

**L**e système racinaire, partie cachée de la plante, joue pourtant un rôle majeur dans la productivité des plantations d'hévéas.

Ses principales fonctions – alimentation hydrominérale et ancrage de l'arbre – sont fortement liées à son architecture, qu'il convient donc de mieux connaître.

# Modélisation de l'architecture racinaire

Pagès L.<sup>1</sup>, Le Roux Y.<sup>1</sup>, Thaler P.<sup>2</sup>

1 INRA, Ecophysiologie et horticulture, Domaine Saint-Paul, BP 91, 84143 Montfavet Cedex, France

2 CIRAD-CP, c/o INRA, Ecophysiologie et horticulture, Domaine Saint-Paul, BP 91, 84143 Montfavet Cedex, France

**L**a mise en place et la morphologie d'une plante ou d'un système racinaire peuvent être regardées selon deux notions fondamentales : la forme et la structure, qui sont contenues dans le terme architecture (Larousse, 1970). La forme du système racinaire, qui relève de la distribution spatiale de ses éléments, a souvent été décrite à l'aide de multiples critères comme le caractère plus ou moins traçant ou pivotant, l'extension latérale ou en profondeur, la densité de racines par unité de volume de sol... Cette forme est particulièrement importante pour le rôle de capteur d'eau et d'éléments minéraux, car elle définit ses capacités d'accès aux ressources du sol. La structure peut être définie comme l'identification de ses différentes parties et des relations qu'elles entretiennent. En effet, toutes les racines n'ont pas les mêmes aptitudes fonctionnelles et le système racinaire est aussi un réseau de transport dans lequel les connexions entre voies de transfert sont importantes. Enfin, le rôle de l'architecture sur la fonction d'ancrage a été démontré sur des plantes extrêmement diverses (Couotts, 1983 ; Ennos et Fitter, 1992). Dans cette fonction d'an-

crage, le nombre, la répartition et l'épaisseur des racines qui constituent l'ossature du système racinaire sont alors les critères primordiaux (Couotts, 1983).

## Cas particulier de l'hévéa

Dans le cas de l'hévéa, les problèmes de fonctionnement liés à l'architecture racinaire ont une acuité toute particulière, notamment lorsqu'on expose les arbres à des situations pédo-climatiques plus sèches (cas au Brésil pour s'affranchir de la pression du *Microcyclus ulei*). Les plantations subissent alors des pertes de productivité importantes, principalement en relation avec le facteur hydrique (Camargo, 1976). L'accès rapide aux réserves en eau situées en profondeur est particulièrement déterminant pour la survie de jeunes plantations exposées à de longues saisons sèches. L'hévéa est par ailleurs un grand arbre, sensible au vent. De nombreux exemples observés en plantation montrent que les arbres déracinés sont ceux qui n'ont pu mettre en place un système racinaire assez profond et bien réparti autour du pied, de façon à assurer une résistance suffisante. Notons aussi l'importance des

maladies racinaires, qui peuvent éclaircir considérablement les plantations et qui affectent alors gravement la production (Compagnon, 1986). Sachant que la propagation de ces maladies se fait par contact entre racines, une meilleure compréhension de la mise en place et du fonctionnement du système racinaire constituera, à l'évidence, un atout précieux pour les endiguer.

Enfin, la dynamique du système racinaire doit être décrite, parce que celui-ci interagit avec un environnement changeant, que certaines de ses fonctions sont fondamentalement dynamiques (relation croissance - absorption par exemple), et parce que les relations entre parties de la plante évoluent elles aussi au cours du temps (l'évolution de la demande hydrominérale, ou l'évolution des besoins liés à l'ancrage par exemple).

### L'analyse de l'architecture racinaire

Pour un botaniste, l'architecture d'une plante résulte avant tout des processus de croissance et de différenciation qui se déroulent au cours de l'ontogenèse selon un programme ordonné. Ils aboutissent à la mise en place d'organes ou de structures suivant une séquence caractéristique de l'individu. Hallé et Oldeman (1970) ont ainsi décrit et classifié l'installation du système aérien des arbres tropicaux en une vingtaine de types qu'ils ont appelé des «modèles architecturaux». Ils se distinguent par : le fonctionnement des méristèmes (défini ou indéfini, continu ou rythmique), la direction de croissance et la symétrie des axes (orthotropes ou plagiotropes), la ramification (continue ou rythmique). Si certains modèles architecturaux sont attachés de manière assez stricte à des formes (on dirait des «ports» pour la partie aérienne), d'autres montrent au contraire une grande variabilité des formes possibles. Ces modèles constituent néanmoins d'excellentes bases pour traduire les processus de développement, et ont d'ailleurs été utilisés par de Reffye *et al.* (1986) pour représenter des arbres variés.

Au niveau du système racinaire, on peut retrouver le pendant des «modèles architecturaux» définis sur les parties aériennes (Kahn, 1980) à travers la classification des stratégies d'installation proposée par Cannon (1949). Celle-ci est

cependant beaucoup plus sommaire et aboutit à la définition de seulement trois grands types : primaire, adventif, et mixte. Le premier est mis en place à partir du pivot (organe issu de la racine) par la ramification progressive de celui-ci depuis sa base vers sa pointe (ramification acropète). Le système adventif (ou secondaire) résulte au contraire de la mise en place progressive et ordonnée de racines principales adventives issues de la partie aérienne. Le système racinaire mixte est la combinaison des deux précédents, avec un système primaire dominant dans les phases juvéniles, et un système adventif devenant prépondérant dans les stades âgés. Cette classification, si elle dresse les très grandes lignes de la dynamique de mise en place, reste tout de même peu détaillée pour servir de base à une modélisation quantitative.

La définition de modèles architecturaux pour le système racinaire se heurte, au moins, à trois écueils :

- l'inévitable difficulté d'accès et d'observation qui fait que l'on ne voit pas (ou difficilement) la dynamique de développement racinaire ;
- la faible différenciation du système racinaire, beaucoup moins marquée que celle du système aérien, si bien que l'on ne dispose pas de marqueurs morphologiques faciles à observer ;
- les fortes contraintes infligées par le sol aux racines qui peuvent exhiber ainsi des morphologies très liées à celui-ci. Cette contrainte environnementale existe, bien sûr, au niveau du développement aérien mais elle est moins évidente, et bien souvent oubliée.

Il reste donc à définir des marqueurs morphologiques des différents processus et stades de différenciation au cours du développement racinaire et à apprendre à les observer dans des milieux divers qui pourront éventuellement en affecter l'expression. L'étape suivante, nécessaire dans une perspective de prévision, est la formalisation et la quantification des processus de mise en place. Il convient alors d'extraire les lois qui semblent les plus générales et de les schématiser pour aboutir à un ensemble de règles, qu'on peut appeler des «règles de production» (Prusinkiewicz et Lindenmayer, 1990). Leur mise en œuvre va générer une structure dont on précisera la forme grâce à un ensemble de paramètres qui définiront les caractéris-

tiques spatiales et temporelles de l'édifice.

### Typologie racinaire chez l'hévéa

Dans une première étape, on analyse le système racinaire en identifiant des groupes de racines ayant des morphologies et des comportements homogènes. Les critères de choix concernant cette homogénéité sont *a priori* nombreux. Tout d'abord l'initiation et l'émergence des racines peuvent se faire suivant différents processus. La croissance axiale (ou primaire) peut être définie par son élongation (croissance indéfinie ou définie, vitesse et durée de croissance) et sa direction (gravitropisme principalement). La croissance radiale est également un critère discriminant parmi les racines, puisque bon nombre d'entre elles n'en présentent jamais. La ramification des axes peut être caractérisée par la densité de ramification. Enfin, notons que des critères morphologiques et anatomiques simples (longueur, diamètre, nombre de pôles vasculaires, couleur, etc.) permettent de compléter cette panoplie, et de mieux cerner la spécialisation fonctionnelle des différentes racines.

Pour évaluer ces paramètres, nous avons utilisé des rhizotrons (Riedacker, 1974 ; Neufeld *et al.*, 1989) et des caissons de brumisation (Lamond, 1975) qui permettent d'observer en continu, de manière non destructive, le développement de tout ou partie du système racinaire. Mais l'observation se limite à des systèmes racinaires de plantes de dimensions réduites. Outre la possibilité d'observer des caractéristiques dynamiques ( patrons de croissance par exemple), les rhizotrons permettent de faire le lien entre ces caractéristiques dynamiques et des indicateurs statiques, qui sont eux aussi directement observables. Ce lien établi permettra ensuite d'obtenir beaucoup plus d'informations à partir des quelques observations statiques menées sur des individus excavés. Celles-ci, généralement coûteuses en main d'œuvre, mais possibles sur des individus plus âgés cultivés en plantation, sont alors mieux valorisées. Une des contraintes de la démarche est, en effet, l'observation des plantes sur des milieux divers, et à des stades variables (et non uniquement sur de très jeunes plants). Mais comme ces observations sur des mi-

Tableau 1. Caractéristiques des principaux types de racines chez l'hévéa  
*Characteristics of the main types of rubber tree roots*

