



**HAL**  
open science

## Etude des caracteres d'enracinement et de leur role dans l'adaptation au deficit hydrique chez le ble dur

M. Benlaribi, P. Monneveux, P. Grignac

### ► To cite this version:

M. Benlaribi, P. Monneveux, P. Grignac. Etude des caracteres d'enracinement et de leur role dans l'adaptation au deficit hydrique chez le ble dur. *Agronomie*, 1990, 10 (4), pp.305-322. hal-02716056

**HAL Id: hal-02716056**

**<https://hal.inrae.fr/hal-02716056>**

Submitted on 1 Jun 2020

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

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

# Étude des caractères d'enracinement et de leur rôle dans l'adaptation au déficit hydrique chez le blé dur (*Triticum durum* Desf)

M Benlaribi <sup>1\*</sup>, P Monneveux <sup>2</sup>, P Grignac <sup>2</sup>

<sup>1</sup> Université de Constantine, Institut des sciences de la nature, route de Aïn-El-Bey, 2500 Constantine, Algérie;

<sup>2</sup> ENSA - INRA, Chaire de phytotechnie, station d'amélioration des plantes, 2, place Viala, 34060 Montpellier Cedex, France

(Reçu le 6 juillet 1989; accepté le 7 février 1990)

**Résumé** — Le système racinaire de 5 génotypes de blé dur (*Triticum durum* Desf) a été étudié pendant les premières phases du cycle de développement, en conditions d'alimentation hydrique non restrictives, ou sous déficit hydrique prolongé. D'importantes différences génotypiques ont pu être observées pour chacun des critères retenus (nombre de racines primaires, volume et masse racinaires, densité et finesse de l'enracinement), qui ont permis de proposer un classement des génotypes étudiés. Le rôle des caractères d'enracinement sur l'adaptation au déficit hydrique a été discuté au travers d'une étude comparative des effets du manque d'eau sur la croissance racinaire, sur l'état de l'eau dans la plante, et sur la croissance des organes végétatifs aériens. Le problème de la relation entre présence de gènes du nanisme, importance du système racinaire, et tolérance au déficit hydrique a également été abordé.

**caractère d'enracinement / déficit hydrique / *Triticum durum* Desf**

**Summary** — A study of rooting parameters and their role in the adaptation to water deficit of *durum* wheat (*Triticum durum* Desf). The root system of 5 *durum* wheat (*Triticum durum* Desf) genotypes was studied during the 1st phases of development, with unrestricted water alimentation and under prolonged water stress. Important genotypical differences were observed for each criterion under study (primary root number, volume and weight of the root, rooting density and thinness), which have permitted a classification of studied genotypes to be suggested. The role of rooting characteristics in the adaptation to water deficit has been discussed through a comparative study of the effects of the lack of water on root growth, water status in the plant, and growth of aerial vegetative organs. The problem of the relation between dwarfing genes, size of the root system and tolerance to water deficit has also been considered.

**rooting characteristic / water deficit / *Triticum durum* Desf**

## INTRODUCTION

Le développement du système racinaire joue un rôle essentiel dans l'alimentation hydrique et minérale de la plante; ceci est particulièrement net en zones sèches, où les quantités d'eau absorbées sont directement liées à la dynamique de croissance des racines, qui peut être considérée de ce fait comme un facteur important de variabilité inter et intraspécifique de la tolérance à la sécheresse (Hurd, 1974; O'Brien, 1979; Richards

et Passioura, 1981; Chopart, 1984). Les racines sont par ailleurs davantage affectées que les autres organes de la plante par un déficit hydrique (Cruziat, 1974).

L'étude des systèmes racinaires se heurte toujours à 2 difficultés majeures : la première concerne les techniques d'étude des racines, la deuxième est liée au choix des critères de l'étude et des caractères à observer.

Les techniques utilisées dans les études sur les racines sont nombreuses et variées (Shuur-

\* Adresse actuelle : Chaire de phytotechnie, station d'amélioration des plantes, ENSA - INRA, 9, place Viala, 34060 Montpellier Cedex, France

man et Goedewaagen, 1971; Baldy, 1973; Böhm, 1974) :

- cartographie du système racinaire en place (Tardieu, 1988);
- rhizoscopie (Fouere et Picard, 1988);
- endoscopie (Maertens et Clauzel, 1982);
- marquage isotopique d'éléments absorbés : nitrates (Masse *et al*, 1988), phosphore (Truong, 1977), etc.;
- cultures hydroponiques (Bur *et al*, 1975; Bruns et Croy, 1985);
- cultures aéroponiques (Truong et Beunard, 1978).

En réalité, chacune de ces méthodes présente un certain nombre d'inconvénients (lourdeur expérimentale, caractère destructif ou onéreux, imprécision, etc.) et il faut bien reconnaître que nous ne disposons pas encore de méthode simple et efficace applicable à l'étude des racines.

Les critères d'étude des systèmes racinaires sont eux aussi multiples, chaque auteur accordant généralement la priorité à certains d'entre eux.

#### **La profondeur maximale de l'enracinement (ou longueur totale de l'axe principal du système racinaire)**

C'est un critère très fréquemment retenu, depuis que Hurd, 1968, a constaté la meilleure adaptation à la sécheresse de variétés de blé tendre à enracinement profond, l'augmentation de la profondeur de l'axe principal et du front racinaire permettant dans ce cas une meilleure utilisation des réserves en eau des couches profondes du sol (Mc Gowan, 1974; Brown *et al*, 1987).

L'importance accordée à ce critère demande toutefois à être nuancée en fonction des conditions de sol et de climat : en conditions méditerranéennes par exemple, où l'évaporation est importante en début de cycle (et où elle constitue la part essentielle de l'évapotranspiration, du fait du faible recouvrement du sol par la culture), ou bien dans les sols ne permettant pas un enracinement profond (du fait de la présence d'horizons compactés ou de semelles de labour), une forte densité de racines dans l'horizon superficiel (0-15 cm) ainsi qu'une installation rapide du système racinaire, peuvent permettre de limiter les pertes d'eau par évaporation en améliorant l'absorption de l'eau disponible au niveau des

couches superficielles (Fisher, 1981; Cooper *et al*, 1987).

#### **La masse totale ou le volume total du système racinaire**

Ces mesures traduisent une extension et-ou une ramification qui favorisent la colonisation d'un plus grand volume de sol et rendent plus accessibles à la plante les réserves en eau (et en éléments nutritifs) du sol. Certains auteurs suggèrent que, chez le blé, les gènes de nanisme sont associés à une réduction du système racinaire (Subbiah *et al*, 1968; Hurd, 1974; Bagga *et al*, 1970) : les gènes de nanisme affecteraient donc autant la biomasse souterraine que la biomasse aérienne : Jaradat et Duwayri, 1981, observent même un rapport (biomasse racinaire/biomasse aérienne) plus faible chez les variétés demaines de blé dur Cocorit C-71 et Stork «S» que chez les populations locales Deir Alla 2 et Haurani.

Ce point de vue est toutefois remis en question par de multiples travaux (Lupton et Bingham, 1970; Lupton *et al*, 1974; Cholick *et al*, 1977; Pepe et Welsh, 1979) qui concluent à l'absence de relation entre gènes de nanisme et importance du système racinaire. Cette question, qui est donc fortement débattue, est d'une importance cruciale pour le sélectionneur : d'une part les gènes de nanisme, en augmentant l'indice de récolte, permettent une augmentation de l'aptitude au rendement, d'autre part le développement du système racinaire, en réduisant la sensibilité de la plante aux déficits hydriques temporaires, lui confère une meilleure régularité de rendements, et une meilleure souplesse d'adaptation. Pouvoir y apporter une réponse précise permettrait de mieux orienter la sélection, pour les zones sèches, des génotypes à indice de récolte élevé et à large adaptation.

#### **Le nombre de racines**

Il contribue à l'extension du système racinaire :

- le nombre de racines séminales est un caractère qui présente une forte variabilité inter et intraspécifique, et une héritabilité élevée (Robertson *et al*, 1979);
- le nombre de racines adventives est lié très étroitement à l'aptitude au tallage du génotype

(Black, 1970). Chez le blé dur, les génotypes précoces, qui tallent peu, ont un système racinaire adventif peu développé, ce qui leur confère une grande sensibilité au déficit hydrique (Grignac, 1987).

### **La rapidité d'installation du système racinaire**

Elle permet, on l'a vu, de limiter les pertes d'eau par évaporation; l'aptitude d'un génotype à reprendre sa croissance après un déficit hydrique temporaire serait étroitement liée à ce caractère (Davydov, 1974). Il faut noter à ce sujet que la croissance des racines séminales est beaucoup plus lente chez le blé dur que chez le blé tendre (Gamzikova et Savitskaya, 1979).

