

**LES ETUDES SUR LES RACINES AU CIRAD -CA
BILAN ET ELEMENTS D'ORIENTATION**

**M. de Raïssac
Unité de Recherche
Fonctionnement du Peuplement Végétal
Février 1993**



CIRAD
T 8 09 / 01
Avenue Agropolis
34398 MONTPELLIER CEDEX 5
FRANCE

Bat 1 - Bur 4

**LES ETUDES SUR LES RACINES AU CIRAD -CA
BILAN ET ELEMENTS D'ORIENTATION**

**M. de Raïssac
Unité de Recherche
Fonctionnement du Peuplement Végétal
Février 1993**

LES ETUDES SUR LES RACINES AU CIRAD-CA

BILAN ET ELEMENTS D'ORIENTATION

M. de RAISSAC

Février 1993

I - INTRODUCTION

Le système racinaire demeure aujourd'hui encore cette "moitié cachée" de la plante (cf l'ouvrage de Waisel *et al.*, 1992 : Plant roots, the hidden half) et la compréhension partielle, inachevée de son fonctionnement s'explique par deux obstacles majeurs :

- 1 - la difficulté d'observer et d'analyser le système racinaire *in situ*, en conditions naturelles variables,
- 2 - la complexité des corrélations fonctionnelles entre les racines et la partie aérienne.

Cette méconnaissance a pour corollaire l'impossibilité de comprendre - et à fortiori de prédire - l'incidence de dysfonctionnements racinaires sur la croissance et le développement des organes aériens et, au plan agronomique, sur la mise en place des composantes du rendement.

Le besoin s'exprime donc de combler ces lacunes, qui appelle à la poursuite ou à la relance d'études sur les racines.

L'objet du présent document est d'offrir une première réflexion sur ce sujet et de proposer quelques possibles orientations des recherches, au vu des acquis du CIRAD-CA, de ses forces actuelles, et des tendances extérieures de la recherche dans le domaine ; il est aussi et finalement de susciter un débat impliquant toutes les parties concernées.

II - LES ACQUIS DU CIRAD-CA

Les ex-départements constituant le CIRAD-CA (IRAT, IRCT et IRHO programme oléagineux annuels) ont mené de nombreuses études sur les racines, qui relèvent du domaine de l'agrophysiologie. Ces travaux tournés vers la connaissance et la compréhension du fonctionnement racinaire en relation avec le milieu, ont procédé selon les deux approches complémentaires qui caractérisent classiquement l'agrophysiologie :

1 - une approche en plein champ, qui utilise la variabilité maximale du milieu naturel pour identifier et hiérarchiser les facteurs agissant sur la croissance et le développement racinaires, et qui travaille sur la combinaison de ces facteurs et sur leurs interactions possibles ;

2 - une approche en milieu contrôlé, qui fait varier les différents facteurs isolément, afin de comprendre les mécanismes élémentaires de leurs actions propres sur le système racinaire.

Les recherches ainsi conduites ont fourni deux types de sortie : des solutions "agronomiques" (minimisation des contraintes du milieu) et des solutions "génotypiques" (adaptation variétale aux conditions limitantes particulières du milieu). Les approches en milieu réel et en milieu contrôlé, à la fois indissociables et complémentaires à long terme, se distinguent tant par leurs objectifs immédiats que par les moyens d'investigation qu'ils nécessitent de mettre en oeuvre. Pour cette raison, nous avons choisi de les présenter séparément.

Il convient enfin et surtout de signaler que la brève synthèse proposée ici a été réalisée à partir de documents disponibles sur place à Montpellier et ne cherche pas à être une revue bibliographique exhaustive; il s'agit d'un bilan sommaire, établi en citant en exemple les résultats les plus significatifs dont nous disposons (et ne remontant pas au-delà de 1970).

2.1. Les études en milieu naturel

Au départ, il y a la constatation générale que le type de sol influence l'enracinement. Ainsi par exemple, FRITZ et VALLERIE (1971) observent-ils une correspondance entre quelques paramètres racinaires du cotonnier (développement du pivot, nombre et longueur des racines secondaires) et le type de sol ; ils en déduisent une classification simple en trois catégories. En prolongement, MARINI *et al.* (1978) étudient la cinétique racinaire du cotonnier par la méthode au P32 et observent des vitesses de croissance de 1 cm/j en sol d'alluvions argileuses et de 2 à 4 cm/j en sol ferrugineux tropical. BERTRAND (1971), en utilisant la méthode de la planche à clous, peut étudier, la morphologie du système du riz *in situ* ; il constate notamment que les racines du riz ont un faible pouvoir de pénétration dans les horizons compactés et qu'elles ne prospectent pratiquement pas les horizons chimiquement pauvres.

Mais il apparaît surtout que les interventions culturales, en modifiant profondément les propriétés physiques et chimiques du sol, exercent une influence déterminante sur l'enracinement des cultures. Notamment, **l'effet du travail du sol** sur le développement de la partie aérienne, laisse supposer une cause d'origine racinaire qu'il convient de préciser. De nombreuses recherches sont initiées sur ce thème, qui comparent les principaux modes de préparation du sol: grattage (à la daba), scarifiage, passage de disques, labours à plat ou en billons, en sec ou en humide...

La première étape du travail consiste à caractériser les modifications du sol engendrées par ces diverses interventions. Les résultats, qui opposent principalement le labour aux techniques traditionnelles - qu'elles soient manuelles (grattage) ou mécanisées (travail à l'offset) - sont très schématiquement les suivants:

1 - Le labour augmente la porosité totale de l'horizon superficiel (NICOU *et al.*, 1970 ; NICOU, 1974 ; CHOPART et NICOU, 1976 ; NICOU et CHARREAU, 1979). La qualité de cette porosité est aussi modifiée : changement dans la distribution de la taille des pores (NICOU et CHARREAU, 1979), augmentation de la seule macroporosité (MOREIRA et de RAISSAC, 1990).

2 - Corrélativement, la densité apparente du sol et la résistance mécanique à la pénétration sont diminuées sous le labour (SEGUY *et al.*, 1989).

3 - L'infiltration de l'eau est nettement favorisée par le labour (NICOU, 1987 ; SEGUY *et al.*, 1989a) ; il en résulte une diminution du ruissellement de surface (NICOU, 1987) et une meilleure recharge hydrique des horizons profonds (CHOPART, 1974 ; de RAISSAC, 1986). Notons toutefois que VALET (1984, 1985) obtient des résultats contraires sur les sols sablo-limoneux de Nioro du Rip, à savoir une baisse de la vitesse d'infiltration sous le labour, par rapport au grattage.

4 - Il semble important de noter que le travail du sol, par sa seule action physique, induit des modifications des propriétés chimiques du sol. Les phénomènes complexes qui s'instaurent, conditionnés par l'histoire propre de la parcelle étudiée, méritent une revue spécifique ; signalons simplement que le labour, par rapport au travail continu à l'offset, permet une redistribution en profondeur de la matière organique, des bases échangeables et du phosphore dans trois sols ferrallitiques différents du cerrado brésilien cultivés sur défriche (SEGUY *et al.*, 1989 a). Les auteurs observent parallèlement une limitation des teneurs en aluminium échangeable et une remontée du pH. Au contraire, sur des sols sableux du Sénégal, après un suivi pendant vingt ans d'une parcelle labourée et d'une parcelle non travaillée, CHOPART et NICOU (1989) observent une baisse plus accentuée des éléments nutritifs -phosphore, potassium, calcium- sous labour, qu'ils attribuent à des rendements et donc des prélèvements supérieurs.

La deuxième étape du travail consiste à caractériser l'enracinement des cultures sur les supports ainsi créés. De nombreux résultats sont ainsi disponibles sur la relation enracinement-préparation du sol, et notamment le travail très complet de caractérisation des systèmes racinaires de l'arachide, du mil, du sorgho et du riz pluvial par CHOPART (1980). A notre sens, trois points essentiels ressortent de la masse des résultats accumulés depuis vingt ans :

1 - Sous le terme générique de labour ou de travail superficiel sont réunies des interventions qui recouvrent des réalités parfois différentes, et dont l'impact sur le milieu sol est dépendant des conditions édaphiques du site (texture du sol, présence d'une carapace...) et de l'historique et la parcelle (précédent cultural, effet résiduel du travail effectué au cycle antérieur...). Si le labour présente généralement des effets bénéfiques sur tous les paramètres de l'enracinement (CHOPART et NICOU, 1976), on enregistre des résultats parfois divergents, voire contradictoires, qui peuvent s'expliquer par une confusion des effets associés à une préparation de sol donnée. Pour le sorgho, par exemple, CHOPART (1980) observe sous labour une descente plus rapide du front racinaire, un nombre total de racines primaires plus élevé, une profondeur maximale atteinte supérieure et note que les densités racinaires (en g/dm³) sont peu discriminantes. Mais LOYNET (1987) constate une progression du front racinaire plus lente sous le labour que sous grattage et NICOU *et al.* (1987) notent que la dynamique de l'enracinement du sorgho varie avec le site: les différences d'enracinement entre le labour et le grattage sont minimes à Saria-haut (présence d'une carapace), sensibles à Saria-bas et spectaculaires à Gampela (tout au moins en début de végétation, avec une convergence vers le stade grain laiteux). NICOU et CHARREAU (1979) établissent des relations significatives entre la densité racinaire et la porosité du sol, qui varient pour une même espèce en fonction de la localité. Enfin AFFHOLDER (1986) obtient lui aussi des comportements contradictoires de l'enracinement du sorgho au labour en fonction du site étudié.

2 - Il existe une interaction espèce x travail du sol : les espèces cultivées répondent différemment aux techniques de préparation du sol, c'est à dire qu'elles possèdent des sensibilités diverses à la compaction, à l'aération etc... Dans le cas de l'arachide, par exemple, CHOPART (1980) constate qu'avec le labour le front racinaire évolue plus rapidement, que les longueurs totales racinaires augmentent plus vite en début de cycle, mais que les valeurs finales de ces deux paramètres sont similaires en fin de cycle sur les parcelles avec et sans labour. Ce dernier induit des différences minimes au niveau des densités racinaires (CHOPART et NICOU, 1976 ; CHOPART, 1980) ou reste même sans influence (VALET, 1985). Chez le riz pluvial, en revanche, toutes les caractéristiques de l'enracinement sont nettement améliorées par le labour (NICOU *et al.*, 1970 ; CHOPART et NICOU, 1976) : vitesse de croissance, nombre de racines primaires, profondeur maximale atteinte, longueur totale, densités racinaires, surfaces diamétrales, pouvoir de fasciculation. NICOU (1977) établit un effet global du labour en fonction des espèces : riz pluvial + 103 %, sorgho + 24 %, arachide + 24 %, mil + 19 %. Sur la base des densités racinaires, CHOPART et NICOU (1976) remarquent que le labour a un effet spectaculaire sur le riz pluvial, marqué sur le maïs, mais moins net sur le mil, le sorgho et surtout l'arachide. Toujours dans le même sens NICOU et CHARREAU (1979) établissent des relations porosité-densité racinaire dans l'horizon 10-30 cm

qui varient pour un même site avec l'espèce considérée:

| | |
|-------------|--------------------|
| riz pluvial | $y = 0.167x - 7.3$ |
| sorgho | $y = 0.045x - 1.7$ |

résultats qui confirment les respectivement faibles et fortes réponses du sorgho et du riz pluvial à la porosité du sol, principal facteur modifié par le labour.

3 - un paramètre utilisé pour caractériser l'enracinement d'une culture n'a de pertinence que vis à vis d'une ou plusieurs fonctions élémentaires du système racinaire, et non vis à vis de son fonctionnement global. Si par exemple la masse racinaire totale en fin de cycle (CHOPART, 1984) est beaucoup plus élevée chez le riz ou le sorgho (90 à 100 g/m²) que chez le mil, le maïs ou l'arachide (environ 40 g/m²), cela ne présume en rien du comportement à la sécheresse de ces espèces ; ce paramètre est en revanche fort utile pour le calcul des bilans carbonés.

En ce qui concerne l'alimentation hydrique de la culture en conditions sèches, qui a été particulièrement étudiée, elle apparaît très liée aux caractéristiques d'enracinement dans les horizons profonds : densités racinaires, longueurs racinaires, distances moyennes entre racines, profondeur maximale atteinte. Ces paramètres ne montrent pas tous la même valeur explicative et l'étude de CHOPART (1980) menée sur le mil, le sorgho, l'arachide et le riz pluvial relève bien le faible pouvoir discriminant du paramètre densité racinaire (en g/dm³).