Type de racine	Ordre	Nature de la croissance	Vitesse initiale de croissance (mm/j)	Origine et mode d'émission	Date d'apparition	Position d'insertion	Diamètre apical moyen (mm)	Nbre moyen de pôles ligneux	Tropisme
<i>Root type</i>	<i>Order</i>	<i>Type of growth</i>	<i>Initial growth rate (mm/day)</i>	<i>Origin and type of emission</i>	<i>Appearance date</i>	<i>Position of insertion</i>	<i>Mean apical diameter (mm)</i>	<i>Mean number of woody poles</i>	<i>Tropism</i>
Pivot	1	indéfinie	15 - 18	séminale	juste après germination	—	1,2 - 2,0	6,8	orthogéotrope
<i>Tap root</i>	<i>1</i>	<i>indefinite</i>	<i>15 - 18</i>	<i>seminal</i>	<i>just after germination</i>	<i>—</i>	<i>1.2 - 2.0</i>	<i>6.8</i>	<i>orthogeotropic</i>
Racines secondaires Précoces (RSP)	2	définie à indéfinie	0,5 - 1,5	séminale verticillé	juste après germination	basale (1 verticille)	0,5 - 0,7	4,0	orthogéotrope faible
<i>Early Secondary Roots (ESR)</i>	<i>2</i>	<i>definite to indefinite</i>	<i>0.5 - 1.5</i>	<i>seminal, whorled</i>	<i>just after germination</i>	<i>basal (1 whorl)</i>	<i>0.5 - 0.7</i>	<i>4.0</i>	<i>slightly orthogeotropic</i>
Racines secondaires Acropètes (RSA)	2	définie (rarement indéfinie)	0,5 - 6,5	endogène acropète	âgés de 6 jours sur des tissus old tissue	tout le long du pivot sauf zone apicale non ramifiée	0,3 - 1,1	4,0	semi-plagiogéotrope semi-
<i>Acropetal Secondary Roots (ASR)</i>	<i>2</i>	<i>(rarely indefinite)</i>	<i>0.5 - 6.5</i>	<i>acropetal endogenous</i>	<i>on 6-day-</i>	<i>non-branched apical zone</i>	<i>0.3 - 1.1</i>	<i>4.0</i>	<i>plagiogeotropic</i>
Racines secondaires Tardives (RST)	2	indéfinie	3 - 11	adventives, par vagues, tardive	à partir de 40 jours	0-70 cm	0,6 - 2,6	5,1	plagiogéotrope
<i>Late Secondary Roots (LSR)</i>	<i>2</i>	<i>indefinite</i>	<i>3 - 11</i>	<i>flushes, late</i>	<i>onwards</i>	<i>0-70 cm</i>	<i>0.6 - 2.6</i>	<i>5.1</i>	<i>plagiogeotropic</i>
Tertiaires sur RSP	3	définie	0,5 - 3	endogène ± acropète	sur des tissus de 6 - 15 jours	tout le long des racines mères	0,3 - 0,5	3,5	agéotrope
<i>Tertiaries on ESR</i>	<i>3</i>	<i>definite</i>	<i>0.5 - 3</i>	<i>endogenous ± acropetal</i>	<i>on tissues aged 6 - 15 days</i>	<i>all along the mother roots</i>	<i>0.3 - 0.5</i>	<i>3.5</i>	<i>ageotropic</i>
Tertiaires sur RSA	3	définie	0,5 - 4	endogène ± acropète	sur des tissus de 6 - 15 jours	tout le long des racines mères	0,3 - 0,5	3,5	agéotrope
<i>Tertiaries on ASR</i>	<i>3</i>	<i>definite</i>	<i>0.5 - 4</i>	<i>endogenous ± acropetal</i>	<i>on tissues aged 6 - 15 days</i>	<i>all along the mother roots</i>	<i>0.3 - 0.5</i>	<i>3.5</i>	<i>ageotropic</i>
Tertiaires sur RST	3	définie	0,7 - 4	endogène ± acropète	sur des tissus de 6 - 15 jours	tout le long des racines mères	0,3 - 0,5	3,8	agéotrope
<i>Tertiaries on LSR</i>	<i>3</i>	<i>definite</i>	<i>0.7 - 4</i>	<i>endogenous ± acropetal</i>	<i>on tissues aged 6 - 15 days</i>	<i>all along the mother roots</i>	<i>0.3 - 0.5</i>	<i>3.8</i>	<i>ageotropic</i>
Quaternaires	4	définie	0,5 - 2,5	endogène ± acropète	sur des tissus de 6 - 15 jours	tout le long des racines mères	0,2 - 0,4	3,2	agéotrope
<i>Quaternaries</i>	<i>4</i>	<i>definite</i>	<i>0.5 - 2.5</i>	<i>endogenous ± acropetal</i>	<i>on tissues aged 6 - 15 days</i>	<i>all along the mother roots</i>	<i>0.2 - 0.4</i>	<i>3.2</i>	<i>ageotropic</i>

lieux diversifiés sont également très coûteuses, nous avons privilégié les observations dans des milieux favorables, où les contraintes fortes étaient éliminées, de façon à obtenir un bon niveau de développement de l'appareil racinaire des plantes. A ce titre, les sites d'observations utilisés en Côte d'Ivoire, sur la plantation d'Anguédedou, sont une référence tout à fait intéressante car les sols développés sur sables tertiaires constituent un milieu relativement homogène, sans obstacle majeur à l'enracinement. Les systèmes racinaires observés descendaient d'ailleurs à plus de 4 m de profondeur pour les plus âgés.

A la suite de l'étude menée sur le système racinaire de l'hévéa, pour des âges variant de 0 à 5 ans, et observés sur des milieux divers, nous avons pu mettre en évidence huit classes bien typiques de

racines (thèse de Le Roux 1994 ; Le Roux et Pagès 1994).

La classification du tableau 1 est fondée sur la notion d'ordre de ramification. L'ordre 1 est issu de la racine et constitue le pivot. Il porte les racines d'ordre 2 (ou secondaires) qui elles-mêmes se ramifient en tertiaires et quaternaires. Dans les conditions étudiées, on trouve rarement des racines d'ordre plus élevé que 4, sauf dans le cas où l'un des ordres de la séquence de ramification n'a pu s'exprimer (contrainte très forte, ou amputation accidentelle). Mais nous reviendrons ultérieurement sur ce phénomène. L'ordre de ramification est une clé de classification intéressante car facile à utiliser, et permettant d'emblée de constituer des groupes relativement homogènes par rapport aux critères précités. Cette classification a été affinée

en partant du constat que le pivot se ramifie en fait suivant trois processus nettement différents qui donnent naissance à trois types de racines secondaires bien identifiables. Les racines secondaires précoces (RSP) émergent en un verticille d'une douzaine de racines à sa base. Elles sont préformées dans l'embryon. Les racines secondaires acropètes (RSA) se mettent en place suivant un front de ramification qui suit la progression de l'apex du pivot avec un décalage de quelques jours. Enfin, les racines secondaires tardives (RST) apparaissent sur la base du pivot, en grande majorité dans les 50 premiers centimètres proximaux. Ces racines se mettent en place plus tardivement, à partir de 40 jours environ, et suivant des vagues synchrones du développement aérien (Le Roux, 1994). Les racines tertiaires sont sensi-

blement différentes suivant qu'elles se mettent en place sur des RSP, RSA, ou RST. Enfin, l'ensemble des racines quaternaires ont été regroupées dans la même classe.

Du point de vue de la croissance axiale, on observe une grande similarité de comportement entre le pivot et certaines RST qui montrent une croissance forte, typiquement indéfinie, continue, même si elle peut présenter quelques fluctuations. A l'autre extrémité de cette classification, les racines quaternaires ont au contraire une croissance typiquement définie, sur quelques jours, et ne dépassant pas la vitesse de quelques millimètres par jour. Entre ces deux classes extrêmes, les autres classes présentent des caractéristiques intermédiaires, avec des vitesses et des durées de croissance évoluant de façon parallèle. Le gravitropisme est également une caractéristique permettant de discriminer ces racines, avec d'une part des racines sensibles à la pesanteur, comme le pivot (orthogéotrope, il revient à la verticale après toute déviation) et les racines secondaires tardives (plagiogéotropes, elles retrouvent leur pente initiale, non verticale, après toute déviation), et d'autre part des racines complètement insensibles à la pesanteur comme les quaternaires (agéotropes). Ces variations dans les capacités de croissance et la sensibilité à la pesanteur s'accompagnent de variations morphologiques et anatomiques des zones apicales et sub-apicales (diamètre, nombre de pôles par exemple).

Il faut noter que cette diversité entre les racines, quant à leurs comportements et à leurs caractéristiques morphologiques, s'exprime dans chacun des milieux étudiés, que ce soit les caissons de brumisation, les rhizotrons, les conteneurs avec différents substrats, ou les sables tertiaires des plantations d'Anguédédou. Les groupes de racines précédemment identifiés constituent donc bien une caractéristique propre à l'hévéa, susceptible de s'exprimer dans une large gamme de milieux. Les milieux modulent bien évidemment les aspects plus quantitatifs de cette séquence de développement. Citons en particulier le cas de la croissance et de la durée de vie des racines secondaires précoces. Celles-ci, de par leur position en verticille à la base du pivot, se développent dans un horizon superficiel qui présente de fortes variations de régime hydrique

induisant des croissances et des durées de vie variables. La densité de ramification le long du pivot s'est également avérée très variable (du simple au double) suivant les conditions de culture. Elle était faible en rhizotrons, forte en conteneur, et très forte en caissons de brumisation. Notons enfin que les racines secondaires tardives, qui sont apparues vers 40 jours en moyenne pour les premières vagues, peuvent émerger plus tardivement sur des plants peu vigoureux, ou au contraire plus tôt si le pivot est fortement ralenti dans sa croissance. Le devenir de ces racines est lui aussi évidemment modulé par le niveau d'humidité des horizons superficiels, mais bon nombre de ces racines ont un potentiel de croissance élevé qui s'exprimera pleinement en conditions humides.

## Synthèse

Cette étape analytique étant réalisée, et traduite par une typologie, il est maintenant important de faire la synthèse et d'étudier, en particulier, les parentés et hiérarchies existantes entre ces groupes.

