



HAL
open science

Croissance racinaire du maïs (*Zea mays* L.) sous déficience en phosphore. Etude expérimentale et modélisation

Alain Mollier

► **To cite this version:**

Alain Mollier. Croissance racinaire du maïs (*Zea mays* L.) sous déficience en phosphore. Etude expérimentale et modélisation. Sciences du Vivant [q-bio]. Université Paris Sud - Paris 11, 1999. Français. NNT: . tel-02840596

HAL Id: tel-02840596

<https://hal.inrae.fr/tel-02840596>

Submitted on 7 Jun 2020

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

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

ORSAY

N° D'ORDRE : 5684

Académie de PARIS
Université Paris-Sud
U.F.R. Scientifique d'Orsay

INRA-BORDEAUX
Unité d'Agronomie

Thèse

présentée

Pour obtenir

Le GRADE de DOCTEUR EN SCIENCES

de L'UNIVERSITE PARIS XI ORSAY

par

Alain Mollier

Croissance racinaire du maïs (*Zea mays* L.)

sous déficience en phosphore.

Etude expérimentale et modélisation

Soutenue le 25 février 1999 devant la Commission d'examen
composée de

B. SAUGIER	Professeur à l'Université Paris XI	Président
F. TARDIEU	Directeur de Recherche INRA Montpellier	Rapporteur
E. GARNIER	Chargé de Recherche CNRS Montpellier	Rapporteur
B. JAILLARD	Directeur de Recherche INRA Montpellier	Examineur
L. PAGES	Directeur de Recherche INRA Avignon	Examineur
S. PELLERIN	Directeur de Recherche INRA Bordeaux	Directeur de Thèse

Remerciements

Avant de présenter mon travail de thèse, je voudrais remercier ici tous ceux qui, sous diverses formes, y ont contribué.

Mon travail s'est déroulé à l'Unité d'Agronomie de l'INRA de Bordeaux, dirigée par MM. CHASSIN et GAUDILLERE. Je tiens à les remercier de m'avoir accueilli.

Ma thèse a été réalisée au sein de l'équipe de Nutrition minérale PK dirigée par Sylvain PELLERIN qui a encadré mon travail. Je tiens ici à lui exprimer ma profonde gratitude pour m'avoir guidé et largement soutenu tout au long de ces trois années de thèse. Mon travail a bénéficié de sa rigueur scientifique et de son esprit critique. Nous avons eu ensemble de nombreuses discussions très enrichissantes quant aux choix des stratégies et des protocoles à mettre en œuvre pour répondre au mieux à la problématique qui m'était posée.

Je remercie M. SAUGIER, président du jury, MM. TARDIEU et GARNIER rapporteurs, ainsi que MM. JAILLARD et PAGES examinateurs d'avoir accepté de participer à la commission d'examen de cette thèse. Je remercie également MM. REMY et TOURAINÉ de leur contribution aux comités de pilotage de ma thèse.

Je tiens à adresser également mes remerciements à M. D. PLENET pour ses nombreux conseils et sa participation à l'analyse de mes résultats. Il m'a également beaucoup appris sur la conduite d'une expérimentation au champ.

Ma reconnaissance s'adresse également à MM. A. SCHNEIDER, C. MOREL et Me. M. LINERES qui m'ont souvent conseillé et m'ont beaucoup appris sur la caractérisation de l'offre en phosphore du sol.

Pour la réalisation des expérimentations, j'ai bénéficié du concours de MM. JM ESVAN et E MARTIN. Je les remercie pour leur rigueur et leur organisation dans le travail accompli. Je remercie également toute "l'équipe serre", MM. C. BARBOT, G. BORDESSOULES, JC MOUNISSENS et S THUNOT pour leur aide et les bonnes astuces qu'ils m'ont appris pour résoudre les problèmes techniques lors des expérimentations en serre. Les expérimentations au champ se sont déroulées chez M BACHE dans les Landes, je le remercie pour son accueil chaleureux.

Je remercie ici tous les membres de l'Unité d'Agronomie de l'INRA de Bordeaux qui m'ont permis de travailler dans une bonne ambiance et qui m'ont fait partager leur expérience. Je remercie également tous les membres du LERMAVE pour leur compétence analytique et leur amabilité.

J'adresse mes encouragements pour la suite de leur travail à Sylvie ETCHEBEST avec qui j'ai eu plaisir à travailler, à Jolanda BOISSON et à Armel GUIVARCH.

Je veux adresser ici une pensée toute particulière à mes parents et à toute ma famille qui m'ont témoigné leur soutien moral et m'ont toujours encouragé pendant toute la durée de ce travail.

Enfin, j'ai une tendre pensée pour LOÏC et VERONIQUE qui ont accepté de faire de nombreuses concessions pour que je puisse mener à bien mon travail. Je leur dédie cette thèse.

Table des matières

I	INTRODUCTION GENERALE	7
I.1	CONTEXTE GENERAL ET MOTIVATIONS	9
I.2	MODELES DE PRELEVEMENT DES IONS PHOSPHATES DU SOL PAR LES RACINES	13
I.2.1	EQUATIONS DE BASE DES MODELES	13
I.2.2	INTERETS ET LIMITES	17
I.3	CHOIX D'UN OBJECTIF DE TRAVAIL	18
II	SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE ET CHOIX D'UNE PROBLEMATIQUE	19
II.1	RAPPELS SUR LA MORPHOLOGIE RACINAIRE DU MAÏS : NOMENCLATURE, PROCESSUS DE CONSTRUCTION DE L'ARBORESCENCE RACINAIRE ET PRINCIPAUX EFFETS ENVIRONNEMENTAUX.	21
II.2	EFFET D'UNE DEFICIENCE EN P SUR LA CROISSANCE RACINAIRE	25
II.3	MODELE DE MISE EN PLACE DU SYSTEME RACINAIRE : CLASSIFICATION DES MODELES EXISTANTS, ANALYSE CRITIQUE ET PERSPECTIVES.	29
II.4	CONCLUSION DE L'ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE ET CHOIX D'UNE PROBLEMATIQUE	32
III	ETUDE EXPERIMENTALE DE L'EFFET DU PHOSPHORE SUR LA MORPHOLOGIE RACINAIRE DU MAÏS	35
III.1	ETUDE AU CHAMP DE L'EFFET DE DIFFERENTS NIVEAUX DE DISPONIBILITE EN PHOSPHORE SUR LA MORPHOGENESE RACINAIRE	37
III.1.1	DISPOSITIF ET VARIABLES MESUREES	37
III.1.2	RESULTATS	49
III.1.2.1	Quantité de P prélevée et statut phosphaté des plantes	49
III.1.2.2	Mise en place de la surface foliaire	53
III.1.2.3	Production de biomasse aérienne et racinaire	57
III.1.2.4	Absorption du rayonnement et conversion en biomasse	59
III.1.2.5	Morphologie du système racinaire	59
III.1.3	CONCLUSIONS	67
III.2	ETUDE EN HYDROPONIE DE L'EFFET D'UN SEVRAGE EN PHOSPHORE SUR LA MORPHOLOGIE RACINAIRE DU MAÏS	69
III.2.1	DISPOSITIF EXPERIMENTAL ET VARIABLES MESUREES	69

III.2.2	RESULTATS	81
III.2.2.1	Quantité de P prélevée et statut P des plantes	81
III.2.2.2	Mise en place de la surface foliaire	81
III.2.2.3	Production de biomasse, répartition entre les parties aériennes et le système racinaire et teneurs en sucres solubles dans les apex.	85
III.2.2.4	Relation entre le PARa cumulé et la production de matière sèche.	87
III.2.2.5	Morphogenèse du système racinaire sous carence en P	91
III.2.3	CONCLUSIONS	105
III.3	SYNTHESE ET DISCUSSION : PROPOSITION D'UN SCHEMA GENERAL D'INTERPRETATION	106
IV	MODELISATION	113
IV.1	OBJECTIFS	115
IV.2	PRESENTATION DU MODELE	115
IV.2.1	DETERMINATION DE L'OFFRE EN BIOMASSE ET REPARTITION ENTRE LES PARTIES AERIENNES ET RACINAIRES	115
IV.2.2	DEMANDE DES RACINES ET REALISATION DE LEUR CROISSANCE	117
IV.3	EVALUATION DU MODULE DE PREDICTION DE LA MORPHOLOGIE RACINAIRE EN FONCTION DE LA BIOMASSE ALLOUEE AUX RACINES SOUS CONTRAINTE EN P	121
IV.3.1	ACQUISITION D'UN JEU DE DONNEES TEST : CULTURE DE PLANTS DE MAÏS EN HYDROPONIE A TROIS NIVEAUX DE DISPONIBILITE EN P	121
IV.3.1.1	Dispositif expérimental et variables mesurées	121
IV.3.1.2	Résultats	129
IV.3.1.3	Conclusions	149
IV.3.2	ANALYSE DES SIMULATIONS ET CONFRONTATION AVEC LES OBSERVATIONS	153
IV.3.3	CONCLUSIONS	160
V	CONCLUSIONS GENERALES ET PERSPECTIVES	161
	REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	165
	TABLE DES FIGURES	177
	Liste des Tableaux	183
	ANNEXES	185

Liste des abréviations

A_l	:	Surface individuelle des feuilles
IF	:	Indice foliaire
L_v	:	Longueur visible des feuilles
W_m	:	Largeur maximale des feuilles visibles
ETM	:	évapotranspiration maximale
ETP	:	évapotranspiration potentielle
K_{cm}	:	coefficient cultural moyen
R_g	:	Rayonnement solaire global ($MJ.m^{-2}$)
PAR	:	Rayonnement utile à la photosynthèse ($MJ.m^{-2}$).
PAR_a	:	Rayonnement solaire utile à la photosynthèse absorbé ($MJ.m^{-2}$)
Eb	:	Efficienc biologiqu ou efficienc de conversion du PAR_a en matière sèche.
STb6	:	Somme des températures air ($^{\circ}C.j$) depuis le semis en base $6^{\circ}C$
STb10	:	Somme des températures air ($^{\circ}C.j$) depuis le semis en base $10^{\circ}C$
STb10 SN	:	Somme des températures de la solution nutritive ($^{\circ}C.j$) depuis le semis en base $10^{\circ}C$
LZANR	:	Longueur en cm de la zone apicale non ramifiée des racines primaires
LZBNR	:	Longueur de la zone basale non ramifiée des racines primaires.
LZR	:	Longueur de la zone ramifiée des racines primaires

I INTRODUCTION GENERALE

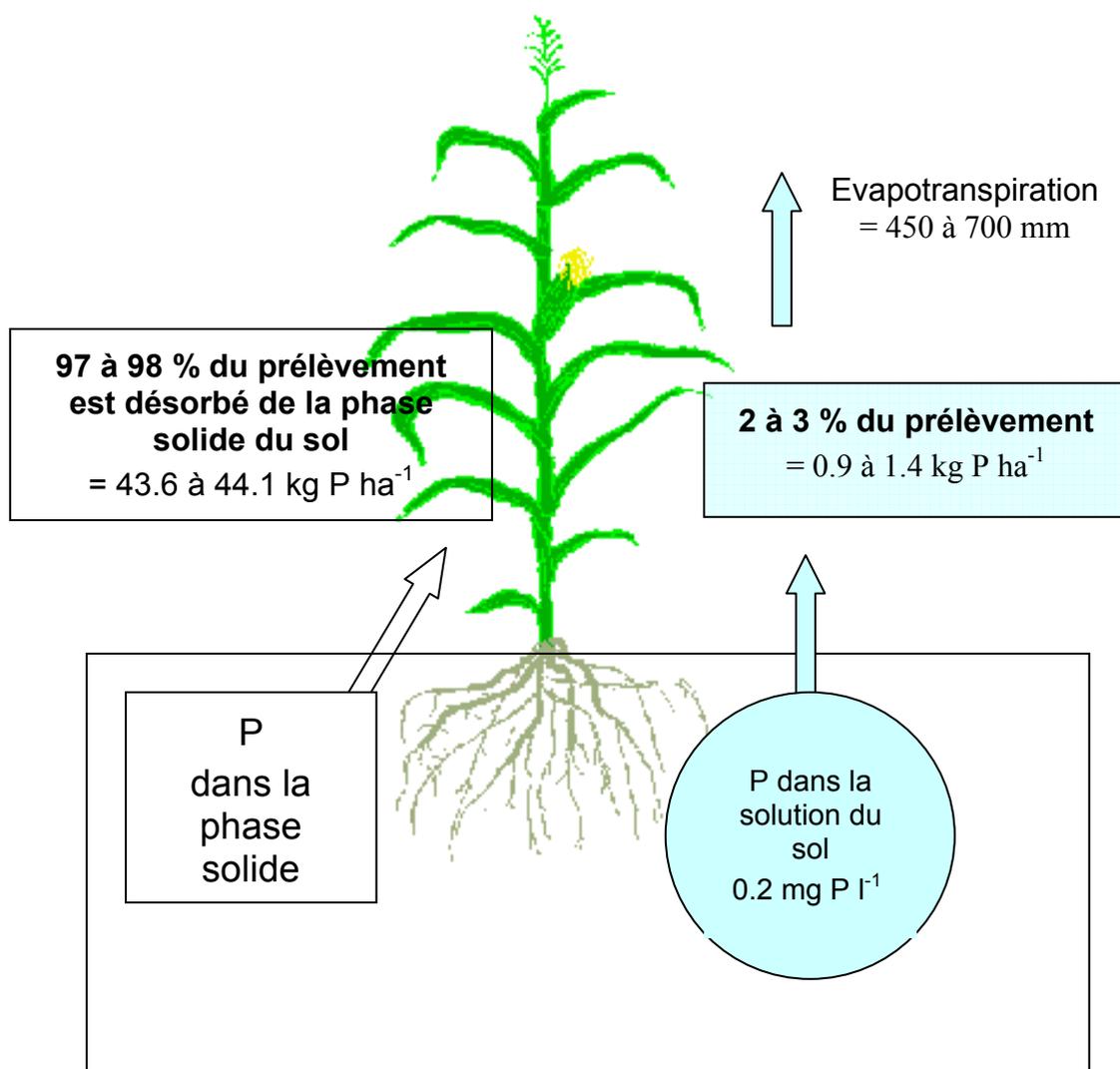


Figure I-1 Exemple de calcul de l'ordre de grandeur du P absorbé par le flux de transpiration du maïs. (Quantité totale de P prélevée par le maïs 45 kg P ha⁻¹)

I.1 CONTEXTE GENERAL ET MOTIVATIONS

ROLE DU PHOSPHORE EN PRODUCTION VEGETALE

Le phosphore est un élément nutritif important pour la croissance des cultures. Il est prélevé par les racines sous forme d'ions dissous dans la solution du sol (H_2PO_4^- ou HPO_4^{2-}). Dans la plante, il peut rester sous forme inorganique, être estérifié sur un groupement hydroxyle d'une chaîne carbonée, ou être lié à un autre atome P par une liaison riche en énergie (par exemple dans l'ATP). Il entre dans la composition des acides nucléiques (ADN, ARN) et des phospholipides. Il joue un rôle clé dans de nombreuses réactions enzymatiques.