La troisième étape du travail concerne l'analyse de l'élaboration du rendement en relation avec le mode de préparation du sol et le consécutif enracinement observé. NICOU (1974) établit des relations entre la densité racinaire dans l'horizon 15-30 cm et le rendement, pour l'arachide, le sorgho et le maïs ; cependant LOYNET (1987), en comparant les effets du labour et du grattage sur la culture du sorgho, n'observe pas de correspondance systématique entre l'enracinement et la productivité ; ce résultat semble néanmoins pouvoir être attribué à une caractérisation assez sommaire du système racinaire par le seul paramètre de progression du front racinaire. Chez le riz pluvial, CHOPART et NICOU (1976) relient l'amélioration de toutes les caractéristiques racinaires étudiées à une augmentation des rendements de 100 % sur labour.

L'influence de la préparation du sol sur l'alimentation hydrique des cultures et leur sensibilité à des périodes de sécheresse a fait l'objet de nombreuses études (voir en particulier NICOU (1987) et CHOPART (1990)). Le lien direct enracinement - alimentation hydrique - rendement est par exemple mis en évidence chez le riz pluvial, dans les conditions du cerrado, par de RAISSAC et MOREIRA (1985) : le labour, par rapport au travail à l'offset, induit des densités racinaires dans l'horizon 60-80cm quatre fois supérieures, auxquelles est associé un plan de flux nul situé 40 cm plus bas en période d'eau limitante; enfin le rendement est directement corrélé à la profondeur moyenne du plan de flux nul, pour chacun des sites étudiés. Mais CHOPART (1990) signale la complexité du

problème et fait remarquer que la culture venant sur sol labouré, grâce à une meilleure utilisation des réserves hydriques, a un développement végétatif plus important et donc des besoins en eau accrus et un épuisement plus rapide des réserves ; ce qui constitue une source de variabilité de l'effet du travail du sol et peut expliquer certains résultats contradictoires.

L'ensemble des résultats succinctement présentés ici s'inscrit dans une suite logique de recherches dont chaque étape a été explorée de manière relativement approfondie: 1) caractérisation des modifications de l'état du milieu par le travail du sol, 2) incidence sur la mise en place du système racinaire et 3) conséquences sur la productivité. Mais le travail du sol n'est évidemment pas le seul facteur déterminant l'enracinement d'une culture. La fertilisation minérale ou organique, en modifiant l'état du milieu sol et la disponibilité en éléments nutritifs, affecte directement la mise en place du système racinaire; de même, l'effet du précédent cultural n'est pas négligeable dans de nombreuses situations. Mais force est de constater que, face à l'accumulation de résultats concernant le travail du sol, relativement peu de données sont disponibles sur l'incidence des autres types d'intervention culturale et de leur succession. Citons brièvement quelques points abordés :

- REYNIERS *et al.* (1987) étudient la modification des profils racinaires en fonction de quatre traitements de fertilisation calcaire ; ils observent que le calcaire favorise l'activité racinaire superficielle (mesurée par la méthode au P32) et la diminue dans les horizons profonds, tandis que le sulfate de calcium agit d'une manière inverse. La diminution de la réserve utile sous le traitement calcaire explique la baisse des rendements observée.
- CISSE *et al.* (1990) mettent en évidence l'effet favorable d'un apport combiné de fumier et d'éléments minéraux sur les densités racinaires - entre 0 et 30 cm - du mil et de l'arachide, sur leurs consommations hydriques et leurs productivités finales ; ils constatent en outre la réponse beaucoup plus nette du mil à l'amélioration du milieu.
- Chez le sorgho, OUATTARA *et al.* (1990) notent l'effet marqué des engrais minéraux sur le degré de colonisation du sol par les racines, tandis que la fumure organique seule semble entraîner une diminution de l'élongation du système racinaire. Chez le maïs, les résultats de VAKSMAN et TRAORE (1990) montrent que l'apport conjugué de fumier et d'engrais minéraux influence peu la profondeur maximale mais joue favorablement sur la densité racinaire.
- SEGUY *et al.* (1989) s'attaquent au problème plus complexe encore de l'impact d'une combinaison de pratiques culturales (travail du sol, fertilisation, traitements, rotation) sur l'enracinement et la productivité des principales cultures du cerrado brésilien. Les très nombreux résultats obtenus ne peuvent être énumérés ici ; citons pour exemple : les comportements différenciés des espèces cultivées -et la particulièrement forte réponse de l'enracinement du riz pluvial aux améliorations du milieu- ; l'intérêt des scarifications, des minimum tillage et no tillage après restauration de la macroporosité, l'effet positif du précédent légumineuse sur l'enracinement du riz pluvial...

Etudiant la seule combinaison travail du sol x fertilisation, CHOPART (1990) constate la prédominance de l'effet labour sur l'enracinement du maïs et du cotonnier en Côte d'Ivoire, par rapport à l'effet fertilisation; cependant DJOULET et FORTIER (1990,1991) mettent en évidence le rôle d'une fumure organominérale sur l'émission des racines secondaires du cotonnier.

Ces exemples montrent bien que l'étude de la relation enracinement-itinéraire technique n'en est encore qu'à ses débuts. La multiplicité des facteurs mis en jeu et la complexité de leurs interactions tendent à induire des confusions d'effets et à masquer les lois explicatives de réponse du système racinaire aux différents facteurs du milieu.

Un autre axe majeur d'études sur les racines menées par le CIRAD-CA concerne la recherche de variétés mieux adaptées à des conditions agro-climatiques données. Une fois mis en évidence le rôle de l'enracinement dans l'adaptation de la plante à certaines contraintes (sécheresse, basse fertilité du sol...), il convient d'analyser la variabilité génétique des caractéristiques racinaires pertinentes. Dès 1970, NICOU *et al.* procèdent à une caractérisation très complète du système racinaire de quatre variétés de riz. Les auteurs associent des observations visuelles sur le profil cultural à des prélèvements d'échantillons suivis d'un ensemble de mesures : densités racinaires, longueurs racinaires, diamètres moyens, surfaces diamétrales ; ils mettent en évidence des différences morphologiques fondamentales -notamment entre les racines de riz japonica et indica- et marquent la limite des mesures de densités racinaires pour "traduire les aspects qualitatifs de l'enracinement". REYNIERS *et al.* (1976) confirment l'opposition indica-japonica ; ils observent à floraison une profondeur maximale atteinte de 65 cm chez la variété IR5 (indica) et de 115 cm chez Moroberekan (japonica) ainsi que des densités racinaires en profondeur plus élevées chez cette dernière. PICARD et JACQUOT (1976), en comparant ces deux mêmes variétés, observent un plus grand nombre de racines primaires émises par talle chez Moroberekan, ainsi qu'une vitesse de croissance initiale plus élevée, et concluent au cumul de caractéristiques favorables à la tolérance à la sécheresse chez cette variété. ANNEROSE (1988) met en évidence, sur un échantillon restreint de variétés d'arachide vulgarisées, d'importantes variations de la vitesse d'élongation racinaire, qui peuvent être mises à profit pour l'amélioration variétale de l'adaptation à la sécheresse. L'auteur observe aussi(ANNEROSE, 1991) une redistribution en profondeur des racines, sous conditions hydriques limitantes, sans augmentation de la quantité d'assimilats investie dans le système racinaire.

Mais la seule comparaison de quelques variétés, si elle permet de mettre en évidence des différences phénotypiques potentiellement exploitables -dépendamment de l'héritabilité des caractères impliqués- ne présente que peu d'intérêt direct pour le sélectionneur. L'étape suivante consiste donc à imaginer ou à s'approprier des méthodes simples permettant le criblage au champ d'un assez grand nombre de variétés. Ce qui signifie préalablement le choix de critères de sélection, qui découlent de l'objectif proposé et des indicateurs de fonctionnement racinaire identifiés. L'objectif principal étant l'amélioration de l'adaptation à la sécheresse, les critères utilisés sont relatifs à l'enracinement en profondeur et donc à une capacité variétale à exploiter le plus grand volume de sol (et à maximiser la réserve utile en eau) : densité ou activité racinaire en profondeur, vitesse de progression du front racinaire, profondeur maximale atteinte. Ainsi l'étude systématique de l'utilisation du marqueur P32 est-elle entreprise par REYNIERS et TRUONG (1977) et TRUONG

(1980a et b) sur le mil, l'arachide et le riz ; la méthode, qui mesure une activité racinaire à des profondeurs choisies, peut être utilisée qualitativement quatre jours après l'injection (présence ou absence de l'élément dans la partie aérienne) ou quantitativement après 10 jours (dosage de l'élément dans la partie aérienne). Son utilisation en sélection est réalisée sur le riz en Afrique et en Amérique latine (REYNIERS, 1981 ; REYNIERS et MURAOKA, 1982).

Avec la recherche de tests précoces, la vitesse de progression du front racinaire devient un critère majeur. de RAISSAC *et al.* (1988) utilisent sur le riz une méthode indirecte pour la mesurer, en cultivant les variétés à tester en contre-saison sur réserve hydrique fixée au semis: la croissance pondérale et la teneur relative en eau de la partie aérienne mesurées à 30 jours discriminent efficacement les variétés, malgré une variabilité spatiale non maîtrisée qui nuit à la puissance du test. SEGUY *et al.* (1989 b) utilisent une autre méthode de mesure indirecte, en injectant des solutions herbicides dans le sol à la profondeur souhaitée ; l'apparition, après 7-10 jours, des symptômes caractéristiques de flétrissement signifie la présence de racines à la profondeur testée. Des tests similaires sont effectués sur l'arachide au Sénégal qui valident les classements variétaux obtenus en aéroponie (KHALFAOUI, 1991).

Malgré ces diverses tentatives plus ou moins concluantes, il n'en reste pas moins que le criblage variétal à grande échelle et en conditions de plein champ nécessite de nouvelles investigations, aussi bien pour l'adaptation à la sécheresse que pour d'autres objectifs de sélection ; il faut tenir compte notamment de la demande forte des sélectionneurs de disposer de méthodes non destructrices qui puissent être appliquées au matériel ségrégant.

2.2. Les études en conditions contrôlées

Face aux difficultés rencontrées dans les études menées *in situ* et à leurs limites dans la compréhension des corrélations établies, l'utilisation de milieux artificiels s'est faite dans le double but :

- d'avoir un accès direct au système racinaire qui permette sa caractérisation fine en conditions optimales de culture,
- de posséder un contrôle des facteurs du milieu qui permette l'étude de la réponse de l'enracinement à la variation d'un facteur unique et de se libérer ainsi que des interactions complexes ayant cours en milieu naturel.

Pour le premier aspect, on peut noter principalement la mise au point de la culture aéroponique par TRUONG et BEUNARD (1978), dont les premiers résultats sur le riz montrent l'intérêt de la technique: facilité des observations visuelles et multiplicité des mesures, mise en évidence de différences variétales en phase précoce et possibilités de criblage variétal, concordance des résultats obtenus en aéroponie avec ceux obtenus au champ par JACQUOT et par l'IRRI.

