



HAL
open science

Architecture racinaire des espèces herbacées : diversité de mise en place et plasticité

Emmanuelle Osbert Kichah

► **To cite this version:**

Emmanuelle Osbert Kichah. Architecture racinaire des espèces herbacées : diversité de mise en place et plasticité. Sciences agricoles. Université d'Avignon, 2016. Français. NNT : 2016AVIG0675 . tel-03275191

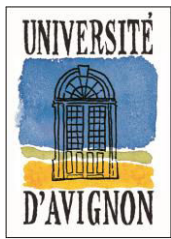
HAL Id: tel-03275191

<https://theses.hal.science/tel-03275191v1>

Submitted on 30 Jun 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



UNIVERSITÉ D'AVIGNON
ET DES PAYS DE VAUCLUSE



INRA
SCIENCE & IMPACT



Thèse de Doctorat

Présenté par

Emmanuelle KICHAH

pour obtenir le grade de Docteur en Agrosociences

Architecture racinaire des espèces herbacées : Diversité de mise en place et plasticité

Alexia Stokes	Directrice de Recherche, INRA-CIRAD Montpellier	Rapporteur
Florence Volaire	Chargé de Recherche, CNRS-INRA Montpellier	Rapporteur
Gerhard Buck-Sorlin	Professeur, Agrocampus-Ouest Angers	Examineur
Hassan Boukeim	Chef d'entreprise, Valorhiz	Examineur, Coencadrant
Loïc Pagès	Directeur de recherche, INRA Avignon	Directeur de thèse

Ecole doctorale : Sciences et Agrosociences (ED 536)

Laboratoire d'accueil : INRA-UR1115 Plantes et Systèmes de culture (PSH)

Financement : Valorhiz, Montferrier-sur-Lez

'A root is not a root'

Pregitzer, 2002

A mes enfants,

RESUME

Dans de nombreux projets de végétalisation, le sol est la principale entrave à l'implantation des végétaux. Il est donc fondamental de connaître la manière dont les systèmes racinaires se mettent en place dans le sol. La mise en place du système racinaire dans le milieu souterrain correspond à l'expression du patrimoine génétique guidé par les contraintes du sol. A travers ce document nous avons tout d'abord présenté la mise en place des systèmes racinaires des espèces herbacées résultant du patrimoine génétique puis nous avons présenté sa plasticité face à des contraintes du sol. Les espèces ne possèdent pas forcément un simple système racinaire mais une combinaison de systèmes racinaires qui se met progressivement en place. Nous présentons dans ce document une typologie et une classification de ces systèmes racinaires selon leur localisation et l'implication de l'organe-support dans la multiplication de l'espèce. Nous nous intéressons aussi à l'effet des contraintes du sol sur la mise en place de l'architecture racinaire : la résistance à la pénétration qui est une contrainte récurrente même dans les terres cultivées et la porosité grossière qui est une contrainte présente dans les sols remaniés. Des expérimentations ont été menées sur une diversité d'espèces herbacées afin de comparer leur architecture racinaire en présence ou non une zone de contrainte. Concernant la résistance à la pénétration, nous retrouvons et généralisons des résultats obtenus par d'autres chercheurs sur d'autres espèces herbacées tels que la diminution du taux de croissance ou l'augmentation du diamètre des racines au niveau de la contrainte. De même, nous retrouvons des traits prédictifs de capacité de pénétration tels que le diamètre apical racinaire et le taux de croissance racinaire et nous mettons en avant la teneur en matière sèche du système racinaire avec une corrélation négative. Concernant la porosité grossière, nous observons un effet sur la croissance racinaire, le diamètre apical racinaire et le développement de primordia lors que la porosité est très grossière.

MOTS-CLES:

Architecture du Système Racinaire, plasticité morphologique, espèce herbacée, stress abiotique, impédance mécanique, granulométrie, trait prédictif, croissance végétative.

ABSTRACT

In many revegetation projects, the soil is the main obstacle to the establishment of plants. It is therefore essential to know how the root systems are set up in the ground. The root systems establishment is the expression of the genetic heritage guided by the constraints of the environment. In this document, we first presented the root systems development of herbaceous species resulting from genetic and then we presented its plasticity face to soil constraints. The species do not have a single root system, but a combination of root systems that are implemented gradually. We present here a typology and classification of root systems depending on their location and on the bearing-organ involvement in the vegetative multiplication of the species. We are also interested in the effect of soil constraints on the development of root architecture: the penetration resistance is a recurring stress even in cultivated land and the gross porosity is a stress present in soils reworked. Experiments were conducted on a variety of herbaceous species to compare their root architecture with or without a stress zone. Regarding the penetration resistance, we find and generalize the results obtained by other researchers on other herbaceous species such as the decreasing root growth rate or the increasing root diameter at the level of the stress. Similarly, we find the traits predicting the penetration such as root apical diameter and root growth rates and we highlight the root dry matter content with a negative correlation. Regarding the gross porosity, we observe an effect on root growth rate, root apical diameter and primordia development when the porosity is very gross.

KEYWORDS:

Root System Architecture, morphological plasticity, herbaceous species, soil constraint, abiotic stress, mechanical impedance, granulometry, predictive trait, vegetative growth.

REMERCIEMENTS

Ce travail de thèse a été réalisé à l'unité PSH de l'INRA d'Avignon. En tout premier lieu, je souhaiterais remercier mes directeurs de thèse Loïc Pagès et Hassan Boukcim de m'avoir donné l'opportunité de réaliser cette thèse qui me tenait tellement à cœur. Cette thèse s'inscrit dans un projet coordonné et financé par l'entreprise Valorhiz dont Hassan Boukcim est le dirigeant.

Merci à Hassan Boukcim. J'admire l'ambition que vous portez à travers votre entreprise. Je vous souhaite une longue prospérité à vous et à votre entreprise.

Merci à Loïc Pagès de m'avoir encadré et guidé pendant plus de trois ans. Merci pour votre disponibilité, vos critiques constructives et votre franchise. J'ai énormément appris de vous et pas uniquement sur les racines.... Je ne réalisais pas, il y a 3 ans, la chance que j'avais de travailler avec vous. Merci encore pour tout (pour le bon miel aussi.....).

Merci aux autres membres du Comité de thèse, Catherine Roumet et Jacques Roy, pour vos remarques constructives et vos conseils.

Merci aux membres du jury, Mme Stokes, Mme Volaire, M. Buck-Sorlin d'avoir accepté d'évaluer ce travail.

Merci à ceux qui ont participé à mes travaux : Valérie, Hong-Hai, Nabil, Guillaume, José, Benjamin, etc. Merci d'avoir plongé vos mains dans l'eau parfois très froide afin d'excaver, nettoyer, démêler, étaler de 'simples petits systèmes racinaires' de petites espèces herbacées. Une pensée toute particulière à Valérie, qui fut une assistante à toutes les étapes expérimentales : préparation des substrats, préparation des solutions nutritives, étirement des racines, etc. Merci à ceux qui ont relus cette thèse ; Béatrice, Valérie, Doriane, Mireille, Laurent et Loïc.

Merci à Christian Vigne pour la confection du matériel expérimental. Merci à Jean-François Maingonnat de nous avoir permis d'utiliser le matériel d'SQPOV.

Un immense merci à Mireille Tronc. Ce merci ne sera jamais assez grand pour te remercier d'avoir pris de ton temps pour m'accompagner dans la campagne du Thor à la recherche de plantes et plantules. Tes connaissances en botanique ont été une vraie richesse. Merci pour ton dynamisme, ta gaité. Salutation aux fidèles de l'Association Botanique du Vaucluse.

Merci aux employés de Valorhiz, à Olivier, Estelle et Thomas pour vos conseils pertinents.

Merci à mes collègues 'racineux' Hong-Hai Bui, Nabil Aldabagh, pour l'entraide, pour les diverses discussions et débats autour des racines, encore les racines... A nous trois nous avons très certainement épuisé notre cher directeur de thèse, mais ce fut tout de même un plaisir de travailler en commun.

Merci aux collègues de l'INRA d'Avignon Saint Paul, qu'ils aient partagés le même bureau, les repas à la cafet, la même crèche ou des discussions diverses ! Merci pour votre accueil, votre générosité, votre soutien, vos rires. Cette échappée de 3 ans dans le Sud fut particulièrement agréable grâce à vous : Doriane, Emilie, Patricia, Guillaume, Valérie, Mohammed, Pierre, Odile, Valentina, Myriam, Gilles, Stéphane, Jacques, Laurent, François, etc. Je pense aussi aux doctorants que j'ai côtoyés pendant trois ans : Hong-Hai, Nabil, Refka, Mitra, Virginie, Juan-Manuel, Maryline, Gaëlle, Julie. Bon courage aux doctorants qui en sont au début, en pleine manip ou en pleine rédaction, je vous souhaite une bonne continuation : Jean-François, Fatima, Constance, Aurélie, Tarek, Manon, Blanche, Camille, Coffi.

Faire une thèse, c'est aussi s'éloigner de sa famille et parfois ne plus revoir des personnes qui nous sont chers. Mamy Béa, Nana et Dada, désolé de vous avoir privé de vos petits-enfants en débarquant dans le Sud, loin de tous nos ancêtres. Merci pour tous les coups de fils qui tiennent chaud au cœur. Merci de m'avoir toujours encouragé.

Je fini d'écrire cette page avec une pensée toute particulière pour mes enfants Yacine et Aya qui sont ma source d'inspiration et de bonheur. Vous n'étiez encore que des bébés lorsque j'ai commencé cette thèse. Vous avez bien grandi en 3 ans. Désolé pour mes absences... Heureusement votre papa a géré un max ! Merci à toi de m'avoir toujours encouragé et soutenu.

Merci à vous, tous !

GLOSSAIRE

Architecture : ensemble des formes structurales qu'une plante présente à un moment donné de son existence

Autocernage : arrêt spontané de la croissance des racines

Ascendant : se dit d'un axe initialement rampant qui se redresse

Axillaire : placé à l'aisselle d'une feuille, d'un rameau

Basale : proche du collet (à la base de la tige ou de la racine selon le contexte)

Bourgeon : organe ovoïde, écailleux, placé à l'aisselle des feuilles

Bulbe : souche courte et renflée ou bourgeon charnu, écailleux, plus ou moins souterrain

Bulbille : petit bulbe apparaissant à la base du bulbe mère

Caulinaire : relatif à la tige

Cespiteux : (plante) offrant à sa base des touffes compactes

Classification : système organisé et hiérarchisé de catégorisation d'objets

Établissement d'une série hiérarchisée de groupes et introduction de chaque espèce animale ou végétale dans un groupe déterminé, selon le double critère de ses ressemblances avec les autres espèces du même groupe

Collet : Zone transitoire entre le système racinaire et caulinaire d'une plante, généralement situé au niveau du sol

Coloniser : s'installer en premier lieu dans une place, une niche écologique, vide, qui vient de se créer

Cormus : organe de stockage souterrain constitué d'une tige ou une base de tige renflée

Cotylédon : feuilles primordiales constitutives de la graine

Coléoptile : organe transitoire lors de la germination formant une gaine protectrice pointue autour des pousses émergentes chez les monocotylédones

Croissance : ensemble des changements quantitatifs irréversibles d'une plante qui se produisent au cours du temps

Croissance primaire : croissance en longueur d'un axe

Croissance secondaire : croissance en épaisseur d'un axe

Densité de ramification : nombre de racines latérales par tronçon de racine principale

Densité d'occupation : Ratio entre le volume racinaire et le volume de sol prospecté

Développement : ensemble des transformations qualitatives de la plante lié à l'initiation et à l'apparition de nouveaux organes

Dormance : hibernation végétale, phase de stabilisation du développement des plantes dans des conditions climatiques particulières

Dynamique : qui change au cours du temps

Entre-nœud : intervalle entre deux nœuds c'est-à-dire entre deux points d'insertion de feuilles sur une tige

Erigée, Dressée : se dit d'une plante ou d'un axe suffisamment robuste pour se développer à la verticale

Espèce : ensemble d'individus interféconds étroitement apparentés par leurs caractères

Extension : création d'éléments nouveaux depuis un élément initial

Fasciculé : réuni en faisceau, en touffe

Feuillaison : formation de nouvelles feuilles par une plante

Florale, Florifère : qui porte des fleurs

Floraison : formation de nouvelles fleurs par une plante

Germination : début du développement d'un nouvel individu végétal, à partir d'une graine placée dans les conditions favorables

Grimpant : se dit d'une plante ou d'un axe qui ne peut s'élever qu'à l'aide d'un appui auquel il se fixe soit par des vrilles, soit par des racines

Hampe florale : axe allongé, dépourvu de feuilles mais portant tout un groupe de fleurs, portées chacune par un pédoncule distinct

Herbacées : plantes dont la tige est tendre et périt après la fructification

Hypogé : qui se développe sous terre

Inflorescence : ensemble de fleurs sur la tige d'une plante

Méristème : tissu végétal indifférencié, dont les cellules se divisent activement, permettant ainsi la croissance de la plante et sa différenciation

Montaison : allongement rapide des entre-nœuds d'une plante constituant une tige dressée florifère

Morphologie : étude de la forme et de la structure externes des êtres vivants dans les différentes sciences biologiques

Nutriments : substance organique ou minérale, directement assimilable

Organe : ensemble de tissus concourant à la réalisation d'une fonction physiologique

Organe de survie : organe qui permet le maintien en vie de la plante pendant la mauvaise saison

Organe-porteur : organe (du système caulinaire) pouvant supporter un système racinaire

Pédoncule : pièce florale en forme de tige, parfois appelée queue, qui porte les fleurs

Phytomère : bloc architectural présentant les organes de base du développe aérien : le nœud (le méristème axillaire et la feuille) et l'entre-nœud

Phénologie : étude de l'apparition d'événements périodiques (annuels le plus souvent) dans le monde vivant, déterminée par les variations saisonnières du climat

Pivot, Pivotante : se dit d'une racine s'enfonçant verticalement dans le sol

Plantule : jeune plante germée, se nourrissant encore aux dépens des réserves de la graine ou des cotylédons

Plumule : plantule chez les Graminées

Primordium : ébauche d'un organe

Propagation : création de nouveaux éléments qui peuvent se détacher de l'élément initial

Racine : organe souterrain d'une plante servant à la fixer au sol et à y puiser l'eau et les éléments nutritifs nécessaires à son développement

Racine primaire : racine issue de la semence

Racine principale : racine qui se développe sur un organe-porteur

Racine secondaire : racine qui se développe sur une racine principale

Racine adventive : racine se développant sur un organe-porteur différent de la semence

Radicule : partie de l'axe de l'embryon qui, en se développant, forme la racine du végétal

Rampant : se dit d'un végétal ou d'un axe qui s'étend sur le sol

Réitération : processus par lequel la plante duplique son architecture

Renouvellement : Remplacement d'un élément initial par un nouveau

Rejet : -axe caulinaire supportant en extrémité une rosette

Rosette : ensemble de feuilles étalées en cercle à partir du collet de la plante

Souche : partie souterrain de la tige

Stolon : longue tige sans feuilles poussant horizontalement qui s'enracine à son extrémité

Système racinaire : ensemble organisée de racines à l'échelle d'un organe-support

Système souterrain : ensemble de racines à l'échelle de la plante

Touffe : ensemble de tiges, de feuilles, etc., naturellement disposés très près les uns des autres

Trait : aspect anatomique, physiologique, moléculaire ou comportemental d'un organisme vivant, qui peut être analysé

Trait prédictif : trait qui permet de prévoir une réponse à une contrainte

Traçant : longuement rampant, sous terre

Types biologiques : classification afin d'organiser tous les végétaux selon le positionnement des organes de survie (et donc de leur méristèmes de croissance) de la plante durant la période défavorable

Unité : Caractère de ce qui est considéré comme formant un tout dont les diverses parties concourent à constituer un ensemble indivisible

Végétation : ensemble des plantes, des formations végétales qui peuplent un même lieu

Végétalisation : action de couvrir une surface de végétaux

Vivace : se dit d'une plante pouvant vivre plusieurs années

Volubile : se dit d'une tige qui s'enroule autour d'un support

Yeux : bourgeon non développé

ABREVIATIONS

DDP	Durée de Développement des Primordia
UF	Unité fonctionnelle
LZANR	Longueur de la zone apicale Non Ramifiée (LAUZ en anglais)
MCA	Mode de Croissance de l'Axe
MTSS (axe)	Mitoyen et Tangent à la Surface du Sol (axe)
RP	Résistance à la pénétration
RDMC	Teneur en matière sèche des racines (Root Dry Matter Content)
ZR	Zone de Résistance

SOMMAIRE

RESUME	I
ABSTRACT	II
REMERCIEMENTS	III
GLOSSAIRE	V
ABREVIATIONS	VIII
SOMMAIRE	IX
INTRODUCTION GENERALE	1
CHAPITRE I MISE EN PLACE DES SYSTEMES SOUTERRAINS ET AERIENS CHEZ LES ESPECES HERBACEES	1
1. INTRODUCTION	5
2. MATERIEL & METHODES	6
3. LA SOURCE DE L'ARCHITECTURE DES PLANTES	8
3.1. <i>L'architecture d'une plante</i>	8
3.2. <i>La source de l'architecture racinaire, l'apex racinaire</i>	10
3.3. <i>La source de l'architecture aérienne, l'apex caulinaire</i>	12
4. LA MISE EN PLACE DE L'ARCHITECTURE AERIENNE	13
4.1. <i>La préparation de phytomères</i>	13
4.2. <i>La construction d'un axe caulinaire</i>	14
4.3. <i>Effet sur la diversité d'architectures aériennes</i>	16
4.4. <i>Le système caulinaire</i>	16
4.5. <i>Classification d'architectures aériennes</i>	20
5. L'ARCHITECTURE SOUTERRAINE	20
5.1. <i>Le type d'axe racinaire</i>	20
5.2. <i>La ramification de l'axe</i>	21
5.3. <i>Le système racinaire</i>	21
5.4. <i>Classification d'architectures racinaires et souterraines</i>	21
6. VERS UNE NOUVELLE CLASSIFICATION LIEE A L'OCCUPATION DU SOL	23
6.1. <i>La mise en place du système souterrain et l'occupation du sol</i>	23
6.2. <i>Processus d'évolution du système souterrain</i>	23
6.3. <i>La pérennité</i>	25
6.4. <i>Proposition de classification</i>	25
7. UNE CLASSIFICATION BASEE SUR LES ORGANES-ORTEURS	26
7.1. <i>Les organes-porteurs</i>	26
7.2. <i>La catégorisation</i>	31
7.3. <i>La nouvelle classification</i>	31

7.4.	<i>Une combinaison de systèmes racinaires au sein d'une même plante</i>	34
8.	DYNAMIQUE THEORIQUE DE MISE EN PLACE DES SYSTEMES SOUTERRAINS	34
8.1.	<i>Mise en place d'un système racinaire primaire (SR1)</i>	34
8.2.	<i>Apparition de systèmes adventives</i>	35
8.3.	<i>Disparition de systèmes racinaires</i>	35
8.4.	<i>Les systèmes souterrains mixtes</i>	36
9.	EXPANSION SPATIO-TEMPORELLE DES ESPECES HERBACEES.....	37
9.1.	<i>Espèces ayant uniquement un système racinaire primaire (SR1)</i>	37
9.2.	<i>Espèces avec un système racinaire de consolidation (SR2)</i>	41
9.3.	<i>Espèce avec un système racinaire d'extension (SR4)</i>	47
9.4.	<i>Espèces avec un système racinaire à renouvellement (SR3)</i>	48
9.5.	<i>Espèces avec un système racinaire à propagation active (SR5)</i>	52

CHAPITRE II REPONSES DES SYSTEMES RACINAIRES A LA RESISTANCE A LA PENETRATION 59

1.	INTRODUCTION.....	61
2.	MATERIEL & METHODES	64
2.1.	<i>Les espèces</i>	64
2.2.	<i>Les conditions expérimentales</i>	64
2.3.	<i>Les modalités</i>	65
2.4.	<i>Culture et excavation</i>	66
2.5.	<i>Mesure de traction</i>	67
2.6.	<i>Biomasse</i>	68
2.7.	<i>Mesures et analyses de données</i>	69
3.	RESULTATS.....	70
3.1.	<i>Effet de la RP et réponses des systèmes racinaires</i>	70
3.2.	<i>Traits prédictifs de la capacité de pénétration</i>	75
4.	DISCUSSION.....	78
4.1.	<i>Effet de la RP</i>	78
4.2.	<i>Le comportement des racines face à la RP.</i>	81
4.3.	<i>Traits discriminants la capacité des racines à pénétrer la ZR</i>	84
5.	CONCLUSION	86

CHAPITRE III REPONSES DES SYSTEMES RACINAIRES A LA POROSITE GROSSIERE 89

1.	INTRODUCTION.....	91
2.	MATERIEL ET METHODES.....	94
2.1.	<i>Les espèces</i>	94
2.2.	<i>Le système de culture</i>	94
2.3.	<i>Les modalités</i>	95
2.4.	<i>Les conditions expérimentales</i>	97
2.5.	<i>Mise en place des plantes</i>	97

2.6.	<i>Excavation</i>	97
2.7.	<i>Scan des racines</i>	98
2.8.	<i>Analyses de données</i>	99
3.	CALCULS ET RELATIONS	100
3.1.	<i>La vitesse moyenne et récente</i>	100
3.2.	<i>Estimation de la vitesse dans la zone contrainte</i>	102
3.3.	<i>Relation entre la vitesse moyenne et la vitesse en zone contrainte</i>	103
3.4.	<i>Effet de la modalité sur le ratio LZANR/ Vitesse</i>	105
4.	RESULTATS	105
4.1.	<i>Effet de la porosité grossière et réponses des systèmes racinaires</i>	105
4.2.	<i>Classification des réponses et traits prédictifs</i>	112
5.	DISCUSSION	116
5.1.	<i>L'effet de l'air sur la croissance et le diamètre apical</i>	116
5.2.	<i>Présence d'air, manque de contact avec les solides et l'eau</i>	117
5.3.	<i>Blocage de l'émergence des primordia</i>	118
5.4.	<i>Les stratégies de compensation</i>	118
5.5.	<i>Classification des espèces</i>	119
5.6.	<i>Autres constats : Les Poils absorbants</i>	119
5.7.	<i>L'utilisation de la LZANR dans les conditions de porosité grossière</i>	121
6.	CONCLUSION	122
CONCLUSION GENERALE		123
1.	CONCLUSION	125
2.	PERSPECTIVES	126
REFERENCES		129
ANNEXES		139
ANNEXE I : LISTE DES ESPECES ETUDIEES		141
ANNEXE II : EXEMPLE DE MODELE ARCHITECTURAL DE HALLE.....		145
ANNEXE III : LA CLASSIFICATION DE RAUNKIER		146
ANNEXE IV : LA CLASSIFICATION DE CANNON.....		147
ANNEXE V : LA CLASSIFICATION DE WEAVER		148
ANNEXE VI : LA CLASSIFICATION DE KOLESNIKOV		149
TABLE DES TABLEAUX		150
TABLE DES FIGURES		151

INTRODUCTION GENERALE

En construisant des cités, des voies de communications, des ouvrages d'arts, l'Homme a profondément transformé le paysage. De nombreux sites sont aujourd'hui des zones dénudées de végétation (friches industrielles, carrières désaffectées, zones d'éboulis, etc.) dont les bénéfices sont pourtant multiples : esthétiques, écologiques et fonctionnelles. La végétalisation consiste justement à implanter de la végétation sur ces zones dénudées. La réussite de l'opération repose sur l'adéquation entre les espèces implantées et les conditions climatiques et pédologiques.

Dans de nombreux projets de végétalisation, le sol est la principale entrave à l'implantation des végétaux (ex : sols remaniés). Il est donc fondamental de connaître la manière dont les racines colonisent le sol. Elle est le résultat de l'interaction sol-plante et correspond à l'expression du patrimoine génétique guidé par les contraintes du sol. Certains traits, comme la vitesse de croissance, sont fortement sujets aux fluctuations de l'environnement. Au contraire, d'autres traits resteront prédominés par le génome, comme la présence de rhizome ou de bulbe. Il est donc important de connaître d'une part la stratégie de développement racinaire des espèces c'est-à-dire la manière générale dont le système racinaire se met en place et d'autre part les réponses des systèmes racinaires induites par l'environnement-sol. Ces connaissances sont indispensables pour les espèces herbacées, les premières à s'implanter dans les sols vierges et à être confrontées aux contraintes spécifiques du site à végétaliser.

Afin d'approfondir les connaissances sur la mise en place des systèmes racinaires des espèces, nous disposons de diverses sources d'informations (scientifiques, floristiques, etc.). Nous avons ainsi des informations précieuses sur les organes de survie et des propositions de classifications des systèmes racinaires. Cependant, il est nécessaire d'approfondir ces connaissances d'un point de vue dynamique et de considérer la diversité des espèces herbacées. De plus, la mise en place du système racinaire est sensible à l'environnement-sol (température, teneur en eau, composition chimique, obstacles physiques, etc.). Parmi ces variables, la résistance à la pénétration (RP) est une contrainte majeure. Au-dessus de 2 MPa, à savoir une valeur de résistance du sol plutôt courante, la croissance des plantes est fortement freinée (Materechera et al. 1991; Nawaz et al. 2013; Whalley et al. 2006). De même, la porosité grossière est une contrainte à considérer dans les sols à végétaliser, remaniés ou naturels. Elle pourrait avoir des effets d'autocernage (Argillier et al. 1991) et empêcher l'implantation de végétaux. De fait, pour réussir une végétalisation, il paraît primordial d'identifier les réponses des systèmes racinaires face à ces types de contraintes et certainement judicieux d'identifier des traits prédictifs de réponses ou de capacité de

développement des racines. En effet, les traits prédictifs sont des caractéristiques morphologiques ou physiologiques que l'on peut mesurer sur un individu (ex : diamètre apical) et qui ont la particularité d'affecter la performance individuelle pour une contrainte donnée. Les traits prédictifs permettent d'étendre les connaissances à une diversité plus large d'espèces, et permettraient de simuler le développement des racines dans divers scénarios pédologiques.

Ma thèse s'inscrit dans ce contexte de végétalisation avec la nécessité d'approfondir les connaissances sur la mise en place des systèmes racinaires dans les sols présentant des contraintes particulières. Elle porte plus précisément sur le développement et l'architecture racinaire chez les espèces herbacées.

L'objectif du premier volet de ma thèse est de présenter la dynamique théorique de mise en place des systèmes racinaires des espèces herbacées en lien avec le développement aérien. Quelle serait la dynamique de mise en place du système racinaire si la plante ne subissait pas de contraintes ? Nous nous appuyons sur les traits communs à tous les individus d'une espèce quel que soit leur environnement et sur des observations dans des conditions de faibles contraintes afin de présenter la dynamique théorique de mise en place des systèmes racinaires. Nous nous sommes concentrés principalement sur des espèces herbacées rencontrées en région Méditerranéenne. Nous avons réalisé des observations *in situ* dans des sols légers (Le Thor-Avignon) afin de favoriser le potentiel de l'espèce et permettre l'excavation des systèmes racinaires. Nous avons prélevé 150 espèces représentant diverses familles et divers types biologiques à différents stades afin de visualiser la dynamique de mise en place. Nous avons recherché dans la littérature (ouvrages floristiques, articles) les informations disponibles concernant les systèmes racinaires, leur dynamique de mise en place des espèces, en particulier les traits génériques des espèces.

Les objectifs du second volet sont d'étudier la plasticité du développement racinaire des espèces herbacées en présence d'une zone de résistance à la pénétration et en présence d'une zone de granulométrie grossière. Ce sont des contraintes majeures du sol dans les sols à végétaliser. Pour cela, la démarche consiste à réaliser une expérimentation et à isoler la contrainte étudiée. Pour chaque contrainte, l'expérimentation consistera à comparer plusieurs espèces herbacées. Elles pousseront dans des pots présentant ou non à une zone de contrainte. Nous observerons les réponses des systèmes racinaires et essaierons de les relier à des traits racinaires.

**CHAPITRE I MISE EN PLACE DES SYSTEMES
SOUTERRAINS ET AERIENS CHEZ LES
ESPECES HERBACEES**

1. Introduction

Pour une plante, il est important de coloniser l'espace. A la différence des animaux, les plantes ne peuvent se déplacer, leur seul moyen d'accéder à ce dont elles ont besoin (nutriments, eau, lumière, etc.) est de mettre en croissance leurs organes. Les organes concernés pour capter la lumière sont les tiges et les feuilles. Les racines croissent pour permettre l'assimilation de l'eau et des nutriments. Les stratégies de croissance sont diverses et variées pour tous ces organes, nous allons étudier plus particulièrement les stratégies mises en place au niveau du système racinaire.

La mise en place de l'architecture du système souterrain fait appel à des notions de développement et de croissance des espèces et d'architecture. Le développement des plantes n'est plus un domaine inconnu aujourd'hui. Nous savons que la croissance des plantes s'initie au niveau des méristèmes. Les espèces suivent des stades phénologiques comme la germination, la feuillaison, la floraison, et peuvent avoir des types biologiques particuliers (bulbes, rhizomes) pour se pérenniser. Cependant la connaissance de ces mécanismes reste indispensable à la compréhension de la mise en place de l'architecture de plantes.

L'architecture d'une plante peut être définie comme l'ensemble des formes structurales qu'elle présente à un moment donné de son existence (Rey 1993). Depuis plusieurs siècles, les ouvrages sur la flore témoignent de la diversité des espèces et décrivent de manière détaillée les organes, permettant l'identification et la classification des espèces. Cette description concerne majoritairement le stade adulte et les organes aériens (fleurs, fruits, feuilles). Lorsqu'elles sont présentes, les descriptions de l'architecture de la plante sont réduites à une simple expression telle que système racinaire fasciculé, plante à souche courte, tige feuillée à la base ou encore tige rameuse.

L'étude de l'architecture des plantes a longtemps été négligée sauf pour des organes spécifiques comme les stolons ou les bulbes qui attiraient la curiosité ou qui présentent des intérêts pour la multiplication végétative, l'alimentation humaine ou la médecine (Dayrat 2014). Nous retrouvons donc des informations générales sur la mise en place de ces organes dans la littérature, dans les cours de biologie et sur les sites de botanistes amateurs. C'est dans les années 70 que débute véritablement l'intérêt des chercheurs pour l'architecture aérienne et la dynamique de croissance des plantes avec les travaux de Hallé et Oldeman (1970). A cette époque, les chercheurs s'intéressent aussi aux systèmes racinaires et commencent à percevoir le rôle primordial de l'architecture du système racinaire, tel que la présence de pivots profonds pour les espèces se développant dans des milieux sec ou arides. Ils commencent alors à les décrire, parfois à plusieurs stades de développement (Kutschera-Mitter 1996; Weaver and Bruner 1927). Certains auteurs proposent des classifications des

systèmes racinaires (Cannon 1949; Kolesnikov 1971; Weaver 1958), d'autres décrivent la dynamique de mise en place de l'architecture racinaire pour certaines espèces comme le maïs ou le trèfle (Singh et al. 2010; Turkington and Burdon 1983).

Toutefois, nous constatons un manque considérable de connaissances concernant l'architecture racinaire d'un point de vue dynamique pour la diversité d'espèces herbacées, en particulier chez les espèces qui ne présentent pas d'organes spécifiques, ni d'intérêts évidents pour les hommes. De plus, la dynamique de mise en place du système racinaire nécessite d'être étudiée en lien avec la mise en place du système caulinaire. Les systèmes racinaires se développent originellement depuis la semence mais peuvent par la suite se développer depuis d'autres organes. Alors que les classifications d'architecture racinaire remontent à la moitié du 20e siècle, il n'existe depuis aucune synthèse regroupant les connaissances de la diversité architecturale racinaire, reprenant la dynamique spatio-temporelle de leur mise en place et le lien avec le système caulinaire.

L'objectif de ce premier chapitre est justement de présenter la dynamique de mise en place des systèmes souterrains des espèces herbacées en lien avec le développement aérien.

2. **Matériel & Méthodes**

Commentaire [e1]: NOUVEAU

Afin d'étudier la diversité de mise en place des espèces herbacées plusieurs possibilités s'offrent à nous :

- Faire pousser ces espèces en pots et les observer à différents stades.
- Prélever les espèces qui se développent spontanément dans la Nature et les observer.

Dans le premier cas, le protocole serait beaucoup plus rigoureux. Cependant, il nécessiterait énormément de temps et de moyens pour cultiver 150 espèces à différents stades avec les répétitions nécessaires, les besoins en main-d'œuvre, en matériels, etc... Les espèces herbacées peuvent être vivaces et il nous serait nécessaire de les cultiver sur 3 ou plus années pour visualiser l'évolution de la mise en place de leur système souterrain et aérien.

Tandis que la deuxième possibilité nous permet d'obtenir les informations sur la mise en place des espèces sans engager de forts investissements. Nous pouvons observer différents échantillons d'une même espèce à différents stades au cours d'une même année et ainsi d'obtenir les informations nécessaires en respectant la durée de la thèse. In Natura, les espèces se développent spontanément, il nous faut juste les excaver pour les étudier. En 2013 et 2014, nous avons prélevé les échantillons au printemps et en été, périodes principales où les espèces se mettent en place.

Nous avons réalisé ces prélèvements dans le Vaucluse. Mme Mireille Tronc de la Société Botanique du Vaucluse indique que le Vaucluse représente 42% de la végétation française grâce à sa diversité de milieux ; les milieux cultivés, les ripisylves, les collines décalcifiées (les dentelles de Montmirail), les ocre, le relief alpin du Mont Ventoux, etc. (communication personnelle). Il s'agit d'un climat méditerranéen.

Nous avons choisi la commune de Thouzon, à 20 km à l'Est d'Avignon. Cette commune à proximité d'Avignon présente plusieurs avantages : Elle présente un sol sablo-limoneux particulièrement léger et meuble. Ce sol permet une excavation facile des plantes avec leur système souterrain à la différence de la plupart des sols. Les plantes peuvent développer leur potentiel.

Nous avons réalisé nos prélèvements sur la plaine au pied de la colline de Thouzon, ce site présente une diversité d'habitats (des garrigues, des bords de cours d'eau, des champs cultivés, des harmas (friches), des pelouses, bord de sous-bois, etc.) et ainsi une grande diversité floristique.

Nous avons prélevé 150 espèces (ANNEXE 1) afin de représenter la diversité de mise en place. C'est pourquoi j'ai basé mes premiers prélèvements par rapport aux informations liées à la mise en place des espèces que l'on connaitre déjà grâce à la littérature floristiques et aux bases de données :

- Le type biologique (Julves 1998). La classification en types biologiques est principalement fondée sur le mode de protection des bourgeons face au froid. Le type biologique est ainsi un élément structurant de la mise en place des espèces même s'il reste insuffisant pour détailler la diversité de mise en place (C'est depuis le type biologique, que je proposerai la classification basée organes-supports des racines).
- La pérennité des espèces

Nous avons fait en sorte de varier les familles et de présenter des espèces avec des architectures aériennes différentes. Nous avons aussi fait en sorte de prélever des espèces qui sont employés dans la végétalisation de sites. Cependant nous ne nous y sommes pas restreints car cela aurait réduit la diversité. Des espèces comme les Orchidées ne sont pas proposées en végétalisation or elles présentent des systèmes racinaires particuliers, importants à prendre en compte pour montrer la diversité de mise en place des espèces.

La démarche consistait à sillonner les sites de la plaine de Thouzon et à prélever les espèces rencontrées en respectant les éléments cités précédemment. J'alternais les sites explorés. L'excavation se faisait simplement à l'aide d'une pelle bêche puis les plantes excavées étaient placées dans des sceaux d'eau afin de maintenir les systèmes souterrains à

l'humidité durant le transport vers le centre de recherche. Enfin, les plantes ont scannées ou photographiées pour récupérer les informations.

Au fur et à mesure de l'avancement des prélèvements, nous avons recueilli les informations sur la mise en place des espèces. Nous avons commencé à identifier des grands types de mise en place souterraine (correspondant à des associations d'organes support).

Parmi les espèces échantillonnées, nous avons donc décidé d'approfondir la mise en place sur une trentaine d'espèces représentant ces grands types. Nous avons privilégiés les espèces fortement présentes dans la zone d'étude afin d'acquérir plusieurs échantillons et plusieurs stades. Mme Mireille Tronc de la Société Botanique du Vaucluse m'a accompagné dans mon échantillonnage afin de m'aider dans l'identification de plantes et plantules. Le système racinaire se met en place très tôt lorsque la partie aérienne est encore peu développée et bien plus difficile à identifier que lorsque les pièces florales sont développées. Nous avons poursuivi nos prélèvements afin de compléter nos échantillons (stades manquants, types mal représentés, etc...).

Avant de présenter la diversité de mise en place des espèces, il est primordial de bien assimiler les mécanismes responsables de la formation de l'architecture des plantes.

3. La source de l'architecture des plantes

3.1. L'architecture d'une plante

Nous schématisons souvent les plantes avec une tige supportant des feuilles et des fleurs. Nous devons de même représenter le système racinaire dissimulé sous terre. Bien qu'une telle représentation reprenne les différents organes d'une plante, elle reste très simpliste. De nombreuses espèces peuvent comporter d'autres organes, des systèmes racinaires plus complexes et globalement des architectures profondément différentes. Nous verrons tout au long de ce document que l'architecture des espèces, même herbacées, est loin de se réduire à ce schéma.

3.1.1. Les niveaux d'organisation de l'architecture

Usuellement, les termes 'système racinaire', 'partie racinaire' sont employés à l'échelle de la plante. Afin de présenter la diversité et la complexité d'architecture des plantes, nous présentons les différents niveaux d'organisation de l'architecture de la plante :

L'axe, la structure linéaire de l'architecture des plantes. L'axe est un organe globalement cylindrique ou conique parfois angulaire terminé par une partie embryonnaire, le méristème apical (Rey 1993). La fonction commune à tous les axes d'une plante est de conduire la sève aux différents organes de la plante.

La nature de l'axe :

- L'axe caulinaire aérien, se développant au-dessus du sol, qui a pour fonction de supporter les feuilles et les fleurs (la tige ou branche aérienne).
- L'axe racinaire souterrain, se développant en dessous du sol, qui a pour fonction d'acquérir l'eau et les minéraux (la racine ou la radicelle).
- L'axe racinaire ou caulinaire Mitoyen et Tangent à la Surface du Sol (MTSS), qui a pour fonction de créer de nouvelles unités fonctionnelles (UF) et donc d'étendre horizontalement la plante (le rhizome, le stolon, etc.).

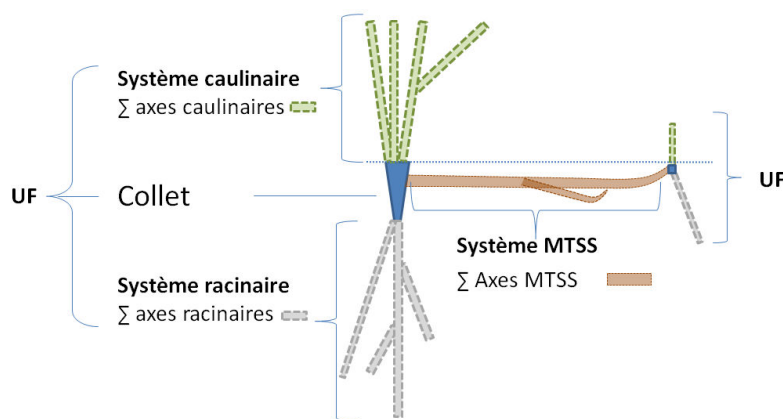


Figure 1: Niveaux d'organisation de l'architecture au sein d'une plante.

Le système architectural : Ensemble organisé d'axes de même nature (Figure 1).

- Le système caulinaire, ensemble organisé d'axes caulinaires aériens
- Le système racinaire, ensemble organisé d'axes racinaires souterrains
- Le système MTSS, ensemble organisé d'axes MTSS

L'unité fonctionnelle (UF) : Ensemble indivisible comprenant au moins un système caulinaire, un système racinaire et un collet.

Le collet, est la zone de transition entre le système racinaire et caulinaire d'une plante, généralement située au niveau de la surface du sol.

La plante : Ensemble d'unités fonctionnelles connectées entre elles par le collet ou un système MTSS. Une plante simple peut se résumer à une seule unité fonctionnelle : C'est-à-dire un système caulinaire et un système racinaire connectés par un collet. Une plante peut être plus complexe et comprendre différents systèmes racinaires. Dans ce chapitre, à l'échelle de la plante, nous parlerons donc de système souterrain. De même, pour s'assemblage des systèmes caulinaires à l'échelle de la plante, nous parlerons de système aérien.

3.1.2. La semence, point de départ.

Que nous parlions de l'architecture aérienne des plantes découlant de l'organisation des axes aériens ou de l'architecture souterraine découlant des axes souterrains, le point de départ de ces architectures est l'apex, la pointe des axes. Dans la graine mature, une miniature simplifiée de la plante, l'embryon est prêt à se développer. Il comporte les ébauches des premiers organes ; les cotylédons, les ébauches foliaires, un axe caulinaire très court avec son apex et sous l'hypocotyle ou l'épicotyle, la racicule avec son apex. Les apex racinaire et caulinaire sont donc déjà présents et prêts à mettre en place le plan d'organisation racinaire et caulinaire dès la germination.

3.2. La source de l'architecture racinaire, l'apex racinaire

3.2.1. Division et élongation cellulaire

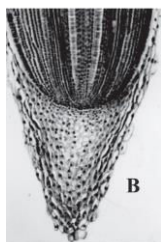


Figure 2: Axe racinaire, le méristème protégé par une coiffe (Iijima et al. 2008)

L'apex racinaire contient, sous la coiffe, un méristème racinaire (Figure 2). Le méristème est un tissu de cellules végétales de type embryonnaire (non différenciées). Au niveau de ce méristème, les cellules se divisent continuellement et très rapidement. La division produit d'autres cellules méristématiques (remplaçant les précédentes, ne s'éloignent pas de l'apex) mais aussi des cellules-filles (dérivées) qui s'accumulent, s'allongent et poussent l'apex en profondeur (Figure 3). Ces cellules-filles commencent progressivement à se différencier en tissus.

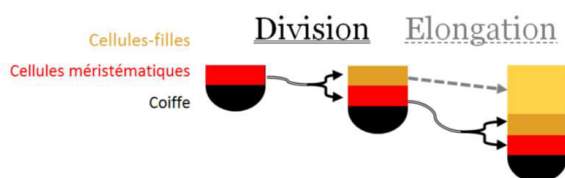


Figure 3 : Etapes de division et d'élongation cellulaire au niveau racinaire.

3.2.2. Différentiation

La racine a besoin de divers tissus comme les vaisseaux et faisceaux de phloème et xylème, le parenchyme, etc. Après l'élongation, se fait donc la différenciation des cellules-filles en cellules de tissus (Figure 4).

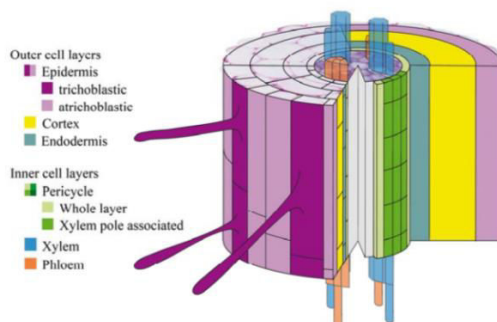


Figure 4: Représentation schématique de l'anatomie d'une racine (*Arabidopsis thaliana*) (Grunewald et al. 2007)

3.2.3. Ramification

Alors que les cellules-filles se différencient, l'apex s'éloigne d'elles car il produit continuellement de nouvelles cellules-filles (Figure 5). Après une certaine durée, nous constatons l'apparition de primordia au sein même des cellules-filles. Cette durée est nommée DDP, la durée de développement des primordia. Pendant cette durée, la racine s'est enfoncée sur une certaine profondeur qui correspond à la LZANR, la Longueur de la Zone Apical Non Ramifiée.

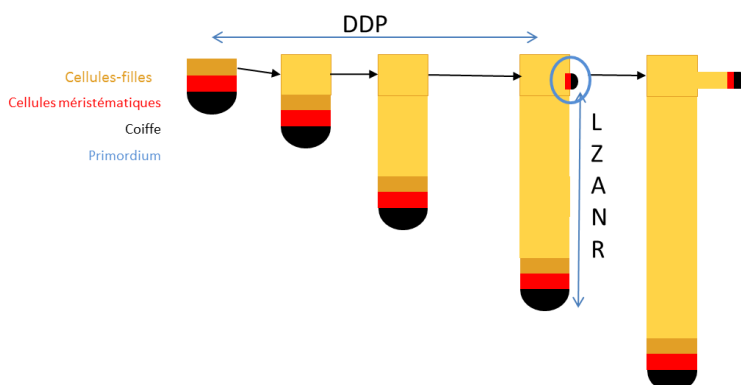


Figure 5: Evolution de la pointe racinaire entre la division cellulaire et l'apparition de primordia.

Les primordia racinaires sont des ébauches de nouvelles racines. Ce sont des cellules du péricycle qui se différencient et qui commencent à se diviser (Figure 6). Les cellules se superposent de manière parallèle à l'axe de la racine principale et commencent à écarter mécaniquement les couches corticales. Le primordium sort de la racine principale, il différencie certaines cellules en coiffe et d'autres en méristème racinaire. Un nouvel apex est né, celui d'une nouvelle racine latérale dont la croissance ne fait que commencer.

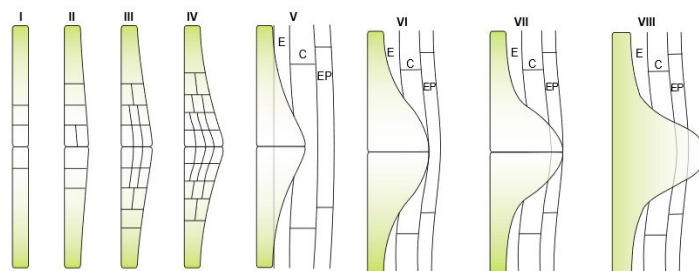


Figure 6: Etapes du développement du primordium. E, l'endoderme, C, le cortex, EP, l'épiderme. (Casimiro et al. 2003)

3.3. La source de l'architecture aérienne, l'apex caulinaire

A la différence de l'apex racinaire, l'apex caulinaire contient un méristème caulinaire, des primordia foliaires et des méristèmes axillaires à l'aisselle des primordia les plus âgés (Figure 7).

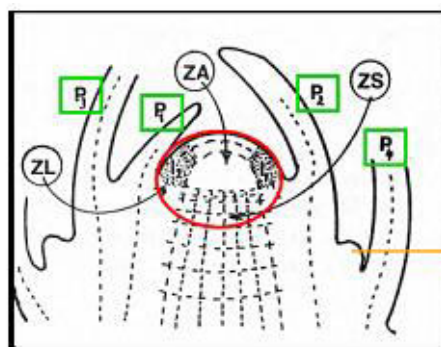


Figure 7: Apex caulinaire d'après Crabbé (1987), le méristème caulinaire, des primordia foliaires et des méristèmes axillaires.

4. La mise en place de l'architecture aérienne

4.1. La préparation de phytomères

4.1.1. Division cellulaire

Au niveau du méristème caulinaire, les cellules se divisent continuellement et très rapidement. La division produit d'autres cellules méristématiques (remplaçant les précédentes et ne s'éloignant pas de l'apex) mais aussi des cellules-filles qui s'accumulent, s'allongent et poussent l'apex vers le haut (Figure 8). L'apex s'éloigne, petit à petit de ces cellules-filles qui commencent progressivement à se différencier en tissus.



Figure 8: Division cellulaire au niveau de l'apex caulinaire

4.1.2. Différenciation

Chaque organe (feuille, tige, etc.) nécessite des tissus communs comme l'épiderme, le phloème et xylème, etc. Après la division cellulaire, se fait donc la différenciation des cellules-filles en méristèmes primaires afin de produire les différents tissus (Tableau 1).

Les groupes de cellules vont se différencier de telle sorte à créer des phytomères. Les phytomères sont des « blocs » présentant les organes de base du développement aérien : le méristème axillaire, la feuille (formant le nœud) et l'entre-nœud. Pour cela, dans un premier temps, le groupe de cellules, en zone subapicale, qui se destinent à l'entre-nœud, se différencient en ébauche d'entre-nœud et celui des cellules en zone latérale qui se destinent aux feuilles, se différencient en ébauches foliaires (Figure 9: Etapes de la différenciation des cellules-filles. Dans un second temps, cette ébauche de phytomère voit les groupes de cellules destinées aux méristèmes axillaires se différencier en points méristématiques à l'aisselle des ébauches foliaires.

Tableau 1: Les méristèmes primaires et les tissus qu'ils produisent

Méristème primaire	Tissus
Protoderme	Epiderme
Méristème fondamental	Parenchyme, collenchymes, etc.
Procambium	Xylème et phloème primaire

Nous sommes toujours dans l'apex. Nous commençons à apercevoir la structure de l'axe caulinaire au sein de l'apex.

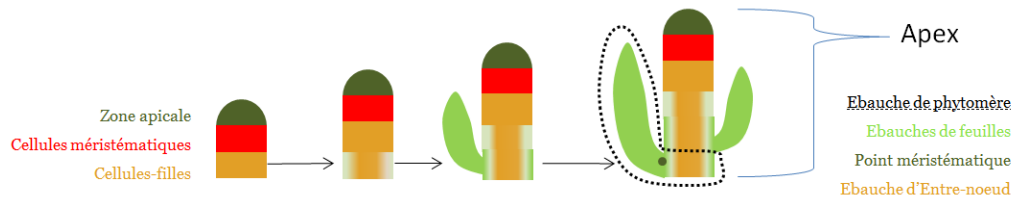


Figure 9: Etapes de la différenciation des cellules-filles.

4.2. La construction d'un axe caulinaire

4.2.1. Développement d'un phytomère

Les ébauches de feuilles se transforment en feuilles. Les points méristématiques se développent en méristème axillaires (Figure 10). L'ébauche d'entre-nœud est devenue un entrenœud. Le phytomère est construit. L'entre-nœud s'allongera par divisions cellulaires et élongations. Cet allongement peut se faire dès que le phytomère est construit ou plus tardivement.

A ce stade, nous sortons de l'apex. Nous représenterons par la suite l'apex sous forme de triangle vert.

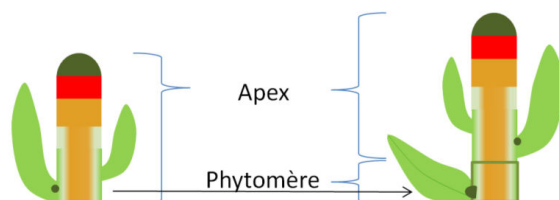


Figure 10: Développement du phytomère.

4.2.2. Superposition de phytomères



Figure 11: Superposition de phytomères

Les événements s'enchaînent et s'accumulent. Au fur et à mesure, dans l'apex, de nouvelles cellules-filles sont créées, divisées, allongées. Elles se différencient en tissus et constituent une ébauche de phytomère. En dessous de l'apex et simultanément, des phytomères sont construits, s'empilent les uns sur les autres (Figure 11) et vont se développer.