### **La répartition uniforme du système racinaire sur l'ensemble du profil**

La colonisation racinaire, pour assurer à la plante la meilleure exploitation possible des réserves en eau, doit pouvoir s'adresser à toutes les couches du sol et les racines doivent être distribuées de manière homogène (Callot, 1984). Cette répartition uniforme ne peut toutefois être retenue comme caractéristique favorable que si le profil hydrique est uniforme.

Cette brève évocation des travaux consacrés aux caractères d'enracinement du blé permet d'identifier un certain nombre de problématiques essentielles à une meilleure compréhension du rôle des racines dans l'adaptation au déficit hydrique. Nous nous sommes efforcés dans le travail présenté ici, de concentrer l'étude sur ces problématiques; notre étude a porté donc essentiellement sur :

- la variation de quelques caractères d'enracinement chez 5 génotypes de blé dur, ayant des niveaux divers d'adaptation à la sécheresse;
- l'évolution de ces caractères au cours des premières phases du cycle de développement de la plante;
- les relations entre les masses racinaire et aérienne (en rapport avec la présence de gènes de nanisme);
- les effets d'un déficit hydrique prolongé sur quelques caractères de l'enracinement, sur l'état de l'eau dans la plante (caractérisé par le potentiel hydrique foliaire) et sur la croissance (estimée par la mesure de la surface foliaire).

## **MATÉRIEL ET MÉTHODES**

### **Matériel végétal**

L'étude a porté sur 5 génotypes de blé dur (*Triticum durum* Desf) d'origines différentes :

— trois variétés de printemps issues de populations locales d'origine algérienne, bien adaptées à la sécheresse : Bidi 17, originaire de la région Guelma (pluviométrie annuelle moyenne de 500-600 mm); Hedba 3, originaire de la région de Constantine où elle est parfois appelée «Djoul» (pluviométrie annuelle moyenne 450-550 mm), qui est une variété bien adaptée aux zones d'altitude à hiver froid avec possibilité de gels tardifs et de coups de sirocco au printemps; Gam Goum Rekham, originaire de la région de Tiaret (pluviométrie annuelle moyenne 450 mm);

— une variété demi-naine de type printemps, précoce à haut rendement : Cocorit-71, sélectionnée par le CIMMYT (Centro Internacional de Mejoramiento de Maiz y Trigo, Mexique) en 1971; cette variété est sensible à la sécheresse; en Algérie par exemple, sa culture est déconseillée en dehors de la zone littorale, c'est-à-dire pour des pluviométries moyennes annuelles inférieures à 600 mm (ITGC, 1987);

— une variété française de type alternatif, Clairdoc, issue d'un croisement interspécifique (Agathé / 42.2.6 // 623), sélectionnée à la station d'amélioration des plantes INRA de Montpellier et inscrite au catalogue français en 1982, convenant aux zones méridionales françaises (pluviométrie annuelle 650-700 mm).

Certaines caractéristiques agronomiques de ces génotypes (précocité, tallage, hauteur du chaume) sont données au tableau I.

### **Dispositif expérimental**

Après germination en boîtes de Petri sur papier filtre, les grains sont semés en pots (17 x 17 x 24 cm) à raison de 2 grains par pot; les pots contiennent un mélange de matière organique, de sol limono-argileux et de sable (en proportion 1 : 1 : 8), de faible capacité de rétention (16% environ).

Les plantules sont cultivées sous serre (photopériode 15 h, éclairage 75 000 ergs.cm<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>, température 25 °C le jour / 12 °C la nuit, humidité 70%).

Le sol est maintenu à humidité constante (équivalente au tiers environ de la teneur à la capacité au champ) au cours des 4 premières semaines qui suivent la levée, par une dose d'arrosage de 150 ml par pot apportée 2 fois par semaine. L'eau d'arrosage est remplacée par une solution nutritive au début de la 2<sup>e</sup> et de la 4<sup>e</sup> semaine après la levée (3<sup>e</sup> et 7<sup>e</sup> arrosage respectivement), pour l'ensemble des plantes.

L'arrosage d'une partie de l'essai est interrompu à partir de la 5<sup>e</sup> semaine : les plantes correspondant à

**Tableau I.** Caractéristiques agronomiques des génotypes étudiés (moyennes des données obtenues sur 2 essais de culture au domaine de La Gaillarde de l'ENSA de Montpellier).

<i>Génotypes</i>	<i>Bidi 7</i>	<i>Hedba 3</i>	<i>Gam Goum Rekham</i>	<i>Cocorit C-71</i>	<i>Clairdoc</i>
<i>Caractères</i>					
Levée-épiaison (en j)	157	165	169	149	165
Tallage-épi	1,5	1,5	1,5	2,0	2,0
Hauteur du chaume (en cm)	120	125-130	120-125	85	100

ce traitement (*ADH* = avec déficit hydrique) ont donc reçu leur dernier arrosage au 36<sup>e</sup> jour (les 5 génotypes ont atteint à cette date le stade 4 feuilles bien développées); les plantes correspondant au traitement *SDH* (sans déficit hydrique) sont arrosées quant à elles régulièrement 2 fois par semaine jusqu'à la fin de l'expérience.

La technique retenue (vases de végétation) présente de grandes limitations en ce qui concerne l'étude de l'enracinement en profondeur; compte tenu de ce fait :

- l'intérêt porte principalement, dans le cadre de cette expérimentation, sur la masse et le volume racinaires, la ramification, et l'enracinement superficiel;
- un prolongement de cette étude est prévu, qui comporte en particulier une évaluation de la capacité potentielle de développement des systèmes racinaires en cultures aéronomiques.

### Mesures

Les mesures débutent 3 j après le dernier arrosage, soit 39 j après la levée (stade 4-5 feuilles) et sont poursuivies jusqu'au stade 8-9 feuilles; cinq séries de mesures ont été effectuées, aux 3<sup>e</sup>, 9<sup>e</sup>, 14<sup>e</sup>, 17<sup>e</sup> et 21<sup>e</sup> j après le dernier arrosage du lot correspondant au traitement *ADH*. Elles ont porté sur :

- les critères d'enracinement : nombre de racines de plus de 1 cm partant du plateau de tallage; longueur de l'axe racinaire principal; volume du système racinaire, par tranche de sol de 5 cm, mesuré par la méthode de déplacement d'eau de Musick *et al*, 1965; masse de la matière sèche racinaire (après passage à l'étuve à 80 °C pendant 48 h);
- la masse de matière sèche aérienne (cette mesure a permis le calcul du rapport *R/A* de la masse des parties souterraines à celle des parties aériennes);
- la teneur en eau de la dernière feuille (exprimée en pourcentage de la masse de matière sèche);

– le potentiel hydrique de la dernière feuille développée, mesuré à l'aide d'un modèle de chambre à pression de Scholander mis au point par le laboratoire de physiologie végétale de l'université libre de Bruxelles (directeur du laboratoire : Monsieur le professeur Lannoye); les résultats sont exprimés en MPa;

– la surface foliaire déterminée à l'aide d'un planimètre électronique, Lambda LI-3000.

Les résultats présentés correspondent à la moyenne de 4 répétitions.

## RÉSULTATS

### Nombre de racines primaires

Le tableau II donne le nombre moyen de racines de premier ordre par plante, à différents stades, et pour les différents génotypes étudiés, avec et sans déficit hydrique.

Les différences génotypiques sont faibles lorsque le sol est maintenu à humidité constante tout au long du traitement. La variété Cocorit C-71 présente toutefois, à partir du 17<sup>e</sup> j, un nombre de racines significativement inférieur à celui des autres cultivars.

Le déficit hydrique affecte fortement le nombre moyen de racines chez tous les génotypes : à la fin de l'essai (21<sup>e</sup> j), le nombre moyen de racines a été réduit à 40%, et des différences significatives peuvent être obtenues entre les 2 traitements (*ADH* et *SDH*) pour tous les cultivars, Cocorit C-71 excepté.

L'évolution au cours du temps du nombre de racines, dans le cas du traitement *ADH*, diffère selon les génotypes : la réduction du nombre de

Tableau II. Effets du déficit hydrique sur le nombre de racines (de plus de 1,0 cm) ADH : avec déficit hydrique; SDH : sans déficit hydrique.

