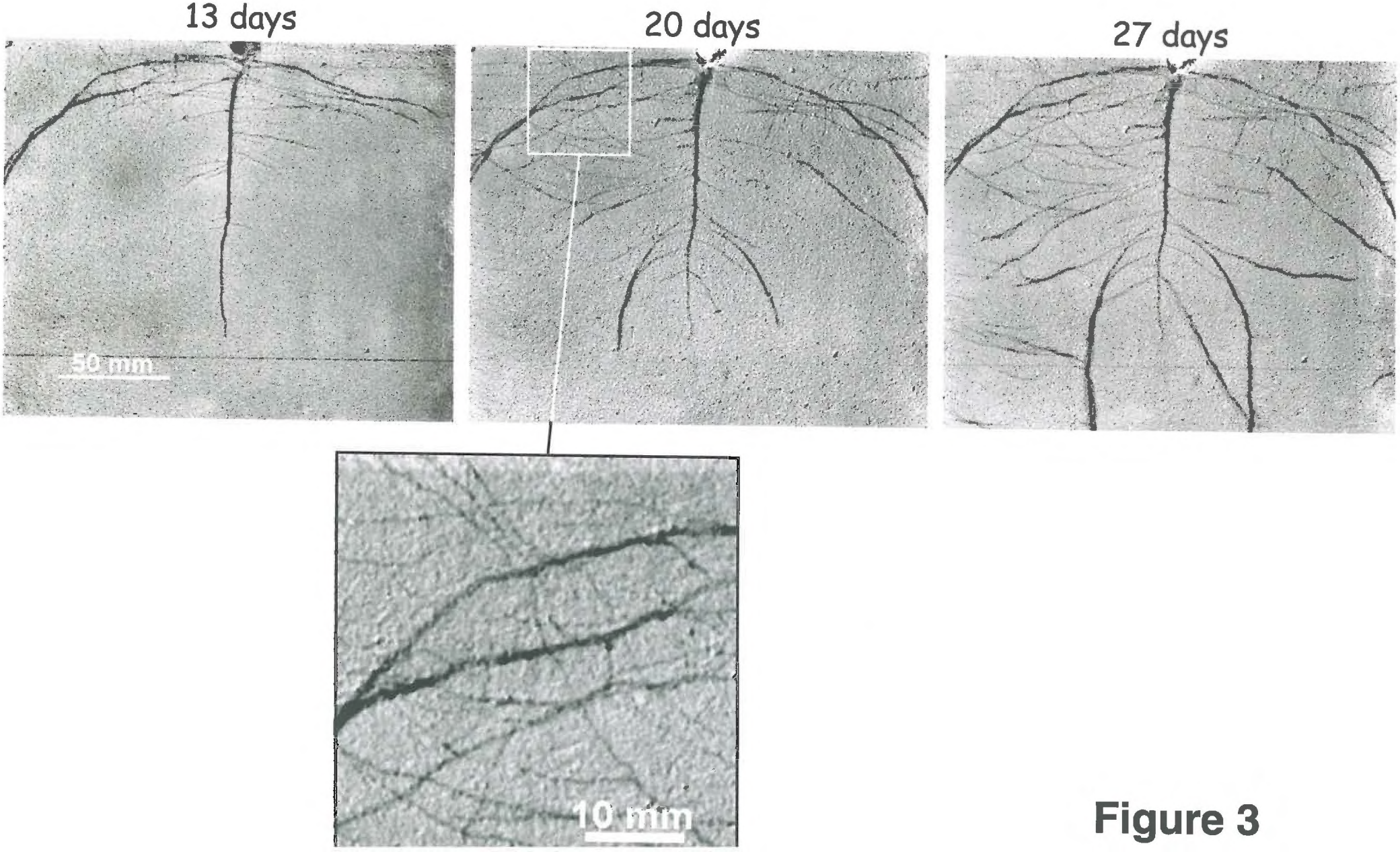


Figure 3