Dans le sol, l'ion phosphate est présent dans la solution du sol à des concentrations faibles (entre 0.02 et 2 mg P l⁻¹ d'après Fardeau, 1993; Barber *et al.*, 1962). La majorité du P est adsorbé à la surface des particules solides ou entre dans la constitution des composés minéraux ou organiques du sol. Un calcul d'ordre de grandeur montre que la quasi totalité des ions phosphates prélevés par une culture passe par la solution du sol, mais a pour origine initiale la phase solide (Figure I-1).

BASES ACTUELLES DU RAISONNEMENT DE LA FERTILISATION PHOSPHATEE EN AGRICULTURE

Le raisonnement de la fertilisation phosphatée en agriculture est actuellement basé sur l'analyse de terre, et les notions de fumure d'entretien¹ et de correction². L'objectif est d'amener, puis de maintenir le sol à une teneur en P non limitante du rendement. Les teneurs jugées souhaitables dans les sols ont été déterminées sur la base de relations empiriques entre la teneur du sol en P et l'indice de rendement de la culture (Figure I-2). Deux critiques peuvent être opposées à ce mode de raisonnement :

- **l'analyse de terre par extraction chimique ne donne qu'une indication grossière de la biodisponibilité du P dans l'environnement des racines.** Elle est fondée sur une représentation erronée de l'offre du sol, opposant un compartiment qui serait assimilable à un compartiment qui ne le serait pas. Il existe une multiplicité de méthodes d'extraction (van der Paauw, 1971; Olsen *et al.*, 1954; Joret et Hebert, 1955; Dyer, 1894; Somasiri et Edwards, 1992; van der Zee *et al.*, 1987), mais aucune ne rend compte correctement de l'offre du sol en P dans l'environnement des racines.
- **l'instabilité constitutive des relations "teneur du sol × indice de rendement" rend illusoire la détermination de seuils ayant une portée générale.** Ces relations intègrent en effet plusieurs étapes (offre du sol, prélèvement par les racines, réponse de la culture) dépendant chacune de plusieurs facteurs. **Dans le contexte de l'agriculture de ces dernières décennies, cette difficulté a été contournée en choisissant des seuils hauts, sécuritaires par excès. Cette position est de moins en moins acceptable actuellement.**

¹ fumure destinée à compenser les exportations de P par les récoltes

² fumure ajoutée à la fumure d'entretien, et destinée à augmenter la teneur en P du sol.

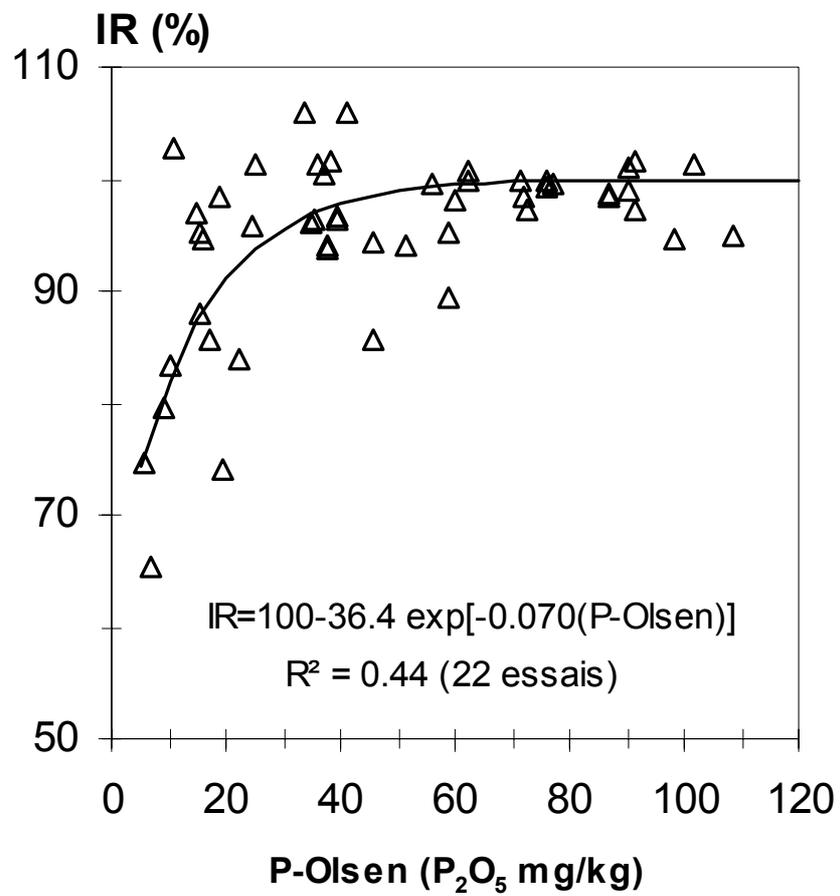


Figure I-2 Exemple de courbe de réponse. Relation entre le rendement relatif en grain du blé (IR) et la quantité de P extrait du sol par la méthode Olsen (d'après Morel *et al.*, 1992).

EVOLUTION DU CONTEXTE AGRICOLE

Parallèlement à cette remise en cause du mode de raisonnement de la fertilisation P, le contexte agricole a évolué. La réduction du prix de vente des produits agricoles oblige à gérer au plus juste les facteurs de production et notamment les apports d'engrais. La protection de l'environnement doit être prise en compte dans le raisonnement des apports de P. En effet, le phosphore peut être une source de problème pour l'environnement en cas de sur-fertilisation (Barberis *et al.*, 1996) et d'accumulation de P dans les eaux de surface (Sharpley, 1995). Le phosphore n'est pas considéré comme toxique pour l'homme, les animaux ou les végétaux, mais il intervient dans le processus d'eutrophisation des eaux. Le transfert de P d'origine agricole vers les eaux se fait soit de façon ponctuelle (activité d'élevage), soit de façon diffuse, notamment par le transport particulaire. Là où ce risque existe (zones érosives notamment), il faut donc limiter le niveau de fertilité P des sols à ce qui est strictement nécessaire.

NOUVELLES ORIENTATIONS DU MODE DE RAISONNEMENT DE LA NUTRITION MINERALE P

L'objectif général de l'équipe dans laquelle a été réalisé ce travail est de renouveler les bases scientifiques de raisonnement de la fertilisation phosphatée. Les travaux en cours ont deux objectifs :

- **améliorer les indicateurs utilisés pour caractériser l'offre du sol, en se fondant sur une analyse plus mécaniste de la dynamique du P dans la rhizosphère.** Ce programme est conduit en collaboration avec l'équipe "Rhizosphère" de l'INRA Montpellier.
- **modéliser les relations entre l'offre du sol, le prélèvement par la culture et la réponse de celle-ci.** Une modélisation mécaniste et quantitative du fonctionnement du système sol - plante permettra en effet de raisonner les niveaux de teneur en P souhaitables dans les sols de manière moins empirique que sur la base de relations statistiques "teneur du sol × indice de rendement".

Le travail effectué dans le cadre de cette thèse est une contribution à ce deuxième objectif. Il porte sur la croissance racinaire, mais s'intègre à un projet plus global de modélisation du prélèvement du phosphore par une culture. Le paragraphe suivant présente de façon sommaire les modèles de prélèvement du P dans la mesure où notre travail a pour objectif de contribuer à améliorer ces modèles.

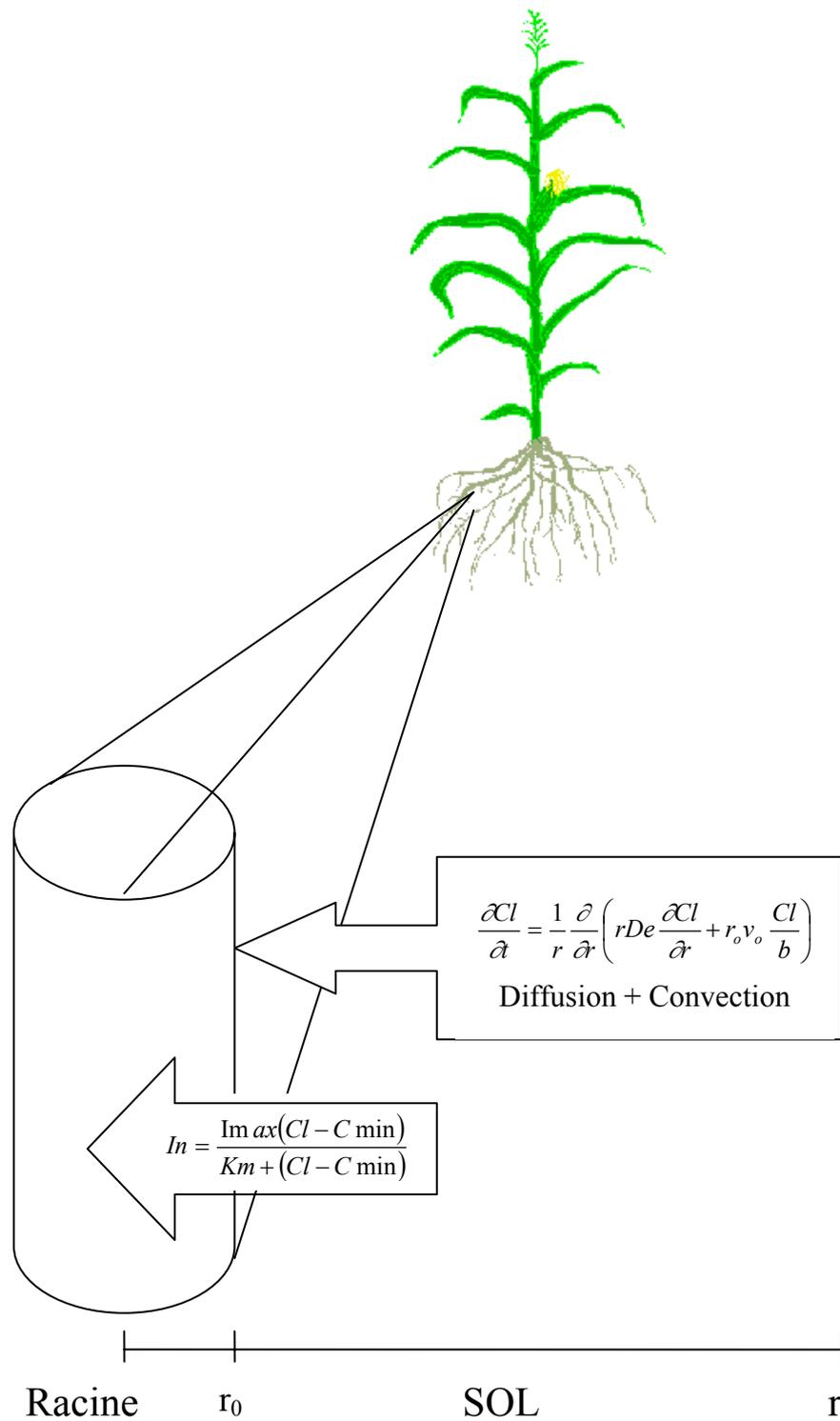


Figure I-3 Modélisation du prélèvement du P : du fonctionnement local de la rhizosphère à l'intégration à l'échelle du système racinaire entier

I.2 MODELES DE PRELEVEMENT DES IONS PHOSPHATES DU SOL PAR LES RACINES

I.2.1 EQUATIONS DE BASE DES MODELES

La plupart des modèles existants sont fondés sur deux équations de base, l'une décrivant l'absorption par la racine en fonction de la concentration en P à sa surface, l'autre décrivant la mobilisation et le transport du P du sol vers la racine. Ce système d'équations permet de calculer l'influx net de P à l'échelle d'un segment de racine, puis un module d'intégration est mis en œuvre pour calculer cet influx à l'échelle du système racinaire entier (Figure I-3).