Dates des mesures (après le début du déficit hydrique)	Bidi 17		Hedba 3		Gam Goum Rekham		Cocorit C-71		Clairdoc		Moyenne	
	ADH	SDH	ADH	SDH	ADH	SDH	ADH	SDH	ADH	SDH	ADH	SDH
3 jours	9,0 ± 0,0	8,5 ± 4,0	9,0 ± 2,2	9,0 ± 1,4	8,5 ± 2,7	11,6 ± 1,6	12,0 ± 0,0	12,0 ± 2,2	10,0 ± 4,5	9,5 ± 3,4	9,71 ± 1,9	10,1 ± 2,5
9 jours	11,3 ± 2,1	13,2 ± 1,5	9,0 ± 1,3	13,0 ± 4,2	8,5 ± 3,4	11,7 ± 2,7	10,7 ± 0,8	11,2 ± 1,5	12,2 ± 2,4	13,5 ± 3,8	10,3 ± 2,0	12,5 ± 2,7
14 jours	12,2 ± 3,0	13,0 ± 7,6	11,0 ± 0,0	11,2 ± 2,1	9,5 ± 4,8	11,7 ± 5,0	10,7 ± 5,3	10,5 ± 1,6	10,7 ± 3,2	14,5 ± 4,8	10,8 ± 3,3	12,2 ± 4,2
17 jours	9,7 ± 0,8	17,2 ± 5,1	10,7 ± 3,4	16,2 ± 4,6	8,7 ± 1,6	12,2 ± 3,5	9,7 ± 1,5	11,2 ± 3,7	10,8 ± 2,7	13,5 ± 2,3	9,9 ± 2,0	14,1 ± 3,8
21 jours	9,0 ± 0,0	16,0 ± 4,5	9,0 ± 0,0	13,0 ± 2,3	8,5 ± 1,1	14,5 ± 3,4	10,0 ± 4,5	11,5 ± 1,1	7,0 ± 0,0	17,0 ± 4,8	8,7 ± 1,1	14,4 ± 3,2

Tableau III. Effets du déficit hydrique sur la longueur de l'axe racinaire principal ADH : avec déficit hydrique; SDH : sans déficit hydrique.

Dates des mesures (après le début du déficit hydrique)	Bidi 17		Hedba 3		Gam Goum Rekham		Cocorit C-71		Clairdoc		Moyenne	
	ADH	SDH	ADH	SDH	ADH	SDH	ADH	SDH	ADH	SDH	ADH	SDH
3 jours	34,5 ± 2,2	42,7 ± 1,4	43,6 ± 7,8	39,0 ± 0,0	33,0 ± 2,2	47,5 ± 5,6	41,0 ± 4,5	39,5 ± 1,1	45,5 ± 10,2	36,0 ± 15,7	39,5 ± 5,4	40,9 ± 4,8
9 jours	34,0 ± 3,4	42,7 ± 9,5	42,1 ± 6,4	46,2 ± 15,4	41,2 ± 5,6	40,0 ± 13,0	42,7 ± 3,5	47,2 ± 13,6	48,2 ± 6,4	49,0 ± 13,5	41,6 ± 5,1	45,0 ± 13,0
14 jours	45,5 ± 11,2	52,0 ± 12,0	62,2 ± 34,2	41,5 ± 4,2	41,2 ± 13,2	46,6 ± 17,1	48,5 ± 8,8	42,9 ± 11,7	48,6 ± 15,7	59,7 ± 23,5	49,8 ± 16,6	48,9 ± 13,7
17 jours	49,1 ± 8,8	49,2 ± 6,2	56,2 ± 25,8	46,2 ± 11,8	43,0 ± 12,0	43,7 ± 13,6	47,0 ± 16,6	59,5 ± 19,2	50,0 ± 9,3	49,5 ± 20,3	49,1 ± 14,5	49,6 ± 14,2
21 jours	55,5 ± 8,0	57,5 ± 17,0	18,5 ± 5,6	53,0 ± 13,6	58,5 ± 14,7	60,0 ± 13,6	49,0 ± 20,3	53,3 ± 5,6	68,2 ± 30,0	56,0 ± 0,0	55,9 ± 16,7	56,0 ± 10,0

racines, par rapport au traitement *SDH*, n'intervient qu'à partir du 4<sup>e</sup> prélèvement (17<sup>e</sup> j) dans le cas des populations d'origine algérienne, ce qui semble indiquer de la part de ces génotypes, une moindre sensibilité au déficit hydrique de l'organogenèse racinaire.

### **Longueur de l'axe racinaire principal**

Si l'on considère séparément chaque génotype, aucune différence significative entre les 2 traitements ne persiste tout au long de l'essai. Les valeurs obtenues pour les différents génotypes sont par ailleurs très voisines.

Les conditions de cet essai (vases de culture peu profonds) ne permettent donc la mise en évidence de différences significatives, ni entre traitements, ni entre génotypes, pour cette caractéristique (tableau III).

### **Volume racinaire**

Le volume racinaire global présente des différences génotypiques importantes (fig 1); en ce qui concerne le volume racinaire, à la fin de l'essai, des plantes non soumises au déficit hydrique (traitement *SDH*), les cultivars étudiés se classent comme suit :

Clairdoc > Gam Goum Rekham et Hedba 3 > Bidi 17 > Cocorit C-71

L'augmentation du volume racinaire au cours de l'essai est particulièrement importante chez la variété Clairdoc (+ 420 % entre le 3<sup>e</sup> et le 21<sup>e</sup> j), elle est presque nulle pour la variété Cocorit C-71.

Le volume racinaire global est fortement affecté par le déficit hydrique; le volume racinaire d'un génotype est d'autant plus réduit par le déficit qu'il est important en conditions d'alimentation hydrique non limitantes : après 21 j de déficit hydrique, il n'existe plus de différences significatives entre les volumes racinaires des différents cultivars.

Si l'on met à part l'horizon 20-25 cm où l'importance du système racinaire est liée à la limitation de la croissance racinaire par le fond du vase de végétation, c'est dans l'horizon 0-5 cm que les volumes racinaires sont les plus élevés : 0,90 cm<sup>3</sup> ou 0,23 cm<sup>3</sup> au 21<sup>e</sup> j pour les traitements *SDH* et *ADH* respectivement (fig 2 à 6); en ce qui concerne l'enracinement superficiel (volume racinaire présent dans les 5 premiers

cm), les génotypes étudiés se classent comme suit :

Clairdoc > Gam Goum Rekham > Hedba 3 > Bidi 17 > Cocorit C-71

Les couches superficielle (0-5 cm) et profonde (20-25 cm) sont aussi les plus affectées par le déficit hydrique (- 66% et - 63% respectivement, contre - 44% en moyenne pour les couches intermédiaires).

### **Masse racinaire**

Dans le cas du traitement *SDH*, le classement des génotypes pour ce caractère à la fin de l'essai (21<sup>e</sup> j) est le suivant (fig 7) :

Clairdoc > Gam Goum Rekham et Hedba 3 > Bidi 17 > Cocorit C-71

L'augmentation de la masse racinaire au cours de l'essai varie considérablement avec le génotype; elle est de + 47% entre le 3<sup>e</sup> et le 21<sup>e</sup> j chez Cocorit (minimum) et de + 126% chez Clairdoc (maximum).

L'effet du déficit hydrique sur ce caractère est plus important chez les génotypes à masse racinaire élevée que chez les génotypes à masse racinaire faible : ainsi, la réduction de masse racinaire due au déficit hydrique est en fin d'essai (21<sup>e</sup> j) de - 58% chez Clairdoc, et de - 9% seulement chez Cocorit C-71.

Cette réduction de la masse racinaire du traitement *ADH* par rapport au traitement *SDH* est surtout marquée pour les derniers prélèvements.

L'étude dans le cas du traitement *ADH* du rapport de la masse racinaire à la masse aérienne (*R/A*) montre que (fig 8) :

- Clairdoc a un rapport *R/A* élevé au début de la période de déficit hydrique (0,70 environ); la valeur de ce rapport diminue ensuite très fortement jusqu'au 14<sup>e</sup> j, date à partir de laquelle elle reste proche de 0,30

- Hedba 3 a un rapport *R/A* voisin de 0,35 au début du déficit; la valeur de ce rapport avoisine 0,25 à la fin de l'essai

- les génotypes Bidi 17, Gam Goum Rekham et Cocorit C-71 ont un rapport *R/A* faible et compris entre 0,10 et 0,25; la valeur de ce rapport est peu affectée par le déficit hydrique subi par les plantes.

On constate donc, en résumé, que la réduction du rapport *R/A* due au déficit hydrique est d'autant plus importante que la valeur de ce rapport est élevée au début de l'essai.