Les différents critères de classification sont fortement corrélés (Le Roux et Pagès, 1994). Le nombre de pôles ligneux et le diamètre apical sont très liés à la vitesse et à la durée de croissance. Ces corrélations fortes entre les composantes de la classification font que les groupes précédemment définis peuvent être schématiquement rangés le long d'un axe, avec le pivot à une extrémité, et la fine quaternaire à l'autre. Cette vision schématique du gradient de différenciation s'applique toutefois assez mal à la description du gravitropisme. Parmi les racines à fort diamètre et à fort potentiel de croissance (pivot et racines secondaires tardives, en particulier) on a pu observer à la fois de l'orthogéotropisme (pivot), et du plagiogéotropisme (racines secondaires tardives). Les corrélations entre marqueurs du potentiel de croissance (vitesse et durée de croissance, longueur, diamètre apical, etc.) sont extrêmement intéressantes pour reconstituer la dynamique de mise en place à partir d'observations statiques et ponctuelles comme on peut en faire sur des arbres excavés. A ce titre, le diamètre apical est un indicateur très synthétique du potentiel de croissance d'une racine.

La variabilité intra-classe des composantes morphogénétiques diffère large-

ment suivant les classes. «Pivot» et «quaternaire» présentent une variabilité très faible (les composantes morphogénétiques sont bien définies), alors que les RSP et les RST regroupent au contraire des racines beaucoup plus diverses. Elles seront donc d'autant plus sensibles aux effets du milieu.

Ces classes ne sont pas disjointes mais présentent un recouvrement important. Ceci est particulièrement marqué entre les trois classes de racines secondaires d'une part (RSP, RSA, RST), et entre les RSA et les racines tertiaires portées par des RST, d'autre part. Ce recouvrement fait donc ressortir les liens de parenté entre classes, et la continuité dans ce système que l'on a d'abord découpé pour mieux le décrire.

Cette continuité morphogénétique est encore attestée par des observations réalisées à la fois au champ sur des racines amputées, freinées, ou bloquées dans leur croissance par des obstacles mécaniques locaux, et aussi par des observations systématiques de blocage de pivots réalisées en rhizotrons. Ces observations montrent que des ramifications peuvent copier le comportement initial de leur racine porteuse, quand celui-ci ne peut plus s'exprimer. On pourrait alors parler de «réitération» (Hallé *et al.*, 1978). Cette continuité morphogénétique, associée à une forte variabilité dans les capacités morphogénétiques de base des racines, confère une grande plasticité au système racinaire. Celle-ci lui permet de s'adapter à un milieu à la fois hétérogène et localement contraignant (Le Roux et Pagès, 1994).

## Modélisation

Le modèle mathématique (Pagès et Aries, 1988) est un outil qui permet d'assembler les règles de construction affectées aux différents types de racines et de générer des architectures. A chaque pas de temps, le modèle applique l'ensemble des processus de la dynamique de mise en place (émission, ramification, croissances axiale et radiale, mortalité) sur la structure existante. Ces processus génèrent ou enlèvent des éléments de structure qui sont des morceaux (linéaires) de racine générés pendant un pas de temps. Chaque élément est renseigné quant à sa position dans l'espace (coordonnées de ses extrémités), ses caractéristiques de connexions dans la structure, son âge, et son diamètre.

Tableau 2. Paramètres du modèle de simulation  
Parameters of the simulation model

Paramètres relatifs à l'émission des RSP et des RST / Parameters relative to ESR and LSR emission

Nombre de RSP / Number of ESR	12 (3,2)
Prediction de la vague d'émission des RST : / Prediction of LSR emission flush: ordonnée à l'origine / ordinate at outset	- 0,517
pente (jour <sup>-1</sup> ) / slope (day <sup>-1</sup> )	0,0172
Nombre de RST pour chacune des vagues / Number of LSR for each flush	9 (vague 1 / flush 1), 8 (vague 2 / flush 2), 6 (vague 3 / flush 3), 4 (vagues ultérieures / subsequent flushes)

Paramètres des 8 types racinaires / Parameters for the 8 root types

Pivot Tap root	RST LSR	RSP ESR	RSA ASR	Ter/RST Ter/LSR	Ter/RSP Ter/ESR	Ter/RSA Ter/ASR	Quatenaire Quaternary	
Nombre de génératrices Number of generatives	7 (1)	5 (0,8)	4 (1,1)	4 (0,3)	3 (0,5)	3 (0,5)	3 (0,4)	
Angle d'insertion (radiants) Angle of insertion (radiants)	0,0 (0,0)	1,5 (0,1)	0,9 (0,2)	1,2 (0,5)	1,3 (-)	1,3 (-)	1,3 (-)	
Durée de développement primordia (jours) Primordium development time (days)	0	0	0	6	8	9	11	12
Modèle de croissance primaire Primary growth model	$L = A [1 - \exp(-b \times \text{Age} / A)]$ $L = \text{longueur (mm), Age} = \text{âge de la racine (jours), A tiré dans une loi log normale}$ $L = A [1 - \exp(-b \times \text{Age} / A)]$ $L = \text{length (mm), Age} = \text{root age (days), A taken from normal log law}$							
Paramètres log normale A Normal log parameters A	5,81 (0,15)	4,48 (0,95)	2,35 (0,95)	2,2 (1,4)	1,81 (0,8)	1,33 (0,6)	1,33 (0,6)	1,2 (0,6)
b (mm/j)/b (mm/day)	10	7	7	5	4	4	4	3
Distance inter-ramif.(mm) Distance between branchings (mm)	5,0	25	30,0	35,0	35,0	35,0	35,0	non ramifié/unbranched
Espérance de vie après fin de croissance (jours) Life expectancy after end of growth (days)	pérenne perennial	1000	180	180	150	90	90	60
Coefficient géotropique (g) ou plagiotropique (p) Geotropic (g) or plagiotropic (p) coefficient	0,1 (g)	0,1 (p)	0,1 (g)	0,01 (g)	0,03 (g)	0,01 (g)	0,01 (g)	0,0 (g)
Coefficient de contrainte mécanique Coefficient of physical constraint	0,06	0,06	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05

Les chiffres entre parenthèses représentent les écarts-types / Figures in brackets are standard deviations  
Les tirets correspondent aux paramètres non évalués / Dashes indicate unassessed parameters

Le processus d'émission génère le départ de nouveaux axes sur le système racinaire. Les axes émis sont le pivot, les racines secondaires précoces, puis les racines secondaires tardives. Pour simuler l'allongement, le processus de croissance axiale ajoute un segment de racine à l'extrémité de chaque axe en croissance. La ramification initie une nouvelle ébauche racinaire en position sub-apicale, qui va émerger et donner naissance à un nouvel axe quelques jours plus tard. La croissance radiale va s'appliquer à chacun des segments de racine de l'architecture, et va altérer son diamètre. Enfin, le processus de mortalité-

élagage va éliminer tout axe ayant fini de pousser depuis une durée supérieure à un certain seuil (fixé comme paramètre) et ne portant aucun axe vivant.

Les huit types racinaires précédemment définis sont caractérisés par des paramètres qui quantifient les processus mentionnés. A chaque pas de temps, le type de l'axe sur lequel s'applique le processus définira l'ensemble de valeurs qui y sont attachées.

Un travail d'estimation des paramètres (tableau 2) a été réalisé sur les systèmes racinaires de semis dans les conditions pédo-climatiques de la Basse Côte d'Ivoire (plantation d'Anguédedou)

pour des arbres âgés de 0 à 5 ans (Le Roux, 1994).

L'émission du pivot et des racines secondaires précoces se produit simultanément huit jours après le semis. L'émission des racines secondaires tardives se produit par vagues successives, avec des effectifs de racines diminuant de manière régulière avec le numéro d'ordre de la vague. La première vague est émise 40 jours après le semis, et une nouvelle vague est émise tous les 60 jours. Ces racines tardives sont émises de manière aléatoire tout autour du pivot, entre 0 et 70 cm du collet.

Un même sous-modèle a été utilisé pour tous les types de racines afin de décrire leur croissance axiale. Seuls les paramètres de ce sous-modèle dépendent du type racinaire. Ce modèle, souvent appelé «monomoléculaire», décrit l'évolution de la longueur en fonction de plusieurs paramètres :

$L = A [1 - \exp(-bx \text{ Age} / A)]$  ; avec  
 L : longueur de l'axe,  
 Age : son âge,  
 A : asymptote,  
 b : vitesse initiale.

Il est capable de représenter une croissance plus ou moins vite amortie (ou définie) en jouant sur A et b, ou à la limite une croissance indéfinie (pour A très grand). Le paramètre b a été fixé pour chaque type racinaire, et la valeur de A est tirée au hasard dans une loi logarithmique également paramétrée pour chacun des types (tableau 2).

De nombreuses mesures de diamètres réalisées le long des différents types de racines et à des âges variables nous ont permis d'établir pour chacun d'eux la relation entre l'âge d'un segment de racine et son diamètre. Les racines tertiaires et quaternaires ne présentent pas (ou exceptionnellement) une croissance secondaire. Pour les autres types, on a pu mettre en évidence une croissance de type exponentiel en fonction de l'âge, et cette relation est différente sur le pivot et les racines secondaires (Le Roux, 1994).

Le processus de ramification est quantifié (tableau 2) à partir de la densité linéique d'ébauches initiées le long de l'axe porteur, et à partir du temps nécessaire à une racine pour passer du stade d'ébauche juste initiée au stade de racine émergée (Le Roux et Pagès, 1994).