ABSORPTION DU P PAR LES RACINES

Les racines prélèvent uniquement les ions phosphates H_2PO_4^- ou HPO_4^{2-} présents dans la solution du sol à leur contact. Les ions phosphates sont absorbés contre le gradient électrochimique, la concentration en P à l'intérieur des racines étant supérieure à celle de la solution du sol. Ce mécanisme de transport actif nécessite de l'énergie fournie par d'autres réactions (la respiration par exemple). Il suit une courbe de saturation décrite par l'équation de Michaelis-Menten (Epstein et Hagen, 1952). L'équation généralement utilisée est celle proposée par Neilsen et Barber (1978) de la forme :

$$I_n = \frac{I_{\max}(C_L - C_{L\min})}{K_m + C_L - C_{L\min}} \quad \text{Eq.I.2-1}$$

avec :

- I_n (mole $\text{cm}^{-2} \text{s}^{-1}$) : flux net de P par unité de surface de racine,
- I_{\max} (mole $\text{cm}^{-2} \text{s}^{-1}$) : flux net maximal lorsque la concentration dans le milieu est très élevée
- K_m (mole cm^{-3}) : valeur de $(C_L - C_{L\min})$ pour laquelle $I_n = I_{\max}/2$
- C_L (mole cm^{-3}) : concentration de l'élément dans la solution du sol à la surface de la racine.
- $C_{L\min}$ (mole cm^{-3}) : concentration pour laquelle l'influx net est nul.

MOBILISATION ET TRANSPORT DU P DANS LE SOL PAR CONVECTION-DIFFUSION

Les racines prélevant les orthophosphates dans la solution du sol à leur surface, un gradient de concentration en P entre la surface de la racine et le sol s'établit. Ce processus induit un mouvement par **diffusion** des ions P depuis le sol vers la racine. Dans la littérature, tous les auteurs s'accordent à dire que le principal mécanisme du transport du P dans le sol est la diffusion (Jungk, 1984; Jungk et Claassen, 1997). Le transport par le déplacement de l'eau dans le sol (mass flow) est négligeable (Jungk et Claassen, 1997). Cependant il est important de souligner que **la distance sur laquelle il y a diffusion est faible** (quelques millimètres d'après Claassen *et al.*, 1981).

L'équation fondamentale décrivant le processus de transport par diffusion et par convection des ions vers la racine est déduite de la deuxième loi de Fick fondée sur la conservation de la matière dans le système. En coordonnées cylindriques, elle s'écrit :

$$\frac{\partial Cl}{\partial t} = \frac{1}{r} \frac{\partial}{\partial r} \left(r \cdot D_e \frac{\partial Cl}{\partial r} + \frac{v_0 \cdot r_0 \cdot Cl}{b} \right) \quad \text{Eq. I.2-2}$$

avec

C_l (mole cm^{-3})	:	Concentration des ions en solution
t (s)	:	Temps
r (cm)	:	Distance radiale à l'axe de la racine
r_0 (cm)	:	Rayon de la racine
v_0 (cm s^{-1})	:	Vitesse du flux de convection à la surface de la racine
De ($\text{cm}^2 \text{s}^{-1}$)	:	Coefficient de diffusion effectif de l'élément dans le sol est calculé par

$$De = \frac{Dl \cdot \theta \cdot f}{b} \quad \text{Eq. I.2-3}$$

Dl ($\text{cm}^2 \text{s}^{-1}$)	:	Coefficient de diffusion de l'ion dans l'eau. $0.89 \cdot 10^{-5} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ pour H_2PO_4^- dans l'eau à 25°C (Edwards et Huffman, 1959)
θ ($\text{cm}^3 \text{ cm}^{-3}$)	:	Humidité volumique du sol (estimant la surface traversée par le flux de diffusion).
f	:	Facteur d'impédance prenant en compte la tortuosité du trajet de diffusion, la viscosité du milieu, etc.,
b	:	Pouvoir tampon du sol qui est la capacité du sol à tamponner les variations de la concentration de la solution du sol pour l'élément considéré.

$$b = \frac{\partial C_s}{\partial Cl} \quad \text{Eq. I.2-4}$$

C_s (mole cm^{-3} sol)	:	Concentration de l'élément dans le sol (en solution et en phase solide) en équilibre avec C_l . C_s correspond à la quantité diffusible de l'élément dans le sol
-----------------------------------	---	----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

CALCUL DE L'ABSORPTION A L'ECHELLE D'UN SEGMENT DE RACINE

L'absorption calculée par unité de surface de racine et par unité de temps est déduite de ces deux équations (Eq. I.2-1 et Eq. I.2-2), moyennant des conditions aux limites. Quasiment tous les auteurs ont considéré que la plante s'approvisionne initialement à partir d'un volume de sol non encore exploré et que l'influx d'absorption est égal au flux de convection - diffusion à la surface de la racine :

$$t = 0, r \geq r_0, C_1 = C_{1,i},$$

A la surface de la racine : $t > 0, r = r_0, I_n = D_e b \frac{\partial C_1}{\partial r} + v_0 C_1,$

A la limite externe : $t > 0, r = r_l, C_1 = C_{1i}$

C_{1i} (mole cm^{-3})	Concentration initiale de l'élément dans la solution du sol
r_l (cm)	Rayon du rhizocylindre

INTEGRATION A L'ECHELLE DU SYSTEME RACINAIRE ENTIER

L'intégration dans le temps et à l'échelle du système racinaire entier a été proposée par Claassen et Barber (1976) en sommant les quantités absorbées par chaque segment de racine. La croissance racinaire est prise en considération en ajoutant les quantités prélevées par les racines nouvellement apparues dans un milieu non appauvri.

Le prélèvement total par les racines initialement en place (T_{ini}) se calcule en multipliant l'influx à la surface racinaire $I_r(ro, S)$ par la surface de racine $S = (2\pi \cdot ro \cdot Lo)$; (t_m étant le temps de fonctionnement des racines en place)

$$T_{ini} = 2 \cdot \pi \cdot ro \cdot Lo \cdot \int_0^{t_m} I_r(ro, S) \cdot dS$$

La quantité prélevée par les racines nouvellement apparues (T_{new}) est calculée en faisant l'hypothèse que ces racines fonctionnent comme les racines initialement en place. ($t_m - t$ est le temps de fonctionnement de ces racines, où t est la date d'apparition de la nouvelle racine)

$$T_{new} = 2 \cdot \pi \cdot ro \cdot \int_0^t \left(\frac{dL}{dt} \right) \cdot \int_0^{t_m - t} I_r(ro, S) \cdot dS \cdot dt$$

$k = \frac{dL}{dt}$ est le taux de croissance racinaire (modèle linéaire ou exponentiel).

Le prélèvement total est la somme de ces deux prélèvements :

$$T = T_{ini} + T_{new}$$

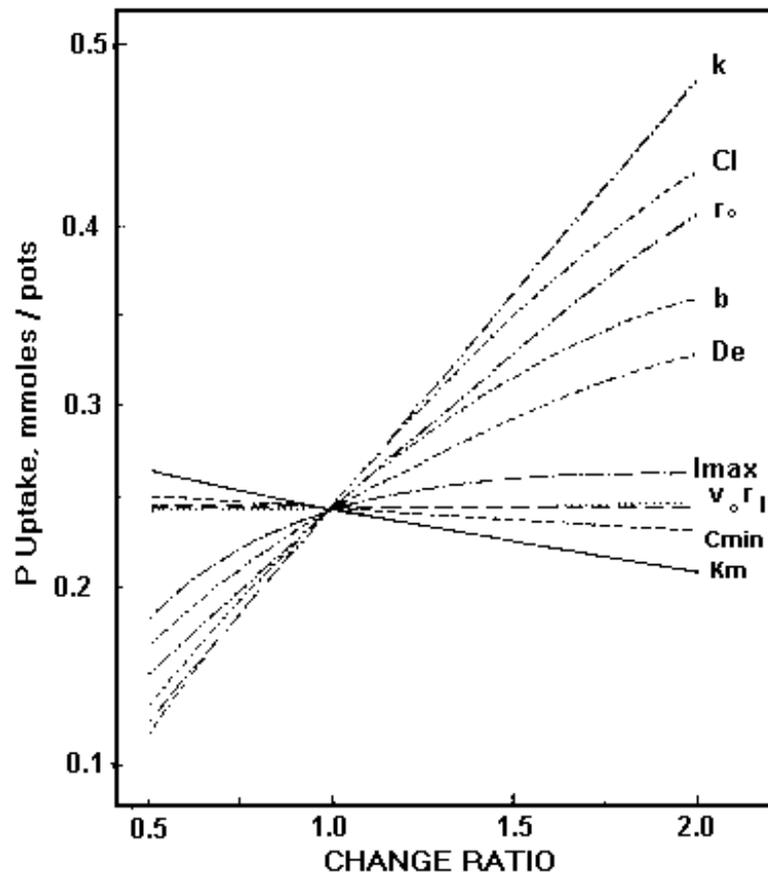


Figure I-4 Analyse de sensibilité du calcul du prélèvement de P aux changements des paramètres du modèle d'après Silberbush et Barber, 1983. Les paramètres sont définis p 14 et 15.

I.2.2 INTERETS ET LIMITES

Un des intérêts de ces modèles est d'avoir formalisé sous forme d'équations les principaux processus dont dépend l'absorption d'un élément tel que le phosphore (mobilisation et transport dans la rhizosphère, absorption par les racines). Leur évaluation a montré qu'ils permettent de prévoir correctement le prélèvement de P au champ à condition d'être utilisés sur des périodes relativement courtes dans des conditions proches de celles où ont été mesurés les différents paramètres (Schenk et Barber, 1979). Ces modèles rendent compte de façon satisfaisante de l'effet de variables dont on sait expérimentalement qu'elles influent beaucoup sur le prélèvement minéral (humidité volumique du sol par exemple, Barber et Mackay, 1985). Des analyses de sensibilité ont montré qu'en situation d'offre du sol limitante, **la capacité de prélèvement de P d'une plante dépend très fortement de sa croissance racinaire** (Silberbush et Barber, 1983; Williams et Yanai, 1996) (Figure I-4). Ce résultat est corroboré par de nombreuses expériences qui montrent qu'en situation d'offre en P limitante, les différences de capacité de prélèvement entre espèces sont largement expliquées par les différences de croissance racinaire (Römer *et al.*, 1988; Kramnitz *et al.*, 1991). Cette observation résulte du fait que l'apport de P à la racine par convection est faible, du fait de sa faible concentration dans la solution du sol, et que le déplacement du P par diffusion ne se fait que sur des distances de l'ordre du millimètre (Claassen *et al.*, 1981). Le rayon d'approvisionnement d'une racine étant très faible, la capacité de prélèvement d'une plante dépend très fortement de la quantité de racines mises en place.

Cependant, ces modèles de prélèvement précédemment décrits sont basés sur beaucoup d'hypothèses simplificatrices susceptibles d'expliquer les écarts entre les prélèvements observés et prédits. **L'équation de diffusion-convection ne décrit que d'une manière sommaire la dynamique du P dans la rhizosphère.** Elle fait l'hypothèse implicite que le seul effet d'une racine sur son environnement est de diminuer la concentration en P dans la solution à son contact. Or, du fait de ses échanges avec le milieu (rejet de CO₂, excrétion de protons, exsudation, etc...) une racine modifie fortement cet environnement, ce qui a des conséquences importantes sur la dynamique locale des éléments minéraux. **Le système racinaire est décrit par des paramètres sommaires** (longueur, rayon moyen d'une racine) en négligeant l'existence de différentes catégories de racines se distinguant par leur diamètre, leur ordre de ramification, leur âge etc. **Le taux de croissance racinaire ($k=dL/dt$) est supposé constant, indépendant de l'environnement de la culture et en particulier de son état nutritionnel.** Enfin, **les propriétés d'absorption des racines décrites par les paramètres I_{max} , K_m et C_{min} , sont supposées identiques pour toutes les racines et constantes au cours du temps**, ce qui rend mal compte des capacités qu'a la plante à réguler ces propriétés d'absorption en fonction de sa demande, elle même fonction de sa croissance et de son état nutritionnel (Schenk et Barber, 1980; Jungk et Barber, 1975; Anghinoni et Barber, 1980; Baligar, 1987; Brouder et Cassman, 1994).

I.3 CHOIX D'UN OBJECTIF DE TRAVAIL

Au total, l'amélioration des modèles de prélèvement suppose des progrès à plusieurs échelles :

- à l'échelle du segment de racine, par une description plus juste de la dynamique des éléments minéraux dans la rhizosphère, tenant compte des effets de la racine sur son environnement. De tels travaux sont en cours dans plusieurs laboratoires (équipe "Rhizosphère" de l'INRA Montpellier notamment),
- à l'échelle du système racinaire, par une meilleure prise en compte des hétérogénéités morphologiques et fonctionnelles entre les racines,
- à l'échelle de la plante entière, par une meilleure prise en compte des interactions entre le prélèvement minéral et le fonctionnement général de la plante. Pour modéliser le prélèvement sur des périodes longues, ce qui est notre objectif, il est nécessaire de mieux tenir compte des relations entre la croissance de la plante, sa demande en éléments minéraux et les propriétés d'absorption de ses racines. Il est également indispensable de tenir compte des effets "en retour" de son état nutritionnel sur sa croissance, et notamment sur la mise en place du système racinaire.

Dans le cadre de ce travail de thèse, **nous avons fait le choix de travailler sur la mise en place du système racinaire**. Ce choix est motivé par le poids très important de la croissance racinaire sur les capacités de prélèvement (Figure I-4). L'objectif est d'être capable de prévoir la croissance des racines, à l'échelle du cycle de culture (ou tout du moins pendant la période où le prélèvement de P est important), en particulier en situation de déficience modérée en P. C'est en effet entre des niveaux d'offre du sol suffisant et légèrement déficient qu'il sera important de modéliser correctement le prélèvement de P par une culture afin de définir des seuils de teneur en P du sol à préconiser.