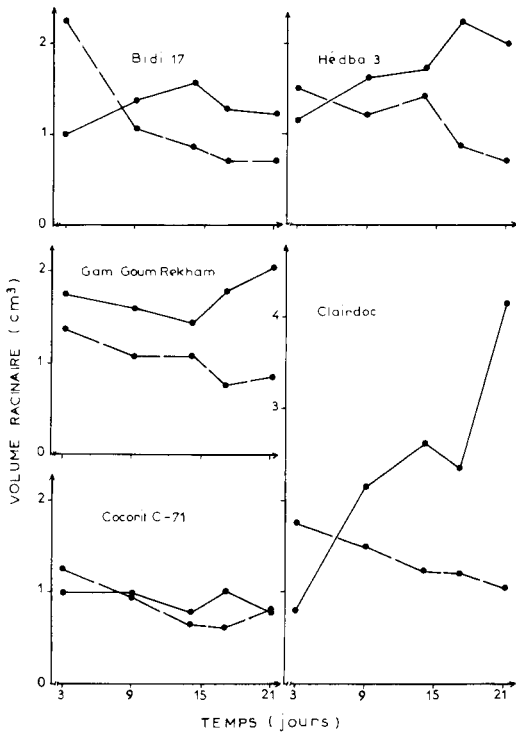


Fig 1. Evolution en fonction du temps, du volume racinaire des 5 géotypes étudiés. ●—● SDH; ●- - -● ADH

**Teneur en eau de la dernière feuille**

Dès le début du déficit (3<sup>e</sup> j), Clairdoc et Gam Goum Rekham se caractérisent par leurs teneurs en eau élevées (tableau IV). En cours de traitement (14<sup>e</sup> et 17<sup>e</sup> j), on obtient pour la teneur en eau le classement suivant :

Clairdoc > Gam Goum Rekham et Hedba 3 > Bidi 17 > Cocorit C-71

Ce classement est toutefois modifié à la fin de l'essai : les teneurs en eau les plus élevées sont observées chez Clairdoc (360%) et Cocorit (117%) et les populations algériennes ont toutes des teneurs en eau inférieures à 100%.

**Potentiel hydrique foliaire**

La valeur du potentiel hydrique foliaire ( $\psi_F$ ) est sensiblement la même pour tous les cultivars au début du traitement (tableau IV) et très voisine de celle des témoins; à la fin de l'essai, des différences génotypiques importantes apparaissent : le potentiel hydrique foliaire de la variété Clairdoc reste le plus élevé (- 2,85 MPa), celui de la variété Cocorit est le plus faible (- 3,60 MPa).

**Surface foliaire**

La mesure de la surface de la dernière feuille développée (*S*) permet d'apprécier l'influence du déficit hydrique sur la croissance des organes végétatifs aériens.

Un indice de tolérance *i* a pu ainsi être calculé, défini par le rapport :

$$i = \frac{S_{ADH}}{S_{SDH}} \text{ , où}$$

*S<sub>ADH</sub>* = surface de la dernière feuille développée dans le cas du traitement ADH (avec déficit hydrique);

*S<sub>SDH</sub>* = surface de la dernière feuille développée dans le cas du traitement SDH (sans déficit hydrique).

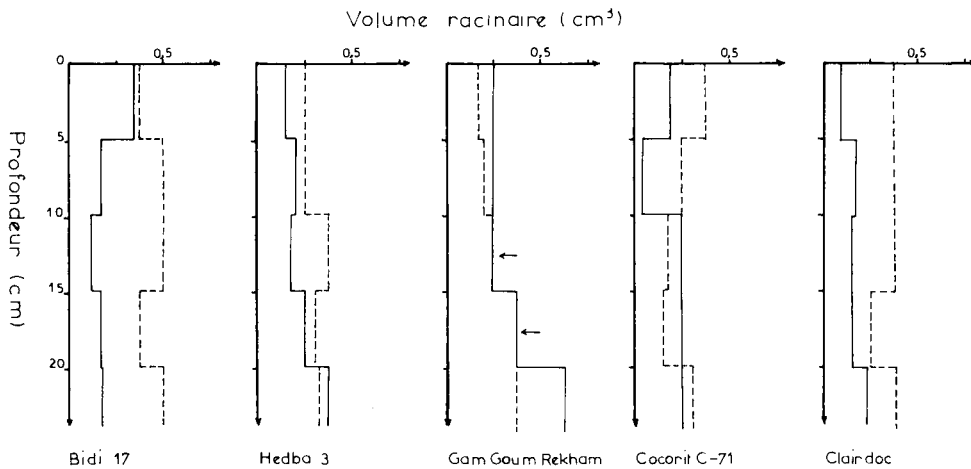


Fig 2. Profils de volume du système racinaire, des 5 géotypes étudiés à 3 j après le dernier arrosage. ●—● SDH; ●- - -● ADH



**Tableau IV.** Effets du déficit hydrique sur la teneur en eau de la dernière feuille (T, en % de la matière sèche) et sur le potentiel hydrique de la dernière feuille ( $\psi_f$ , en MPa).

Dates des mesures (en jours après le début du déficit hydrique)	Bidi 17		Hedba 3		Gam Goum Rekham		Cocorit C-71		Clairdoc		Moyenne	
	T	$\psi_f$	T	$\psi_f$	T	$\psi_f$	T	$\psi_f$	T	$\psi_f$	T	$\psi_f$
3 jours	557,2	-0,40	490,2	-0,50	603	-0,50	443,5	-0,55	608,6	-0,50	540,5	-0,49
9 jours	341,4	-1,15	296,9	-1,45	279,2	-1,25	297,9	-1,20	397,1	-0,90	322,5	-1,19
14 jours	226,0	-2,10	226,4	-1,90	239,8	-1,70	180,2	-2,00	345,5	-1,40	243,6	-1,82
17 jours	149,4	-2,80	161,0	-2,60	151,0	-3,05	144,0	-3,30	260,4	-2,20	173,2	-2,79
21 jours	82,7	-3,25	37,5	-3,00	17,4	-3,30	117,3	-3,60	360,1	-2,85	123,0	-3,20

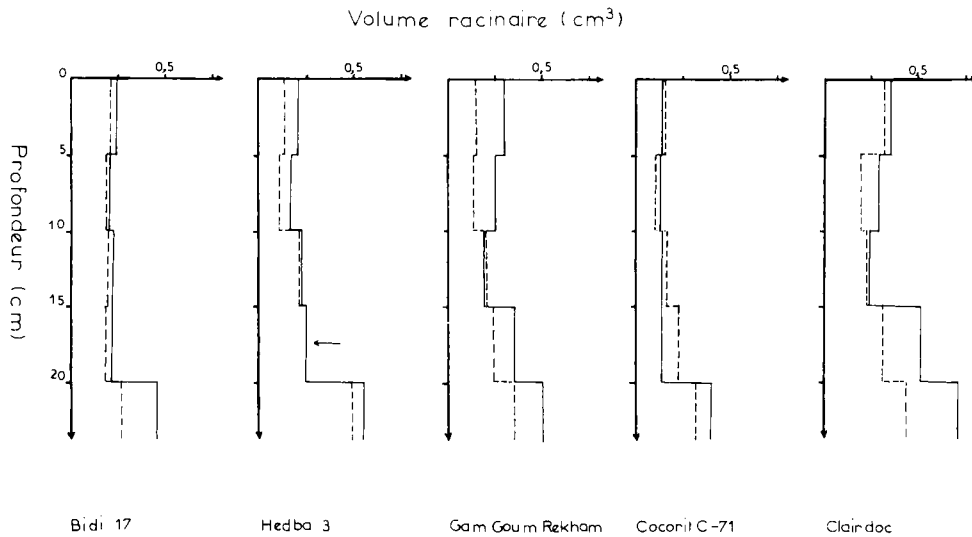


Fig 3. Profils de volume du système racinaire, des 5 génotypes étudiés, à 9 j après le dernier arrosage. ●—● SDH; ●-----● ADH

Les valeurs de  $i$  permettent de distinguer deux ensembles au sein des génotypes étudiés (tableau V) :

- les variétés Cocorit C-71 et Clairdoc maintiennent, jusqu'à la fin de l'expérience, un indice de tolérance élevé pour le caractère étudié.
- les populations d'origine algérienne (Bidi 17, Hedba 3 et Gam Goum Rekham) ont, au contraire, un indice de tolérance qui diminue rapidement à partir du 14<sup>e</sup> j pour atteindre des valeurs très faibles à la fin de l'expérience (comprises entre 0,31 et 0,35).

DISCUSSION

Caractères de l'enracinement

Les différents critères mesurés au cours de l'expérience permettent d'aborder l'étude des principaux caractères de l'enracinement tels que la rapidité d'installation du système racinaire, la densité, la finesse ainsi que le profil de répartition.