La durée de vie des racines a été estimée en prenant des portions de systèmes racinaires homologues (mêmes positions dans l'architecture) sur des arbres d'âges variables et en comptant le nombre d'axes restants sur ces portions. Par exemple, si l'on compte le nombre de racines secondaires acropètes restantes sur les 10 cm proximaux du pivot d'arbres âgés de 15 jours à 6 mois, on observe d'abord une diminution graduelle (et à peu près linéaire) de l'effectif qui permet d'estimer l'espérance de vie de chaque racine. L'effectif tend à se stabiliser ensuite et ne restent que des axes

pérennes. Cette estimation de l'espérance de vie est possible car on est capable de distinguer avec certitude les RSA sur des arbres d'âges variables, et on sait que la variation d'effectif de RSA le long d'un tronçon de pivot ne peut venir que de l'abscission progressive de racines mortes (il n'y a pas de remplissage tardif). Ces estimations, probablement assez peu précises pour l'instant, constituent tout de même des ordres de grandeur sur un processus important et habituellement peu étudié, voire occulté.

## Validation

L'étape de confrontation des sorties théoriques du modèle avec des jeux de données observées est évidemment très importante dans la démarche. Le modèle quantitatif autorise l'étude des écarts entre l'observation et la simulation et éventuellement la remise en cause du modèle dans le cadre de l'objectif qui lui est assigné. Comme le modèle est stochastique (Pagès *et al.*, 1992), il ne s'agit pas de comparer point à point un individu particulier issu de simulation avec un individu particulier observé. La comparaison doit concerner des populations et des comportements plus globaux.

Nous proposons ici de reprendre deux types de sorties utiles à cette validation (Pagès *et al.*, 1989) : les projections de structures et les cartes d'impacts.

Les projections des systèmes racinaires autorisent une validation qualitative et donnent un «rendu» visuel des processus mathématiques sous-jacents. Divers critères ressortent particulièrement sur ces images qui peuvent être comparées avec des images réelles. Cette comparaison doit cependant être limitée car les systèmes excavés sont évidemment partiellement détruits et déformés (figure 1A, 1B, 1C).

La comparaison de cartes d'impacts est très intéressante car l'observation du système racinaire sur des fronts de tranchées est une méthode extrêmement classique en agronomie, et qui a fait ses preuves en terme de diagnostic (Hénin *et al.*, 1960). Cette comparaison, réalisée ici sur une jeune plantation de un an et demi, nous a donné des résultats tout à fait encourageants (Le Roux, 1994). Il apparaît en particulier une très grande variabilité entre ces différentes cartes, variabilité qui est bien reproduite par

l'échantillon de cartes simulées (figure 2A, 2B).

## Simulations et applications agronomiques

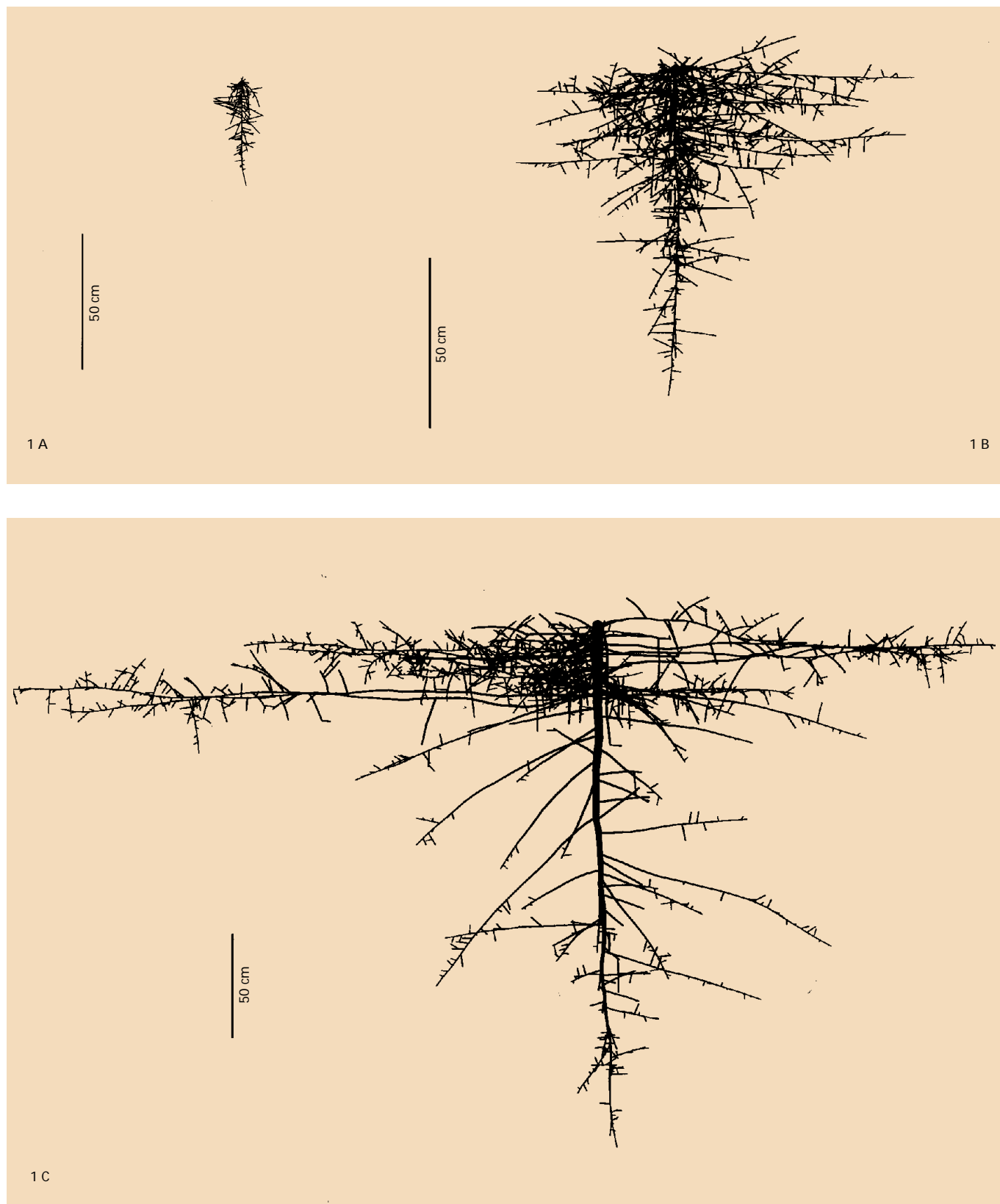
Un peuplement de deux ans simulé par assemblage de systèmes racinaires individuels montre, qu'à ce stade, le rang est déjà très colonisé par les racines (figure 3). Il reste, en revanche, de l'espace encore non colonisé au niveau de l'inter-rang, mais les racines tendent déjà à s'y rejoindre.

Les stratégies actuelles de lutte contre les maladies de racines (pourri-diés à *Fomes* et armillaire) sont essentiellement préventives : on cherche à protéger les arbres voisins de foyers d'infection repérés. Dans cette optique, la modélisation paraît un outil particulièrement intéressant, puisqu'elle permet de prévoir la dynamique de colonisation du sol par chaque arbre et donc l'évolution des contacts entre arbres. Par exemple, à partir du peuplement de deux ans précédemment simulé, nous avons calculé la carte des zones de l'espace souterrain dans lesquelles des racines d'arbres différents sont situées à moins de 10 cm les unes des autres. A ce stade, ces zones n'apparaissent qu'au niveau du rang (figure 4A). Par ailleurs, on sait qu'une contamination ne conduit à l'infection de l'arbre que lorsque le mycélium se propage des racines latérales au pivot. C'est sur ce principe qu'est fondée la lutte par épandage autour du pied de l'arbre (Tran Van Canh, 1982). La cartographie verticale des zones de forte promiscuité permet alors de déterminer que la protection à deux ans doit être efficace essentiellement entre 30 et 60 cm de profondeur (figure 4B).

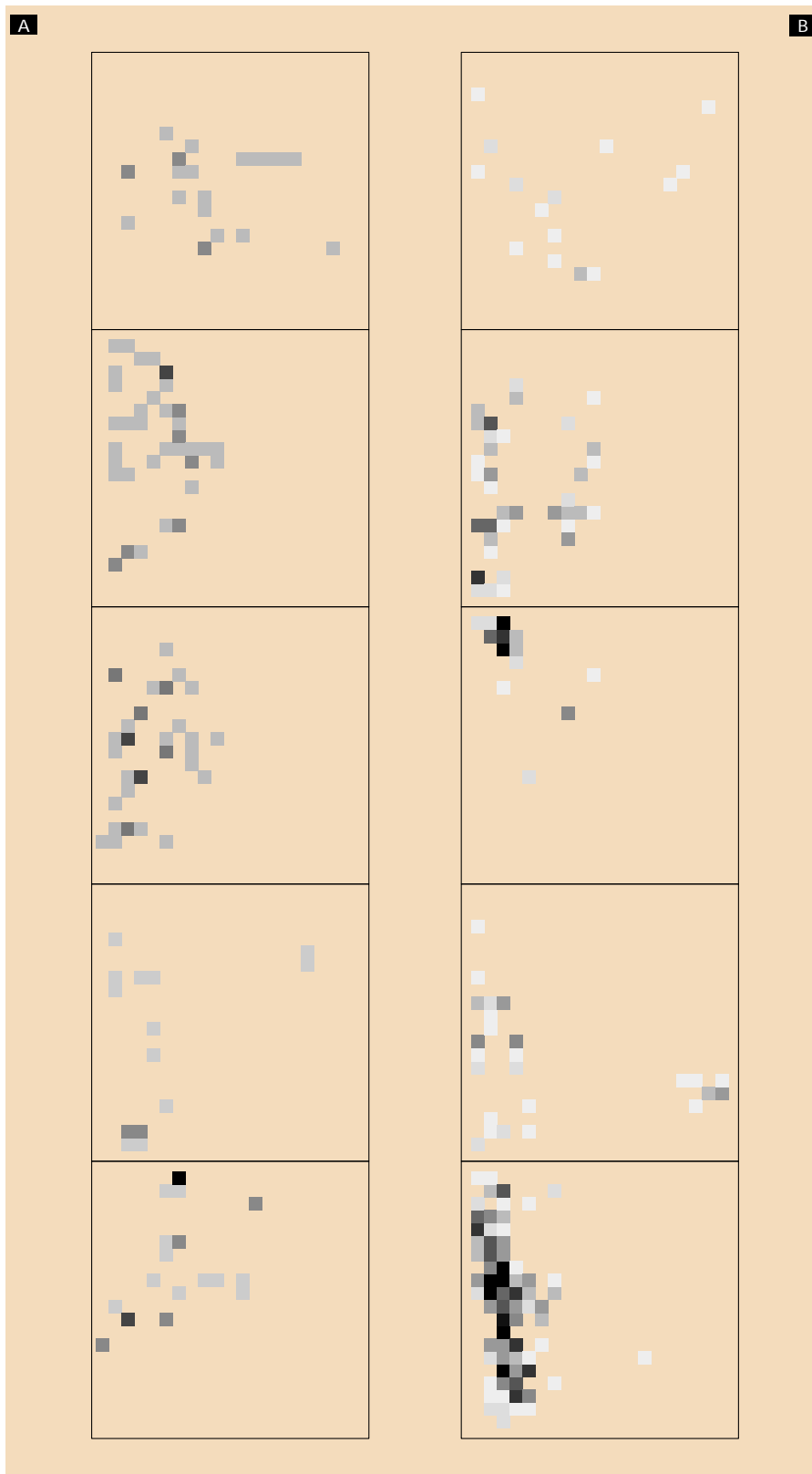
Le modèle permet de rendre compte des conséquences globales sur l'architecture du système racinaire de telle ou telle variation morphologique (d'ordre génétique par exemple). Pour ce faire, il suffit de simuler différentes architectures après modification des valeurs de paramètres en relation avec les variations observées.