Compte tenu de l'évolution probable des modèles d'absorption du P, qui devraient plus prendre en compte l'hétérogénéité morphologique et fonctionnelle des racines, les variables racinaires prédites devront être non pas seulement la masse ou la longueur totale des racines, mais aussi leur diamètre, leur âge et leur ordre de ramification. La prévision de la croissance racinaire devra être faite dans le cadre d'un modèle de fonctionnement de la plante entière afin de pouvoir rendre compte des interactions entre le fonctionnement général de la plante et la morphogenèse racinaire. La plante étudiée sera le maïs. **L'objectif est d'étudier et d'être capable de modéliser la morphogenèse racinaire du maïs en peuplement au champ**, mais des études sur des plantes isolées en conditions contrôlées et en hydroponie seront mise en place pour accéder plus facilement aux mécanismes de construction de l'arborescence racinaire. Les carences en P étant généralement observées à des stades précoces, notre étude privilégiera les stades jeunes (levée au stade 14 feuilles).

II SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE ET CHOIX D'UNE PROBLÉMATIQUE

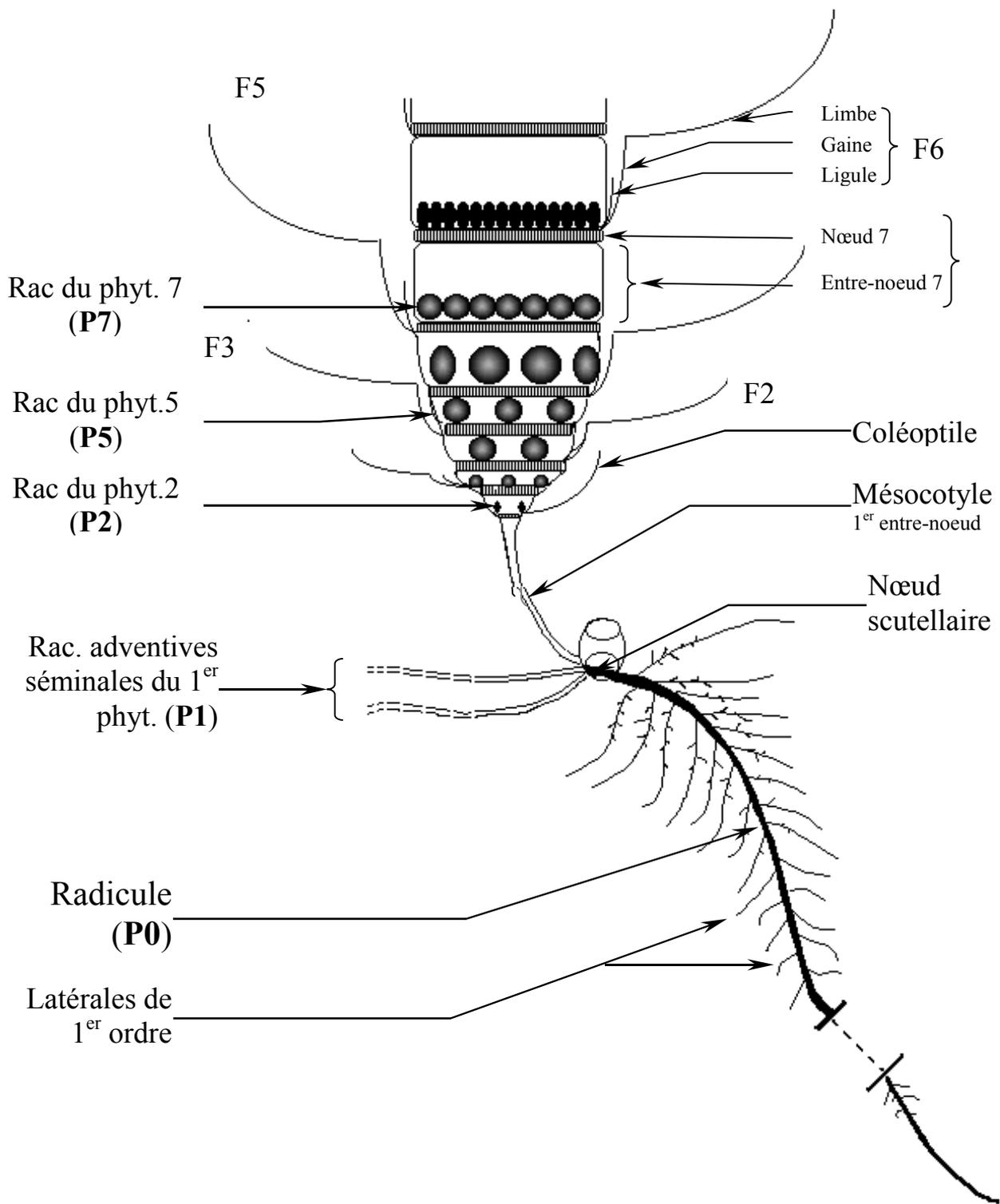


Figure II-1 Schéma de la base d'un pied de maïs

II.1 RAPPELS SUR LA MORPHOLOGIE RACINAIRE DU MAÏS : NOMENCLATURE, PROCESSUS DE CONSTRUCTION DE L'ARBORESCENCE RACINAIRE ET PRINCIPAUX EFFETS ENVIRONNEMENTAUX.

ORGANISATION GENERALE D'UN PIED DE MAÏS

La morphologie et l'anatomie du pied de maïs ont été décrites par plusieurs auteurs (Sharman, 1942, Kiesselbach, 1949, Onderdonk et Ketchesson, 1972, Girardin *et al.*, 1986, Hoppe *et al.*, 1986). Un pied de maïs est composé d'unités élémentaires superposées appelées phytomères (Kiesselbach, 1949). Chaque phytomère est composé (Figure II-1) :

- d'un entrenœud
- d'un nœud
- d'une feuille composée de trois parties : la gaine qui constitue un manchon cylindrique qui entoure l'entrenœud, la ligule qui est une fine membrane insérée à la jonction entre le limbe et la gaine et enfin le limbe,
- d'un bourgeon axillaire qui avorte ou évolue soit en talle, soit en épi,
- d'une série d'ébauches de racines adventives situées à la base de l'entrenœud.

MORPHOLOGIE DU SYSTEME RACINAIRE DU MAÏS ET NOMENCLATURE (FIGURE II-1)

Le système racinaire du maïs, est composé de racines séminales préformées dans la graine et de racines primaires adventives néoformées apparaissant à la base des entrenœuds successifs. La nomenclature utilisée pour numéroter les étages successifs de racines est celle proposée par Girardin *et al.*, (1986). La radicule appartient au phytomère noté Phyt.0, composé de l'hypocotyle (entrenœud réduit). Les racines séminales adventives apparaissant au niveau du nœud scutellaire appartiennent au phytomère noté Phyt.1 constitué par le mésocotyle. La première couronne de racines adventives apparaissant à la base de la tige vraie appartient au phytomère noté Phyt.2. Les couronnes suivantes appartiennent aux phytomères Phyt.3, Phyt.4 et ainsi de suite.

Sur l'ensemble de ces racines primaires apparaissent des latérales de premier ordre (racines secondaires) et de deuxième ordre (racines tertiaires). Des ramifications d'ordre supérieur sont rarement observées sur le maïs.

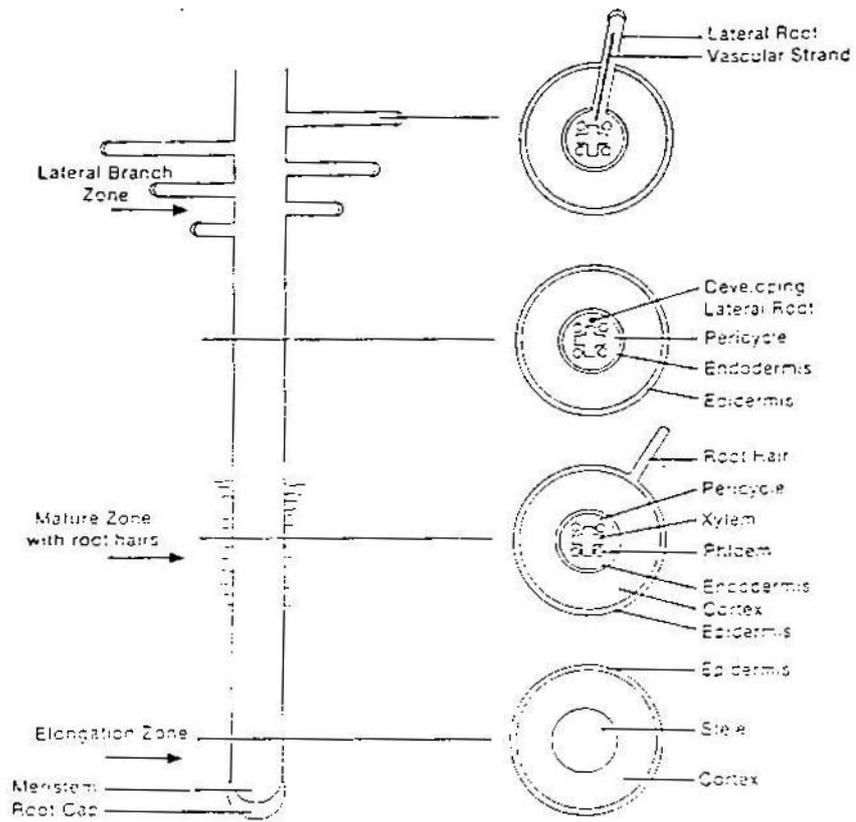


Figure II-2 Morphologie d'une racine primaire.

RYTHME D'ÉMISSION DES RACINES ADVENTIVES ET NOMBRE DE RACINES PAR PHYTOMÈRE

Les racines primaires sont émises séquentiellement sur les phytomères successifs jusqu'à la floraison. Les initiums de racines apparaissent juste au-dessus de chaque nœud (Hoppe *et al.*, 1986; Girardin *et al.*, 1987). Il résultent de la différenciation de cellules du parenchyme sous-cortical et donnent naissance après multiplication cellulaire à des ébauches de forme conique. Ultérieurement ces ébauches s'allongent en perçant la gaine de la feuille couvrant l'entrenœud dont elles sont issues. On considérera qu'une racine est allongée lorsqu'elle a percé la gaine de la feuille correspondante. Des travaux récents ont montré que le rythme d'émission des racines sur les phytomères était lié linéairement au rythme d'émission des feuilles (Picard *et al.*, 1985; Girardin *et al.*, 1987; Pellerin, 1993).

Le nombre de racines primaires par phytomère dépend à la fois du génotype et des conditions de croissance (Pellerin et Tardieu, 1990). Des comptages d'ébauches de racines adventives ont montré que sur les phytomères 2 à 5 le nombre de racines émises était égal au nombre d'ébauches (Girardin *et al.*, 1987). Sur les phytomères 6 à 8 par contre le nombre de racines émises peut être inférieur au nombre d'ébauches présentes. De plus le nombre de racines émises sur ces phytomères est très variable (Jordan *et al.*, 1988). Ce résultat suggère l'intervention d'un mécanisme de régulation (Pellerin et Tardieu, 1990). Le nombre de racines émises pourrait dépendre de la quantité d'assimilats disponibles et des règles de répartition entre les organes (Demotes-Mainard et Pellerin, 1992).

ALLONGEMENT DES RACINES PRIMAIRES (FIGURE II-2)

L'allongement des racines est le résultat de la multiplication et de l'élongation des cellules méristématiques qui se trouvent juste derrière l'extrémité apicale de la racine (Figure II-2). Le méristème apical comprend trois zones : un méristème distal qui donne naissance à la coiffe, un méristème proximal qui donne naissance au corps de la racine (stèle et cortex) et une zone intermédiaire mitotiquement peu active appelée le centre quiescent. Le méristème apical est distant de la pointe apicale de la racine d'environ 4 mm (Versel et Meyor, 1985). Au fur et à mesure des divisions cellulaires et de l'allongement les cellules produites sont repoussées vers la base de la racine. Elles sortent de la zone méristématique et commencent à se différencier. En arrière de la zone d'élongation se trouve la zone de maturation repérée par la présence des poils racinaires qui sont des extensions des cellules épidermiques. Dans la stèle, séparée du cortex parenchymateux par l'endoderme, se différencient les vaisseaux conducteurs de la sève brute (le xylème) et de la sève élaborée (le phloème).

L'élongation des racines est étroitement dépendante de la température (Brouwer, 1962; Grobbelaar, 1963; Knoll *et al.*, 1964; Anderson et Kemper, 1964; McAdam et Hayes, 1981). L'allongement est très faible en dessous de 10°C et est maximal aux environs de 30 °C (Blacklow, 1972). La vitesse d'élongation des racines primaires varie entre 0.6 et 3.9 mm / °C.j en base 6 (Blacklow, 1972; Maizelish *et al.*, 1980; Cramer *et al.*, 1988; Cahn *et al.*, 1989; Veen et Boone, 1990; Pellerin et Pagès, 1994). L'allongement des racines est étroitement corrélé à la nutrition carbonée. Une moindre longueur totale du système racinaire a été observée lorsque le rayonnement incident était réduit en conditions contrôlées (sur maïs, Lambers et Posthumus, 1980,

Tatsumi *et al.*, 1992; sur blé, Vincent et Gregory, 1989a) ou au champ (sur blé, Vincent et Gregory, 1989b, sur le soja, Buttery et Stone, 1988; sur Tournesol, Aguirrezabal *et al.*, 1994). La longueur totale racinaire augmente lorsque les plantes sont cultivées en atmosphère enrichie en CO₂ (Del Castillo *et al.*, 1989; Larigauderie *et al.*, 1994). L'environnement physique (contrainte mécanique par exemple) et chimique des racines dans le sol influence également fortement l'allongement des racines.