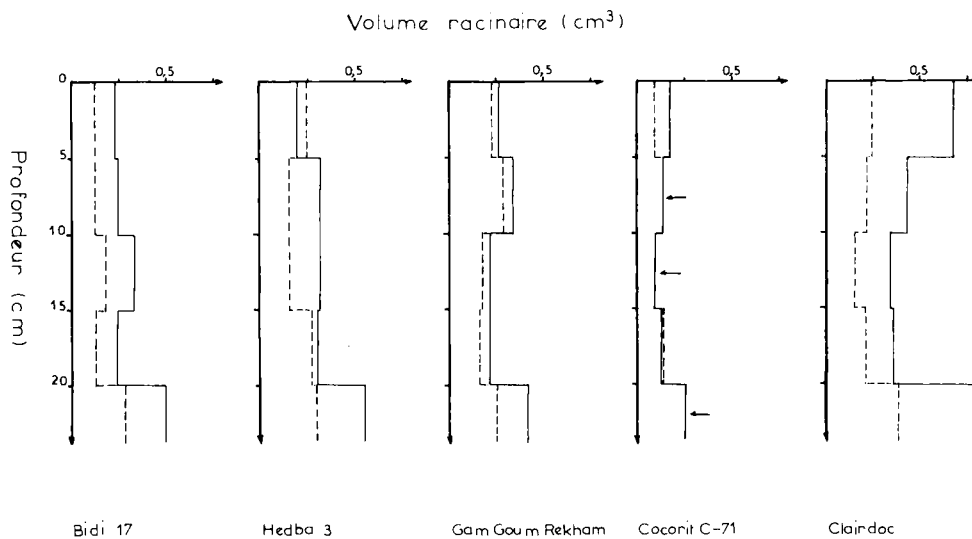
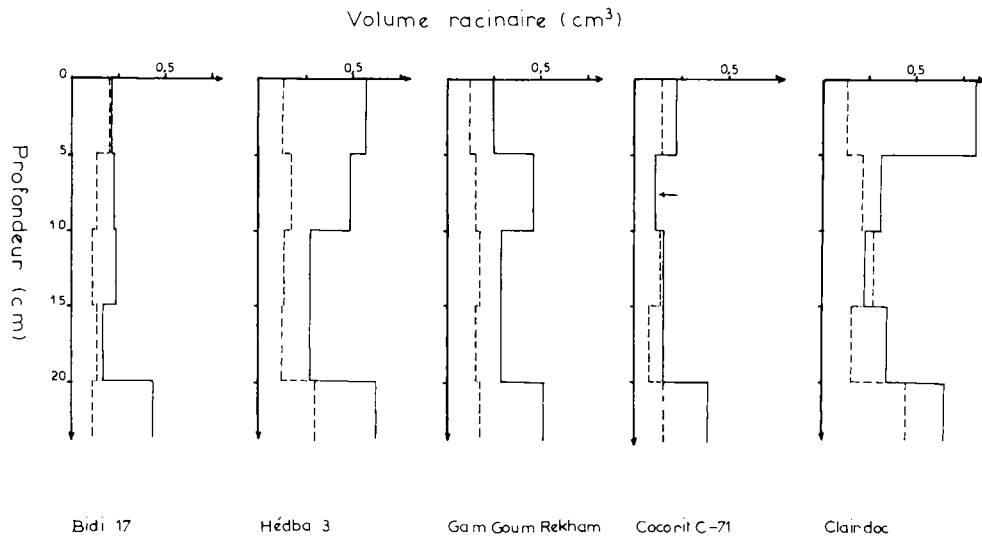


Fig 4. Profils de volume du système racinaire, des 5 génotypes étudiés, à 14 j après le dernier arrosage. ●—● SDH; ●-----● ADH



**Fig 5.** Profils de volume du système racinaire, des 5 géotypes étudiés, à 17 j après le dernier arrosage. ●—● SDH; ●- - -● ADH

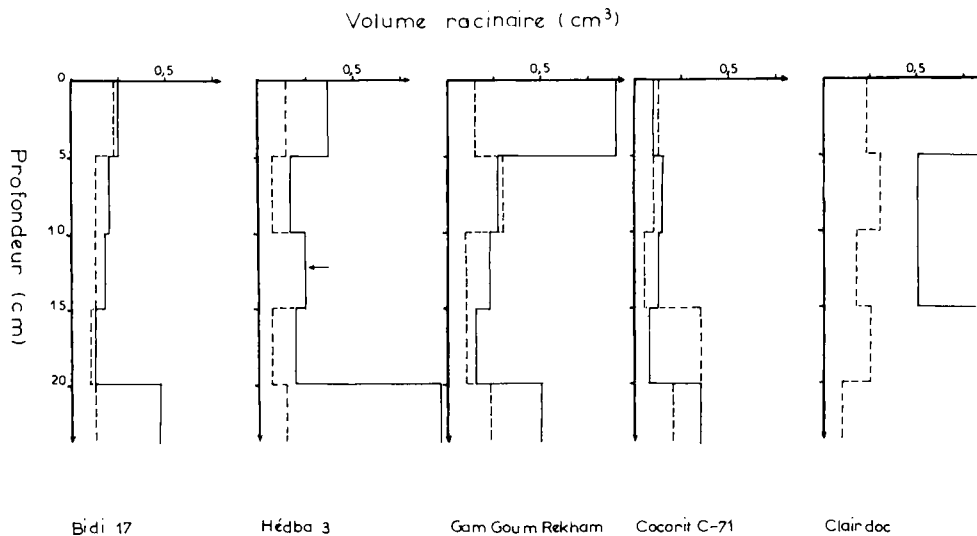
### Rapidité d'installation du système racinaire

Les variations du volume racinaire en fonction du temps, données par la fig 1, montrent que l'installation du système est très rapide chez Clairdoc (augmentation du volume voisin de 0,2 cm<sup>3</sup>/j), et au contraire très lente chez Gam Goum Rekham et surtout Cocorit C-71.

### Densité d'enracinement

L'étude a été menée sur des volumes de sol réduits et constants (6,9 dm<sup>3</sup> environ), fixant des li-

mites à l'exploration du sol par les racines. Les mesures de volume et de masse racinaires donnent donc une certaine idée de la densité de l'enracinement; le tableau VI indique les valeurs de densité obtenues au 21<sup>e</sup> j pour les différents géotypes, et leur classement pour ce caractère : on trouve en premier lieu la variété Clairdoc, puis les populations algériennes (Gam Goum Rekham, Hedba 3 et Bidi 17) et enfin la variété Cocorit C-71. La densité d'enracinement est fortement affectée par le déficit hydrique, et ce d'autant plus que cette densité est élevée en conditions d'alimentation hydrique normale (non



**Fig 6.** Profils de volume du système racinaire, des 5 géotypes étudiés à 21 j après le dernier arrosage. ●—● SDH; ●- - -● ADH

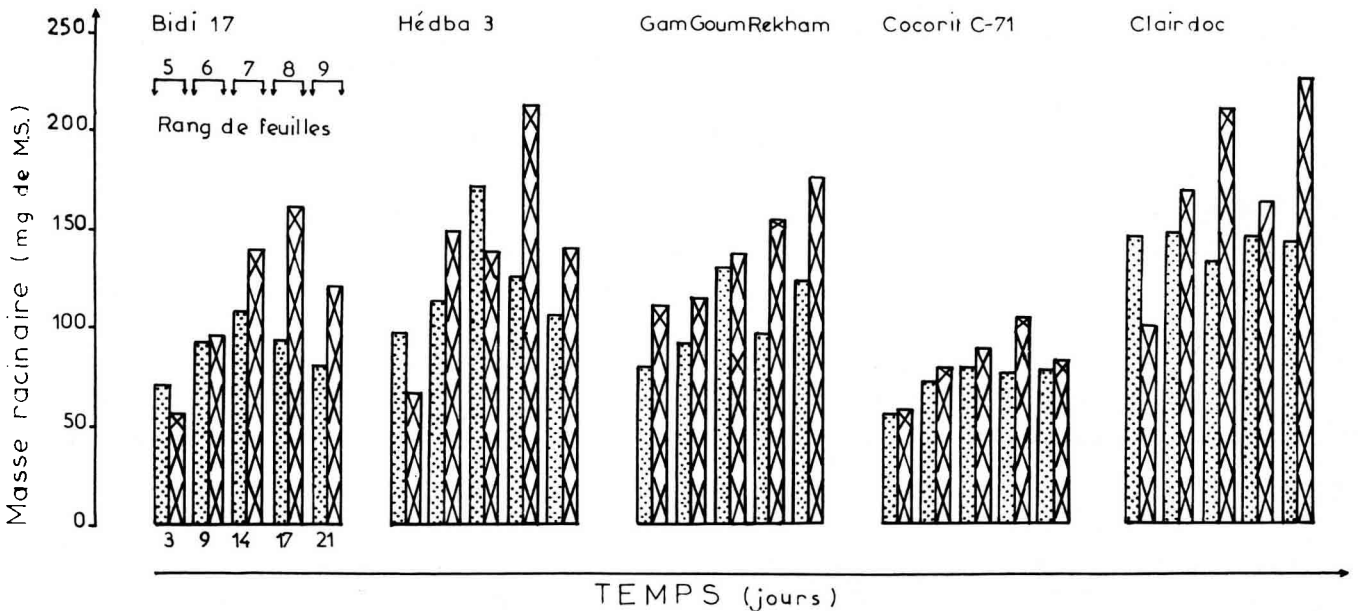


Fig 7. Diagramme de la masse de matière sèche racinaire des génotypes étudiés à 3, 9, 14, 17 et 21 j après le dernier arrosage.