4.2.3. Le devenir des phytomères

a. La feuille

Au niveau d'un phytomère, la feuille est l'organe dont l'évolution va le moins influencer l'architecture de la plante. Elle va continuer de croître mais elle ne va pas affecter la croissance des axes.

b. Le méristème axillaire

Le méristème axillaire peut prendre plusieurs orientations (Figure 12). Il peut rester à l'état de méristème végétatif et ne pas se développer. Le méristème peut évoluer de manière végétative en apex puis en bourgeon. Le méristème se développe en apex afin de développer un axe végétatif (ex : une tige). L'apex peut se développer en bourgeon, en particulier pour passer la période difficile (l'hiver). Sous forme de bourgeon, l'apex est protégé du froid.

A ces trois états ; méristème, apex et bourgeon, l'induction florale peut se faire selon les conditions nécessaires de l'espèce. Lorsqu'il ne s'agit que d'un méristème, l'induction transformera le méristème végétatif en méristème floral. Ainsi, nous n'observerons qu'une fleur. S'il s'agit d'un apex ou d'un bourgeon, ceux-ci sont constitués de plusieurs points méristématiques. Plusieurs de ces points peuvent s'induire floralement. Ainsi nous pourrons observer des tiges florales feuillées, des grappes de fleurs, etc.

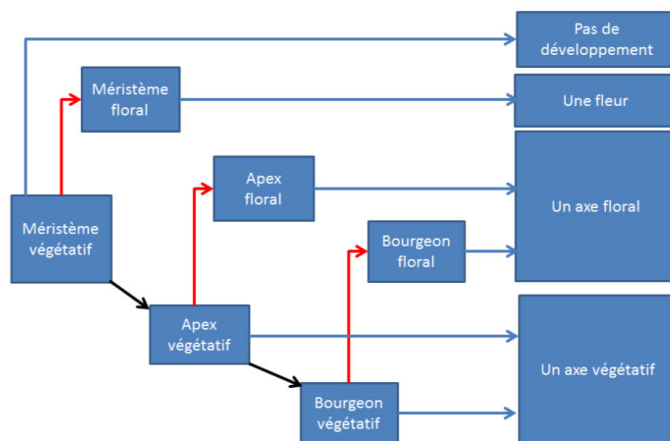


Figure 12: Evolutions possibles d'un méristème végétatif chez une espèce herbacée.

c. L'entre-nœud

L'entrenœud peut s'allonger très fortement à des moments particuliers (voir paragraphe 4.4.2).

4.3. Effet sur la diversité d'architectures aériennes

La manière dont le phytomère se développe va fortement influencer l'architecture de la plante.

a. Diversité d'architectures florales

Je n'approfondis pas dans ce document la diversité d'architecture florale. L'architecture florale dépend principalement de l'initiation florale des méristèmes et des points méristématiques. Selon leur position dans l'architecture de la plante, l'induction se fera ou non.

b. Diversité d'architectures végétatives

A cause du développement des phytomères, en particulier de l'élongation des entrenœuds plus ou moins tardive et à cause des divers développements possibles des méristèmes axillaires, nous observons une diversité d'architectures aériennes et une diversité de mise en place de ces architectures.

4.4. Le système caulinaire

4.4.1. Le port de l'axe

Un premier élément orientant l'architecture aérienne d'une espèce est le port de l'axe aérien (Figure 13).



Figure 13: Port d'un axe aérien

L'axe peut être érigé, ascendant ou rampante.

- L'axe érigé est suffisamment robuste pour se développer à la verticale.
- L'axe ascendant est initialement étalé au sol puis se redresse à la verticale.
- L'axe rampant est étalé au sol et ne monte pas ou peu. Nous regroupons parmi les axes rampants, les axes volubiles et grimpant qui peuvent se développer en hauteur en

présence de supports (arbres, roches, etc.) mais qui se développent horizontalement en absence de supports.

4.4.2. Le mode de croissance de l'axe

Chez les espèces herbacées, la croissance de l'axe est définie, son méristème apical se transforme en méristème florale. Un second élément de l'architecture du système caulinaire est le Mode de Croissance de l'Axe (MCA) qui dépend de l'allongement des entrenœuds.

MCA 1 : Simultanéité entre la production de phytomères et l'allongement des entrenœuds. La croissance de l'axe est continue. Nous observons un axe feuillé de plus en plus long.

MCA 2 : Décalage entre la production de phytomères et l'allongement des entrenœuds. Initialement l'axe est très court et dissimulé par les feuilles. Ce n'est qu'ultérieurement, après l'induction florale, que l'allongement de tous les entrenœuds se fait subitement, c'est la montaison. Nous observerons finalement un axe feuillé allongé.

MCA 3 : Production de phytomère mais absence d'allongement des entrenœuds. L'axe est très court et est dissimulé par les feuilles en rosette. Puis, après l'induction florale, uniquement le dernier entre-nœud s'allonge. Nous observons finalement une rosette de feuilles surmontée d'un axe dépourvu de feuilles, la hampe florale.

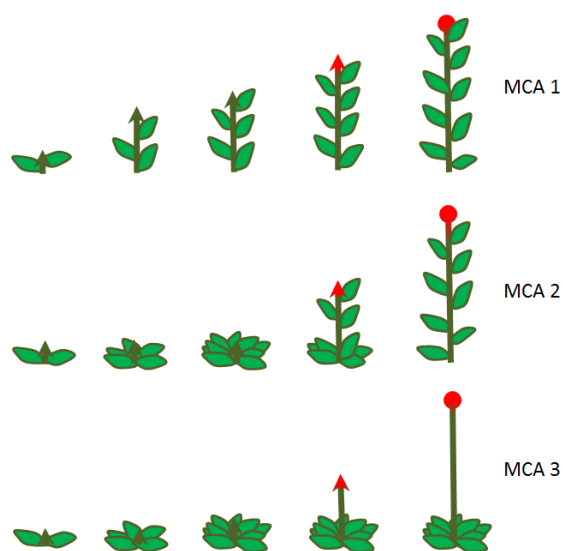


Figure 14: Mode de Croissance d'un Axe aérien (MCA)

Certaines espèces montrent un décalage entre la production de phytomères et l'allongement des entrenœuds (MCA2). Cependant, leurs vieux entrenœuds à la base de la

tige ne peuvent s'allonger. Tandis que le reste de l'axe s'allonge, il reste quelques feuilles en rosette à la base. Nous pouvons considérer ceci comme une dynamique intermédiaire entre la MCA 2 et MCA 3.

4.4.3. La ramification de l'axe

L'axe initial et principal est appelé axe d'ordre 1 (A1). Chez les espèces herbacées c'est la tige. Si elle se ramifie, elle porte des branches qui sont d'ordre 2 (A2). Elles même pourront porter des ramifications d'ordre 3 et ainsi de suite.

Due aux diverses évolutions possibles des méristèmes axillaires, nous observons une diversité de structure (Figure 15: Exemples de ramification de l'axe : 1, axe non ramifié, Figure 15).

Axe non ramifié. C'est-à-dire que les méristèmes axillaires de l'axe principal ne sont pas développés (à cause de la dominance par exemple).

Axe ramifié. C'est-à-dire que des méristèmes axillaires sur l'axe principal se sont développés en apex, puis se sont déployés en axes végétatifs.

Ces ramifications peuvent se comporter comme des axes secondaires (A2) mais peuvent parfois se comporter comme des axes principaux (A1'), en particulier, lorsque qu'elles se trouvent à la base de l'axe principal. C'est ce que nous appelons la réitération totale (Rey 1993).

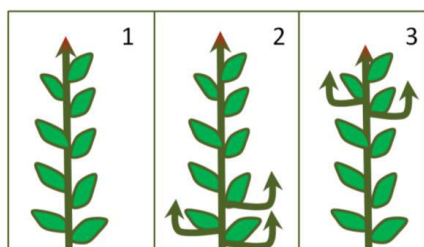


Figure 15: Exemples de ramification de l'axe : 1, axe non ramifié, 2, ramification basitone, 3, ramification acrotone

4.4.4. La production de nouveaux axes principaux

a. La réitération

Réitération, processus morphologique par lequel la plante duplique totalement ou partiellement son architecture (Oldeman 1974). L'axe issu d'un méristème axillaire basal développe la même architecture que l'axe qui le porte. Par le processus de réitération totale, l'axe acquiert progressivement les caractéristiques de l'axe d'ordre supérieur (Figure 16), son

mode de croissance, son port, sa ramification et globalement la même durée de développement que l'axe initial.

b. La réitération sylleptique

Lorsque la réitération se fait à partir de méristèmes axillaires fonctionnels (sans dormance), la réitération est dite sylleptique (Rey 1993). Les axes principaux et dupliqués sont présents simultanément et en nombre plus ou moins conséquent, nous parlerons alors de touffes voire de plantes cespiteuses (ex Graminées).

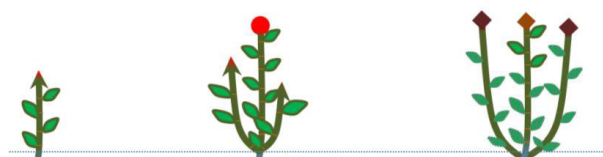


Figure 16: Réitération sylleptique totale

c. La réitération proleptique

Lorsque la réitération se fait après une période de dormance ou d'inactivité plus ou moins prolongée, la réitération est proleptique (Rey 1993). Le nouvel axe principal apparaîtra depuis un bourgeon de remplacement (chez les vivaces). Le méristème axillaire à la base de l'axe initial se transforme en bourgeon de remplacement afin de passer l'hiver. Le nouvel axe permettra de renouveler l'axe initial qui, une fois érigé, ne peut surmonter l'hiver (Figure 17).

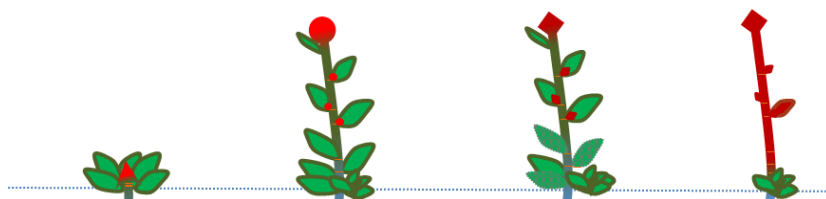


Figure 17: Réitération proleptique, mise en place d'un bourgeon de remplacement

Par exemple, chez *Rumex crispus*, tandis que la plante érige un axe initial depuis sa rosette, elle a développé aussi un méristème axillaire basal en apex. Il développe à son tour quelques feuilles en rosette puis se protège en bourgeon. Ainsi, tandis que l'axe initial termine son cycle, le bourgeon de remplacement, lui, est protégé dans la rosette au niveau du sol et pourra se développer après l'hiver. Lorsque l'axe initial meurt après la floraison, sa tige se dégrade, mais la base et le collet au niveau du sol restent vivants. C'est ce collet qui permet de supporter la nouvelle rosette et le bourgeon et de faire la connexion entre ce système aérien et le système souterrain.

4.4.5. La durée de vie d'un axe

Chez les plantes herbacées, la durée de vie maximale d'une tige est 2 ans. Son cycle peut être annuel ou bisannuel selon les espèces. En fait, dès que la tige s'érige afin de fleurir, elle ne pourra plus passer l'hiver. Par contre, la tige aérienne peut persister durant l'hiver si elle est sous forme de rosette.

4.5. Classification d'architectures aériennes

Nous avons présenté différents éléments importants de l'architecture aérienne des espèces herbacées. Quelques auteurs avaient proposé des classifications d'architecture aérienne. Nous pouvons citer les travaux de Hallé et Oldeman (1970) (ANNEXE II) sur l'architecture aérienne de plantes ligneuses qui mettent en avant une diversité de modèles d'architectures aériennes en mettant l'accent sur la localisation des pièces florales dans cette architecture générale. Les modèles de Hallé sont de bonnes références pour créer des modèles de mise en place des systèmes racinaires et aériens chez les espèces herbacées. Les schémas sont homogènes, simples et efficaces pour illustrer le développement de l'architecture aérienne des espèces.

Il existe aussi la classification de Raunkiaer (1934) (ANNEXE III). C'est une classification des espèces selon les types biologiques. C'est ce qu'il appelle, lui, les organes de survies, c'est-à-dire, les organes qui restent présents en hivers, et qui permettent donc la survie de l'espèce au cours de l'hiver. Ainsi, ils seront aussi les organes porteurs des nouvelles racines et nouvelles tiges, aux beaux jours. Cette classification est donc une base à prendre en considération pour visualiser les stratégies de colonisation du sol par les espèces au niveau aérien et racinaire.

5. L'architecture souterraine

5.1. Le type d'axe racinaire

Généralement, nous répartissons les axes racinaires en 3 catégories : Les racines primaires, les racines adventives, les racines secondaires.

Les **racines primaires** (ou séminales) proviennent de l'évolution de la radicule de l'embryon. Ce sont des racines d'ordre 1. Les **racines secondaires** (ou latérales) naissent à partir de la racine primaire. Ce sont des racines d'ordres 2. Elles même peuvent porter des racines d'ordres 3 et ainsi de suite. Nous employons aussi le terme de ramification pour parler de l'ensemble de ces racines. Les **racines adventives** se forment sur un organe

quelconque du végétal (tiges, feuilles, etc.). Elles peuvent aussi porter des racines latérales. Nous appellerons organe-porteur, les organes qui peuvent développer des racines adventives.

Dans ce document, nous regroupons les racines adventives et primaires comme des **racines principales** puisqu'elles ne sont jamais portées par une racine-mère. De même, un système racinaire adventif est un système se développant depuis un organe différent que la semence. Un système racinaire primaire est un système se développant uniquement depuis la radicule.

5.2. La ramification de l'axe

Comme pour les axes caulinaires, les axes racinaires peuvent être ramifiés. Nous distinguons souvent les racines simples sans ramification des racines ramifiées.

Nous observons une diversité de ramification du système racinaire selon la densité de ramification, la zone de la ramification, etc. La densité de ramification est le nombre de racines latérales par tronçon de racine principale. La zone de la ramification (Cannon 1949) peut être en profondeur, en superficie, etc.

5.3. Le système racinaire

Nous distinguons souvent les systèmes racinaires fasciculés des systèmes racinaires pivotants. Un système fasciculé comporte de nombreuses racines principales disposées en faisceaux. Ce système est présent chez la quasi-totalité des Monocotylédones (Graminées, Bulbes, etc.) mais existe aussi chez les Dicotylédones. Un système pivotant possède une unique racine principale, le pivot d'où se sépare des racines latérales de moindre importance.

5.4. Classification d'architectures racinaires et souterraines

Quelques chercheurs ont présenté la diversité d'architecture des racines et ont proposés des classifications.

5.4.1. La classification de Cannon

Cannon (1949) a fait une classification des systèmes souterrains chez les Herbacées (ANNEXE IV) en distinguant au départ les 2 grands groupes de systèmes : Les systèmes primaires et les systèmes adventifs.

Pour les plantes à système primaire, il les a réparti en 6 catégories selon :

- La profondeur de la racine primaire
- La zone de ramification (en profondeur ou en superficie)
- Le développement des latérales (faible ou important)

Pour les espèces à système adventif, il les a catégorisées selon :

- si les racines sont regroupées ou non
- la diversité de types de racines adventives (unique ou multiple).

5.4.2. La classification de Weaver

Weaver (1958) a étudié au Etats-Unis la diversité des systèmes souterrains d'espèces herbacées, de manière morphologique, pour comparer leurs compétitivités (ANNEXE V). Il avait déterminé 5 groupes selon :

- La présence d'un pivot central ou non
- La dispersion des latérales
- La zone de ramification
- La profondeur des racines.

Dans son article (1958), il avait intégré une quinzaine d'espèces dans chaque groupe dont peu d'espèces présentes en France. Cependant, il avait déjà rédigé d'autres papiers (Weaver and Bruner 1927; Weaver 1915; Weaver 1919) décrivant plus ou moins succinctement le système racinaire d'une centaine d'espèces. Dans ces ouvrages, nous avons accès à des représentations de systèmes souterrains d'espèces herbacées.

5.4.3. La classification de Kolesnikov

Kolesnikov (1971) avait proposé une classification des systèmes souterrains de plantes ligneuses (ANNEXE VI). Pour les systèmes primaires, il avait pris en compte :

- Le système pivotant ou fasciculé
- La zone de ramification
- La longueur des racines latérales
- La présence de racines spécifiques

Pour les systèmes adventifs, il avait pris en compte le support de la racine adventive (tige, branches aériennes qui s'enracinent, etc.).

5.4.4. Des classifications anciennes

Le travail de ces chercheurs est intéressant et montre la diversité des systèmes racinaires. Ces classifications datent de la moitié du Xe siècle et n'ont ni évolué ni été utilisées. Ceci indique qu'elles ne sont pas adaptées aux besoins actuels. Ces classifications ne sont pas toujours représentatives de la diversité et ne sont pas évidentes à utiliser. Il est parfois difficile de placer une espèce dans un groupe plutôt que dans un autre. Globalement ces auteurs ne prennent pas en compte la dynamique de mise en place du système souterrain. L'architecture n'est pas figée, elle évolue au cours du temps, pourtant les classifications ne

présentent que l'architecture finale. De plus, elles n'intègrent pas ou peu l'architecture aérienne.

Nous souhaitons proposer une classification qui apporte des renseignements utiles pour la végétalisation comme la capacité d'occupation du sol. C'est pourquoi nous donnons de l'importance à ce qu'elle prenne en compte la dynamique de mise en place des systèmes racinaires en lien avec la partie aérienne. Les classifications présentées jusque-là présentaient tout de même des points de vue intéressants à approfondir dans la classification. La classification de Cannon apporte la notion de système racinaire local et distant. La classification de Kolesnikov porte sur les espèces ligneuses mais présente l'architecture au niveau des racines principales et prend en compte l'organe-support.

6. Vers une nouvelle classification liée à l'occupation du sol.

6.1. La mise en place du système souterrain et l'occupation du sol

Lorsque nous parlons d'occupation du sol par les racines, cela fait appel à plusieurs notions :

- Le volume de sol prospecté
- La densité d'occupation: C'est-à-dire le ratio entre le volume racinaire et le volume de sol prospecté.
- La durée et périodes d'occupations du sol

Plusieurs éléments spatio-temporels de la mise en place du système souterrain des espèces vont influencer l'occupation du sol :

- La période et vitesse d'implantation du système souterrain.
Une plante qui s'installe en hiver alors que les autres n'ont pas encore germés, profite d'un sol peu occupé, et peut s'installer plus facilement.
- L'envergure du système racinaire (profondeur, largeur)
- La densité de ramification du système racinaire
- La pérennité du système racinaire
- La capacité du système souterrain à évoluer au cours du temps et ainsi à modifier l'occupation du sol (Figure 18).

6.2. Processus d'évolution du système souterrain

Le système souterrain d'une plante peut évoluer et s'accroître (Figure 18).

6.2.1. Extension

L'extension est la création d'éléments nouveaux depuis un élément initial. Cette extension peut se faire chez toutes les espèces au niveau du système racinaire par la ramification des racines, la création de nouvelles racines principales au cours du temps. Cet accroissement peut se faire au niveau de la plante par la création de nouveaux systèmes racinaires depuis d'autres organes-porteurs.

⇒ Grace à l'extension au niveau du système racinaire, l'envergure du système et la densité d'occupation augmente au cours du temps. Au niveau de la plante, l'extension par de nouveaux systèmes racinaires peut, de plus, augmenter le volume de sol prospecté.

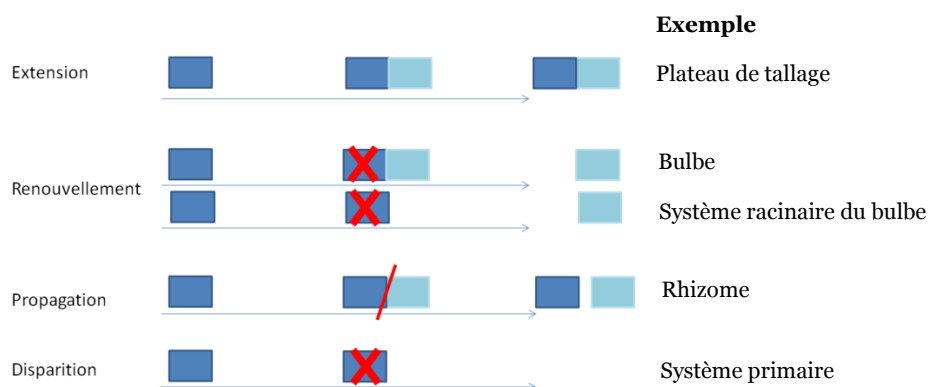


Figure 18 : Schéma représentant les processus d'évolution d'un élément.
En bleu marine, l'élément initial, en bleu clair l'élément créé.

6.2.2. Renouvellement

Le renouvellement est le remplacement d'un élément initial par un nouvel élément. Le premier élément disparaît puis simultanément ou après une période plus ou moins longue, le nouvel élément se développe.

Le renouvellement peut se faire au niveau du système racinaire : le remplacement de vieilles racines latérales par de jeunes racines latérales et le remplacement d'une racine principale par une autre. A l'échelle de la plante, le remplacement de tout un système racinaire par un autre s'observe en particulier entre 2 saisons. Ce renouvellement nécessite donc des organes-porteur de survie.

⇒ Le renouvellement ne modifie pas significativement l'envergure du système racinaire. A l'échelle de la plante, l'occupation du sol en présence du système racinaire initial ou du suivant est similaire. Cependant, le temps de la succession entre les deux systèmes racinaires, l'occupation du sol peut être très fortement restreint à l'occupation par les

organes-porteurs. Grâce au renouvellement des systèmes racinaires sur les organes de survie, la plante est pérenne et l'occupation du sol peut se prolonger dans le temps.

6.2.3. Propagation

La propagation est la création de nouveaux éléments qui peuvent se détacher de l'élément initial. Au niveau du système racinaire, création de racines principales qui peuvent se détacher du système racinaire initial. Cette racine doit donc faire partie d'une UF différente de celle du système racinaire initial afin de pouvoir se dissocier.

Au niveau de la plante, il peut y avoir création de systèmes racinaires qui peuvent se dissocier du système initial. Pour cela, le système racinaire doit aussi faire partie d'une UF différente du système racinaire initial. Le détachement peut se faire au niveau de la zone du collet ou des axes MTSS.

⇒ La propagation permet d'augmenter de manière horizontale le volume de sol prospecté et de pérenniser l'occupation du sol.

6.2.4. Disparition

Au niveau du système racinaire, il peut y avoir disparition d'un axe racinaire, une radicule par exemple, disparition d'une racine principale. Au niveau de la plante, il peut y avoir disparition d'un système racinaire.

⇒ A cause de la disparition d'un élément racinaire, la densité d'occupation diminue. A l'échelle de la plante, la disparition d'un système racinaire diminue le volume de sol prospecté.

6.3. La pérennité

La notion de pérennité est importante dans l'occupation du sol. Si une plante persiste plusieurs années, elle est implantée sur et dans le sol et empêche une autre plante de s'installer. Elle est en territoire conquis. Si une espèce est seulement annuelle, bien qu'elle puisse développer un système racinaire très dense, celui-ci disparaît au bout de la saison. Ce sont les graines dispersées qui devront à leur tour faire l'effort de s'implanter dans un autre lieu. La pérennité du système racinaire dépend en partie de la pérennité de son organe support voire de son renouvellement. Si l'organe-support disparaît, il est évident que le système racinaire disparaît aussi.

6.4. Proposition de classification.

Nous devons proposer une classification utile à la végétalisation, renseignant l'occupation du sol. Nous souhaitons donc présenter une classification reprenant les notions

de localisation dans l'espace horizontal et vertical et les processus d'évolution. Pour cela, nous proposons de nous concentrer au niveau des systèmes racinaires et de se focaliser sur les organes-supports. En effet, nous constatons qu'ils jouent un rôle particulièrement important dans les processus d'occupation du sol en particulier pour le renouvellement et la propagation des systèmes racinaires mais aussi dans la pérennité des systèmes racinaires. Enfin et surtout, nous verrons que les systèmes racinaires sont fortement spécifiques à l'organe-support.

7. Une classification basée sur les organes-porteurs

Les premiers organes-porteurs que nous allons décrire sont communs à toutes les espèces végétales. Toute espèce qui se multiplie par voie reproductive possède une semence, un hypocotyle ou épicotyle et une tige (même à entre-nœuds très courts). Ainsi, la présence de ces organes communs ne permettra pas de prédire ou de déterminer l'architecture racinaire précise de l'espèce. Au contraire, les organes porteurs présentés par la suite (bulbes, etc.) sont des organes spécifiques et ne sont pas présents chez toutes les espèces et peuvent être associés à des architectures racinaires et aériennes précises.

L'ensemble des organes porteurs est schématisé dans le paragraphe 7.3.

7.1. Les organes-porteurs

7.1.1. La semence

La graine est l'organe dormant qui résulte de la fécondation et du développement de l'ovule chez les plantes à fleurs, et qui est apte, après germination, à reproduire un nouvel individu (Larousse).

Lorsque la graine germe afin de créer la radicule et la plantule, celle-ci s'épuise et va disparaître. Cependant le système racinaire qui s'est déployé ne va pas disparaître puisque la radicule est reliée à la plantule. Toute espèce produisant des semences développera un système primaire. De nombreuses espèces annuelles (*Papaver rhoeas*, *Phacelia tanacetifolia*, *Crepis foetida*) mais aussi vivaces (*Sanguisorba minor*, *Malva sylvestris*, *Foeniculum vulgare*) se contenteront d'un système racinaire basé uniquement sur la racine primaire.

7.1.2. La zone du collet

L'épicotyle est la portion de la tige située au-dessus des cotylédons et qui donnera ensuite presque toute la partie aérienne de la plante (Larousse). Chez les espèces ayant une germination hypogée (ex : *Pisum sativum*), la semence reste sous terre (Figure 19). La germination donnera un **épicotyle** vers le haut et la radicule vers le bas mais une partie de

l'épicotyle est sous terre. Lorsque les cotylédons se détacheront, la distinction entre l'épicotyle et la racine primaire sera difficile. Des racines pourront de développer sur l'épicotyle et la confusion sera donc possible avec des racines latérales du système primaire.

L'**hypocotyle** correspond à la partie de la tige placée en-dessous des cotylédons, chez les espèces à germination épigée (Larousse). Chez ces espèces (ex : *Phaseolus vulgaris*), la semence émet une radicule et un axe dépourvu de feuilles sous les cotylédons. Les cotylédons sont obligés de sortir de terre. La plantule possède donc, sous terre, un système racinaire et un hypocotyle. Encore ici, ces deux portions peuvent être difficilement distinguées.

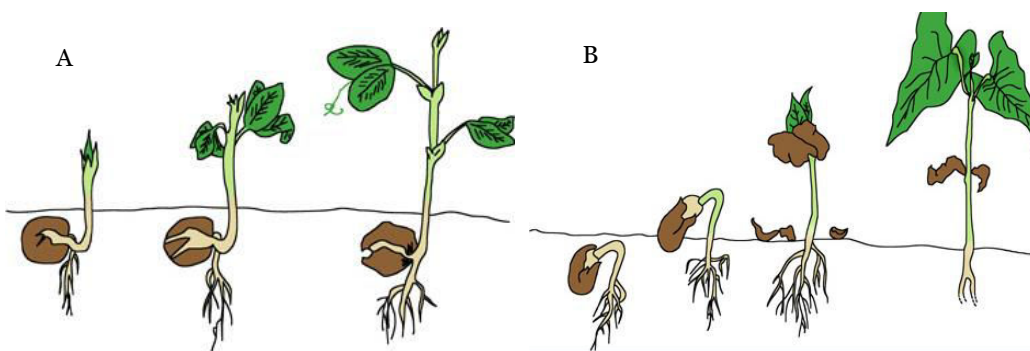


Figure 19: Germination hypogée avec épicotyle de *Pisum sativum* (A) et germination épigée avec hypocotyle de *Phaseolus vulgaris* (B) ((UNISCIEL 2013)

L'hypocotyle ou épicotyle est donc la partie intermédiaire de la plante entre le système racinaire et le système aérien. Au fur et à mesure que la plante se développe, cette partie peut s'élargir et devenir ce que l'on appelle communément le collet.

Les racines adventives sur cette zone sont absentes chez de nombreuses espèces annuelles ou pérennes (*Euphorbia helioscopia*, *Crepis bursifolia*, *Rumex crispus*). Lorsqu'elles sont présentes, la densité peut être très élevée (*Scabiosa atropurpurea*, *Taraxacum palustre*, *Senecio vulgaris*) jusqu'à présenter un système racinaire qui ressemble à un système fasciculé. La densité peut être identique à celle des latérales sur la racine primaire (*Cardamine hirsuta*, *Veronica persica*, beaucoup d'annuelles). Ces racines adventives sont donc souvent confondues avec les racines latérales du système primaire lorsque le collet n'est pas très distinct, d'une part à cause de la continuité et proximité avec la racine primaire et d'autre part parce que ces racines adventives peuvent-être similaires aux racines latérales primaires.

7.1.3. L'axe caulinaire aérien

Rares sont les espèces qui peuvent développer des racines depuis la tige aérienne.

a. *La tige érigée*

Sur les nœuds

On appelle racines nodales, les racines adventives qui se développent sur la tige puisqu'elles se développent au niveau de nœuds. Elles sont épaisses et disposées autour de la tige comme sur un anneau. Nous retrouvons des racines nodales chez le maïs en particulier.

A la base de l'axe

Quelques vivaces présentent des racines à la base des axes caulinaires aériens. Elles peuvent présenter simultanément des racines sur le haut du collet (*Lotus corniculatus*) voire aussi sur l'hypocotyle (*Plantago lanceolata*).

b. *La tige ascendante*

La tige ascendante est une tige qui est initialement rampante puis qui se redresse verticalement. Quelques espèces présentent des tiges ascendantes. Les espèces qui possèdent des tiges ascendantes ne sont pas toutes capables de développer des racines sur celles-ci. C'est le cas de *Geranium molle*, *Lamium amplexicaule* (Annuelles), *Gallium mollugo*, *Clinopodium nepeta* (Vivace), etc tandis que *Achillea tomentosa*, *Marrubium vulgare*, *Potentilla neumaniana* (Vivaces), *Lamium purpurea* (Annuelle), etc. développent des racines sur leurs tiges ascendantes.

c. *La tige rampante*

Toutes les espèces à tiges rampantes ne développent pas forcément de racines sur celles-ci. C'est pourquoi, nous faisons la distinction entre les espèces à tiges rampantes radicales (*Stellaria media*, *Veronica persica*) et celles à tiges rampantes non radicales (*Veronica hederifolia*, *Erodium cicutarium*, *Erodium malacoides*). De mes observations, les racines sont présentes principalement sur les nœuds les plus proches de la base de la tige. Ces racines peuvent se ramifier. Ces espèces ne présentaient pas ou peu de racines tardives au niveau de l'hypocotyle.

7.1.4. Les axes MTSS

Cette catégorie regroupe, en fait, plusieurs types d'axe : Le stolon, le rhizome voire les racines traçantes.

a. *Le stolon*

Le stolon est une longue tige rampante sans feuilles qui s'enracine à son extrémité et forme ainsi un nouveau pied (Larousse). Les racines adventives se développent lorsque l'extrémité du stolon touche le sol. Selon les espèces présentant ce type d'organes, le nombre de racines adventives peut varier. Nous pouvons compter, par exemple 5 racines adventives chez le fraisier contre environs 1 seule chez *Potentilla reptans*. Ces racines adventives peuvent être ramifiées.

b. Le rhizome

Le rhizome est une tige souterraine vivace, généralement à peu près horizontale, émettant chaque année des racines et des tiges aériennes (Larousse). Il porte au niveau des nœuds, des feuilles réduites à des écailles et des bourgeons. Ces rhizomes sont souvent des organes de réserve stockant par exemple de l'amidon ou de l'inuline.

Toutes les espèces herbacées de la famille des Typhacées, des Equisétacées sont des plantes à rhizomes. De nombreuses espèces possèdent au stade adulte un système racinaire uniquement basé sur le rhizome (*Euphorbia cyparissias*, *Rubia tinctorum*, *Silene vulgaris*). Certaines espèces ont un rhizome en complément de talles (*Elytrigia repens*, *Brachypodium retusum*), d'un système local pivotant (*Potentilla reptans*, *Cirsium arvense*) ou fasciculé (*Achillea millefolium*).

Grâce à la préservation des stolons ou rhizomes en hiver sur le sol, les espèces qui en présentent sont considérées comme vivaces (hémicryptophytes). Selon les espèces, la longueur des rhizomes ou stolons, leurs directions, le nombre de ramifications, le nombre d'entre-nœuds (et les parties tubérisées) sont différents. De même, le nombre de racines par rhizome et la fréquence d'apparition est variable selon les espèces.

c. La souche horizontale courte

Nous nommons souche horizontale courte, la partie inférieure de la tige, qui se situe sous le sol et qui est orientée horizontalement. C'est donc un rhizome mais il a uniquement pour vocation de supporter l'axe aérien et de renouvellement la plante. Les espèces à souche horizontale courte (*Hieracium pilosella*, *Cephalanthera damasonium*, etc.) sont vivaces. Elles présentent forcément des systèmes racinaires fasciculés partant de cette souche. Les racines sont le plus souvent ramifiées (*Plantago major*) mais peuvent être simples (*Asparagus acutifolius*).

7.1.5. D'autres organes spécifiques

a. Le bulbe, le cormus

Le bulbe est un organe végétal souterrain pérenne, riche en réserves nutritives, et formé de plusieurs couronnes de gaines foliaires charnues (tuniques ou écailles) entourant une très courte tige (plateau) qui émet en outre quelques racines adventives (Larousse).

La base feuillue peut dépasser et entourer le centre du bulbe comme dans le cas du Lys (bulbe écailleux) ou cerner complètement le centre du bulbe comme dans le cas de l'oignon (bulbe tunique). Les cormus (Crocus, Glaïeul, etc.) ont l'aspect d'un bulbe mais sont constitués d'une tige renflée entourée de tuniques. Les cormus ressemblent aux bulbes, mais ils se dessèchent pendant la floraison. Donc, un nouveau cormus se développe sur le précédent.

Les plantes formant de vrais bulbes sont toutes des monocotylédones (*Muscari comosum*, *Allium roseum*). Par définition, les plantes à bulbes sont des vivaces grâce au renouvellement du bulbe. Cependant, nous entendons souvent parler d'espèces bisannuelles voire annuelles. Il s'agit alors de la durée de vie du bulbe indépendamment de son renouvellement. En général, la partie aérienne est une rosette avec une hampe érigée. Les racines adventives se développent au niveau du plateau du bulbe. Elles sont blanches et épaisses et ne se ramifient pas ou peu. Chez des cormus, comme le glaïeul, des racines tractrices peuvent se développer au-dessus du cormus.

La plupart des espèces à bulbes sont des monocotylédones. Nous retrouvons quasi-exclusivement des bulbes (vivaces) chez les herbacées des Amaryllidacées, des Colchicacées et des Liliacées. Mais nous en retrouvons aussi chez les Iridacées, les Asparaginacées, les Aracées.

b. Le tubercule

D'après le Larousse, le tubercule est un renflement des axes végétaux, généralement souterrain, riches en substances de réserve. Il s'agit là d'une définition au sens large. Nous devrions plutôt employer le terme d'organe tubérisé pour cette définition. Les tubercules, à proprement parlé, sont un organe particulier de survie que l'on retrouve chez les Orchidées. L'organe lui-même ne survit qu'une année et permet uniquement le renouvellement de la plante. Grâce à ce renouvellement, ces orchidées (*Ophris apifera*, *Orchis simia*) sont pérennes. La partie aérienne est une rosette de feuille avec une hampe florale érigée. Chez ces orchidées, le système racinaire est exclusivement adventif car les racines ne se développent pas à partir d'une radicule mais bien au-dessus de ce tubercule. Chaque racine est blanche, épaisse et non ramifiée.

c. Les organes tubérisés

Les organes tubérisés sont des organes renflés, riches en substances de réserve.

Plusieurs types peuvent être tubérisés :

- la tige souterraine (stolon ou rhizome) : pomme de terre, topinambour, iris
- la base de la tige (l'hypocotyle) : chou-rave, cèleri-rave
- la racine : carotte, panais, patate douce, dahlia
- l'ensemble racine et hypocotyle : betterave, radis

Cette notion de tubérisation est importante mais n'est pas fondamentale pour différencier les catégories de mises en place du système racinaire. C'est plutôt le type d'organe qui va prédominer l'architecture du système racinaire. C'est pourquoi, nous ne détaillerons pas les organes tubérisés par la suite.

d. Le plateau de tallage

Talle, pousse formée à partir d'un bourgeon proche de la base d'une plante (Larousse). Plateau de tallage, partie inférieure plate et large des talles, qui résulte de la condensation d'une série d'entre-nœuds très courts, qui émettent chacun une tige secondaire et des racines adventives. Par ce processus de répétition créant de nouvelles unités fonctionnelles (UF), le plateau de tallage est assimilé à un axe MTSS.

Nous retrouvons le tallage chez les espèces cespiteuses (Poacées par exemple), c'est-à-dire les espèces formant une touffe à la base. La présence de talles chez une espèce ne signifie pas pour autant qu'elle soit vivace. Le plateau de tallage et toute la touffe aérienne peuvent être persistants en hiver. Selon mes observations, ils persistent en hiver chez les vivaces qui n'ont pas d'autre organe de survie (ex : rhizome). Au contraire, les espèces à organe de survie alternatif peuvent voir leurs parties aériennes disparaître en hiver (ou pas).

Le plateau de tallage peut développer un grand nombre de racines adventives. Il pourra aussi être le point de départ de rhizomes. Les racines adventives supportées par le plateau de tallage ont initialement un diamètre semblable à la racine primaire. Au fur et à mesure que le plateau s'accroît, les nouvelles racines adventives peuvent devenir de plus en plus larges.

7.2. La catégorisation

Nous proposons une classification des systèmes racinaires depuis les organes-supports. Les catégories sont construites selon deux critères ; la localisation du système racinaire et l'implication de l'organe-support dans la multiplication de l'espèce.

La localisation du système racinaire :

- Depuis la semence, l'origine.
- Sur l'axe racino-aérien principal, plutôt vertical.
- Sur les axes initialement horizontaux.

L'implication dans la colonisation végétative :

- Aucune implication ultérieure.
- Implication pour le renouvellement de la plante.
- Implication dans la propagation active de la plante.

7.3. La nouvelle classification

Grâce à cette catégorisation nous proposons 5 classes de systèmes racinaires (SR). Nous en présentons les caractéristiques et quelques généralités.

SR 1 : Le système primaire.

Il est issu de la semence. Par la suite, lors du développement de la plante, la semence ne permettra pas le renouvellement ou la propagation de système racinaire.

La densité d'occupation, le volume prospecté, etc. sont très variables selon les espèces.

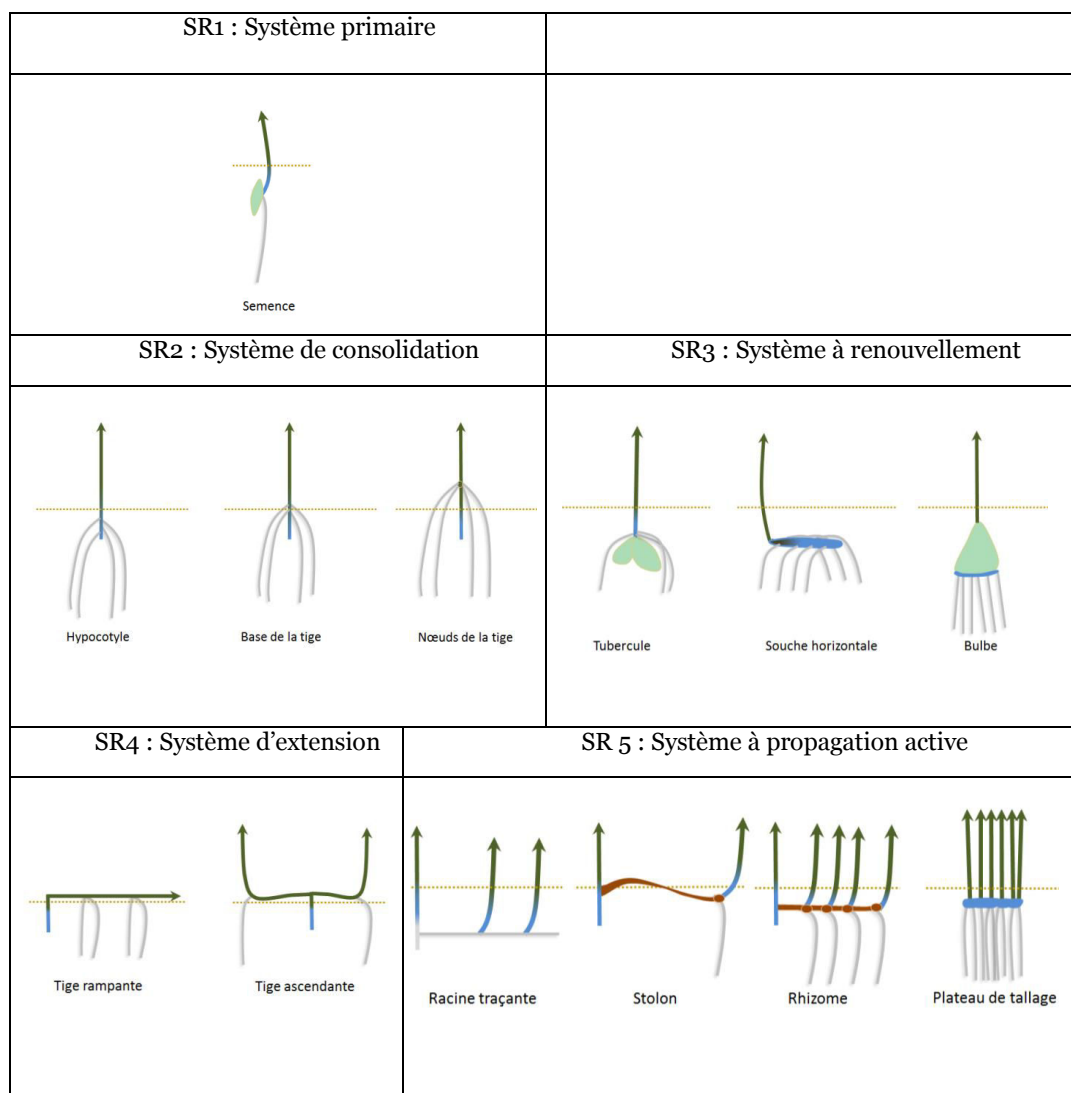


Figure 20: Classification des systèmes racinaires selon leurs localisations et selon l'implication de l'organe-support dans la multiplication végétative.

SR 2 : Le système adventif de consolidation

Il se développe depuis l'axe vertical racino-aérien principal, l'hypocotyle ou la tige érigée. Cet axe ne permet pas la propagation végétative de la plante.

Le volume de sol prospecté est assez limité mais la densité d'occupation du sol peut être très importante en particulier lorsque le système se développe à la base de la tige car de nombreuses racines adventives se développent sur une zone restreinte. Pour le système se développant sur l'hypocotyle, les racines peuvent être similaires aux racines latérales sur le système primaire.

SR 3 : Le système adventif de renouvellement

Il se développe depuis l'axe vertical racino-aérien principal. Ces systèmes racinaires se développent sur des organes spécifiques qui permettent le renouvellement de la plante. Ce système permet de pérenniser l'occupation du sol grâce au renouvellement chaque année de l'organe-support et de son système racinaire. Mais le volume de sol occupé et la densité d'occupation de ce système est très limité.

Nous plaçons la souche horizontale dans cette classe car elle permet le renouvellement de la plante. Concernant le bulbe, les racines émergeant du plateau du bulbe proviennent initialement des méristèmes axillaires dans le bulbe. Pour les espèces à bulbe, il existe des variantes au niveau de la production de bulbilles et du renouvellement du bulbe et donc sur l'expansion du système racinaire. Il y a les espèces dont le renouvellement du bulbe est uniquement interne (bulbe caulinaire). Il n'y a ni accroissement, ni propagation de la plante. Nous retrouvons chaque année l'espèce au même endroit. Au contraire, certaines espèces sont capables de produire des bulbilles qui ont l'avantage de pouvoir se disperser localement. Au fur et à mesure des années, l'environnement proche de ce bulbe peut être colonisé par les nouvelles plantes.

SR 4: Le système d'extension

Il se développe sur des axes initialement horizontaux. Ce système n'est pas associé à la multiplication végétative.

Les tiges ascendantes ou radicales ont l'intérêt de pouvoir accroître à l'horizontal le volume de sol prospecté à l'échelle de la plante. Cependant, les racines sont généralement fines, peu nombreuses et peu ramifiées. La densité d'occupation sur ce système est donc très faible.

SR5 : Le système de propagation active

Il se développe sur des axes MTSS ou assimilé MTSS. Ces axes permettent de propager la plante, c'est à dire d'étendre la plante et ses systèmes racinaires au niveau du sol puis de la multiplier grâce à la séparation de ses unités fonctionnelles. Ce système permet de pérenniser l'occupation du sol. Le volume de sol, la densité de sol prospecté peut être fortement augmentée.

Les systèmes racinaires se développant sur les rhizomes et stolons sont nombreux mais comportent peu de racines et elles sont peu ramifiées. Ces systèmes sont significatifs lorsque

l'on prend en considération l'étendu de la plante avec son réseau d'UF. Nous constatons des variations entre les espèces du point de vue des longueurs des axes MTSS, de la fréquence de racines sur l'axe, etc.

Pour les systèmes racinaires se développant sur le plateau de tallage, le volume de sol prospecté est faible mais la densité d'occupation est très élevée.

7.4. Une combinaison de systèmes racinaires au sein d'une même plante

Une plante peut présenter différents systèmes racinaires. Par exemple, elle peut déployer un système primaire (SR1) puis un système de consolidation (SR2) et enfin un système à propagation active (SR5). De même, elle peut combiner des racines se développant sur organes-porteurs différents, par exemple sur l'hypocotyle et à la base de la tige.

Le nombre de combinaisons possibles expliquent la diversité de systèmes souterrains observés chez les espèces herbacées. Dans le chapitre suivant, nous allons présenter la dynamique théorique de mise en place de ces systèmes souterrains. Dans le dernier chapitre, nous présenterons des exemples représentant la diversité de mises en place observée chez les espèces herbacées.

8. Dynamique théorique de mise en place des systèmes souterrains

8.1. Mise en place d'un système racinaire primaire (SR1)

8.1.1. De la radicule à la racinaire primaire

Par définition, toute plante issue d'une graine possède initialement un système primaire. La graine germe, la radicule sort. Celle-ci s'allonge et va ainsi constituer la racine primaire. C'est-à-dire la racine principale du système primaire.

8.1.2. De la racine primaire aux racines latérales séquentielles

Lorsqu'un segment de racine est différencié, celui-ci va pouvoir émettre des racines latérales. Des racines latérales vont apparaître en respectant la densité de ramification de l'espèce. De même, les racines latérales pourront être, à leur tour, porteuses de racines tertiaires, etc. Ainsi, les ramifications les plus éloignées de l'apex sont les plus âgées. C'est une ramification acropète. Globalement les racines les plus jeunes sont à la périphérie du système racinaire.

8.1.3. L'émergence de racines latérales tardives

Parfois, il existe des reperçements tardifs, là où de vieilles racines mortes n'ont laissé qu'une cicatrice. A nouveau, des primordia se mettent en place afin de créer une nouvelle racine latérale. Ceci modifie la répartition centrifuge de l'âge des racines au sein du système. De jeunes latérales poussent au milieu de racines plus âgées. Elles sont difficiles à distinguer car elles sont semblables aux racines séquentielles. L'apparition de racines latérales tardives se retrouve aussi chez les racines adventives.

8.2. Apparition de systèmes adventives

8.2.1. Simultanément au système primaire

Un système adventif (SR2 ou SR4) peut se mettre en place très tôt, la première année, dans l'architecture racinaire, voire quasi-simultanément à la mise en place du système primaire lorsque l'organe-support est déjà présent et bien installé (la tige, la zone du collet). Les axes MTSS peuvent très rapidement se mettre en place depuis cette zone du collet et permettront ultérieurement le déploiement de systèmes de propagation active (SR5).

8.2.2. Après que le système primaire ait fini son installation

Les systèmes adventifs (SR3, SR5) se mettent en place plus tardivement après que le système primaire se soit bien installé ou après que les organes-supports aient été créés.

8.3. Disparition de systèmes racinaires

8.3.1. Disparition totale car dépérissement

Les systèmes racinaires d'une plante peuvent disparaître totalement lorsque celle-ci a terminé son cycle.

8.3.2. Disparition totale puis renouvellement

Les systèmes racinaires peuvent aussi disparaître totalement alors que la plante est saine pour passer l'hiver (SR5, SR3). De nouveaux organes de survie ont alors été préalablement mis en place. Lorsque les conditions seront favorables, un nouveau système racinaire se développera sur ces organes de survie (SR5, SR3).

8.3.3. Disparition partielle pour passer l'hiver

D'autres espèces garderont, en hiver, seulement une partie de leur système racinaire (SR1). Cette partie servira aussi de réserve, comme les racines tubérisées. Les racines les plus fines, elles, disparaîtront. L'architecture racinaire sera donc nettement modifiée pour passer l'hiver.

8.3.4. Disparition du système primaire pour laisser la place aux systèmes adventifs

Le système primaire (SR1) peut disparaître quand son rôle est uniquement de s'installer rapidement afin d'aider l'installation ultérieure de systèmes adventifs (SR2, SR3, SR5). Nous constaterons donc que le système primaire (SR1) est absent lorsque la plante est adulte. Cependant, les espèces concernées possèdent un système souterrain mixte, que les systèmes racinaires soit simultanés ou consécutifs (paragraphe 8.4).

Chez certaines espèces, le système racinaire primaire semble persister au milieu de systèmes adventifs (SR2, SR4, SR5). Le système primaire n'a pas un rôle temporaire mais bien permanent.

8.4. Les systèmes souterrains mixtes.

L'architecture évolue. Il ne faut pas affirmer qu'un système souterrain est uniquement adventif parce que l'on observe, au stade adulte uniquement des systèmes adventifs. Celui-ci peut avoir été mixte à un moment donné. De même, il ne faut pas affirmer que le système racinaire primaire est permanent, si la plante est encore jeune, celui-ci peut disparaître au cours de l'évolution de la plante.

Nous pouvons donc parler de système souterrain :

- Exclusivement primaire
- Exclusivement adventif : c'est le cas pour les plantes à propagation uniquement végétative
- Mixte
 - Simultané/progressif/consécutif : selon le chevauchement des systèmes primaires et adventifs
 - Avec un système primaire : permanent / temporaire

9. Expansion spatio-temporelle des espèces herbacées.

Je vais présenter différentes stratégies d'expansion d'espèces herbacées que j'ai pu observer. Ces stratégies correspondent en fait à des combinaisons de mise en place d'architecture caulinaire et racinaire.