LA RAMIFICATION (FIGURE II-2)

Dans la zone où les vaisseaux conducteurs sont différenciés, les primordia des racines latérales d'ordre 1 sont initiés de façon acropète au niveau du péricycle (McLeod et Thompson, 1979, McLeod, 1990). La distance entre l'apex et la zone de différenciation des primordia est de l'ordre de 3.15 cm pour le maïs (McLeod et Thompson, 1979). Le primordium s'allonge en repoussant et en lysant les cellules des différentes régions de la racine mère. La nouvelle racine émerge perpendiculairement à la racine mère et devient visible à l'œil nu. L'initiation des ébauches des racines latérales se réalise généralement le long de génératrices dont la position est corrélée à la vascularisation de la racine mère (Charlton, 1991).

Compte tenu de leur différenciation puis de leur émission acropète, les latérales les plus âgées sont celles situées à la base de la racine. Il existe aux deux extrémités de la racine une zone non ramifiée. La longueur de la zone basale non ramifiée (LZBNR) est de quelques millimètres et n'évolue pas au cours du temps (Jordan, 1986). A l'inverse la longueur de la zone apicale non ramifiée (LZANR), située entre l'apex et la racine latérale la plus distale peut varier chez le maïs de moins de 1 cm à plus de 20 cm (Pellerin et Tabourel, 1995; Klepper 1990). Il en résulte que l'allongement d'une racine d'une part et la progression du front de ramification d'autre part sont dépendants l'un de l'autre mais non strictement liés. Ils doivent faire l'objet de mesures spécifiques. Pellerin et Tabourel (1995), Aguirrezabal et Tardieu sur tournesol (1996), Pagès et Serra (1994) sur le chêne ont montré que la longueur de la zone apicale non ramifiée variait avec la vitesse d'allongement de la racine. La pente de la relation entre la LZANR et la vitesse d'allongement de la racine est interprétée comme le délai entre l'initiation des primordia et l'émergence des racines secondaires. Tandis que certains auteurs calculent un délai constant (MacLeod et Thompson, 1979; Sasaki *et al.*, 1984; Pellerin et Tabourel, 1995), d'autres travaux ont permis de mettre en évidence que ce délai est lié négativement à la vitesse d'allongement de la racine (Aguirrezabal et Tardieu, 1996, Pagès et Serra 1994).

La densité de latérales d'ordre 1 est variable (de 4 à 12 ramifications par cm de primaire ramifiée d'après Jordan *et al.*, 1992; Morita *et al.*, 1992; Varney *et al.*, 1991, Pagès et Pellerin, 1994) et quelquefois décroissante de la base vers l'apex.

Contrairement aux racines primaires (ordre 0), l'allongement des racines latérales d'ordre 1 et 2 est arrêté très tôt (Cahn *et al.*, 1989; Fusseder, 1987; Varney et McCully, 1991). Les latérales d'ordre 1 s'allongent seulement 2 ou 3 jours (Fusseder, 1987; Cahn *et al.*, 1989) et ont des vitesses d'élongation plus faibles que les primaires (Cahn *et al.*, 1989). La longueur finale moyenne des latérales est généralement faible, mais les valeurs citées dans la littérature sont assez variables (2.2 cm selon Cahn *et al.*, 1989; 2.5 cm selon Pagès et Pellerin, 1994; 3 cm selon Varney *et al.*, 1991; de 1 à 10 cm selon Fusseder, 1987). Plusieurs travaux ont montré que la longueur individuelle des latérales était très variable (Iijima *et al.*, 1991; Jordan *et al.*, 1992; Varney *et al.*, 1991). L'apparition de racines latérales d'ordre 2 sur les latérales d'ordre 1 se fait comme

l'apparition des latérales d'ordre 1 sur les primaires. Les données bibliographiques concernant les latérales d'ordre 2 sur le maïs sont très rares en raison des difficultés d'observation et de mesure. Seule une partie des latérales d'ordre 1 sont ramifiées. Les secondaires ramifiées sont généralement les plus longues. La densité et la longueur des latérales d'ordre 2 sont faibles (de 2 à 5 tertiaires par cm de secondaire ramifiée selon Pagès et Pellerin, 1994).

II.2 EFFET D'UNE DEFICIENCE EN P SUR LA CROISSANCE RACINAIRE¹

EFFETS D'UNE DEFICIENCE EN P SUR L'ACCUMULATION DE BIOMASSE RACINAIRE ET L'ALLONGEMENT DES RACINES

Les travaux portant sur l'analyse d'une déficience en P sur la croissance racinaire montrent généralement une augmentation du rapport "biomasse racinaire sur biomasse aérienne" en situation de carence en P. Ce résultat a été observé sur un grand nombre d'espèces et de variétés (Atkinson, 1973; Anghinoni et Barber, 1980; Sicher et Kremer, 1988; Freeden *et al.*, 1989; Paul et Stitt, 1993; Cakmak *et al.*, 1994; Rosolem *et al.*, 1994; Rychter et Randall, 1994; Ciereszko *et al.*, 1996; Horst *et al.*, 1996). Si ce résultat est couramment admis, les effets absolus d'une carence en P sur l'accumulation de biomasse par le système racinaire et l'allongement des racines sont beaucoup plus controversés.

Un premier groupe d'auteurs montre une **augmentation de la production de la biomasse racinaire et de l'allongement total des racines en situation de déficience en P**. Rychter et Randall (1994) ont observé une augmentation de la production de la biomasse racinaire sur des plantules de haricot cultivées en hydroponie avec une solution dépourvue de P. Cette stimulation de la croissance racinaire a également été observée sur orge (Stryker *et al.*, 1974) et maïs (Drew et Saker, 1978) cultivés en solution nutritive dépourvue de P. Sur blé Römer *et al.* (1988) ont observé une augmentation de la longueur de racines en condition d'offre en P faible. Sur des plantules de 12 jours de maïs sevrées en P, Anghinoni et Barber (1980) ont observé une augmentation de la biomasse et de la longueur des racines et **une diminution du rayon moyen des racines** d'autant plus marqués que le sevrage était long (entre 1 et 6 jours). La diminution du rayon moyen des racines est interprétée comme une stimulation de l'allongement des racines latérales. Après 10 jours de culture en solution nutritive sans P, Narayanan et Reddy (1982) ont observé sur de nombreuses espèces une augmentation de la longueur totale de racine par plante avec des réponses différentes suivant l'ordre de ramification. Tandis que l'allongement des racines primaires et secondaires était stimulé, celui des tertiaires était fortement réduit. Contrairement à Anghinoni et Barber (1980), Narayanan et Reddy ont observé une réduction de la biomasse racinaire sur 13 des 14 espèces testées en situation de carence en P, tandis que la longueur totale des racines était augmentée. Cette stimulation de l'allongement racinaire a été observée sur d'autres espèces (sur l'arachide, Lakshumi et Narayanan, 1988). Au champ cette stimulation de l'allongement des racines en situation de déficience en P a été observée, mais dans de moins grandes proportions. La longueur totale de racine mesurée sur du maïs cultivé sur un sol pauvre en P était légèrement plus élevée que sur un sol riche selon Schenk et Barber (1979) tandis que les biomasses racinaires étaient peu affectées.

¹ Cette analyse bibliographique n'a pas été limitée au maïs afin de disposer d'un grand nombre de références

Khamis *et al.* (1990) sur maïs, et Sicher et Kremer (1988) sur orge n'ont pas observé d'effet d'un sevrage en P sur l'accumulation de biomasse par le système racinaire. De même Fredeen *et al.*, (1989) au cours d'expériences de sevrage en P sur soja n'ont pas observé de réduction de la biomasse racinaire produite pendant les 17 premiers jours de sevrage. Une légère réduction de la biomasse racinaire a été observée au-delà de 21 jours de sevrage.

A l'opposé du premier groupe d'auteurs, il existe dans la bibliographie de nombreux travaux qui relatent une augmentation de la longueur et la biomasse racinaire avec une augmentation de l'offre en P. Ces résultats ont été obtenus sur un grand nombre d'espèces et de conditions environnementales (Atkinson, 1973; Tennant, 1976; Fitter, 1982; Amijee *et al.*, 1989; Bruce *et al.*, 1994; Hajabbasi et Schumacher, 1994; Rosolem *et al.*, 1994).

Au total, les résultats de la bibliographie sont en apparence contradictoires. Beaucoup de résultats portent sur la biomasse ou la longueur totale de racine, mais très peu sur les processus morphologiques de construction de l'arborescence racinaire.

ADAPTATIONS PARTICULIERES DU SYSTEME RACINAIRE AUX CONDITIONS D'OFFRE LIMITANTE EN P

Des modifications locales du système racinaire ont été décrites sur certaines espèces ou variétés de plantes en situation de déficience en P. Ces modifications sont généralement interprétées comme des adaptations spécifiques des racines pour optimiser leur capacité d'absorption du P en milieu pauvre. Une stimulation de la production et de l'allongement des poils racinaires a été observée sur des plantes cultivées sur du sol avec faible disponibilité en P (Powell, 1974, Föhse et Jungk, 1983; Bates et Lynch, 1996). L'augmentation de la surface de contact entre la racine et le sol due à la stimulation de la production de poils racinaire serait un mécanisme adaptatif essentiel pour le prélèvement de P en milieu pauvre (Föhse *et al.*, 1991, Gahoonia *et al.*, 1997). Des structures racinaires particulières ont été mises en évidence sur le lupin en situation de carence en P. Des racines tertiaires fines et regroupées appelées racines "protéoides" apparaissent sur les plantes de la famille des Proteaceae en réponse à une déficience en P (Gardner *et al.*, 1981; Marschner *et al.*, 1986; Johnson *et al.*, 1994, 1996; Dinkelaker *et al.*, 1995). Outre l'augmentation de la surface d'absorption, ces racines particulières exsudent des quantités importantes d'acides organiques (citrate, malate et succinate) qui contribueraient à mobiliser le P du sol (Dinkelaker *et al.*, 1989; Johnson *et al.*, 1996).

Les effets du phosphore sur la colonisation des racines des plantes par les mycorhizes ont été abondamment étudiés. La colonisation par des mycorhizes des racines est plus élevée sur des plantes cultivées en milieu pauvre en P (Tinker, 1975; Smith, 1982), mais l'origine de la réduction de la colonisation en conditions favorables en P est très controversée (Fitter, 1985; Bruce *et al.*, 1994). Les hyphes mycorhiziens contribueraient au prélèvement du P en sol pauvre par augmentation de la surface d'absorption (Barber, 1984; Krikun 1991).

TENTATIVES D'EXPLICATION DES MODIFICATIONS MORPHOLOGIQUES DU SYSTEME RACINAIRE SOUS CONTRAINTE EN P.

Les interprétations du mode d'action de la déficience en P sur la morphogénèse racinaire sont rares et largement débattues. Certains auteurs interprètent les modifications racinaires observées en situation de carence en P comme une

conséquence directe et locale du phosphore sur la morphogenèse racinaire. Ainsi Anuradha et Narayanan (1991) attribuent la stimulation de l'allongement des racines à l'augmentation de l'excrétion de protons par les racines en situation de carence en P. De nombreuses espèces excrètent en effet des ions H^+ en réponse à une déficience en P (Hoffland *et al.*, 1989; Petersen et Bottger, 1991; Imas *et al.*, 1997). L'acidification du milieu aurait un effet positif sur l'extensibilité des parois cellulaires des racines et favoriserait l'allongement des racines ("Théorie de la croissance acide"). Amijee *et al.*, (1989) associent l'augmentation de la densité de latérales à l'augmentation de l'influx local de P plutôt qu'au statut P de la plante, en condition d'offre en P favorable.

De nombreux travaux ont montré qu'aux modifications morphologiques induites par une déficience en P étaient associées des modifications des teneurs en sucre des différentes parties de la plante. L'augmentation du rapport "biomasse racinaire sur biomasse aérienne" en situation de carence en P est généralement le résultat d'une diminution de la croissance aérienne et d'une allocation préférentielle des assimilats carbonés vers les racines (Fredeen *et al.*, 1989). Ainsi, à l'augmentation du rapport "biomasse racinaire sur biomasse aérienne" en situation de déficience en P est souvent associée une augmentation de la teneur en sucre du système racinaire (Cakmak *et al.*, 1994; Ciereszko *et al.*, 1996; Fredeen *et al.*, 1989; Khamis *et al.*, 1990; Paul et Stitt, 1993; Rychter et Randall, 1994).

CONCLUSIONS DE L'ANALYSE DE LA BIBLIOGRAPHIQUE

Les effets d'une déficience en P sur la croissance racinaire sont très controversés dans la littérature. L'origine de ces contradictions est difficile à analyser compte tenu du peu d'informations complémentaires généralement disponibles. Elles peuvent provenir de différences entre auteurs quant aux processus mesurés (longueur d'une racine particulière, longueur de l'ensemble du système racinaire, masse du système racinaire, etc...). Elles peuvent aussi avoir pour origine des différences quant à l'échelle de temps considérée (effet d'un sevrage sur quelques jours ou effet d'une déficience sur plusieurs décades). Enfin, les résultats contradictoires peuvent provenir de différences quant aux gammes de déficience en P explorées, qui rendent difficiles (voire dangereuses) leur confrontation.

Des modifications du métabolisme carboné ont été observées en situation de carence en P, notamment une augmentation des teneurs en sucre dans les racines. La question se pose de savoir si la réponse morphologique du système racinaire sous déficience en P n'est que la conséquence de l'effet de la déficience en P sur la gestion du carbone dans la plante, ou si la déficience en P a des effets spécifiques sur la morphogenèse racinaire.