## Conclusion, perspectives

Les modèles de fonctionnement de plantes et de peuplements, qui simulent de manière toujours plus approchée les



**Figure 1.** Projections de structures à 2 mois (A), 6 mois (B), 18 mois (C)  
*Simulated structure projections at 2 months (A), 6 months (B), 18 months (C)*



**Figure 2.** Cartes de densité sur fronts de tranchées verticales (1 m x 1 m) réalisées dans un peuplement de 16 mois. L'intensité du grisé est proportionnelle au nombre de racines dans la maille de 5 cm x 5 cm. A : échantillon de cartes simulées ; B : échantillon de cartes observées.  
*Trench wall density maps (1 m x 1 m) for a 16 month-old stand. Shading intensity is proportional to the number of roots in the 5 cm x 5 cm mesh. A: sample of simulated maps; B: sample of observed maps.*

processus biologiques fondamentaux, nécessitent une description de plus en plus précise des architectures. Pour les systèmes racinaires, les modèles décrivant seulement la répartition de la densité racinaire par unité de volume de sol tendent à être délaissés au profit des modèles d'architecture, dont les sorties sont beaucoup plus riches. Les applications présentées ici ont montré un éventail des potentialités offertes par ce type de modèle.

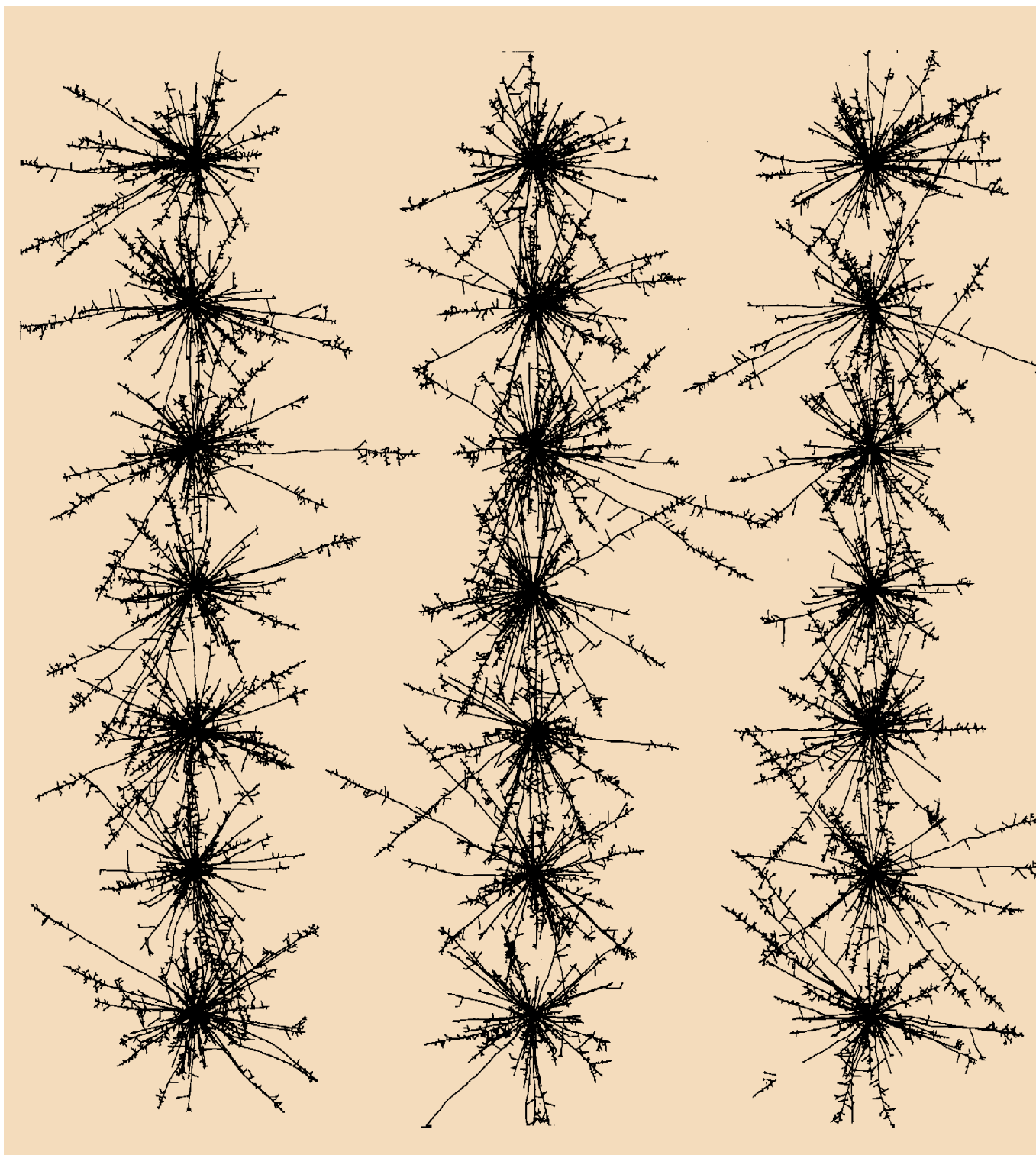
Outre la richesse de leurs sorties, et de manière un peu paradoxale, ces modèles peuvent être considérés comme simples, par rapport aux modèles de densité. Ils décrivent en effet très directement, et donc plus naturellement, les processus qui s'appliquent à chacune des racines. La complexité des systèmes générés tient davantage aux répétitions multiples de ces processus élémentaires qu'à une plus grande complexité des concepts mis en jeu.

Pourtant, les modèles d'architecture présentent encore des limites importantes dans leurs capacités à «répondre» aux contraintes du milieu. Pour l'instant, ils ne sont capables de fournir des sorties réalistes que dans des milieux relativement homogènes. C'est seulement dans ces milieux qu'ils ont été validés. Pour améliorer leurs capacités prédictives dans des milieux divers et hétérogènes, deux difficultés doivent être surmontées.

Il convient tout d'abord de simuler de manière couplée et interactive le fonctionnement du système sol et du système racinaire. Les propriétés physico-chimiques du sol qui affectent le développement racinaire évoluent en effet au cours du temps, en particulier, sous l'action du système racinaire lui-même. Le système racinaire est capable par exemple de modifier sensiblement la répartition des teneurs en eau, et d'appauvrir ainsi préférentiellement son environnement immédiat, environnement dans lequel il se développe effectivement.

Par ailleurs, notons que la relation entre le développement d'une racine et les propriétés physico-chimiques du sol situé dans son environnement immédiat n'est pas une relation univoque. La racine réagit en fonction des conditions locales qu'elle rencontre de manière intégrée, via le système racinaire et la plante tout entière. Cette réaction dépend, en particulier, des conditions dans lesquelles se trouvent les autres racines du





**Figure 3.** Jeune peuplement de 2 ans (en plantation 2 m x 5 m). Projection horizontale des systèmes racinaires simulés.  
*Young 2-year-old stand (2 m x 5 m). Horizontal projection of simulated root systems.*

système. Ces corrélations de croissance au sein de la plante tout entière sont extrêmement importantes et confèrent au système racinaire la possibilité de s'adapter à des milieux variés, notam-