Les schémas sont une représentation simplifiée de la mise en place des plantes (Figure 21). Les dates sont données à titre indicatif. Elles sont variables selon les conditions pédoclimatiques, la période de germination et de floraison antérieure.

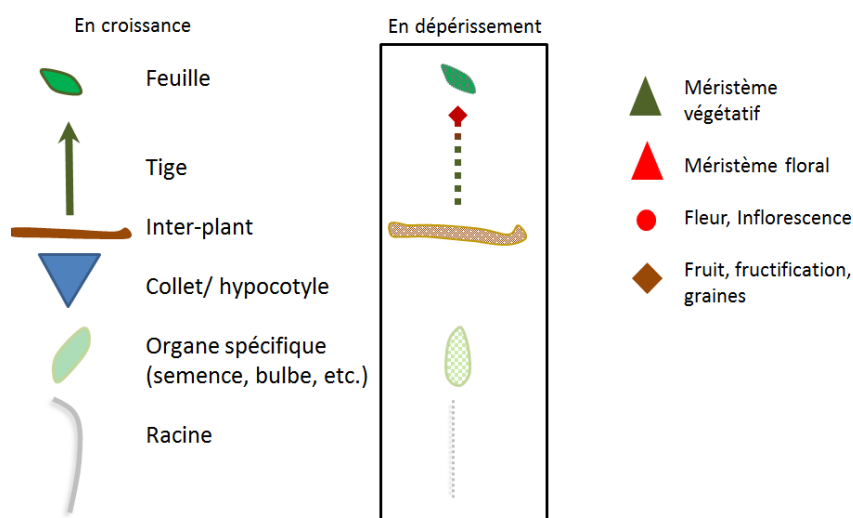


Figure 21: Légende pour les schémas d'expansion spatio-temporelle.

9.1. Espèces ayant uniquement un système racinaire primaire (SR1)

9.1.1. Espèce pivotante annuelle

Exemple : *Papaver rhoeas*

MCA2-MCA3, cycle de l'axe annuel, plante annuelle

SR1

Après la dormance et lorsque les conditions sont adéquates, la semence germe en février (d'octobre à février). En quelques jours, la racicule sort. Celle-ci s'allonge en profondeur et va ainsi constituer la racine primaire, tandis que la plantule émerge et fait apparaître les cotylédons. La plante peut rester assez longtemps à ce stade primaire avant de se développer plus amplement. Le système racinaire primaire poursuit sa croissance en

arêtes de poisson et la partie aérienne développe des feuilles en rosette, les premières simples, et les suivantes de plus en plus découpées. En mars, le méristème caulinaire apical s'induit floralement simultanément que la tige commence à croître grâce à l'allongement de ces récents entre-nœuds. Aussi les feuilles de la rosette commencent à dépérir. La tige est érigée, le bouton floral est développé tandis que le système racinaire a terminé sa croissance. Fin mars, La floraison éclate, le système racinaire et la rosette de feuilles continuent leur sénescence. En mai, le système floral se transforme en fruit et la partie aérienne va s'assécher. La plante dépérit mais peut rester en place jusqu'à l'automne où les graines vont se disséminer.

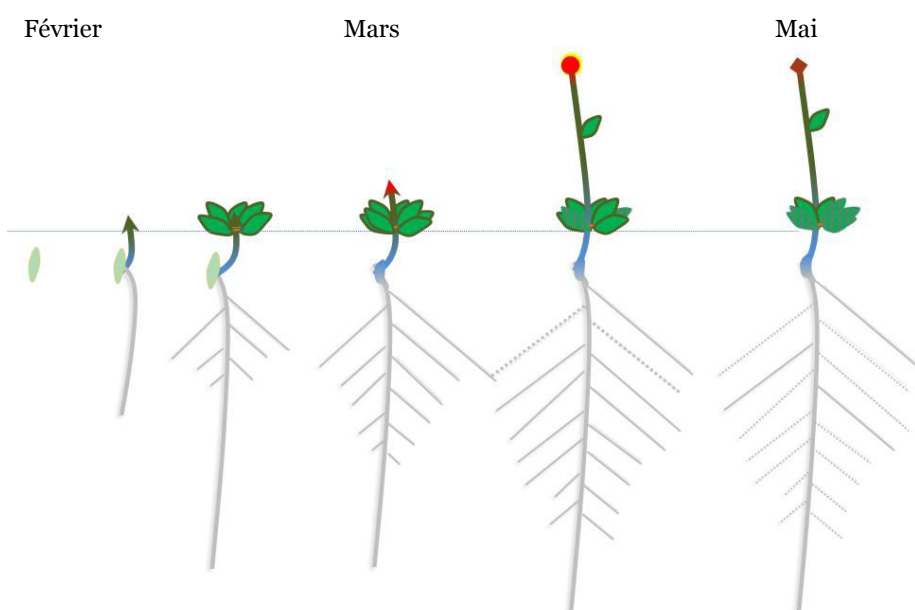


Figure 22 : Mise en place d'un système racinaire primaire (*Papaver rhoeas*)

Exemple : *Euphorbia helioscopia*

MCA 1, cycle de l'axe annuel, plante annuelle

SR₁

Toute l'année, la semence peut germer (ex ici, en février), la radicule sort. Celle-ci s'allonge en profondeur et va ainsi constituer la racine primaire, tandis que la plantule émerge et fait apparaître les cotylédons. Le système racinaire primaire poursuit sa croissance en arête de poisson. La tige principale s'allonge et développe progressivement des phytomères. L'élongation des entre-nœuds se fait tardivement par rapport au développement des feuilles (Mamarot and Rodriguez 2011). C'est pourquoi, les jeunes feuilles paraissent initialement verticillées puis deviennent alternes. En mars, les méristèmes caulinaires apicaux

commencent à s'initier en méristèmes floraux. La tige principale se réitère plusieurs fois : Les méristèmes axillaires du premier nœud à la base des tiges se développent en tige. Sur ces tiges érigées, les boutons floraux se développent tandis que le système racinaire a terminé sa croissance. En avril, la floraison commence. Les feuilles entament leur senescence des plus âgées en partie basal des axes) aux plus récentes en partie apicale. Le système racinaire aussi commence sa senescence. En mai, le système floral se transforme en fruit et va s'assécher. La plante dépérit peu à peu après avoir libéré les graines (de mai à octobre).

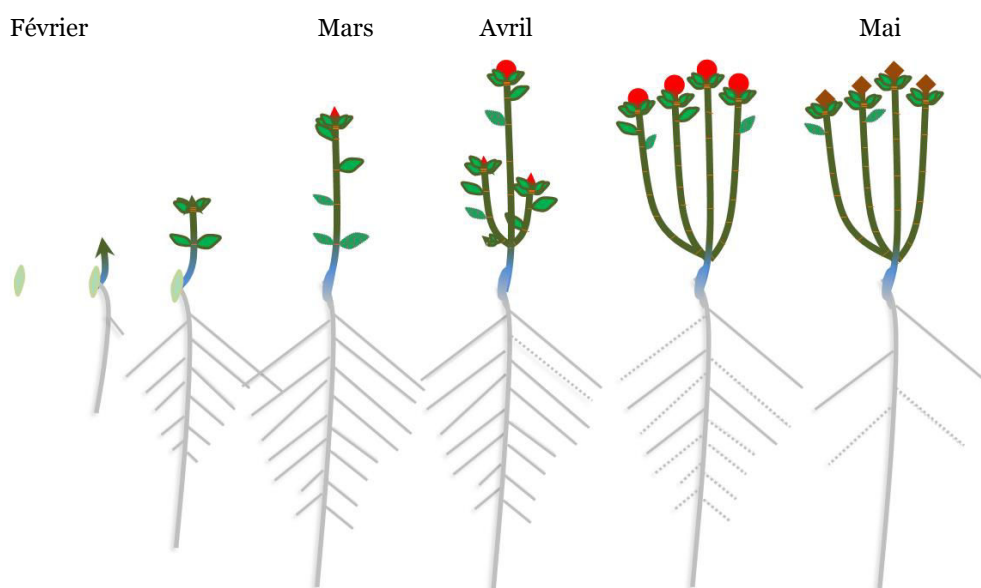


Figure 23: Mise en place d'un système pivotant (*Euphorbia helioscopia*)

9.1.2. Espèce pivotante bisannuelle

Exemple : *Echium vulgare*

MCA 2, cycle de l'axe bisannuel, plante bisannuelle

SR₁

Echium vulgare germe au printemps avec un système racinaire primaire qui s'enfonce dans le sol et s'épaissit à sa base tandis que la partie aérienne se développe progressivement en rosette jusqu'en automne. La rosette de feuilles persiste durant l'hiver. Les racines latérales fines disparaissent. Durant ce repos, se fait l'induction florale du méristème caulinaire apical et de nombreux méristèmes axillaires en partie supérieure de la tige courte. Au printemps suivant (en février), la croissance reprend son cours : Les jeunes feuilles au cœur de la rosette se déploient, de nouvelles racines latérales se développent sur la racine principale plutôt en partie supérieure. En avril, lorsque la rosette est bien développée, les

entre-nœuds de la tige florale s'allongent jusqu'à la floraison, dès le mois de mai. La croissance végétative s'arrête. Un mois après la floraison, les graines sont mures et la dispersion se fait le mois suivant. Les graines passent l'hiver en dormance dans le sol.

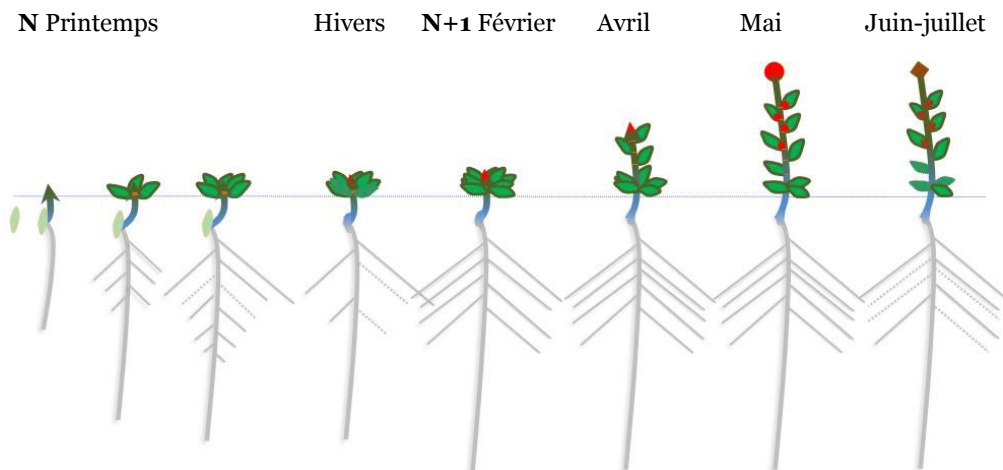


Figure 24: Mise en place d'un système racinaire primaire (*Echium vulgare*)

9.1.3. Espèce pivotante vivace

Le cycle de l'axe principal peut être annuel ou bisannuel. La plante persiste grâce au développement de bourgeons de remplacement à la base de l'axe caulinaire principal.

Exemple : *Rumex crispus*

MCA 2, cycle de l'axe annuel, bourgeon de renouvellement, plante vivace

SR1

Après la dormance et lorsque les conditions sont adéquates, la semence germe (en mars) (Pye 2008). En quelques jours, la radicule sort. Celle-ci s'allonge en profondeur et constitue ainsi la racine primaire, tandis que la plantule émerge et fait apparaître les cotylédons. En avril, le système racinaire primaire va poursuivre sa croissance en arête de poisson et en épaisseur. La partie aérienne développe des feuilles en rosette. Commence ensuite l'induction florale des méristèmes caulinaires apicaux et axillaires supérieurs. Fin mai, la tige florale émerge de la rosette, tandis que le système racinaire a terminé sa croissance. Le pivot racinaire s'épaissit et un méristème végétatif se développe sur le 1^e nœud caulinaire. Ce méristème va progressivement se développer en rosette (Cavers and Harper 1964). Fin juin, les graines sont formées et rentrent en maturation. Des fleurs remontantes, en août ne sont pas impossibles. Mais globalement, la senescence de racines fines et de certaines feuilles commence. La tige florale se dessèche mais peut rester en place tout l'hiver où les graines vont se disséminer. En hiver, la plante est réduite à la nouvelle rosette formée.

L'année suivante N+1, le cycle va se poursuivre. Un nouvel axe caulinaire va se développer depuis la rosette et se comporter comme l'axe principal de l'année N, et ainsi de suite. Le cycle dure 3 à 5 ans environ.

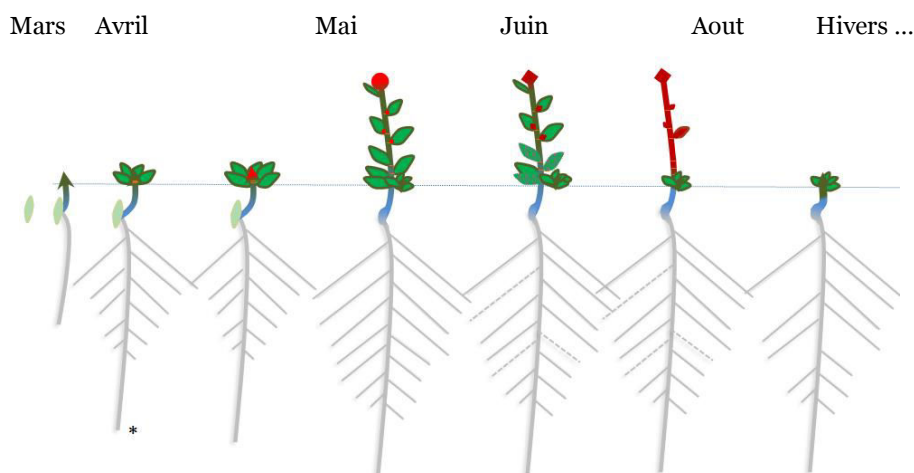


Figure 25: Mise en place d'un système racinaire primaire (*Rumex crispus*)

9.2. Espèces avec un système racinaire de consolidation (SR₂)

9.2.1. Espèce pivotante avec un système racinaire sur l'hypocotyle

Le cycle de ces espèces est proche de celui des espèces avec uniquement un système primaire. Cependant, après avoir développé le pivot et les racines latérales, la plante va aussi développer des racines sur l'hypocotyle de manière plus ou moins intense. Bien que considérées comme tardives car elles n'apparaissent pas dans la séquence acropète, ces racines peuvent se mettre en place assez rapidement après la mise en place des premières racines latérales.

Exemple : *Senecio vulgaris*

MC1, cycle de l'axe annuel, répétitions totales, plante annuelle

SR1 + SR2

Senecio vulgaris est une espèce qui peut germer toute l'année. Lorsqu'elle germe (ex. en mars), la radicule s'enfonce et établit ses premières racines latérales et la plantule émerge très rapidement en quelques jours. En une semaine, la plantule va développer les premières feuilles sur un axe très court (rosette éphémère). Le système souterrain prend aussi de l'ampleur en continuant la ramification du système primaire et en développant de nombreuses racines adventives en partie supérieure de l'hypocotyle. C'est le système racinaire de consolidation. Dès la fin mars, la tige commence à s'allonger, continue sa

croissance foliaire et les méristèmes évoluent. Le méristème apical devient un bouton floral. Des méristèmes axillaires (3-4) à la base de la tige vont aussi se développer en tiges florales. En mai, la plante présente des fleurs prêtes à fructifier. Le système racinaire de consolidation est très développé au niveau de l'hypocotyle et ressemble quasiment à un système fasciculé. En juin, la partie aérienne présente ses fruits matures, tandis que la partie racinaire et les feuilles vont progressivement s'éteindre. Le cycle est terminé en moins de 100 jours et il peut se faire 3 générations par an.

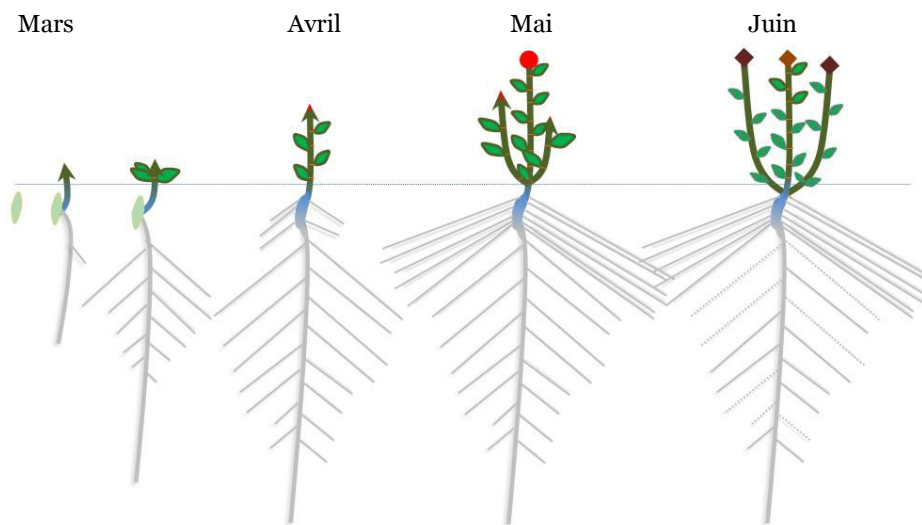


Figure 26: Mise en place d'un système racinaire primaire et de consolidation sur l'hypocotyle (*Senecio vulgaris*).

9.2.2. Espèce pivotante avec un système racinaire à la base des axes caulinaires

Exemple : *Plantago lanceolata*

MC3, cycle de l'axe bisannuel, plante vivace

SR1 + SR2

De la graine (ex. en mars), la radicule se met en place développant un système racinaire primaire. Le système souterrain se développe fortement avec des racines latérales sur le système primaire puis des racines adventives sur l'hypocotyle. Le collet s'épaissit. La partie aérienne se développe progressivement en rosette jusqu'en hiver (Sagar and Harper 1964) persiste. Les racines latérales fines disparaissent. Durant ce repos, se fait l'induction florale de nombreux bourgeons caulinaires subapicaux et apical.

Au printemps suivant (en mars), la croissance reprend son cours : Les feuilles se renouvellent sur la rosette principale, de nouvelles racines latérales se développent en partie supérieure de la racine primaire, sur l'hypocotyle et à la base des nouveaux bourgeons végétatifs. Ces récents bourgeons se développent en rosettes. Fin avril, les hampes florales de la rosette principale émergent et s'allongent petit à petit. La croissance végétative s'arrête progressivement tandis que la floraison commence. Lors de celle-ci, en mai, la plante comporte une rosette principale de avec une ou quelques hampes florales, le tout entouré de nouvelles rosettes de feuilles. Au niveau du système souterrain, la racine primaire pivotante présente de nombreuses racines latérales, des racines adventives sont développées sur l'hypocotyle et déjà à la base des nouvelles rosettes. Après la fructification et la libération des graines, la rosette supportant la hampe dépérit.

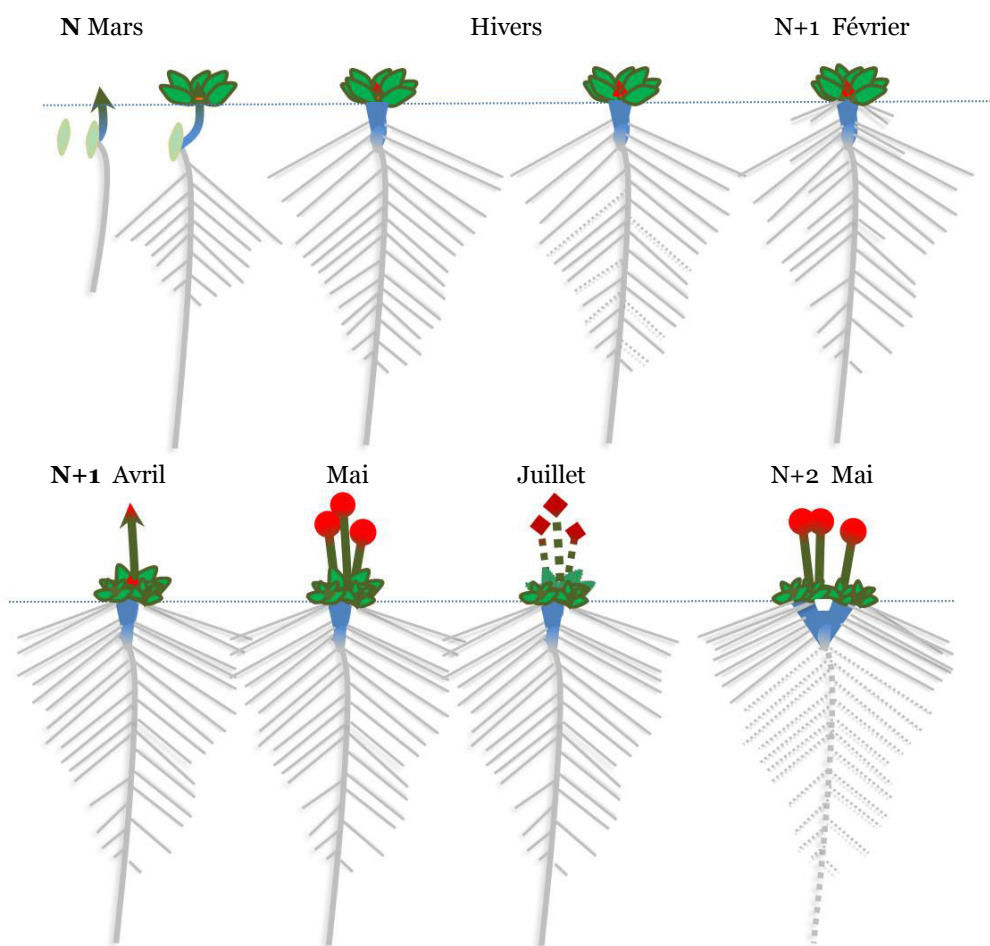


Figure 27: Mise en place d'un système racinaire primaire et de consolidation à la base des tiges (*Plantago lanceolata*).

Le cycle se reproduit chaque année, présentant de nouvelles rosettes à partir des méristèmes axillaires, qui développeront des hampes un an plus tard. La plante grossira ainsi petit à petit pendant plusieurs années. A force de s'élargir, le collet se 'ramifiera' afin de supporter de nouvelles rosettes. Nous supposons que cette ramification est due au dépérissement de la zone au milieu du collet qui alimentait les rosettes disparues. Après un ou 2 ans, la racine primaire risque de mourir, il ne restera que le collet qui supportera les nouvelles racines adventives.

9.2.3. Espèce fasciculée avec un système racinaire sur les axes caulinaires érigés

Exemple : *Zea mays*

MCA 2, cycle de l'axe annuel, plante annuelle

SR1+ SR2+ SR2

La semence germe, la radicule s'enfonce et produit une plantule. Des racines séminales (3 à 7) se développent puis des racines adventives juste au-dessus sur l'hypocotyle (Singh et al. 2010). En moins de 2 semaines, ces racines sont bien développées. La plumule produit progressivement des nœuds très courts. Une semaine plus tard, le coléoptile émerge du sol bien que l'apex de la plumule soit toujours sous terre. Progressivement se mettent en place des racines adventives sur les nœuds de la plumule.

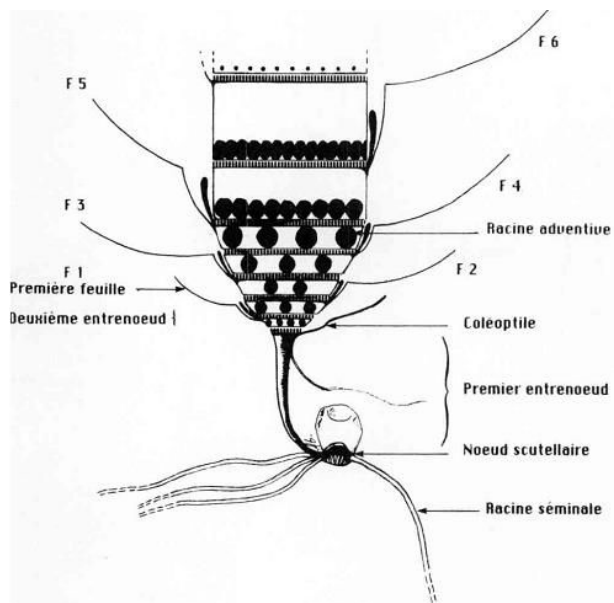


Figure 28: Structure de la base du plant de maïs (Girardin et al. 1986).

Deux semaines après l'émergence, le système racinaire séminal est dépassé par les racines nodales. Emerge du sol, la première feuille. La croissance du système racinaire primaire s'arrête. La plante développe des feuilles comme une rosette sous terre. Puis se fait l'induction florale de l'apex caulinaire, 1 mois après l'émergence. L'apex est toujours sous le sol. Commence alors l'élongation des nœuds (à partir du 5^e nœud). A ce moment, le système racinaire de compensation devient dense. Au stade 8 feuilles, de nouvelles feuilles sont produites tous les 2-3 jours. C'est là que se mettent en place des racines aériennes nombreuses sur 1 ou 2 nœuds aériens. 8 semaines après l'émergence, les inflorescences sont visibles. Lorsque la pollinisation commence, les racines nodales ont fini leurs croissances. Les plus basses ont atteints le sol. Les fruits continueront leur maturation pendant 42 jours encore sur pied avant que la plante ne dépérisse.

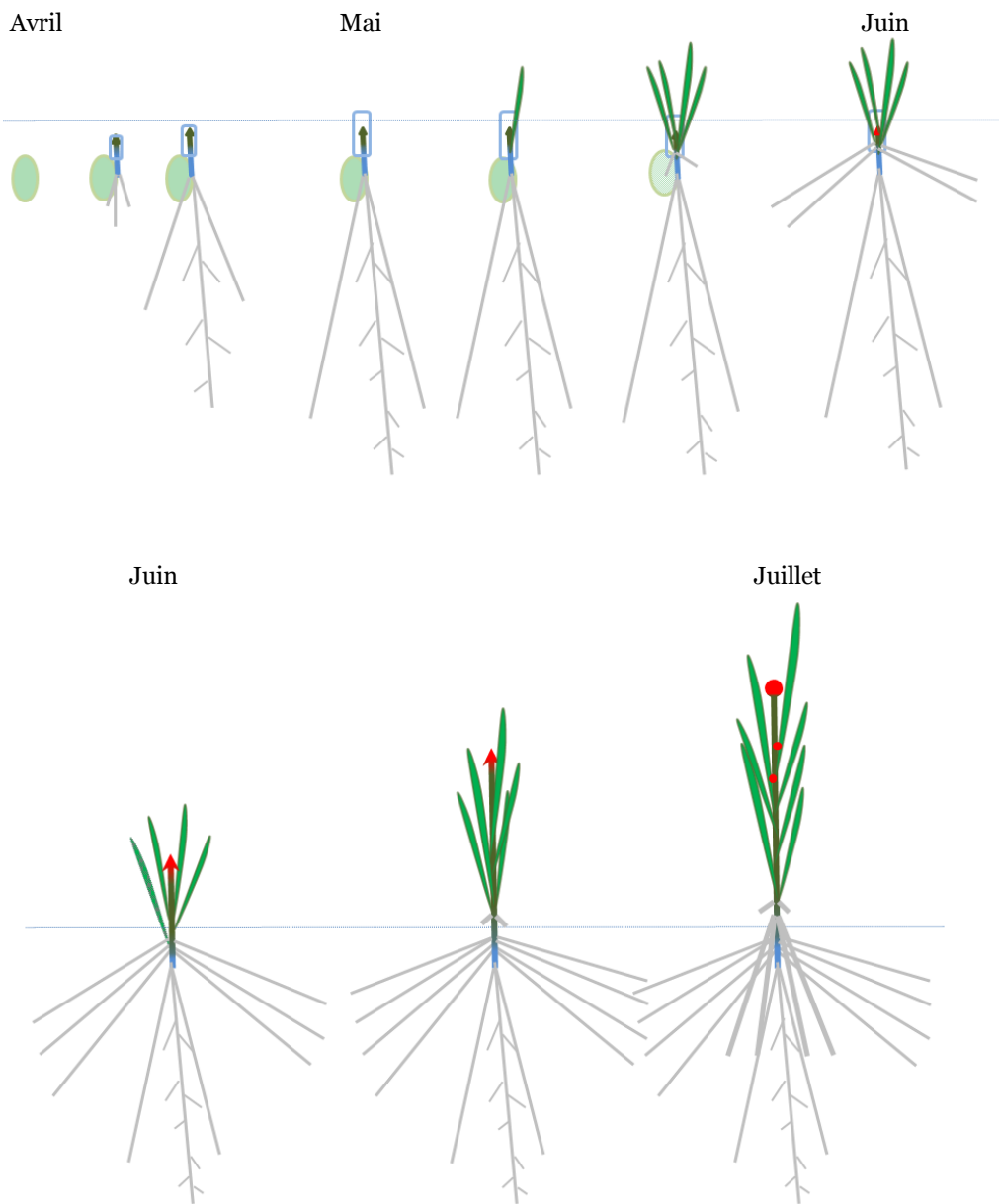


Figure 29: Mise en place d'un système primaire et de consolidation sur tige dressée (*Zea mays*)

9.3. Espèce avec un système racinaire d'extension (SR4)

9.3.1. Espèce avec un système racinaire sur les tiges rampantes ou ascendantes

Exemple : *Veronica persica*

MCA1, cycle de l'axe annuel, plante annuelle

SR1, (SR2), SR4

En janvier, la graine germe, le système racinaire primaire se met en place à partir de la radicule et une tige érigée émerge avec les cotylédons. Très rapidement des ramifications vont se mettre en place sur les nœuds de l'axe principal. Le système primaire continue aussi sa croissance. Sous le poids, les tiges vont se coucher mais continuer leur croissance en rampant. Sur l'hypocotyle et sur les iers nœuds en contact avec le sol, des racines adventives vont se développer.

Les ramifications, à leur tour se ramifient et peuvent porter des racines adventives. Les tiges qui découleront de ces ramifications seront plus érigées. En février, les méristèmes axillaires deviennent des boutons floraux. Puis, dès la mi-février, les fleurs vont s'épanouir au-dessus du tapis vert. Après la floraison, en mars-avril, la plante libère ses graines. La plante entière dépérit et les graines rentrent en dormance dans le sol.

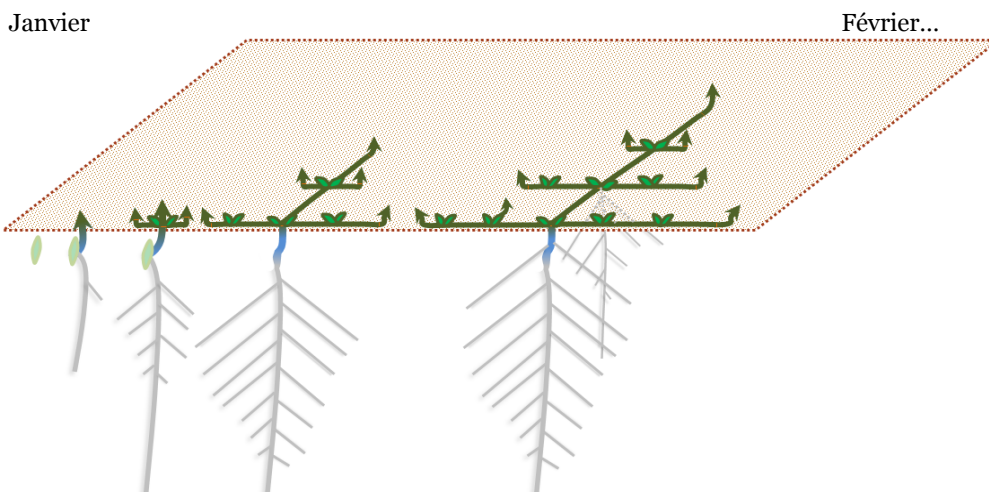


Figure 30: Mise en place du système racinaire primaire et d'extensions sur tiges rampantes (*Veronica persica*)

9.4. Espèces avec un système racinaire à renouvellement (SR3)

9.4.1. Espèce à bulbe

Exemple : *Allium roseum*

MCA3, cycle de l'axe annuel-bisannuel, plante vivace

SR1, (SR2), SR3

La première année, en février, depuis la graine, des racines primaires et la plantule se mettent en place (Hoffman 1933; Sideris 1925). La plantule développe petit à petit quelques feuilles sur un axe très court. L'apex caulinaire est sous terre. Le bulbe commence à se développer à la base de la tige. Des bulbilles se forment au niveau des méristèmes axillaires. Les racines primaires commencent à dépérir tandis que des racines adventives se mettent place depuis le plateau de ce bulbe (plus précisément depuis les méristèmes axillaires). Le méristème caulinaire apical va s'induire floralement en mars, la tige florale se déploie jusqu'à la floraison totale en avril. La fructification se fait dès le mois de juin mai. Les racines et les feuilles commencent alors à dépérir.

Avant l'hiver, le bulbe est formé avec des bulbilles. Durant l'hiver les bulbilles peuvent se séparer du bulbe d'origine. L'année suivante, fin janvier, à l'intérieur d'une bulbille, la tige commence à se développer. En février, sous le plateau du bulbe, nous observons le renouvellement du système racinaire. Ces racines se développent puis les premières feuilles apparaissent. Les feuilles se développent légèrement. En mars, survient l'induction florale de l'apex apical caulinaire encore dans le bulbe. Alors que les organes puisent dans les réserves de cet ancien bulbe, un nouveau bulbe se met en place au sein même du bulbe (à partir d'un méristème axillaire de la tige naine). En avril, la hampe se lève et fleuri. Les réserves de l'ancien bulbe ont été consommées, le système aérien et racinaire va dépérir progressivement après la fructification en mai-juin. Le nouveau bulbe, lui, est formé et passera l'hiver avant de recommencer un cycle.

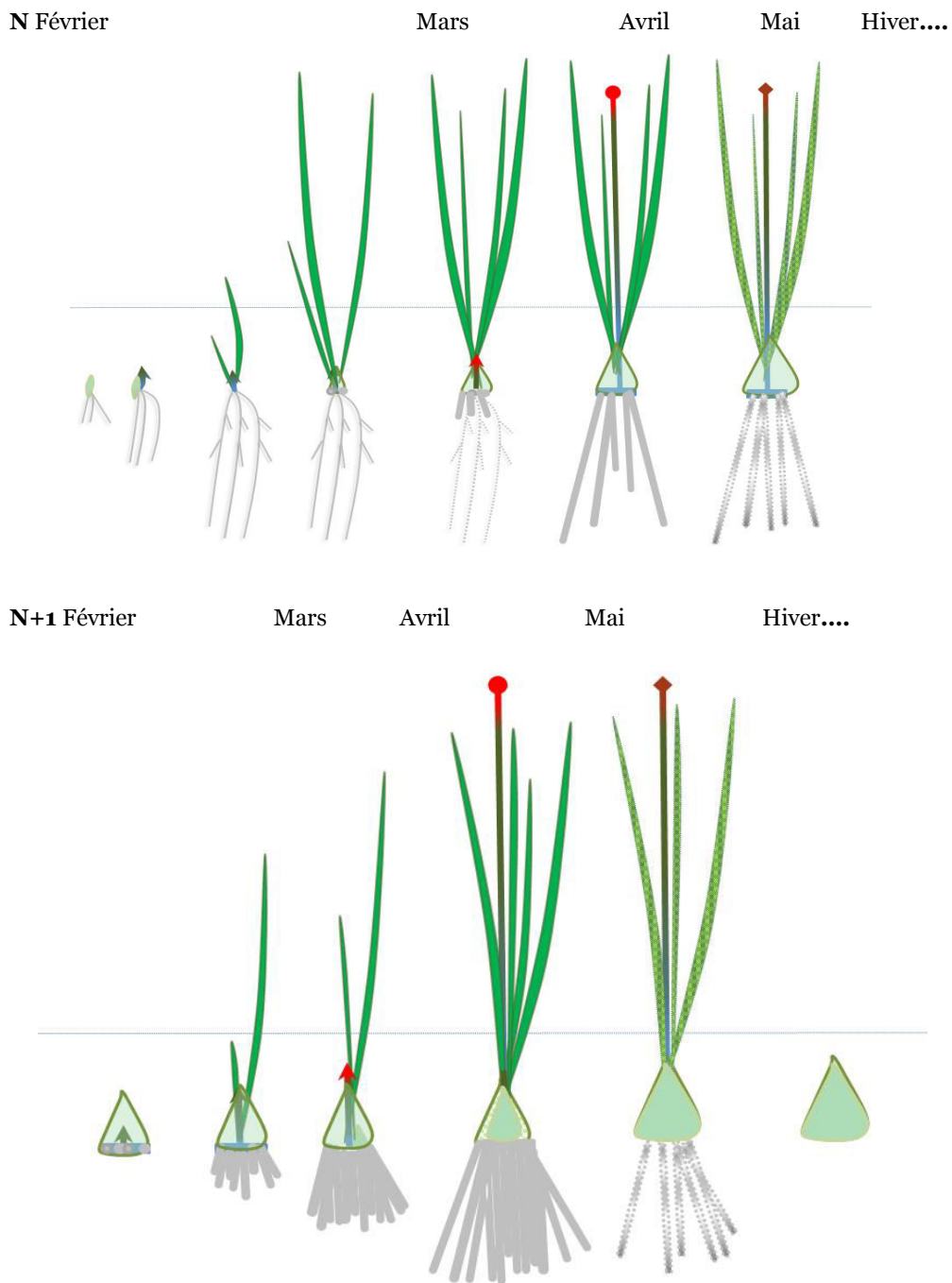


Figure 31: Mise en place de d'un système primaire et à renouvellement sur plateau du bulbe (*Allium roseum*)

9.4.2. Espèce à tubercule

Exemple : *Ophrys litigiosa*

MCA3, cycle de l'axe bisannuel, plante vivace

SR3

Lorsqu'une orchidée émet des semences, celles-ci sont minuscules et nécessitent une symbiose avec un champignon *Rhizoctonia* pour germer. En présence de ce dernier, un réseau de mycélium se forme rapidement autour de la semence (qui sera par la suite concentré autour des racines). Cette association va permettre le début de la tubérisation. Puis cette association va se localiser au niveau des racines blanches et épaisses qui se forment sur la partie supérieure du tubercule. Les premières années, le cycle sera uniquement végétatif puis les années suivantes, le cycle sera comme ci-dessous :

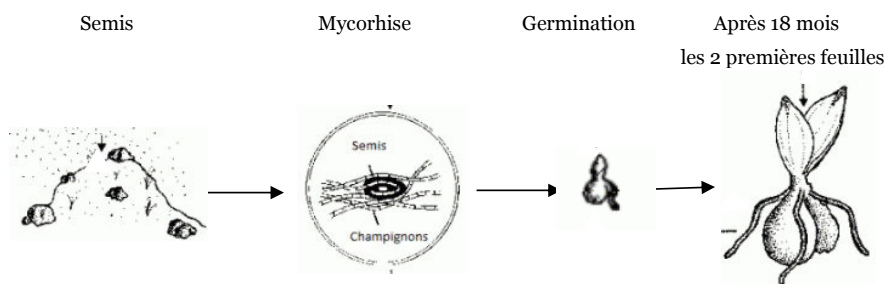


Figure 32: Mise en place des tubercules chez les Orchidées (Scrugli)

En automne, tout est déjà prêt : la plantule et les racines surmontent le bulbe. Au début du printemps, la plante présente un bouquet de feuilles et le bulbe se vide de sa substance et se flétrit tandis qu'un nouveau bulbe accumule des réserves. En mars, c'est la floraison. L'ancien bulbe laisse la place à un bulbe 'mature'. En été, les capsules laissent échapper la fine poussière de graines qui ne donnera peut-être aucune descendance. La partie aérienne et les racines qui se dégradent se détachent du nouveau bulbe.

Le mois suivant, le bulbe met en place de nouvelles racines et de petites pousses feuillées. Ainsi, le bulbe protégé du froid surmontera l'hiver.

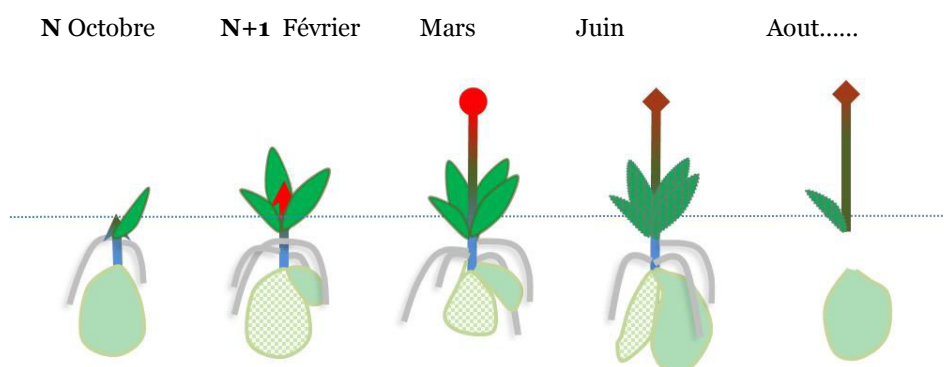


Figure 33: Mise en place d'un système racinaire à renouvellement sur tubercule (*Ophrys litigiosa*)

9.4.3. Espèce à souche horizontale courte

Nous présentons ici le cas d'une orchidée. D'autres espèces présentent des souches horizontales courtes. La mise en place la première année est différente mais le renouvellement de la souche courte est similaire.

Exemple : *Cephalanthera damasonium*

MCA2-3, cycle de l'axe bisannuel, plante vivace

(SR1), SR3

La première année, les orchidées ont besoin du Rhizoctonia pour germer (9.4.2 page 50). En avril, la semence déploie quelques feuilles en petite rosette ainsi que le rhizome et ses racines. En hiver, les feuilles disparaissent. Au printemps suivant, la plante développe encore des feuilles en rosettes en puisant dans les réserves du rhizome. En avril, l'apex caulinaire subit l'initiation florale, un nouveau rhizome se met en place. L'axe monte avec les boutons floraux. Après la floraison, en mai, survient la fructification en juin. La partie aérienne dépérit. L'ancien rhizome est épuisé, mais le nouveau rhizome avec les racines qu'il a développé est prêt pour passer l'hiver. L'hiver suivant, la croissance reprendra sur ce rhizome.

N Mars-Avril Hiver N+1 Mars Avril Mai Hiver....

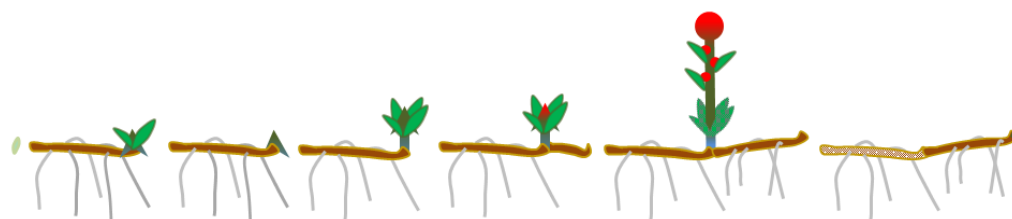


Figure 34: Mise en place d'un système à renouvellement sur souche horizontale courte (*Cephalanthera damasonium*).

9.5. Espèces avec un système racinaire à propagation active (SR5)

9.5.1. Espèce pivotante avec stolon ou rhizome

Exemple : *Potentilla reptans*

MCA 3, cycle de l'axe annuel ou bisannuel, plante vivace

SR1, SR2, SR5

La première année, en mars, la graine germe, le système racinaire primaire se met en place ainsi que la partie aérienne. La partie aérienne se développe en rosette de feuilles tandis que le système racinaire primaire se ramifie. En avril, la rosette présente plusieurs feuilles, 2 ou quelques stolons sont émis depuis la base de la plante. Ceux-ci s'allongent longuement. A leur extrémité, une rosette de feuilles se développe. Sous son poids, elle va toucher le sol et va ainsi s'enraciner en système à propagation active. Cette nouvelle UF pourra produire, à son tour, de nouveaux stolons et créer de nouvelles UF. La racine principale de chaque UF s'épaissit. Chaque UF va se développer jusqu'à son possible. Les premiers vont pouvoir développer des tiges florifères qui vont fleurir en été puis fructifier. A l'approche de l'hiver, les parties aériennes dépérissent ne laissant que les stolons, les bourgeons au lieu des rosettes et les systèmes racinaires dépourvus des racines fines.

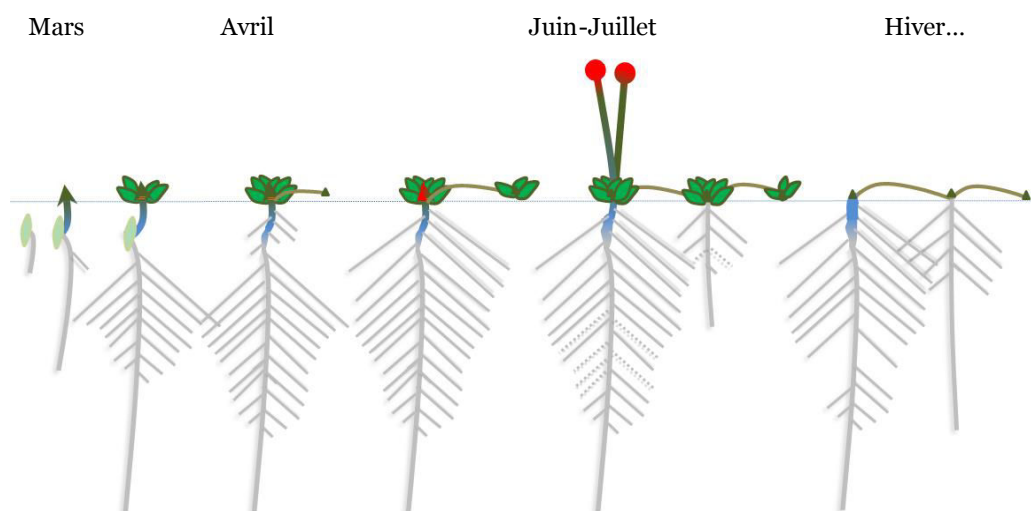


Figure 35: Mise en place d'un système racinaire primaire et à propagation active sur stolons (*Potentilla reptans*).

L'année suivante, les UF vont se développer à nouveau à partir des bourgeons au niveau des stolons et des systèmes racinaires. De nouvelles racines latérales se développent sur les racines principales. Les vieux stolons (1 ou 2 ans) se dégradent, rendant progressivement les UF indépendants de leur pied-mère.

Exemple : *Trifolium repens*

MC3, cycle annuel-bisannuel, plante vivace

SR1, SR2, SR5

En hiver ou au printemps, lorsque la température est supérieure à 10°C (Turkington and Burdon 1983), la graine germe, émet une racine et une plantule supportant des cotylédons au bout de 3 jours. 2 semaines après la germination, la plantule présente sa première feuille trifoliée et un système racinaire primaire peu développé. Mais ce système racinaire va progressivement et fortement se ramifier et la partie aérienne se développer en une petite rosette de feuilles. Au bout de 10 semaines, grâce aux méristèmes basaux de la rosette, des stolons se forment. Un système racinaire de consolidation se développe en partie supérieure du collet et à la base des rosettes.

Au niveau du stolon, l'apex produit continuellement des nœuds avec deux feuilles, deux méristèmes végétatifs et un ou deux primordia racinaires. Sur ces nœuds pourront se développer des rosettes, des ramifications secondaires, ou de simples fleurs. Le taux de croissance d'un stolon est de 0.7 à 2.5 cm par semaine et sa longueur maximale est de 18 cm (Burdon 1980).

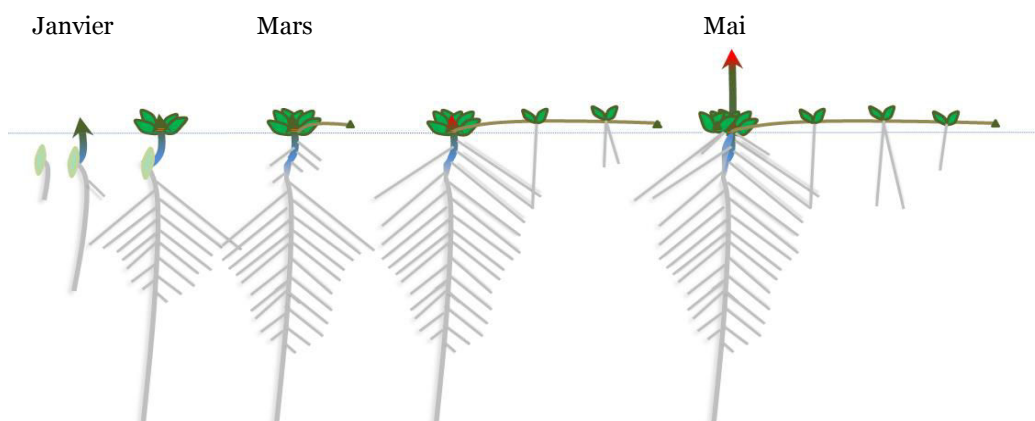


Figure 36 : Mise en place d'un système racinaire primaire et à propagation active sur stolons (*Trifolium repens*).

Fin mars, quelques rosettes se forment petit à petit autour de la rosette principale. De même commence l'initiation florale des méristèmes caulinares apicaux sur les rosettes d'au moins 7 feuilles. Mais les premiers boutons floraux n'apparaissent qu'en mai. 2 à 3 semaines après, les hampes se développent et survient la floraison jusqu'à l'automne (chaque fleur vivant 4 semaines). S'ensuit la fructification, les graines deviennent matures un mois après la pollinisation. En hiver, les tiges florales disparaissent mais les rosettes persistent et les

feuilles se renouvellent lentement. La croissance des stolons s'arrête, les racines latérales fines ou âgées disparaissent. D'après Turkington (1983), le pivot meurt aussi à la fin de la première année, mais les systèmes de consolidation et de propagation active persistent.

A la fin de l'hiver, le cycle va reprendre son cours sur les UF déjà présentes. Au bout de deux ans, l'apex d'un stolon dégénère et le fait mourir rendant les stolons secondaires indépendants.

Exemple : *Achillea tomentosa*

MC3, cycle de l'axe annuel-bisannuel, plante vivace

SR1, SR2, SR5

Lorsque la graine germe (en mars), le système racinaire primaire se met en place à partir de la radicule et la tige émerge avec les cotylédons. En mars, la racine primaire s'enfonce et se développe tandis que la partie aérienne se développe en rosette. En avril, des méristèmes axillaires à la base de la rosette se différencient en apex végétatifs et vont se développer en rosette voire en rejets, des axes caulinaires supportant en extrémité une rosette, et vont progressivement tapisser le sol. Un système de propagation active se développe le long de ces rejets. Puis, les méristèmes apicaux des premières rosettes vont s'induire floralement.