En l'état, les résultats expérimentaux disponibles ne permettent pas d'envisager une modélisation de la mise en place du système racinaire sous déficience en P dans le cadre du fonctionnement de la plante entière. Les processus de construction de l'arborescence racinaire affectés ne sont pas correctement identifiés. Les effets sont apparemment contradictoires et les jeux de données complets permettant une analyse correcte de la réponse racinaire au sein de la plante entière sont très rares. A titre d'exemple, très peu d'auteurs ayant analysé la réponse racinaire à une déficience en P ont fait des mesures conjointes de la surface foliaire ou du rayonnement incident.

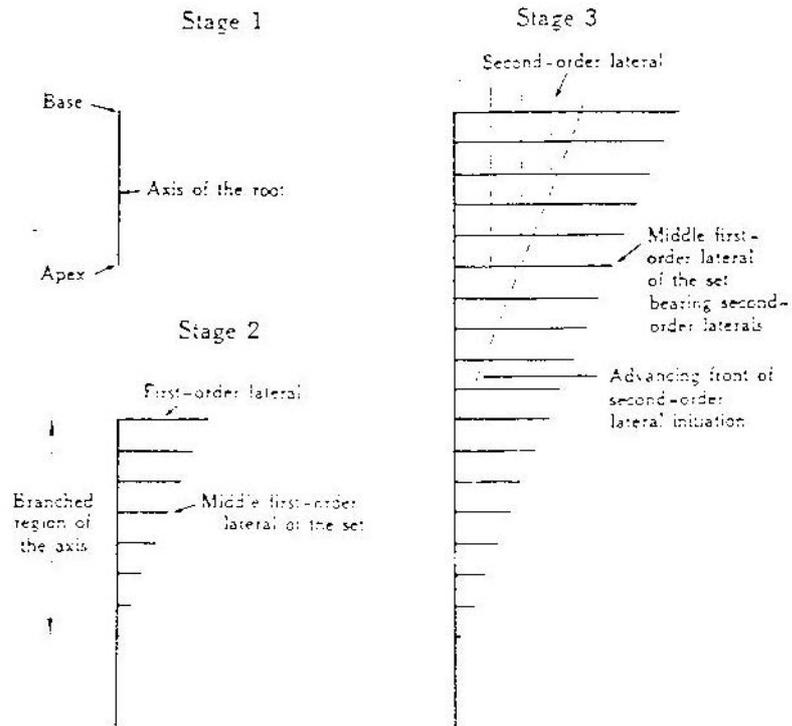


Figure II-3 Représentation des racines simulées par un modèle de structure (Hackett et Rose, 1972)

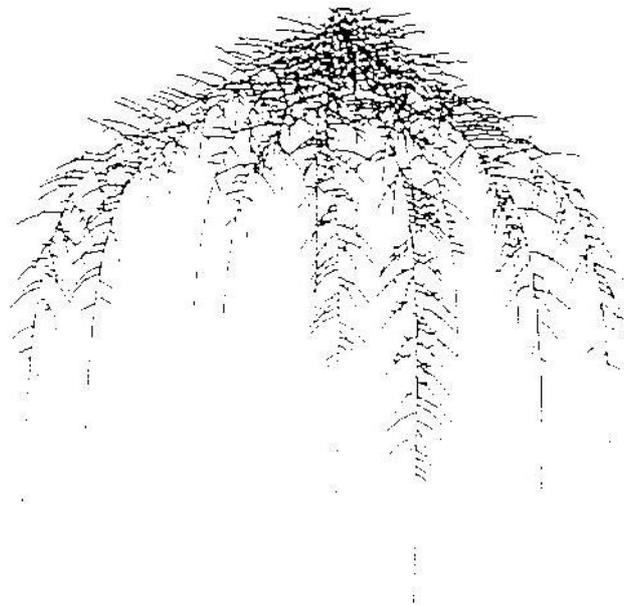


Figure II-4 Projection de la structure tridimensionnelle d'un système racinaire de maïs âgé de 60 jours (Pagès *et al.*, 1989)

II.3 MODELE DE MISE EN PLACE DU SYSTEME RACINAIRE : CLASSIFICATION DES MODELES EXISTANTS, ANALYSE CRITIQUE ET PERSPECTIVES.

Les modèles de mise en place du système racinaire sont des représentations simplifiées de la réalité. Leur degré de complexité est largement dépendant des objectifs qui leur sont assignés. Les attendus des modèles de développement du système racinaire sont de trois ordres :

- Permettre d'analyser et de comprendre la morphogenèse racinaire
- Décrire et prédire la structure et la distribution spatiale du système racinaire afin d'analyser les capacités d'absorption hydrominérale et d'ancrage des plantes.
- Permettre d'analyser les effets de contraintes environnementales et nutritionnelles sur la morphogenèse racinaire.

LES GRANDES FAMILLES DE MODELES DE CROISSANCE RACINAIRE

Plusieurs approches ont été développées pour simuler la mise en place du système racinaire avec des degrés de complexité variables. Les premiers modèles ont cherché à prévoir directement la densité racinaire en fonction de la profondeur et du temps. Dans ces modèles de distribution racinaire dynamiques, le système racinaire est considéré comme un "nuage de densité" qui colonise le sol (Page et Gerwitz, 1974; Huck et Hillel, 1983; Protobas et Bras, 1987). Les sorties de ces modèles sont des masses, des longueurs, des surfaces ou des volumes de racine par unité de volume de sol, le plus souvent sous forme de profils mono ou bidimensionnels. Les modèles les plus simples prévoient la progression du front de progression d'enracinement (Chapman *et al.*, 1993; Penning de Vries *et al.*, 1989; O'Leary *et al.*, 1985; Stapper, 1984), tandis que d'autres prédisent à la fois la progression en profondeur et la prolifération des racines par horizon de sol. Cette dernière approche est largement utilisée dans les modèles de croissance des cultures par exemple dans le modèle CERES (Jones et Kiniry, 1986; Ritchie *et al.*, 1985; Robertson *et al.*, 1993) ou les modèles développés par Andrew (1987), Denison et Loomis (1989). Ce premier groupe de modèles ne donne aucune information sur la structure du système racinaire. Leur intérêt est leur simplicité, mais les calculs associés d'absorption ne peuvent être faits que moyennant beaucoup d'hypothèses (identité des propriétés d'absorption entre racines, disposition régulière des racines dans le sol, etc...).

D'autres modèles génèrent un arbre racinaire représentant le système racinaire dont les éléments constitutifs sont des axes identifiés qui s'allongent et se ramifient au cours du temps. Les plus simples sont qualifiés de modèles de structure et génèrent de façon dynamique un système d'axes ramifiés (Figure II-3), mais sans référence aux caractéristiques de forme (Hackett et Rose, 1972, Rose, 1983). Les modèles de Lungley (1973), de Narda et Curry (1981), de Porter *et al.*, (1986) et de Grant (1993) sont des modèles de structure qui incluent quelques indications sommaires sur la forme (distribution spatiale) du système racinaire telles que les trajectoires des racines qui permettent de calculer la répartition verticale des racines.

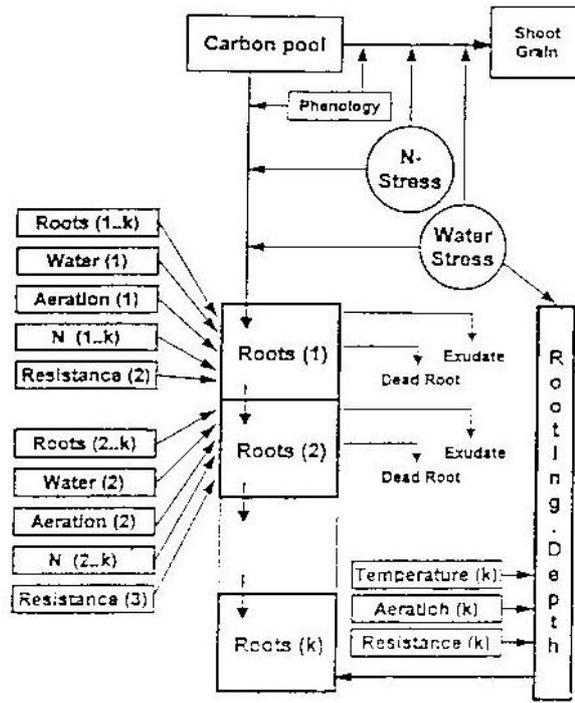


Figure II-5 Modèle de distribution racinaire par horizon régulé par les variables environnementales et la gestion du pool de carbone (Asseng, 1997).

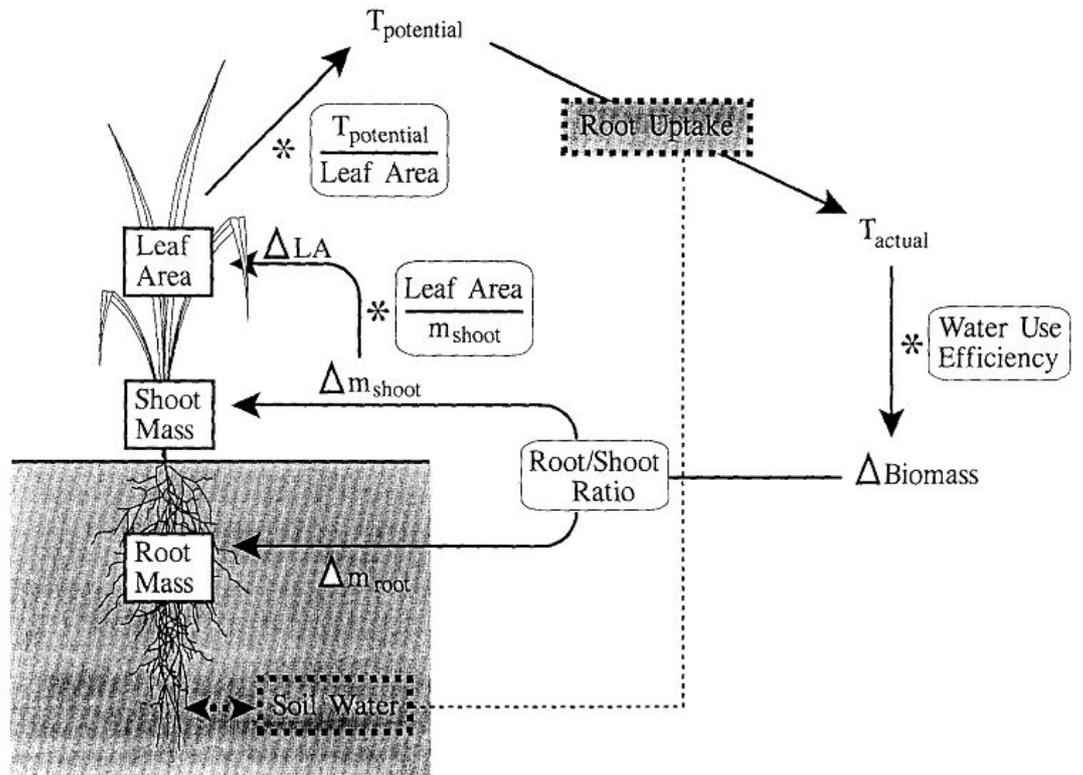


Figure II-6 Modèle de croissance tridimensionnelle des racines régulé par l'assimilation carbonée et les variables pédoclimatiques (Clausnitzer et Hopmans, 1994).

Enfin les modèles les plus récents sont des modèles tridimensionnels d'architecture racinaire. En reprenant les bases du modèle développé par Lungley (1973), Diggle (1988), Pagès et Ariès (1988), Pagès *et al.* (1989), Clausnitzer et Hopmans (1994), Jourdan et Rey (1997) ont construit des modèles architecturaux tridimensionnels qui prennent en compte l'orientation spatiale des axes racinaires. Un exemple de projection du système racinaire simulé en trois dimensions est présenté sur la Figure II-4.

Un des grands apports de ces modèles a été la formalisation des règles morphogénétiques qui régissent la mise en place du système racinaire. Même si la validation de ces modèles est difficile, ils ont constitué une avancée déterminante pour la connaissance de la construction de l'arborescence racinaire. La prévision plus réaliste du système racinaire dans ces modèles devrait permettre une meilleure prédiction de l'absorption hydrominérale par les plantes. Cependant pour prédire la croissance racinaire en condition de culture, la régulation de la croissance par les variables environnementales doit être intégrée dans ces modèles.

REGULATION DE LA CROISSANCE RACINAIRE DANS LES MODELES

Dans la majorité des modèles, la croissance racinaire est régulée en fonction de variables pédoclimatiques (température, résistance mécanique à la pénétration, aération...) et / ou en fonction de la quantité d'assimilats carbonés allouée aux racines. Dans certains modèles, la croissance racinaire est régulée exclusivement par les variables pédoclimatiques. L'hypothèse implicite est que les ressources carbonées ne sont pas limitantes pour la croissance. Les variables le plus souvent prises en compte sont la température du sol, sa teneur en eau, ses contraintes mécaniques, l'aération du sol, la disponibilité des éléments minéraux. Ces contraintes sont exprimées par des coefficients compris entre 0 et 1 appliqués à la croissance potentielle des racines. Beaucoup de modèles de distribution racinaire (Benjamin *et al.*, 1996) et les premiers modèles de structure (Porter *et al.*, 1986) ou d'architecture (Diggle, 1988; Tsegaye *et al.*, 1995) intègrent uniquement ce type de régulation.