SDH ; ADH

limitante). Les réductions du volume et de la masse de matière sèche racinaires reflètent l'inhibition de croissance due au déficit; la mesure du volume racinaire tient compte quant à elle de

l'état de turgescence des tissus racinaires, et la réduction du volume traduit non seulement une réduction de croissance, mais aussi une diminution du diamètre liée à une «contraction» et à une perte de turgescence des racines, observée par exemple sur coton par Huck *et al* (1970) et sur betterave sucrière par Wendell et Davis (1973).

Cette contraction et cette perte de turgescence auraient alors pour effets induits (Cruiziat, 1974) :

- une contribution très importante des racines aux pertes en eau de la plante;
- une réduction de la perméabilité à l'eau des tissus racinaires, entraînant une réduction de l'absorption;
- une réduction des surfaces de contact sol-racine et une augmentation concomitante des résistances sol-plante au transfert de l'eau.

Toutefois, les différences de volume et de masse de matière sèche racinaires observées à la fin de l'expérience (21<sup>e</sup> j) entre les 2 traitements SDH et ADH (tableau VII) sont plus faibles chez les génotypes ayant un système racinaire peu important (Cocorit C-71, populations algériennes).

**Finesse de l'enracinement**

Nous ne disposons pas ici d'éléments permettant une évaluation précise de la finesse de l'enracinement : celle-ci est toutefois liée à la popu-

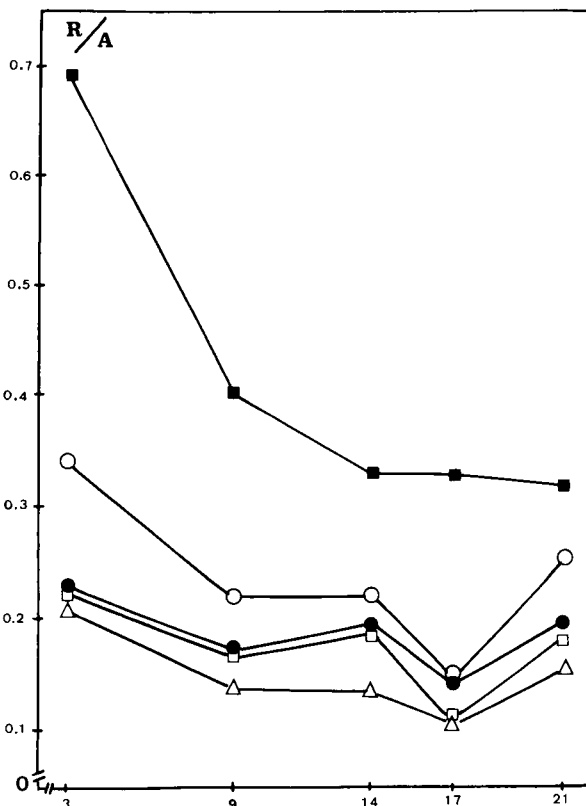


Fig 8. Évolution du rapport de la matière sèche racinaire à la matière sèche aérienne (R/A) pour le traitement ADH en fonction du temps chez les 5 génotypes (■ : Clairdoc, O : Hedba 3, ● : Bidi 17, □ : Gam Goum Rekham, Δ : Cocorit C-71).

**Tableau V.** Indice de tolérance à la sécheresse exprimé par le rapport  $S_{ADH} / S_{SDH}$  ( $S_{ADH}$  : surface de la dernière feuille dans le traitement ADH;  $S_{SDH}$  : surface de la dernière feuille dans le cas du traitement SDH).

Géotypes	Bidi 17	Hedba 3	Gam Goum Rekham	Cocorit C-71	Clairdoc
<i>Dates des mesures</i>					
3 jours	0,89	1,08	0,75	0,96	1,09
9 jours	0,79	0,71	0,42	0,72	0,62
14 jours	0,64	1,00	0,94	0,68	0,59
17 jours	0,45	0,49	0,38	0,53	0,56
21 jours	0,34	0,35	0,31	0,50	0,48

**Tableau VI.** Classement des géotypes étudiés pour leur densité racinaire, en alimentation hydrique normale (traitement SDH), en fin d'expérience. Classement : Clairdoc > Gam Goum Rekham > Hedba 3 > Bidi 17 > Cocorit C-71.

Géotypes	Densité	
	Volume racinaire en $\text{cm}^3$ par $\text{cm}^3$ de sol ( $\times 10^{-5}$ )	Masse de matière sèche en g par $\text{cm}^3$ de sol ( $\times 10^{-7}$ )
Bidi 17	17,75	174
Hedba 3	29,00	203
Gam Goum Rekham	29,71	253
Cocorit C-71	11,60	120
Clairdoc	60,14	328

**Tableau VII.** Différences de volume et de masse de matière sèche racinaires observées à la fin de l'expérience (21<sup>e</sup> j) entre les deux traitements (ADH et SDH).

Géotypes	Volume de racines (en $\text{cm}^3$ )	Masse de matière sèche racinaire ( $\times 10^{-3}$ g)
Bidi 17	0,52	39,9
Hedba 3	1,30	34,6
Gam Goum Rekham	1,17	52,1
Cocorit C-71	- 0,02	04,7
Clairdoc	3,10	84,5

lation de racines d'ordre supérieur à 1, et le rapport de la masse ( $M$ ) ou volume ( $V$ ) des racines au nombre de racines primaires ( $N$ ) rend donc possible une appréciation de ce caractère. En cas d'alimentation hydrique normale, le classement des géotypes est le suivant (tableaux VIII et IX) :

Clairdoc > Gam Goum Rekham et Hedba 3 >  
Bidi 17 > Cocorit C-71

Le déficit hydrique a toutefois un effet différent sur les rapports  $M/N$  et  $V/N$  :

- les valeurs du 1<sup>er</sup> rapport sont augmentées par le déficit : en d'autres termes, le déficit a un effet moindre sur la masse racinaire totale que sur le nombre de racines primaires;
- les valeurs du 2<sup>e</sup> rapport sont d'abord augmentées par le déficit, puis rapidement réduites (à partir du 9<sup>e</sup> j pour Bidi 17 Gam Goum Rekham et

Tableau VIII. Rapport de la matière sèche racinaire au nombre de racines primaires M/N.

Dates des mesures (après le début du déficit hydrique)	Bidi 17		Hedba 3		Gam Goum Rekham		Cocorit C-71		Clairdoc		Moyenne	
	ADH	SDH	ADH	SDH	ADH	SDH	ADH	SDH	ADH	SDH	ADH	SDH
3 jours	7,7	6,5	10,7	7,4	9,3	9,6	4,6	4,8	14,5	10,5	9,4	7,8
9 jours	8,1	7,2	12,5	11,3	10,7	9,8	6,7	7,1	12,2	12,5	10,1	9,6
14 jours	8,8	10,6	15,6	12,3	13,7	11,7	7,4	8,4	12,3	14,6	11,6	11,5
17 jours	9,6	9,4	11,7	13,1	11,1	12,6	7,9	9,3	13,5	12,1	10,7	11,3
21 jours	8,9	7,5	11,7	10,8	14,4	12,0	7,8	7,2	20,3	13,3	12,6	10,2

Tableau IX. Rapport du volume racinaire au nombre de racines du premier ordre V/N.

Dates des mesures (après le début du déficit hydrique)	Bidi 17		Hedba 3		Gam Goum Rekham		Cocorit C-71		Clairdoc		Moyenne	
	ADH	SDH	ADH	SDH	ADH	SDH	ADH	SDH	ADH	SDH	ADH	SDH
3 jours	0,25	0,12	0,17	0,13	0,16	0,15	0,10	0,08	0,17	0,08	0,17	0,11
9 jours	0,09	0,10	0,13	0,12	0,13	0,14	0,09	0,08	0,12	0,16	0,11	0,12
14 jours	0,07	0,12	0,13	0,15	0,12	0,12	0,06	0,07	0,12	0,18	0,10	0,13
17 jours	0,07	0,07	0,08	0,13	0,09	0,15	0,06	0,09	0,11	0,17	0,08	0,12
21 jours	0,08	0,08	0,08	0,15	0,10	0,14	0,08	0,07	0,15	0,24	0,10	0,14

Clairdoc, et à partir du 14<sup>e</sup> j pour Hedba 3 et Cocorit C-71. Chez Gam Goum Rekham et Clairdoc les valeurs de ce rapport augmentent de nouveau au 21<sup>e</sup> j).

Le déficit a un effet plus net sur le volume racinaire que sur le nombre de racines primaires. Ce résultat confirme l'importance du phénomène de «contraction» du système racinaire décrit plus haut et de ses conséquences (contribution importante des racines aux pertes en eau, réduction de la perméabilité des tissus racinaires à l'eau, augmentation des résistances sol-plante au transfert de l'eau).

### Profil d'enracinement

La profondeur d'enracinement peut être appréciée par la longueur de l'axe racinaire principal. Or, comme nous l'avons vu, il n'existe pas de différences génotypiques notables pour ce caractère, d'où la nécessité de vérifier ce point dans d'autres conditions ne limitant pas la progression verticale de l'axe principal.