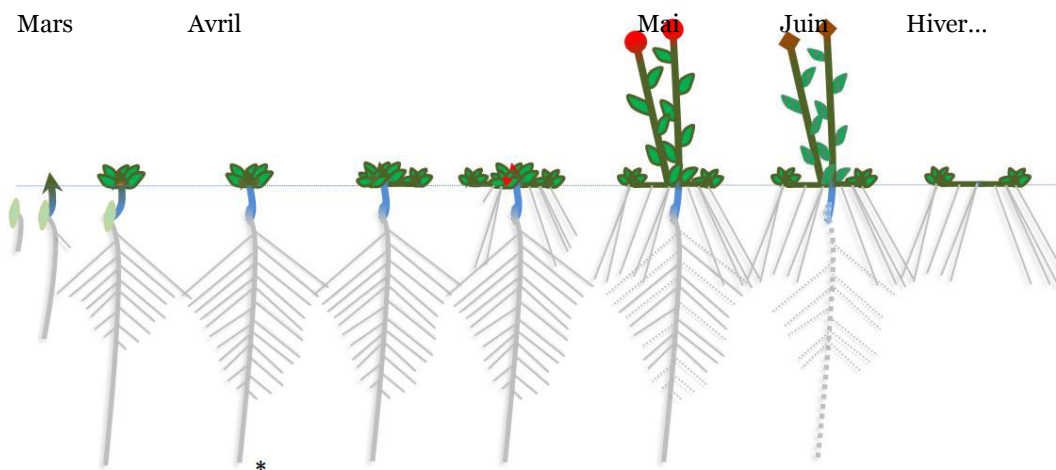


Figure 37: Mise en place d'un système racinaire primaire et à propagation active sur rejets (*Achillea tomentosa*)

En mai, les tiges florales vont monter jusqu'à la floraison. Après la floraison en juin, ces axes érigés vont mourir mais les rejets vont rester connectés. La racine primaire initiale meurt aussi, mais les systèmes à propagation vont persister. La plante passe le reste de

l'année sous forme de rosettes. En hiver, de nouvelles rosettes et rejets vont se développer de même que les systèmes à propagations sur ceux-ci.

Le cycle se reproduit. A la différence de la première année, les années suivantes, les racines seront uniquement adventives depuis les rejets. Les rejets peuvent se détacher de la rosette initiale.

9.5.2. Espèce à plateau de tallage

Exemple : *Bromus erectus*

MC3, cycle annuel-bisannuel, plante vivace

SR1, SR5

Lorsque la graine germe, la radicule s'enfonce et la plantule émerge donnant naissance au maître-brun (la tige principale). Plusieurs racines primaires se développent formant un petit système racinaire fasciculé. Le nombre de racines principales dépend de l'espèce. Le maître-brun se développe et le plateau de tallage se met en place au niveau du collet. Rapidement, de nouvelles racines adventives s'y développent puis de nouvelles tiges feuillées. Au fur et à mesure du développement des talles, le plateau de tallage s'élargit et le système racinaire à propagation active se densifie. Le système primaire peut disparaître.

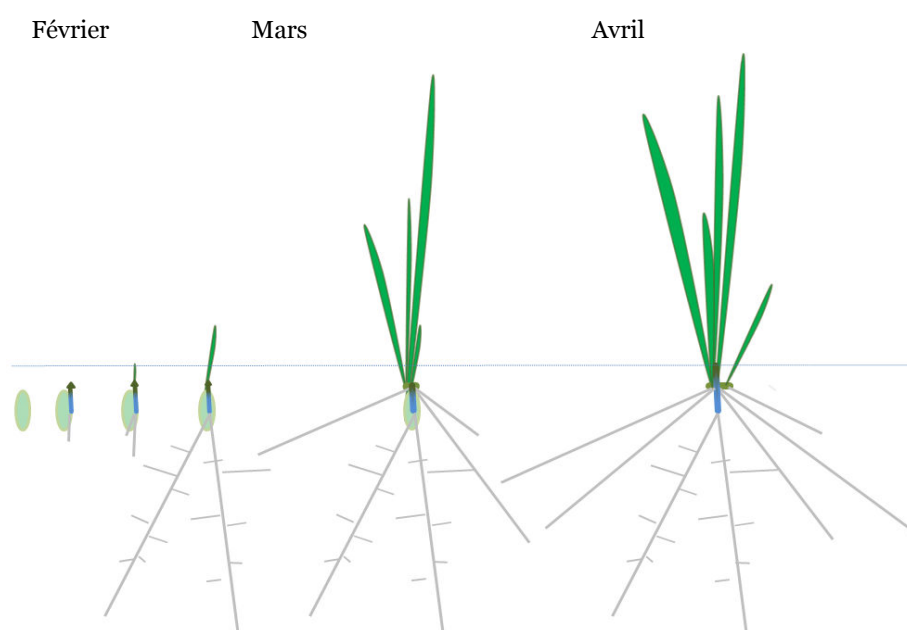


Figure 38: Mise en place d'un système primaire et à propagation active sur le plateau de tallage (*Bromus erectus*)

En mai, lorsque les pièces florales (la montaison puis l'épiaison) se mettent en place, la plante présente donc une touffe de tiges et un système racinaire souterrain bien garni.

De nombreuses espèces cespiteuses sont pérennes mais ce n'est pas le cas de toutes. Par exemple, *Bromus erectus* est vivace alors que *Bromus sterilis* est annuelle.

- Pour les espèces annuelles, après la floraison, l'ensemble de plante va dépérir.
- Pour les espèces vivaces, après la floraison, le développement végétatif et racinaire ralentit mais la touffe feuillée ne dépérit pas durant l'hiver. Au début du printemps suivant, de nouvelles racines se développeront sur le plateau de tallage ainsi que de nouvelles tiges feuillées. D'année en année, la touffe s'élargit et le système souterrain se densifie.

9.5.3. Espèce à plateau de tallage et rhizome

Exemple : *Festuca rubra*

MC3, cycle annuel-bisannuel, plante vivace

SR1, SR5, SR5

A partir de la semence, la mise en place du système primaire, du plateau de tallage et du système à propagation active sur le plateau de tallage est similaire à celle des Poacées cespiteuses (sans rhizomes).

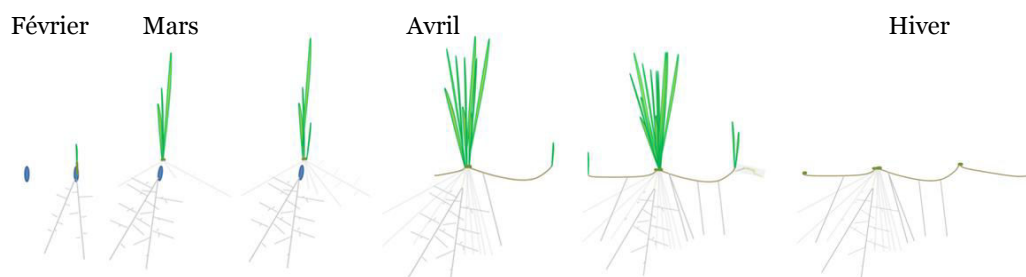


Figure 39: Mise en place d'un système primaire, à propagation active sur le plateau de tallage et sur rhizomes (*Festuca rubra*).

En mars, lorsque la plante présente une ou deux tiges aériennes et un système racinaire primaire ramifié, et un système à propagation active sur le plateau de tallage, un ou deux rhizomes émergent horizontalement de la base d'une tige. Ceux-ci s'allongent. Des racines adventives s'y développeront progressivement au niveau des yeux (de la base vers l'apex du rhizome). C'est un autre système à propagation active.

A une certaine distance du pied-mère, l'extrémité du rhizome sort de terre afin de créer une tige. Le bourgeon subapical du rhizome, lui, poursuit sa croissance voire se ramifier en

de nouveaux rhizomes. De même, de nouvelles racines adventives se développent au niveau des nœuds du rhizome. Pendant ce temps les touffes foliaires se densifient aussi.

En mai, lorsque les pièces florales se mettent en place (la montaison), le système racinaire souterrain est très bien installé. Puis, après la fructification alors que la mauvaise saison approche, la partie aérienne se dégrade. Seuls les axes MTSS restent en place : les rhizomes et leurs systèmes racinaires.

Au début du printemps suivant, de nouvelles tiges et racines adventives vont se développer à partir des yeux des rhizomes. Le cycle reprend.

9.5.4. Espèce à rhizome

Ces espèces ont très certainement des semences, mais elles sont rarement rencontrées avec leur système racinaire primaire.

Exemple : *Lepidium draba*

MC3, cycle annuel-bisannuel, plante vivace

SR1, SR5

En mars, la graine germe. La racine primaire se met en place ainsi que la plantule. La racine s'allonge et se ramifie avec de courtes racines latérales. La partie aérienne, elle, est devenue une rosette. Depuis la racine, un rhizome se met en place à 10 cm de profondeur environ. Il va s'allonger horizontalement, petit à petit. Sur certains nœuds du rhizome, se mettent en place des axes caulinaires aériens qui vont émerger à la surface du sol et se développer en rosette. Sur chacun des nœuds (des rhizomes et des axes caulinaires aériens tant qu'ils sont sous terre) se développent des racines. En avril, commence l'induction florale de méristèmes caulinaires apicaux et subapicaux dans les rosettes développées. La tige commence à monter avec ses boutons floraux. Les vieilles feuilles de la rosette dépérissent. Au niveau des yeux des rhizomes où un axe caulinaire aérien s'est développé, une racine peut s'enfoncer en profondeur. Le rhizome continue de s'allonger mais produit de moins en moins d'axes aériens. Les rosettes montent rapidement les unes après les autres. Lorsque la tige est montée, c'est la floraison en avril-mai. Commence alors la mise en réserve dans le rhizome. La fructification se fait en mai-juin. Nous observons ensuite le dépérissement des parties aériennes et des racines fines et âgées. Avant l'hiver, il ne reste que les rhizomes où des bourgeons se sont développés. L'année suivante, le rhizome reprendra sa croissance produisant de nouveaux axes aériens au niveau des bourgeons, etc.

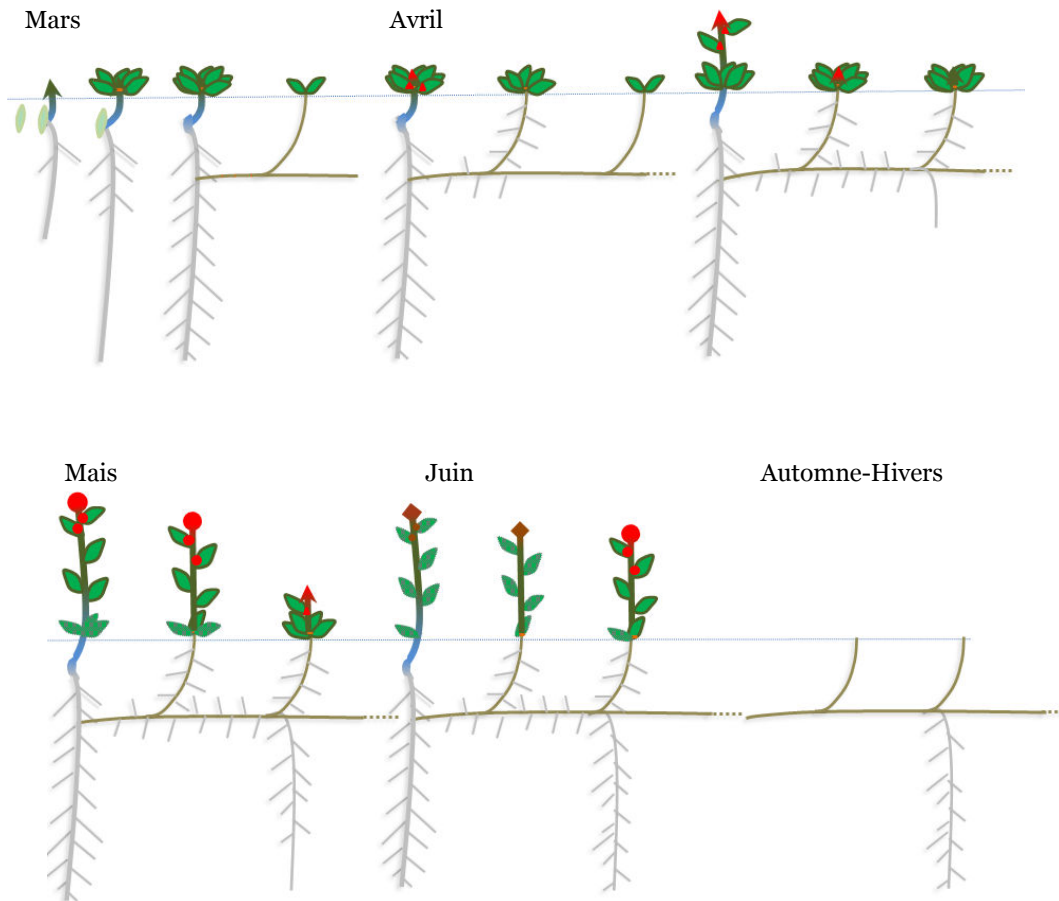


Figure 40 : Mise en place d'un système racinaire adventif sur rhizome (*Lepidium draba*)

**CHAPITRE II REPONSES DES SYSTEMES
RACINAIRES A LA RESISTANCE A LA
PENETRATION**

Ce chapitre fait l'objet d'un article scientifique en cours de soumission.

1. Introduction

De nombreuses contraintes environnementales peuvent affecter le développement des plantes : Des contraintes climatiques (température, humidité), chimiques, physiques (obstacles), etc. Le sol peut présenter des agrégats, des mottes de terre, des horizons compactés, des croûtes de battance. De plus, les sols peuvent être denses, compactés par les passages répétés de tracteurs, durcis par l'assèchement. Ainsi sous diverses circonstances, le sol présente des zones de résistance (ZR) qui induisent une force qui s'oppose à la croissance des pointes racinaires (Bengough and Mullins 1990; Nawaz et al. 2013).

La résistance à la pénétration (RP) se mesure généralement grâce à un pénétromètre (Bengough et al. 1997; De Moraes et al. 2014; Whalley et al. 2005). C'est la pression nécessaire à une aiguille conique (de quelques millimètres de diamètre) pour entrer dans le sol. Comme nous l'avons mentionné précédemment, la RP apparaît sous diverses situations et cette contrainte a été étudiée de différentes manières : en créant un sol compact par le passage répété de tracteur (Assaeed et al. 1990; Glab 2007; 2011; 2013; Hansen 1996; Lecompte et al. 2003; Lipiec et al. 2012), en tassant un substrat par une presse jusqu'à une certaine densité (Alameda et al. 2012a; Bingham and Bengough 2003; Gemtos and Lellis 1997; Grzesiak et al. 2014; Grzesiak et al. 2013; Iijima and Kono 1991; Materechera et al. 1991; Montagu et al. 2001; Nadian et al. 1997; Place et al. 2008; Schmidt et al. 2013; Searle and Sorensen 2004; Tracy et al. 2012a; Tracy et al. 2012b; Valentine et al. 2012; Wolkowski 1991), en utilisant de petites billes de verres (Boeufremblay et al. 1995; Curt et al. 2001; Curt and Prevosto 2003; Goss 1977; Goss and Russell 1980; Groleau-Renaud et al. 1998), en utilisant des «soil cake » similaires aux substrats tassés sur une faible épaisseur (Place et al. 2008; Tanakamaru et al. 1998), en introduisant des mottes de terres compactes au sein du substrat (Konopka et al. 2008; 2009).

Avec ces méthodes, la RP est associée aux autres paramètres du sol: une forte densité du sol (Blanco-Sepulveda 2009; Gao et al. 2012; Grzesiak et al. 2013; Usowicz and Lipiec 2009; Vaz et al. 2011; Wolkowski 1990) ou une faible porosité (Gao et al. 2012; Hakansson and Lipiec 2000; Hansen 1996; Wolkowski 1990), une faible teneur en eau (Acuna et al. 2007; Bengough et al. 2006; Bengough et al. 2011; Gao et al. 2012; Sirjacobs et al. 2002; Vaz et al. 2011). A cause des liens entre la RP et les autres paramètres du sol, l'effet de la RP sur la croissance racinaire fait débat (Passioura 2002). Certains auteurs affirment que ce n'est pas la RP en elle-même qui affecte la croissance racinaire mais les autres paramètres du sol comme la teneur en eau en particulier (Bengough et al. 2011; Goss 1977; Passioura 2002).

Pour dissocier la RP des autres paramètres du sol, certains auteurs ont étudié l'effet de la RP sur des Graminées (riz, orge, maïs) en utilisant une fine couche de paraffine indurée (Acuna et al. 2007; Acuna and Wade 2013; Clark et al. 2000; Grzesiak et al. 2014; Kubo et al. 2004; Nhan et al. 2006; Price et al. 2000; Taylor and Gardner 1960; Whalley et al. 2004; Yu et al. 1995). Cette méthode est répétable et permet de représenter la RP sur une zone identifiée et de refléter l'hétérogénéité dans le sol.

A travers toute cette littérature scientifique, la RP réduit le développement des plantes (Bengough and Mullins 1990; Clark et al. 2003; Hansen 1996; Hodge 2009; Nawaz et al. 2013; Wolkowski 1990). En plein champ, les auteurs relèvent qu'une RP de 2 à 3 MPa peut être fortement préjudiciable pour la croissance des plantes (Materechera et al. 1991; Nawaz et al. 2013; Whalley et al. 2006).

Premièrement, la RP réduit l'élongation des racines directement confrontées (Alameda and Villar 2012; Alameda et al. 2012b; Ali et al. 2000; Bingham and Bengough 2003; Croser et al. 2000; Goss 1977; Goss and Russell 1980; Grzesiak et al. 2014; Grzesiak et al. 2013; Materechera et al. 1991; Montagu et al. 2001; Place et al. 2008; Sarquis et al. 1991; Schmidt et al. 2013; Searle and Sorensen 2004; Tracy et al. 2012a; Tracy et al. 2012b; Valentine et al. 2012; Young et al. 1997). Par exemple, Schmidt et Gregory (2013) montrent que le taux d'élongation des racines du Maïs chute de 1 mm.h⁻¹ à 0.2 mm.h⁻¹ à cause d'une augmentation de la résistance pénétrométrique du substrat de 1 à 2 MPa. De plus, le diamètre des racines face à la RP augmente (Alameda et al. 2012a; Alameda and Villar 2012; Atwell 1988; Bengough et al. 2006; Bingham and Bengough 2003; Croser et al. 2000; Goss 1977; Konopka et al. 2008; 2009; Materechera et al. 1991; Nhan et al. 2006; Sarquis et al. 1991; Stokes et al. 2009; Tracy et al. 2012a; Tracy et al. 2012b).

Deuxièmement, lorsqu'une racine est confrontée à une RP, la plante est capable de modifier son phénotype. Bingham (2003) indique que certaines espèces (l'orge mais pas le blé) peuvent augmenter la longueur des racines latérales pour compenser la contrainte subit principalement par la racine principale. De manière similaire sur des céréales, pour Iijima (1991) le pourcentage de racines latérales longues augmente sans pour autant devenir plus longues que les racines sur les plantes témoins.

De plus, même si la PR n'a pas d'effets sur la densité de ramification d'après certains auteurs (Atwell 1988; Bingham and Bengough 2003), pour d'autres, la densité de ramification peut augmenter, en partie supérieure lorsque la racine principale se confronte à la ZR (Goss 1977) voire en partie plus profonde après avoir pénétré la zone de résistance (Konopka et al. 2008). De plus, les ramifications sont plus près de l'apex (Atwell 1988; Goss 1977).

La capacité des espèces à modifier leur phénotype en réponse à une contrainte est une stratégie pour essayer d'échapper à la contrainte et pour maintenir le développement de la plante. Il est important de comparer la capacité des espèces car elles ne développent pas les mêmes architectures racinaires (Cannon 1949; Weaver 1958) et, très certainement ne vont pas développer la même stratégie face à la contrainte. Identifier la diversité de stratégies des espèces est essentiel pour comprendre l'implantation des espèces et pourrait être utile dans l'aménagement paysager pour promouvoir la biodiversité dans des sites contraints. Quelques articles se sont focalisés sur les différences de capacité de pénétration entre espèces (Acuna et al. 2007; Acuna and Wade 2005; 2013; Alameda and Villar 2009; Clark et al. 2000; Grzesiak et al. 2014; Kubo et al. 2004; Materechera et al. 1992; Materechera et al. 1991; Nhan et al. 2006; Place et al. 2008; Ray et al. 1996; Zheng et al. 2000). Materechera (Materechera et al. 1992; Materechera et al. 1991) montre que la capacité de pénétration du sol est meilleur chez les dicotylédones que chez les monocotylédones. Les auteurs ne sont pas unanimes pour déterminer les causes des différences entre les espèces. Plusieurs traits ont été supposés responsables de ces différences comme la pression maximale de croissance, la quantité de mucilage mais sans succès (Clark and Barraclough 1999). Au contraire, d'autres traits présentent des corrélations avec la capacité de pénétration : le diamètre apical des racines (Clark and Barraclough 1999; Clark et al. 2008; Kubo et al. 2004; Materechera et al. 1992; Materechera et al. 1991; Yu et al. 1995; Zheng et al. 2000), la capacité de croissance des espèces (Kubo et al. 2004; Nhan et al. 2006) et l'aptitude des espèces ou génotypes à se développer dans des régions sèches (Clark et al. 2000; Yu et al. 1995).

La RP est une contrainte qui a beaucoup été étudiée cependant dans la majorité des expérimentations précédentes, la RP dépend d'autres paramètres du sol. De plus les articles concernent les céréales cultivées et il n'y a pas assez de connaissances concernant la diversité d'espèces herbacées. Le but de cet article est d'évaluer les connaissances actuelles sur d'autres espèces herbacées et sous des conditions où la RP est isolée. L'objectif de cet article est donc de comparer le comportement des racines de 20 espèces herbacées confrontées ou non à une zone de résistance, d'étudier la capacité des espèces à pénétrer cette zone de résistance, d'étudier les réponses du système racinaire et d'étudier si certains traits pourraient être liés aux capacités à pénétrer ou aux stratégies de réponse. Nous nous attendons à retrouver le diamètre et le taux de croissance racinaire. De même, nous supposons que la densité des tissus (Birouste et al. 2014) et la traction que peut supporter une racine puisse refléter la rigidité des racines et être un trait prédictif de la capacité de pénétration.

2. Matériel & Méthodes

2.1. Les espèces

20 espèces de plantes herbacées sont étudiées (Tableau 2). Elles sont choisies afin de représenter une gamme variée de diamètre racinaire d'après les données de Pages (2014), Pages et Picon-Cochard (2014) et de mes observations personnelles d'espèces in natura.

Tableau 2: Liste des 20 espèces étudiées avec leur abréviation et leur famille

Espèce	Famille	Abbréviation
<i>Lathyrus sativus</i>	Fabaceae	Lsat
<i>Bellis perennis</i>	Asteraceae	Bper
<i>Pilosella officinarum</i>	Asteraceae	Poff
<i>Helichrysum stoechas</i>	Asteraceae	Hsto
<i>Noccea caeruleascens</i>	Brassicaceae	Ncae
<i>Poa trivialis</i>	Poaceae	Ptri
<i>Dactylis glomerata</i>	Poaceae	Dglo
<i>Pisum sativum</i>	Fabaceae	Psat
<i>Allium cepa</i>	Amaryllidaceae	Acep
<i>Malva sylvestris</i>	Malvaceae	Msyl
<i>Achillea millefolium</i>	Poaceae	Amil
<i>Bituminaria bituminosa</i>	Fabaceae	Bbit
<i>Trifolium pratense</i>	Fabaceae	Tpra
<i>Plantago lanceolata</i>	Plantaginaceae	Plan
<i>Festuca rubra</i>	Poaceae	Frub
<i>Lysimachia vulgaris</i>	Primulaceae	Lvul
<i>Festuca arundinace</i>	Poaceae	Faru
<i>Brachypodium phoenicoides</i>	Poaceae	Bpho
<i>Sanguisorba minor</i>	Rosaceae	Smin
<i>Silene latifolia</i>	Caryophyllaceae	Slat

2.2. Les conditions expérimentales

Le pot : Nous faisons pousser les plantes dans des pots, constitués de tubes en PVC de 32 cm de hauteur pour un diamètre interne de 9,5 cm. Le fond du pot est en plastique transparent afin de pouvoir visualiser les racines atteignant le fond.

Le substrat : Le substrat utilisé était un mélange de billes d'argile (2-4mm) et de terreau (3L pour 2L) afin de faciliter l'excavation du système racinaire et d'obtenir une bonne qualité d'images au scanner. De plus, ce substrat présente une faible résistance à la pénétration.

La solution nutritive : La solution nutritive était du Liquoplant Bleu (Entreprise Plantin basée à Courthezon en France) dilué avec de l'eau distillée. 1 Litre de solution nutritive contient 0,12g d'azote, 0,24g de P₂O₅, 0,12g de K₂O et des oligo-éléments. En début

d'expérimentation, le substrat est humidifié à la capacité au champ avec la solution nutritive, soit environ 1 L de solution pour 5 L de substrat.

Tout au long de l'expérimentation, les plantes ont été arrosées tous les jours avec de l'eau déminéralisée afin de compenser l'évapotranspiration (mesurée par pesée). De plus, en complément, 25 ml de solution nutritive est apportée toutes les 2 semaines.

L'expérimentation est menée dans un phytotron avec des températures jour/nuit de 22°C/ 18°C avec une photopériode de 14h (6h-20h). Le rayonnement est de 400 $\mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$. Les pots sont placés de manière aléatoire sur une table.

2.3. Les modalités

Pour représenter une zone de résistance à la pénétration, nous plaçons à 9-10 cm de profondeur des pots, une couche indurée (Figure 41). C'est un disque de 0.7 cm d'épaisseur constitué d'un mélange de cire, d'huile et de billes d'argile : 30g de liquides (90% d'huile ; 10% cire) et 30 g de billes d'argiles tamisées à 3-4 mm. Le mélange est réalisé à chaud et se durcit à température ambiante.

Nous choisissons d'utiliser un mélange de cire et d'huile afin de rendre la contrainte répétable et indépendante des autres paramètres du sol (teneur en eau en particulier). Nous limitons l'épaisseur de la couche à 7 mm afin d'éviter des problèmes d'anaérobie tout en maintenant une épaisseur suffisante pour représenter la contrainte. La disposition en couche permet de localiser la contrainte sur une distance réduite. Ce dispositif de matériaux naturels nous permet d'avoir un niveau de contrainte connu et répétable. Nous avons mis des billes d'argiles au mélange cire-huile afin d'inciter les racines à pénétrer cette couche indurée.

La valeur de résistance moyenne dans la couche indurée est de 0,9 MPa. La résistance pénétrométrique est mesurée à 20°C, entre 2 et 7 mm de profondeur avec un pénétromètre dotée d'une aiguille conique (30° demi-angle) de 2 mm de diamètre et descendant à 10 mm.min. La pression pénétrométrique est calculée en divisant la force, requise pour pousser le pénétromètre dans la couche indurée, par la section de la base du cône. L'écart-type de la valeur de la RP entre les répétitions est de 0.43 MPa.

Pour chaque espèce, nous disposons de deux pots témoins et deux pots contraints.

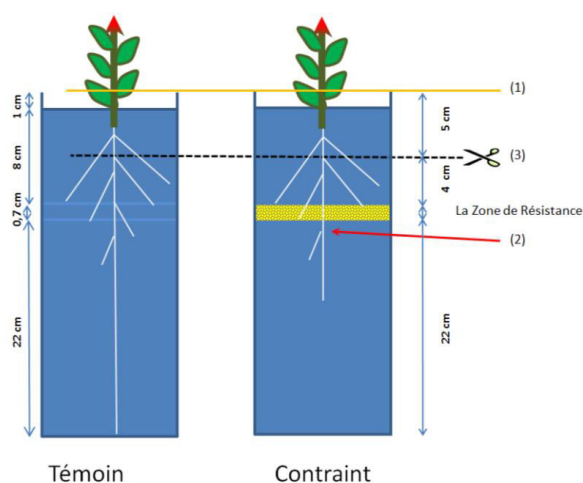


Figure 41: Dispositif expérimental (en jaune, la couche indurée).

2.4. Culture et excavation

Les semences sont désinfectées et germent à l'obscurité sur un papier de germination humide dans des boîtes de Pétri. Juste après l'apparition des radicules, nous repiquons 6 graines par pot. Ces graines sont recouvertes d'une fine couche de terreau (5 mm) et la surface est pulvérisée avec 10 ml d'eau. Les pots sont couverts d'un film plastique percé pour limiter l'évaporation de surface. Ce film est retiré au fur et à mesure que les plantes lèvent, et le substrat est alors recouvert d'une couche de grains de quartz (10 mm). Les espèces sont éclaircies, 4 plantes par pot maximum afin de limiter la compétition.

L'excavation est réalisée pour chaque espèce quand ses plants témoins atteignent le fond du pot. Les racines sont visibles grâce aux fonds transparents des pots. Nous enlevons le quartz et le fond du pot. A cette étape, nous marquons les tiges des plantes d'un repère correspondant à l'extrémité supérieure du pot (Figure 41(1)). Ce repère nous sert à identifier la profondeur dans le pot. Dans une baignoire d'eau, les pots sont arrosés et inclinés afin de faire sortir délicatement le substrat. Un lavage doux nous permet de poursuivre la séparation des racines. Pendant ce lavage, les racines ayant pénétré la couche de résistance sont identifiées par une marque de vernis (Figure 41 (2)).

Ensuite, les racines sont séparées délicatement de la couche indurée grâce à de l'eau chaude. Enfin, le système racinaire est placé dans une baignoire d'eau additionnée d'un peu de savon liquide pour faciliter son nettoyage et démêler les racines.

Dans chaque pot, les 3 plantes les plus développées ont fait l'objet de mesures. Les racines principales sont sectionnées à 5 cm de profondeur (Figure 41 (3)). La partie aérienne est séparée.

La racine présente 3 sections, de haut en bas : La section 1 entre la tige et la coupure, la section 2 entre la coupure et la ZR et la section 3 entre la ZR et le fond du pot. La section 1 n'est pas scannée, elle est placée dans un récipient d'eau. Les sections 2 et 3 de la racine sont ensuite étalées dans des boîtes transparentes avec un fond d'eau.

Les plantes sont ensuite scannées avec un Scanner (Epson Perfection V700). Pour le système aérien une résolution de 600 dpi en mode opaque et pour les racines, nous utilisons le mode transparence avec une résolution de 1200 dpi. Des trombones identifient les racines ayant pénétrées la couche indurée (déjà marquées au vernis).

2.5. Mesure de traction

Pour chaque espèce, un pot témoin est prélevé. Pour chaque plante de ces pots, les 4 plus grosses racines sont identifiées sur les images et soumises à des tests de traction. Pour les Dicotylédones, nous avons échantillonné la racine principale et les trois plus grosses racines. Pour les Monocotylédones, nous avons échantillonné 4 racines principales (une primaire et 3 adventives).

Les pointes de ces racines (3,5 cm de long) sont collées dans un dispositif d'étirement miniature (Figure 42) équipé d'un capteur de force de pleine échelle 2 Newtons. La distance entre les supports était de 5 mm, la vitesse d'écartement de 1,5 mm.min⁻¹. Le dispositif mesure le déplacement et la force exercée sur la racine jusqu'à ce qu'elle casse. Ceci nous permet de calculer la tension supportée par la racine :

$$Tension = \frac{\text{Maximum Force}}{\text{Root section}} = \frac{F_{max}}{\pi R^2}$$

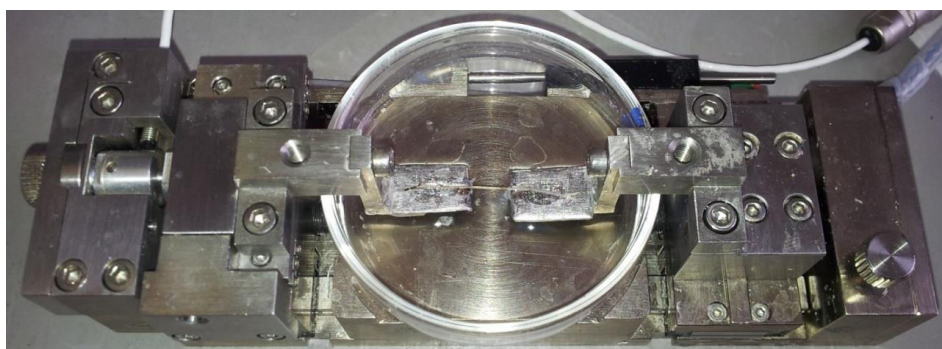


Figure 42: Dispositif d'étirement miniature DB-T200Petri
(Deben Microtest, Suffolk, UK)

2.6. Biomasse

L'ensemble du système racinaire (sections 1, 2 et 3) est essoré pendant une dizaine de seconde dans une centrifugeuse avant la pesée immédiate de leur masse fraîche. Les parties aériennes et racinaires sont mises à l'étuve à 70°C pendant 48h avant de mesurer leur masse sèche.

A partir de ces données de biomasses, la RDMC (teneur en matière sèche racinaire des racines) peut être estimée comme la valeur de la biomasse racinaire sèche divisée par la biomasse racinaire fraîche (Birouste et al. 2014). A cause d'un problème technique, nous avons utilisé les données de 17 espèces sur 20.

Tableau 3: Matières sèches racinaires et aériennes des 20 espèces selon les 2 modalités témoin et contraint.

Modalité	Témoin	Contrainte	Témoin	Contrainte
Espèce	Masse sèche racinaire (g)		Masse sèche aérienne (g)	
Acep	NA	NA	NA	NA
Amil	0,017 ± 0,009	0,0102 ± 0,003	0,046 ± 0,018	0,022 ± 0,007 *
Bbit	0,014 ± 0,006	0,0135 ± 0,002	0,039 ± 0,009	0,040 ± 0,006
Bper	0,065 ± 0,029	0,0407 ± 0,029	0,153 ± 0,055	0,063 ± 0,047 *
Bpho	0,041 ± 0,013	0,0325 ± 0,008	0,114 ± 0,034	0,076 ± 0,019 *
Dglo	0,064 ± 0,023	0,0343 ± 0,013 *	0,124 ± 0,019	0,038 ± 0,01 *
Faru	0,033 ± 0,012	0,0233 ± 0,009	0,104 ± 0,049	0,059 ± 0,02
Frub	0,033 ± 0,013	0,0282 ± 0,011	0,097 ± 0,038	0,061 ± 0,043
Hsto	NA	NA	NA	NA
Lsat	0,051 ± 0,007	0,0545 ± 0,013	0,104 ± 0,017	0,131 ± 0,025
Msyl	0,026 ± 0,007	0,0220 ± 0,009	0,097 ± 0,031	0,066 ± 0,024
Lvul	NA	NA	NA	NA
Ncae	0,037 ± 0,015	0,0252 ± 0,010	0,093 ± 0,024	0,068 ± 0,028
Plan	0,027 ± 0,007	0,0213 ± 0,006	0,082 ± 0,008	0,054 ± 0,014 *
Poff	0,053 ± 0,017	0,0383 ± 0,026	0,168 ± 0,06	0,074 ± 0,035 *
Psat	0,056 ± 0,011	0,0373 ± 0,007 *	0,062 ± 0,01	0,061 ± 0,011
Ptri	0,094 ± 0,025	0,0507 ± 0,022 *	0,227 ± 0,049	0,073 ± 0,039 *
Slat	0,021 ± 0,007	0,0127 ± 0,002 *	0,074 ± 0,02	0,059 ± 0,007
Smin	0,015 ± 0,007	0,0114 ± 0,005	0,041 ± 0,014	0,053 ± 0,013
Tpra	0,015 ± 0,002	0,0154 ± 0,006	0,036 ± 0,004	0,030 ± 0,007

2.7. Mesures et analyses de données

Grâce au logiciel ImageJ (disponible depuis l'adresse <http://imagej.nih.gov/ij/>) nous mesurons sur les images les paramètres étudiés. Sur les espèces pivotantes, nous échantillons le pivot, l'unique racine principale. Chez les espèces à système fasciculé, nous échantillons une racine principale ayant rencontré la zone de résistance.

Les paramètres racinaires mesurés sur ces racines principales sont :

- La capacité de pénétration, le nombre de racines principales échantillonnées ayant pénétrées la ZR divisé par le nombre de racines principales échantillonnées.
- La longueur de la racine.
- La LZANR, Longueur de la Zone Apicale Non Ramifiée, mesurée depuis l'apex jusqu'à la racine latérale la plus distale mesurant au moins 1 mm (Lecompte et al. 2001).
- Le diamètre apical, à 1-5 mm de la pointe, là où les racines deviennent cylindrique.

Dans la section 2 :

- La densité de ramification (Dens1), le nombre de racines latérales par unité de longueur sur un tronçon de racine principale (nb.cm⁻¹). Elle est mesurée sur la portion de racine principale (3 cm) juste au-dessus de la zone de résistance.
- La ramification secondaire (Ram2), le nombre de racines d'ordres 3 et plus se développant sur les racines latérales. Cette variable a été mesurée sur les racines latérales naissant sur la portion de racine principale (3 cm) juste au-dessus de la zone de résistance.
- Le diamètre maximal des racines latérales (DmaxLat). Cette variable a été mesurée parmi les racines latérales naissant sur la portion de racine principale (3 cm) juste au-dessus de la zone de résistance. Ces racines rencontrent la couche de résistance.

Les analyses de données sont réalisées avec le logiciel R (R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from <http://www.R-project.org/>). Nous comparons les échantillons entre les modalités témoins et contraintes. Nous utilisons des tests non paramétriques par permutation (Ludbrook and Dudley 1998) car notre étude concerne de petits échantillons.

Nous réalisons des tests de corrélations de Spearman afin de relier les traits racinaires des espèces (chez les plantes témoins), la capacité des espèces à pénétrer la ZR et les réponses des systèmes racinaires chez les plantes contraintes.

Les astérisques (*) indiquent les différences significatives au seuil de 5%.

3. Résultats

3.1. Effet de la RP et réponses des systèmes racinaires

3.1.1. L'élongation racinaire

Nous observons la longueur des racines principales dans des conditions témoins et contraintes (Figure 43). Pour 19 espèces sur les 20, cette longueur tend à diminuer. La diminution de longueur est significative pour 14 espèces (Acep, Amil, Bper, Pbho, Dglo, Far, Frub, Hsto, Lvul, Ncae, Psat, Ptri, Slat, Tpra). Par exemple, la longueur racinaire de Acep en présence d'une ZR correspond seulement à 30% de la longueur de référence lorsqu'elle ne rencontre pas la contrainte. L'augmentation de la longueur moyenne observée pour Bbit n'est pas significative.

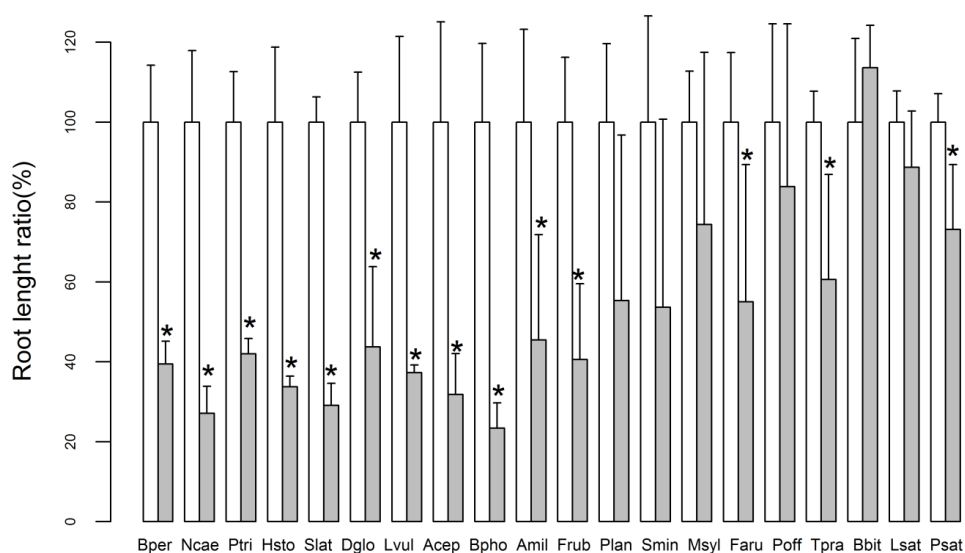


Figure 43: Ratio de la longueur racinaire entre la modalité et le témoin (%) selon les 20 espèces et les 2 modalités : témoin (blanc), contrainte (gris). Les barres d'erreur représentent l'écart-type (n=6 individu pour chaque modalité).

La LZANR a été utilisée comme indicateur complémentaire de l'élongation, se focalisant sur les derniers jours avant l'excavation (Pages et al. 2010). Dans la plupart des cas (17 espèces sur 20), la LZANR tend à diminuer en présence de ZR (Figure 44). Cette diminution est significative pour 10 espèces (Bper, Ncae, Ptri, Slat, Dglo, Lvul, Acep, Bpho, Amil, Psat). Par exemple, pour Dglo confrontée à la ZR, la LZANR représente seulement 13% de celle mesurée dans les conditions témoins. Pour les autres espèces, la RP n'a pas affecté significativement la LZANR.

Un autre exemple est Psat qui a une croissance rapide (4.1 cm.jour⁻¹). En 2 jours, elle atteint la ZR, et il ne lui faut plus que 5 jours pour atteindre le fond du pot chez les témoins. Alors que toutes les racines principales ont pénétrées la ZR, la longueur racinaire et la LZANR ont significativement diminué dans la modalité contrainte. D'après la longueur des racines dans les conditions de contrainte, Psat perd l'équivalent de 2 jours pour passer la ZR et pour retrouver son taux de croissance. Cela fait donc 3 ou 4 jours qu'elle est sortie de la ZR et qu'elle tente à retrouver son taux de croissance.

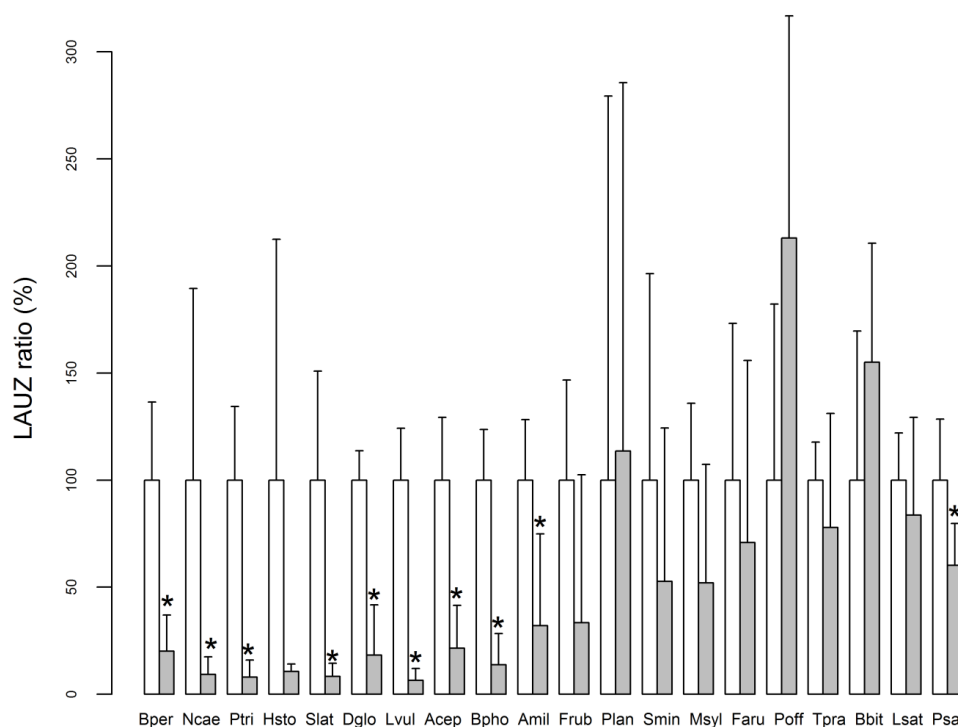


Figure 44 : Ratio de la Longueur Apical Non Ramifiée entre la modalité et le témoin (%) selon les 20 espèces et les 2 modalités : témoin (blanc), contrainte (gris).

Pour 2 espèces (Poff, Bbit), la RP n'a pas affecté significativement la LZANR bien qu'elle semble accrue.

3.1.2. Densité de ramification

La densité de ramification de la racine principale (nb.cm⁻¹) mesurée sur la portion de racine principale (3 cm) juste au-dessus de la zone de résistance est quantifiée (Figure 45). Cette densité de ramification présente de fortes variations selon les espèces, de 1 racine par cm chez Acep contre 9 racines par cm chez Ptri. La densité de la ramification tend à diminuer en présence de la ZR pour 14 espèces et augmenter légèrement pour 4 espèces. Cette

modification est significative pour 4 espèces, Faru, Lvul, Msyl et Poff et correspond à chaque fois à une baisse de la densité de ramification. Par exemple, pour Faru, la densité de ramification passe de 6 racines latérales par cm sur une racine principale non contrainte contre 2 racines latérales par cm sur une racine principale contrainte par la RP.

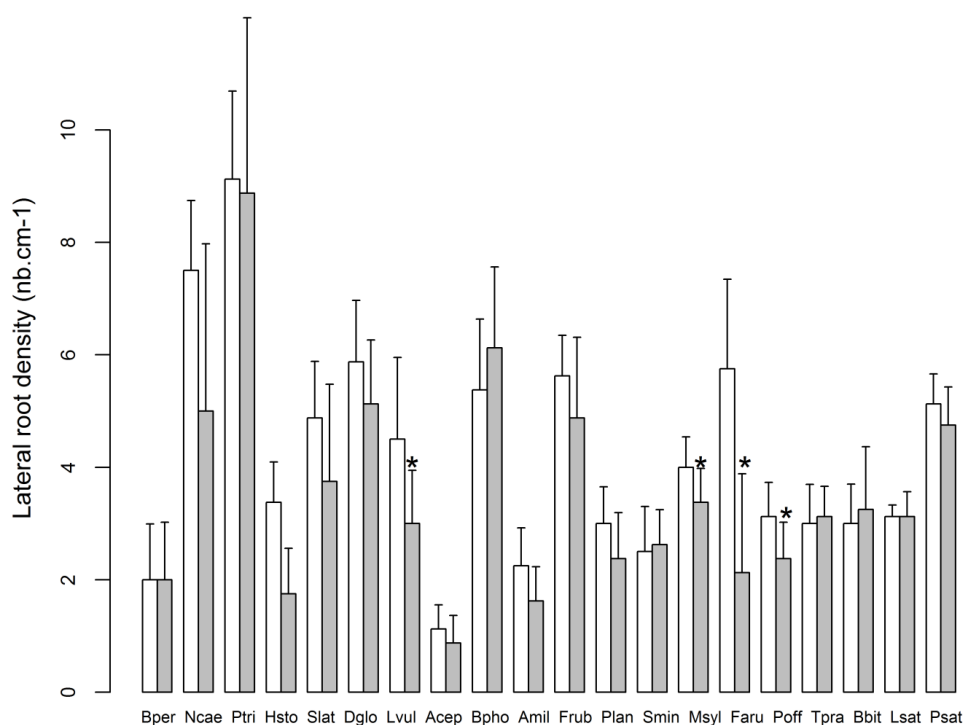


Figure 45 : Densité de ramification de la racine principale (nb.cm-1) selon les 20 espèces et les 2 modalités : témoin (blanc), contrainte (gris).

Nous quantifions la ramification secondaire, le nombre de racines d'ordres 3 et plus se développant sur les racines latérales naissant sur la portion de racine principale (3 cm) juste au-dessus de la zone de résistance (Figure 46). Même si les racines principales atteignent les 30 cm de profondeur, 2 espèces présentent trop peu de racines latérales ramifiées sur le tronçon étudié (Acep, Psat). 7 espèces tendent à une augmentation des ramifications secondaires (Bpho, Dglo, Frub, Hsto, Ncae, Ptri, Slat). Pour 3 de ces espèces Bpho, Dglo, Slat, les ramifications sont significativement plus importantes en présence de la ZR que dans les conditions témoins. Les 10 autres espèces montrent au contraire une tendance à la diminution du nombre de ramifications secondaires (Amil, Bbit, Bper, Faru, Lvul, Msyl, Plan, Poff, Smin, Tpra). Cette diminution est significative pour 4 espèces ; Amil, Faru, Msyl, Poff. Par exemple, tandis que Msyl présente plus de 80

ramifications sur ses racines latérales dans les conditions témoins, elle n'en présente que 16 en au-dessus de la couche indurée.

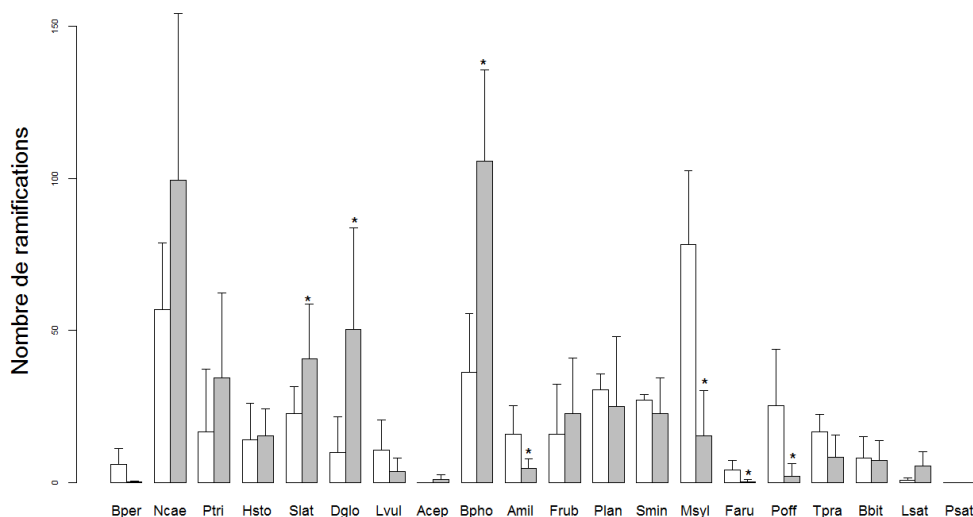


Figure 46: Nombre de ramification sur les racines latérales selon les 20 espèces et les 2 modalités : témoin (blanc), contrainte (gris)

Il est constaté une diminution significative de la densité de ramification sur la racine principale pour 4 espèces : **Faru**, **Lvul**, **Msyl** et **Poff**, ainsi qu'une diminution significative de la ramification sur les racines latérales pour **Amil**, **Faru**, **Msyl**, **Poff**. 3 espèces diminuent en ramification au niveau de la racine principale et au niveau des racines latérales. Il est légitime de penser que cette seconde diminution est due à la première diminution de la ramification sur la racine principale.

Tableau 4: Densité de ramification sur la racine principale (Dens1) (par cm de racine principale) et densité de ramification sur les racines latérales (par cm de racine principale) (Dens2) selon la modalité témoin (C) ou RP. Dim correspond à la diminution de la densité entre C et RP (en %).