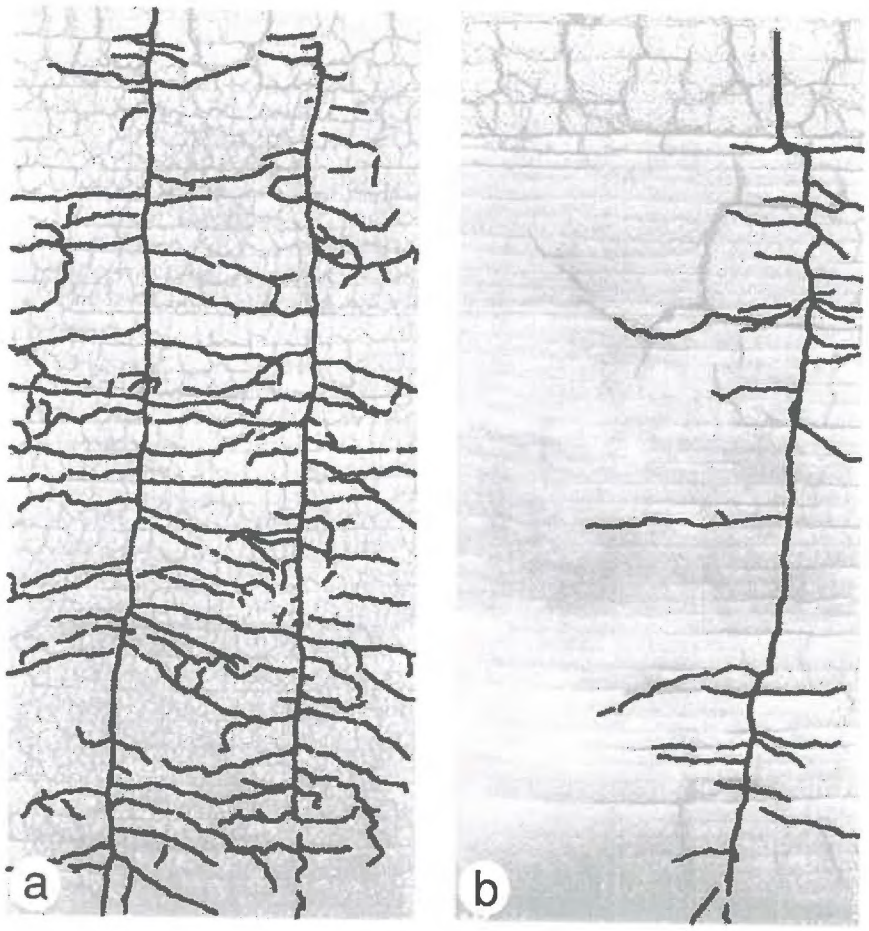
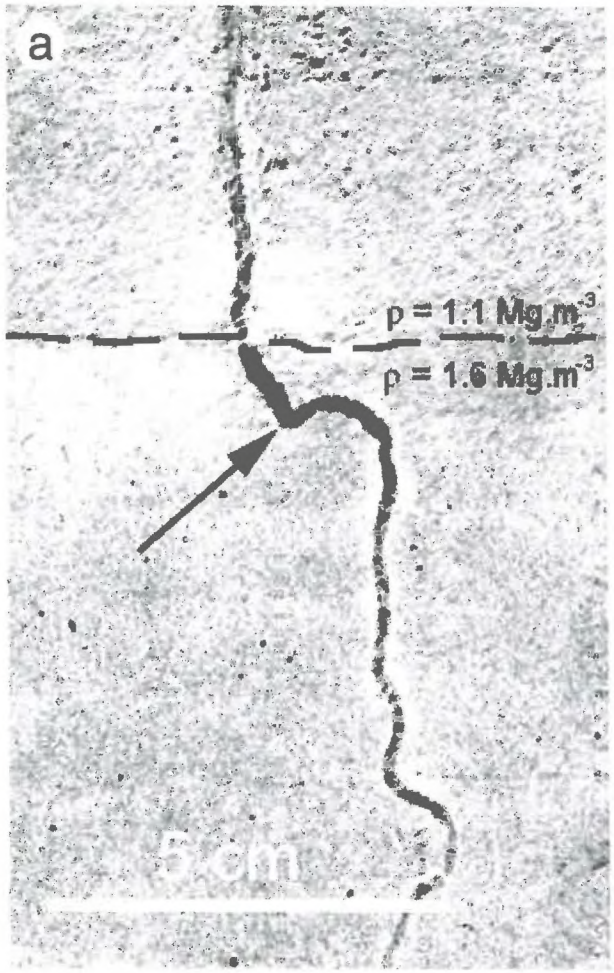