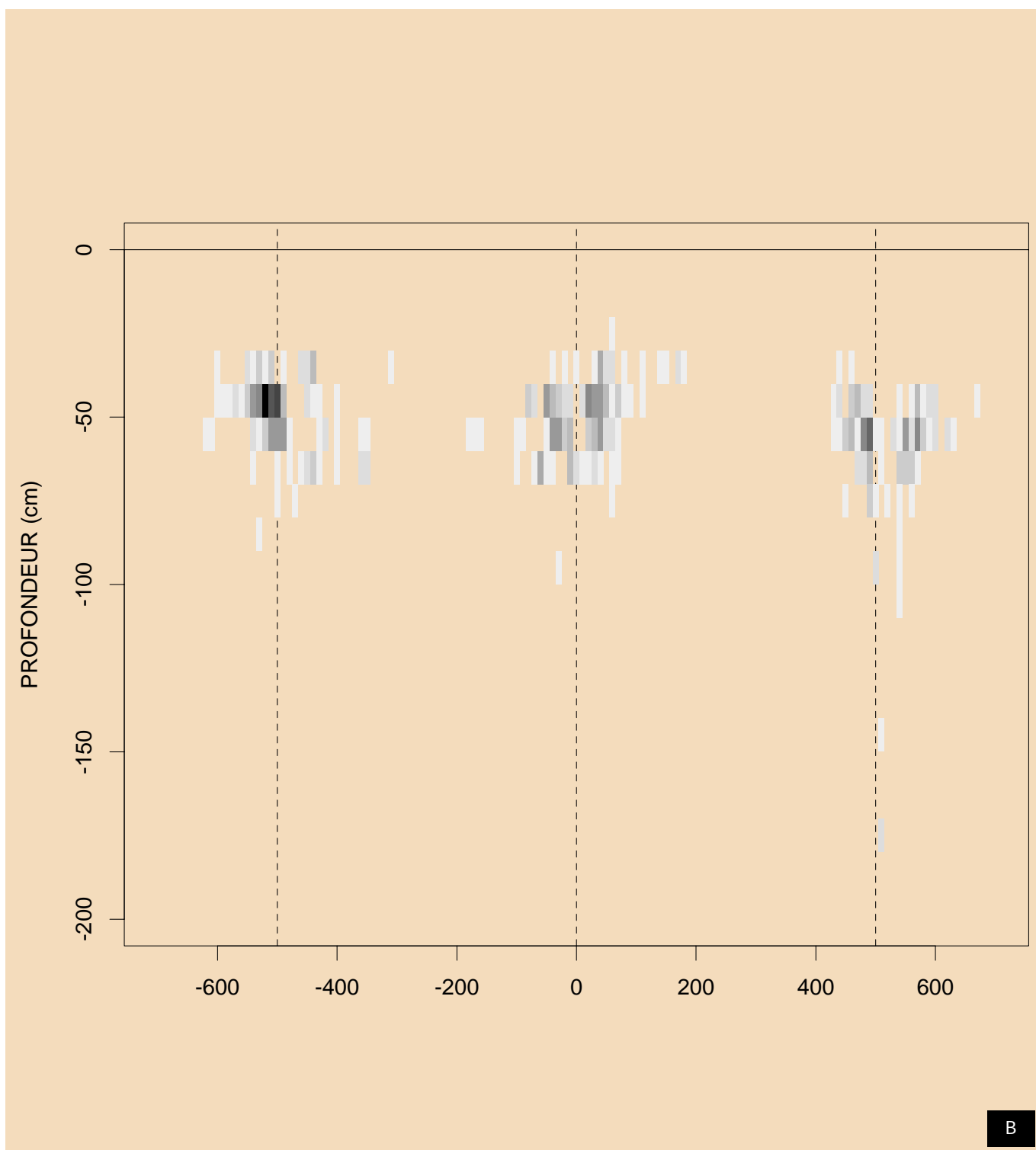
ment de se développer de manière opportuniste dans les zones les plus favorables. L'hypothèse la plus couramment privilégiée pour décrire ces corrélations de croissance est la compétition pour les

photosynthétats au sein de la plante et du système racinaire. Cette hypothèse mérite d'être confirmée et formalisée plus précisément. Elle fait l'objet de la thèse de Philippe Thaler. ■



A

**Figure 4 A.** Cartographie horizontale des zones où les racines d'arbres différents sont situées à moins de 10 cm les unes des autres. L'intensité du grisé est proportionnelle au nombre de racines. Le peuplement est le même que sur la figure 3.  
*Horizontal map of zones where the roots of different trees are less than 10 cm from each other. Shading intensity is proportional to the number of roots. The stan is the same as that in figure 3.*



**Figure 4 B.** Cartographie verticale des zones où les racines d'arbres différents sont situées à moins de 10 cm les unes des autres. L'intensité du grisé est proportionnelle au nombre de racines. Le peuplement est le même que sur la figure 3. Les tiretés correspondent aux rangs de plantation.  
*Vertical map of zones where the roots of different trees are less than 10 cm from each other. Shading intensity is proportional to the number of roots. The stan is the same as that in figure 3. The broken lines correspond to planting rows.*

## Bibliographie / References

- CAMARGO A. P. (1976) Aptidão climática para a heveicultura no Brasil. *Ecosistema* 1 : 6-14.
- COMPAGNON P. (1986) *Le caoutchouc naturel. Biologie, culture, production*. Maisonneuve et Larose (Paris), 595 p.
- CANNON W. A. (1949) A tentative classification of root systems. *Ecology* 30 : 452-458.
- COUTTS M. P. (1983) Root architecture and tree stability. *Plant Soil* 71 : 171-188.
- ENNOS A. R., FITTER A. H. (1992) Comparative functional morphology of the anchorage systems of annual dicots. *Funct. Ecol.* 6 : 71-78.
- HALLÉ F., OLDEMAN R.A.A. (1970) *Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux*. Masson (Paris), 170 p.
- HALLÉ F., OLDEMAN R.A.A., TOMLINSON P.B. (1978) *Tropical trees and forests. An architectural analysis*. Springer-Verlag (Berlin), 441 p.
- HÉNIN S., GRAS R., MONNIER G. (1960) *Le profil cultural. Principes de physique du sol*. Édition des ingénieurs agricoles (Paris), 320 p.
- KAHN F. (1980) Comportement racinaire et aérien chez les plantes ligneuses de la forêt tropicale humide. *Candollea* 32 : 327-358.
- LAMOND M. (1975) Dispositif de culture de plantes entières en caissons, sous brouillard nutritif. In : *Fonctionnement des systèmes racinaires, compte-rendu des séminaires du groupe d'étude des racines*, J. Gagnaire-Michard et A. Riedacker Eds, INRA (Paris), p. 6-33.
- LAROUSSE (1970) *Dictionnaire encyclopédique en 3 volumes*. Larousse (Paris), p. 183.
- LE ROUX Y. (1994) Mise en place de l'architecture racinaire d'*Hevea brasiliensis*. Etude comparée du semis et de la microbouture. Thèse. Université d'Aix-Marseille III, 280 p.
- LE ROUX Y., PAGES L. (1994) Développement et polymorphisme racinaire chez de jeunes semis d'hévéa (*Hevea brasiliensis*). *Can. J. Bot.* 72 : 924-934.
- NEUFELD H.S., DURALL D.M., RICH P.M., TINGEY D.T. (1989) A rootbox for quantitative observations on intact root systems. *Plant Soil* 117 : 295-298.
- PAGES L., ARIES F. (1988) SARAH : modèle de simulation de la croissance, du développement, et de l'architecture des systèmes racinaires. *Agronomie* 8 : 62-68.
- PAGES L., JORDAN M.O., PICARD D. (1989) Simulation of the three-dimensional architecture of the maize root system. *Plant Soil* 119 : 147-154.
- PAGES L., CHADOEUF J., KERVELLA J. (1992). Modélisation stochastique de la croissance et du développement racinaire de jeunes pêcheurs (*Prunus persica* Batsch). *Agronomie* 12 : 447-458.
- PRUSINKIEWICZ P., LINDENMAYER A. (1990) *The algorithmic beauty of plants*. Springer-Verlag (Berlin), 302 p.
- REFFYE P. DE, EDELIN C., JAEGER M., CABART C. (1986) Simulation de l'architecture des arbres. In : *L'arbre, 1<sup>er</sup> colloque international*, Montpellier, 9-14 sept. 1985. *Naturalia Monspelienisia* (h. s.) : 223-240.
- RIEDACKER A. (1974) Un nouvel outil pour l'étude des racines et de la rhizosphère : le minirhizotron. *Ann. Sci. For.* 31 : 129-134.
- TRAN VAN CANH (1982) Lutte contre le *Fomes*, nouvelle méthode d'étude. *Rev. Gén. Caoutch. Plast.* 59 : 61-64.

## Root system architecture modelling

Pagès L.<sup>1</sup>, Le Roux Y.<sup>1</sup>, Thaler P.<sup>2</sup><sup>1</sup> INRA, Ecophysiologie et horticulture, Domaine Saint-Paul, BP 91, 84143 Montfavet Cedex, France<sup>2</sup> CIRAD-CP, c/oINRA, Ecophysiologie et horticulture, Domaine Saint-Paul, BP 91, 84143 Montfavet Cedex, France

Albeit hidden, the root system plays a major role in rubber plantation yields. Its main functions —water and mineral supplies and tree anchoring —are closely linked to its architecture and better knowledge of it is bound to be advantageous.

The formation and morphology of a plant or a root system can be considered from two basic angles: shape and structure, both covered by the term architecture (Larousse, 1970). The shape of the root system, which depends on the spatial distribution of its elements, has often been described using multiple criteria such as its primarily creeping or tap root growth habit, horizontal or vertical extension, root density per volume of soil, etc. Shape is particularly important for water and mineral nutrient uptake, since it determines the root system's ability to reach resources in the soil. Structure can be defined as the identification of the system's different parts and the relations between them. In fact, not all roots have the same functional abilities and the root system is also a transportation network in which there

are many connections between transfer channels. Lastly, the effect of architecture on anchoring has been shown in very different plants (Coutts, 1983; Ennos and Fitter, 1992). For this anchoring function, the number, distribution and thickness of roots constitute the framework of the root system and are therefore criteria of paramount importance (Coutts, 1983).