Esp	Dens1 C	Dens1 RP	Dim1	Dens2 C	Dens2 RP	Dim2
Faru	6	2	66%	2.7	0.7	74%
Lvul	4.5	3	33%	5	1.7	66%
Msyl	4	3.6	10%	25	6.7	73%
Poff	3	2.2	26%	5	1.7	66%
Amil	2.2	1.8	18%	7	2.3	58%

Le tableau ci-dessus (Tableau 4) montre que la diminution de la ramification sur les racines latérales (Dim2), en présence de la ZR, est bien plus importante que la diminution de la densité de ramification sur la racine principale (Dim1). Donc la diminution de la ramification secondaire n'est pas principalement due à la diminution du nombre de racines

latérales en présence d'une ZR. Cette diminution de la ramification est due à la confrontation des racines latérales avec la couche indurée.

3.1.3. Diamètre apical

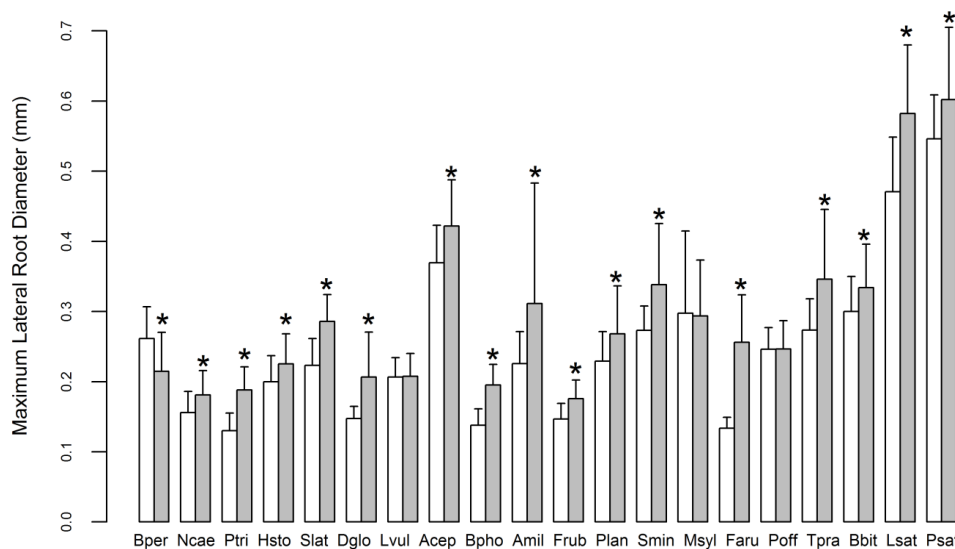


Figure 47: Diamètre maximal des racines latérales situées à la profondeur de la zone de résistance selon les 20 espèces et les 2 modalités : témoin (blanc), contrainte (gris)

Nous mesurons le diamètre maximal des racines latérales situées à la profondeur de la zone de résistance, le DmaxLat (Figure 47). Il est constaté que le DmaxLat dépend de l'espèce. Chez Faru, le DmaxLat est de 0,14 mm contre 0,45 mm chez Lsat dans des conditions témoins. Dans les conditions contraintes, 16 espèces augmentent le DmaxLat et 1 espèce le diminue (Bper). Ces différences sont significatives dans les 2 sens. Seules les espèces Lvul, Msyl et Poff, ne montrent pas de variation du diamètre racinaire entre le traitement témoin et le traitement avec la couche indurée.

3.1.4. Teneur en matière sèche des racines

Concernant la teneur en matière sèche des racines (RDMC), il est constaté que la teneur en matière sèche varie de 6 à 14 % dans les conditions du témoin (Figure 48). De plus, nous constatons une tendance à l'augmentation de cette teneur lorsque les conditions présentent une ZR pour l'ensemble des espèces présentées ici. Cette augmentation est significative pour 8 espèces (Bper, Dglo, Faru, Ncae, Plan, Poff, Smin, Tpra) et correspond à une augmentation de 17 à 44% de la teneur en matière sèche. Par exemple, Bper dont la teneur en matière sèche est de 7,5 % dans des conditions témoins présente une teneur de 11% lorsque la ZR est présente. Bbit et Ptri n'ont pas modifié leur teneur en matière sèche.

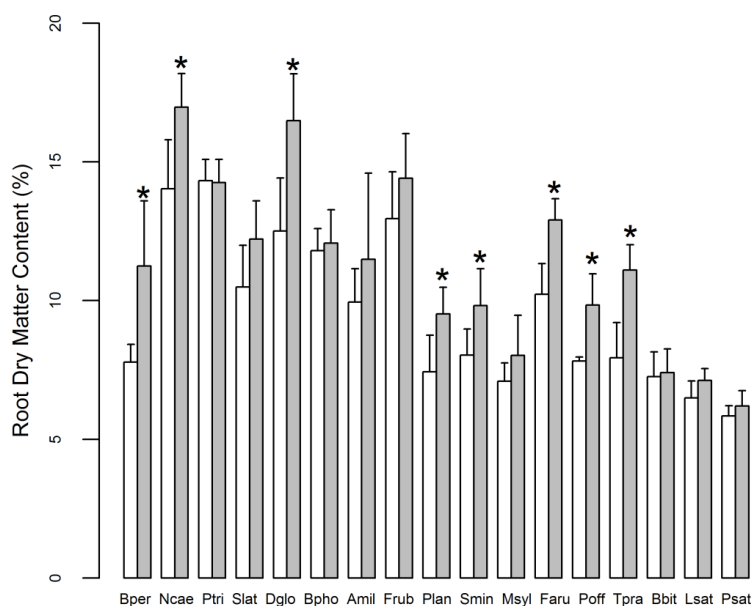


Figure 48 : Teneur en matière sèche des racines (RDMC) selon les 20 espèces et les 2 modalités : témoin (blanc), contrainte (gris)

3.2. Traits prédictifs de la capacité de pénétration

Nous mesurons différents traits sur les plantes témoins afin d'évaluer s'ils peuvent prédire la capacité des racines à pénétration la ZR. Les traits mesurés sont le diamètre apical des racines principales, la LZANR, le taux de croissance racinaire, la teneur en masse sèche racinaire, la contrainte d'étirement que peut subir la racine. Certains traits sont fortement corrélés à la capacité de pénétration comme la teneur en matière sèche du système racinaire ($r=-0.76$), le taux de croissance racinaire ($r=0.76$), le diamètre apical ($r=0.70$) (Tableau 5).

Tableau 5: Coefficient de corrélation (et leur intervalle de confiance) entre les traits racinaires des espèces et leur capacité de pénétration.

	Coefficient	Intervalle de confiance
Taux de croissance	0.76*	0.44- 0.90
RDMC	-0.76*	-0.90 -0.41
Diamètre apical	0.70 *	0.50 0.90
Tension supportée	-0,38*	-0.75 -0.02

Nous représentons la capacité des espèces à pénétrer la ZR en fonction du diamètre apical moyen des racines principales (Figure 49). Nous constatons, globalement, que plus l'espèce possède de grosses racines principales, plus elle est capable de pénétrer la ZR. Jusqu'à 100% de réussite pour les espèces ayant des racines supérieures 0,63 mm. Au

Chapitre II : Réponses des systèmes racinaires à la résistance à la pénétration

contraire, les espèces qui possèdent les racines les plus fines (inférieures à 0,45 mm) peinent à pénétrer la ZR (entre 0 et 20% de réussite). Une espèce (Acep) possède un diamètre assez important (0,6 mm) sans pour autant montrer une bonne capacité à pénétrer la ZR.

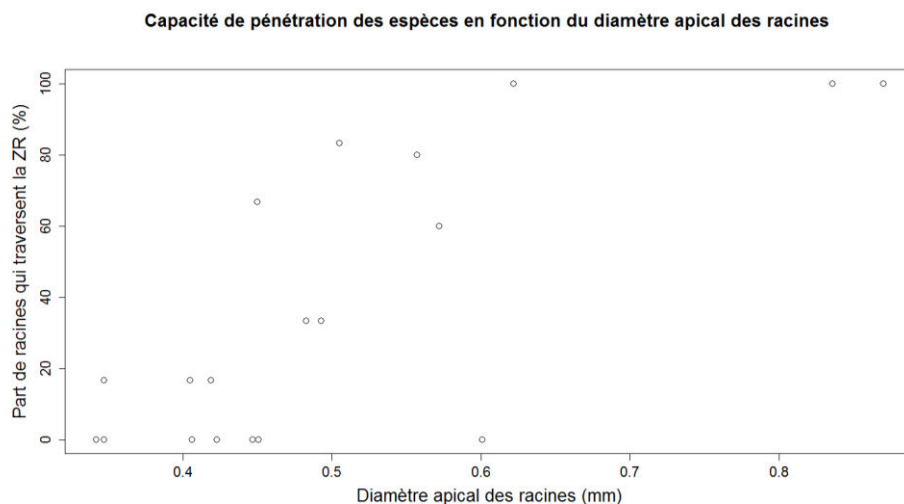


Figure 49 : Capacité de pénétration des espèces en fonction du diamètre apical de la racine principale.

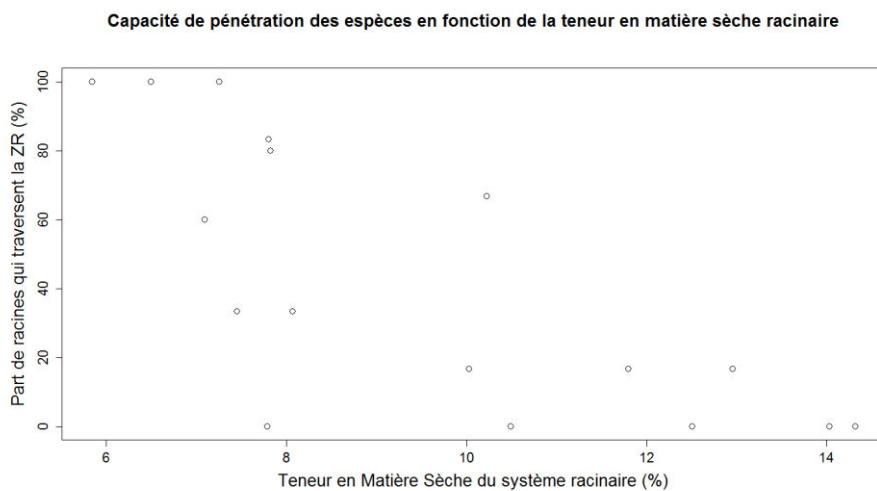


Figure 50 : Capacité de pénétration des espèces en fonction de la teneur en matière sèche des racines.

En représentant la capacité de pénétration des espèces en fonction de la teneur en matière sèche des racines, nous constatons aussi une corrélation (Figure 50). Les espèces à faible teneur en matière sèche dans les racines (inférieur à 7%) présentent globalement des

Chapitre II : Réponses des systèmes racinaires à la résistance à la pénétration

capacités de pénétration importantes (au moins 60%). Tandis que les espèces à fortes teneurs en matière sèche racinaire (supérieures à 11%) présentent une faible capacité à pénétrer la ZR (entre 0 et 20%).

Tableau 6 : Coefficients de corrélation et leur intervalle de confiance entre les réponses (exprimées en ratio par rapport aux témoins) des espèces et la capacité de pénétration des racines.

Réponses	Coefficient	Intervalle de confiance
Ratio de la LZANR	0.89*	0.43- 0.89
Ratio de la longueur racinaire	0.79*	0.67-0.94
Ratio de la biomasse racinaire (sèche)	0.68*	0.26-0.86
Ratio de la biomasse aérienne (sèche)	0.57*	0.088-0.813
Ratio du diamètre apical	0.54*	0.013-0.75

Les coefficients ci-dessus (Tableau 6) représentent les meilleures corrélations entre la capacité de pénétration des espèces et les réponses au niveau de paramètres mesurés. Ainsi, plus les espèces ont une faible capacité de pénétration, plus leur longueur racinaire est raccourcie, plus leur biomasse aérienne et racinaire est diminuée. De même, ces espèces ont fortement diminué le diamètre apical de leur racine principale, tandis que les espèces qui ont une forte capacité à pénétrer n'ont pas subi de modification de leur biomasse. Elles ont peu diminué leur élongation et n'ont pas modifié leur diamètre apical.

Tableau 7: Coefficients de corrélation et leur intervalle de confiance entre les traits racinaires des espèces et la tension supportée par les racines.

Traits racinaires	Coefficient	Intervalle de confiance
Taux de croissance	-0.51*	-0.86 -0.33
Teneur en matière sèche racinaire (RDMC)	0.68*	0.36-0.89
Diamètre apical	-0.74*	-0.85 -0.32

Concernant la tension maximale que peut supporter la racine (Figure 51). Bien que celle-ci ne soit pas bien corrélée à la capacité de pénétration ($r=-0.38^*$), nous avons constaté qu'elle était corrélée à des traits comme le diamètre apical racinaire ou la teneur en matière sèche racinaire (Tableau 7).

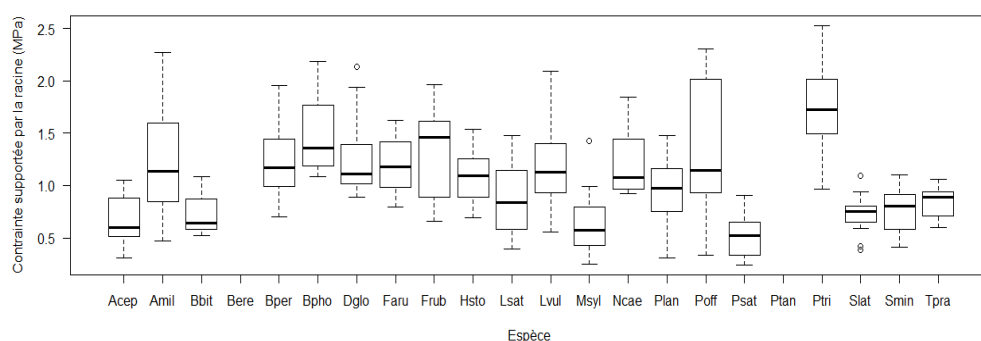


Figure 51: Traction supportée par les racines de chaque espèce.

4. Discussion

4.1. Effet de la RP

4.1.1. Le taux de croissance

La longueur des racines reflète le taux de croissance moyen des racines. De la même manière, la LZANR reflète le taux de croissance récent (Pages et al. 2010; Schmidt et al. 2013) durant les derniers jours avant le prélèvement. Une LZANR très courte indique que la racine a récemment ralenti sa croissance voire qu'elle s'est arrêtée. Ces 2 variables apportent donc des informations complémentaires sur l'allongement des racines.

Pour les 11 espèces qui réussissent le moins bien à passer la ZR (moins de 20% de racines principales ayant pénétrés la ZR), leurs racines principales ont significativement raccourcies dans les conditions de résistance. De plus, la diminution de la LZANR est significative pour 9 de ces espèces. C'est-à-dire que la résistance créée par la couche indurée a fortement ralenti leur croissance, et ce jusque dans les jours précédant l'excavation. En effet, la majorité des pointes racinaires se trouvent dans la couche indurée.

Parmi les espèces qui réussissent à traverser la ZR, la plupart ont des longueurs racinaires (6 sur 9) et des LZANR (8 sur 9) semblables au témoin. Le taux de croissance des racines a donc globalement été peu affecté par la contrainte et surtout, après la traversée de la ZR, elles retrouvent leur taux de croissance. La littérature mentionne que les racines peuvent recouvrir leur taux de croissance après une zone de résistance (Croser et al. 2000; Goss and Russell 1980). Pour cela, elles nécessitent de quelques jours (Croser et al. 2000).

Faru et Tpra, qui réussissent à passer la ZR, montrent une LZANR normale mais des longueurs racinaires raccourcies. La racine perd du temps pendant la traversée de la ZR puis elle retrouve un taux de croissance usuel.

Pour Psat, mêmes si toutes les racines pénètrent la ZR, la longueur racinaire et la LZANR ont diminué. Cette espèce à croissance rapide a dépensé beaucoup de temps pour pénétrer la ZR (1 ou 2 jours). Au moment de l'excavation, après 3-4 jours hors de la ZR, elle n'a pas encore retrouvé sa vitesse de croissance.

Pour Poff et Bbit, même si la LZANR ne montre pas de différence significative entre les deux modalités, elle est sensiblement supérieure après la traversée de la ZR que dans les conditions témoins. Aucun article ne mentionne d'accélération-suite à une zone de RP. Cela met en avant des perspectives d'étude de la dynamique de reprise de vitesse après une contrainte.

4.1.2. Densité de ramification

Concernant l'effet de la présence d'une couche indurée sur la ramification de la racine principale, il est étonnant de voir une diminution significative de la densité de ramification (3 cm) au-dessus de la ZR chez quelques espèces. Dans la littérature, bien que les auteurs ne soient pas unanimes concernant l'effet d'une RP sur la densité de ramification, aucun ne mentionne une diminution de la densité de ramification. La littérature (Atwell 1988; Bingham and Bengough 2003; Goss 1977; Groleau-Renaud et al. 1998) est très pauvre sur l'effet de la RP sur la densité de ramification et concerne peu d'espèces.

En effet, quelques auteurs indiquent que la RP n'affecte pas la densité de ramification : Atwell (1988) a comparé la densité de ramification des racines dans un sol sablo-argileux de différentes densités. Son constat concerne *Lupinus angustifolius*, une espèce pour laquelle nous n'avons pas observé de différences entre les conditions témoins et contraintes. L'étude de Bingham et Bengough (2003) concerne 2 céréales, le blé et l'orge, poussant dans des sols sableux tassés à 1,4 g.cm⁻³ contre 1,1 g.cm⁻³ dans les conditions témoins.

Une augmentation de la densité de ramification est constatée dans l'étude de Goss (1977) sur de l'orge dans certaines conditions. Dans son étude, la RP est représenté par des billes de verres (0,4 et 1 mm). Lorsque les billes sont de 1mm, la racine principale est confrontée à la RP, mais les latérales peuvent passer librement entre les billes de verre. Dans cette situation, Goss (1977) observe l'augmentation de densité de ramification en partie supérieure de la racine principale. Lorsque la taille des billes est inférieure, les racines latérales ne peuvent plus passer librement entre les grains et sont donc confrontées à la RP. Dans ce cas, il n'est pas observé d'augmentation de la densité de ramification. Il explique que dans le premier cas, il s'agit d'un développement de compensation que l'on retrouve aussi lorsque la racine est confrontée à d'autres stress. La plante favorise le développement de racines latérales non confrontées à la RP afin d'optimiser l'efficacité globale de l'exploration racinaire.

Dans notre étude, les racines latérales naissant au-dessus de la ZR se développent initialement dans une zone à faible résistance puis se confrontent à la RP comme la racine principale. Il est possible, comme l'explique Goss (1977), que la plante régule la production de ces racines latérales car elles se confronteront à la RP.

De même, au niveau des racines latérales, il est constaté que certaines espèces limitent leur densité de ramifications secondaires et tertiaires. Cette tendance se retrouve globalement chez les espèces qui ont bien passé la ZR (+ de 30%).

Au contraire, il est constaté, sur certaines espèces, une augmentation de la ramification secondaire (Bpho, Dglo, Slat). Cette tendance se retrouve chez des espèces qui n'ont pas (ou très peu) réussi à passer la ZR. La plante favorise le développement des racines latérales car la racine principale est bloquée. Cette réponse à la RP peut être une stratégie intéressante pour optimiser les capacités d'exploration (Clark et al. 2003) et pour « contourner » une ZR isolée ou discontinue au sein du sol, pour tenter de trouver une brèche. Dans notre situation, la zone de résistance est continue. Les racines latérales qui naissent se retrouvent toutes confrontées à la ZR et se retrouvent bloquées. Dans une telle situation, ces espèces risquent de s'épuiser en produisant de nombreuses racines qui ne peuvent aller puiser les nutriments nécessaires. Cette situation extrême a été observée sur quelques espèces (exemple *Noccea*) lors d'une expérimentation précédente où la RP de la couche indurée était plus élevée.

De plus, concernant la ramification, il est constaté chez certaines espèces (Dglo, Ncae) qu'en présence d'une ZR, des racines d'ordre 3 se sont développées à proximité de la couche indurée, tandis que dans des conditions témoins uniquement des racines d'ordre 2 se sont développées. Ceci nous amène à penser que les espèces pourraient raccourcir la durée de développement des primordia à cause de la contrainte.

4.1.3. Diamètre max des racines latérales

Nous constatons une augmentation du diamètre maximal des racines latérales confrontées à la ZR pour 16 espèces. Ceci confirme ce phénomène d'augmentation du diamètre racinaire plusieurs fois constaté (Alameda et al. 2012a; Alameda and Villar 2012; Bengough et al. 2006; Bingham and Bengough 2003; Croser et al. 2000; Goss 1977; Konopka et al. 2008; 2009; Materechera et al. 1991; Nhan et al. 2006; Sarquis et al. 1991; Tracy et al. 2012a; Tracy et al. 2012b). L'augmentation du diamètre maximal des racines signifie que les racines se sont déformées au niveau de la couche indurée. Elles se sont élargies. Cependant, au regard du diamètre racinaire en dehors de la ZR (données non montrées), il n'y a pas de différences avec les témoins. La déformation est locale, là où la racine subit la résistance comme l'indiquait aussi Konopka et Pagès (Konopka et al. 2008). Dans leur article, Konopka

et Pagès (2008) indiquent aussi qu'avant ou après la ZR (une motte de terre), le diamètre racinaire n'est pas affecté.

L'augmentation du diamètre pourrait permettre d'améliorer la capacité de pénétration de la racine (Atwell 1988). Nous n'avons pas observé de corrélation entre l'augmentation du diamètre maximal des racines latérales (MaxLatD) entre les modalités témoins et contraints et la capacité de pénétration. De plus, la quasi-totalité des racines latérales n'ont pas réussi à pénétrer la ZR. A l'échelle de la racine principale, nous avons constaté une faible corrélation mais significative corrélation entre l'augmentation du diamètre apical de la racine principale (entre les deux modalités) et la capacité de pénétration des espèces ($r=0,54^*$). En fait, les espèces qui n'ont pas réussi à pénétrer la couche indurée ont eu tendance à diminuer leur diamètre apical racinaire. Les espèces qui ont pénétré la couche indurée présentaient, lors de l'excavation, des diamètres identiques à ceux des témoins.

4.1.4. Teneur en matière sèche

Nous constatons aussi que la RDMC a tendance à augmenter en présence de la couche indurée. Une forte teneur en matière sèche pourrait s'expliquer, par un relatif dessèchement des racines. Cette hypothèse ne nous semble pas plausible car les plantes n'ont pas subi de contraintes hydriques durant leur croissance et elles ont été maintenues dans l'eau durant le prélèvement. La teneur en matière sèche reflète la densité des tissus (Birouste et al. 2014) et la teneur en lignine des cellules (Prieto et al. 2015) et donc la rigidité des cellules liée notamment à des parois cellulaires plus épaisses. L'augmentation de la RDMC pourrait aussi être une réponse au stress. Quelques auteurs indiquent que la lignification des cellules est une réponse à d'autres stress tel qu'un stress salin chez le soja (Christensen et al. 1998; Neves et al. 2010).

4.2. Le comportement des racines face à la RP.

4.2.1. LA RP, une contrainte importante en soi

Comme nous venons de le voir, la présence d'une ZR affecte le développement des racines des espèces herbacées. Dans notre étude, les autres paramètres du sol ne diffèrent pas entre les deux modalités. Le ralentissement et l'arrêt des racines dues à la zone de résistance prouvent que la RP, en elle-même, est bien une contrainte (d'ordre mécanique) du sol qui affecte le développement des racines. Ce type d'expérimentation isole la contrainte, permet de lever le doute et de ne pas confondre son effet avec celui d'autres paramètres du sol qui accompagnent généralement le compactage (régime hydrique, disponibilité en oxygène).

Dans notre étude, la RP subit par les racines est relativement faible en valeur (moins d'1 MPa) en comparaison à ce que l'on peut rencontrer dans les champs. D'après les auteurs

ayant étudié la RP en plein champ, la valeur de résistance problématique pour les plantes s'élève à 2-3 MPa (Materechera et al. 1991; Nawaz et al. 2013; Whalley et al. 2006). Même si un sol présente une valeur de RP élevée, l'hétérogénéité et la porosité du sol peut permettre tout de même la croissance des racines (Dexter 1988). Il convient de noter que la valeur de RP que nous avons observée dans notre expérimentation était bien continue, sans porosité, et insérée dans un substrat meuble par ailleurs. Cette faible RP a tout de même bloqué les racines principales de 8 espèces sur les 20. Seulement 3 espèces ont réussi à faire pénétrer toutes leurs racines principales. La quasi-totalité des racines latérales n'ont pas réussi à pénétrer la ZR. Nous voyons ainsi que dans de telles conditions, il suffit de valeurs relativement basses de RP pour faire obstacle ou ralentir les racines. Les valeurs absolues de RP ont un effet probablement très variable suivant les conditions dans lesquelles elles sont exercées.

4.2.2. La perception de la contrainte

Pour une même valeur de RP, la perception de la contrainte est différente d'une espèce à une autre.

- Soit la contrainte est « faible » ou « négligeable » pour la racine. C'est-à-dire que la pression perçue (ou le poids à déplacer) est inférieure à la pression de la racine. Alors la racine est capable de pousser cet élément. La racine s'allonge, même faiblement. C'est le cas, par exemple, de *Lsat*. La contrainte n'a pas eu beaucoup de répercussion sur le développement de cette espèce.
- Soit la contrainte est « importante ». C'est-à-dire que la pression perçue est supérieure ou égale à la pression de la racine ; alors la racine ne peut pousser cet élément. Cela tend à l'empêcher de s'allonger. Pourtant la racine continue, autant qu'elle peut, sa division cellulaire bien que l'extrémité racinaire soit dans la ZR.
 - Soit nous observons une flexion au niveau de cette zone de division cellulaire qui va prendre une forme de coude. Ce coude peut finalement permettre à la pointe de se dégager de la zone qui la bloque et de reprendre sa croissance dans une autre direction.

Dans notre expérimentation, grâce à la présence de billes d'argiles dans la couche indurée, nous avons fait en sorte d'inciter la racine à pénétrer la ZR et à ne pas couder. Nous n'avons donc pas observé ce type de réponse au niveau des racines principales.
 - Soit la pointe est véritablement bloquée dans la ZR. La racine ne peut couder ou fléchir. Nous observerons globalement un arrêt de la croissance racinaire. C'est le cas

de Bpho. Pour cette espèce, la contrainte a aussi conduit à de nombreuses réponses : augmentation de la ramification secondaire, etc.

D'autre part, si la valeur de la RP est supérieure (ex. 3 MPa), il est fort probable que des espèces, telles que Lsat, ressentent alors la contrainte et développent à leur tour des réponses face à cette contrainte.

4.2.3. Quels comportements dans quel cas ?

Dans notre expérimentation, nous avons pu constater que certaines réponses étaient communes à toutes les espèces mais avec des variations d'amplitude :

- Ralentissement du taux de croissance
- Augmentation du diamètre des racines rencontrant la contrainte
- Augmentation de la teneur en matière sèche du système racinaire

D'autres comportements semblent au contraire dépendre des espèces et de leur capacité à pénétrer la couche de RP.

- Modification de la densité de ramification

A partir de ces variations, nous pouvons esquisser une typologie simple (Figure 52 et Tableau 8).

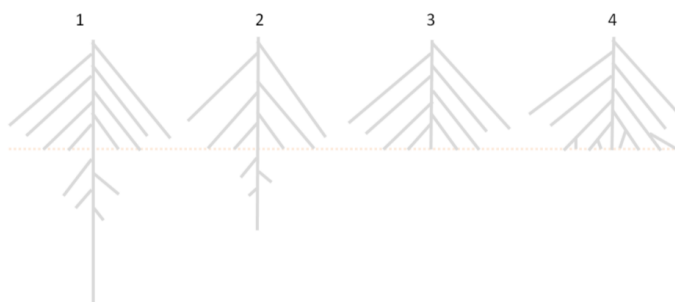


Figure 52: Typologie des comportements des systèmes racinaires face à une ZR.

Les comportements du système racinaire sont liés au succès de la racine principale. Par exemple, nous retrouvons l'augmentation de la densité de ramification des racines secondaires uniquement chez les espèces n'ayant pas réussi à pénétrer la couche indurée. Les comportements sont aussi liés à des facteurs intrinsèques. Bper qui n'a pas réussi à traverser la couche indurée et qui présente le plus petit diamètre apical montre pour autant une tendance à la diminution de la densité de ramification.

Tableau 8: Les types de comportements racinaires face à une ZR

Type	Description	Espèces modèles
1	La racine principale passe la ZR Taux de croissance moyen pas affecté Densité de ramification pas affectée	Lsat, Bbit
2	La racine principale passe la ZR Taux de croissance moyen diminué Densité de ramification diminuée	Tpra, Faru, Msyl
3	La racine principale ne passe pas la ZR Taux de croissance moyen très fortement diminué Densité de ramification pas ou peu diminuée	Amil, Lvul, Bper
4	La racine principale ne passe pas la ZR Taux de croissance moyen très fortement diminué Densité de ramification augmentée	Dglo, Slat, Bpho

4.3. Traits discriminants la capacité des racines à pénétrer la ZR.

Nous observons des différences de comportements entre les espèces et nous essayons de trouver des traits permettant de prévoir la capacité de leurs racines à pénétrer des zones de résistance.

4.3.1. Diamètre et vitesse de croissance

Nous constatons que quelques traits sont bien corrélés à la capacité de pénétration : La teneur en matière sèche des racines, le taux de croissance racinaire et le diamètre apical.

La corrélation positive entre la capacité de pénétration et le diamètre apical des racines confirme notre hypothèse de départ. Des observations similaires ont été réalisées par des auteurs sur d'autres espèces et dans d'autres conditions (Clark and Barraclough 1999; Clark et al. 2008; Kubo et al. 2004; Materechera et al. 1992; Materechera et al. 1991; Yu et al. 1995; Zheng et al. 2000).

Certains auteurs ont déjà tenté d'expliquer le lien entre le diamètre racinaire et la capacité de pénétration. Mais ce lien n'est pas si évident. En 1992, Materechera (1992) proposa 3 hypothèses :

- Les grosses racines ont de plus grandes résistances à couder comme l'a démontré Whiteley (1982). Dans notre étude, l'introduction de billes d'argile dans la couche indurée a empêché les racines de couder et les a incités à pénétrer la couche indurée.
- Les grosses racines ont une plus grande pression axiale (Misra et al. 1986). Pourtant Clark et Barraclough (1999) indiquent que la pression de croissance (au niveau de la

partie cylindrique de la racine) est ni corrélé à la capacité de pénétration, ni au diamètre des racines, bien qu'une pression minimale soit nécessaire.

- L'expansion des grosses racines soulagent la contrainte au niveau de la pointe en affaiblissant le sol devant la pointe qui s'avance (Clark and Barraclough 1999).

Le taux de croissance racinaire est aussi bien corrélé à la capacité de pénétration. D'ailleurs, quelques auteurs ont déjà noté cette corrélation entre la capacité de croissance des plantes et leur capacité de pénétration (Kubo et al. 2004; Nhan et al. 2006). Par exemple, Kubo (2004) mentionne la corrélation entre la capacité de pénétration (dans des couches de cire) et la hauteur des plantes (au sein de 24 génotypes de blé). Nhan (2006) indique que les génotypes de riz (sur 30 étudiées) qui ont les racines les plus longues ont de meilleures capacités à pénétrer, indépendamment de leur âge.

Il est cohérent de trouver le diamètre et le taux de croissance de racines corrélés à la capacité de pénétration et cela conforte nos hypothèses de départ. Le diamètre racinaire est un élément-clé de la capacité à pénétrer la couche indurée grâce à la forme en pointe de l'apex. Comme le mentionne des auteurs (Clark and Barraclough 1999), la pression au sein des racines (estimée au niveau cylindrique) n'est pas responsable de la capacité à pénétrer une ZR car celle-ci est identique entre des plantes de capacités différentes. Cependant, une racine plus large présente une force plus importante ($F=P*S$). Grâce à la forme pointue de l'apex, à son extrémité la force se concentre sur une très petite surface, d'où une pression localement et nettement supérieure à celle trouvée dans la zone cylindrique (comme lorsqu'on diminue le diamètre du tuyau, la pression de l'eau augmente). C'est cette pression qui permet à la racine de pénétrer la ZR. Concernant le taux de croissance, plus une racine pousse vite, plus elle peut pousser fort. De plus, le taux de croissance d'une racine est corrélé à son propre diamètre au sein d'espèces (maïs, chêne, bananier) (Cahn et al. 1989; Lecompte et al. 2001; Pages 1995; Pages et al. 2010). Nos données montrent que cette corrélation est présente à travers les espèces herbacées ($r=0,65^*$). Par contre, parmi les 20 espèces, une espèce fait exception à la règle. Elle ne semble pas suivre ces corrélations. Acep, une monocotylédone bulbeuse, ne passe pas bien la ZR malgré son diamètre important (0.6 mm). Cette espèce a aussi un taux de croissance faible malgré son diamètre imposant. Les espèces bulbeuses ont-elles des particularités dans leur croissance racinaire ?

4.3.2. La teneur en matière sèche pourrait prédire la capacité de pénétration

Nous observons qu'en présence d'une ZR, la teneur en matière sèche du système racinaire a tendance à augmenter. De plus, la capacité de pénétration des espèces est liée à la teneur en matière sèche du système racinaire. Les espèces dont les racines réussissent à passer la ZR ont des RDMC faibles, tandis que les espèces dont les racines n'ont pas réussi à

passer la ZR ont des RDMC élevées. Ce sont de nouveaux éléments, la littérature ne mentionne pas la RDMC comme trait prédictif de la capacité de pénétration des espèces.

Cependant, la RDMC un trait majeur de la prédiction des stratégies des espèces (Hummel et al. 2007). Comme nous l'avons rappelé précédemment, la RDMC représente la densité des tissus (Birouste et al. 2014), la teneur en lignine (Prieto et al. 2015) et la rigidité des cellules. En effet, nous avons constaté une corrélation entre la teneur en matière sèche des racines et la contrainte que celles-ci peut subir. Plus la teneur en matière sèche est élevée, plus la racine peut supporter une traction. Ceci reflète la résistance de la racine à un effort physique et sa solidité. Cependant, nous constatons que les espèces dont la RDMC est élevée ont eu plus de difficultés à pénétrer une ZR.

Il a longtemps été affirmé que la lignification des cellules commençait après l'allongement des cellules (Macheix et al. 2005) et n'affectait pas la croissance des racines. Cependant, certains auteurs expliquent que lignification pourrait commencer plus tôt, avant que les cellules ne s'allongent et affecterait la croissance des racines en bloquant l'élongation des cellules (Macheix et al. 2005; Neves et al. 2010).

Une autre hypothèse probable pour expliquer nos observations est que la RDMC augmente au cours du temps. La RDMC diffère entre les espèces à cause de leur âge lors de l'excavation. Il y a une corrélation entre la RDMC, la croissance racinaire et la capacité de pénétration. Les espèces qui pénètrent la ZR sont rapides et étaient plus jeunes que les autres lors de l'excavation. Pour approfondir cette hypothèse, l'évolution de la RDMC dans le temps devrait être étudiée.

5. Conclusion

A travers notre expérimentation, nous avons étudié la capacité de pénétration des espèces. Nous avons pu mettre en avant les comportements des racines subissant une résistance à la pénétration. Sur une diversité d'espèces, nous retrouvons et généralisons les résultats obtenus par d'autres chercheurs tels que la diminution du taux de croissance ou l'augmentation du diamètre des racines au niveau de la contrainte.

Nous avons aussi pu esquisser une typologie de comportement en reprenant les réponses des systèmes racinaires pour leur ramification et leur capacité à pénétrer la couche indurée. Cette typologie nous montre que les comportements des espèces dépendent de l'intensité de résistance qu'elles perçoivent et d'autres facteurs intrinsèques à découvrir.

Concernant les traits à utiliser pour identifier le potentiel des espèces à pénétrer les couches indurées, la tension que peut supporter la racine n'est pas un bon trait car il n'est pas corrélé à la capacité de pénétration des espèces. Nous retrouvons par contre le diamètre

Chapitre II : Réponses des systèmes racinaires à la résistance à la pénétration

apical des racines et leur taux de croissance, ainsi que la teneur en matière sèche du système racinaire avec une corrélation négative.

Cette expérimentation nous interpelle sur l'effet de cette contrainte sur la durée de développement des primordia. Cette étude soulève aussi des questions à approfondir quant à la dynamique de reprise de vitesse suite à la traversée d'une ZR et surtout des questions quant au rôle de la teneur en matière sèche dans la capacité des espèces à pénétrer les ZR.

**CHAPITRE III REPONSES DES SYSTEMES
RACINAIRES A LA POROSITE GROSSIERE**

1. Introduction

La porosité du sol est primordiale au développement des plantes (Passioura 2002; Stirzaker et al. 1996; Volkmar and Entz 1995; Wiersum 1957). Hakansson et Lipiec (2000) rappelaient la nécessité pour les racines d'avoir au moins 10% d'air dans les pores du sol. Les pores sont le lieu de réserve de l'eau et de l'air indispensables pour les racines.

Les sols classiques, comme ceux de la grande majorité des terrains agricoles, sont constitués de particules fines de différents diamètres (de 0,1 μm à 2mm). Bien qu'ils soient tous constitués de particules fines, la texture et la structure de ces sols peuvent varier selon la nature de ces particules (argile, limon, sable) et leur agencement en agrégats. Dans ces sols, la distribution du diamètre des pores est complexe. Elle dépend à la fois de la texture, de la structure et de l'activité biologique du sol. La porosité texturale correspond aux petits pores entre les particules élémentaires (de 0,03 μm à 0,5 mm de diamètre environ). La porosité structurale concerne l'ensemble des pores entre les agrégats (de quelques micromètres à 5 mm environ). Il existe aussi les biopores qui peuvent avoir des diamètres élevés comme ceux créés par les vers de terre (4 mm environ) et les racines des cultures précédentes (moins d'1 ou 2 mm pour la plupart). L'essentiel des références dont nous disposons sur la croissance racinaire a été obtenue dans ces sols utilisés par l'agriculture et l'horticulture.

Néanmoins, il existe d'autres sols qui peuvent comporter des particules élémentaires de taille plus importante (de 2 mm à quelques centimètres) comme des graviers, des cailloux. On trouve ces sols, par exemple, au niveau de carrières désaffectées mais aussi dans des sites naturels d'éboulis. Ces sols peuvent en outre être peu ou pas associés à des particules fines. Ces sols nécessitent d'être végétalisés, afin d'être valorisés, embellis mais surtout afin d'améliorer leur stabilité. A la différence des sols classiques, dans ces sols remaniés les racines pousseront entre de grosses particules avec un environnement particulier. En effet, les particules étant plus grosses, les pores seront aussi plus grossiers (Dexter and Hewitt 1978; Nimmo 2004; Perret et al. 1999; Roozbahani et al. 2013; Rouault and Assouline 1998) et plus interconnectés (Brown et al. 1996; Katuwal et al. 2015). Ainsi, l'eau y sera moins retenue et le flux hydrique ou le flux d'air sera plus important (Akay and Fox 2007; da Silva et al. 2004; Dexter 2004; Pagliai and Denobili 1993).

Plusieurs auteurs ont étudié l'effet et l'importance de la porosité sur le développement des racines dans les sols classiques. Ces études ont porté sur la porosité texturale (Haling et al. 2014), la porosité structurale (Hatano et al. 1988; Stewart et al. 1999; Valentine et al. 2012), les biopores voire des pores artificiels (Stirzaker and Passioura 1996; Volkmar and Entz 1995). L'ensemble de ces études montre le rôle primordial de la taille des pores sur le développement des racines plutôt que le type de porosité (texturale, structurale, etc.). Une

trop faible quantité de gros pores (de taille supérieure à 0,5 mm), qu'ils soient structuraux ou biologiques, limite la croissance des racines (Hatano et al. 1988; Volkmar and Entz 1995). Les gros pores dans le sol permettent aux racines de croître sans résistance mécanique (Perret et al. 1999; Stirzaker et al. 1996; Valentine et al. 2012). Wiersum (1957) indiquait que les espèces pouvaient uniquement pénétrer des pores dont le diamètre est supérieur à celui des racines. Toutefois, les données de son article semblent indiquer que certaines espèces peuvent pénétrer des diamètres légèrement inférieurs.

Les racines poussent principalement dans ou à proximité des pores grossiers (Haling et al. 2011; Stewart et al. 1999; Stirzaker et al. 1996). Les racines préfèrent se développer à proximité d'agrégats plutôt qu'au milieu des pores (Schoonderbeek and Schoute 1994). Cependant, Haling (2014) affirme que lorsque la taille des pores augmente de 1 à 4 mm due à une augmentation de la taille des particules de sable grossier, la croissance racinaire de l'orge diminue. Déjà, les études menées par Miller et ses collègues (Alexander and Miller 1991; Donald et al. 1987) sur des agrégats de différentes tailles avaient montré que des plants de maïs dans des pots remplis d'agrégats de grosse taille (jusqu'à 8 mm) se développaient moins bien que dans des pots remplis d'agrégats de petite taille (inférieurs à 0,5 mm). Bien que la présence de gros pores soit indispensable pour le développement des racines, il semblerait que des pores trop grossiers (plus d'un ou 2 mm) et en grande quantité limitent la croissance racinaire. Cette dimension de pores peut être présente dans les sols remaniés à base de graviers ou de cailloux.

Quelques articles se sont intéressés à l'effet de la présence de graviers dans le sol sur le développement des plantes. En présence d'une proportion importante de graviers dans un substrat de pépinière, certaines conifères se développent mieux (Tripepi and George 2005) mais pour d'autres espèces (Sorghum et Maïs), la croissance est moins bonne lorsque la concentration en graviers est importante dans le substrat agricole (Babalola and Lal 1977a; Grewal et al. 1984; Hamza et al. 2007; Unger 1971; Vine et al. 1981). Au niveau de la taille des graviers, Babalola (1977b) indiquait que, lorsque les graviers sont gros, la croissance du Maïs est moins limitée. Ces études montrent l'effet de la présence de graviers dans le sol comme obstacle à la croissance des plantes. Elles n'étudient pas l'effet des pores grossiers présents dans un lit de graviers (sans particules fines entre les graviers). Quelles seront les effets de ces pores très grossiers sur les racines ? La croissance racinaire sera-t-elle limitée comme pourraient le laisser penser les travaux de Haling (2014) ? Comment cette porosité grossière pourrait-elle affecter les racines ?

Dans une couche constituée uniquement de particules grossières, nous avons précédemment indiqué que la racine se trouve dans des pores grossiers, remplis principalement d'air. De plus, la racine aura des surfaces de contact limitées avec la phase

solide du sol (Brown et al. 1996). Quelques articles mentionnent l'importance du contact des organes souterrains des plantes (semences et racines) avec la phase solide du sol, les particules du sol (Vannoordwijk et al. 1992; Vannoordwijk et al. 1993; Veen et al. 1992). Les solides sont les supports qui retiennent l'eau et les solutés indispensables pour les racines. Plus les solides sont gros (au niveau des particules ou des agrégats), plus le contact avec les organes souterrains des plantes est faible (Brown et al. 1996; Schmidt et al. 2012) et est limitant pour leur développement (Hakansson and Lipiec 2000).

De plus, la présence d'air autour des racines peut avoir un effet sur le développement des racines. Un article mentionne l'effet d'une porosité fortement remplie en oxygène (Liang et al. 1996) sur les racines. Cette étude met en avant que plus la porosité remplie en air est importante, plus la densité de ramification augmente mais que ces racines sont plus courtes. De plus, Liang et Zhang (1996) ont montré que la teneur en oxygène dans l'air du sol participe à l'initiation de racines latérales. D'un autre point de vue, des pépinéristes ont observé l'effet de la présence d'air autour des racines (Argillier et al. 1991). Au niveau des trous des pots, les racines en contact avec l'air arrêtent spontanément leur croissance (autocernage).

Nous constatons un manque évident de littérature concernant le développement de racines poussant dans un système à larges pores, en particulier concernant les espèces herbacées. Or les espèces herbacées sont les premières espèces à coloniser le sol et donc les premières confrontées aux contraintes de porosité grossière. C'est pourquoi nous avons décidé d'étudier cette contrainte afin de schématiser son action sur les racines. Dans un système de pores très grossiers, une racine se trouvera fortement en contact avec l'air et aura peu de contact avec la phase solide du sol. D'après la littérature, nous pensons que ces conditions risquent de diminuer la croissance des racines mais que des stratégies d'adaptation pourraient être mises en place (augmentation de la densité de ramification, modification du développement de poils absorbants, par exemple).

Afin de vérifier cela, l'expérimentation consistera à faire pousser une diversité d'espèces herbacées dans des conditions de porosités différenciées présentant un gradient de taille de pores. Nous observerons l'effet de la contrainte sur les systèmes racinaires. Nous comparerons les réponses et stratégies d'adaptation des racines et tenterons de mettre en avant des traits prédictifs de ces réponses.

2. Matériel et Méthodes

2.1. Les espèces

Douze espèces de plantes herbacées ont été choisies (Tableau 9) afin de représenter une gamme variée de diamètre racinaire d'après mes observations personnelles. *Noccea caerulescens* a eu des soucis de croissance. Onze espèces ont donc été étudiées.

Tableau 9: Liste des 12 espèces étudiées avec leur famille, leur abréviation

Espèce	Famille	Abréviation
<i>Festuca rubra</i> (L.)	Poaceae	Frub
<i>Plantago lanceolata</i> (L.)	Plantaginaceae	Plan
<i>Brachypodium phoenicoides</i> (L.)	Poaceae	Bpho
<i>Achillea millefolium</i> (L.)	Asteraceae	Amil
<i>Trifolium pratense</i> (L.)	Fabaceae	Tpra
<i>Pilosella officinarum</i> (Schultz & Sch.Bip)	Asteraceae	Poff
<i>Noccea caerulescens</i> (Presl & Presl)	Brassicaceae	Ncae
<i>Bromopsis erecta</i> (Huds)	Poaceae	Bere
<i>Lathyrus sativus</i> (L.)	Fabaceae	Lsat
<i>Lupinus angustifolius</i> (L.)	Fabaceae	Lang
<i>Silene latifolia</i> (Poir.)	Caryophyllaceae	Slat
<i>Pisum sativum</i> (L.) Kayanne	Fabaceae	Psat

Nomenclature selon Tela Botanica.

2.2. Le système de culture

Nous avons fait pousser les plantes dans des pots, qui sont des tubes en PVC de 32 cm de hauteur pour un diamètre interne de 9,5 cm. Le fond du pot est en plastique transparent afin de pouvoir visualiser quand les racines atteignent le fond.

Chaque pot présente 2 étages : dans la partie supérieure sur 10 cm se trouve du substrat identique pour chaque modalité, c'est la zone sans contrainte ; dans la partie inférieure sur 20 cm se trouve la zone de contrainte (Figure 53). Le substrat de la partie supérieure est un mélange de sépiolite et de terreau (3 L pour 2 L). Ce substrat a été choisi car il permet une très bonne croissance des plantes et facilite la séparation du système racinaire des particules de substrat.

La solution nutritive était du Liquoplant Bleu (Entreprise Plantin basée à Courthezon en France) dilué avec de l'eau distillée. 1 Litre de solution nutritive contient 0.12g d'azote,

0.24g de P₂O₅, 0.12g de K₂O et des oligo-éléments. En début d'expérimentation, le substrat est humidifié à la capacité au champ, soit environ 2 L de solution pour 5 L de substrat.

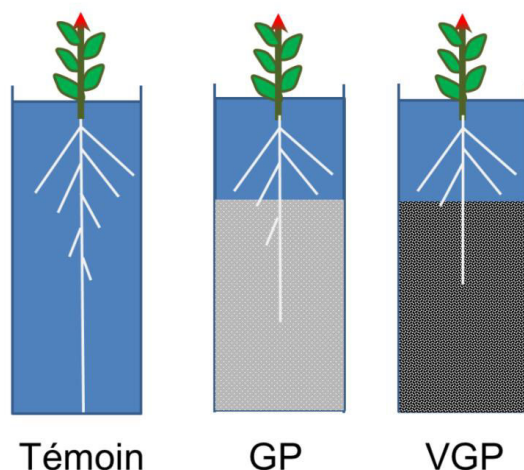


Figure 53: Dispositif expérimental (en bleu le substrat de référence, en gris la zone de porosité grossière, en noir la zone de porosité très grossière)

2.3. Les modalités

Nous avons étudié 3 modalités de porosités différentes matérialisées par des granulométries différentes (Figure 53):

- Une modalité témoin avec une porosité usuelle utilisant le même substrat qu'en partie supérieure (2 pots par espèce).
- Une modalité « porosité grossière » (GP) (3 pots par espèce) formée par des billes d'argile expansée (Argile expansée, Laterlite, Chasselay, France) de porosité 2-4 mm.
- Une modalité « porosité très grossière » (VGP) (3 pots par espèce) formée par des billes d'argile expansée (Billes d'argile, Castorama, Lille, France) de porosité 10-16 mm.

Dans la modalité témoin, la porosité apparente est de 60% (Tableau 10). A la capacité au champ, cette modalité retient beaucoup d'eau, 0.73 g d'eau par g de substrat. C'est à dire que 50% du volume est rempli par de l'eau. Dans la modalité GP et VGP la porosité est plus faible, respectivement 43 et 45%. De plus, la capacité au champ, est seulement de 0.26 et 0.18 g .g⁻¹, respectivement. C'est-à-dire que seulement 13 et 8% (respectivement) du lit de grains est rempli par de l'eau. Ainsi, les modalités GP et VGP présentent une faible rétention en eau et une grande présence d'air autour des racines. La taille des pores entre les particules varie de 1/10 à 12/10 de la taille des particules, la taille moyenne des pores étant de 2 à 3/10. Dans la modalité GP, le diamètre des pores est en moyenne de 0,4 mm contre 2 mm dans la modalité VGP. La différence majeure entre la modalité GP et VGP est que dans la modalité

Chapitre III : Réponses des systèmes racinaires à la porosité grossière

VGP, les racines auront beaucoup moins de contact avec les particules (et la pellicule d'eau autour) (voir ci-dessous).