Figure 4


a
ρ = 1.1 Mg.m-3
ρ = 1.6 Mg.m-3
5 cm

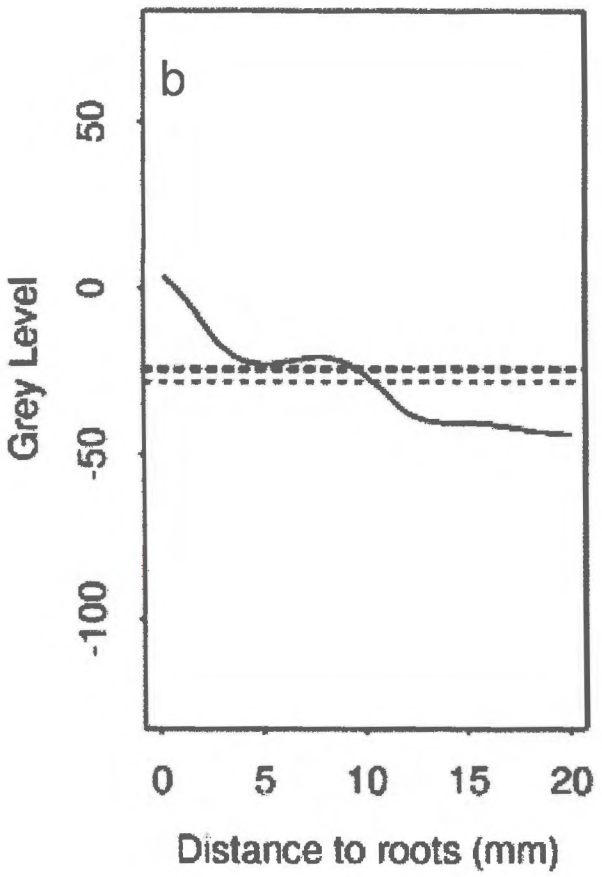

b
Grey Level
50
0
-50
-100
0
5
10
15
20
Distance to roots (mm)