Particular case of rubber

Rubber tree functional problems linked to root architecture are particularly acute, especially when trees are exposed to drier soil and climatic conditions (e.g. overcoming *Microcyclus ulei* pressure in Brazil), leading to substantial yield losses primarily related to the water supply factor (Camargo, 1976). Rapid access to deep water reserves is particularly decisive in the survival of young

plantings exposed to long dry seasons. Rubber trees also grow tall and are susceptible to wind damage. Many examples have been seen in plantations where uprooted trees prove to be the ones that have not developed a root system that is deep enough and sufficiently well distributed around the trunk to ensure adequate resistance. Root diseases are also important, as they can result in high death rates in plantations, thus seriously affecting yields (Compagnon, 1986). Given that these diseases are known to be spread by contact between roots, a better understanding of how root systems develop and function is bound to be a valuable asset in halting them.

Lastly, root system dynamics need to be described, because the root system interacts with a changing environment, some of its functions are fundamentally dynamic (e.g.

the growth — uptake relation), and the relations between the different parts of the plant also change over time (variation in demand for water and minerals, or in anchoring requirements, etc.).

### Analysis of root architecture

For a botanist, plant architecture results first and foremost from the growth and differentiation processes occurring throughout ontogenesis in accordance with a well-ordained programme. They lead to the formation of organs or structures in a sequence that is typical of the individual. Hallé and Oldeman (1970) thus described and classified the formation of the aerial system of tropical trees into around twenty types, which they called «architectural models». They differ through their meristem functioning (definite or indefinite, continuous or rhythmic), axis growth direction and symmetry (orthotropic or plagiotropic), branching (continuous or rhythmic). Whilst some architectural models are attached to specific shapes (known as «growth habit» for the aerial part), others seem to have a wide variety of possible shapes. Nevertheless, these models are excellent bases for reflecting development processes and have been used by de Reffye *et al.* (1986) to represent various trees.

The equivalent of the «architectural models» defined for aerial parts can be found in the root system (Kahn, 1980) using the classification of establishment strategies proposed by Cannon (1949), though this classification is much briefer and only defines three major types: primary, adventitious and mixed. The first develops from a tap root (organ derived from the radicle) by gradual branching of the tap root from its base to its tip (acropetal branching). On the other hand, the adventitious (or secondary) system results from the gradual and ordered formation of adventitious main roots derived from the aerial part. The mixed root system is a combination of the previous two, with a primary root system dominating in the juvenile phases and an adventitious system becoming dominant in the older stages. Whilst this classification provides the broad outline of root formation dynamics, it remains fairly sketchy as a basis for quantitative modelling.

Defining architectural models for root systems comes up against at least three difficulties:

- the inevitable problem of access and observation, which means that root

development dynamics cannot be seen (or only with difficulty),

- limited differentiation of the root system, which is much less marked than that of the aerial system, so that there are no easily observable morphological markers,
- the severe restrictions inflicted by the soil on roots, which may therefore reveal morphologies closely linked to the soil. Of course, this environmental constraint also exists for aerial development, but it is less obvious and often overlooked.

It therefore remains necessary to define morphological markers for the different differentiation processes and stages during root development and learn how to observe them in different environments that might affect their expression. The next step, which is essential for forecasting purposes, is to formalize and quantify the formation processes. This means extracting the laws that seem to be the most comprehensive, and schematizing them to provide a set of rules, which can be called «production rules» (Prusinkiewicz and Lindenmayer, 1990). They will be used to generate a structure, whose shape is determined by a set of parameters that define its spatial and temporal characteristics.

### Root system typology in rubber trees

Firstly, the root system is analyzed by identifying groups of roots with the same morphology and behaviour. The criteria for choosing such uniformity seem to be many. Firstly, root initiation and emergence can be by different processes. Axial (or primary) growth can be defined by elongation (indefinite or definite growth, speed and duration of growth) and its direction (mainly gravitropism). Radial growth is also a root discrimination criterion, since a fair number of them never grow radially at all. Branching of the axes can be characterized by ramification density. Lastly, simple morphological and anatomical criteria (length, diameter, number of vascular poles, colour, etc.) complete this panoply and provide a clearer idea of the functional specialization of the different roots.

To assess these parameters, we used rhizotron root growth chambers (Riedacker, 1974; Neufeld *et al.*, 1989) and mist propagators (Lamond, 1975) for continuous and non-destructive observation of the development of all or part of the root system. However, observation is limited to the root systems of small plants. Apart from the possibility of observing dynamic character-

istics (e.g. growth patterns), rhizotrons can also be used to establish the link between such dynamic characteristics and static indicators, which are also directly observable. Once this link has been established, much more information can be obtained from the few static observations carried out on excavated individuals. In this way, optimum use can be made of these static observations, which are usually labour-intensive, but possible on older individuals in plantations. One of the constraints involved with this approach is the observation of plants on different growing media, and at varying stages (and not merely on very young plants), but as observations on different media are also very expensive we opted for observations under favourable conditions, where severe constraints were eliminated, so as to obtain satisfactory root system development. In this respect, the observation sites used in Côte d'Ivoire, at the Anguédédou plantation, are a very appropriate reference, since soils developed on tertiary sands form a relatively homogeneous medium with no major hindrance to rooting. Moreover, the root systems observed went down to a depth of more than 4 m for the older ones.

Following the study of the rubber tree root system from 0 to 5 years and in different environments, we were able to distinguish between eight typical root categories (Le Roux thesis, 1994; Le Roux and Pagès, 1994).

The table 1 classification is primarily based on the branching order concept. Order 1 is derived from the radicle and constitutes the tap root. It bears order 2 (or secondary) roots, which themselves branch into tertiaries and quaternaries. Under the conditions studied, root orders greater than 4 are rarely found, unless one of the orders of the branching sequence has been unable to express itself (very strong restriction, or accidental amputation), but we shall be coming back to this phenomenon later. The branching order is an interesting classification key since it is easy to use and can be used directly to constitute relatively homogeneous groups in terms of the aforementioned criteria. This classification has been fine-tuned based on the observation that the tap root branches according to three markedly different processes which give rise to three clearly identifiable secondary root types. Early secondary roots (ESR) emerge in a whorl of a dozen or so roots at its base. They are preformed in the embryo. Acropetal secondary roots (ASR) form in a branching front which follows the progression of the tap root apex staggered by a few days. Lastly, late secondary roots (LSR) appear at the base of the tap root,

mostly within the proximal first 50 centimetres. These roots form later, from around day 40 onwards, in flushes synchronous with aerial development (Le Roux, 1994). Tertiary roots are considerably different depending on whether they form on ESR, ASR or LSR. Lastly, all the quaternary roots have been grouped in the same category.

Axial growth was very similar between the pivot root and certain LSR, with strong, typically indefinite and continuous growth, though there were a few fluctuations. At the opposite end of this classification were the quaternary roots, which had typically definite growth, over a few days, not exceeding a few millimetres per day. The categories between these two extremes had intermediate characteristics, with growth rates and durations evolving in parallel. Gravitropism also enabled a distinction to be made between these roots, with some roots sensitive to gravity, such as the tap root (orthogeotropic, reverting to vertical growth after any deviation) and late secondary roots (plagiotropic, resuming their initial, non-vertical slope after any deviation), and others totally unaffected by gravity, such as the quaternary roots (ageotropic). These variations in growth abilities and sensitivity to gravity are combined with morphological and anatomical variations in the apical and sub-apical zones (e.g. diameter, number of poles).

It should be noted that this difference in root behaviour and morphological characteristics was expressed in each of the environments studied, mist propagators or rhizotrons, containers with different substrates, or tertiary sands from the Anguédédou plantations. The above root categories are therefore a characteristic specific to *Hevea* and likely to occur in a wide variety of environments. Obviously, the environments will modulate the more quantitative aspects of this development sequence, as in the particular case of the growth and life span of early secondary roots which, through their verticillate position at the base of the tap root, develop in the topsoil where substantial variations in the water economy induce variable growth and life spans. Branching density along the tap root also proved highly variable (up to 100%) depending on growing conditions. It was low in rhizotrons, high in containers and very high in mist propagators. Lastly, it is worth noting that late secondary roots, which appeared after 40 days on average for the first flushes, sometimes occurred later on less vigorous plants, or earlier if tap root growth was seriously slowed down. What became of these roots was also obviously modulated by the moisture level in the

topsoil, but a large number of them revealed considerable growth potential which would be fully expressed under moist conditions.

### Synthesis

Once this analytical stage was complete and a typology determined, it was important to carry out a synthesis and look closely at the relationships and hierarchies existing between these categories.

The different classification criteria were strongly correlated (Le Roux and Pagès, 1994). The number of woody poles and the apical diameter were closely linked to growth rate and duration. These strong correlations between the components of the classification meant that the above groups could be diagrammatically plotted along an axis, with the tap root at one end and fine quaternary roots at the other. However, this diagrammatic representation of the differentiation gradient was difficult to apply to a description of gravitropism. Among the roots with a large diameter and strong growth potential (tap root and late secondaries in particular), both orthogeotropism (tap root) and plagiogeotropism (late secondary roots) were seen. The correlations between growth potential markers (growth rate and duration, length, apical diameter, etc.) were extremely useful for reconstituting the development dynamics based on static and one-off observations such as can be carried out on excavated trees. In this respect, apical diameter is a very succinct indicator of root growth potential.

The within-category variability of morphogenetic components differed considerably depending on the categories. Variability was very low for «tap root» and «quaternaries» (well-defined morphogenetic components), whereas the ESR and the LSR contained much more different roots and were therefore much more sensitive to environmental effects.

These categories are not disjoint, as there is considerable overlapping. This is particularly clear between the three secondary root categories (ESR, ASR, LST) and between the ASR and the tertiary roots borne by the LSR. This overlapping therefore reveals relationships between categories and continuity within this system, which we initially divided up in order to describe it more effectively.