Tableau 10: Caractéristiques du lit de contrainte (valeurs extrêmes entre parenthèses)

Modalité	VGP	GP	Témoin
	Billes d'argile expansée	Billes d'argile expansée	Terreau et sépiolite
Gamme de diamètres des grains	10-16 mm	2-4 mm	0.6 mm – 1.3 mm (sépiolite) & agrégats de terreau
Diamètre moyen	12.7 mm	3.2 mm	
Diamètre des pores inter-grains	2-3 mm (1-18 mm)	0,4 mm (0,1-4 mm)	
Densités			
Densité apparente (g/ml)	0,44	0,49	0,68
Densité réelle (g/mL)	0,81	0,86	1,70
Proportion de solides et de pores			
Solides (% vol)	55%	57%	40%
Pores apparents (% vol)	45%	43%	60%
Teneurs à la capacité au champ			
Humidité massique après 48h (g.g-1)	0,18	0,26	0,73
Teneur en matière sèche (% vol)	55%	57%	40%
Teneur en eau (% vol)	8%	13%	50%
Teneur en air (% vol)	37%	30%	10%
Porosité remplie en air et eau			
Porosité remplie en eau (% vol)	18%	30%	83%
Porosité remplie en air (% vol)	82%	70%	17%

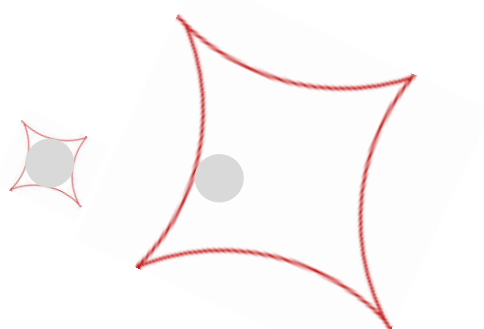


Figure 54: Représentation de la taille d'une racine (de 0,4 mm) par rapport la taille des pores dans la modalité GP (0,4mm) à gauche et VGP (2 mm) à droite.

2.4. Les conditions expérimentales

L'expérimentation a été menée dans un phytotron avec des températures jour/nuit de 22°C/ 18°C et une photopériode de 14 h (6h-20h). Le rayonnement est de 400 $\mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$. Les pots ont été placés de manière aléatoire sur une table.

2.5. Mise en place des plantes

Les semences ont germé à l'obscurité sur un papier de germination humide dans des boîtes de Pétri. Juste après l'apparition des radicules, nous avons repiqué 6 graines par pot. Ces graines ont été recouvertes d'une fine couche de 5 mm de terreau et nous avons pulvérisé 10 ml d'eau en surface. Les pots ont été couverts d'un film plastique percé pour limiter l'évaporation de surface. Ce film a été retiré au fur et à mesure que les plantes ont levé, et le substrat a été alors recouvert d'une couche de (10 mm) de grains de quartz.

Tout au long de l'expérimentation, les plantes ont été arrosées tous les jours avec de l'eau déminéralisée afin de compenser l'évapotranspiration (mesurée par pesée). De plus, nous avons apporté 10 ml de solution nutritive toutes les 3 semaines.

2.6. Excavation

L'excavation commençait pour chaque espèce quand ses plantes témoins atteignaient le fond du pot. Un des pots témoins de l'espèce était alors excavé et les autres pots les jours suivants. Pour ce faire, nous enlevions le quartz et le fond du pot. Dans une baignoire d'eau, les pots témoins étaient placés horizontalement afin de faciliter la séparation des racines grâce à un lavage doux. Les pots avec des billes d'argiles étaient légèrement inclinés afin de laisser glisser les billes d'argiles.

Dans chaque pot, les 3 plantes les plus développées ont fait l'objet de mesures. Partie aérienne et partie racinaire ont été séparées. Les systèmes racinaires étaient démêlés et nettoyés avec des pinceaux dans une bassine d'eau avec un peu de savon liquide. Ils étaient ensuite étalés dans des boîtes transparentes avec un fond d'eau. Après la séparation des systèmes racinaires, il fut parfois nécessaire de scinder le système racinaire en plusieurs parties afin de faciliter l'étalement des racines et réaliser de meilleures images (voir ci-dessous).

Les plantes ont été ensuite scannées avec un Scanner (Epson Perfection V700). Pour les systèmes racinaires, nous avons utilisé le mode transparence avec une résolution de 1200 dpi et pour le système aérien une résolution de 600 dpi en mode opaque.

Les racines sorties de la boîte transparente ont été essorées pendant une dizaine de seconde dans une centrifugeuse avant pesée immédiate de leur masse fraîche. Les parties aériennes et racinaires ont été mises à l'étuve à 70°C pendant 48h avant de peser leur masse sèche.

2.7. Scan des racines

Nous avons mesuré sur les images les paramètres étudiés grâce au logiciel Image J. Plus précisément, nous avons mesuré sur un échantillon de racines leur longueur ainsi que divers paramètres racinaires (voir ci-dessous). Sur les espèces pivotantes, nous avons échantillonné le pivot, l'unique racine principale. Chez les espèces à système fasciculé, nous avons échantillonné une racine principale ayant rencontré la zone de contrainte.

Les paramètres racinaires étudiés sont

- Le taux de croissance des racines principales ($\text{mm} \cdot \text{jr}^{-1}$), la longueur de racines divisées par l'âge des racines.
- La LZANR, Longueur de la Zone Apicale Non Ramifiée. Elle est mesurée depuis l'apex jusqu'à la racine latérale la plus distale mesurant au moins 0.5 mm (Lecompte et al. 2001).
- La durée de développement des primordia (ddp). Elle se calcule par la LZANR divisée par le taux de croissance.
- Le diamètre apical des racines principales, à 1-5 mm de la pointe, là où les racines deviennent cylindriques
- La densité de ramification. Il s'agit du nombre moyen de racines latérales par unité de longueur sur un tronçon de racine principale. Elle a été calculée dans les deux zones du pot : dans le substrat supérieur (sur les 4 cm au-dessus de la zone de contrainte), dans la zone de contrainte (dans les 4 cm supérieurs de la zone de contrainte).

- La longueur des racines latérales les plus longues. C'est la moyenne des 3 racines les plus longues échantillonnées sur les 3 zones tronçons le long de la racine principale, le tronçon proximal, intermédiaire et distal. Le tronçon proximal correspond aux 5 cm supérieur de la racine, juste sous le collet. Les racines latérales proximales se situent dans la zone non contrainte. Le tronçon intermédiaire correspond à la partie racinaire à 10 -15 cm de profondeur. Les racines latérales intermédiaires se situent dans la zone supérieure de la contrainte. Le tronçon distal correspond à la partie racinaire sur les 4 cm au-dessus de la LZANR. Parfois, les tronçons intermédiaires et distaux ont pu se recouvrir quand la croissance a été faible en zone contrainte. Dans ce cas, les mesures ont été prises en compte dans les deux tronçons.
- Le diamètre apical des racines latérales les plus grosses. C'est la moyenne des 3 racines latérales les plus grosses échantillonnées sur les 3 tronçons de la racine principale : proximal, intermédiaire et distal.

2.8. Analyses de données

Les analyses de données ont été réalisées avec le logiciel R (R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Available from <http://www.R-project.org/>).

Nous avons comparé les échantillons entre les 3 modalités. Nous avons utilisé des tests non paramétriques par permutation (Ludbrook and Dudley 1998) car notre étude concerne de petits échantillons. Pour la comparaison des modalités, nous avons utilisé les racines qui n'ont pas été affectées par le fond du pot et qui ont le même âge. Les traits ont été mesurés sur le premier pot témoin excavé de chaque espèce.

Les lettres (a,b,c) sur les graphiques indiquent les différences significatives au seuil de 5%.

Nous avons réalisé une Analyse Factorielle Multiple et une classification hiérarchique sur composantes principales sur les réponses des espèces aux deux modalités GP et VGP afin de savoir si les espèces montraient des types de réponses différentes et si certains traits des espèces peuvent prédire la réponse des espèces à la contrainte.

Avant de présenter les résultats nous présentons les diverses méthodes de calcul des taux de croissance des racines.

Tableau 11: Valeurs moyennes (\pm écart-type) de biomasses

Modalité	C	GG	VGG
Espèce	Masse sèche aérienne (g)		
Amil	0,058 \pm 0,038	0,104 \pm 0,038	0,096 \pm 0,046
Bere	0,044 \pm 0,006 a	0,066 \pm 0,015 ab	0,068 \pm 0,010 b
Bpho	0,128 \pm 0,030	0,167 \pm 0,062	0,123 \pm 0,040
Frub	0,253 \pm 0,062	0,295 \pm 0,143	0,281 \pm 0,067
Lang	0,182 \pm 0,026	0,159 \pm 0,054	0,166 \pm 0,034
Lsat	0,104 \pm 0,013	0,125 \pm 0,016	0,128 \pm 0,027
Ncae	0,036 \pm 0,020	0,062 \pm 0,055	0,096 \pm 0,029
Plan	0,060 \pm 0,014	0,122 \pm 0,037	0,107 \pm 0,027
Poff	0,100 \pm 0,021 a	0,138 \pm 0,083 ab	0,194 \pm 0,063 b
Psat	0,281 \pm 0,021 a	0,209 \pm 0,014 b	0,198 \pm 0,026 b
Slat	0,342 \pm 0,071 a	0,224 \pm 0,052 b	0,217 \pm 0,060 b
Tpra	0,090 \pm 0,009	0,072 \pm 0,019	0,085 \pm 0,015
Espèce	Masse sèche racinaire (g)		
Amil	0,024 \pm 0,021	0,061 \pm 0,034	0,060 \pm 0,043
Bere	0,085 \pm 0,014	0,071 \pm 0,022	0,077 \pm 0,023
Bpho	0,077 \pm 0,022	0,096 \pm 0,027	0,085 \pm 0,031
Frub	0,156 \pm 0,067	0,229 \pm 0,148	0,205 \pm 0,063
Lang	0,116 \pm 0,026	0,135 \pm 0,055	0,133 \pm 0,034
Lsat	0,069 \pm 0,011	0,093 \pm 0,021	0,106 \pm 0,028
Ncae	0,019 \pm 0,011	0,028 \pm 0,026	0,055 \pm 0,025
Plan	0,016 \pm 0,004 a	0,079 \pm 0,039 b	0,057 \pm 0,016 b
Poff	0,049 \pm 0,017 a	0,080 \pm 0,060 ab	0,106 \pm 0,058 b
Psat	0,134 \pm 0,010	0,150 \pm 0,011	0,148 \pm 0,021
Slat	0,188 \pm 0,040 a	0,177 \pm 0,045 a	0,117 \pm 0,033 b
Tpra	0,061 \pm 0,015 a	0,082 \pm 0,022 ab	0,090 \pm 0,015 b

3. Calculs et relations

3.1. La vitesse moyenne et récente

Plusieurs méthodes sont utilisées pour estimer le taux de croissance des racines à partir de données architecturales.

3.1.1. Le taux de croissance moyen

La méthode la plus fréquente est le calcul du taux de croissance moyen en divisant la longueur d'une racine par son âge. Dans notre expérimentation, la vitesse moyenne prend en compte la vitesse dans la partie supérieure du pot, que l'on peut considérer comme sans contrainte et la vitesse dans la partie inférieure, dans la zone de contrainte.

$$V_{\text{moy}} = \frac{L}{\text{age}}$$

3.1.2. Le taux de croissance récent

Le taux de croissance (récent) peut être estimé par la LZANR divisée par la ddp. En effet, des chercheurs ont démontré que la LZANR était corrélée au taux de croissance (Pages and Pellerin 1994; Pages et al. 2010; Pellerin and Tabourel 1995; Schmidt et al. 2013) et que le coefficient de corrélation était constant dans diverses situations (Aguirrezabal and Tardieu 1996; Lecompte et al. 2001; Mollier and Pellerin 1999; Place et al. 2008) (variation de la densité du sol, de la nutrition, dans des conditions hydroponiques ou au champ). Ce coefficient correspond à la ddp, la durée de développement des primordia.

Dans notre expérimentation, nous faisons l'hypothèse que la zone de contrainte va modifier le taux de croissance de la racine. Afin d'estimer le taux de croissance récent dans la zone de contrainte, nous calculons tout d'abord la ddp grâce à la LZANR et au taux de croissance dans les conditions témoins (homogènes).

$$\text{ddp} = \frac{LZANR_c}{V_{\text{moy}_c}}$$

Puis nous estimons le taux de croissance récent dans les conditions de porosité grossière ($V_{\text{rec.GP}}$) grâce à cette ddp (constante) et à la LZANR dans les conditions de porosité grossière.

$$V_{\text{rec}_{GP}} = \frac{LZANR_{GP}}{\text{ddp}}$$

Nous pouvons aussi estimer le taux de croissance dans la zone de contrainte par une autre méthode que nous vous présentons dans le paragraphe suivant.

3.2. Estimation de la vitesse dans la zone contrainte

Dans notre étude, nous souhaitons connaître la vitesse des racines dans la zone de contrainte, V_{inf} pour les modalités GP et VGP (Exemple ici sur GP, Figure 55).

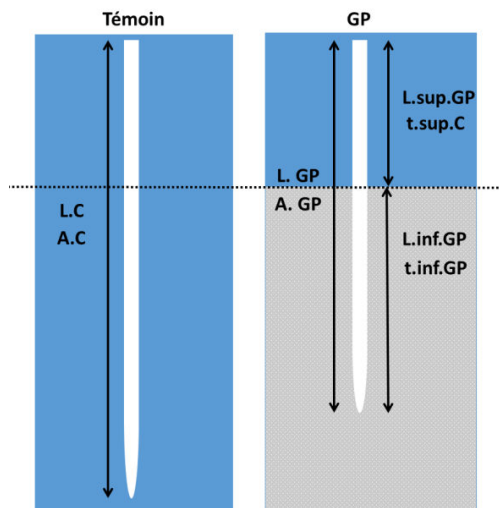


Figure 55: Longueurs et temps de croissance

Nous savons que

$$1| \quad V_{inf_{GP}} = \frac{L_{inf_{GP}}}{t_{inf_{GP}}} \quad (\text{car } = \frac{d}{t})$$

Et que

$$2| \quad L_{inf_{GP}} = L_{GP} - L_{sup_{GP}}$$

$$3| \quad t_{inf_{GP}} = A_{GP} - t_{sup_{GP}}$$

Pour l'équation 2, la partie supérieure du pot fait 100 mm. Nous savons donc que

$$4| \quad L_{sup_{GP}} = 100 \text{ mm}$$

Ainsi l'équation 2 devient

$$5| \quad L_{inf_{GP}} = L_{GP} - L_{sup_{GP}} = L_{GP} - 100$$

Pour l'équation 3, nous ne connaissons pas $t_{sup_{GP}}$, le temps nécessaire à la racine pour traverser la zone supérieure. Cependant, dans cette zone sans contrainte, nous pouvons considérer que la vitesse $V_{sup_{GP}}$ est identique à la vitesse moyenne d'une racine dans la modalité témoin, V_{moy_C} .

$$6| \quad V_{sup_{GP}} = V_{moy_C}$$

Avec

$$7| \quad V_{sup_{GP}} = \frac{L_{sup_{GP}}}{t_{sup_{GP}}}$$

Ainsi en reprenant les équations 7, 6 et 4.

$$8| \quad t_{sup_{GP}} = \frac{L_{sup_{GP}}}{V_{sup_{GP}}} = \frac{100}{V_{moy_C}}$$

Ainsi l'Equation 3 devient

$$9| \quad t_{inf_{GP}} = A_{GP} - t_{sup_{GP}} = A_{GP} - \frac{100}{V_{moy_C}}$$

En reprenant les équations 1, 5 et 9, nous sommes en mesure de calculer la vitesse d'une racine dans la zone de contrainte grâce à son âge, sa longueur et la vitesse moyenne dans la modalité témoin.

$$10| \quad V_{inf_{GP}} = \frac{L_{inf_{GP}}}{t_{inf_{GP}}} = \frac{L_{GP} - 100}{A_{GP} - \left(\frac{100}{V_{moy_C}}\right)}$$

3.3. Relation entre la vitesse moyenne et la vitesse en zone contrainte

Nous avons représenté la vitesse estimée dans la zone de contrainte (V_{inf}) en fonction de la vitesse moyenne (V_{moy}) (Figure 56). Nous constatons pour l'ensemble des espèces, que les points se trouvent sous la bissectrice. La vitesse estimée dans la zone de contrainte est inférieure à la vitesse moyenne. Ce qui est cohérent avec nos hypothèses. La vitesse diminue (V_{moy} et V_{inf}) lorsque la racine rentre dans la zone de porosité grossière.

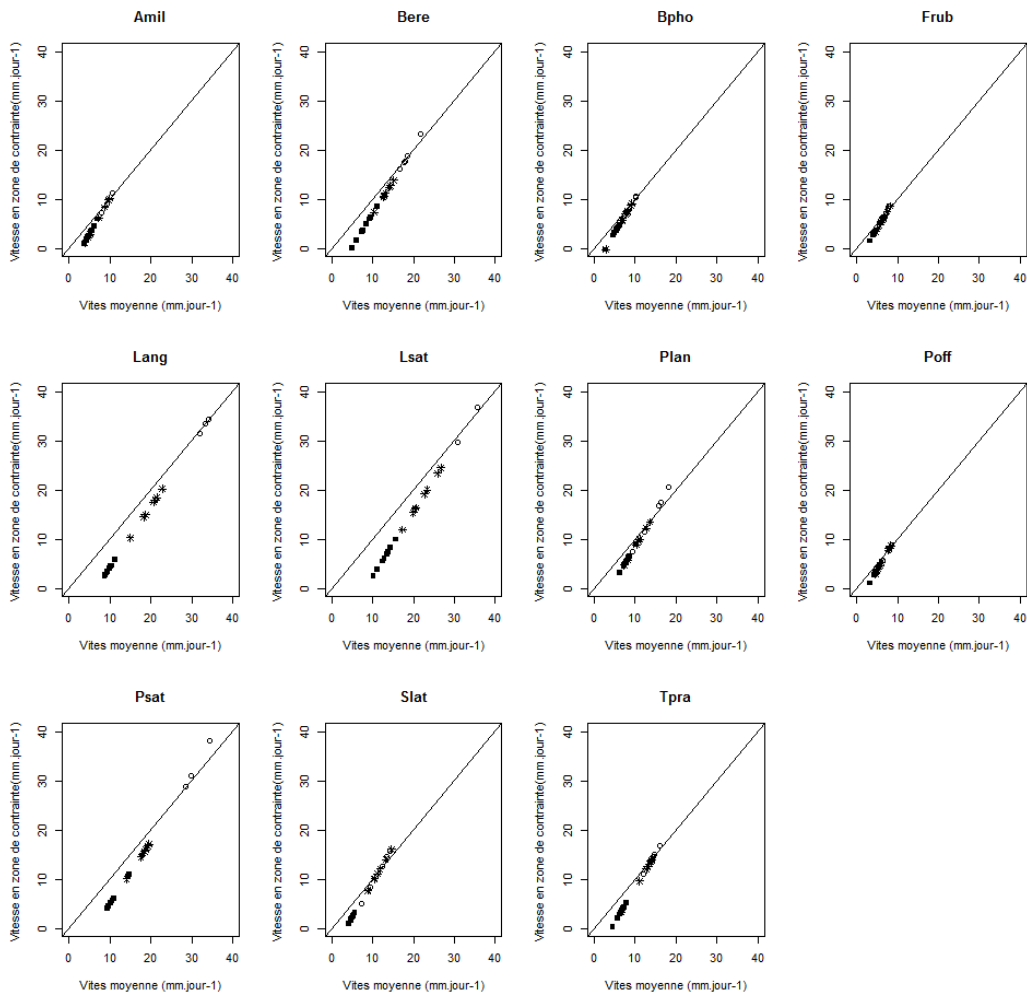


Figure 56 : Relation entre la vitesse moyenne racinaire et la vitesse racinaire estimée dans la zone de contrainte (Vin) selon l'espèce et avec la modalité témoin (cercles blancs), GP (étoiles noires) et VGP (carrés noirs)

3.4. Effet de la modalité sur le ratio LZANR/ Vitesse

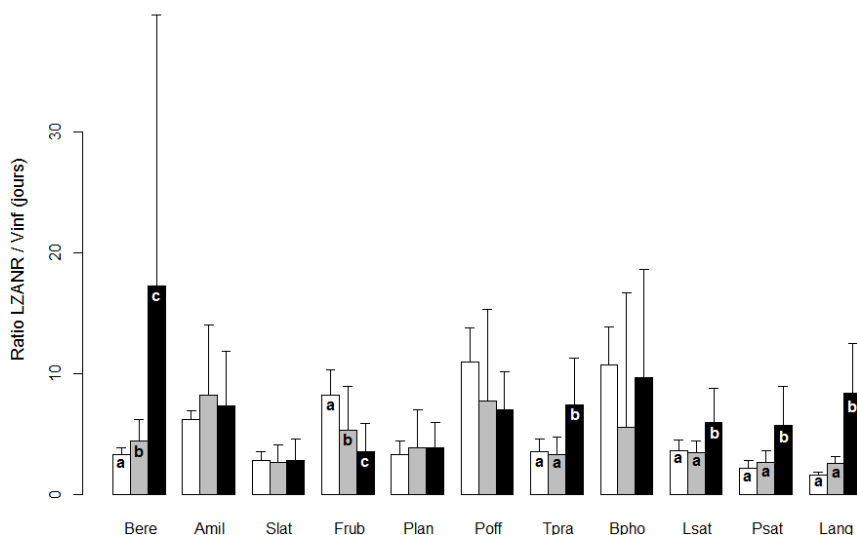


Figure 57 : Ratio entre la LZANR et la vitesse estimée dans la zone de contrainte (Vinf) selon l'espèce et la modalité : témoin (blanc), porosité grossière (gris), porosité très grossière (noir)

Nous avons représenté le ratio LZANR sur Vinf selon la modalité et l'espèce (Figure 57). Nous devrions retrouver la ddp considérée comme stable quelle que soit les conditions. D'après les auteurs (Aguirrezabal and Tardieu 1996; Lecompte et al. 2001; Mollier and Pellerin 1999; Place et al. 2008), nous devrions observer un ratio identique dans les diverses modalités. Ce n'est pas le cas dans notre étude pour 6 espèces sur 11. Pour Frub, nous observons une diminution du ratio. Ceci est cohérent car Vinf représente la vitesse dans la zone de contrainte et peut surestimer la vitesse récente au niveau de la LZANR. Cependant pour Bere, Tpra, Lsat, Psat et Lang, le ratio augmente. Ceci est étonnant (nous approfondissons ce point dans la discussion). Les conditions de porosité grossière affectent le ratio LZANR sur Vinf, supposé représenter la ddp. Il n'est donc pas judicieux de calculer la vitesse récente utilisant la LZANR et la ddp.

4. Résultats

4.1. Effet de la porosité grossière et réponses des systèmes racinaires

4.1.1. Diamètre apical

Pour l'ensemble des espèces (à l'exception de Lang), il n'y a pas de différence significative du diamètre apical des racines principales entre la modalité témoin et la modalité GP (Figure 58). Il y a une tendance à la différence entre la modalité témoin et la

modalité VGP. Lorsque la porosité est très grossière, le diamètre apical est plus petit que dans les conditions de référence. Cette différence est significative pour 6 espèces sur 11 (Amil, Slat, Frub, Plan, Poff, Lang). Par exemple, le diamètre apical de Lang passe de 1,37 mm chez les plantes témoins à 1,05 mm chez les plantes VGP et de 0,44 mm à 0,27 mm pour Amil.

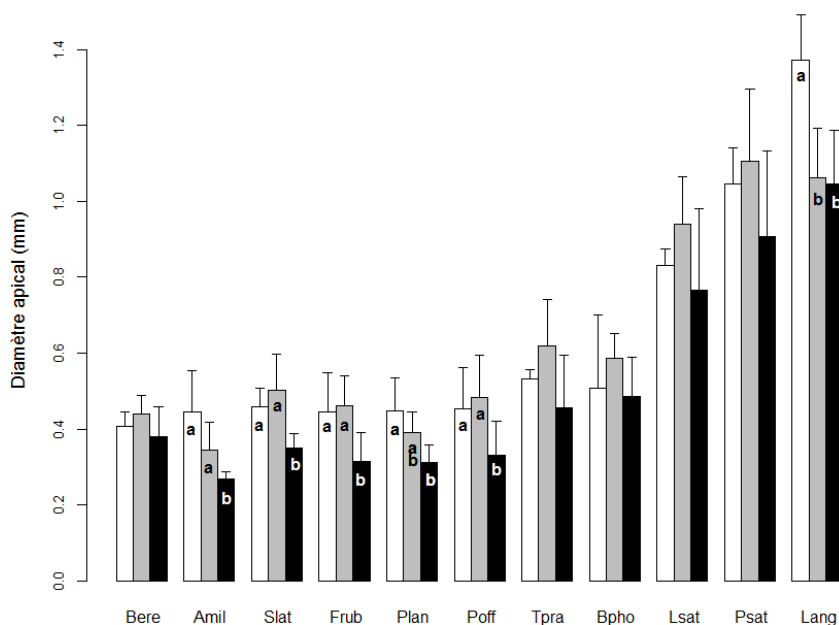


Figure 58: Diamètre apical des racines principales selon les 11 espèces et les 3 modalités : témoin (blanc), porosité grossière (gris), porosité très grossière (noir). Les barres d'erreur représentent l'écart-type (n= 9 pour GP et VGP et n= 6 pour le témoin).

4.1.2. Vitesse de Croissance

Quelle que soit l'espèce, il y a un effet de la porosité sur la vitesse de croissance de la racine principale (Figure 59). Il y a une différence significative de la vitesse moyenne entre la modalité témoin et la modalité VGP pour toutes les espèces. Par exemple, pour Lang, la vitesse correspond à 30% de la vitesse dans la modalité témoin. La modalité GP montre une différence moins importante voire non significative pour la plupart des espèces (9/11).

De même, en estimant la vitesse dans la zone de contrainte (V_{inf}), il y a une différence significative chez toutes les espèces. Chez Lang, la perte de vitesse est estimée à plus de 85% dans la modalité VGP. La modalité GP montre une différence moins importante mais significative pour la plupart des espèces (8/11).

Plus les grains du lit sont gros, plus la vitesse est faible. Les conditions dans le lit de billes d'argile freinent la croissance racinaire.

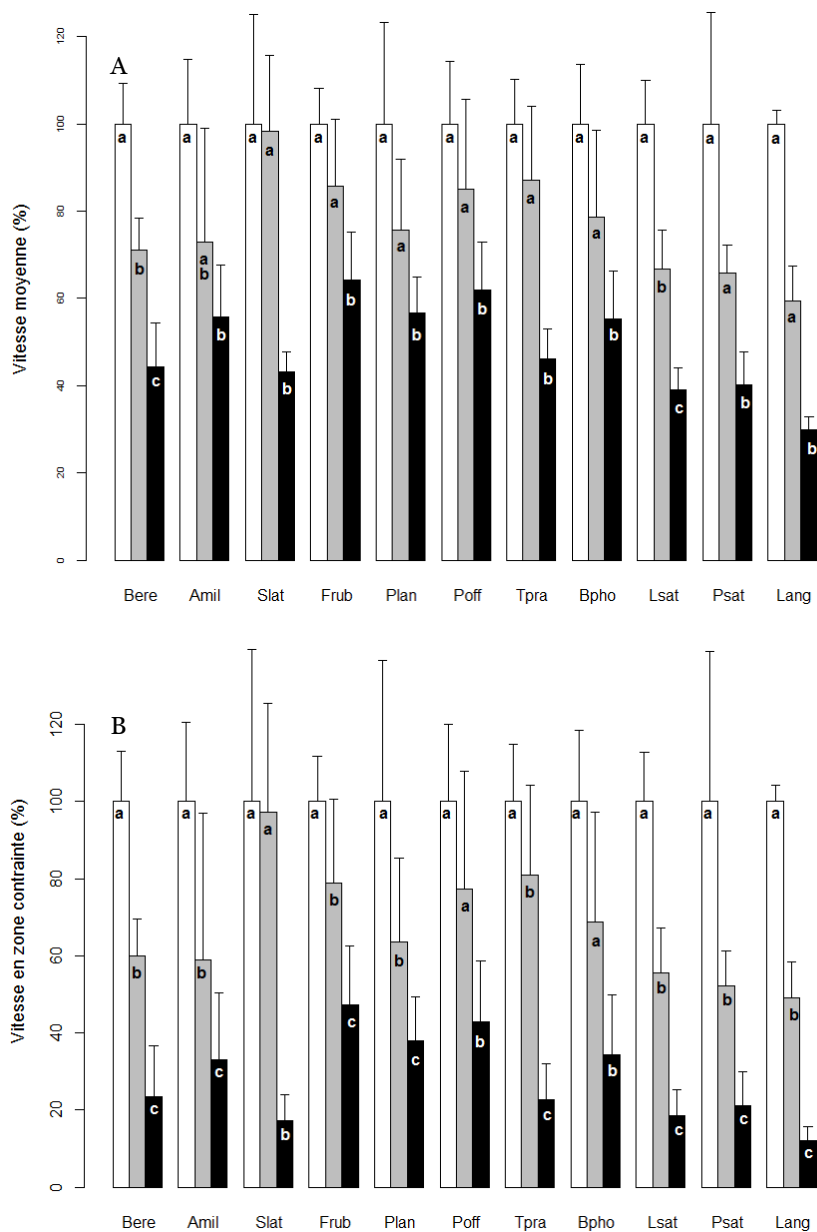


Figure 59 : Vitesse moyenne (A) et de la vitesse estimée en zone de contrainte (B) de la racine principale par rapport au témoin selon les 11 espèces et les 3 modalités : témoin (blanc), porosité grossière (gris), porosité très grossière (noir).

4.1.3. Densité de Ramification

Dans la zone de contrainte, nous observons une tendance à la diminution de la densité de ramification dans les lits de grains grossiers (Figure 60 B). Cette différence de densité de ramification entre la modalité témoin et la modalité VGP est significative pour 9 espèces,

passant, par exemple chez Bere, de 5 racines par cm à 1,3 racine par cm en modalité VGP. La modalité GP est intermédiaire et la différence avec le témoin est significative chez 5 espèces (Bere, Slat, Poff, Psat, Lang).

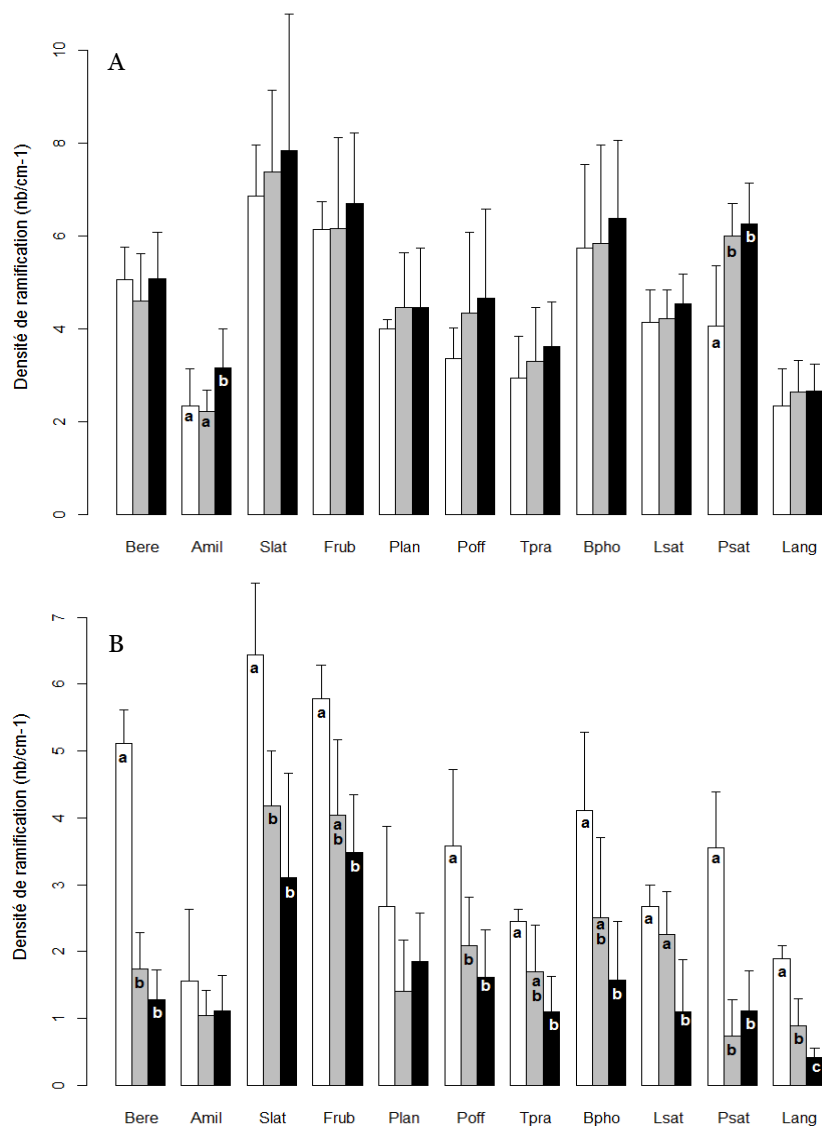


Figure 60 : Densité de ramification dans la zone sans contrainte (A) et avec contrainte (B) de la racine principale selon les 11 espèces et les 3 modalités : témoin (blanc), porosité grossière (gris), porosité très grossière (noir).

Dans la zone non contrainte (Figure 60 A), il a une tendance à l'augmentation de la densité de ramification avec la porosité grossière. Mais celle-ci n'est significative que pour deux espèces, Psat (pour les 2 modalités GP et VGP) et Amil (pour la modalité VGP). Pour la

modalité GP et VGP respectivement, la densité de ramification de Psat dans la zone supérieure du pot est de 6 et 6,3 racines latérales par cm contre 4 pour le témoin.

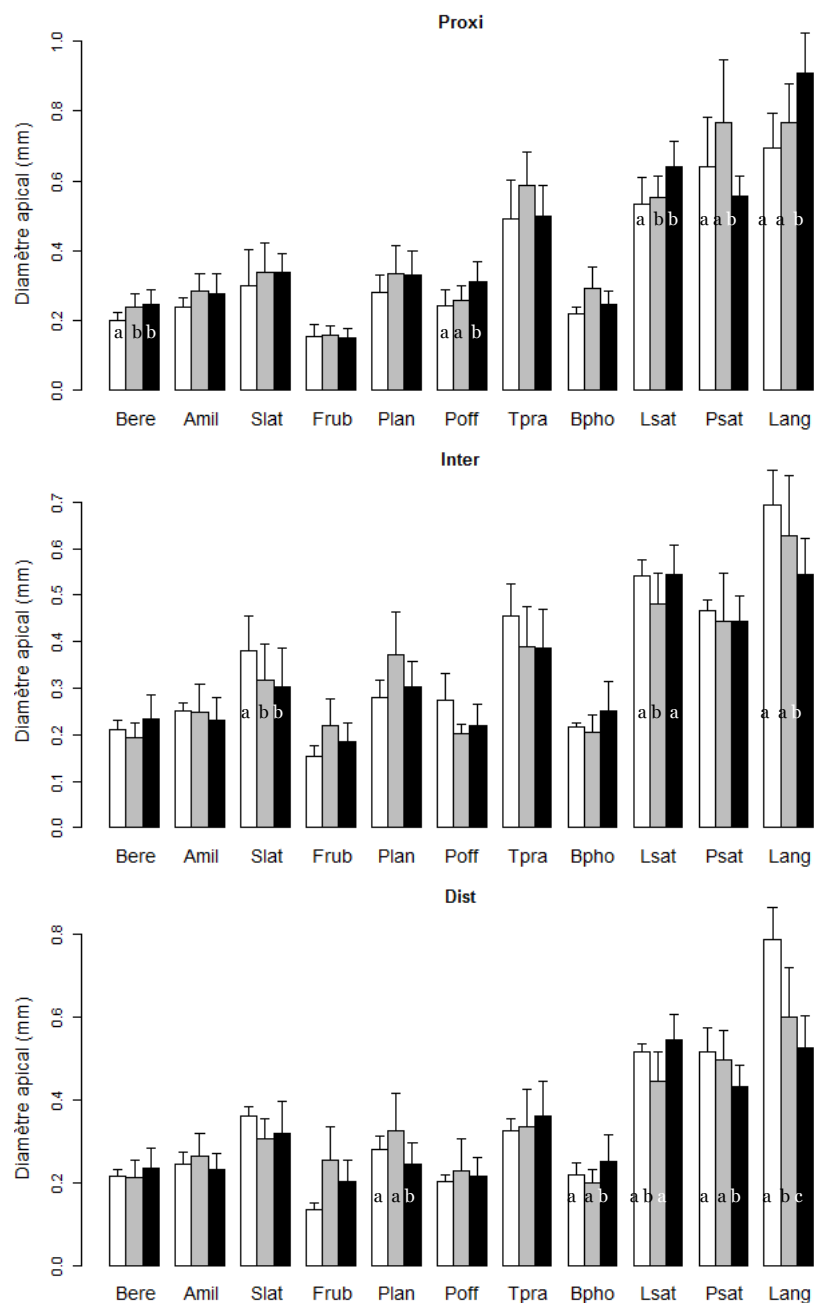


Figure 61 : Diamètre apical des racines latérales le long de la racine principale (partie proximale, intermédiaire et distale) selon les 11 espèces et les 3 modalités : témoin (blanc), porosité grossière (gris), porosité très grossière (noir).

4.1.4. Diamètre apical des racines latérales

L'effet de la porosité sur le diamètre apical des racines latérales n'est pas très évident.

En partie proximale, 5 espèces montrent une différence significative de diamètre des racines latérales (Figure 61) : Poff, Lsat, Lang, Bere, Psat. Pour les 4 premières espèces, nous constatons, en zone proximale, une augmentation significative du diamètre apical des racines latérales confrontées à une porosité très grossière. Chez Lang, par exemple, le diamètre apical des racines latérales proximales passe de 0,67 mm à 0,93 mm dans la modalité VGP. Chez les autres espèces non citées (et chez Psat de manière significative), nous retrouvons aussi cette tendance à l'augmentation du diamètre apical des racines latérales uniquement pour la modalité GP.

En partie intermédiaire, nous constatons une différence significative de diamètre des racines latérales entre les modalités pour les espèces Lsat, Lang et Slat. Nous obtenons différentes réponses. Pour les espèces Lang et Slat, nous observons une diminution du diamètre des racines latérales entre le témoin et la modalité VGP (passant respectivement de 0,7 à 0,55 mm et de 0,38 à 0,3 mm). Pour Lsat, nous constatons que les racines latérales, dans la modalité GP, ont des diamètres légèrement inférieurs aux témoins.

En partie distale, nous constatons des différences de diamètres apicaux des racines latérales chez 5 espèces (Plan, Psat, Lang, Lsat, Bpho). Pour autant, l'effet de la modalité sur le diamètre apical des racines latérales n'est pas uniforme.

Chez Lsat, Bpho, lorsque la modalité est GP, nous observons un diamètre plus faible que chez le témoin et chez VGP. Chez Psat, Lang, nous observons une diminution progressive et significative du diamètre avec la taille des grains.

Chez Plan, lorsque la modalité est GP, nous observons un diamètre plus important que chez VGP voire chez le témoin.

4.1.5. Longueur des racines latérales

Concernant l'effet de la modalité sur la longueur des racines latérales en zone proximale, nous constatons une augmentation de la longueur des racines latérales proximales avec la taille des pores pour 4 espèces (Figure 61): Lang, Lsat, Bere, Poff. Cette augmentation est significative entre la modalité témoin et VGP. Pour les autres espèces, nous remarquons aussi cette tendance à l'augmentation (non significative) de la longueur pour la modalité GP, tendance qui ne se poursuit pas dans la modalité VGP.

En partie intermédiaire, nous constatons aussi un effet significatif de la modalité sur le développement des racines latérales chez 4 espèces (Lang, Psat, Plan, Slat). Chez Lang, Slat et Psat, nous observons une diminution de la longueur avec la porosité. Chez Plan, nous

constatons une augmentation de la longueur des racines intermédiaires uniquement pour la modalité GP.

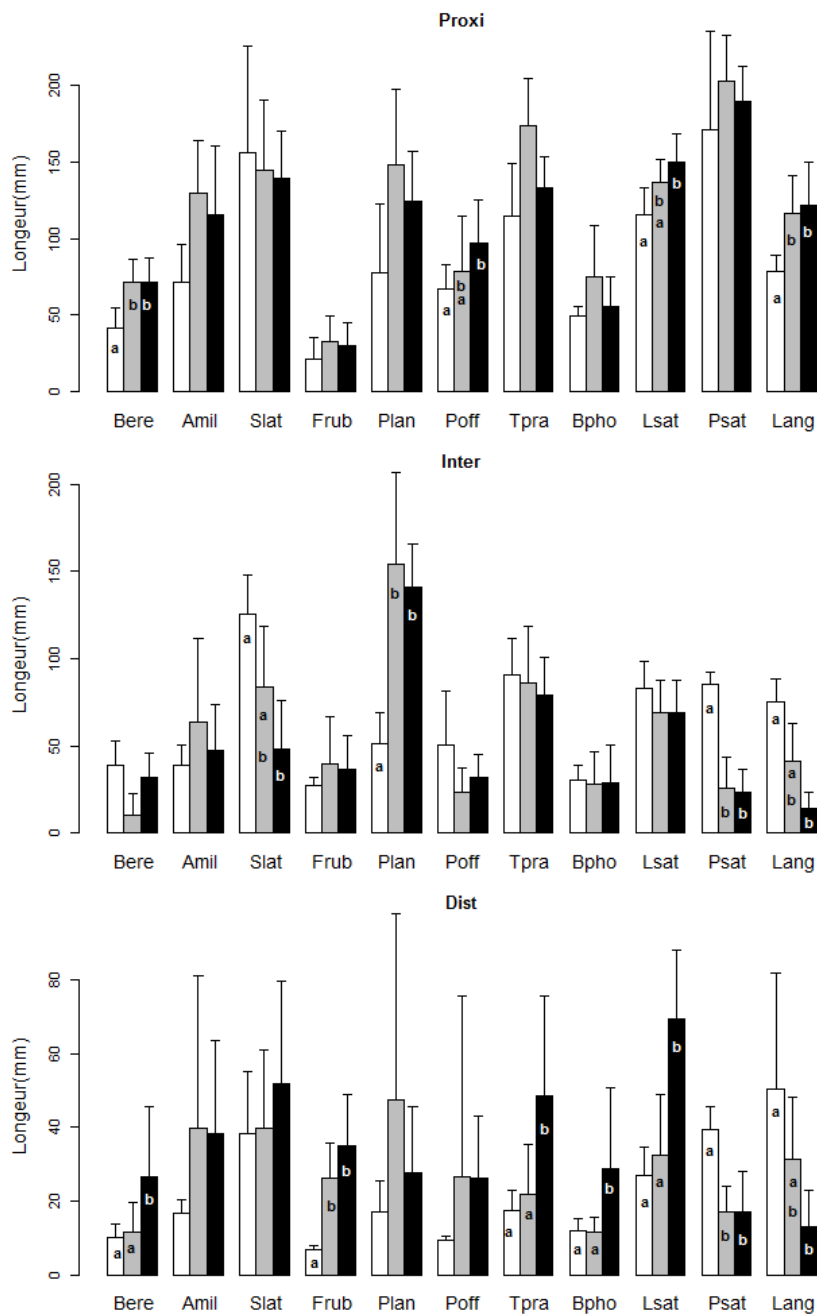


Figure 62: Longueur des racines latérales le long de la racine principale (partie proximale, intermédiaire et distale) selon les 11 espèces et les 3 modalités : témoin (blanc), porosité grossière (gris), porosité très grossière (noir).

En partie distale, 7 espèces montrent des différences significatives de longueur de racines latérales (Bpho, Bere, Frub, Lsat, Lang, Psat, Tpra). Il s'agit d'une augmentation de la longueur des racines latérales dans la modalité VGP par rapport au témoin (sauf pour Lang, Psat). Pour Lang et Psat, la longueur des racines latérales distales est plus faible lorsque la porosité augmente.

4.2. Classification des réponses et traits prédictifs

Tableau 12: Liste des variables

Abréviations	Définition	Unité
RTS	Ratio Root To Shoot	
LZANR	Longueur de la zone apicale non ramifiée	mm
ddp	Durée de développement des primordia	jour
Msmf	Ratio Masse Sèche Masse Fraiche des racines	
DmDf	Ratio du diamètre de la racine mère sur le diamètre des racines filles les plus fines	
Dp	Diamètre des racines principales	mm
DfQ10	Quantile 10 du Diamètre des racines filles	mm
Vmoy	Vitesse moyenne	mm.jour ⁻¹
rDp.VGP	Ratio du diamètre apical entre la modalité GP et la modalité témoin	
rDp.VGP	Ratio du diamètre apical entre la modalité VGP et la modalité témoin	
rDens.GP	Ratio de la densité de ramification (dans le lit de porosité) entre la modalité GP et la modalité témoin	
rDens.VGP	Ratio de la densité de ramification (dans le lit de porosité) entre la modalité VGP et la modalité témoin	
rLf.VGP.pro	Ratio de la longueur des latérales proximales entre la modalité VGP et la modalité témoin	
rLf.GP.pro	Ratio de la longueur des latérales proximales entre la modalité GP et la modalité témoin	
rLf.VGP.dis	Ratio de la longueur des latérales distales entre la modalité VGP et la modalité témoin	
rLf.GP.dis	Ratio de la longueur des latérales distales entre la modalité GP et la modalité témoin	

Nous avons réalisé une classification hiérarchique sur composantes principales sur les réponses des espèces aux deux modalités GP et VGP, afin de savoir si les espèces montrent

Chapitre III : Réponses des systèmes racinaires à la porosité grossière

des types de réponses différents. Nous avons ajouté à l'AFM des traits des espèces comme variables supplémentaires afin de mettre en avant s'ils peuvent prédire les réponses des espèces à la contrainte.

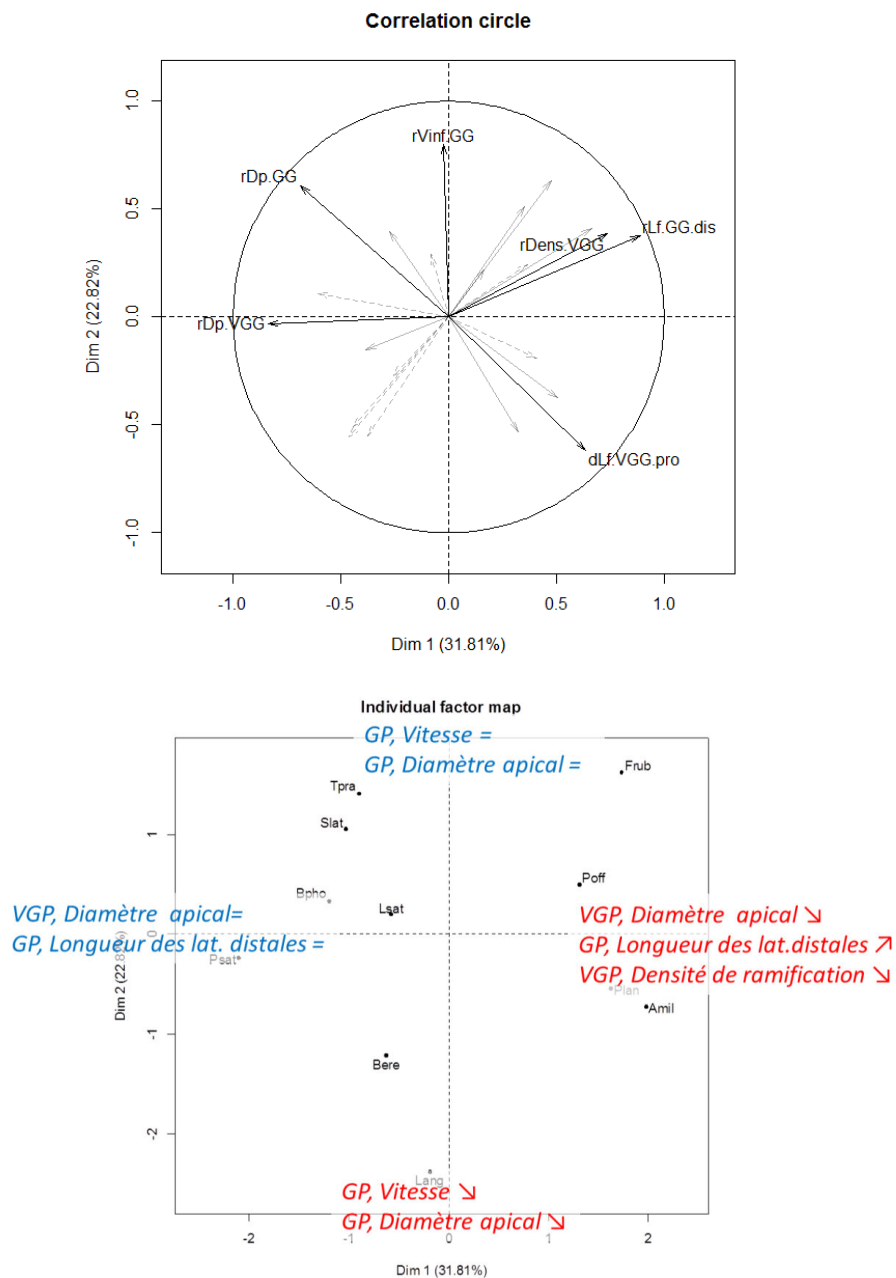


Figure 63: Résultats de l'AFM

L'AFM représente la variabilité d'une réponse entre les espèces (Figure 63). Par exemple, un paramètre peut être fortement affecté par la porosité grossière et ne pas montrer de variabilité entre les espèces. Ainsi, toutes les espèces voient leur vitesse fortement diminuée dans la modalité VGP, mais de manière identique. Ce type de réponse ne sera donc pas mis en avant dans l'AFM. Cette réponse ne permet pas de discriminer les espèces. Au contraire, l'AFM mettra en avant les paramètres qui ont été affectés de manière différente selon les espèces.

Le cercle des corrélations (Figure 63) représente 54,6 % de la variabilité de réponse. Les réponses rLf.GP.dis, rDp.VGP contribuent fortement à l'axe 1 ainsi que rDens.VGP, rDp.GP. De même, les réponses rVinf.GP et rDp.GP contribuent fortement à l'axe 2. Concrètement, la partie extrême droite de l'axe 1 reflète la diminution du diamètre apical dans la modalité VGP (et GP), l'augmentation de la longueur de racines latérales distales en GP mais aussi la diminution de la densité de ramification dans la modalité VGP, tandis que la partie extrême gauche de l'axe reflète plutôt la similitude de comportement de ces variables avec le témoin. Au niveau de l'axe 2, la partie inférieure représente la diminution du diamètre apical en GP mais surtout la diminution de la vitesse dans la contrainte GP. Tandis que l'extrémité supérieure de l'axe représente la similitude de ces 2 paramètres avec le témoin.

Ainsi lorsque nous représentons la carte des espèces (Figure 63), nous observons la diversité de réponses selon les espèces et des similitudes entre espèces (regroupement). Par exemple, Psat n'a pas été beaucoup affecté au niveau du diamètre apical en VGP et de la longueur des racines distales en GP. Frub a fortement répondu au niveau de la longueur des racines latérales distales et de la densité de ramification alors que sa vitesse n'avait pas beaucoup été affectée. Lang a été beaucoup affecté au niveau de la vitesse et du diamètre apical en GP mais n'a pas beaucoup modifié la longueur des racines latérales. Cette ACP ne met pas en avant de traits prédictifs de réponses.