A partir de là, la technique va être largement utilisée. BAYOGO (1979) la reprend pour comparer l'enracinement de deux variétés de riz -et obtient des résultats qui ne sont d'ailleurs pas toujours en accord avec ceux de TRUONG et BEUNARD (1978)-. La culture aéroponique est utilisée pour caractériser finement la cinétique de croissance et la morphologie des systèmes racinaires du soja (TRUONG *et al.*, 1979) et du maïs (BEUNARD et TRUONG, 1980) et pour apprécier la variabilité génétique existante au sein de ces espèces. Pour le sorgho, TRUONG (1982) compare la progression du front racinaire de quatre variétés cultivées en aéroponie et en plein champ (par placement de P32 à différentes profondeurs) ; les résultats montrent des classements très nets en aéroponie dès le quatorzième jour et qui ne sont pas modifiés par la suite, tandis que la méthode au P32 apparaît peu discriminante. Sur le riz, REYNIERS *et al.* (1982), en comparant 10 variétés, observent que les classements variétaux sont pratiquement inverses pour la longueur racinaire et pour le nombre de racines primaires émises à 90 JAS. Afin d'explorer plus à fond la variabilité génétique de l'enracinement chez le riz, AHMADI (1983) entreprend une étude très complète portant sur 27 variétés. Il observe des différences variétales dans la profondeur maximale significatives dès la 3ème semaine, s'accroissant jusqu'à la 6ème semaine et restant stables ultérieurement (cf résultats de TRUONG (1982) sur sorgho). Le nombre total de racines primaires et la longueur totale de la partie profonde (en dessous de 30 cm) marquent des différences génotypiques importantes tandis que les paramètres de poids secs, utilisés très fréquemment, sont peu discriminants ; on retrouve là des résultats déjà signalés par CHOPART dans le cadre des études menées en plein champ. AHMADI recherche aussi, par une ACP, les variétés maximisant les paramètres utiles dans l'adaptation à la sécheresse (profondeur maximale, longueur totale, longueur totale de la partie profonde...) et constate que les variétés possédant les meilleures combinaisons sont de type pluvial et d'origine africaine. Il distingue finalement trois grands types d'organisation de la plante (en considérant les paramètres aériens et racinaires) et pose la question fondamentale des corrélations génétiques ou fonctionnelles entre, d'une part, les différentes caractéristiques racinaires et, d'autre part, les caractéristiques racinaires et celles de la partie aérienne. Dans le même sens, à partir d'un demi-diallèle 6 x 6 conduit sur l'arachide, KHALFAOUI (1991) constate les fortes corrélations entre les développements aérien et racinaire et souligne qu'elles vont gêner l'obtention d'un idéotype adapté à la sécheresse.

Le deuxième aspect des études menées en milieu contrôlé concerne l'expression de mécanismes adaptatifs à une contrainte particulière du milieu. Tandis qu'au champ l'incidence des propriétés physiques du sol sur l'enracinement a été largement traitée, en milieu contrôlé cet axe de recherche semble particulièrement délaissé. L'influence de la compaction du sol sur l'enracinement de deux variétés de riz est étudié par BAYOGO (1979); il constate que la variété IRAT 13 pénètre plus profondément que la variété 63-83 pour toutes les valeurs de densité du sol. Ce résultat soulève la question intéressante d'une possible corrélation entre la vitesse d'élongation et la force de pénétration des racines.

Les contraintes chimiques majeures observées en milieu tropical sont également étudiées en conditions contrôlées. NAMORO (1983) étudie en solution nutritive la réponse de l'enracinement de la canne à sucre à l'aluminium; il observe un seuil de saturation en aluminium de 36 %, au dessus duquel l'élongation racinaire est compromise. Sur le cotonnier, LAINE et BRAUD (comm. pers.)

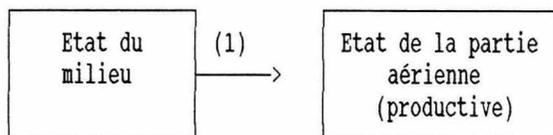
recherchent l'origine racinaire des sensibilités variétales à la déficience potassique; si l'expérience en rhizotron ne permet pas de déceler des différences morphologiques des systèmes racinaires étudiés, il apparaît en revanche des rapports Ca/K deux fois plus élevés chez la variété sensible. Sur le riz, les travaux se sont principalement tournés vers l'adaptation aux milieux inondés, donc hypoxiques et réducteurs. PUARD *et al.* (1986 a) observent que le riz s'adapte à ces milieux en réoxydant sa rhizosphère par un transport passif d'oxygène des parties aériennes vers les racines. En comparant les comportements du riz, du maïs, du tournesol et de l'orge, ils établissent une relation entre la capacité de transfert de l'oxygène atmosphérique et la durée de survie en milieu inondé. Ils démontrent que cette capacité est supérieure chez les riz indica par rapport au riz japonica et qu'elle est associée au développement d'un aerenchyme lacuneux au niveau des racines (PUARD *et al.*, 1986 b). Prolongeant ces études, ZHANG *et al.* (1990) montrent que le milieu hypoxique affecte la croissance racinaire et l'absorption du phosphore et du calcium, et ceci d'une manière plus accentuée chez le riz japonica. Des différences variétales sont aussi mises à jour dans la capacité à remonter le pH d'une solution nutritive, lorsque celui-ci est abaissé à 4,8 (PUARD, 1988). Enfin, le cumul de conditions acides et hypoxiques provoque des dysfonctionnements plus intenses et l'observation au microscope révèle des modifications morphologiques importantes et notamment une destruction du cortex racinaire et l'apparition de poils absorbants gros et courts (PUARD *et al.*, 1989 a et b).

2.3. Quelques commentaires sur les recherches du CIRAD-CA

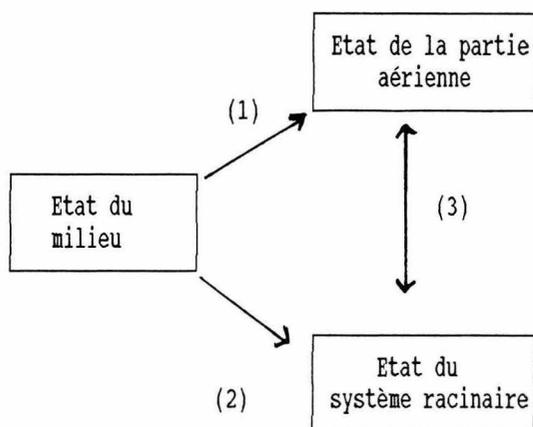
Depuis vingt ans, une importante masse de résultats relatifs aux racines a été accumulée par les trois composantes du CIRAD-CA. Malgré une dispersion évidente des recherches, que l'on peut attribuer au grand nombre d'espèces et d'environnements étudiés et aux différents niveaux d'investigation, on relève une forte cohérence dans l'objectif final, qui est celui du diagnostic agronomique. Les travaux menés se sont en effet efforcés de définir des indicateurs du milieu et des racines qui traduisent l'état de fonctionnement du système racinaire, avec en point de mire la caractérisation d'itinéraires techniques adaptés et les choix variétaux optimaux. Trois grands types de questions se sont ainsi posés:

- 1 - Quelle influence les différents facteurs du milieu ont-ils sur la croissance, le développement et le fonctionnement racinaires ?
- 2 - Quelle incidence les variations de l'enracinement ont-elles sur le schéma d'élaboration du rendement ?
- 3 - Quelle variabilité génétique existe-t-il au sein des espèces étudiées quant aux réponses du système racinaire aux contraintes du milieu ?

Ces trois questions simples constituent néanmoins une avancée importante dans la pratique du diagnostic agronomique puisque l'on passe du schéma bipartite suivant:



à un schéma tripartite, et composé de trois relations élémentaires:



N.B.: la relation (1), relative par exemple à l'effet des températures, de la photopériode, de l'éclairage, de la nutrition minérale... sur la croissance et le développement de la partie aérienne est hors de notre sujet et n'a pas été abordée ici.

Les progrès accomplis au CIRAD-CA sur la connaissance du système racinaire sont directement liés à l'amélioration constante des caractérisations de l'état du milieu et du système racinaire, qui a permis d'affiner la relation (2).

Ainsi au départ, n'y a-t-il qu'une simple correspondance entre un type de sol et un type d'enracinement (cf FRITZ et VALLERIE, 1971). Puis le rôle prépondérant de l'intervention humaine est pris en compte et nombre d'études abordent sur l'influence des pratiques culturales sur l'enracinement. Mais comme il a déjà été signalé, les termes de labour ou de fertilisation minérale recouvrent des réalités très diverses selon les situations rencontrées. Ils n'expriment qu'une transformation du sol et impliquent donc que l'état final dépend de l'état initial ; il apparaît nécessaire d'identifier les paramètres du milieu modifiés par cette transformation et qui soient capables d'expliquer, d'une part, les réponses racinaires à leurs variations et, d'autre part, la divergence des résultats observés sous le concept global de labour ou de fertilisation minérale. Si

l'on prend l'exemple du labour, il a très tôt été caractérisé par les modifications des propriétés physiques qu'il entraîne par rapport à un sol non travaillé, mais les modifications des propriétés chimiques et biologiques du sol ont été beaucoup moins étudiées et restent largement méconnues. Qui plus est, les travaux même récents continuent de se référer à un traitement "labour", sans chercher à en expliciter les paramètres pertinents vis à vis du système racinaire ; pour les propriétés physiques par exemple, la question demeure de savoir si la pertinence revient plus à la résistance mécanique, la densité apparente, la macro ou microporosité, ou la teneur en oxygène.... le haut degré d'interdépendance de ces facteurs les rend redondants, et leur importance relative dépend très probablement de la fonction racinaire étudiée, mais il n'en reste pas moins qu'un travail de hiérarchisation et de clarification s'impose. Les progrès futurs passent par la capacité de mieux définir les indicateurs pertinents du milieu ; il sont conditionnés à une approche plus fine du milieu proche racinaire, et notamment la prise en compte du milieu très particulier que constitue la rhizosphère.

La caractérisation de l'enracinement a suivi une évolution parallèle dans laquelle l'analyse multicritères du système racinaire du riz (NICOU *et al.*, 1970) et les interrogations de CHOPART (1980) et AHMADI (1983) sur la pertinence des différents paramètres étudiés constituent les étapes essentielles. Mais dans la pratique, le paramètre de caractérisation utilisé de manière quasi exclusive reste la densité racinaire (g/dm³) des horizons superficiels ou profonds. Outre que des réserves ont été largement exprimées sur le bien fondé de son emploi, il est habituellement mis en simple relation avec la production finale sur laquelle interviennent de nombreux autres facteurs.

Cette correspondance trop sommaire entre un paramètre racinaire peu adéquat et un résultat global ne permet pas la compréhension des mécanismes intervenant dans l'élaboration du rendement. Il y a donc un besoin évident :

1 - d'identifier des paramètres qui traduisent mieux le fonctionnement racinaire; notamment le rôle des différentes parties du système racinaire vis à vis des grandes fonctions racinaires et d'une manière plus générale les rapports entre structure et fonction méritent d'être éclaircis,

2 - de clarifier les corrélations fonctionnelles entre les parties aériennes et souterraines de la plante, et pour cela de relier les paramètres racinaires identifiés à l'état de croissance et de développement de la partie aérienne.

Une remarque finale s'impose : la meilleure compréhension du système sol-racines-partie aérienne passe par une caractérisation plus précise de l'état de chacun des sous-systèmes et est conditionnée aux progrès méthodologiques d'investigation, que nous n'avons pas abordés ici. L'approche du système racinaire *in situ* présente notamment de nombreux obstacles, et la création et la mise au point de nouvelles méthodes d'études sont préalables à tout progrès des connaissances. C'est bien dans cette optique que se situent les recherches actuellement menées par CHOPART (1991) sur la détermination des degrés d'anisotropie, de tortuosité et des directions de croissance des systèmes racinaires, ou les premières tentatives d'utilisation du scanner et de l'image numérique pour la caractérisation du système racinaire (BORNE, SIBAND...)

III - APPROCHE ECOPHYSIOLOGIQUE DU SYSTEME RACINAIRE : QUELQUES DONNEES RECENTES

La prise en compte du système racinaire apparaît indispensable pour mieux appréhender le fonctionnement de la plante. Comme le notent MAERTENS *et al.* (1989) "il arrive souvent qu'un enracinement insuffisant soit la cause d'un déficit de nutrition en eau ou en certains éléments minéraux". C'est ainsi par exemple que TARDIEU et MANICHON (1987 a et b) observent des symptômes de stress hydrique sur du maïs cultivé en irrigué, dont l'origine est la répartition irrégulière des racines dans les horizons exploités.

Si l'on considère un volume élémentaire de sol, la réduction ou l'arrêt de l'absorption hydrique ou minérale peut avoir des causes diverses : absence d'eau ou d'éléments dans le milieu, présence d'eau et d'éléments sous une forme indisponible, absence de racines dans la zone concernée, présence de racines non fonctionnelles, inhibition des flux de sève, etc...

Ces causes sont inhérentes au milieu, au système racinaire ou à l'ensemble du système plante ; l'exercice du diagnostic agronomique dépend de la capacité à séparer ces différentes composantes de la fonction d'absorption afin de déceler les mécanismes responsables d'un dysfonctionnement.