Des différences génotypiques importantes, par contre, peuvent être observées en ce qui concerne l'enracinement superficiel (volume de racines dans la couche du sol 0-5 cm); le classement des géotypes, identique pour les deux traitements, est le suivant :

Clairdoc > Gam Goum Rekham Hedba 3 >  
Bidi 17 > Cocorit C-71

Dans cette expérimentation, en alimentation hydrique normale, une corrélation peut être observée entre l'enracinement superficiel et le volume racinaire global.

Toutefois, le déficit hydrique affecte plus fortement l'enracinement superficiel (fig 2, 3, 4, 5 et 6).

### **Relations entre les caractères d'enracinement et certaines caractéristiques des parties aériennes**

Le rapport,  $\frac{R \text{ (matière sèche racinaire)}}{A \text{ (matière sèche aérienne)}}$ , très élevé

au début de l'essai (période d'installation de la plante), décroît progressivement au cours du cycle de développement.

La valeur de ce paramètre renseigne :

– d'une part, sur les conditions d'alimentation en eau de la plante (rapport des surfaces absorbantes aux surfaces transpirantes);

– d'autre part, sur la constitution d'un «réservoir racinaire» plus ou moins important (Cruziat, 1974).

Les valeurs de ce rapport permettent de classer les géotypes dans l'ordre suivant (fig 8) :

Clairdoc > Hedba 3 > Bidi 17  
et Gam Goum Rekham > Cocorit C-71

Le déficit hydrique réduit fortement les valeurs du rapport *R/A* des premières mesures aux dernières.

Les valeurs de volume, de masse de matière sèche racinaire et du rapport *R/A* montrent qu'il n'existe pas de relations simples entre les caractéristiques du système racinaire et la taille de la plante (tab I). En effet, si la variété demi-naine Cocorit C-71 a le système racinaire le moins volumineux, la variété Clairdoc, de taille moyenne, a un système racinaire plus développé que les populations algériennes, à paille pourtant plus haute.

Ces résultats rejoignent ceux de Lupton et Bingham (1970), et amènent à conclure à l'absence de liaison directe entre gènes de nanisme et développement du système racinaire.

Les variations, au cours de l'essai, de la surface de la dernière feuille développée permettent d'apprécier les conséquences du déficit hydrique sur la croissance végétative (tableau V) : les populations d'origine algérienne (Bidi 17, Hedba 3 et Gam Goum Rekham) réagissent au déficit hydrique par une réduction brutale de la croissance de leur limbe foliaire.

### **État de l'eau dans la plante**

Jusqu'au 17<sup>e</sup> j, une relation constante se maintient entre teneur en eau des feuilles et potentiel hydrique foliaire, et le classement des géotypes est similaire à celui observé pour d'autres critères étudiés (Clairdoc > Gam Goum Rekham et Hedba 3 > Bidi 17 > Cocorit C-71). Le 5<sup>e</sup> prélèvement (21<sup>e</sup> j) révèle toutefois des teneurs en eau beaucoup plus faibles chez les populations algériennes que chez les variétés Clairdoc et Cocorit C-71. Des expérimentations complémentaires (comportant des mesures d'extraction de l'eau du sol et des mesures d'évolution de teneur en eau dans les différents organes) sont ici nécessaires pour vérifier ce fait et pour chercher, le cas échéant, à comprendre sa signification physiologique.

Pour l'essentiel, les résultats de cette étude font penser à la distinction faite par Passioura

Tableau X. Synthèse des conclusions.

<i>Critère</i>	<i>Classement des génotypes</i>	<i>Sensibilité du critère au déficit hydrique</i>	<i>Observations</i>
<i>Nombre de racines primaires</i>	Clairdoc > Bidi 17 > Gam Goum Rekham > Hedba 3 > Cocorit C-71	Critère fortement affecté par le déficit (-40% en moyenne). Réduction plus rapide du nombre de racines chez Cocorit C-71 et Clairdoc.	Cocorit C-71, malgré une aptitude au tallage élevée, a un nombre de racines significativement inférieur.
<i>Longueur de l'axe principal</i>	Pas de différences significatives entre génotypes.	Critère peu affecté par le déficit hydrique.	Résultat pouvant être lié aux conditions expérimentales (profondeur insuffisante des vases de culture).
<i>Volume et masse de matière sèche racinaires</i>	Clairdoc > Gam Goum Rekham et Hedba 3 > Bidi 17 > Cocorit C-71	Critère fortement affecté par le déficit (-48% et -30% en moyenne respectivement pour le volume et la masse).	Les génotypes à volume d'enracinement élevé sont les plus affectés : il n'y a plus de différences significatives entre génotypes après 21 j de déficit hydrique.
<i>Rapidité d'installation du système racinaire</i>	Clairdoc > Hedba 3 > Bidi 17 > Gam Goum Rekham > Cocorit C-71		
<i>Finesse d'enracinement</i>	Clairdoc > Gam Goum Rekham et Hedba 3 > Bidi 17 > Cocorit C-71		
<i>R</i>	Clairdoc > Hedba 3 > Bidi 17 > Gam Goum Rekham > Cocorit C-71	Critère fortement affecté par le déficit hydrique (-38% en moyenne).	La masse racinaire est plus affectée que la masse aérienne par le déficit hydrique. Il n'existe pas de relation directe entre la hauteur de paille et la masse racinaire. Les génotypes à rapport R/A élevé sont plus affectés.
<i>A</i>			
<i>Teneur en eau de la dernière feuille</i>	Classement au 17 <sup>e</sup> jour : Clairdoc > Gam Goum Rekham et Hedba 3 > Bidi 17 > Cocorit C-71		Les variétés connues tolérantes à la sécheresse présentent des teneurs en eau des tissus très faibles (inférieures à 100% par rapport à la matière sèche en fin de l'essai).
<i>Surface de la dernière feuille développée</i>		Critère peu affecté chez Clairdoc et Cocorit C-71, très affecté chez Bidi 17, Hedba 3 et Gam Goum Rekham.	La réduction de la surface transpirante n'a pas été accompagnée par une augmentation de la teneur en eau des tissus.
<i>Potentiel hydrique foliaire</i>		Importantes variations génotypiques (comprises entre -2,85 et 3,6 MPa).	Non-concordance entre potentiel hydrique foliaire et teneur en eau des tissus.



(1982) entre les modes de résistance «économique» et «prodigue» :

– le premier mode se traduit en cas de sécheresse par une réduction de la consommation d'eau par les plantes, c'est le cas des variétés algériennes;

— le deuxième mode consiste, au contraire, en la capacité qu'ont les plantes de maintenir leur évapotranspiration, par une extraction plus efficace de l'eau du sol, cas de Clairdoc.

Si la sécheresse est durable le mode «économique» permettrait le mieux d'aboutir à la production de grains. En cas de sécheresse temporaire le mode «prodigue» permettrait d'espérer les meilleurs rendements.

## CONCLUSION

L'étude de divers critères de l'enracinement montre qu'il existe une grande variabilité à l'intérieur de l'espèce blé dur. Le classement obtenu permet de distinguer nettement 3 types parmi les génotypes étudiés (voir tableau X) :

– la variété Clairdoc se caractérise par un nombre de racines élevé et par un volume et une masse racinaires importants,

– la variété Cocorit C-71 présente au contraire un nombre de racines faible et un volume et une masse racinaires faibles,

– les populations d'origine algérienne (Gam Goum Rekham, Bidi 17 et Hedba 3) occupent dans le classement une place intermédiaire.

Diverses études ont montré que les caractères d'enracinement sont liés chez le blé :

– à la précocité : l'existence d'une corrélation inverse entre précocité et profondeur d'enracinement a été mise en évidence sur le blé tendre de printemps par Derera *et al* (1969),

– à la présence de gènes de nanisme (Subbiah *et al*, 1968; Hurd, 1974; Bagga *et al*, 1970).

Les résultats acquis au cours de cette expérimentation, bien que partiels quant à l'ensemble des caractères d'enracinement (et ceci compte tenu de la technique expérimentale retenue), montrent que la variété Cocorit C-71 (variété demi-naine, précoce) comporte un système racinaire réduit, comparé à celui des autres génotypes : la variété Clairdoc, plus courte que les populations algériennes et de précocité équivalente, présente pourtant un système racinaire plus développé : l'importance du système racinaire de cette variété pourrait toutefois s'expli-

quer par le fait qu'elle est issue d'un croisement interspécifique blé dur x blé tendre : elle aurait pu ainsi hériter de son parent blé tendre une aptitude au tallage élevée (tableau I), et des racines de tallage nombreuses et bien développées.