Figure 5

Figure 6

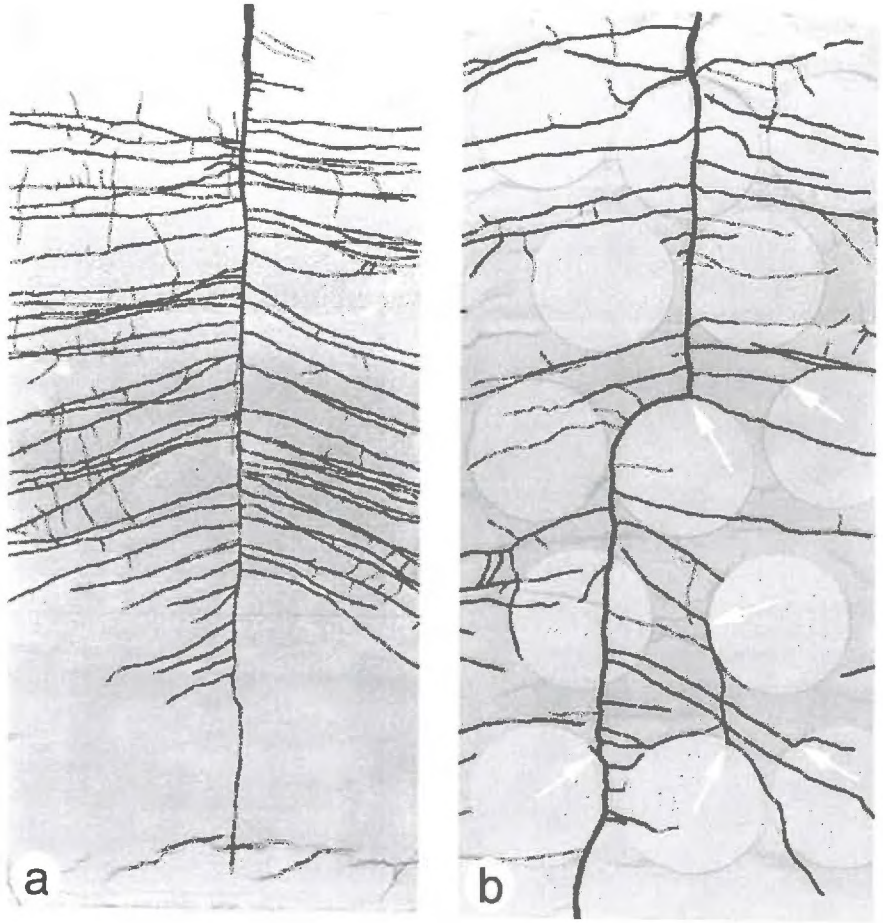


Figure 7

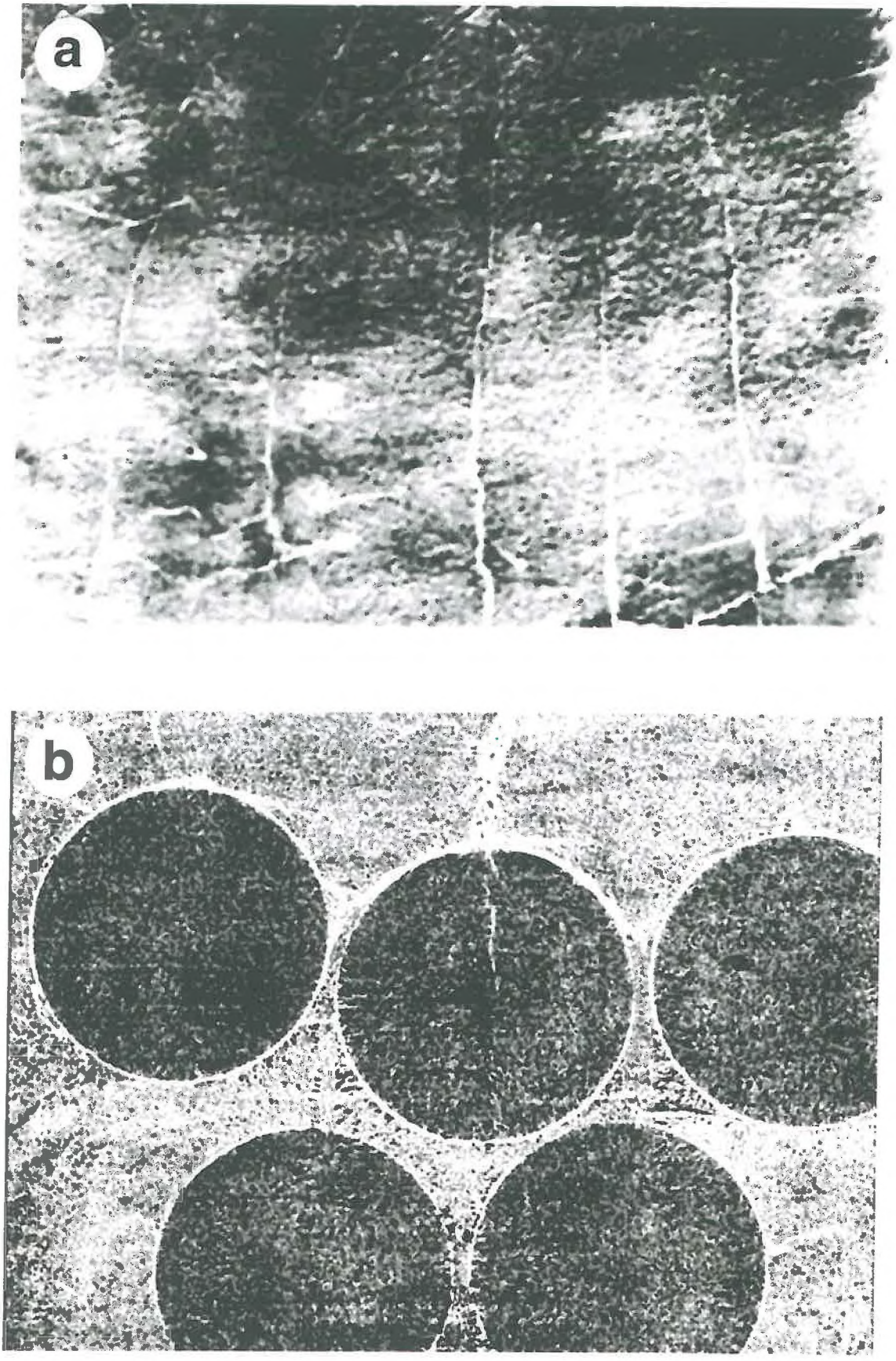


Figure 8

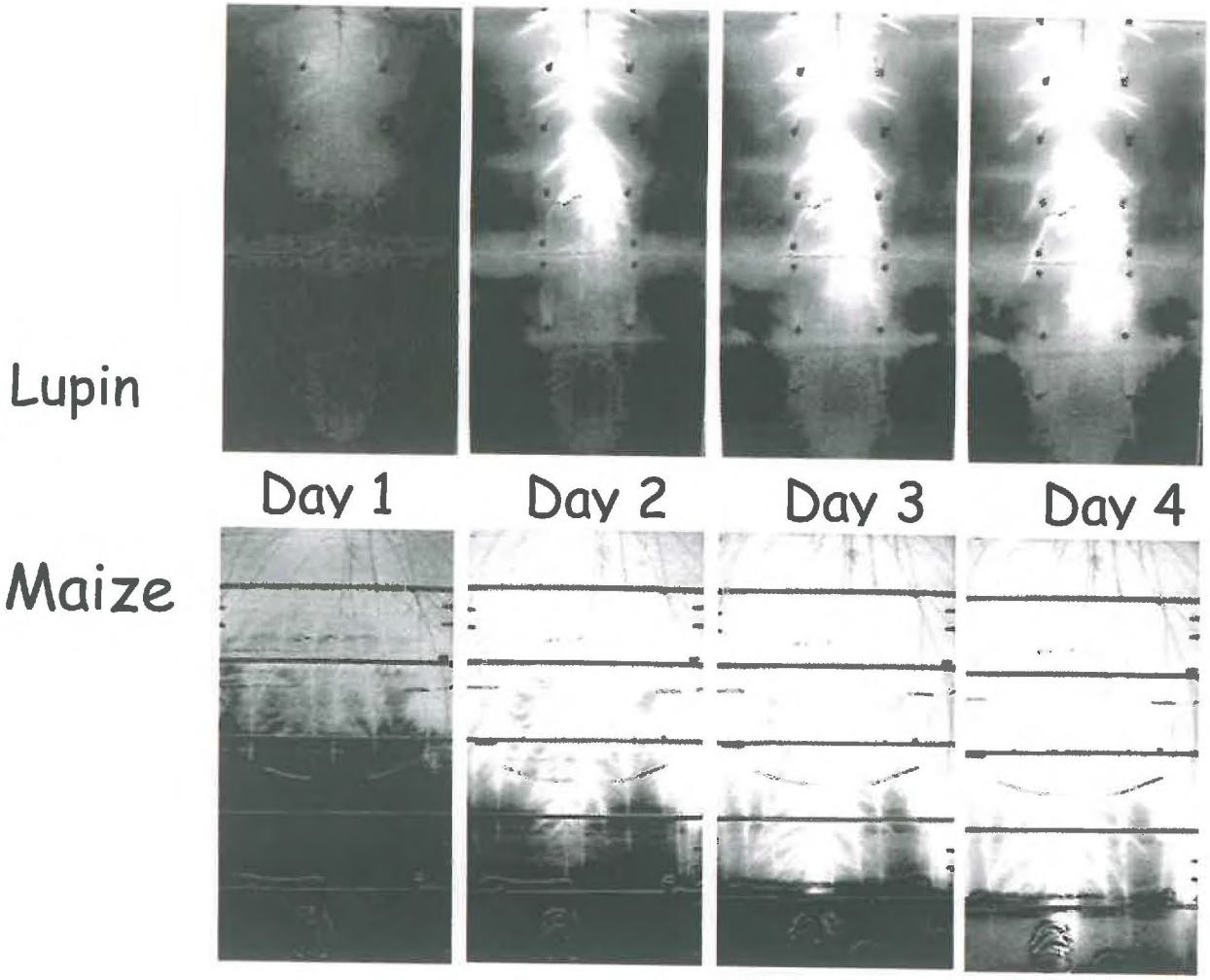


Figure 9

E. GARRIGUES (2002) Thèse Institut National Agronomique Paris – Grignon

Prélèvements hydriques par une architecture racinaire. Imagerie quantitative et Modélisation des transferts d'eau dans le système sol – système racinaire.