Si l'on considère maintenant le fonctionnement global du système racinaire, la question posée à la recherche est d'une autre nature. Les racines individuelles croissent dans des zones différentes, sous des conditions internes et environnementales différentes et ont des âges différents. Peut-on prédire une résultante de l'interaction d'éléments fonctionnels et structuraux divers entre eux et avec un milieu hétérogène ?

Il existe donc un besoin pressant d'approfondir nos connaissances sur les racines afin de pouvoir répondre aux questions posées par les agronomes. Dans le présent document, je ne chercherai pas, en quelques pages, à faire le point sur l'ensemble des connaissances récemment acquises sur les racines. L'ouvrage publié sous la direction de WAISEL *et al.* (1991) constitue une référence dans ce domaine et de nombreuses synthèses récentes abordent des aspects plus spécifiques du fonctionnement racinaire (FELDMAN, 1984 ; O'TOOLE et BLAND, 1987 ; PASSIOURA, 1988 ; KLEPPER et RICKMAN, 1990 ; HABIB *et al.*, 1991 ; SCHIEFELBEIN et BENFEY, 1991). Je me placerai ici dans une optique écophysio-logique et je tenterai seulement de dégager certains points essentiels des acquis récents qui questionnent notre compréhension du comportement des racines au champ (traduction agronomique de mécanismes physiologiques).

3.1. Les principales fonctions du système racinaire

Il est classiquement admis que le système racinaire assume quatre fonctions principales (vis à vis d'une partie aérienne agronomiquement utile) : ancrage, alimentation hydro-minérale, synthèse d'hormones et stockage d'assimilats. Il est clair que la fonction d'ancrage, si elle est essentielle chez les cultures pérennes, joue un rôle relativement secondaire chez les cultures annuelles et pour cela

ne sera pas discutée ici, de même que la fonction de stockage dont le déterminant majeur est le fonctionnement du système aérien.

3.1.1. Alimentation hydro-minérale

L'absorption d'eau par la plante est aujourd'hui unanimement considérée comme un phénomène passif, c'est à dire ne faisant pas intervenir de dépense énergétique. En l'absence de transpiration, l'absorption des éléments minéraux et la baisse consécutive de la pression osmotique dans le xylème constitue le moteur de l'absorption hydrique (OERTLI, 1991). En régime transpiratoire, au contraire, la composante osmotique devient négligeable face au gradient des pressions hydrostatiques. Dans les deux cas, le flux hydrique à travers la plante est donné par la formule:

$$(1) \quad Q = k (dP - \sigma d\pi)$$

avec Q = flux hydrique ($m^3 s^{-1}$)
 dP = différence de pression hydrostatique (Pa)
 $d\pi$ = différence de pression osmotique (Pa)
 k = conductivité hydraulique ($m s^{-1}$)
 σ = coefficient de réflexion membranaire

Comme le notent HABIB et al (1991), l'intérêt majeur de cette relation est de disposer d'une formalisation unique pour rendre compte de la continuité du processus physique de transfert hydrique dans le système sol-plante-atmosphère.

Ce cheminement de l'eau depuis le sol jusqu'aux capteurs photosynthétiques est habituellement décomposé en trois étapes: mobilité à l'interface sol-plante, transfert depuis l'épiderme jusqu'au xylème et conduction dans le xylème. A chaque étape, des limitations racinaires peuvent affecter l'alimentation hydrique de la partie aérienne.

Dans le sol, le principe de base établit que la disponibilité de l'eau pour la plante dépend en chaque point du sol de la distance à parcourir jusqu'à la racine la plus proche. La capacité d'absorption hydrique du système racinaire va donc dépendre en premier lieu de l'intensité de colonisation par les racines de l'horizon considéré, capacité mesurée au champ par les densités racinaires (exprimées en cm de racine/cm³ de sol) et complétée par le calcul des distances moyennes entre racines. Mais les travaux récents de TARDIEU et MANICHON (1986 a et b) et TARDIEU (1987) démontrent que la seule prise en compte de l'intensité de colonisation ne permet pas d'expliquer certains comportements agronomiques ; les auteurs, en étudiant la distribution spatiale des racines sur des cartes bi-dimensionnelles tracées dans les plans verticaux et horizontaux, concluent que, pour une même intensité de colonisation, une répartition irrégulière affecte la capacité d'absorption hydrique -ceci en conformité avec le principe d'une disponibilité de l'eau fonction de la distance à la racine la plus proche-.

La pénétration de l'eau dans le cortex racinaire et sa conduction vers le xylème constitue une seconde étape cruciale, depuis longtemps considérée comme responsable de la principale résistance au flux hydrique dans le continuum sol-plante-atmosphère (cf notamment BEGG et TURNER, 1970, BOYER, 1971). PASSIOURA (1982) attribue cette résistance élevée au franchissement de l'endoderme nécessaire à l'entrée de l'eau dans le cylindre central. Mais jusqu'à aujourd'hui la question d'un transport radial apoplasmique ou symplasmique dominant reste ouverte (HANSON *et al.*, 1985 ; STEUDLE *et al.*, 1987 ; JONES *et al.*, 1988 - cités par OERTLI, 1991). Un tel débat possède une implication agronomique importante puisqu'il met en jeu la contribution spécifique des différents segments racinaires à l'approvisionnement en eau de la plante. Si l'on considère la voie apoplasmique prépondérante, la bande de Caspary de l'endoderme subérisé constitue une réelle barrière au flux hydrique et, dans ces conditions, il faut bien admettre que l'absorption d'eau est favorisée dans les zones apicales qui ne présentent pas encore d'endoderme subérisé. En accord avec cette hypothèse, SANDERSON (1983) observe chez l'orge que la capacité d'absorption d'eau par unité de longueur racinaire décroît lorsque la distance à l'apex augmente. Au contraire, si la voie symplasmique est prépondérante, tous les segments racinaires ont une capacité égale d'absorption d'eau -avec cependant une réduction chez les racines âgées en raison de leur épaissement (allongement de la distance à parcourir) et de la formation d'un aërenchyme-.

Le transport longitudinal de l'eau, c'est à dire sa conduction dans les vaisseaux du xylème, est considéré comme ayant une résistance négligeable par rapport au transport radial (rapport de 1 à 100 ou 1000 selon BALDWIN (1976) cité par HABIB *et al.* (1991)). On note cependant que, sous stress hydrique, des ruptures des colonnes d'eau sous tension élevée (phénomène de cavitation) peut augmenter considérablement cette résistance (BEGG et TURNER, 1970). Mais un autre aspect doit être pris en considération, celui de la différenciation du métaxylème -qui a lieu entre 10 et 15 cm de l'apex chez l'orge et entre 20 et 30 cm de l'apex chez le maïs (HABIB *et al.*, 1991)-. La présence de vaisseaux matures ayant une forte capacité de conduction signifie l'existence d'une fonction puits hydrique efficace qui agit en feed-back sur le processus d'absorption et de transport radial. Ceci peut expliquer les résultats de MAERTENS (1971) sur l'absorption d'eau, d'azote et de potassium par les parties apicale et basale d'une racine de maïs. Lorsque la racine est rattachée à la plante entière, l'auteur observe une plus grande activité de la partie basale, reliée probablement à une plus grande intensité du flux de sève ; en revanche, lorsque la racine est excisée, le schéma plus connu d'une plus grande activité apicale est obtenu (CALLOT *et al.*, 1982).

En ce qui concerne l'alimentation minérale, la disponibilité des ions dans le sol est elle aussi fonction de la distance à la racine. En fait, trois mécanismes distincts permettent la mise en contact de l'ion avec la surface racinaire : l'interception racinaire, le flux de masse et la diffusion. CALLOT *et al.* (1982) calculent que chez un plant de blé au tallage le rapport de la surface des racines à la surface développée du sol est de 10^{-6} (et 10^{-4} si l'on considère que les poils absorbants occupent toute la porosité compatible avec leur diamètre), ce qui suggère un rôle négligeable de l'interception racinaire et la nécessité des mouvements d'ions et d'eau vers les surfaces absorbantes des racines.

La mobilité des ions dans le sol est très variable et va donc jouer sur leur disponibilité ; si la

mobilité est considérée élevée pour le calcium ou l'azote, elle est faible pour le potassium et le phosphore pour lesquels les rhizocylindres respectifs sont estimés à 1 cm et 1 mm (CALLOT *et al.*, 1982). A partir de là, deux questions méritent d'être posées :

- l'absorption des ions s'effectue-t-elle de manière homogène tout au long de la racine ou est-elle localisée à certains lieux, fonction de l'ion considéré ?
- l'épuisement plus ou moins rapide des réserves minérales du rhizocylindre implique-t-il l'exploration permanente par le système racinaire de nouvelles zones pour satisfaire les besoins de la plante ?

Pour le premier point, il est admis aujourd'hui que l'absorption et le transport radial des ions vers les vaisseaux du xylème s'effectuent selon deux modalités distinctes. Pour la plupart des ions (N,P, K, S, Cl...) il y a transport actif et donc une capacité théorique d'absorption uniforme tout au long de la racine; pour certains ions (Ca, Mg, B...) il y a transport passif par la voie apoplasmique et donc une absorption limitée à la zone apicale non subérisée et régulée directement par le flux transpiratoire (MENGEL et KIRBY, 1986). Il convient aussi de noter que dans le sol, l'absorption active des éléments minéraux se situe à un seuil bien inférieur au potentiel génétique ; des essais conduits en solution nutritive montrent qu'en supprimant les 2/3 du système racinaire du maïs, l'alimentation minérale n'est pas affectée et l'absorption du potassium passe de 16,9 mg/g de racine à 55 mg/g en 24 h (CALLOT *et al.*, 1982). MAERTENS (1971) conclut à ce sujet que c'est la faible disponibilité des éléments dans le sol qui implique la nécessité d'une fonction d'absorption répartie sur une beaucoup plus grande masse de racines ne travaillant qu'à une fraction de leur potentiel. Ceci nous amène naturellement à la deuxième question soulevée, à savoir la nécessité d'une croissance racinaire continue pour contrebalancer l'épuisement (plus ou moins rapide selon les ions) des réserves minérales du rhizocylindre. En ce qui concerne le calcium, modèle d'ion absorbé passivement au niveau des méristèmes apicaux, MENGEL et KIRBY (1986), citant en appui un certain nombre de travaux, stipulent que toute réduction de la croissance racinaire favorise les déficiences en calcium. Pour les ions dont l'absorption est active et non limitée à la zone apicale, des réponses similaires sont enregistrées ; BOSC (1981) et BOSC et MAERTENS (1981) -cités par HABIB *et al.*(1991)- ont ainsi montré que l'alimentation phosphorique et, en grande partie, potassique de tomates cultivées en pots dans un volume limité de sol, était en relation étroite avec la vitesse de croissance journalière des racines. L'hypothèse retenue par les auteurs est que les apex en croissance exploitent de nouvelles zones de sol non encore appauvries par leur fonctionnement. Si cette explication est éminemment plausible, qu'en est-il de sa transposabilité au champ, dans un volume de sol "ouvert", où le degré de colonisation des racines est bien moindre ?

A quelle vitesse, propre à chaque ion, s'effectue l'épuisement de la rhizosphère, en l'absence de transferts hydriques ? Quel est au champ l'importance du mécanisme de flux de masse (percolation, remontées capillaires...) sur la recharge de la réserve minérale rhizosphérique ? La sélectivité de l'absorption ionique est-elle liée à l'extension de la zone apicale ne possédant pas d'endoderme subérisé ? Et enfin, de quelle manière les racines, en modifiant localement les états

du milieu par leur activité métabolique, peuvent-elles affecter la disponibilité des éléments minéraux et leur absorption ?

Autant de questions qui méritent notre attention si l'on veut mieux appréhender les mécanismes de régulation des flux hydriques et minéraux dans la plante.

Finalement, l'accomplissement de la fonction d'alimentation hydrique et minérale de la plante par le système racinaire est conditionnée par des facteurs inhérents:

- à l'état du milieu (potentiel, concentration, pH...)
- à l'état du système racinaire (intensité de colonisation, distribution spatiale, activité méristématique, développement des vaisseaux du xylème...)
- à l'état de la plante (taux de croissance, stade phénologique...)