Le faible enracinement de la variété Cocorit C-71 pourrait en partie expliquer la sensibilité de ce génotype au déficit hydrique, sensibilité confirmée par les paramètres mesurés au niveau des parties aériennes (croissance du limbe, potentiel hydrique foliaire). Le système racinaire très développé de la variété Clairdoc ne lui confère par contre aucun avantage du point de vue de l'adaptation à la sécheresse, vis-à-vis des populations algériennes : l'explication doit être recherchée au niveau des autres mécanismes d'adaptation morphologiques ou physiologiques; on connaît en particulier l'aptitude, en cas de déficit hydrique, des populations de blé dur d'Afrique du Nord, bien adaptées à la sécheresse :

– à accumuler des quantités importantes de proline au niveau des limbes foliaires (Monneveux et Nemmar, 1986) et à réguler ainsi plus efficacement leur pression osmotique interne;

– à maintenir le fonctionnement de l'appareil photochimique de leurs chloroplastes (mesuré par l'activité d'extinction de la fluorescence chlorophyllienne) et à sauvegarder l'intégrité des processus photosynthétiques (Havaux *et al*, 1988).

Les résultats obtenus au cours de cette étude confirment donc une fois de plus la nécessité d'aborder la question de l'adaptation à la sécheresse par une étude d'ensemble des mécanismes intervenant dans l'évitement, la tolérance et la résistance au déficit hydrique.

## RÉFÉRENCES

- Bagga AK, Ruwali KN, Asana RD (1970) Comparison of responses of some indian and semi-dwarf mexican wheats to unirrigated cultivation. *Indian J Agric Sci* 40, 421-427
- Baldy C (1973) Progrès récents concernant l'étude du système racinaire du blé (*Triticum* sp). *Ann Agron* 24, 241-276
- Black AL (1970) Adventitious roots, tillers and grain yields of spring wheat as influenced by N-P fertilization. *Agron J* 62, 32-36
- Böhm W (1974) Minirhizotrons for root observations under field conditions. *Z Acker Pflanzenbau* 140, 282-287
- Brown SC, Keatinge JDH, Gregory PJ, Cooper PJM (1987) Effects of fertilizer, variety and location on barley production under rainfed conditions in North-

- ern Syria. I. Root and shoot growth. *Field Crops Res* 16, 53-66
- Bruns HA, Croy LI (1985) Root volume and root dry weight measuring system for wheat cultivars. *Cereal Res Commun* 13, 177-183
- Bur P, Morard P, Berducou J (1975) Étude morphologique du système racinaire du sorgho (*Sorghum dochna* F). Sa structure, son développement. *Bull Soc d'Hist Nat de Toulouse* 11, 74-81
- Callot G (1984) Structure pédologique et fonctionnement du sol en relation avec la production végétale. Analyse au niveau parcellaire. Extraits de *Sci Sol Bulletin de l'AFES* n° 2, 167-181
- Cholick FA, Welsh JR, Vernon Cole C (1977) Rooting patterns of semi-dwarf and tall winter wheat cultivars under dryland field conditions. *Crop Sci* 17, 637-640
- Chopart JL (1984) Développement racinaire de quelques espèces annuelles cultivées en Afrique de l'Ouest et résistance à la sécheresse. Colloque : *La sécheresse en zone intertropicale*, CIRAD, Paris-France, 145-154
- Cooper PJM, Gregory PJ, Keatinge JDG, Brown SC (1987) Effects of fertilizer, variety and location on barley production under rainfed conditions in Northern Syria. II. Soil water dynamics and crop water use. *Field Crop Res* 16, 67-84
- Cruziat P (1974) Détermination des pertes en eau subies par les différents organes d'une plante soumise au dessèchement. *Ann Agron* 25, 539-554
- Davydov SE (1974) The development of characters and properties in durum wheat hybrids under different cultivation conditions. *Tr VNLL Zern Kh-Va* 6, 186-222
- Derera NF, Marshall DR, Balaam LN (1969) Genetic variability in root development in relation to drought tolerance in spring wheats. *Expl Agric* 5, 327-337
- Fischer RA (1981) Optimizing the use of water and nitrogen through the breeding of crops. *Plant Soil* 58, 249-278
- Fouere A, Picard D (1988) Pour observer la croissance des racines : le rhizoscope. *Perspect Agric* (INRA) France, 122, 23-23
- Gamzikova O, Savitskaya VA (1979) On cold hardness and drought resistance of durum wheat. *Siber Vest Sel'sk-Khoz Nauki* 54, 18-22
- Grignac P (1987) Tolérance au déficit hydrique et aux hautes températures de cultivars de blé. ATP écophysologie du blé. Rapport intermédiaire campagne 1985, INRA, 279-289
- Havaux M, Ernez M, Lannoye R (1988) Sélection des variétés de blé dur (*Triticum durum* Desf) et de blé tendre (*Triticum aestivum* L) adaptées à la sécheresse par la mesure de l'extinction de la chlorophylle *in vivo*. *Agronomie* 8, 193-199
- Huck MG, Klepper B, Taylor MM (1970) Diurnal variation in root diameter. *Plant Physiol* 45, 529-530
- Hurd EA (1968) Growth of roots of seven varieties of spring wheat at high and low moisture levels. *Agron J* 60, 201-205
- Hurd EA (1975) Phenotype and drought tolerance in wheat. *Agric Météorol* 14, 39-55
- Jaradat A, Duwayri M (1981) Effect of different moisture deficits on durum wheat seed germination and seedling growth. *Cereal Res Commun* (AUB) 9, 55-62
- Lupton FGH, Bingham J (1970) *Annual Report, Plant Breed Inst*, Cambridge, England, N° 34, p 37
- Lupton FGH, Olivier RH, Ellis FB, Barnes BT, Howse KR, Welbank PJ, Taylor PJ (1974) Root and shoot growth of semi-dwarf and taller winter wheat. *Ann Appl Biol* 17, 129-144
- Maertens C, Clauzel Y (1982) Premières observations sur l'utilisation de l'endoscopie dans l'étude de l'enracinement *in situ* de plantes cultivées (*Sorghum vulgare* et *Lolium multiflorum*). *Agronomie* 2, 677-680
- Masse J, Remy JC, Mary B, Crosson P (1988) Fonctionnement racinaire : l'utilisation du marquage isotopique des nitrates. *Perspec Agric* (ITCF-INRA), France 122, 29-33
- Mc Gowan M (1974) Depths of water extraction by roots. Application to soil-water balance studies. In: *Isotope and radiation techniques in soil physics and irrigation studies*. IAEA, 1973, Vienna : 435-445
- Monneveux P, Nemmar M (1986) Contribution à l'étude de la résistance à la sécheresse chez le blé tendre (*Triticum aestivum* L) et chez le blé dur (*Triticum durum* Desf) : étude de l'accumulation de la proline au cours du cycle de développement. *Agronomie* 6, 583-590
- Musick GJ, Fairchild ML, Fergazon VL, Zuber MS (1965) A method of measuring root volume in corn (*Zea mays* L). *Crop Sci* 5, 601-602
- O'Brien L (1979) Genetic variability of root growth in wheat (*Triticum aestivum* L). *Aust J Agric Res* 30, 587-595
- Passioura JB (1982) Water in the soil - plant - atmosphere continuum. In: *Encyclopedia of plant physiology new series*, vol 12B, 5-33
- Pepe JF, Welsh HR (1979) Soil water depletion patterns under dryland field conditions of closely related height lines of winter wheat. *Crop Sci* 19, 677-680
- Richards RA, Passioura JB (1981) Seminal root morphology and water use of wheat. II. Genetic variation. *Crop Sci* 21, 253-255
- Robertson BM, Waines JG, Gill BS (1979) Genetic variability for seedling root numbers in wild and domesticated wheats. *Crop Sci* 19, 843-847
- Schuurman JJ, Goedewaagen MAJ (1971) *Methods for the examination of root systems and roots*. Wageningen, Pudoc 2nd ed, 86 pp
- Sharma RB, Ghildyal BP (1977) Soil water-roots relations in wheat : water extraction rate of wheat roots that developed under dry and moist conditions. *Agron J* 69, 231-233

- Subbiah BV, Katyal JC, Narasimham RL, Dakshinamurti C (1968) Preliminary investigation on root distributions of high yielding wheat varieties. *Inst J Appl Radiat Isot* 19, 385-390
- Tardieu F (1988) Cartographie *in situ* du système racinaire. *Perspect Agric*, INRA-France, 122, 19-22
- Truong B (1977) Utilisation de traceurs radioactifs pour l'étude de l'enracinement du riz pluvial en Côte d'Ivoire. Rapport AIEA, N° 1 205, 24 pp
- Truong B, Beunard P (1978) Étude de la croissance racinaire de six variétés de riz pluvial en culture aéronomique. *Agron Trop* 33, 231-236
- Wendell CJ, Davis RG (1973) Sugar beet response to irrigation as measured with growth sensors. *Agron J* 65, 789-794