RESUME

Le système racinaire des végétaux est un acteur central des transferts d'eau au sein du continuum sol-plante-atmosphère. L'extraction de l'eau du sol par un système racinaire est le résultat de différents processus liés à la plante et au sol qui interagissent selon plusieurs échelles d'espace et de temps. Actuellement, il n'y a pas ou peu de prise en compte, d'une part, des caractéristiques physiologiques et géométriques de la plante et, d'autre part, de l'hétérogénéité des caractéristiques du sol. Face à ce constat, la prise en compte explicite de l'architecture racinaire et hydraulique du système racinaire dans des sols à différentes propriétés hydrodynamiques permettrait de mieux appréhender et comprendre le processus d'extraction.

Dans ce contexte, les objectifs de cette thèse sont d'étudier l'extraction racinaire à la fois à un niveau spatial très local et à un niveau global, et de faire le lien entre ces deux échelles pour avoir une vision globale et intégrée des transferts d'eau dans le sol et la plante. Nous voulons étudier et quantifier l'influence de l'architecture racinaire sur les prélèvements et ceux dans différents types de sol.

Pour cela, nous avons travaillé avec le lupin bleu (*Lupinus angustifolius)* et 6 architectures racinaires de type pivotant à fasciculé. Les moyens d'étude expérimentaux utilisés sont l'imagerie 2D par transmission lumineuse et rayons X qui permettent de mesurer directement la teneur en eau du sol et donc l'extraction, à différentes échelles dans un sol sableux et limoneux. Les plantes sont cultivées dans des rhizotrons contraignant le système racinaire à évoluer dans deux dimensions. Un modèle de transfert d'eau dans le système sol - système racinaire a été créé et utilisé pour interpréter les résultats expérimentaux et tester l'influence de l'architecture sur l'extraction. Il comporte un modèle d'architecture racinaire couplé à un modèle de transfert d'eau vers et dans la racine.

Nos avons pu mettre en évidence la formation et l'évolution d'un front de prélèvement, ainsi que des gradients importants de teneurs en eau à proximité des racines dans le milieu sableux. Dans le sol limoneux les variations d'humidité apparaissent plus graduelles. Nous montrons également que dans notre cadre particulier (culture en rhizotron, 2D et milieu sableux) que le système racinaire pivotant est plus efficace pour prélever l'eau et satisfaire la demande que le fasciculé. La modélisation montre que les valeurs et les distributions des conductances hydrauliques racinaires ont un impact fort sur la répartition des prélèvements et les variations de teneurs en eau dans le sol.

A l'avenir, mieux prendre en compte la variabilité écophysiologique de la plante (ici en terme d'architecture et de conductance hydraulique) pourrait guider des choix dans l'obtention de nouvelles variétés ou dans l'optimisation de l'irrigation.

Mots-clé : absorption hydrique ; architecture racinaire ; imagerie ; modélisation ; conductance racinaire ; sable ; limon.

E. GARRIGUES (2002) Thèse Institut National Agronomique Paris – Grignon

Water uptake by root architecture : Use of quantitative imaging and modeling in studying water transfer in the soil / root system.

ABSTRACT

Root water uptake is a key process for plant growth and transport of water in the soil-plant-atmosphere continuum. Soil water extraction by roots is the result of different crop and soil transport processes, which interacts at different scales of space and time. Nowadays, geometrical and physiological characteristics of the root system and soil heterogeneity are not taken into account. So, the geometrical and hydrological architecture of the root system with soil presenting different hydrodynamics properties is investigated to have a better understanding of the root water extraction process.

In this context, the objectives are to study root water extraction at both local and global scales, and make the link between this two scales to have a global and integrated vision of water transfer in the soil / plant system. So we want to determine and quantify the influence of root architecture on water uptake in different soil texture.