La compréhension des mécanismes de régulation de cette fonction, préalable à toute tentative de modélisation, dépend des éclaircissements que la recherche pourra apporter, non sur les processus élémentaires rappelés brièvement ici, mais sur leurs interactions et intégrations au sein du système plante-milieu. Dans notre démarche qui doit être essentiellement tournée vers l'appui au diagnostic agronomique, il ne s'agit pas, par exemple, de savoir si l'absorption hydrique est intrinsèquement plus performante dans les zones méristématiques, mais il s'agit de pouvoir expliquer 90 % du flux hydrique dans la plante, et de détecter le ou les facteurs limitants prépondérants. Pour cela, l'approche écophysiological doit essentiellement s'attacher à:

- filtrer la sur-information fournie par la plante et le milieu, en extrayant et hiérarchisant de la masse des variables explicatives un nombre réduit de **variables pertinentes**, c'est à dire capables d'expliquer ensemble et avec un minimum de redondances et de lacunes la régulation des flux hydriques et minéraux;
- établir des corrélations stables entre les variables ainsi identifiées afin de non seulement fournir un outil de diagnostic et de prévision mais aussi de requestionner la recherche amont sur l'importance relative des facteurs de régulation.

3.1.2. La régulation hormonale

L'intervention du système racinaire dans la régulation des équilibres hormonaux de la plante semble avoir été trop souvent sous-estimée. Récemment, les études portant sur la synthèse d'acide abscissique par les apex racinaires en réponse au stress hydrique et ses conséquences sur la régulation stomatique ont attiré l'attention de la communauté scientifique (cf notamment LACHNO et BAKER, 1986 ; ZHANG *et al.*, 1987 ; PASSIOURA, 1988 ; ZHANG et DAVIES, 1989 ; ZHANG et DAVIES, 1990).

Mais il convient de souligner que le phénomène est beaucoup plus général et que les racines constituent à la fois une source et un puits pour l'ensemble des principales hormones reconnues à ce jour: auxine, cytokinines, acide abscissique, gibbérélines et éthylène. Actuellement d'autres substances apparentées, notamment les polyamines (MARTIN-TANGUY *et al.*, 1990) sont l'objet d'études, dont les résultats encore partiels ne seront pas pris en compte.

La biosynthèse des cytokinines dans l'apex racinaire a été pressentie depuis longtemps; TORREY (1976) indique par exemple que le 1^{er} mm de l'apex contient 44 fois plus de kinétine que les 4 mm suivants. Avec le développement de techniques plus fines, EINSET et SILVERSTONE (1987) peuvent démontrer que chez *Actinidia* les racines produisent 70 % de la zéatine totale synthétisée dans la plante et que le lieu de synthèse se situe au niveau des cellules méristématiques entourant le noyau quiescent, apportant ainsi une confirmation aux présomptions antérieures. Les cytokinines ainsi formées migrent basipétalement dans la racine par le xylème et agissent principalement par une inhibition de l'initiation des racines latérales (TORREY, 1976; WIGHTMAN *et al.*, 1980 a et b) ; transportées et distribuées dans la partie aérienne, elles jouent un rôle stimulateur sur la croissance et le développement: stimulation de la multiplication cellulaire, de l'initiation et de la croissance des bourgeons axillaires, de l'ouverture stomatique, de la cicatrisation des tissus, inhibition de la sénescence.

L'auxine va suivre une voie inverse. Si sa synthèse est effective dans les racines, elle reste extrêmement modeste ; GOLAZ et PILET (1987) observent que la concentration en auxine de racines excisées de maïs tombe à 15 % de celle des racines intactes. Il est du reste très généralement admis que les lieux privilégiés de synthèse de l'acide indolyl-acétique sont les méristèmes foliaires (TORREY, 1976; HELLER, 1982). L'auxine formée dans ces sites migre par voie phloémique ; au niveau aérien (et d'une manière similaire au rôle des cytokinines dans les racines) elle assure la dominance apicale par inhibition des bourgeons axillaires; transportée dans les racines, en revanche, elle stimule à des concentrations moyennes ou fortes l'initiation de racines latérales, ainsi que l'élongation des apex principaux à des concentrations plus faibles. Il apparaît donc que le rapport auxine/cytokinine va constituer un déterminant majeur des rapports de croissance et de développement entre la partie aérienne et le système racinaire. Qui plus est, un rôle majeur revient aux méristèmes aériens (jeune feuille en croissance) et aux méristèmes apicaux racinaires qui vont conditionner par leur degré d'activité les concentrations de ces hormones dans la plante. MICHAEL et BERINGER (1980) notent par exemple qu'il existe une relation étroite entre la croissance racinaire et la teneur en cytokinines de la plante entière: tous les facteurs favorisant la croissance et le "branching" des racines, tel que l'approvisionnement en carbohydrates, en azote ou autres éléments minéraux, conduisent à une augmentation de la production de cytokinines dans la racine et de son exportation dans la partie aérienne; ils expliquent ainsi l'incidence de l'éclaircissement des feuilles inférieures sur la production de cytokinines, puisque celles-ci sont les principales pourvoyeuses d'assimilats aux racines. De même, l'augmentation de la production obtenue après une sévère défoliation du maïs au stade 5 feuilles (CROOKSTONE et HICKS, 1978) est interprétée en termes de déséquilibre transitoire du rapport auxine/cytokinines : l'enlèvement des limbes foliaires non seulement réduit les teneurs en auxine dans l'ébauche de l'épi mais il en augmente aussi les teneurs en cytokinines d'origine racinaire, par un détournement du flux

transpiratoire au profit de cette ébauche ; le nouvel équilibre hormonal obtenu favorise l'initiation et le développement d'épillets et de primordia floraux (baisse de la dominance apicale et stimulation de l'organogenèse).

Les cytokinines ne sont pas les seules hormones produites dans les racines. Ainsi la biosynthèse de l'acide abscissique est-elle effective dans la coiffe racinaire (PILET, 1981 -cité par MARSCHNER, 1986-) ; l'ABA produit possède un effet inhibiteur sur l'élongation racinaire (BARLOW et PILET, 1984) et stimule l'initiation des racines latérales et la formation des poils absorbants (BIDDINGTON et DEARMAN, 1982 -cités par MARSCHNER, 1986-). Il est aussi transporté par le xylème dans la partie aérienne, où, conjugué à l'ABA produit par les organes aériens, il entraîne un certain nombre de symptômes bien connus : fermeture des stomates, sénescence et abscission des feuilles (d'où son nom), dormance des bourgeons axillaires et des graines, stérilité des épillets, inhibition de la croissance des organes...D'une manière très globale, on peut dire qu'il s'oppose doublement aux deux hormones précédentes :

- par son effet inhibiteur dominant,
- par une synthèse réalisée aussi bien au niveau aérien que racinaire dans des tissus différenciés et non dans des tissus méristématiques : contrairement à l'auxine et aux cytokinines, sa production et sa libération dans la plante sont liées à un arrêt croissance.

Sur ces relations d'équivalence

| | | |
|-----------------------------|---------|-------------------------------------|
| croissance-élongation | <—————> | synthèse d'auxine et de cytokinines |
| inhibition de la croissance | <—————> | synthèse d'acide abscissique |

la question essentielle qui demeure posée est de savoir si l'hormone est cause ou conséquence du phénomène. TORREY (1976) relève le paradoxe des cultures de tissus: les cellules nécessitent de la kinétine pour se diviser mais les cellules qui se divisent sont une source de kinétine.

En ce qui concerne les gibbérellines, leur synthèse dans les apex racinaires est demeurée longtemps controversée. Plus qu'un lieu de synthèse, il semble beaucoup plus probable aujourd'hui que les racines sont un site d'interconversion des gibbérellines (TORREY, 1976 ; ITAI et BIRNBAUM, 1991). CROZIER et REID (1970) montrent par exemple chez *Phaseolus coccineus* que les apex racinaires reçoivent de la GA19 produite dans la partie aérienne, la convertissent en GA1 avant de la réexporter vers la partie aérienne, où elle stimule l'élongation et la division cellulaires, la levée de la dormance des bourgeons et des graines, l'induction florale et diverses synthèses enzymatiques(MARSCHNER, 1986). Ce mécanisme d'importation-transformation-exportation a une signification physiologique importante : toute réduction de l'activité métabolique des méristèmes racinaires affecte la quantité de gibbérellines exportée vers les parties aériennes (MICHAEL et BERINGER, 1980 ; ITAI et BIRNBAUM, 1991). Des contraintes environnementales, telles que des températures racinaires basses ou l'immersion se traduisent chez le maïs ou la tomate par une

baisse des teneurs en gibbérellines dans les racines et une réduction de la taille de la partie aérienne (ITAL et BIRNBAUM, 1991).

La synthèse de l'éthylène, enfin, semble pouvoir être réalisée dans tous les tissus et est associée à des conditions hypoxiques (ITAL et BIRNBAUM, 1991). Les effets de l'éthylène dans les racines sont semblables à ceux de l'auxine à de fortes concentrations (MARSCHNER, 1986): inhibition de l'allongement des axes principaux et forte stimulation de l'initiation des racines latérales. Dû à sa nature gazeuse, l'éthylène ne peut être transporté d'un organe à un autre en quantités significatives. Mais un précurseur de l'éthylène, l'ACC, est présent dans les racines, sa synthèse est augmentée en conditions anaérobiques et sa conversion s'effectue en conditions aérobiques; il pourrait donc bien être le signal racinaire émis par les racines sous inondation et transporté vers les feuilles (ITAL et BIRNBAUM, 1991).

Ce bref rappel sur certaines propriétés essentielles des hormones met en lumière les implications agronomiques des mécanismes physiologiques décrits. Il s'avère notamment que les racines ont un rôle prépondérant sur la détermination des équilibres hormonaux de la plante entière.

On sait depuis longtemps que les teneurs des principales hormones varient dans la plante avec le stade phénologique (plantes annuelles) ou suivent des cycles saisonniers (plantes pérennes). Ce que démontrent les données de la littérature citée ici est que, pour un stade phénologique donné, l'activité des méristèmes apicaux racinaires -et conséquemment le taux de croissance des racines- va conditionner largement les concentrations hormonales dans la plante.

Il résulte de ceci que des conditions défavorables à la croissance racinaire modifient en retour, par voie hormonale, la croissance et le développement des racines comme de la partie aérienne, indépendamment de la disponibilité en nutriments.

En conditions sèches par exemple on observe corrélativement:

- une diminution de la synthèse de cytokinines (ITAL et VAADIA, 1965 -cités par MICHAEL et BERINGER, 1980),
- une accumulation d'auxine non dégradée (HELLER, 1982)
- une formidable montée de la teneur en ABA racinaire, qui est multipliée par un facteur 32 (HUBICK *et al.*, 1986),
- une relative stabilité des concentrations en gibbérellines et éthylène (HUBICK *et al.*, 1986),
- une inhibition de l'élongation de l'axe racinaire principal et une multiplication des ébauches latérales ainsi qu'une différenciation accrue de leurs tissus, (VARTANIAN, 1972),
- la fermeture des stomates au niveau aérien (cf auteurs cités p. 17).

Il y a bien, sur cet exemple, concordance entre le rééquilibrage hormonal imposé par la sécheresse, sa traduction morphologique sur le système racinaire et son implication sur le fonctionnement aérien.

La contrainte mécanique fournit une autre illustration du phénomène ; on observe corrélativement :

- une augmentation des teneurs en auxine (multipliée par un facteur 3) dans les apex racinaires (LACHNO *et al.* 1982),
- une augmentation de la production d'éthylène (LACHNO *et al.*, 1982),
- une réduction du taux de croissance racinaire et une formation de racines latérales accrues, souvent très proche de l'apex (FELDMAN, 1984).

Ici encore la modification observée de la croissance et de l'architecture racinaire peut s'expliquer par les variations hormonales.

Est-il alors souhaitable de remonter systématiquement aux dosages hormonaux pour exercer le diagnostic agronomique, pour identifier la cause d'un dysfonctionnement racinaire ?

A priori, une telle démarche est vouée à l'échec car l'activité d'une hormone n'est pas proportionnelle à sa concentration. La sensibilité d'une plante à un régulateur est dépendante de l'espèce ou même de la variété considérée : elle est liée notamment à la quantité des sites récepteurs et aux systèmes enzymatiques de dégradation. Une relation simple n'est pas envisageable (voir TREWAVAS, 1982).

En revanche, il semble beaucoup plus prometteur de chercher à détecter les possibles dysfonctionnements racinaires à partir des modifications structurales qui en sont l'expression agronomique et qui peuvent être analysées directement en milieu réel, si nous faisons preuve d'assez d'imagination pour nous en donner les outils.