A partir de cette AFM, j'ai réalisé une classification hiérarchisée (avec $n_{cp}=4$, de façon à mieux représenter les variables mais en limitant le bruit). Celle-ci me propose 6 groupes au sein desquels les espèces ont des réponses spécifiques similaires (Figure 64).

Tableau 13: Variables qui contribuent à la classification

Variables qui contribuent à la classification	Eta2	P-value
dLf.VGP.pro	0.961	0.001
rDens.VGP	0.944	0.003
rLf.GP.dis	0.927	0.007
DmDf	0.8598	0.032
rVinf.VGP	0.8483	0.041

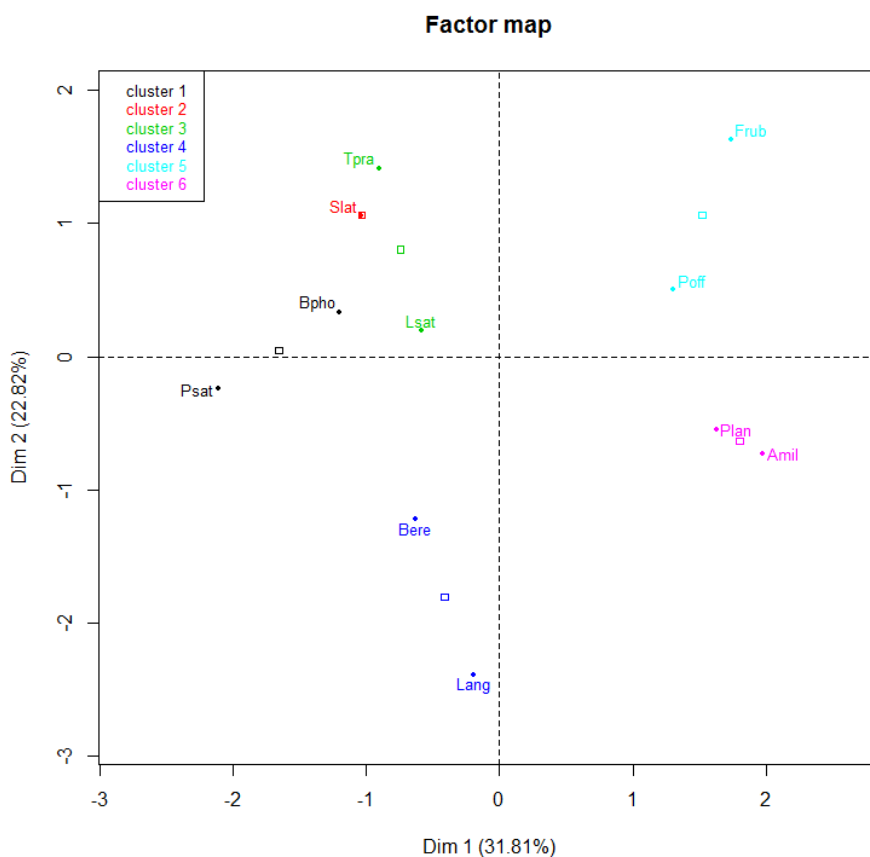


Figure 64: Résultat de l'AFM avec la classification des espèces

Tableau 14: Réponses spécifiques des groupes à la contrainte

	Réponse spécifique à la contrainte (nettement différente de la moyenne)	Trait spécifique associé
Groupe 1	Forte augmentation du Diamètre des racines latérales en GP	
Groupe 2	Faible diminution de la vitesse en GP	
Groupe 3	--	
Groupe 4	Forte diminution de la densité de ramification dans la contrainte	RTS élevé
Groupe 5	Faible diminution de la vitesse en GP Forte augmentation de la longueur des racines latérales distales	DmDf élevé
Groupe 6	Faible diminution de la densité de ramification dans la contrainte Forte augmentation de la longueur des racines latérales proximales	

Cette classification met en avant que le groupe 4 présente une diminution particulièrement forte de la densité de ramification alors que le RTS est particulièrement important chez ces espèces (Tableau 14). De même, dans le groupe 5, les espèces présentent une très forte augmentation de la longueur des racines latérales distales alors que la diminution de la densité de ramification est particulièrement faible dans la contrainte et que le ratio Diamètre mère sur Diamètre fille (DmDf) est particulièrement élevé chez ces espèces.

5. Discussion

5.1. L'effet de l'air sur la croissance et le diamètre apical

Nous avons fait pousser les racines dans un lit de particules grossières afin de connaître l'effet de la porosité grossière sur les racines.

Nous avons observé que l'élongation racinaire diminuait avec l'augmentation de la taille des pores. Nos résultats concordent avec ceux de Haling (2014) et Stirzaker (1996) qui montraient que, plus la taille des particules (de 1 à 4 mm) ou des pores (jusqu'à 3,2 mm) était grande, plus les racines étaient courtes. Concernant le diamètre apical des racines principales, nous constatons qu'il est diminué lorsque la porosité est très grossière (VGP).

L'hypothèse principale pour expliquer nos observations est que l'air autour des racines ait affecté leur développement. Une seconde hypothèse est que les particules grossières soient des obstacles pour les racines et affectent la croissance des racines. Plusieurs éléments permettent d'écarter cette seconde hypothèse. Premièrement, si nos observations étaient dues à l'effet « obstacle » des particules, nous aurions observé les plus fortes diminutions de l'élongation au sein de la granulométrie GP. En effet, Babalola (1977b) avait étudié l'effet de la taille de graviers (jusqu'à 15-40 mm) au sein d'un substrat sur la croissance racinaire. Il constatait que le taux de croissance des racines était plus fortement diminué lorsque les obstacles étaient petits (4-8 mm). A chaque gravier rencontré, les racines étaient ralenties. Or, dans notre expérimentation, nous avons observé les plus fortes diminutions de l'élongation dans les conditions VGP, là où les graviers étaient plus gros et moins nombreux. En second lieu, si nos observations étaient dues à l'effet « obstacle » des particules, nous aurions observé une importante augmentation du diamètre apical des racines. De nombreux articles mentionnent qu'une racine subissant une résistance à la pénétration s'élargit (Goss 1977; Goss and Russell 1980; Stokes et al. 2009; Tracy et al. 2012a; Tracy et al. 2012b). Or, dans la modalité de porosité très grossière (VGP), nous constatons une diminution du diamètre apical racinaire. Ceci confirme que les billes d'argile n'ont pas été un obstacle contraignant pour les racines. D'ailleurs, dans notre expérimentation, il n'y avait pas de

substrat entre les particules. Les racines avaient aisément la place et la capacité de contourner ces obstacles.

La diminution du diamètre apical dans les conditions VGP et la diminution du taux de croissance racinaire dans les conditions de porosité grossière (VGP et GP) sont dues à la présence d'air autour des racines. Plusieurs articles mentionnent l'importance du contact des organes souterrains des plantes avec les solides du sol pour acquérir l'eau et les nutriments (Vannoordwijk et al. 1992; Vannoordwijk et al. 1993; Veen et al. 1992). Pour les racines dans la modalité GP, il n'y a pas de différences significatives du diamètre avec la modalité témoin. Ces racines sont moins en contact avec de l'air (voir Matériel et Méthodes) que les racines dans la modalité VGP. Nous estimons que, dans la modalité VGP, une racine pouvait être en contact avec l'air sur des tronçons de 12 mm. Dans la modalité GP, le contact avec l'air se limitait à 3 mm environ et la racine rencontrait plus fréquemment les particules supportant l'eau.

Par endroits, nous avons observé des amincissements jusqu'à la stèle chez certaines espèces comme *Pilosella officinarum* (Figure 65). Le cortex est la partie racinaire la plus affaiblie par la présence d'air. Nous constatons que grâce à l'endoderme, la racine arrive à préserver son cylindre central et maintient ainsi les transferts de sèves entre la pointe racinaire et le reste de la plante.



Figure 65: Amincissement de la racine (*Pilosella officinarum*)

5.2. Présence d'air, manque de contact avec les solides et l'eau

Dans le sol, la phase solide contribue à l'agencement des pores et ainsi à la répartition de l'eau et de l'air. La présence d'air autour des racines est difficilement dissociable de l'absence d'eau autour des racines. Les racines ont besoin d'air (Liang et al. 1996; Lipiec and Hakansson 2000; Rich and Watt 2013). D'après les travaux de Lipiec et Hakansson (2000), les racines ont besoin qu'au moins 10% de la porosité du sol soit remplie en air. Les racines ont aussi besoin d'eau pour la croissance et le fonctionnement de la plante (Korner 2015; Tomos et al. 1989) entre autres pour obtenir la turgescence nécessaire au maintien, à la division et à l'élongation cellulaire.

Dans notre expérimentation, nous retrouvons des effets sur le système racinaire que l'on peut observer lors de conditions de stress hydriques : Le stress hydrique diminue le taux de croissance racinaire (Bengough et al. 2011). Lorsque la teneur en eau du sol diminue, la

longueur des poils absorbants augmente (Haling et al. 2014; Sangakkara et al. 1996). Le stress hydrique inhibe l'émergence des latérales (Malamy 2005; van der Weele et al. 2000).

Nous supposons que la trop grande présence d'air autour de la racine limite le contact avec les solides du sol et par conséquent limite le contact avec les liquides qu'ils contiennent. Le manque de contact avec l'eau ou le manque d'eau entraîne une déshydratation qui peut être le premier signal à induire les réponses de la plante (Aroca et al. 2012). Il est tout à fait cohérent d'observer des réponses similaires aux stress hydriques. La présence d'air autour des racines entraîne un manque de turgescence dans les cellules de la racine voire un assèchement du cortex racinaire dans les conditions les plus sévères.

5.3. Blocage de l'émergence des primordia

Nos résultats mettent en avant que dans la porosité très grossière, la présence d'air autour des racines empêche le développement des primordia. En effet, nous avons constaté une forte diminution de la densité de ramification dans le lit de particules très grossières, chez toutes les espèces. Dans ce lit de particules, la densité de ramification a chuté jusqu'à 0,3 à 3 racines par cm selon les espèces.

Le groupe cellulaire destiné à développer des primordia séquentiels est prédéfini près de l'apex de la racine-mère très tôt après la division cellulaire (De Smet 2012). Le groupe de cellules rentre dans la zone d'élongation puis dans la zone de différenciation. C'est ici que le groupe commence à se développer en primordia par divisions cellulaires (De Smet 2012). Cependant, la division cellulaire nécessite des cellules turgescentes (Dumais et al. 2006; Kutschera and Niklas 2013). Nous estimons que la présence d'air autour de cette zone cellulaire empêche la turgescence des cellules et ainsi la mise en place de primordia.

5.4. Les stratégies de compensation

Les principaux effets de la contrainte sont similaires pour toutes les espèces : dans la porosité très grossière, la forte présence d'air autour des racines diminue le diamètre apical des racines, empêche la croissance racinaire et le développement des primordia de toutes les espèces.

Pour compenser ce manque de développement racinaire dans la zone de porosité, les espèces peuvent mettre en place une stratégie de compensation comme développer des racines latérales, plus longues, plus grosses et plus nombreuses sur des régions moins affectées par la contrainte. Cependant toutes les espèces n'ont pas développé cette stratégie de manière identique. La mise en place de cette stratégie dépend de la manière dont les systèmes racinaires perçoivent la contrainte :

Le premier effet du contact de l'air sur les racines est un affaiblissement du diamètre apical. Lorsque le milieu devient trop contraignant pour la racine principale, elle n'arrive plus à croître. Un signal est donné aux racines latérales distales situées juste au-dessus de la LZANR, qui vont tenter de se substituer en racine principale. Elles doivent s'épaissir et avoir un taux de croissance plus important (ex. Plan, les racines distales dans la modalité GP). Cependant, si ces racines latérales se retrouvent aussi dans des conditions trop contraignantes, elles ne pourront s'épaissir et continuer de s'allonger (ex. Plan, les racines distales dans la modalité VGP). Au contraire, elles s'aminciront à leur tour et risquent d'avoir des longueurs plus courtes (ex. Lang dans les modalités GP et VGP). Ces racines ne pouvant compenser le manque de développement racinaire, le signal remonte à travers la racine principale et peut arriver jusque dans la partie proximale de la racine. Les racines latérales proximales vont aussi tenter de se substituer en racine principale en s'épaississant et en augmentant leur taux de croissance (ex. Lang). Dans cette zone, il n'y a plus de contrainte, les racines peuvent croître plus vite et s'épaissir (ex. Tpra dans la modalité GP). Si la plante a été trop affaiblie par la contrainte, nous pouvons observer en zone proximale des racines latérales qui n'arrivent pas à compenser, n'augmentent pas leur taux de croissance, ni leur diamètre (ex. Tpra dans la modalité VGP).

5.5. Classification des espèces

Grace à l'AFM, nous avons classé les espèces selon leurs réponses et nous avons tenté d'identifier des traits qui pourraient expliquer ces différences. La classification a mis en avant 5 groupes d'espèces (Tableau 14) présentant quelques différences de stratégies d'adaptation. Cependant, nous n'avons pas identifié de traits permettant de prédire cette classification.

Les seuls constats sont que le groupe 4 qui présente une diminution de la densité de ramification dans la porosité très grossière possède aussi un RTS particulièrement élevé. De même, le groupe 5, dont la croissance racinaire était peu affectée dans la modalité GP, et qui a su faire pousser ses racines latérales dans la contrainte, présente un ratio Dm/Df plus élevé que les autres espèces.

5.6. Autres constats : Les Poils absorbants

Les images issues des scans mettent en avant que les poils absorbants sont plus développés (en longueur) dans la porosité grossière que dans les pots témoins pour les espèces suivantes (Tableau 15) : *Brachypodium phoenicoides*, *Trifolium pratense*, *Pisum sativum*, *Lupinus angustifolius*. De plus, certaines espèces (*Lupinus angustifolius* et *Bromopsis erecta*) montrent des poils absorbants qui se développent de manière séquentielle (Figure 66). Nous distinguons les surfaces racinaires en contact avec la phase gazeuse (longs

poils absorbants) des surfaces racinaires en contact avec les solides et liquides (poils courts ou absents).

Tableau 15: Remarques sur le développement des poils absorbants

Espèce	Remarques
<i>Festuca rubra</i> (L.)	NC
<i>Plantago lanceolata</i> (L.)	NC
<i>Brachypodium phoenicoides</i> (L.)	Poils tout le long, plus développés que sur le témoin
<i>Achillea millefolium</i> (L.)	NC Poils
<i>Trifolium pratense</i> (L.)	Poils tout le long, plus développés que sur le témoin
<i>Pilosella officinarum</i> (Schultz & Sch.Bip)	Poils tout le long
<i>Bromopsis erecta</i> (Huds)	Poils presque tout le long (quelques longueurs sans)
<i>Lathyrus sativus</i> (L.)	Poils tout le long
<i>Lupinus angustifolius</i> (L.)	Poils par zones, plus développés que sur le témoin
<i>Silene latifolia</i> (Poir.)	Poils tout le long
<i>Pisum sativum</i> (L.) Kayanne	Poils tout le long, plus développés que sur le témoin

La longueur des poils semble compenser la distance entre la racine et les grains afin d'acquérir l'eau. Haling (2014) et Misra (1988) avaient aussi mis en avant que lorsque la taille des agrégats ou des particules du sol augmentait, la taille des pores augmentait et la longueur des poils absorbants augmentait. Ils ne mentionnaient pas le séquençage surement parce que la taille des particules était plus faible et ne permettait pas de bien visualiser ce phénomène.

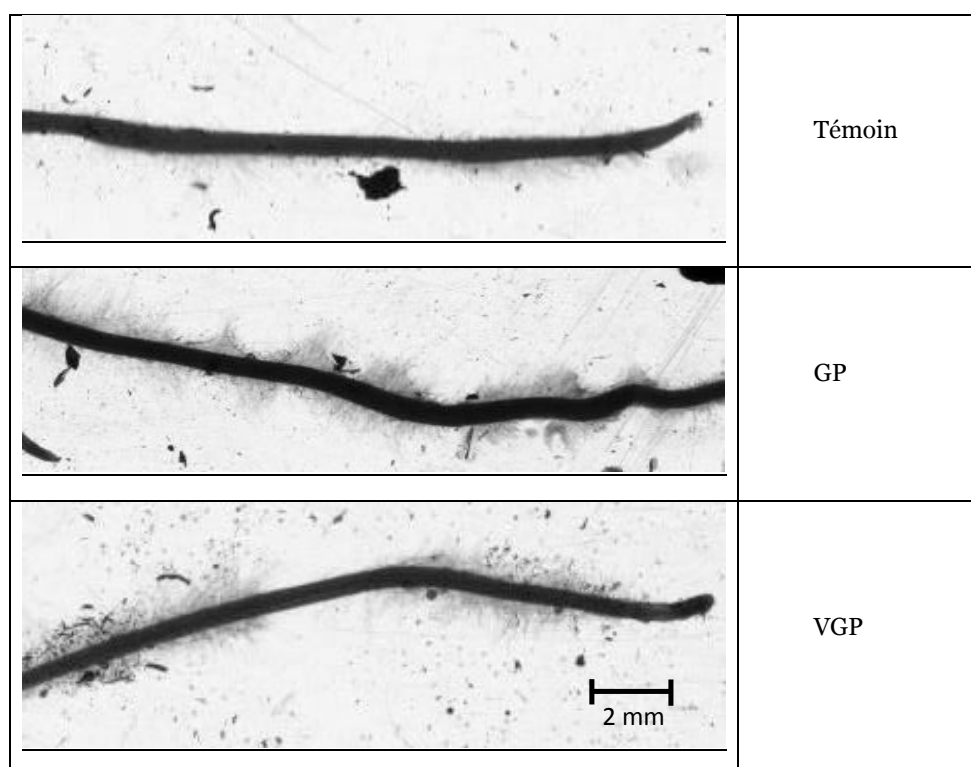


Figure 66: Développement des poils absorbants selon la modalité (Lang)

5.7. L'utilisation de la LZANR dans les conditions de porosité grossière

Nous avons constaté que le ratio LZANR/ Vinf n'était pas constant entre les modalités. Ce renseignement nous signale que l'estimation du taux de croissance racinaire récent avec la ddp et la LZANR pourrait être biaisée en présence d'air.

Nous proposons plusieurs hypothèses pour expliquer la non constance du ratio LZANR/ Vinf:

Une première hypothèse est que la présence d'air autour des racines pourrait augmenter la durée de développement des primordia. En présence d'air, le groupe de cellules nécessiterait de beaucoup plus de temps pour se transformer en primordia.

Une seconde hypothèse est que la ddp est constante mais que dans notre expérimentation la LZANR ne reflète pas cette durée à cause de l'effet de l'air sur le développement des primordia. La ddp est la durée nécessaire à groupe de cellules naissant pour devenir mature et devenir des primordia. Par définition, au niveau de la LZANR, les cellules ne sont pas assez matures pour devenir des primordia. Cependant, dans les conditions de porosité grossière, nous avons observé que l'air empêchait le développement

des primordia. Les récents primordia ne se développeraient pas alors que les cellules sont matures. La LZANR mesurée est donc plus longue que la longueur de la zone apicale où les cellules sont réellement immatures. Ces hypothèses sont des pistes à approfondir.

6. Conclusion

A travers notre étude, nous avons mis en avant l'effet de la porosité grossière sur le développement racinaire d'espèces herbacées. Nous avons constaté que dans des conditions de porosité très grossière, la croissance racinaire, le diamètre apical racinaire et le développement de primordia étaient fortement diminués.

Dans les sols agricoles, la littérature mentionnait que des pores de 0,4 mm permettaient le passage des racines sans résistance des racines. Dans un lit constitué uniquement de grains, les pores (de 0,4mm) permettent aussi le passage des racines. Cependant cette porosité est continue sur une grande profondeur et remplie en air, la racine manque de contact avec les solides du sol et donc avec l'eau. Avec l'augmentation de la taille des pores, ce manque de contact s'amplifie et devient décisif dans le développement racinaire.

Afin de poursuivre leur expansion racinaire, les espèces mettent en place une stratégie de compensation semblable: favoriser le développement des racines latérales qui ne sont pas confrontées à la porosité grossière. En particulier, elles développent des racines latérales plus grosses et plus longues. Certaines espèces présentent aussi une modification du développement des poils absorbants. Les poils absorbants s'allongent afin d'accéder à l'eau disponible sur les particules. Du fait de la similitude de comportements racinaires des espèces face à la porosité grossière, aucun trait n'a été mis en avant pour différencier les stratégies des espèces.

Cette expérimentation montre la manière dont la porosité grossière modifie le développement racinaire des espèces herbacées et réaffirme l'importance de la plasticité du système racinaire pour s'adapter aux contraintes du sol.

Cette étude renforce l'importance de la porosité grossière comme contrainte pour les systèmes racinaires et nous encourage à découvrir les mécanismes de réponse des plantes face à cette contrainte et à approfondir la manière dont cette contrainte pourrait affecter le système racinaire dans des conditions climatiques variées.

CONCLUSION GENERALE

1. Conclusion

Ce travail avait pour objectif d'une part d'analyser et de synthétiser la diversité de mise en place des systèmes souterrains des espèces herbacées, et d'autre part d'étudier les réponses de ces espèces aux contraintes présentes dans les sols perturbés.

L'originalité de ce travail réside dans le fait que nous avons étudié l'architecture racinaire des espèces herbacées de manière dynamique et en lien avec l'architecture aérienne et le fait d'avoir proposé une typologie liée à la stratégie de développement. De même, l'expérimentation sur la granulométrie grossière est vraiment innovante. D'après notre aperçu de la littérature, aucun chercheur n'avait approfondi l'effet de la porosité grossière sur l'architecture racinaire.

Nous avons vu que les espèces ne possédaient pas un simple système racinaire mais une combinaison de systèmes racinaires qui se met progressivement en place. Aussi, nous proposons une typologie de ces systèmes racinaires en se référant à l'organe-support. L'organe-support joue un rôle important dans l'architecture du système racinaire, dans sa pérennité, dans sa capacité à évoluer dans le temps et dans l'espace. Nous avons classé ces types de systèmes racinaires selon leur localisation et selon l'implication de l'organe-support dans la multiplication de l'espèce. Nous proposons 5 classes : le système primaire, les systèmes de consolidation, les systèmes à renouvellement, les systèmes d'extension et les systèmes à propagation active.

Ce travail de synthèse a permis de réactualiser les connaissances sur l'architecture racinaire et de proposer une classification moderne liée à la stratégie de développement. Ce travail a aussi permis de créer une base de données recensant les éléments caractéristiques de l'architecture aérienne et racinaire de 150 espèces herbacées présentes en région méditerranéenne.

A travers cette thèse, nous avons aussi étudié l'effet de contraintes pédologiques sur la mise en place de l'architecture racinaire. La première contrainte était la résistance à la pénétration, une contrainte de plus en plus reconnue qui nécessitait d'être approfondie pour les espèces herbacées. La seconde contrainte, la porosité grossière, est une contrainte complètement ignorée jusqu'aujourd'hui.

Nos expérimentations ont permis de conforter que les espèces répondent aux contraintes avec des amplitudes différentes mais avec de nombreux points communs. Concernant la résistance à la pénétration, nous avons généralisé des résultats obtenus par d'autres chercheurs sur d'autres espèces herbacées tels que la diminution du taux de croissance ou l'augmentation du diamètre des racines au niveau de la contrainte. Concernant

la porosité, la croissance racinaire, le diamètre apical racinaire et le développement de primordia sont fortement diminués dans des conditions de porosité très grossière.

De plus, nous avons constaté que pour poursuivre leur expansion racinaire, les espèces mettaient en place une stratégie de compensation. Face à une zone de porosité très grossière, l'espèce peut favoriser le développement des racines latérales (diamètre et longueur) qui ne sont pas confrontées à la porosité grossière.

Nous avons aussi constaté que certaines espèces pouvaient développer des stratégies particulières : dans la zone de porosité grossière, *Lupinus angustifolius* optimise le développement des poils absorbants.

Ce travail a aussi permis de mettre en évidence que l'amplitude de réponses pouvait être prédite. Pour la résistance à la pénétration, des traits tels que le diamètre apical racinaire et le taux de croissance racinaire permettent de prédire la capacité de pénétration des espèces.

Grace aux résultats de cette thèse, nous pouvons affirmer que la résistance à la pénétration et la porosité grossière sont des contraintes majeures pour le développement des systèmes racinaires. Avec une zone de résistance à la pénétration de 0,9 MPa, 17 espèces sur 20 ont échoué au moins une fois pour traverser la zone de résistance. Ces contraintes sont perçues par les racines et modifient très fortement l'architecture des systèmes racinaires.

Nous pouvons aussi réaffirmer l'importance de la plasticité du système racinaire pour l'adaptation de la plante aux contraintes du sol.

2. Perspectives

A travers les travaux réalisés durant cette thèse, plusieurs perspectives d'études ont été identifiées.

Les traits prédictifs identifiés, les caractéristiques architecturales et les réponses observées des espèces lors de ce projet pourraient permettre de simuler le développement de la plante. Par exemple, il serait possible de simuler le développement des systèmes racinaires dans divers scénarios pédologiques, en ajoutant l'effet des contraintes du sol dans des modèles préexistants de développement de systèmes racinaires (Pages et al. 2012; Pages et al. 2004). De même, la notion d'assemblage de systèmes racinaires pourrait être intégrée dans les modèles d'architecture racinaire pour simuler le développement d'espèces ayant des systèmes racinaires complexes. C'est d'ailleurs une raison du financement de la thèse par Valorhiz.

Il serait logique de compléter la base de données avec un nombre plus important d'espèces représentatives d'autres régions, d'autres climats, etc. La végétalisation est nécessaire dans de nombreux sites en France et dans le monde. Ces sites présentent des

Conclusion générale

conditions pédoclimatiques diverses. Une base de données présentant des espèces de milieux arides ou salins pourrait aider à la végétalisation de sites particulièrement dégradés et de proposer des espèces mieux adaptées aux changements attendus des pédo-climats liés au changement climatique.

De même, cette base de données sur 150 espèces nous a permis de visualiser la diversité d'architecture des plantes. La diversité d'architecture aérienne et souterraine existante fait que le nombre d'espèces étudiées ne permet pas d'établir, hormis certaines généralités (ex : espèce à tubercules avec hampe florale et racines non ramifiées), des corrélations entre l'architecture aérienne et l'architecture souterraine. Il serait opportun d'approfondir ces corrélations et celles entre architecture des espèces et traits physiologiques ou génétiques des espèces. Identifier des traits prédictifs de l'architecture racinaire serait utile car les systèmes racinaires sont souterrains et donc difficiles à étudier. Avec la connaissance de traits prédictifs, nous disposerions de connaissances sur les systèmes racinaires sans les excaver. Ces traits prédictifs pourraient être des critères de sélection d'espèces adaptées à des milieux pédologiques spécifiques (sols salins, sols dégradés, sols asséchés, etc.).

Concernant la résistance à la pénétration, bien qu'elle soit étudiée depuis de nombreuses années, cette problématique nécessite d'être encore approfondie. En effet, nous avons vu qu'une faible valeur de résistance pouvait fortement modifier le développement racinaire des espèces. La résistance à la pénétration est présente sous diverses formes dans le sol agricoles et est aussi très présente dans les zones non agricoles. La résistance à la pénétration des sols risque de s'accroître en conséquence des problématiques actuelles de réchauffement climatique et de dégradation des sols. La capacité des espèces à pénétrer des zones indurées sera un critère déterminant dans le choix des espèces et il est donc important d'approfondir les connaissances sur cette contrainte et d'évaluer la capacité des espèces face à cette contrainte grandissante.

De même, concernant les stratégies d'adaptation des espèces à la résistance à la pénétration, les études précédentes et la nôtre se sont concentrées sur la capacité de pénétration. Cependant les autres réponses comme l'augmentation de la ramification sont très certainement fondamentales dans l'adaptation des espèces au milieu et nécessiteraient d'être approfondies.

Il serait également intéressant d'approfondir la capacité et la dynamique de reprise de croissance racinaire des espèces suite à une contrainte. En effet, les contraintes peuvent évoluer dans le temps, sous l'effet des cycles d'assèchement-humectation par exemple. Cette

Conclusion générale

faculté de reprise qui semble varier selon les espèces est probablement un élément important de capacité d'adaptation des espèces en complément de la capacité de pénétration.

De même, les expérimentations ayant été réalisées sur de jeunes plantes (moins de 2 mois), il serait bienvenu de voir à plus long terme l'effet de la contrainte sur les espèces à des stades plus avancés, sur l'architecture globale de la plante et sur sa physiologie (ex : floraison, reproduction). Aussi les expérimentations ont été réalisées en conditions contrôlées favorables au développement des plantes. Il serait judicieux d'évaluer l'impact de ces contraintes dans des conditions variées afin de représenter des situations préoccupantes telles que celles d'un réchauffement climatique.

Les expérimentations que nous avons réalisées nous interpellent aussi sur des points à approfondir comme l'effet de la porosité grossière sur le développement des primordia. Il serait nécessaire de découvrir la manière dont la porosité empêche le développement des primordia, de savoir si la porosité allonge la durée de développement des primordia ou si elle ne fait que bloquer l'émergence des primordia. Cette connaissance pourrait changer notre vision actuelle de la croissance racinaire et limiter l'utilisation de la LZANR pour refléter le taux de croissance, tout du moins pour les conditions particulières de porosité très grossières.

De même, le rôle de la teneur en matière sèche dans la capacité des espèces à pénétrer des zones de résistance à la pénétration reste à découvrir.

Avec une vision plus large, le travail réalisé durant cette thèse pourrait être poursuivi et valorisé pour d'autres thématiques liées à l'écologie. Ce travail apporte des connaissances sur le développement des espèces herbacées. Ces connaissances peuvent être utilisées pour améliorer la compréhension des fonctionnements des écosystèmes (la compétition, habitat) (Volaire et al. 2014). En identifiant des traits prédictifs liés au développement des espèces, ce travail pourrait être utile à l'amélioration d'espèces (améliorer la capacité de régénérescence des espèces fourragères après broutage ou piétinement par les ruminants par exemple). De même, les connaissances sur les systèmes racinaires pourraient être approfondies afin de proposer des espèces améliorant la teneur en matière organique des sols dégradés. De nombreux domaines nécessitent une meilleure compréhension et connaissance de la mise en place des espèces herbacées : la végétalisation de toitures et terrasses, la gestion des bandes enherbées et de la faune auxiliaire chez des producteurs, le contrôle des espèces envahissantes, la gestion de la biodiversité des Zones Non Agricoles dans les villes, etc.

Ce travail enrichissant de trois ans nous a permis de mieux visualiser et comprendre la mise en place des espèces herbacées et ouvre de nombreuses portes à explorer que ce soit sur le plan scientifique ou appliqué.

REFERENCES

- Acuna TLB, Pasuquin E, Wade LJ (2007) Genotypic differences in root penetration ability of wheat through thin wax layers in contrasting water regimes and in the field. *Plant and Soil* 301: 135-149. doi: 10.1007/s11104-007-9428-9.
- Acuna TLB, Wade LJ (2005) Root penetration ability of wheat through thin wax-layers under drought and well-watered conditions. *Australian Journal of Agricultural Research* 56: 1235-1244. doi: 10.1071/Ar05067.
- Acuna TLB, Wade LJ (2013) Use of genotype x environment interactions to understand rooting depth and the ability of wheat to penetrate hard soils. *Annals of Botany* 112: 359-368. doi: 10.1093/aob/mcs251.
- Aguirrezabal LAN, Tardieu F (1996) An architectural analysis of the elongation of field-grown sunflower root systems. Elements for modelling the effects of temperature and intercepted radiation. *Journal of Experimental Botany* 47: 411-420. doi: 10.1093/Jxb/47.3.411.
- Akay O, Fox GA (2007) Experimental investigation of direct connectivity between macropores and subsurface drains during infiltration. *Soil Science Society of America Journal* 71: 1600-1606. doi: 10.2136/sssaj2006.0359.
- Alameda D, Anten NPR, Villar R (2012a) Soil compaction effects on growth and root traits of tobacco depend on light, water regime and mechanical stress. *Soil & Tillage Research* 120: 121-129. doi: 10.1016/j.still.2011.11.013.
- Alameda D, Villar R (2009) Moderate soil compaction: Implications on growth and architecture in seedlings of 17 woody plant species. *Soil & Tillage Research* 103: 325-331. doi: 10.1016/j.still.2008.10.029.
- Alameda D, Villar R (2012) Linking root traits to plant physiology and growth in *Fraxinus angustifolia* Vahl. seedlings under soil compaction conditions. *Environmental and Experimental Botany* 79: 49-57. doi: 10.1016/j.envexpbot.2012.01.004.
- Alameda D, Villar R, Iriondo JM (2012b) Spatial pattern of soil compaction: Trees' footprint on soil physical properties. *Forest Ecology and Management* 283: 128-137. doi: 10.1016/j.foreco.2012.07.018.
- Alexander KG, Miller MH (1991) The effect of soil aggregate size on early growth and shoot-root ratio of maize (*Zea mays* L.). *Plant and Soil* 138: 189-194. doi: 10.1007/bf00012245.
- Ali ML, Pathan MS, Zhang J, Bai G, Sarkarung S, Nguyen HT (2000) Mapping QTLs for root traits in a recombinant inbred population from two indica ecotypes in rice. *Theor Appl Genet* 101: 756-766. doi: 10.1007/s001220051541.
- Argillier C, Falconnet G, Guez J (1991) Guide technique du forestier méditerranéen français. Chapitre 6 : production de plants forestiers.
- Aroca R, Porcel R, Manuel Ruiz-Lozano J (2012) Regulation of root water uptake under abiotic stress conditions. *Journal of Experimental Botany* 63: 43-57. doi: 10.1093/jxb/err266.
- Assaeed AM, McGowan M, Hebblethwaite PD, Brereton JC (1990) Effect of soil compaction on growth, yield and light interception of selected crops. *Annals of Applied Biology* 117: 653-666. doi: 10.1111/j.1744-7348.1990.tb04831.x.
- Atwell BJ (1988) Physiological-responses of Lupin roots to soil compaction. *Plant and Soil* 111: 277-281. doi: 10.1007/bf02139953.
- Babalola O, Lal R (1977a) Subsoil gravel horizon and maize root growth.1. Gravel concentration and bulk density effects. *Plant and Soil* 46: 337-&. doi: 10.1007/bf00010090.
- Babalola O, Lal R (1977b) Subsoil gravel horizon and maize root growth.2. Effets of gravel size, inter-gravel texture and natural gravel horizon. *Plant and Soil* 46: 347-357. doi: 10.1007/bf00010091.

- Bengough AG, Bransby MF, Hans J, McKenna SJ, Roberts TJ, Valentine TA (2006) Root responses to soil physical conditions; growth dynamics from field to cell. *Journal of Experimental Botany* 57: 437-447. doi: 10.1093/jxb/erj003.
- Bengough AG, McKenzie BM, Hallett PD, Valentine TA (2011) Root elongation, water stress, and mechanical impedance: a review of limiting stresses and beneficial root tip traits. *Journal of Experimental Botany* 62: 59-68. doi: 10.1093/jxb/erq350.
- Bengough AG, Mullins CE (1990) Mechanical impedance to root growth- A review of experimental techniques and root growth responses. *Journal of Soil Science* 41: 341-358.
- Bengough AG, Mullins CE, Wilson G (1997) Estimating soil frictional resistance to metal probes and its relevance to the penetration of soil by roots. *European Journal of Soil Science* 48: 603-612.
- Bingham IJ, Bengough AG (2003) Morphological plasticity of wheat and barley roots in response to spatial variation in soil strength. *Plant and Soil* 250: 273-282. doi: 10.1023/A:1022891519039.
- Birouste M, Zamora-Ledezma E, Bossard C, Perez-Ramos IM, Roumet C (2014) Measurement of fine root tissue density: a comparison of three methods reveals the potential of root dry matter content. *Plant and Soil* 374: 299-313. doi: 10.1007/s11104-013-1874-y.
- Blanco-Sepulveda R (2009) Relations between bulk density and mechanical resistance as an indicator of the soil compaction. *Agrociencia* 43: 231-239.
- Boeufremblay V, Plantureux S, Guckert A (1995) Influence of mechanical impedance on root exudation of maize seedlings at 2 development stages. *Plant and Soil* 172: 279-287. doi: 10.1007/bf00011330.
- Brown AD, Dexter AR, Chamen WCT, Spoor G (1996) Effect of soil macroporosity and aggregate size on seed-soil contact. *Soil & Tillage Research* 38: 203-216. doi: 10.1016/s0167-1987(96)01030-6.
- Burdon JJ (1980) Intra-Specific Diversity in a Natural Population of *Trifolium Repens*. *Journal of Ecology* 68: 717-735. doi: 10.2307/2259452.
- Cahn MD, Zobel RW, Bouldin DR (1989) Relationship between root elongation rate and diameter and duration of growth of lateral roots of maize. *Plant and Soil* 119: 271-279. doi: 10.1007/bf02370419.
- Cannon WA (1949) A Tentative Classification of Root Systems. *Ecology* 30: 542-548. doi: 10.2307/1932458.
- Casimiro I, Beekman T, Graham N, Bhalerao R, Zhang HM, Casero P, Sandberg G, Bennett MJ (2003) Dissecting *Arabidopsis* lateral root development. *Trends in Plant Science* 8: 165-171. doi: 10.1016/S1360-1385(03)00051-7.
- Cavers PB, Harper JL (1964) *Rumex Obtusifolius* L. and *R. Crispus* L. *Journal of Ecology* 52: 737-766. doi: 10.2307/2257859.
- Christensen JH, Bauw G, Welinder KG, Van Montagu M, Boerjan W (1998) Purification and characterization of peroxidases correlated with lignification in poplar xylem. *Plant Physiology* 118: 125-135. doi: 10.1104/Pp.118.1.125.
- Clark LJ, Aphale SL, Barraclough PB (2000) Screening the ability of rice roots to overcome the mechanical impedance of wax layers: importance of test conditions and measurement criteria. *Plant and Soil* 219: 187-196. doi: 10.1023/a:1004753900945.
- Clark LJ, Barraclough PB (1999) Do dicotyledons generate greater maximum axial root growth pressures than monocotyledons? *Journal of Experimental Botany* 50: 1263-1266. doi: 10.1093/jexbot/50.336.1263.
- Clark LJ, Price AH, Steele KA, Whalley WR (2008) Evidence from near-isogenic lines that root penetration increases with root diameter and bending stiffness in rice. *Funct Plant Biol* 35: 1163-1171. doi: 10.1071/fp08132.
- Clark LJ, Whalley WR, Barraclough PB (2003) How do roots penetrate strong soil? *Plant and Soil* 255: 93-104. doi: 10.1023/a:1026140122848.
- Crabbé J (ed) (1987) Aspects particuliers de la morphogenèse caulinaire des végétaux ligneux et introduction à leur étude quantitative. IRSIA, Bruxelles. pp. 116.

- Croser C, Bengough AG, Pritchard J (2000) The effect of mechanical impedance on root growth in pea (*Pisum sativum*). II. Cell expansion and wall rheology during recovery. *Physiologia Plantarum* 109: 150-159. doi: 10.1034/j.1399-3054.2000.100207.x.
- Curt T, Lucot E, Bouchaud M (2001) Douglas-fir root biomass and rooting profile in relation to soils in a mid-elevation area (Beaujolais Mounts, France). *Plant and Soil* 233: 109-125. doi: 10.1023/a:1010333308738.
- Curt T, Prevosto B (2003) Rooting strategy of naturally regenerated beech in Silver birch and Scots pine woodlands. *Plant and Soil* 255: 265-279. doi: 10.1023/a:1026132021506.
- da Silva AP, Imhoff S, Kay B (2004) Plant response to mechanical resistance and air-filled porosity of soils under conventional and no-tillage system. *Scientia Agricola* 61: 451-456.
- Dayrat B (2014) Les botanistes et la flore de France Museum Nat. *Histoire Naturelle*.
- De Moraes MT, Da Silva VR, Zvirtes AL, Carlesso R (2014) Use of penetrometers in agriculture: A review. *Engenharia Agricola* 34: 179-193.
- De Smet I (2012) Lateral root initiation: one step at a time. *New Phytologist* 193: 867-873. doi: 10.1111/j.1469-8137.2011.03996.x.
- Dexter AR (1988) Advances in Characterization of Soil Structure. *Soil & Tillage Research* 11: 199-238. doi: 10.1016/0167-1987(88)90002-5.
- Dexter AR (2004) Soil physical quality - Part III: Unsaturated hydraulic conductivity and general conclusions about S-theory. *Geoderma* 120: 227-239. doi: 10.1016/j.geoderma.2003.09.006.
- Dexter AR, Hewitt JS (1978) Structure of beds of spherical particles. *Journal of Soil Science* 29: 146-155.
- Donald RG, Kay BD, Miller MH (1987) The effect of soil aggregate size on early shoot and root growth of maize (*Zea mays* L.). *Plant and Soil* 103: 251-259. doi: 10.1007/bf02370397.
- Dumais J, Shaw SL, Steele CR, Long SR, Ray PM (2006) An anisotropic-viscoplastic model of plant cell morphogenesis by tip growth. *International Journal of Developmental Biology* 50: 209-222. doi: 10.1387/ijdb.052066jd.
- Gao W, Watts CW, Ren T, Whalley WR (2012) The effects of compaction and soil drying on penetrometer resistance. *Soil & Tillage Research* 125: 14-22. doi: 10.1016/j.still.2012.07.006.
- Gemtos TA, Lellis T (1997) Effects of soil compaction, water and organic matter contents on emergence and initial plant growth of cotton and sugar beet. *Journal of Agricultural Engineering Research* 66: 121-134. doi: 10.1006/jaer.1996.0126.
- Girardin P, Jordan M-O, Picard D, Trendel R (1986) Harmonisation des notations concernant la description morphologique d'un pied de maïs (*Zea mays* L.). *Agronomie* 6: 873-875.
- Glab T (2007) Effect of soil compaction on root system development and yields of tall fescue. *Int Agrophys* 21: 233-239.
- Glab T (2011) Effect of Soil Compaction on Root System Morphology and Productivity of Alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Pol J Environ Stud* 20: 1473-1480.
- Glab T (2013) Impact of soil compaction on root development and yield of meadow-grass. *Int Agrophys* 27: 7-13. doi: 10.2478/v10247-012-0062-2.
- Goss MJ (1977) Effects of Mechanical Impedance on Root-Growth in Barley (*Hordeum-Vulgare-L*) .1. Effects on Elongation and Branching of Seminal Root Axes. *Journal of Experimental Botany* 28: 96-111. doi: 10.1093/jxb/28.1.96.
- Goss MJ, Russell RS (1980) Effects of mechanical impedance on root growth in barley -*Hordeum vulgare* L).3. Observations on the mechanism of response. *Journal of Experimental Botany* 31: 577-588. doi: 10.1093/jxb/31.2.577.
- Grewal SS, Singh K, Dyal S (1984) Soil-profil gravel concentration and its effect on rainfed crop yields. *Plant and Soil* 81: 75-83. doi: 10.1007/bf02206896.
- Groleau-Renaud V, Plantureux S, Guckert A (1998) Effect of mechanical constraint on nodal and seminal root system of maize plants. *Comptes Rendus De L Academie Des Sciences Serie Iii-Sciences De La Vie-Life Sciences* 321: 63-71. doi: 10.1016/s0764-4469(97)89627-8.

- Grunewald W, Parizot B, Inzé D, Gheysen G, Beeckman T (2007) Developmental biology of roots: one common pathway for all angiosperms? *International Journal of Plant Developmental Biology* 1: 212-225.
- Grzesiak MT, Ostrowska A, Hura K, Rut G, Janowiak F, Rzepka A, Hura T, Grzesiak S (2014) Interspecific differences in root architecture among maize and triticale genotypes grown under drought, waterlogging and soil compaction. *Acta Physiol Plant* 36: 3249-3261. doi: 10.1007/s11738-014-1691-9.
- Grzesiak S, Grzesiak MT, Hura T, Marcinska I, Rzepka A (2013) Changes in root system structure, leaf water potential and gas exchange of maize and triticale seedlings affected by soil compaction. *Environmental and Experimental Botany* 88: 2-10. doi: 10.1016/j.envexpbot.2012.01.010.
- Hakansson I, Lipiec J (2000) A review of the usefulness of relative bulk density values in studies of soil structure and compaction. *Soil & Tillage Research* 53: 71-85. doi: 10.1016/S0167-1987(99)00095-1.
- Haling RE, Brown LK, Bengough AG, Valentine TA, White PJ, Young IM, George TS (2014) Root hair length and rhizosheath mass depend on soil porosity, strength and water content in barley genotypes. *Planta* 239: 643-651. doi: 10.1007/s00425-013-2002-1.
- Haling RE, Simpson RJ, Culvenor RA, Lambers H, Richardson AE (2011) Effect of soil acidity, soil strength and macropores on root growth and morphology of perennial grass species differing in acid-soil resistance. *Plant Cell Environ* 34: 444-456. doi: 10.1111/j.1365-3040.2010.02254.x.
- Hallé F (2004) *Architectures de Plantes*, Montpellier.
- Hallé F, Oldeman R (1970) *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux.*, Paris.
- Hamza O, Bengough AG, Bransby MF, Davies MCR, Halpin C, Hallett PD (2007) Novel biomechanical analysis of plant roots.
- Hansen S (1996) Effects of manure treatment and soil compaction on plant production of a dairy farm system converting to organic farming practice. *Agr Ecosyst Environ* 56: 173-186. doi: 10.1016/0167-8809(95)00646-X.
- Hatano R, Iwanaga K, Okajima H, Sakuma T (1988) Relationship between the distribution of soil macropores and root elongation. *Soil Science and Plant Nutrition* 34: 535-546.
- Hodge A (2009) Root decisions. *Plant Cell Environ* 32: 628-640. doi: 10.1111/j.1365-3040.2008.01891.x.
- Hoffman CA (1933) Developmental Morphology of *Allium cepa*. *Botanical Gazette* 95: 279-299.
- Hummel I, Vile D, Violle C, Devaux J, Ricci B, Blanchard A, Garnier E, Roumet C (2007) Relating root structure and anatomy to whole-plant functioning in 14 herbaceous Mediterranean species. *New Phytologist* 173: 313-321. doi: 10.1111/j.1469-8137.2006.01912.x.
- Iijima M, Kono Y (1991) Interspecific differences of the root-system structures of 4 cereal species as affected by soil compaction. *Jpn J Crop Sci* 60: 130-138.
- Iijima M, Morita S, P. B (2008) *Structure and Function of the Root Cap*. Crop Science Society of Japan, Tokyo, JAPON.
- Julves (1998) *Baseflor. Indew botanique, écologique et chorologique de la Flore de France*. Version [2013].
- Katuwal S, Norgaard T, Moldrup P, Lamande M, Wildenschild D, de Jonge LW (2015) Linking air and water transport in intact soils to macropore characteristics inferred from X-ray computed tomography. *Geoderma* 237: 9-20. doi: 10.1016/j.geoderma.2014.08.006.
- Kolesnikov VA (1971) The root system of fruit plants.
- Konopka B, Pages L, Doussan C (2008) Impact of soil compaction heterogeneity and moisture on maize (*Zea mays* L.) root and shoot development. *Plant Soil and Environment* 54: 509-519.
- Konopka B, Pages L, Doussan C (2009) Soil compaction modifies morphological characteristics of seminal maize roots. *Plant Soil and Environment* 55: 1-10.

- Korner C (2015) Paradigm shift in plant growth control. *Current Opinion in Plant Biology* 25: 107-114. doi: 10.1016/j.pbi.2015.05.003.
- Kubo K, Jitsuyama Y, Iwama K, Hasegawa T, Watanabe N (2004) Genotypic difference in root penetration ability by durum wheat (*Triticum turgidum* L. var. durum) evaluated by a pot with paraffin-Vaseline discs. *Plant and Soil* 262: 169-177. doi: 10.1023/b:plso.0000037033.23964.54.
- Kutschera-Mitter L (1996) Growth strategies of plant roots in different climatic regions. *Acta Phytogeographica Suecica* 81.
- Kutschera U, Niklas KJ (2013) Cell division and turgor-driven stem elongation in juvenile plants: A synthesis. *Plant Science* 207: 45-56. doi: 10.1016/j.plantsci.2013.02.004.
- Lecompte F, Ozier-Lafontaine H, Pages L (2001) The relationships between static and dynamic variables in the description of root growth. Consequences for field interpretation of rooting variability. *Plant and Soil* 236: 19-31. doi: 10.1023/a:1011924529885.
- Lecompte F, Ozier-Lafontaine H, Pages L (2003) An analysis of growth rates and directions of growth of primary roots of field-grown banana trees in an andisol at three levels of soil compaction. *Agronomie* 23: 209-218. doi: 10.1051/agro:2002084.
- Liang J, Zhang J, Wong MH (1996) Effects of air-filled soil porosity and aeration on the initiation and growth of secondary roots of maize (*Zea mays*). *Plant and Soil* 186: 245-254. doi: 10.1007/Bf02415520.
- Lipiec J, Hakansson I (2000) Influences of degree of compactness and matric water tension on some important plant growth factors. *Soil & Tillage Research* 53: 87-94. doi: 10.1016/s0167-1987(99)00094-x.
- Lipiec J, Horn R, Pietrusiewicz J, Siczek A (2012) Effects of soil compaction on root elongation and anatomy of different cereal plant species. *Soil & Tillage Research* 121: 74-81. doi: 10.1016/j.still.2012.01.013.
- Ludbrook J, Dudley H (1998) Why permutation tests are superior to t and F tests in biomedical research. *American Statistician* 52: 127-132. doi: 10.2307/2685470.
- Macheix J-J, Fleuriot A, Jay-Allemand C (2005) Les composés phénoliques des végétaux. Un exemple de métabolites secondaires d'importance.
- Malamy JE (2005) Intrinsic and environmental response pathways that regulate root system architecture. *Plant Cell Environ* 28: 67-77. doi: 10.1111/j.1365-3040.2005.01306.x.
- Mamarot J, Rodriguez A (2011) Mauvaises herbes des cultures, Paris.
- Materechera SA, Alston AM, Kirby JM, Dexter AR (1992) Influence of root diameter on the penetration of seminal roots to a compacted subsoil. *Plant and Soil* 144: 297-303. doi: 10.1007/bf00012888.
- Materechera SA, Dexter AR, Alston AM (1991) Penetration of very strong soils by seedling roots of different plant-species. *Plant and Soil* 135: 31-41. doi: 10.1007/bf00014776.
- Misra RK, Alston AM, Dexter AR (1988) Root-Growth and Phosphorus Uptake in Relation to the Size and Strength of Soil Aggregates .1. Experimental Studies. *Soil & Tillage Research* 11: 103-116. doi: 10.1016/0167-1987(88)90019-0.
- Misra RK, Dexter AR, Alston AM (1986) Penetration of soil aggregates of finite size.1. Blunt penetrometer probes. *Plant and Soil* 94: 43-58. doi: 10.1007/bf02380589.
- Mollier A, Pellerin S (1999) Maize root system growth and development as influenced by phosphorus deficiency. *Journal of Experimental Botany* 50: 487-497. doi: 10.1093/jexbot/50.333.487.
- Montagu KD, Conroy JP, Atwell BJ (2001) The position of localized soil compaction determines root and subsequent shoot growth responses. *Journal of Experimental Botany* 52: 2127-2133.
- Nadian H, Smith SE, Alston AM, Murray RS (1997) Effects of soil compaction on plant growth, phosphorus uptake and morphological characteristics of vesicular-arbuscular mycorrhizal colonization of *Trifolium subterraneum*. *New Phytologist*.
- Nawaz MF, Bourrie G, Trolard F (2013) Soil compaction impact and modelling. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 33: 291-309. doi: 10.1007/s13593-011-0071-8.