Dans d'autres modèles la morphogénèse racinaire est régulée par la quantité d'assimilats carbonés allouée aux racines. La répartition de la biomasse entre les parties aériennes et les racines est généralement fonction du stade phénologique (Thaler et Pagès, 1998), et / ou fonction du statut hydrominéral de la plante (Reynolds et Thornley, 1982; Somma *et al.*, 1998). Dans certains modèles les variables pédoclimatiques déterminent une croissance potentielle qui est réalisée ou non en fonction de la disponibilité en assimilats carbonés. Dans cette catégorie de modèles, on retrouve beaucoup de modèles de distribution racinaire (Jones et Kiniry, 1986; Andrew, 1987; Robertson *et al.*, 1993 Asseng *et al.*, 1997). Un exemple de régulation de la répartition verticale des racines en fonction de la gestion du pool carboné et des contraintes pédoclimatiques est présenté sur la Figure II-5. Cette démarche est reprise dans quelques modèles de structure ou d'architecture racinaire (Grant, 1993; Nielsen *et al.*, 1994; Clausnitzer et Hopmans, 1994; Thaler et Pagès, 1998; Somma *et al.*, 1998). Le schéma conceptuel du fonctionnement du modèle de Clausnitzer et Hopmans (1994) est présenté Figure II-6 à titre d'exemple.

En conclusion les modèles d'architecture racinaire récemment développés sont les plus à même de fournir des variables de sortie qui seront utilisées à l'avenir pour modéliser le prélèvement minéral. Ils permettent de caractériser les racines quant à leur diamètre, leur âge, leur position dans l'arborescence et leur ordre de ramification. Le défaut des premiers modèles de ce type était l'absence de prise en compte de la régulation de la croissance des racines par la disponibilité en assimilats carbonés, mais des progrès importants sont en cours (Grant, 1993; Clausnitzer et Hopmans, 1994; Thaler et Pagès, 1998; Somma *et al.*, 1998).

II.4 CONCLUSION DE L'ETUDE BIBLIOGRAPHIQUE ET CHOIX D'UNE PROBLEMATIQUE

L'objectif général de notre travail est d'être capable de prévoir la croissance du système racinaire du maïs au champ, en situation de déficience modérée en P, avec en perspective un objectif de modélisation du prélèvement. Compte tenu de l'évolution probable des modèles d'absorption, les variables racinaires qu'il faut être capable de prédire doivent être non seulement la masse ou la longueur totale de racine mais aussi les caractéristiques des racines individuelles (âge, diamètre, ordre de ramification, etc.). Afin de rendre compte des interactions entre le fonctionnement général de la plante et la croissance du système racinaire, le modèle de mise en place du système racinaire proposé devra être intégré à un modèle général de fonctionnement de la plante.

La morphogenèse du système racinaire du maïs est bien connue. Un modèle d'architecture a déjà été proposé et évalué (Pagès *et al.*, 1989; Pellerin et Pagès, 1996). Ce modèle peut servir de grille d'analyse pour l'étude de la réponse du système racinaire à une déficience en P. Il peut aussi servir de support à une modélisation ultérieure.

Les connaissances relatives à l'effet d'une déficience en P sur la croissance racinaire sont fragmentaires, voire contradictoires. Les processus de construction de l'arborescence racinaire qui sont affectés ne sont pas identifiés. Plusieurs auteurs attribuent les effets observés d'une déficience en P sur la croissance racinaire à une modification de la répartition des sucres dans la plante. Néanmoins la question se pose de savoir si une déficience en P affecte la morphogenèse racinaire uniquement via un effet sur la gestion du carbone dans la plante, ou si la déficience en P a aussi un effet spécifique direct sur la morphogenèse racinaire. Les jeux de données complets permettant d'analyser la réponse du système racinaire à une déficience en P, dans le cadre de la réponse globale de la plante à cette déficience, sont extrêmement rares. En l'état, les connaissances disponibles ne permettent pas d'envisager une modélisation. Les objectifs et étapes de notre travail ont donc été les suivants :

1. Etudier l'effet d'une déficience en P sur le développement et la croissance du système racinaire, et analyser les effets observés dans le cadre du fonctionnement général de la plante.

Un premier objectif de ce travail est d'identifier les processus de construction de l'arborescence racinaire qui sont affectés, et le sens dans lequel ils sont affectés. Un deuxième objectif est d'analyser, et si possible d'interpréter, ces effets dans le cadre de la réponse générale de la plante à la déficience en P. **Les gammes d'offre en P explorées doivent avoir une réalité en conditions de grande culture.** Pour cette

raison, un suivi a été fait au champ sur un essai avec trois niveaux d'offre en P. Cependant, les variables racinaires étant difficiles d'accès au champ, une expérience complémentaire de sevrage en P a été faite en hydroponie en serre afin de disposer d'observations plus complètes sur la réponse des racines à la déficience en P. Au niveau racinaire, notre étude portera uniquement sur des variables morphologiques "macroscopiques" (biomasse, longueur, diamètre, densité de ramification, etc.). Les effets des traitements sur les poils racinaires ou le développement des mycorhizes ne seront pas étudiés. Enfin, les variables nécessaires pour interpréter les effets observés au niveau racinaire dans le cadre de la réponse de la plante entière, seront mesurés (surface foliaire, rayonnement incident, biomasse aérienne et racinaire, etc.). On s'attachera en particulier à distinguer d'éventuels effets directs de la déficience en P sur la morphogenèse racinaire des effets indirects liés à l'effet de la déficience en P sur le fonctionnement carboné de la plante entière.

2. Proposer un modèle susceptible de rendre compte de l'effet d'une déficience en P sur la mise en place du système racinaire.

Ce modèle sera utilisé pour mettre à l'épreuve le schéma d'interprétation proposé à l'issue de la partie précédente. L'objectif principal sera de tester dans quelle mesure le modèle reproduit les modifications morphologiques observées au niveau racinaire sous déficience en P. Cette évaluation sera faite sur un jeu de données indépendant, correspondant à des plantes de maïs cultivées en hydroponie à trois niveaux de disponibilité en P.

III ÉTUDE EXPERIMENTALE DE L'EFFET DU PHOSPHORE SUR LA MORPHOLOGIE RACINAIRE DU MAÏS

Tableau III-1 Caractéristiques physico-chimiques du sol (1995), moyenne des 4 blocs P1.5.

CARACTERISTIQUES	Horizons (cm)		
	0-25	25-40	40-60
Argile (< 2 µm) %	6.0	6.9	8.2
Limon fin (2-20 µm) %	5.1	5.8	6.4
Limon grossier (20-50 µm) %	8.4	9.9	11.7
Sable fin (50-200 µm) %	10.3	20.3	13.6
Sable grossier (200-2000 µm) %	70.2	57.1	60.1
Carbone organique (Anne) %	1.0	0.72	0.0041
Matières organiques %	1.8	1.24	0.0071
N organique Kjeldahl %	0.077	0.054	0.00029
Rapport C/N	13.42	13.33	14.14
pH eau	5.88	6.1	6.2
P2O5 Dyer g/kg	0.408	0.212	0.053
P2O5 Olsen g/kg	0.102	0.068	0.025
CEC Metson Cmol/kg	3.63	3.3	2.6
CaO échang. g/kg	0.368	0.34	0.22
Na2O échang. g/kg	0.007	0.003	0.008
MgO échang. g/kg	0.019	0.028	0.03
K2O échang. g/kg	0.075	0.066	0.076
Cu EDTA mg/kg	2.53	1.6	0.6
Mn EDTA mg/kg	9.58	4.5	1.8
Zn EDTA mg/kg	1.35	0.9	0.1

III.1 ETUDE AU CHAMP DE L'EFFET DE DIFFERENTS NIVEAUX DE DISPONIBILITE EN PHOSPHORE SUR LA MORPHOGENESE RACINAIRE

III.1.1 DISPOSITIF ET VARIABLES MESUREES

CARACTERISTIQUES DU SITE EXPERIMENTAL

Cette étude a été conduite sur un essai P de longue durée implanté dans le Sud-Ouest de la France à Carcarès-St-Croix (latitude 43°52' N, longitude 0°44' W, altitude 55 m) sur sol sableux des Landes. Les caractéristiques physico-chimiques du sol de l'essai sont présentées dans le Tableau III-1. Le sol est composé de 6% d'argiles, 13.5 % de limons et 80.6 % de sables, 1.78 % de matières organiques. Ce sol est classé parmi les terres sablo-limono-argileuses à partir du triangle de texture.

Un profil de densité apparente du sol a été réalisé après la levée par prélèvements de cylindres de sol à partir d'une fosse. Les mesures sont représentées sur la Figure III-1. Les densités apparentes varient entre 1.3 en surface et 1.7 en profondeur, avec une zone plus dense sous le fond de labour (0.28 m). Ces valeurs élevées sont conformes à celles classiquement observées sur sol sableux (Hillel, 1974). Ce profil de densité est le résultat de plusieurs années de travail du sol en surface (0-0.30 m) sans sous-solage. Cette pratique a abouti à la formation d'une zone tassée sous la couche labourée.

LES TRAITEMENTS EXPERIMENTAUX

Le traitement P0 : ne reçoit pas d'apport de P depuis 1972 : $0 \text{ kg P ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$.

Le traitement P1.5 : reçoit chaque année depuis 1972 un apport égal à 1.5 fois les exportations, ce qui correspondait à $52.5 \text{ kg P.ha}^{-1}$ en 1996 (en moyenne sur 24 ans = $42 \text{ kg P ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$).

Le traitement P3 : reçoit un apport égal à 3 fois les exportations soit 111 kg P ha^{-1} en 1996 (en moyenne sur 24 ans = $93 \text{ kg P ha}^{-1} \text{ an}^{-1}$).

Le traitement P1.5 correspond approximativement aux niveaux des apports réalisés par les agriculteurs dans la région. Il sera considéré comme le traitement témoin.

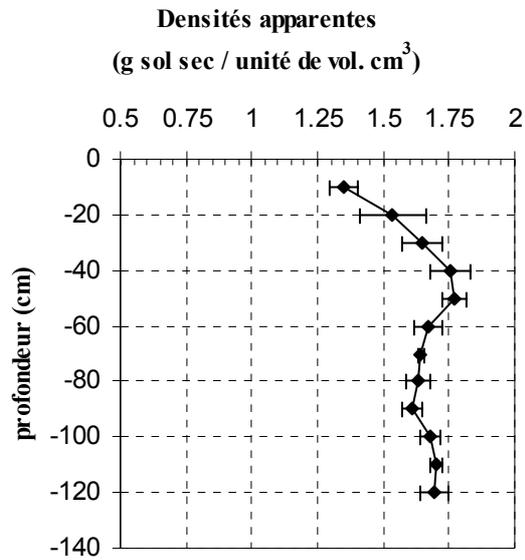


Figure III-1 Profil de densité apparente du sol. Les points sont la moyenne de 3 répétitions par profondeur (|— écart type).

Tableau III-2 Renseignements principaux sur l'itinéraire technique du maïs et sur les variables climatiques cumulées sur le cycle de culture à Carcarès-Ste-Croix.

Année	1996
Variété	Volga
Densité (plantes ha ⁻¹)	80400
Date semis	10/04/96
Date Floraison	17/07/96
Date récolte	08/10/96
Irrigation ¹ (mm)	193
Précipitations ¹ (mm)	441
ETP ¹ (mm)	629
STb6 ¹ (°C.j)	2081
SRG ¹ (MJ m ⁻²)	3163

1 Sur la période semis floraison

En 1995, les teneurs du sol en P extrait au bicarbonate de sodium (Olsen *et al.*, 1954) étaient de 23 mg P kg⁻¹ sur P0, 44.5 mg P kg⁻¹ sur P1.5 et 65.9 mg P kg⁻¹ sur P3. Les concentrations en P dans la solution du sol (Fardeau, 1993) étaient de 0.40 , 1.41 et 2.90 mg P.l⁻¹ dans l'horizon 0-25 cm pour les traitements P0, P1.5 et P3 respectivement. Par rapport aux teneurs seuils en vigueur pour ce type de sol, la teneur dans le traitement P0 peut être considérée comme faible (COMIFER). Dans le traitement P0, le rendement en grain est inférieur d'environ 11% à celui obtenu sur P1.5 tandis que sur P3 il est augmenté de 3% par rapport à P1.5. Les différents régimes de fertilisation appliqués sur l'essai ont donc créé une gamme de niveaux de fertilité en P que nous avons utilisée pour étudier ses conséquences sur la morphogenèse racinaire du maïs. L'étude a été effectuée en 1996.

L'essai est un dispositif en blocs totalement randomisés dans lequel chaque traitement est répété 4 fois. La taille des parcelles est de 6 m de large (environ 8 rangs de maïs d'écartement 0.80 m) sur 30 m de long.

DONNEES CLIMATIQUES

Les données climatiques proviennent de la station Météo France de Mont-de-Marsan distante de 15 km. Nous disposons ainsi des données journalières suivantes : température de l'air (minimum et maximum), pluviométrie, rayonnement global incident et ETP (Penman).

Le climat de la région est sous tendance océanique. Il se caractérise par un hiver doux et un été assez chaud. La pluviométrie annuelle est relativement élevée (950 mm).

Les conditions climatiques de l'expérimentation au champ peuvent être analysées à partir de l'Annexe 1. Sur l'ensemble de l'année, les données climatiques sont proche de la normale. Toutefois sur la période du suivi de l'essai (entre le 1er mai et la fin du mois d'octobre), les sommes de degré jour sont légèrement supérieures à la normale locale (entre 1961 et 1990). Sur la période estivale 1996, la pluviométrie a été plus élevée que la normale.

Les informations climatiques ont été complétées par des mesures horaires *in situ* de la température de l'air, et du profil de température du sol (Annexe 1). Le dispositif est également pourvu de deux pluviomètres pour relever les apports d'eau sur l'essai (pluie et irrigation).

CONDUITE DE L'ESSAI

L'itinéraire technique a été choisi pour éviter au maximum l'apparition d'un facteur limitant autre que celui prévu par les différents traitements.