3.2. Les corrélations fonctionnelles racines/partie aérienne

L'approche hormonale rappelée ici donne une indication de l'interdépendance de la croissance et du développement des compartiments racinaires et aériens de la plante. Ainsi, par exemple, l'auxine, synthétisée dans les méristèmes foliaires actifs, migre par le phloème vers les racines ; son injection dans le système racinaire conditionne l'élongation et le degré de ramification de celui-ci, qui vont déterminer le taux de synthèse des cytokinines racinaires, celles-ci agissant ensuite par effet rétro-actif sur la croissance et le développement aériens. Il y a bien intervention du fonctionnement racinaire dans la boucle d'auto-régulation de la croissance et du développement aériens -et réciproquement-.

La première véritable mise en évidence du phénomène est due à TROUGHTON (1955) -cité par PICARD (1984)- qui montre l'existence de relations d'allométrie entre masses des parties aériennes et masses des racines. Plus tard BROWER et de WIT (1969) -cités par KLEPPER (1991)- développent le concept d'équilibre fonctionnel : chacun des deux compartiments (aérien et racinaire) fournit des matériaux essentiels à la croissance de l'autre, ce qui implique en corollaire que toute altération d'une fonction de l'un résulte en une réduction du taux de croissance de l'autre, lorsque tous les facteurs demeurent constants. KLEPPER (1991) conclut que cette interdépendance étant basée sur

la fonction et non sur la masse, elle serait beaucoup mieux exprimée par les rapports de surface (surface aérienne/surface racinaire) que par les rapports de masse de TROUGHTON. Quoiqu'il en soit, face à une contrainte environnementale donnée, le rapport des masses ou des surfaces est fréquemment modifié, en concordance avec le concept d'équilibre fonctionnel de BROWER et de WIT (1969) :

- diminution du rapport partie aérienne/racines en réponse au stress hydrique ou à la déficience du sol en azote,
- augmentation de ce rapport sous éclairément limitant.

KLEPPER (1991) signale d'autre part, sur la base des travaux de LEDIG *et al.*, que la plasticité de réponse aux variations des conditions du milieu diffère selon les espèces : rapport très stable en toutes circonstances chez *Pinus taeda* et au contraire très variable chez *Pseudotsuga menziesii*.

Les rapports de masse ou de surface n'en demeurent pas moins des indicateurs assez sommaires des relations complexes entre les compartiments aériens et racinaires ; ils présupposent notamment :

- que l'on ne considère que **les fonctions d'échange** des racines (absorption hydrique et minérale, exsudation) et des feuilles (assimilation chlorophyllienne, transpiration), en omettant les **fonctions hormonales**,
- que l'on considère les fonctions d'échange uniformément réparties sur les capteurs aériens et racinaires (pertinence des paramètres de masse ou de surface).

La meilleure compréhension des liens fonctionnels existant entre les systèmes aériens et racinaires passe par un approfondissement des connaissances sur la structure de l'enracinement (PICARD, 1984) et sur sa cinétique de croissance et de ramification, en considérant que la façon dont le système racinaire se met en place rend compte en partie de la façon dont il fonctionne (BOSC et MAERTENS, 1981).

Des études ont été récemment développées dans ce but, sur le maïs (PICARD *et al.*, 1985 ; GIRARDIN *et al.*, 1987 ; JORDAN *et al.*, 1992) et sur le blé (KLEPPER *et al.*, 1984 ; KLEPPER ET RICKMAN, 1987 ; COLNENNE *et al.*, 1989). Sur le maïs, on peut très brièvement rappeler les principaux résultats :

* Les racines adventives sont issues des entrenoeuds 1 à 10. Jusqu'à l'entrenoeud 5, le nombre de racines primaires est relativement stable, peu dépendant du matériel génétique et des conditions du milieu et toutes les ébauches formées se développent en racines. Au-delà, le nombre de racines primaires augmente et fluctue assez largement avec les sites d'étude ; les racines initiées ne s'allongent pas systématiquement. PICARD (1989) conclut que les conditions du milieu et la

compétition pour assimilats au sein de la plante deviennent déterminants pour le développement de ces racines.

* Les racines primaires sont formées des zones apicale (a) et basale (b) non ramifiées et d'une zone ramifiée (r) ; la première racine secondaire apparaît pour une longueur $l = a + b$. Les valeurs de a et de b présentent une bonne stabilité (fonction du numéro d'ordre de l'entre-noeud pour b) et semblent peu influencées par les conditions pédoclimatiques.

* Le nombre de racines secondaires émises augmente avec le rang de la racine primaire, de 6,5 racines/cm pour l'entre-noeud 2 à 16,0 racines/cm pour l'entre-noeud 7 ; les taux de ramification diminuent légèrement avec la profondeur et varient avec les conditions du milieu.

* L'émission des racines primaires est fortement corrélée à la somme des températures, mais est surtout en corrélation étroite avec l'émission foliaire ; il existe de même un décalage de 2,2 phyllochrones entre l'émission foliaire et l'apparition des premières secondaires sur les racines primaires d'un entre-noeud donné.

Ces derniers résultats attestent du poids des liaisons fonctionnelles entre les racines et la partie aérienne. Comme le note PICARD (1984), ils ouvrent la voie à l'élaboration de modèles de structure d'enracinement en conditions "moyennes", à partir d'une norme de temps stable qui pourrait être le phyllochrone. De tels modèles pourraient servir de référence dans les comparaisons avec des situations réelles d'enracinement. On peut espérer ainsi mettre en évidence l'effet des facteurs et conditions du milieu sur cet enracinement (PICARD, 1989).

IV - PROPOSITIONS D'ORIENTATION GENERALE

Dans la zone tropicale correspondant au champ d'étude et d'intervention du CIRAD-CA, de nombreuses contraintes majeures au bon développement des cultures s'exercent à travers le système racinaire :

- déficit hydrique (épuisement des réserves en eau du sol),
- engorgement du sol et phénomènes associés d'hypoxie-anoxie,
- déficiences minérales et en matière organique,
- toxicités aluminique et ferrique,
- compacité du sol, présence de cuirasses...

Cet état de fait, amplifié par la généralement faible maîtrise du milieu des agricultures tropicales, rend nécessaire l'amélioration de la productivité de cultures annuelles placées dans des conditions limitantes de croissance et de développement racinaires quasi généralisées.

En vue d'atteindre un tel objectif, il semble indispensable de pouvoir disposer des moyens

conceptuels et méthodologiques nécessaires à l'exercice d'un véritable **diagnostic racinaire** qui, reprenant l'idée exprimée au schéma du § 2.3., doit venir en complément du **diagnostic aérien** traditionnellement appliqué. Si ce dernier a démontré sa capacité à déceler certaines déficiences d'origine racinaire (telles que les déficiences minérales), il n'est pas apte en revanche à en préciser l'origine, le mécanisme responsable et la thérapeutique éventuelle. Les travaux de TARDIEU et MANICHON déjà cités montrent bien, par exemple, que seules des observations précises au niveau racinaire permettent d'interpréter les symptômes foliaires de déficit hydrique apparus sur des plants de maïs cultivés en irrigué.

La notion de diagnostic racinaire repose non seulement sur l'importance en milieu tropical des contraintes édaphiques s'appliquant directement sur les racines, mais surtout sur le poids des liaisons fonctionnelles entre les compartiments aériens et souterrains de la plante, qui imposent la prise en considération de l'un pour raisonner le comportement de l'autre. Les racines ont été trop souvent reléguées à un rôle de fournisseur d'intrants pour un système plante réduit à la partie aérienne. Les résultats récents de la recherche, très succinctement exposés ici, montrent que cette vision trop simple doit être dépassée. L'objectif final de recherche que nous proposons est l'établissement d'un schéma global du fonctionnement de la plante et du peuplement, qui intègre cette "moitié cachée" que constitue le système racinaire.

Dans cette optique, et avec en point de mire constant l'application des résultats de la recherche au diagnostic agronomique, la démarche pourrait se décomposer selon trois axes majeurs :

1. Analyse des effets d'une contrainte -ou d'une combinaison de contraintes- sur la mise en place et le fonctionnement du système racinaire.

Ce domaine a déjà été largement exploré, tant par le CIRAD-CA que par la communauté scientifique nationale et internationale. Il s'agit donc de prolonger et peut-être de réorienter certaines recherches, à la lueur des connaissances récemment acquises.

En premier lieu, il semble nécessaire de poursuivre le travail d'identification d'indicateurs pertinents de la plante et du milieu, qui permettront d'établir des corrélations stables rendant compte de l'évolution du système racinaire en fonction des variations du milieu. Dans le même temps, la recherche devra tenter de mieux appréhender la double hétérogénéité du système complexe étudié :

- * hétérogénéité spatiale des facteurs du milieu et des différentes composantes fonctionnelles du système racinaire,

- * évolution temporelle de ces mêmes paramètres.

L'enjeu ici est de mieux comprendre le fonctionnement intégré du système racinaire ; par exemple, comme le note PICARD (1992), l'existence de zones anoxiques dans le sol a des conséquences sur le fonctionnement d'ensemble du système racinaire, même si l'approvisionnement en oxygène n'est pas limitant dans les autres zones du profil.

Un autre champ encore peu prospecté concerne l'étude des relations structure-fonction au niveau du système racinaire. Les contraintes édaphiques modifient le fonctionnement racinaire instantané, mais aussi -et par voie de conséquence-, les modalités de sa croissance et de son développement. En poussant plus loin vers une vision très déterministe, nous posons en hypothèse que l'état structural du système racinaire à un moment donné du cycle intègre l'historique de son fonctionnement au cours de la période considérée ; c'est un livre d'histoire qu'il nous appartient de décrypter et dont l'enjeu s'appelle le diagnostic.

Enfin, il convient de noter que tout un volet essentiel de la compréhension du fonctionnement racinaire en relation avec le milieu a été occulté dans le présent document le fonctionnement de la rhizosphère. Les racines ne se limitent pas à prélever au sol les éléments nutritifs nécessaires à la plante, elles excrètent des produits carbonés, elles élaborent des mucilages de contact, elles modifient par leur métabolisme le pH et l'activité biologique immédiats. Les conditions très particulières créées par les racines dans leur "couche limite" agissent en retour sur leur capacité d'absorption. La rhizosphère apparaît comme une composante incontournable de l'hétérogénéité spatiale.

2. Intégration du système racinaire dans le schéma d'élaboration du rendement

Les liens fonctionnels entre les parties aériennes et racinaires, qui ont été largement abordés dans la partie III, méritent d'être précisés, si l'on veut mieux comprendre le fonctionnement global de la plante. Il semble pour cela indispensable de formaliser les lois régissant les échanges de matière et d'information entre les compartiments aériens et racinaires. En ce sens, l'étude de la plasticité morphologique et phénologique de la plante en réponse à des stimuli environnementaux et leur implication sur la mise en place des composantes du rendement pourraient constituer des thèmes privilégiés de notre recherche.

3. Aide au diagnostic agronomique et au choix des pratiques culturales et des idéotypes de plante qui minimisent les pertes de productivité associées à différentes combinaisons de contraintes (nature, nombre, durée et intensité variables).

Les recherches menées en 1 et 2 doivent aboutir à l'identification d'indicateurs plante et milieu et à la mise à disposition d'un schéma conceptuel intégré du fonctionnement de la plante. Sur cette base, il apparaît possible de diagnostiquer une situation donnée, de prédire ses évolutions possibles et de définir les pratiques culturales et idéotypes les plus adaptés à ses caractéristiques.

Les voies de recherche ainsi tracées devraient être prospectées simultanément par des études de plein champ et des études en milieu contrôlé.

En milieu réel, la variation naturelle des conditions doit être exploitée pour analyser les interactions des facteurs du milieu pertinents vis à vis du système racinaire et de la plante, et pour les hiérarchiser. Le milieu contrôlé doit au contraire servir à isoler un facteur donné et mettre en évidence les mécanismes responsables de son action sur le système racinaire ; il doit servir en outre

à établir un référentiel de la structure et de la cinétique d'enracinement en l'absence de "toute contrainte" ; l'objet est alors l'élaboration de modèles architecturaux, qui fixent une base de référence dans les comparaisons avec les situations réelles observées au champ.