- Neves GYS, Marchiosi R, Ferrarese MLL, Siqueira-Soares RC, Ferrarese O (2010) Root Growth Inhibition and Lignification Induced by Salt Stress in Soybean. *J Agron Crop Sci* 196: 467-473. doi: 10.1111/j.1439-037X.2010.00432.x.
- Nhan DQ, Thaw S, Matsuo N, Xuan TD, Hong NH, Mochizuki T (2006) Evaluation of root penetration ability in rice using the wax-layers and the soil cake methods. *J Fac Agr Kyushu U* 51: 251-256.
- Nimmo JR (2004) Porosity and Pore Size Distribution. In: Elsevier (ed) *Encyclopedia of Soils in the Environment*. Hillel.
- Oldeman R (1974) *L'architecture de la forêt guyanaise*, Paris.
- Pages L (1995) Growth-patterns of the lateral roots of young oak (*Quercus robur*) tree seedlings-Relationship with apical diameter. *New Phytologist* 130: 503-509. doi: 10.1111/j.1469-8137.1995.tb04327.x.
- Pages L, Moreau D, Sarlikioti V, Boukeim H, Nguyen C (2012) ArchiSimple: a Parsimonious Model of the Root System Architecture. 2012 IEEE Fourth International Symposium on Plant Growth Modeling, Simulation, Visualization and Applications (Pma): 297-303.
- Pages L, Pellerin S (1994) Evaluation of parameters describing the root-system architecture of field-grown maine plants (sea mays L.).2. Density, length and branching of firsts order lateral roots. *Plant and Soil* 164: 169-176. doi: 10.1007/bf00010068.
- Pages L, Picon-Cochard C (2014) Modelling the root system architecture of Poaceae. Can we simulate integrated traits from morphological parameters of growth and branching? *New Phytologist* 204: 149-158. doi: 10.1111/nph.12904.
- Pages L, Serra V, Draye X, Doussan C, Pierret A (2010) Estimating root elongation rates from morphological measurements of the root tip. *Plant and Soil* 328: 35-44. doi: 10.1007/s11104-009-0079-x.
- Pages L, Vercambre G, Drouet JL, Lecompte F, Collet C, Le Bot J (2004) Root Typ: a generic model to depict and analyse the root system architecture. *Plant and Soil* 258: 103-119. doi: 10.1023/b:plso.0000016540.47134.03.
- Pagliai M, Denobili M (1993) Relationships between Soil Porosity, Root Development and Soil Enzyme-Activity in Cultivated Soils. *Geoderma* 56: 243-256. doi: 10.1016/0016-7061(93)90114-Z.
- Passioura JB (2002) 'Soil conditions and plant growth'. *Plant Cell Environ* 25: 311-318. doi: 10.1046/j.0016-8025.2001.00802.x.
- Pellerin S, Tabourel F (1995) Length of the Apical Unbranched Zone of Maize Axile Roots - Its Relationship to Root Elongation Rate. *Environmental and Experimental Botany* 35: 193-200. doi: 10.1016/0098-8472(94)00043-5.
- Perret J, Prasher SO, Kantzas A, Langford C (1999) Three-dimensional quantification of macropore networks in undisturbed soil cores. *Soil Science Society of America Journal* 63: 1530-1543.
- Place G, Bowman D, Burton M, Ruddy T (2008) Root penetration through a high bulk density soil layer: differential response of a crop and weed species. *Plant and Soil* 307: 179-190. doi: 10.1007/s11104-008-9594-4.
- Pregitzer KS (2002) Fine roots of trees – a new perspective. *New Phytologist* 154: 267-270. doi: 10.1046/j.1469-8137.2002.00413_1.x.
- Price AH, Steele KA, Moore BJ, Barraclough PB, Clark LJ (2000) A combined RFLP and AFLP linkage map of upland rice (*Oryza sativa* L.) used to identify QTLs for root-penetration ability. *Theor Appl Genet* 100: 49-56. doi: 10.1007/s001220050007.
- Prieto I, Roumet C, Cardinael R, Dupraz C, Jourdan C, Kim JH, Maeght JL, Mao Z, Pierret A, Portillo N, Rounsard O, Thammahacksa C, Stokes A (2015) Root functional parameters along a land-use gradient: evidence of a community-level economics spectrum. *Journal of Ecology* 103: 361-373. doi: 10.1111/1365-2745.12351.
- Pye A (2008) *Ecological studies of Rumex crispus L.* . Department of Crop Production Ecology Swedish University of Agricultural Sciences Uppsala.
- Raunkiaer C (1934) *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*, being the collected papers of C. Raunkiaer. Oxford University Press.

- Ray JD, Yu L, McCouch SR, Champoux MC, Wang G, Nguyen HT (1996) Mapping quantitative trait loci associated with root penetration ability in rice (*Oryza sativa* L). *Theor Appl Genet* 92: 627-636.
- Rey F (1993) L'architecture des plantes, Morphologie. CIRAD.
- Rich SM, Watt M (2013) Soil conditions and cereal root system architecture: review and considerations for linking Darwin and Weaver. *Journal of Experimental Botany* 64: 1193-1208. doi: 10.1093/jxb/ert043.
- Roosbahani MM, Huat BBK, Asadi A (2013) The effect of different random number distributions on the porosity of spherical particles. *Adv Powder Technol* 24: 26-35. doi: 10.1016/j.apt.2012.01.006.
- Rouault Y, Assouline S (1998) A probabilistic approach towards modeling the relationships between particle and pore size distributions: the multicomponent packed sphere case. *Powder Technology* 96: 33-41. doi: 10.1016/s0032-5910(97)03355-x.
- Sagar GR, Harper JL (1964) *Plantago* Major L., *P. Media* L. and *P. Lanceolata* L. *Journal of Ecology* 52: 189-221. doi: 10.2307/2257792.
- Sangakkara UR, Hartwig UA, Nosberger J (1996) Root and shoot development of *Phaseolus vulgaris* L (French beans) as affected by soil moisture and fertilizer potassium. *J Agron Crop Sci* 177: 145-151. doi: 10.1111/j.1439-037X.1996.tb00231.x.
- Sarquis JI, Jordan WR, Morgan PW (1991) Ethylene Evolution from Maize (*Zea-Mays* L) Seedling Roots and Shoots in Response to Mechanical Impedance. *Plant Physiology* 96: 1171-1177. doi: 10.1104/Pp.96.4.1171.
- Schmidt S, Bengough AG, Gregory PJ, Grinev DV, Otten W (2012) Estimating root-soil contact from 3D X-ray microtomographs. *European Journal of Soil Science* 63: 776-786. doi: 10.1111/j.1365-2389.2012.01487.x.
- Schmidt S, Gregory PJ, Grinev DV, Bengough AG (2013) Root elongation rate is correlated with the length of the bare root apex of maize and lupin roots despite contrasting responses of root growth to compact and dry soils. *Plant and Soil* 372: 609-618. doi: 10.1007/s11104-013-1766-1.
- Schoonderbeek D, Schoute JFT (1994) Root and Root-Soil Contact of Winter-Wheat in Relation to Soil Macroporosity. *Agr Ecosyst Environ* 51: 89-98. doi: 10.1016/0167-8809(94)90036-1.
- Scrugli A La reproduction des Orchidées.
- Searle BP, Sorensen IB (2004) Soil compaction effects on early plant growth of squash. In: PD Kemp (ed) *Agronomy New Zealand, Proceedings*.
- Sideris CP (1925) Observations on the development of the root system of *Allium cepa* L. *American Journal of Botany* 12: 225-258.
- Singh V, van Oosterom EJ, Jordan DR, Messina CD, Cooper M, Hammer GL (2010) Morphological and architectural development of root systems in sorghum and maize. *Plant and Soil* 333: 287-299. doi: 10.1007/s11104-010-0343-0.
- Sirjacobs D, Hanquet B, Lebeau F, Destain MF (2002) On-line soil mechanical resistance mapping and correlation with soil physical properties for precision agriculture. *Soil & Tillage Research* 64: 231-242. doi: 10.1016/s0167-1987(01)00266-5.
- Stewart JB, Moran CJ, Wood JT (1999) Macropore sheath: quantification of plant root and soil macropore association. *Plant and Soil* 211: 59-67. doi: 10.1023/a:1004405422847.
- Stirzaker RJ, Passioura JB (1996) The water relations of the root-soil interface. *Plant Cell Environ* 19: 201-208. doi: 10.1111/j.1365-3040.1996.tb00241.x.
- Stirzaker RJ, Passioura JB, Wilms Y (1996) Soil structure and plant growth: Impact of bulk density and biopores. *Plant and Soil* 185: 151-162. doi: 10.1007/Bf02257571.
- Stokes A, Atger C, Bengough AG, Fourcaud T, Sidle RC (2009) Desirable plant root traits for protecting natural and engineered slopes against landslides. *Plant and Soil* 324: 1-30. doi: 10.1007/s11104-009-0159-y.
- Tanakamaru S, Hayashida S, Mochizuki T, Furuya T (1998) Specific difference in root penetration into the compacted soil cakes in crop plants. *Jpn J Crop Sci* 67: 63-69.

- Taylor HM, Gardner HR (1960) Use of Wax Substrates in Root Penetration Studies. *Soil Sci Soc Am J* 24: 79-81. doi: 10.2136/sssaj1960.03615995002400020004x.
- Tomos AD, Malone M, Pritchard J (1989) The biophysics of differential growth. *Environmental and Experimental Botany* 29: 7-23.
- Tracy SR, Black CR, Roberts JA, McNeill A, Davidson R, Tester M, Samec M, Korosak D, Sturrock C, Mooney SJ (2012a) Quantifying the effect of soil compaction on three varieties of wheat (*Triticum aestivum* L.) using X-ray Micro Computed Tomography (CT). *Plant and Soil* 353: 195-208. doi: 10.1007/s11104-011-1022-5.
- Tracy SR, Black CR, Roberts JA, Sturrock C, Mairhofer S, Craigon J, Mooney SJ (2012b) Quantifying the impact of soil compaction on root system architecture in tomato (*Solanum lycopersicum*) by X-ray micro-computed tomography. *Annals of Botany* 110: 511-519. doi: 10.1093/aob/mcs031.
- Tripepi RR, George MWG (2005) Improved root growth of Corkbark Fir and Pinyon Pine seedling grown in gravel bed. In: HortScience (ed) 102nd Annual International Conference of the American Society for Horticultural Science, Las Vegas, Nevada.
- Turkington R, Burdon JJ (1983) The biology of canadian weeds: 57. *Trifolium repens* L. *Can J Plant Sci* 63: 243-266. doi: 10.4141/cjps83-024.
- Unger PW (1971) Soil Profile Gravel Layers: II. Effect on Growth and Water Use by a Hybrid Forage Sorghum. *Soil Sci Soc Am Proc* 35: 980-983.
- UNISCIEL (2013) Différents types de plantule.
- Usovicz B, Lipiec J (2009) Spatial distribution of soil penetration resistance as affected by soil compaction: The fractal approach. *Ecological Complexity* 6: 263-271. doi: 10.1016/j.ecocom.2009.05.005.
- Valentine TA, Hallett PD, Binnie K, Young MW, Squire GR, Hawes C, Bengough AG (2012) Soil strength and macropore volume limit root elongation rates in many UK agricultural soils. *Annals of Botany* 110: 259-270. doi: 10.1093/aob/mcs118.
- van der Weele CM, Spollen WG, Sharp RE, Baskin TI (2000) Growth of *Arabidopsis thaliana* seedlings under water deficit studied by control of water potential in nutrient-agar media. *Journal of Experimental Botany* 51: 1555-1562. doi: 10.1093/jexbot/51.350.1555.
- Vannoordwijk M, Kooistra MJ, Boone FR, Veen BW, Schoonderbeek D (1992) Root-Soil Contact of Maize, as Measured by a Thin-Section Technique .1. Validity of the Method. *Plant and Soil* 139: 109-118.
- Vannoordwijk M, Schoonderbeek D, Kooistra MJ (1993) Root Soil Contact of Field-Grown Winter-Wheat. *Geoderma* 56: 277-286. doi: 10.1016/0016-7061(93)90117-4.
- Vaz CMP, Manieri JM, de Maria IC, Tuller M (2011) Modeling and correction of soil penetration resistance for varying soil water content. *Geoderma* 166: 92-101. doi: 10.1016/j.geoderma.2011.07.016.
- Veen BW, Vannoordwijk M, Dewilligen P, Boone FR, Kooistra MJ (1992) Root-Soil Contact of Maize, as Measured by a Thin-Section Technique .3. Effects on Shoot Growth, Nitrate and Water-Uptake Efficiency. *Plant and Soil* 139: 131-138. doi: 10.1007/Bf00012850.
- Vine PN, Lal R, Payne D (1981) The influence of sands and gravels on root-growth of maize seedlings. *Soil Sci* 131: 124-129. doi: 10.1097/00010694-198102000-00009.
- Volaire F, Barkaoui K, Norton M (2014) Designing resilient and sustainable grasslands for a drier future: Adaptive strategies, functional traits and biotic interactions. *European Journal of Agronomy* 52: 81-89. doi: 10.1016/j.eja.2013.10.002.
- Volkmar KM, Entz T (1995) A Method for Characterizing the Effect of Root-Formed Pores on Growth of Roots in a Chernozemic Clay Loam. *Canadian Journal of Soil Science* 75: 293-298.
- Weaver J, Bruner W (eds) (1927) Root development of vegetables crops. McGraw-Hill Book Company, London. pp. 256.
- Weaver JE (1915) A study of the root-systems of prairie plants of southeastern Washington. *The Plant World* 18: 273-292.
- Weaver JE (1919) The Ecologie Relations of Roots. Papers of John E W eaver (1884-1956).

- Weaver JE (1958) Classification of Root Systems of Forbs of Grassland and a Consideration of Their Significance. *Ecology* 39: 394-401. doi: 10.2307/1931749.
- Whalley WR, Clark LJ, Finch-Savage WE, Cope RE (2004) The impact of mechanical impedance on the emergence of carrot and onion seedlings. *Plant and Soil* 265: 315-323. doi: 10.1007/s11104-005-0505-7.
- Whalley WR, Clark LJ, Gowing DJG, Cope RE, Lodge RJ, Leeds-Harrison PB (2006) Does soil strength play a role in wheat yield losses caused by soil drying? *Plant and Soil* 280: 279-290. doi: 10.1007/s11104-005-3485-8.
- Whalley WR, Leeds-Harrison PB, Clark LJ, Gowing DJG (2005) Use of effective stress to predict the penetrometer resistance of unsaturated agricultural soils. *Soil & Tillage Research* 84: 18-27. doi: 10.1016/j.still.2004.08.003.
- Whiteley GM, Dexter AR (1982) Root development and growth of oilseed, wheat and pea crops on tilled and non-tilled soil. *Soil & Tillage Research* 2: 379-393. doi: 10.1016/0167-1987(82)90006-x.
- Wiersum LK (1957) The relationship of the size and structural rigidity of pores to their penetration by roots. *Plant and Soil* 9: 75-85. doi: 10.1007/bf01343483.
- Wolkowski RP (1990) Relationship between wheel-traffic-induced soil compaction, nutrient availability, and crop growth- a review. *Journal of Production Agriculture* 3: 460-469.
- Wolkowski RP (1991) Corn Growth-response to K-fertilization on 3 compacted soils. *Soil & Tillage Research* 21: 287-298. doi: 10.1016/0167-1987(91)90026-t.
- Young IM, Montagu K, Conroy J, Bengough AG (1997) Mechanical impedance of root growth directly reduces leaf elongation rates of cereals. *New Phytologist* 135: 613-619. doi: 10.1046/j.1469-8137.1997.00693.x.
- Yu LX, Ray JD, Otoole JC, Nguyen HT (1995) Use of wax-petrolatum layers for screening rice root penetration. *Crop Science* 35: 684-687.
- Zheng HG, Babu RC, Pathan MS, Ali L, Huang N, Courtois B, Nguyen HT (2000) Quantitative trait loci for root-penetration ability and root thickness in rice: Comparison of genetic backgrounds. *Genome* 43: 53-61. doi: 10.1139/gen-43-1-53.

ANNEXES

ANNEXE I : LISTE DES ESPECES ETUDIEES

Commentaire [e2]: NOUVEAU

Nom latin	Pérennité	Type Biologique	Clade	Famille
<i>Achillea millefolium</i>	Vivace	hsto	Eudicots	Asteraceae
<i>Achillea tomentosa</i>	Vivace	heri	Eudicots	Asteraceae
<i>Allium roseum</i>	vivace	gbul	Monocots	Amaryllidaceae
<i>Allium sphaerocephalon</i>	Vivace	gbul	Monocots	Amaryllidaceae
<i>Alyssum alyssoides</i>	Annuelle	test	Eudicots	Brassicaceae
<i>Anchusa arvensis</i>	Annuelle	test	Eudicots	Boraginaceae
<i>Anthemis arvensis</i>	Annuelle	test	Eudicots	Asteraceae
<i>Aphyllanthes monspeliensis</i>	vivace	hces	Monocots	Asparagaceae
<i>Arctium lappa</i>	Bisannuelle	Hbis	Eudicots	Asteraceae
<i>Argyrobium zanonii</i>	vivace	csuf	Eudicots	Fabaceae
<i>Asparagus acutifolius</i>	vivace	cfru	Monocots	Asparagaceae
<i>Asperugo procumbens</i>	Annuelle	test	Eudicots	Boraginaceae
<i>Astragalus monspessulanus</i>	Vivace	hros	Eudicots	Fabaceae
<i>Avena sterilis</i>	Annuelle	test	Monocots	Poaceae
<i>Bellis perennis</i>	Vivace	hros	Eudicots	Asteraceae
<i>Berula erecta</i>	vivace	hsto	Eudicots	Apiaceae
<i>Biscutella laevigata</i>	vivace	hros	Eudicots	Brassicaceae
<i>Bituminaria bituminosa</i>	vivace	Heri	Eudicots	Fabaceae
<i>Brachypodium retusum</i>	Vivace	hsto	Monocots	Poaceae
<i>Bromus sterilis</i>	Annuelle	test	Monocots	Poaceae
<i>Bryonia cretica</i>	Vivace	gbul	Eudicots	Cucurbitaceae
<i>Buglossoides arvensis</i>	Annuelle	test	Eudicots	Boraginaceae
<i>Bupleurum baldense</i>	Annuelle	test	Eudicots	Apiaceae
<i>Capsella bursa-pastoris</i>	Annuelle/bisa	test	Eudicots	Brassicaceae
<i>Cardamine hirsuta</i>	Annuelle	tver	Eudicots	Brassicaceae
<i>Carduus nigrescens</i>	Bisannuelle	Hbis	Eudicots	Asteraceae
<i>Carduus pycnocephalus</i>	Annuelle/bisa	Hbis	Eudicots	Asteraceae
<i>Cephalanthera damasonium</i>	Vivace	grhi	Monocots	Orchidaceae
<i>Chelidonium majus</i>	Vivace	heri	Eudicots	Papaveraceae
<i>Cirsium arvense</i>	Vivace	Grhi	Eudicots	Asteraceae
<i>Cirsium monspessulanum</i>	Vivace	Heri	Eudicots	Asteraceae
<i>Clematis vitalba</i>	Vivace	A-lia-cad	Eudicots	Ranunculaceae
<i>Clinopodium nepeta</i>	Vivace	hsto	Eudicots	Lamiaceae
<i>Clypeola jonthlaspi</i>	Annuelle	tver	Eudicots	Brassicaceae
<i>Convolvulus arvensis</i>	Vivace	hsto	Eudicots	Convolvulaceae
<i>Convolvulus cantabrica</i>	vivace	csuf	Eudicots	Convolvulaceae
<i>Crepis bursifolia</i>	Bisannuelle	Hbis	Eudicots	Asteraceae
<i>Crepis foetida</i>	Annuelle	test	Eudicots	Asteraceae
<i>Crepis sancta</i>	Annuelle/ pérennisante	tver	Eudicots	Asteraceae
<i>Crupina vulgaris</i>	Annuelle	test	Eudicots	Asteraceae
<i>Dactylis glomerata</i>	vivace	hces	Monocots	Poaceae

<i>Daucus carota</i>	Bisannuelle	Hbis	Eudicots	Apiaceae
<i>Daucus carota sativus</i>	Bisannuelle	Hbis	Eudicots	Apiaceae
<i>Diplotaxis tenuifolia</i>	Vivace	heri	Eudicots	Brassicaceae
<i>Echium vulgare</i>	Bisannuelle	Hbis	Eudicots	Boraginaceae
<i>Elytrigia repens</i>	Vivace	Grhi	Monocots	Poaceae
<i>Equisetum pratense</i>	vivace	grhi	Tracheophytes	Equisetaceae
<i>Erodium ciconium</i>	Annuelle	test	Eudicots	Geraniaceae
<i>Erodium cicutarium</i>	Annuelle/bisa	test	Eudicots	Geraniaceae
<i>Erodium malacoides</i>	Annuelle	test	Eudicots	Geraniaceae
<i>Erophila verna</i>	Annuelle	tver	Eudicots	Brassicaceae
<i>Eryngium campestre</i>	vivace	hros	Eudicots	Apiaceae
<i>Eupatorium cannabinum</i>	Vivace	Heri	Eudicots	Asteraceae
<i>Euphorbia cyparissias</i>	vivace	hsto	Eudicots	Euphorbiaceae
<i>Euphorbia helioscopia</i>	Annuelle	test	Eudicots	Euphorbiaceae
<i>Euphorbia serrata</i>	Vivace	heri	Eudicots	Euphorbiaceae
<i>Foeniculum vulgare</i>	vivace	Heri	Eudicots	Apiaceae
<i>Fumana ericoides</i>	vivace	csuf	Eudicots	Cistaceae
<i>Fumaria officinalis</i>	Annuelle	test	Eudicots	Papaveraceae
<i>Galatella sedifolia</i>	vivace	heri	Eudicots	Asteraceae
<i>Galium aparine</i>	Annuelle	test	Eudicots	Rubiaceae
<i>Galium mollugo</i>	Vivace	hsto	Eudicots	Rubiaceae
<i>Geranium molle</i>	Annuelle	test	Eudicots	Geraniaceae
<i>Geranium rotundifolium</i>	Annuelle/bisa	test	Eudicots	Geraniaceae
<i>Glaucium flavum</i>	Bisannuelle	Hbis	Eudicots	Papaveraceae
<i>Helianthemum nummularium</i>	Vivace	csuf	Eudicots	Cistaceae
<i>Helichrysum stoechas</i>	vivace	csuf	Eudicots	Asteraceae
<i>Hieracium pilosella</i>	Vivace	hros	Eudicots	Asteraceae
<i>Himantoglossum robertianum</i>	Vivace	gtub	Monocots	Orchidaceae
<i>Hippocrepis ciliata</i>	Annuelle	tver	Eudicots	Fabaceae
<i>Hordeum marinum</i>	Annuelle	test	Monocots	Poaceae
<i>Humulus lupulus</i>	Vivace	heri	Eudicots	Cannabaceae
<i>Inula conyza</i>	Vivace	heri	Eudicots	Asteraceae
<i>Lactuca serriola</i>	Annuelle/bisa	test	Eudicots	Asteraceae
<i>Lamium amplexicaule</i>	Annuelle	test	Eudicots	Lamiaceae
<i>Lamium purpureum</i>	Annuelle	test	Eudicots	Lamiaceae
<i>Lathyrus cicera</i>	Annuelle	test	Eudicots	Fabaceae
<i>Lepidium draba</i>	vivace	heri(grhi)	Eudicots	Brassicaceae
<i>Lotus corniculatus</i>	Vivace	heri	Eudicots	Fabaceae
<i>Lycopus europaeus</i>	Vivace	heri	Eudicots	Lamiaceae
<i>Lysimachia linum-stellatum</i>	Annuelle	tver	Eudicots	Primulaceae
<i>Lysimachia vulgaris</i>	vivace	Heri	Eudicots	Primulaceae
<i>Malva sylvestris</i>	bisa/ vivace	heri	Eudicots	Malvaceae
<i>Mantisalca salmantica</i>	Vivace	heri	Eudicots	Asteraceae
<i>Marrubium vulgare</i>	Vivace	heri	Eudicots	Lamiaceae

<i>Melilotus albus</i>	Bisannuelle	Hbis	Eudicots	Fabaceae
<i>Mentha arvensis</i>	vivace	hsto	Eudicots	Lamiaceae
<i>Mercurialis annua</i>	Annuelle	test	Eudicots	Euphorbiaceae
<i>Microthlaspi perfoliatum</i>	Annuelle	tver	Eudicots	Brassicaceae
<i>Muscari comosum</i>	vivace	gbul	Monocots	Asparagaceae
<i>Muscari neglectum</i>	Vivace	gbul	Monocots	Asparagaceae
<i>Odontites luteus</i>	Annuelle	test	Eudicots	Orobanchaceae
<i>Onopordum acanthium</i>	Bisannuelle	Hbis	Eudicots	Asteraceae
<i>Ophrys apifera</i>	vivace	gtub	Monocots	Orchidaceae
<i>Ophrys scolopax</i>	Vivace	gtub	Monocots	Orchidaceae
<i>Ophrys virescens</i>	Vivace	gtub	Monocots	Orchidaceae
<i>Orchis simia</i>	Vivace	gtub	Monocots	Orchidaceae
<i>Ornithogalum umbellatum</i>	Vivace	gbul	Monocots	Asparagaceae
<i>Oxalis debilis</i>	Vivace	heri	Eudicots	Oxalidaceae
<i>Pallenis spinosa</i>	Bisannuelle	Hbis	Eudicots	Asteraceae
<i>Papaver rhoeas</i>	Annuelle	test	Eudicots	Papaveraceae
<i>Parietaria judaica</i>	Vivace	hsto	Eudicots	Urticaceae
<i>Phacelia tanacetifolia</i>	Annuelle	test	Eudicots	Boraginaceae
<i>Phlomis herba-venti</i>	Vivace	heri	Eudicots	Lamiaceae
<i>Picris hieracioides</i>	Bisannuelle	heri	Eudicots	Asteraceae
<i>Plantago lanceolata</i>	vivace	hros	Eudicots	Plantaginaceae
<i>Plantago major</i>	Vivace	hros	Eudicots	Plantaginaceae
<i>Potentilla neummanniana</i>	vivace	hces	Eudicots	Rosaceae
<i>Potentilla reptans</i>	vivace	hsto	Eudicots	Rosaceae
<i>Ranunculus acris</i>	vivace	heri	Eudicots	Ranunculaceae
<i>Reichardia picroides</i>	Annuelle	tver	Eudicots	Asteraceae
<i>Reseda phyteuma</i>	Annuelle	test	Eudicots	Resedaceae
<i>Rubia peregrina</i>	Vivace	hsto	Eudicots	Rubiaceae
<i>Rubia tinctorum</i>	vivace	hsto	Eudicots	Rubiaceae
<i>Rumex crispus</i>	vivace	hros	Eudicots	Polygonaceae
<i>Rumex pulcher</i>	Bisannuelle	Hbis	Eudicots	Polygonaceae
<i>Ruta montana</i>	Vivace	heri	Eudicots	Rutaceae
<i>Salvia verbenaca</i>	vivace	hros	Eudicots	Lamiaceae
<i>Sanguisorba minor</i>	Vivace	heri	Eudicots	Rosaceae
<i>Scabiosa atropurpurea</i>	vivace	hros	Eudicots	Caprifoliaceae
<i>Scandix australis</i>	Annuelle	test	Eudicots	Apiaceae
<i>Scandix pecten-veneris</i>	Annuelle	test	Eudicots	Apiaceae
<i>Sedum rupestre</i>	vivace	csuf-suc	Eudicots	Crassulaceae
<i>Senecio vulgaris</i>	Annuelle	test	Eudicots	Asteraceae
<i>Sherardia arvensis</i>	Annuelle	test	Eudicots	Rubiaceae
<i>Sideritis romana</i>	Annuelle	test	Eudicots	Lamiaceae
<i>Silene latifolia</i>	bisa/ vivace	heri	Eudicots	Caryophyllaceae
<i>Silene vulgaris</i>	vivace	hsto	Eudicots	Caryophyllaceae
<i>Sisymbrium irio</i>	Annuelle/bisa	test	Eudicots	Brassicaceae
<i>Sonchus oleraceus</i>	Annuelle	test	Eudicots	Asteraceae

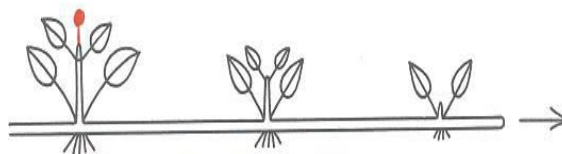
<i>Stellaria media</i>	Annuelle/ pérennisante	test	Eudicots	Caryophyllaceae
<i>Stipa pennata</i>	vivace	hces	Monocots	Poaceae
<i>Taraxacum obovatum</i>	Vivace	hros	Eudicots	Asteraceae
<i>Taraxacum palustre</i>	vivace	heri	Eudicots	Asteraceae
<i>Teucrium chamaedrys</i>	Vivace	csuf	Eudicots	Lamiaceae
<i>Teucrium polium</i>	Vivace	cfro	Eudicots	Lamiaceae
<i>Tragopogon porrifolius</i>	Bisannuelle	Heri	Eudicots	Asteraceae
<i>Trifolium campestre</i>	Annuelle	test	Eudicots	Fabaceae
<i>Trifolium pratense</i>	vivace	heri	Eudicots	Fabaceae
<i>Trifolium repens</i>	vivace	hsto	Eudicots	Fabaceae
<i>Urospermum picroides</i>	annuelle	tver	Eudicots	Asteraceae
<i>Verbascum nigrum</i>	bisa/ vivace	Hbis	Eudicots	Scrophulariaceae
<i>Verbascum sinuatum</i>	Bisannuelle	Hbis	Eudicots	Scrophulariaceae
<i>Veronica arvensis</i>	Annuelle	test	Eudicots	Plantaginaceae
<i>Veronica hederifolia</i>	Annuelle	tver	Eudicots	Plantaginaceae
<i>Veronica persica</i>	Annuelle	test	Eudicots	Plantaginaceae
<i>Vicia hybrida</i>	Annuelle	tver	Eudicots	Fabaceae
<i>Vicia peregrina</i>	Annuelle	tver	Eudicots	Fabaceae
<i>Vicia sativa</i>	Annuelle	test	Eudicots	Fabaceae
<i>Viola odorata</i>	vivace	hsto	Eudicots	Violaceae

ANNEXE II : EXEMPLE DE MODELE ARCHITECTURAL DE HALLE

Le modèle de BELL est défini ici pour la première fois, ce qui justifie une description détaillée. La jeune plante met en place un axe horizontal à entrenœuds longs –parfois plusieurs- qui s’allonge sur ou sous la surface du sol, sur une surface rocheuse, plus rarement sous la surface de l’eau. S’il est souterrain, cet axe porte généralement des cataphylles et ne joue aucun rôle dans les photosynthèses, sauf si les limbes foliaires sont capables de sortir du sol. A partir de cet axe horizontal s’édifient des axes latéraux aériens qui jouent un rôle photosynthétique variable – parfois majeur, voir exclusif- et portent les organes de la sexualité (Hallé 2004).

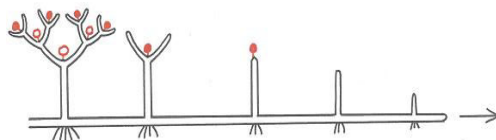
Selon l’espèce considérée, les axes latéraux, structurellement très variés, peuvent se limiter à une structure sexuelle, presque aphyllé,

Geophila obvallata
Linnaea borealis



- Ils peuvent être porteurs d’une sexualité terminale et capable d’édifier un système modulaire,

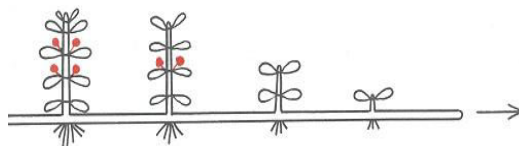
Remirea maritima



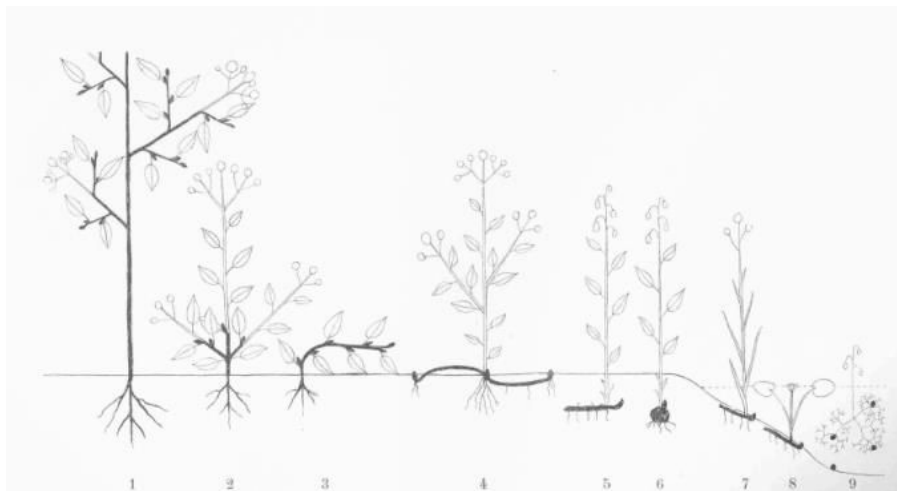
- Ils peuvent, sans ramifier, porter une sexualité latérale.

Honckenya peploides

Hydrophyllax madagascariensis



ANNEXE III : LA CLASSIFICATION DE RAUNKIER



1. Phanérophyte 2-3. Chamaephytes 4. Hémicryptophyte 5-9. Cryptophytes

5-6. Géophytes 7. Hélophyte

8-9. Hydrophytes.

ANNEXE IV : LA CLASSIFICATION DE CANNON

Systèmes racinaires primaires

Type 1: Mesophyte. La racine primaire et les latérales sont bien développées

Type 2: Primaire courte, latérales bien développées mais superficielles (spécialisé)
Hydrophytes (a) et Xerophyte.

Type 3: Primaire longue, Latérales distribuées le long de la primaire, mais faiblement développées. (spécialisé xerophyte)

Type 4: Primaire longue, latérales superficielles.

Type 5 : Primaire est en fourchette ou divisé en 2 à 5 latérales, généralement peu développées.
Bien dispersées (après la fourche)

Type 6: Primaire est en fourchette ou divisé en 2 à 5 latérales, superficielle,

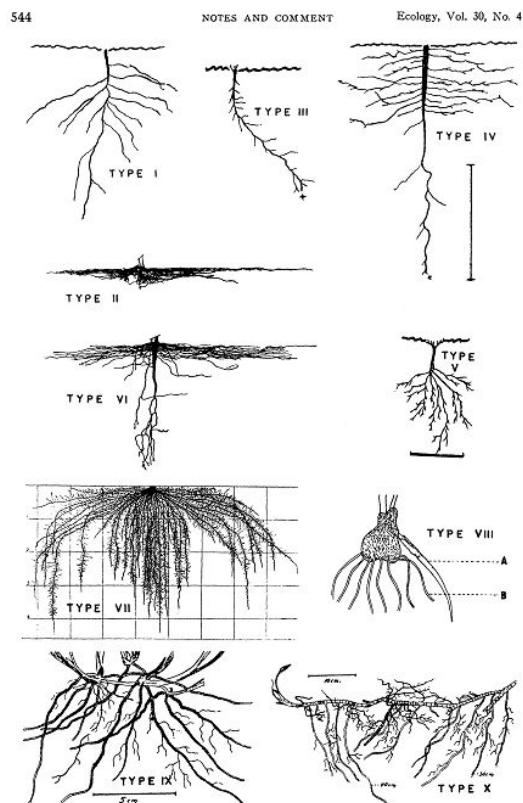
Systèmes racinaires adventifs:

Type 7, un type de racine adventice et en un groupe (centralisé uniforme)

Type 8, plus d'1 type de racines mais en un groupe (centralisé multiforme)

Type 9, un type mais en plusieurs groupe (décentralisé uniforme)

Type 10, plusieurs types et en plusieurs groupes (décentralisé multiforme)



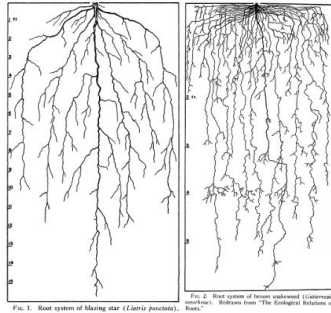
ANNEXE V : LA CLASSIFICATION DE WEAVER

Groupe 1 : Pivot avec des ramifications largement répandues, qui pénètre profondément. Peu de possibilité d'absorption vers la surface du sol, plutôt plus en profondeur. ex : *Liatris pinctata*

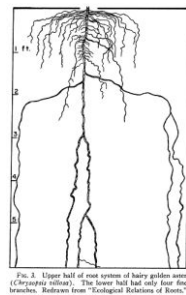
Groupe 2 : Pivot (quelques espèces sans pivot) avec des ramifications largement répandues. Zonation peu profonde à moins de 2 pieds de la surface. Beaucoup d'absorption. Elles sont en pleine compétition avec les racines des herbes en partie supérieure. ex : *Chrysopsis villosa*

Groupe 3 : Plusieurs pivots ou plusieurs racines principales. Très peu voire pas de ramifications (en zone profonde, s'il y a). Les pivots pénètrent profondément. ex : *Mirabilis linearis*. Les racines absorbent probablement l'eau sur toute la profondeur.

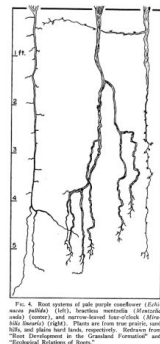
Groupe 1:



Groupe 2:



Groupe 3 :



ANNEXE VI : LA CLASSIFICATION DE KOLESNIKOV

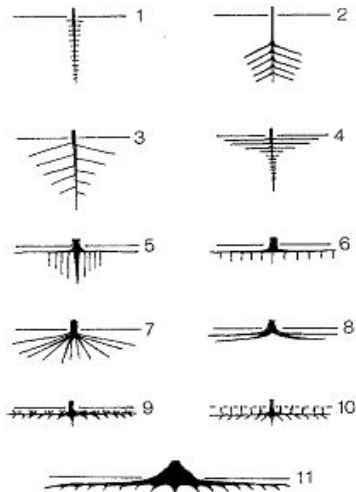


FIGURE 10. Types of primary root system of trees and shrubs: 1—tap weakly branching root system; 2—deep tap palmate or deeply branching tap root system; 3—tap palmate or greatly branching tap root system; 4—superficial tap root system; 5—superficial tap anchoring root system; 6—superficial anchoring or superficial pectinate root system; 7—palmate or raceme-like root system; 8—superficial root system; 9—superficial or superficial tap root system with ascending coralloid roots; 10—superficial root system with aerating roots; 11—superficial root system with buttressed roots. Redrawn from Kolesnikov (1971), with the permission of Mir Publishers, Moscow.

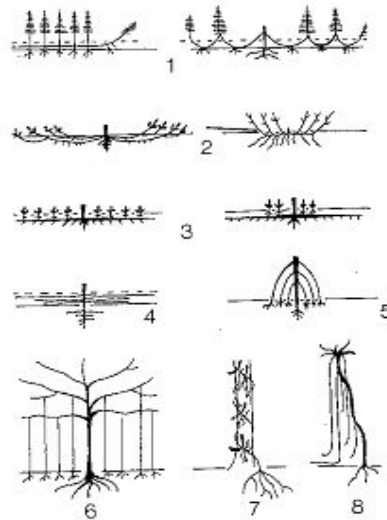


FIGURE 32. Types of secondary and combined root systems of trees and shrubs: 1—with the adventitious roots on the rooting stems and branches; 2—with the adventitious roots on the plant shoots partly or completely submerged in the soil; 3—with the adventitious roots on the root suckers or stool shoots; 4—with the adventitious system developing in place of the dying-off main root system; 5—with prop roots; 6—with polelike roots (radices columnares); 7—with climbing or clinging roots; 8—with pendulous (aerial) roots. Redrawn from Kolesnikov (1971), with the permission of Mir Publishers, Moscow.

TABLE DES TABLEAUX

<i>Tableau 1: Les méristèmes primaires et les tissus qu'ils produisent</i>	<i>13</i>
<i>Tableau 2: Liste des 20 espèces étudiées avec leur abréviation et leur famille.....</i>	<i>64</i>
<i>Tableau 3: Matières sèches racinaires et aériennes des 20 espèces selon les 2 modalités témoin et contraint.....</i>	<i>68</i>
<i>Tableau 4: Densité de ramification sur la racine principale (Dens1) (par cm de racine principale) et densité de ramification sur les racines latérales (par cm de racine principale) (Dens2) selon la modalité témoin (C) ou RP. Dim correspond à la diminution de la densité entre C et RP (en %).</i>	<i>73</i>
<i>Tableau 5: Coefficient de corrélation (et leur intervalle de confiance) entre les traits racinaires des espèces et leur capacité de pénétration.....</i>	<i>75</i>
<i>Tableau 6 : Coefficients de corrélation et leur intervalle de confiance entre les réponses (exprimées en ratio par rapport aux témoins) des espèces et la capacité de pénétration des racines.</i>	<i>77</i>
<i>Tableau 7: Coefficients de corrélation et leur intervalle de confiance entre les traits racinaires des espèces et la tension supportée par les racines.....</i>	<i>77</i>
<i>Tableau 8: Les types de comportements racinaires face à une ZR</i>	<i>84</i>
<i>Tableau 9: Liste des 12 espèces étudiées avec leur famille, leur abréviation</i>	<i>94</i>
<i>Tableau 10: Caractéristiques du lit de contrainte (valeurs extrêmes entre parenthèses)</i>	<i>96</i>
<i>Tableau 11: Valeurs moyennes (\pm écart-type) de biomasses.....</i>	<i>100</i>
<i>Tableau 12: Liste des variables.....</i>	<i>112</i>
<i>Tableau 13: Variables qui contribuent à la classification</i>	<i>114</i>
<i>Tableau 14: Réponses spécifiques des groupes à la contrainte</i>	<i>115</i>
<i>Tableau 15: Remarques sur le développement des poils absorbants</i>	<i>120</i>

TABLE DES FIGURES

Figure 1: Niveaux d'organisation de l'architecture au sein d'une plante.....	9
Figure 2: Axe racinaire, le méristème protégé par une coiffe (Iijima et al. 2008)	10
Figure 3 : Etapes de division et d'élongation cellulaire au niveau racinaire.....	10
Figure 4: Représentation schématique de l'anatomie d'une racine	11
Figure 5: Evolution de la pointe racinaire entre la division cellulaire et l'apparition de primordia ..	11
Figure 6: Etapes du développement du primordium. E, l'endoderme,	12
Figure 7: Apex caulinaire d'après Crabbé (1987), le méristème caulinaire, des primordia foliaires et des méristèmes axillaires	12
Figure 8: Division cellulaire au niveau de l'apex caulinaire.....	13
Figure 9: Etapes de la différenciation des cellules-filles.....	14
Figure 10: Développement du phytomère.	14
Figure 11: Superposition de phytomères	14
Figure 12: Evolutions possibles d'un méristème végétatif chez une espèce herbacée.	15
Figure 13: Port d'un axe aérien.....	16
Figure 14: Mode de Croissance d'un Axe aérien (MCA)	17
Figure 15: Exemples de ramification de l'axe : 1, axe non ramifié,	18
Figure 16: Répétition sylleptique totale	19
Figure 17: Répétition proleptique, mise en place d'un bourgeon de remplacement.....	19
Figure 18 : Schéma représentant les processus d'évolution d'un élément.....	24
Figure 19: Germination hypogée avec épicotyle de <i>Pisum sativum</i> (A) et germination épigée avec hypocotyle de <i>Phaseolus vulgaris</i> (B) ((UNISCIEL 2013)	27
Figure 20: Classification des systèmes racinaires selon leurs localisations et selon l'implication de l'organe-support dans la multiplication végétative.	32
Figure 21: Légende pour les schémas d'expansion spatio-temporelle.	37
Figure 22 : Mise en place d'un système racinaire primaire (<i>Papaver rhoeas</i>).....	38
Figure 23: Mise en place d'un système pivotant (<i>Euphorbia helioscopia</i>).....	39
Figure 24: Mise en place d'un système racinaire primaire (<i>Echium vulgare</i>)	40
Figure 25: Mise en place d'un système racinaire primaire (<i>Rumex crispus</i>)	41
Figure 26: Mise en place d'un système racinaire primaire et de consolidation sur l'hypocotyle (<i>Senecio vulgaris</i>).....	42
Figure 27: Mise en place d'un système racinaire primaire et de consolidation.....	43
Figure 28: Structure de la base du plant de maïs (Girardin et al. 1986).	44
Figure 29: Mise en place d'un système primaire et de consolidation sur tige dressée (<i>Zea mays</i>)	46
Figure 30: Mise en place du système racinaire primaire et d'extensions	47
Figure 31: Mise en place de d'un système primaire et à renouvellement.....	49
Figure 32: Mise en place des tubercules chez les Orchidées (Scrugli)	50
Figure 33: Mise en place d'un système racinaire à renouvellement sur tubercule (<i>Ophrys litigiosa</i>) .51	

Figure 34: Mise en place d'un système à renouvellement sur souche horizontale courte (<i>Cephalanthera damasonium</i>).....	51
Figure 35: Mise en place d'un système racinaire primaire et à propagation active sur stolons (<i>Potentilla reptans</i>).....	52
Figure 36 : Mise en place d'un système racinaire primaire et à propagation active sur stolons (<i>Trifolium repens</i>).....	53
Figure 37: Mise en place d'un système racinaire primaire et à propagation active sur rejets (<i>Achillea tomentosa</i>)	54
Figure 38: Mise en place d'un système primaire et à propagation active sur le plateau de tallage (<i>Bromus erectus</i>).....	55
Figure 39: Mise en place d'un système primaire, à propagation active sur le plateau de tallage et sur rhizomes (<i>Festuca rubra</i>).....	56
Figure 40 : Mise en place d'un système racinaire adventif sur rhizome (<i>Lepidium draba</i>).....	58
Figure 41: Dispositif expérimental (en jaune, la couche indurée).....	66
Figure 42: Dispositif d'étirement miniature DB-T200Petri.....	67
Figure 43: Ratio de la longueur racinaire entre la modalité et le témoin (%) selon les 20 espèces et les 2 modalités : témoin (blanc), contrainte (gris). Les barres d'erreur représentent l'écart-type (n=6 individu pour chaque modalité).....	70
Figure 44 : Ratio de la Longueur Apical Non Ramifiée entre la modalité et le témoin (%) selon les 20 espèces et les 2 modalités : témoin (blanc), contrainte (gris).	71
Figure 45 : Densité de ramification de la racine principale (nb.cm ⁻¹) selon les 20 espèces et les 2 modalités : témoin (blanc), contrainte (gris)	72
Figure 46: Nombre de ramification sur les racines latérales selon les 20 espèces et les 2 modalités : témoin (blanc), contrainte (gris)	73
Figure 47: Diamètre maximal des racines latérales situées à la profondeur de la zone de résistance selon les 20 espèces et les 2 modalités : témoin (blanc), contrainte (gris).....	74
Figure 48 : Teneur en matière sèche des racines (RDMC) selon les 20 espèces et les 2 modalités : témoin (blanc), contrainte (gris).....	75
Figure 49 : Capacité de pénétration des espèces en fonction du diamètre apical de la racine principale.	76
Figure 50 : Capacité de pénétration des espèces en fonction de la teneur en matière sèche des racines.	76
Figure 51: Traction supportée par les racines de chaque espèce.	78
Figure 52: Typologie des comportements des systèmes racinaires face à une ZR.	83
Figure 53: Dispositif expérimental (en bleu le substrat de référence, en gris la zone de porosité grossière, en noir la zone de porosité très grossière).....	95
Figure 54: Représentation de la taille d'une racine (de 0,4 mm) par rapport la taille des pores dans la modalité GP (0,4mm) à gauche et VGP (2 mm) à droite.....	97
Figure 55: Longueurs et temps de croissance.....	102

<i>Figure 56 : Relation entre la vitesse moyenne racinaire et la vitesse racinaire estimée dans la zone de contrainte (Vinf) selon l'espèce et avec la modalité témoin (cercles blancs), GP (étoiles noires) et VGP (carrés noirs).....</i>	<i>104</i>
<i>Figure 57 : Ratio entre la LZANR et la vitesse estimée dans la zone de contrainte (Vinf) selon l'espèce et la modalité : témoin (blanc), porosité grossière (gris), porosité très grossière (noir)</i>	<i>105</i>
<i>Figure 58: Diamètre apical des racines principales selon les 11 espèces et les 3 modalités : témoin (blanc), porosité grossière (gris), porosité très grossière (noir). Les barres d'erreur représentent l'écart-type (n= 9 pour GP et VGP et n= 6 pour le témoin).</i>	<i>106</i>
<i>Figure 59 : Vitesse moyenne (A) et de la vitesse estimée en zone de contrainte (B) de la racine principale par rapport au témoin selon les 11 espèces et les 3 modalités : témoin (blanc), porosité grossière (gris), porosité très grossière (noir).</i>	<i>107</i>
<i>Figure 60 : Densité de ramification dans la zone sans contrainte (A) et avec contrainte (B) de la racine principale selon les 11 espèces et les 3 modalités : témoin (blanc), porosité grossière (gris), porosité très grossière (noir).</i>	<i>108</i>
<i>Figure 61 : Diamètre apical des racines latérales le long de la racine principale (partie proximale, intermédiaire et distale) selon les 11 espèces et les 3 modalités : témoin (blanc), porosité grossière (gris), porosité très grossière (noir).</i>	<i>109</i>
<i>Figure 62: Longueur des racines latérales le long de la racine principale (partie proximale, intermédiaire et distale) selon les 11 espèces et les 3 modalités : témoin (blanc), porosité grossière (gris), porosité très grossière (noir).</i>	<i>111</i>
<i>Figure 63: Résultats de l'AFM</i>	<i>113</i>
<i>Figure 64: Résultat de l'AFM avec la classification des espèces</i>	<i>115</i>
<i>Figure 65: Amincissement de la racine (Pilosella officinarum)</i>	<i>117</i>
<i>Figure 66: Développement des poils absorbants selon la modalité (Lang)</i>	<i>121</i>