This morphogenetic continuity was further confirmed by field observations on roots that had either been amputated or whose growth had been slowed down or halted by a local physical obstacle, and also by systematic observation of tap roots with halted growth in rhizotrons. The observations revealed that

the ramifications can copy the initial behaviour of their bearing root when it can no longer develop. This could be called «reiteration» (Hallé *et al.*, 1978). Such morphogenetic continuity, combined with highly variable basic morphogenetic abilities in the roots, make the root system highly versatile. It can adapt to an environment that is both hetero-geneous and locally restricting (Le Roux and Pagès, 1994).

### Modelling

Mathematical models (Pagès and Aries, 1988) are used to assemble the construction rules assigned to different types of roots and generate architectures. For each time lapse, the model applies all the processes of development dynamics (emission, branching, axial and radial growth, death) to the existing structure. These processes generate or remove structural elements that are (linear) sections of root generated over a given time lapse. Each element is identified in terms of its spatial position (coordinates of its extremities), the characteristics of its connection to the structure, its age and its diameter.

The emission process generates the beginnings of new axes within the root system. The axes emitted are the tap root, early secondary roots, then late secondary roots. The axial growth process simulates elongation by adding a root segment to the tip of each growing axis. Branching initiates a new sub-apical root anlage that will emerge and give rise to a new axis a few days later. Radial growth will be applied to each of the root segments in the architecture, altering its diameter. Lastly, the death-pruning process eliminates any axis that has stopped growing for a predetermined length of time (fixed parameter) and bears no living axes.

The eight types of roots already defined are characterized by parameters that quantify the processes mentioned above. For each time lapse, the type of axis to which the process is being applied will define the set of values attached to it.

These parameters were estimated (table 2) on the root systems of seedling material under the soil and climatic conditions prevalent in Lower Côte d'Ivoire (Anguédédou plantation) for trees 0 to 5 years old (Le Roux, 1994).

Tap root and early secondary root emission occurred simultaneously 8 days after sowing. Late secondary root emission took place in successive flushes, with the number of roots emitted per flush diminishing as time went by. The first flush was emitted 40 days after

sowing, with subsequent new flushes every 60 days. These late roots were emitted randomly all around the tap root, between 0 and 70 cm from the collar.

The same sub-model was used for all root types, to describe their axial growth. Only the parameters of this sub-model depended on the root type. The model, which is often called «monomolecular», describes changes in length depending on different parameters:

$$L = A [1 - \exp(-b \times \text{Age} / A)]; \text{ where}$$

$L$  = axis length,

$\text{Age}$  = its age,

$A$  = asymptotic,

$b$  = initial rate.

It is able to represent growth completed (or defined) at varying speeds using  $A$  and  $b$ , or, at a push, indefinite growth (for a very broad  $A$ ). Parameter  $b$  was fixed for each root type, and the value of  $A$  was drawn at random from a normal log law also parameterized for each of these types (table 2).

The relation between the age of a root segment and its diameter was established from a large number of measurements carried out along the different root types at varying ages. There was no secondary growth (or only rarely) on tertiary and quaternary roots. Exponential type growth in line with age was detected for the other types, and the relation was different on the tap root and the secondaries (Le Roux, 1994).

The branching process was quantified (table 2) from the linear density of leaf anlagen initiated along the bearing axis, and from the time taken for a root to develop from the just initiated anlage stage to the emerged root stage (Le Roux et Pagès, 1994).

The life span of roots was estimated taking similar root system portions (same positions in the architecture) from trees of varying ages and counting the number of axes remaining on these portions. For example, when the number of acropetal roots remaining on the proximal 10 cm of a tap root 15 days to 6 months old was counted, the first thing to be seen was a gradual (and virtually linear) reduction in the number of roots, from which the life expectancy of each root could be estimated. The number of roots tended to stabilize thereafter and only perennial axes remained. This life expectancy estimate was possible because ASR could be identified with certainty on trees of different ages and it is known that the variation in ASR numbers along a section of tap root can only result from the gradual abscission of dead roots (there is no late filling). These estimates, which are probably not very precise for the time being, nonetheless provide orders of magnitude

relative to an important process, which is usually studied somewhat sketchily, if at all.

### Validation

A very important step in this approach is obviously to compare the theoretical output from the model with observed data. With the quantitative model, the deviations between the observed situation and the simulation can be studied and the suitability of the model for the context and purpose to which it has been assigned can be examined. As the model is stochastic (Pagès *et al.*, 1989), the aim is not to compare a simulated individual point by point with a given observed tree, but to compare populations and more general behaviours.

We propose considering two types of output that are useful for this kind of validation (Pagès *et al.*, 1989): structure projections and impact maps.

Root system projections permit qualitative validation and provide a visual «rendering» of the underlying mathematical processes. Various criteria stand out particularly in these images and can be compared to real images, though any such comparison is bound to be limited since excavated systems are obviously partially destroyed or deformed (figures 1A, 1B, 1C).

A comparison of impact maps is very worthwhile since root system observation along trench walls is an extremely conventional method in agronomy and has proved effective for diagnosis (Hénin *et al.*, 1960). This comparison, carried out on a young 11/2 year-old planting, gave encouraging results (Le Roux, 1994). In particular, there was substantial variability between the different maps, which was well reproduced by the sample of simulated maps (figures 2A, 2B).

### Simulations and agricultural applications

A 2-year-old stand, simulated by the assembly of individual root systems revealed that the row was already highly colonized by the roots at this stage (figure 3), but there was still uncolonized space in the interrow, though the roots were already tending to join up.

Current disease control strategies (Fomes rot and Armillaria) are primarily preventive: the aim is to protect trees bordering on identified infection foci. In this context, modelling appears to be a particularly useful tool, since the soil colonization dynamics of each tree can be anticipated, as can the development of contacts between trees. For example, with the 2-year-old stand previously simulated, we calculated zone maps for the

underground space in which the roots of the different trees were less than 10 cm from each other. At this stage, the zones only occurred within the row (figure 4A). It is also known that contamination only leads to tree infection when the mycelium spreads from the lateral roots to the tap root. Treatment application around the trunk of the tree is based on this observation (Tran Van Canh, 1982). Vertical mapping of the high promiscuity zones then indicated that protection at two years should be effective primarily at a depth of between 30 and 60 cm (figure 4B).

The model can be used to show the overall effects of such and such a morphological variation (e.g. genetic) on root system architecture. This is done by simulating different architectures after modifying parameter values in line with observed variations.

### Conclusion, prospects

Plant and stand functioning models, which are providing increasingly precise simulations of fundamental biological processes require increasingly accurate descriptions of architectures. As regards root systems, models that only describe root system density distribution per unit of soil volume are tending to be superseded by architecture models, which provide much more detailed outputs. The applications described here have revealed the wide range of potential uses offered by this type of model.

Despite the detailed outputs, and somewhat paradoxically, these models can be considered simple, compared to density models. Indeed, they describe very directly, hence more naturally, the processes occurring in each of the roots. The complexity of the systems generated is more a result of multiple repetition of these elementary processes than of the greater complexity of the concepts involved.

Nevertheless, the ability of architecture models to «respond» to environmental constraints still has its limitations. For the time being, they can only provide realistic outputs for relatively homogeneous environments and it is only in these environments that they have been validated. Two problems have to be solved to improve their forecasting abilities in diverse and heterogeneous environments.

Firstly, soil system and root system functioning needs to be simulated in a coupled and interactive way. The physico-chemical properties of the soil that effect root development vary over time and particularly

under the influence of the root system itself. For example, the root system is capable of substantially altering water content distribution and drawing primarily from its immediate environment, in which it is effectively developing.

It should also be noted that the relation between the development of a root and the physico-chemical properties of the soil in its immediate surroundings is not unequivocal.

The root reacts according to the local conditions it encounters in an integrated way, via the root system and the plant as a whole. The reaction particularly depends on the conditions in which the other roots in the system find themselves. These growth correlations within the entire plant are extremely important and provide the root system with the possibility of adapting to different environments, and particularly of

developing in such a way as to take advantage of the most favourable zones. The hypothesis most frequently put forward to describe these growth correlations is competition for photosynthates within the plant and the root system. This hypothesis needs to be more precisely confirmed and formalized. Philippe Thaler is writing a thesis on this subject. ■

### Résumé

Pour décrire et modéliser l'architecture du système racinaire on analyse d'abord la position d'apparition des axes et leurs caractéristiques morphogénétiques. On établit ainsi, par observation dans des milieux divers et à différents stades, une typologie des axes racinaires. La construction d'un modèle permet de synthétiser ces informations et de produire des simulations. Nous présentons l'application de la démarche à l'hévéa, et montrons les intérêts de cet outil pour l'agronome.

### Abstract

The first step in describing and modeling root system architecture is to analyze the position where the axes appear and their morphogenetic characteristics. By observation in different environments and at different stages, it is thus possible to establish a root axis typology. These data can be synthesized and simulations produced by constructing a model. We describe how this approach has been applied to rubber and show what this method has to offer for agronomists.

### Resumen

Para describir y modelizar la arquitectura del sistema radicular se analiza, en primer lugar, la posición de aparición de los ejes y sus características morfogenéticas. De tal modo que se establece una tipología de los ejes de las raíces mediante observaciones en diversos medios y en diferentes fases. La construcción de un modelo permite sintetizar estas informaciones y producir simulaciones. Presentamos de que manera este enfoque fue aplicado al hevea, y señalamos los intereses de esta herramienta para el agrónomo.



## *Plantations, recherche, développement*

## au carrefour des cultures pérennes de la zone tropicale humide

*Plantations, Recherche, Developpement, at the crossroads between tree crops in the humid tropical zone*

*Plantations, recherche, développement, en la encrucijada de los cultivos perennes de la zona tropical húmeda*