Enfin, une dernière remarque s'impose : de telles recherches ne pourront aboutir que si de nouvelles méthodes d'étude du système racinaire, plus précises, plus rapides, plus fiables, peuvent être mises au point. Actuellement notre image du système racinaire au champ demeure grossière et incomplète. Le besoin s'exprime d'affiner les mesures et notamment de caractériser les différents éléments structuraux et fonctionnels du système racinaire : racines primaires ou secondaires, jeunes ou âgées, zones apicales etc... De même les taux de renouvellement devraient être associés aux mesures globales de cinétique de croissance.

Les recherches méthodologiques en ce domaine sont la condition nécessaire à la réalisation des recherches envisagées ici. Elles sont orientées par des objectifs clairement définis, et les résultats qu'elles permettront d'obtenir agiront en feed-back sur la définition des objectifs futurs.

BIBLIOGRAPHIE

- Affholder F., 1986. Suivi multilocal de l'enracinement du sorgho au Mali ; conséquences sur la réserve utile racinaire. DAA., ENGREF Montpellier, 83 p.
- Ahmadi N., 1983. Variabilité génétique et hérédité de mécanismes de tolérance à la sécheresse chez le riz *Oryza sativa* L. I. Développement du système racinaire. *L'Agron. Trop.*, 38 (2) : 110-116.
- Annerose D.J., 1988. Critères physiologiques pour l'amélioration de l'adaptation à la sécheresse de l'arachide. *Oléagineux*, 43 (5) : 217-222.
- Annerose D.J., 1991. Physiologie de l'arachide. Rapport d'activité 1989-1991 de l'IRHO. *Oléagineux*, 47 (6) : 279-282.
- Baldwin J.P., 1976. Competition for nutrient in soils ; a theoretical approach. *J. Agric. Sci. Camb.* (87) : 341-356.
- Barlow P.W., Pilet P.E., 1984. The effect of abscissic acid on cell growth, cell division and DNA synthesis in the maize root meristem. *Physiol. Plant* (62) : 125-132.
- Bayogo A.J., 1979. Etude des paramètres de l'enracinement de deux variétés de riz pluvial. Mémoire de stage, Montpellier (FRA), IRAT/Riz, 48 p.
- Begg J.E., Turner N.C., 1970. Water potential gradients in field tobacco. *Plant Physiol.* (46) : 343-346.
- Bertrand R., 1971. Réponse de l'enracinement du riz de plateau aux caractères physiques et chimiques du sol. *L'Agron. Trop.*, 26 (3) : 376-386.
- Beunard P., Truong B., 1980. Etude racinaire du maïs en culture aéroponique. Montpellier (FRA), IRAT, 14 p.
- Biddington N.L., Dearman A.S., 1982. The effect of abscissic acid on root and shoot growth of cauliflower plants. *Plant Growth Regul.*, 1 : 15-24.
- Bosc M., 1981. Participation des divers états du phosphore et du potassium du sol à l'alimentation des plantes. Implications sur le diagnostic de la fertilité des sols. In : Séminaire CEE-Agrimed. Bari (ITA), 1981/09/28-29.
- Bosc M., Maertens C., 1981. Rôle de l'accroissement du système racinaire dans l'absorption de divers états du potassium du sol. *Agrochimica* (25) : 1-8
- Boyer J.S., 1971. Resistances to water transport in soybean, bean and sunflower. *Crop Science* (11) : 403-407.
- Brower R., Wit De C.T., 1969. A simulation model of plant growth with special attention to root growth and its consequences. In : *Root Growth*. London (GBR), Butterworth , p. 224-244.
- Callot G., Chamayou H., Maertens C., Salsac L., 1982. Les interactions sol-racine : incidence sur la nutrition minérale. (FRA), INRA, 325 p.
- Chopart J.L., 1980. Etude au champ des systèmes racinaires des principales cultures pluviales au Sénégal (arachide, mil, sorgho, riz pluvial). Thèse, INP Toulouse, IRAT (FRA). , 160 p.
- Chopart J.L., 1984. Développement racinaire de quelques espèces annuelles cultivées en Afrique de l'Ouest et résistance à la sécheresse. In : *La sécheresse en zone intertropicale : pour une lutte intégrée*. p. 145-154.

Chopart J.L., 1990. Rôle du travail du sol sur les termes du bilan hydrique-enracinement et rendement des cultures pluviales. In : Compte-rendu de la réunion agronomie des ressources naturelles en région tropicales. Montpellier (FRA), 1990/04/30-. Montpellier (FRA), IRAT, p. 223-237.

Chopart J.L., 1990. Optimisation de l'alimentation hydrique du maïs et du cotonnier par les techniques culturales dans les zones à pluviosité irrégulière. Compte rendu de l'atelier PF1 et PF2. Lomé (TGO), 1990. Montpellier (FRA), R3S, 40 p.

Chopart J.L., Nicou R., 1976. Influence du labour sur le développement racinaire de différentes plantes cultivées au Sénégal. Conséquences sur leur alimentation hydrique. L'Agron. Trop., 31 (1) : 7-28.

Chopart J.L., Nicou R., 1989. Vingt ans de culture continue avec ou sans labour au Sénégal. L'Agron. Trop., 44 (4) : 269-281.

Cisse L., Vachaud G., Fleury A., 1990. Amélioration de l'alimentation hydrique des plantes par des techniques culturales en zone soudano-sahélienne. Synthèse des activités 89-90. Compte rendu de l'atelier PF1-PF2. Lomé (TGO), 1990/04/30-. Montpellier (FRA), R3S, 7 p.

Colnenne C., Masse J., Crosson P., 1989. Rythme d'apparition des racines primaires du blé. In : Perspectives agricoles : les racines. ITCF , p. 40-44.

Crookstone R.K., Hicks D.R., 1978. Early defoliation affects corn yield. Crop Sci., 18 : 485-489.

Crozier A., Reid D.M., 1970. Do roots synthesize gibberellins ?. Can. J. Bot. (49) : 967-975.

Djoulet B., Fortier R., 1990. Amélioration de l'alimentation hydrique du cotonnier et du sorgho par les techniques culturales. Compte rendu de l'atelier PF1 et PF2. Lomé (TGO), 1990/04/30-. Montpellier (FRA), R3S, 10 p.

Djoulet B., Fortier R., 1991. Influence des techniques culturales sur le développement racinaire du cotonnier. Conséquences sur l'alimentation hydrique et minérale. In : Gestion agroclimatique des précipitations. , n.p.

Einset J.W., Silvesterstone A., 1987. Hydroxylation of N⁶- 2 isopentyl adenine to zeatin : relative activity of organ systems from actinidia arguta. Plant Physiol., 84 : 208-209.

Feldman L.J., 1984. Regulation of root development. Ann. Rev. Plant Physiol. (35) : 223-242.

Fritz A., Vallerie M., 1971. Contribution à l'étude des déficiences minérales des sols sous culture cotonnière au Nord Cameroun. Coton et Fibres Tropicales, 26 (3) : 273-301.

Girardin P., Morel-fourrier B., Jordan M.O., 1987. Développement des racines adventives chez le maïs. Agron., 7 : 695-702.

Golaz F., Pilet P.E., 1987. Root primordia and endogenous auxin in maize roots cultured in vitro. Physiol. Plant., 70 : 389-393.

Habib R., Pages L., Jordan M.O., Simonneau T., Sebillotte M., 1991. Approche à l'échelle du système racinaire de l'absorption hydro-minérale. Conséquences en matière de modélisation. Agron. (11) : 623-643.

Hanson P.J., Sucoff E.I., Markhart A.H., 1985. Quantifying apoplastic flux through red pine root systems using trisodium 3-hydroxy-5 8 10 paranetrilsulfonate. Plant Pysiol. (77) : 21-24.

Heller R., 1982. Physiologie végétale. II. Développement. Paris (FRA), Masson, 215 p.

Hubick K.T., Taylor J.S., Reid D.M., 1986. The effect of drought on levels of abscissic acid, cytokinines, gibberellins and ethylene in aeroponically-grown sunflower plants. Plant Growth Regul, 4 : 139-151.

- Itai C., Birnbaum H., 1991. Synthesis of plant growth regulators by roots. In : Plant roots : the hidden half. New-york (USA), Marcel Dekker Inc. pp 163-177.
- Itai C., Vaadia Y., n.d. Kinetin-like activity in root exudate of water stressed sunflower plants. *Physiol. Plant*, 18 : 941-944.
- Jones H., Leigh R.A., Wyn Jones R.G., Tomos A.D., 1988. The integration of whole-root and cellular hydraulic conductivities in cereal roots. *Planta* (174) : 1-7.
- Jordan M.O., Picard D., Trendel R., 1992. Ramification des racines nodales primaires du maïs (*zea mays* L.). Données de structure et de cinétique. *Agron.*, 12 : 15-30.
- Khalfaoui J.L., 1991. Approche de l'amélioration génétique de l'adaptation à la sécheresse. Cas de l'arachide au Sénégal. In : L'adaptation des plantes aux milieux arides. Paris (FRA), AUPELF-UREF , p. 51-63.
- Klepper B., 1991. Root-shoot relationships. In : Plant roots : the hidden half. New-york (USA), Marcel Dekker Inc. , p. 265-286.
- Klepper B., Belford R.K., Rickman R.W., 1984. Root and shoot developement in winter wheat. *Agron.*, 76 : 117-122.
- Klepper B., Rickman R.W., 1987. Modeling root growth and function. *Adv. Agron.*, 44 : 113-132.
- Klepper B., Rickman R.W., 1990. Modeling crop root growth and function. *Adv. Agron* (44) : 113-132.
- Lachno D.R., Baker D.A., 1986. Stress induction of abscissic acid in maize roots. *Physiol. Plant.* (68) : 215-221.
- Lachno D.R., Harrison-murray R.S., Audus L.J., 1982. The effects of inimpedance to growth on the levels of ABA and IAA in root tips of *Zea mays* L. *J. Exp. Bot.*, 33 : 943-951.
- Ledig F.T., Borman H., Wenger K.F., 1970. The distribution of dry matter growth between shoot and roots in loblolly pine. *Bot. Gaz.*, 131 : 349-359.
- Loynet G., 1987. Techniques culturales du sorgho au Bénin, Togo, Mali et Cameroun. Bilan de recherches de l'IRAT. Montpellier (FRA), IRAT/DCV, 30 p.
- Maertens C., 1971. Etude expérimentale de l'alimentation minérale et hydrique du maïs. Capacité d'absorption des parties basales et apicales de racines de *Zea mays*. In : C. R. Séances Acad. Sci. Paris, Série D (273) p. 730-732.
- Maertens C., Masse J., Picard D., Tardieu F., 1989. Mise en place et fonctionnement du système racinaire des principales espèces cultivées : recherches en cours à l'INRA et à l'ITCF. In : "Perspectives agricoles" Les racines : 4-10.
- Marini P., Kaiser R., Villemin P., 1978. Etude à l'aide du P32 du développement racinaire du cotonnier sur deux types de sol de la plaine de Mangoky. *Coton et Fibres Tropicales*, 33 (2) : 291-306.
- Marschner H., 1986. Mineral nutrition of higher plants. New-york (USA), Academic Press, 674 p.
- Martin-Tanguy J., Tepfer D., Paynot M., Burtin D., Heisier L., Martin, C., 1990. Inverse relationship between polyamine levels and the degree of phenotypic alteration induced by the RiTL-DNA from *Agrobacterium rhizogenes*. *Plant Physiol.* (92) : 912-918.
- Mengel K., Kirby E.A., 1986. Principles of plant nutrition. Bern (DEU), International Potash Institute, 687 p.