We worked with the blue lupin (*Lupinus angustifolius)* and six roots architecture which go from a dominant tap root to a branched root system. The tools used are light transmission and X-ray imaging. They allow directs measurements of water content and so water uptake at the different scales. We also used a model to compare with the observations made and test the influence of architecture on water uptake. The model can combine the locally measured root hydraulic conductance with data on the root system architecture and transport of water through the soil, to give a detailed description of water absorption, from the single root level to the entire root system.

We can show clearly the formation and the evolution of an uptake front, and important soil water content gradients in the vicinity of the roots in the sand soil. Whereas, with the loamy soil, the water content variations were more gradual. We also show that in our particular environment of study (rhizotron, 2D, sand soil) the tap root system is more efficient in water uptake than the branching one. The simulations show that the soil water content distribution and the root conductivity distribution have a strong impact on water uptake distribution and soil water content variations.

In the future, by having a better description of the plant hydraulic architecture, it could guide for the selection of new variety of plant and for the optimisation of irrigation.

Key-words: water uptake; root architecture; imaging; modeling; root conductivity, sand loam.

E. GARRIGUES (2002) Thèse Institut National Agronomique Paris – Grignon

Prélèvements hydriques par une architecture racinaire. Imagerie quantitative et Modélisation des transferts d'eau dans le système sol – système racinaire.

RESUME

Le système racinaire des végétaux est un acteur central des transferts d'eau au sein du continuum sol-plante-atmosphère. L'extraction de l'eau du sol par un système racinaire est le résultat de différents processus liés à la plante et au sol qui interagissent selon plusieurs échelles d'espace et de temps. Actuellement, il n'y a pas ou peu de prise en compte, d'une part, des caractéristiques physiologiques et géométriques de la plante et, d'autre part, de l'hétérogénéité des caractéristiques du sol. Face à ce constat, la prise en compte explicite de l'architecture racinaire et hydraulique du système racinaire dans des sols à différentes propriétés hydrodynamiques permettrait de mieux appréhender et comprendre le processus d'extraction.

Dans ce contexte, les objectifs de cette thèse sont d'étudier l'extraction racinaire à la fois à un niveau spatial très local et à un niveau global, et de faire le lien entre ces deux échelles pour avoir une vision globale et intégrée des transferts d'eau dans le sol et la plante. Nous voulons étudier et quantifier l'influence de l'architecture racinaire sur les prélèvements et ceux dans différents types de sol.

Pour cela, nous avons travaillé avec le lupin bleu (*Lupinus angustifolius)* et 6 architectures racinaires de type pivotant à fasciculé. Les moyens d'étude expérimentaux utilisés sont l'imagerie 2D par transmission lumineuse et rayons X qui permettent de mesurer directement la teneur en eau du sol et donc l'extraction, à différentes échelles dans un sol sableux et limoneux. Les plantes sont cultivées dans des rhizotrons contraignant le système racinaire à évoluer dans deux dimensions. Un modèle de transfert d'eau dans le système sol - système racinaire a été créé et utilisé pour interpréter les résultats expérimentaux et tester l'influence de l'architecture sur l'extraction. Il comporte un modèle d'architecture racinaire couplé à un modèle de transfert d'eau vers et dans la racine.

Nos avons pu mettre en évidence la formation et l'évolution d'un front de prélèvement, ainsi que des gradients importants de teneurs en eau à proximité des racines dans le milieu sableux. Dans le sol limoneux les variations d'humidité apparaissent plus graduelles. Nous montrons également que dans notre cadre particulier (culture en rhizotron, 2D et milieu sableux) que le système racinaire pivotant est plus efficace pour prélever l'eau et satisfaire la demande que le fasciculé. La modélisation montre que les valeurs et les distributions des conductances hydrauliques racinaires ont un impact fort sur la répartition des prélèvements et les variations de teneurs en eau dans le sol.

A l'avenir, mieux prendre en compte la variabilité écophysiologique de la plante (ici en terme d'architecture et de conductance hydraulique) pourrait guider des choix dans l'obtention de nouvelles variétés ou dans l'optimisation de l'irrigation.

Mots-clé : absorption hydrique ; architecture racinaire ; imagerie ; modélisation ; conductance racinaire ; sable ; limon.