- Michael G., Beringer H., 1980. The role of hormones in yield formation. In : "Physiological aspects of crop productivity" International Potash Institute : 85-116.
- Moreira J.A., Raïssac (de) M., 1990. Efeito de preparo do solo no armazenamento de agua de um latossolo vermelho-escuro de Goiania. Resumos da quatra : 76-77.
- Namoro B., 1983. Influence de l'acidité d'un sol sableux sur le développement racinaire et le rendement de la canne à sucre dans un périmètre irrigué de Haute Volta. Thèse, INP Nancy, 147 p.
- Nicou R., 1974. Contribution à l'étude et à l'amélioration de la porosité des sols sableux et sablo-argileux de la zone tropicale sèche ouest-africaine ; conséquences agronomiques. L'Agron. Trop., 29 (11) :
- Nicou R., 1977. Le travail du sol dans les terres exondées du Sénégal. Motivation et contraintes. Bambey (SEN), ISRA/CNRA, 51 p.
- Nicou R., 1987. Influence des techniques culturales sur l'utilisation de l'eau par les cultures annuelles en zone de savane. Mémoires et Travaux de l'IRAT (13) : 75-87.
- Nicou R., Charreau C., 1979. Mechanical impedance to land preparation as a constraint to food production in the tropics. Montpellier (FRA), IRAT/ICRISAT, 29 p.
- Nicou R., Ouattara B., Some L., 1987. Effets des techniques d'économie de l'eau à la parcelle sur les cultures céréalières au Burkina Faso. Ouagadougou (BKF), INERA, 77 p.
- Nicou R., Séguy L., Haddad G., 1970. Comparaison de l'enracinement de quatre variétés de riz pluvial en présence ou absence du travail du sol. L'Agron. Trop., 25 (8) : 639-659.
- O'toole J.C., Bland W.L., 1987. Genotypic variation in crop roots systems. Adv. Agron (41) : 91-145.
- Oertli J.J., 1991. Transport of water in the rhizosphere and in roots. In : Plant roots : the hidden half, New York (USA), Marcel Dekker Inc , p. 559-587.
- Ouattara B., Sedogo M., Lompo F., Bado B., Ouattara K., 1990. Amélioration de l'alimentation hydrique et minérale des cultures par des techniques culturales en zone soudano-sahélienne. Compte rendu de l'atelier PF1-PF2. Lomé (TGO), 1990/04/30-. Montpellier (FRA), R3S, 35 p.
- Passioura J.B., 1982. Water in the soil-atmosphere continuum. In : " Physiological plant Ecology II water relations and carbon assimilation. Lange O., Nobel P. et Osmond C Berlin (DEU), Springer-Verlag, n.p
- Passioura J.B., 1988. Water transport in and to roots. Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol Biol (39) : 245-265.
- Passioura J.B., 1988. Roots signals control leaf expansion in wheat seedlings growing in drying soil. Aust. J. Plant Physiol., 15 : 687-693.
- Picard D., 1984. Etudes racinaires et résistance à la sécheresse. In : Colloque. La sécheresse en zone intertropicale : pour une lutte intégrée, CIRAD-ISRA Edit. Dakar (SEN), 1984/09/24-27. , p. 131-143.
- Picard D., 1989. Système racinaire du maïs : mise en place en relation avec le système aérien. In : Perspectives agricoles : les racines. ITCF pp 35-39.
- Picard D., 1992. The future of crop physiology. In : Proc. 2nd ESA g Congr. Warwick (GBR), 1992/08/24-28. , p. 1-9.
- Picard D., Jacquot M., 1976. Rythmes d'émission comparés des racines nodales de trois variétés de riz (*Oriza sativa* L.). L'Agron. Trop., 31 (2) : 159-169.

- Picard D., Jordan M.O., Trendel R., 1985. Rythme d'apparition des racines primaires du maïs (*zea mays* L.). I. Etude détaillée pour une variété en un lieu donné. *Agron.*, 5 : 667-676.
- Pilet P.E., 1981. Root growth and gravireaction : endogenous hormone balance. In : *Structure and fuction of plant roots*. The Hague, Brower et al. ed. , p. 89-93.
- Puard M., 1988. Etude des mécanismes d'adaptation du système racinaire aux contraintes du milieu. Expériences menées au lac Alaotra. IRAT/DPVE, 14 p.
- Puard M., Couchat P., Bois J.P., 1986. b. Modifications anatomiques induites dans les racines séminales de riz (*Oryza sativa*) par les conditions de culture. *L'Agron. Trop.*, 41 (2) : 124-126.
- Puard M., Couchat P., Lasceve G., 1986. a. Importance de l'oxygénation des racines du riz (*Oryza sativa*) en culture inondée. *L'Agron. Trop.*, 41 (2) :
- Puard M., Couchat P., Lasceve G., 1989. b. Etude des mécanismes d'adaptation du riz (*Oriza sative*) aux contraintes du milieu. II. Effets de la nutrition azotée sur la consommation d'oxygène par les racines et l'évolution de l'acidité. *L'Agron. Trop.*, 44 (3) : 173-177.
- Puard M., Lasceve G., Couchat P., 1989. a. Etude des mécanismes d'adaptation du riz (*Oryza sativa*) aux contraintes du milieu. I. Modification anatomique des racines. *L'Agron. Trop.*, 44 (3) : 165-171.
- Raïssac (de) M., 1986. Rapport de la campagne 1985-1986. Montpellier (FRA), IRAT/Riz, 50 p.
- Raïssac (de) M., Da Silveira Pinheiro B., Moreira J.A., 1988. La physiologie dans l'amélioration variétale : recherches menées au CNPAF sur l'adaptation du riz à la sécheresse. IRAT/EMBRAPA, 32 p.
- Raïssac (de) M., Moreira J.A., 1985. Agrophysiologie du riz ; rapport de la campagne 1984-1985. Montpellier (FRA), IRAT/Riz, 32 p.
- Raïssac De M., 1992. Mécanismes d'adaptation à la sécheresse et maintien de la productivité des plantes cultivées. *L'Agron. Trop.*, 46 (1) : 29-39.
- Reyniers F.N., 1981. Criblage variétal du riz pluvial pour l'activité racinaire à 60 cm de profondeur in situ. IRAT/IDESSA, 6 p.
- Reyniers F.N., Kalms J.M., Ridders J., 1976. Différence de comportement d'un riz pluvial et d'un riz irrigué en condition d'alimentation hydrique déficitaire. Etude des facteurs permettant d'esquiver la sécheresse. *L'Agron. Trop.*, 31 (2) : 179-187.
- Reyniers F.N., Muraoka T.K., 1982. Criblage de l'enracinement du riz pluvial, intérêt du test d'absorption au P32 sur sol du Cerrado. IRAT/CENA,
- Reyniers F.N., Steinmetz S., Forest F., 1987. Impact de l'enracinement et de la réserve en eau utile sur la productivité du riz pluvial au Brésil. *Mémoires et Travaux de l'IRAT* (13) : 63-74.
- Reyniers F.N., Truong B., Bois J.F., Bonin E., 1979. Caractérisation de l'enracinement du riz pluvial in situ avec le phosphore 32. International Atomic Energy Agency : 635-647.
- Reyniers F.N., Truong B., Jacquinet L., Nicou R., 1982. Amélioration de la tolérance du riz pluvial à la sécheresse. *L'Agron. Trop.*, 37 (3) : 270-287.
- Sanderson J., 1983. Water uptake by different regions of barley root. Pathway of radial flow in relation to development of the endodermis. *J. Exp. Bot.* (34) : 240-253.
- Schiefelbein J.W., Benfey P.N., 1991. The development of plant roots : new approaches to underground problems. *Plant Cell* (3) : 1147-1154.

- Seguy L., Bouzinac S., Pacheco A., 1989. b. Un test simple pour évaluer la cinétique du riz pluvial, à l'usage des agronomes et des sélectionneurs. Montpellier (FRA), IRAT/DCV, 10 p.
- Seguy L., Bouzinac S., Pacheco A., Klutchouski J., 1989. a. Des modes de gestion mécanisés des sols et des cultures aux techniques de gestion en semi direct, sans travail du sol, appliquées aux cerrado du centre-ouest brésilien. IRAT/EMBRAPA, 165 p.
- Steudle E., Oren R., Schulze E.D., 1987. Water transport in maize roots. *Plant Pysiol.* (84) : 1220-1232.
- Tardieu F., 1987. Etat structural, enracinement et alimentation hydrique du maïs. III. Disponibilité des réserves en eau du sol. *Agron* (7) : 279-288.
- Tardieu F., Manichon H., 1986. a. Caractérisation en tant que capteur d'eau de l'enracinement du maïs en parcelle cultivée. I. Discussion des critères d'étude. *Agron* (6) : 345-354.
- Tardieu F., Manichon H., 1986. Caractérisation en tant que capteur d'eau de l'enracinement du maïs en parcelle cultivée. II. Une méthode d'étude de la répartition verticale et horizontale des racines. *Agron* (6) : 415-425.
- Tardieu F., Manichon H., 1987. a. Etat structural, enracinement et alimentation hydrique du maïs . I. Modélisation d'états structuraux types de la couche labourée. *Agron.*, 7 : 123-131.
- Tardieu F., Manichon H., 1987. b. Etat structural, enracinement et alimentation hydrique du maïs. II. Croissance et disposition spatiale du système racinaire. *Agron.*, 7 : 201-211.
- Torrey J.G., 1976. Root hormones and plant growth. *Rev. Plant Physiol.*, 27 : 435-459.
- Trewavas A.J., 1982. Growth substance sensitivity : the limiting factor in plant developement. *Physiol. Plant* (55) : 60-72.
- Troughton A., 1955. The application of the allometric formula to the study of the relationship between the roots and shoots of young grass plants. *Agric. Prog.*, 30 : 59-65.
- Truong B., 1980. a. Etude de l'enracinement du riz pluvial avec le phosphore 32. Montpellier (FRA), IRAT, 33 p.
- Truong B., 1980. b. Utilisation des radioéléments pour l'étude de l'enracinement du mil et de l'arachide au Sénégal. Rapport au Gouvernement sénégalais. Montpellier (FRA), IRAT, 23 p.
- Truong B., 1982. Etude de l'enracinement de quatre variétés de sorgho en aéroponie et en plein champ. Montpellier (FRA), IRAT, 18 p.
- Truong B., Beunard P., 1978. Etude de la croissance racinaire de six variétés de riz pluvial en culture aéroponique. *L'Agron. Trop.*, 33 (3) :
- Truong B., Beunard P., Pichot J., 1979. Etude de la croissance racinaire de cinq variétés de soja en culture aéroponique. Montpellier (FRA), IRAT, 35 p.
- Vaksman M., Traore S., 1990. Etude des relations entre les techniques culturales et l'alimentation hydrique du maïs. Compte rendu de l'atelier PF1 et PF2. Lomé (TGO), 1990/04/30-. Montpellier (FRA), R3S, 21 p.
- Valet S., 1984. Caractérisation hydropédologique du sol sablo-limoneux de l'essai travail du sol de Niéro-bit (enracinement, consommation en eau et production en hivernage 1983). Montpellier (FRA), IRAT/DEVE, 26 p.

Valet S., 1985. Effet de différents modes de travail du sol sur l'amélioration des propriétés physiques, hydriques et hydrodynamiques d'un sol sablo-argileux ; conséquences sur la consommation hydrique et le rendement des cultures à Thyse-Sonkorong. Montpellier (FRA), IRAT/DEVE, 79

Vartanian N., 1972. Action morphogénétique du facteur hydrique sur le système racinaire de *Sinapis alba* L.. II. Etude histocytologique des ébauches racinaires produites par la sécheresse. Rev. Gén. Bot., 79 : 139-165

Waisel Y., Eshel A., Kafkafi U., 1991. Plant roots : the hidden half. New York (USA), Marcel Dekker Inc., 948 p.

Wightman F., Thimann K.V., 1980. a. Hormonal factors controlling the initiation and development of lateral roots.. I. Sources of primordia-inducing substances in the primary roots of pea seedlings. Plant Physiol., 49 : 13-20.

Wightman F., Schneider E.A., Thimann K.V., 1980. b. Hormonal factors controlling the initiation and development of lateral roots. II. Effect of exogenous growth factors on lateral root formation in pea roots. Plant Physiol., 49 : 304-314.

Zhang B.G., Puard M., Couchat P., 1990. Effect of hypoxia, acidity and nitrate on inorganic nutrition in rice. Plant Physiol. and Biochem., 28 (5)

Zhang J., Davies W.J., 1989. Abscissic acid produced un dehydrating roots may enable the plant to measure the water status of the soil. Plant, Cell and Envir., 12 : 73-81.

Zhang J., Davies W.J., 1990. Changes in the concentration of ABA in xylem sap as a function of changing soil water status can account for changes in leaf conductance an growth. Plant, Cell and Envir., 13 : 277-285.

Zhang J., Schurr U., Davies W.J., 1987. Control of stomatal behaviour by abscissic acid which apparently originates in the roots. J. Exp. Bot. (38) :

La Goutte d'Encre .

ATELIER DE REPROGRAPHIE

67.65.30.96

34000 MONTPELLIER