Le Tableau III-2 regroupe les principales informations sur le déroulement de l'essai. La variété de maïs est VOLGA (Pioneer France Maïs, hybride simple, groupe tardif). La densité des plantes mesurée à maturité est de 8.0 plantes m⁻². La distance entre les rangs est de 0.80 m.

Les techniques de travail du sol sont celles généralement appliquées dans cette région : broyage des résidus de culture après la récolte et incorporation en février, labour en mars, épandage des engrais P (quantités correspondant aux différents

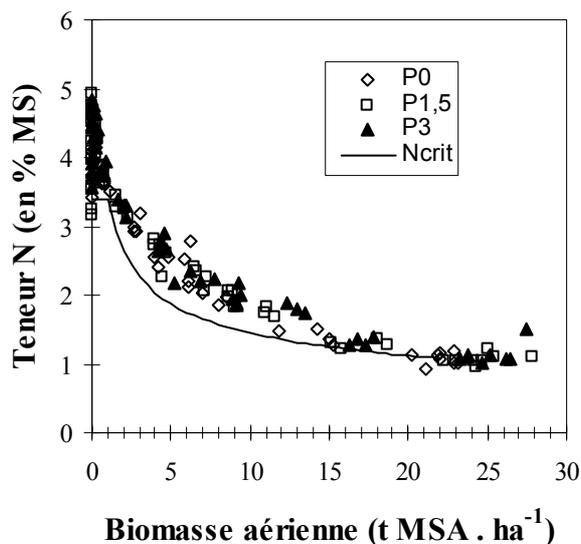


Figure III-2 Teneur en N (en % de MS) des traitements en fonction de la biomasse aérienne accumulée (t MSA ha⁻¹). Courbe de dilution critique de l'azote (Plénet, 1995).

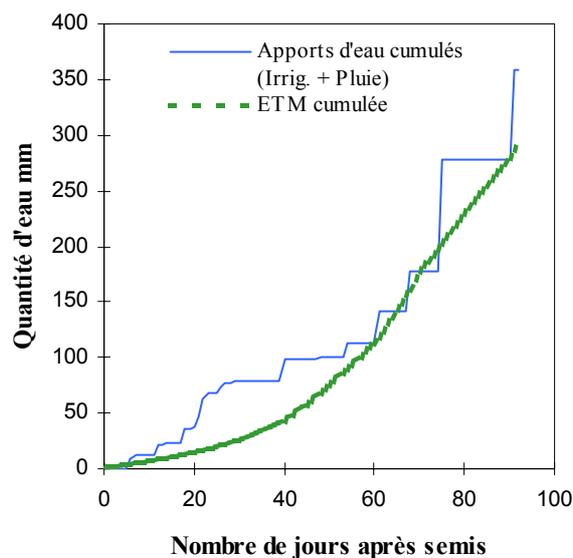


Figure III-3 Évolution des apports d'eau (pluie + irrigation) et de l'ETM¹ cumulée entre le semis et le stade floraison femelle (98 JAS).

¹ L'ETM cumulée a été calculée à partir du coefficient cultural moyen (k_{cm}) pour le maïs (Hill, 1991) et de l'ETP

$$ETM = k_{cm} * ETP$$

avec le coefficient cultural moyen calculé à partir d'une fonction polynomiale :

$$k_{cm} = a_0 + a_1 * r + a_2 * r^2 + a_3 * r^3$$

➤ r : est la fraction du temps écoulé depuis le semis (en jours) par rapport au temps entre le semis et la fermeture effective du couvert.

➤ a_0, a_1, a_2 et a_3 , sont des coefficients ajustés pour du maïs (respectivement 0.2010, $-0.7520 \cdot 10^{-2}$, 2.476, -0.9615).

traitements sous forme de superphosphate 45%) et K (96 kg K ha⁻¹ sous forme KCl 60%) début avril. Le sol est préparé pour le semis par vibroculteur. Les apports d'azote sont fractionnés en deux parties. 50 kg ha⁻¹ sous forme NH₄NO₃ 33.5 % sont apportés au moment de semis. Le reste de la dose (200 kg ha⁻¹ sous forme NH₄NO₃ 33.5 %) est apporté au stade 8-10 feuilles (fin mai). Les quantités d'azote et de potassium apportées (250 kg N ha⁻¹ et 96 kg K ha⁻¹) sont des doses "optimales" vis-à-vis du rendement grain, calculées par la méthode du bilan sur les observations des années précédentes. Nous avons vérifié à posteriori que l'azote n'a pas été limitant pour la culture. La Figure I-2 montre l'évolution de la teneur en N des parties aériennes en fonction de la biomasse sèche aérienne. Les teneurs N des trois traitements se situent au dessus de la courbe de dilution critique établie par Plénet (1995) pour du maïs irrigué dans le Sud-Ouest de la France. L'offre en N n'a donc pas été limitante pour les traitements.

Les traitements à base d'atrazine en pré-levée et de pyridate + atrazine au stade 6 à 7 feuilles ont permis une maîtrise complète du développement de populations d'adventices.

L'irrigation a été conduite par l'agriculteur. L'essai est implanté dans une zone où l'arrosage est régulier.

La Figure III-3 représente l'évolution entre le semis et la floraison de l'évapotranspiration maximale cumulée (ETM) et le cumul des apports d'eau réalisés pendant cette même période. Durant la période d'installation du couvert, les apports d'eau ont pratiquement toujours été supérieurs à l'ETM. Les périodes où les apports cumulés ont été inférieurs à l'ETM cumulée sont très rares et les écarts faibles. Ces observations suggèrent que la culture n'a pas été soumise à un déficit hydrique important et prolongé.

Afin de vérifier l'absence de déficit hydrique sur des plus courtes durées, nous avons réalisé un suivi hebdomadaire du profil hydrique du sol par des mesures à la sonde neutronique (Nardeux Humisol Solo 25, St Avertin, France). Six tubes en Aluminium de 2 m ont été implantés sur le dispositif : sur le rang, dans l'inter rang non tassé (0.30 m du rang) et dans l'inter rang tassé (0.40 m du rang). Les mesures ont été réalisées tous les 0.10 m jusqu'à 1.20 m.

Les variations de l'humidité volumique du sol (%) en fonction de la profondeur sont présentées sur la Figure III-4. Les variations d'humidité volumique les plus importantes se situent dans la couche labourée. Elles sont dues au prélèvement d'eau par les racines et l'évaporation du sol. Au niveau du fond de labour les teneurs en eau restent élevées alors que juste en dessous, les humidités sont plus faibles. Ce profil d'humidité est expliqué par la présence d'une couche de sol très dense juste au dessous de la semelle de labour (0.28 m environ). En profondeur (au-delà de 0.90 m) les variations de teneur en eau sont faibles. Quelle que soit la date de mesure, les teneurs en eau du sol ont toujours été supérieures à l'humidité volumique au point de flétrissement (Hv pF4.2), estimée à partir de la formule de COMBEAU-QUANTIN pour les sables.

Les données climatiques et le suivi des teneurs en eau du sol, permettent donc d'avancer que la culture n'a pas été soumise à un déficit hydrique important pendant la phase d'installation du couvert qui correspond à la période du suivi de l'essai.

**Evolution du profil d'humidité volumique du sol
entre 35 et 110 jours après semis**

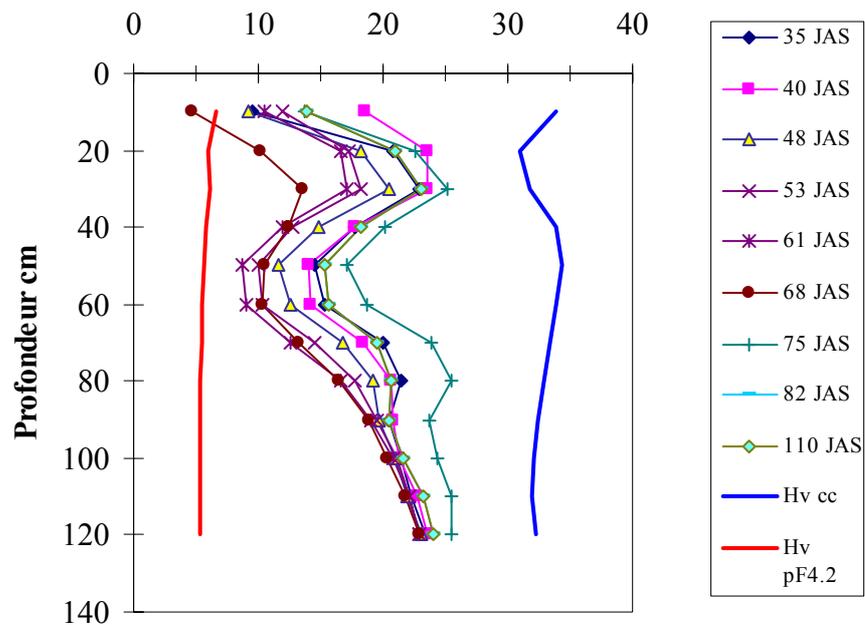


Figure III-4 Évolution du profil d'humidité volumique du sol entre 35 et 110 jours après le semis. L'humidité volumique au point de flétrissement ($H_{vpF4.2}$) a été estimée à partir de la formule de COMBEAU-QUANTIN pour les sables : $H_{vpF4.2} = D_{app} * [0.26 (A+L) + 1.15(M.O.) - 1.7]$, avec : A la teneur du sol en argile (%), L la teneur du sol en limons fins (1-20 μ) (%), et M.O. la teneur du sol en matière organique (%).

ECHANTILLONNAGE, MESURES SUR LES PLANTES ET OUTILS D'ANALYSE DE LA CROISSANCE

Stades phénologiques et surface foliaire

Les mesures sur les plantes ont été réalisées du stade levée au stade floraison à un rythme hebdomadaire. Sur la période levée floraison, le stade phénologique est basé sur le nombre de feuilles visibles. Une feuille est notée comme visible lorsque l'extrémité apicale du limbe pointe hors du cornet (Girardin et al., 1986). 10 plantes consécutives sur le rang central de chaque bloc ont été identifiées pour le suivi du rythme d'émission des feuilles visibles. La numérotation des étages foliaires commence par les feuilles de la base de la plante vers le haut. Le nombre de feuilles étalées (ligulées) et le nombre de feuilles sèches (présentant au moins 50 % de surface non verte) ont été également notés. Sur 5 plantes parmi les 10 sélectionnées, la longueur visible (L_v) et la largeur maximale (W_m) des feuilles ont été mesurées.

La surface foliaire (A_f) a été calculée à partir de la formule proposée par Bonhomme *et al.*, 1982 :

$$A_f = k * L_v * W_m \quad \text{Eq. III.1-1}$$

Le coefficient $k = 0.75$ a été utilisé pour les feuilles étalées (McKeen, 1964, Bonhomme *et al.*, 1982, Ruget *et al.*, 1996). La surface des feuilles étalées est calculée en supposant que la forme de la feuille est assimilable à la juxtaposition d'un rectangle (de dimensions $L_v/2 * W_m$) et d'un triangle isocèle (de hauteur $L_v/2$ et de base W_m), d'où la valeur 0.75 de k .

Pour les feuilles non ligulées, nous supposons que la feuille a la forme d'un triangle isocèle (de surface $L_v * W_m * 0.5$), d'où la valeur du coefficient $k = 0.50$ (Dorvillez *et al.*, 1990).

La surface foliaire totale par plante est la somme des surfaces individuelles des feuilles. La surface des feuilles notées sèches n'est pas intégrée dans le calcul. L'indice foliaire ($IF \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$) est obtenu en multipliant la surface foliaire totale par plante, par le nombre de plantes par m^2 (8.04 plantes m^{-2} dans notre essai).

Cinétiques d'accumulation de biomasse sèche et de phosphore.

Toutes les semaines sur les deux rangs centraux de chaque bloc (pour éviter les effets de bordure), 10 plantes consécutives ont été prélevées. Le système racinaire a été dégagé à la bêche et prélevé jusqu'au stade 14 feuilles. Au delà, le système racinaire est trop volumineux et difficilement accessible pour être prélevé entièrement par cette méthode. Ces plantes ont été ramenées au laboratoire pour dissection et analyse.

Les parties aériennes ont été disséquées en trois compartiments :

- Compartiment Limbes : feuilles étalées et feuilles dans le cornet;
- Compartiment Gaines foliaires;
- Compartiment Tige : individualisé uniquement à partir du stade 8-10 feuilles.

La base de la tige portant le système racinaire a été conservée pour des observations racinaires décrites ci-dessous.

Après dissection, chaque compartiment aérien et le système racinaire entier ont été séchés à l'étuve pendant 48h à 103°C et pesés pour déterminer la biomasse sèche. Les échantillons ont été broyés et calcinés à 550°C. Les cendres ont été reprises à l'acide nitrique à 10%. Le phosphore a été dosé par colorimétrie (Van Veldhoven et Mannaerts, 1987). L'azote total a été dosé par le Laboratoire d'Études et de Recherches Méthodologiques en Analyses Végétales et Environnementales de Bordeaux par la méthode Dumas.

Modèle d'analyse de la croissance

La production de la biomasse par le couvert végétal a été analysée au moyen d'un modèle de croissance basé sur l'interception du rayonnement solaire (Monteith, 1977; Varlet-Grancher, 1982; Gosse *et al.*, 1986, Russel *et al.*, 1989). Cette analyse permet d'identifier et de hiérarchiser les processus de production de biomasse qui sont affectés par la déficience en P.

La production photosynthétique de la culture ($MS_{produite}$ en g de matière sèche par m^2 et par jour) est calculée par :

$$MS_{produite} = PAR_a * E_b \quad \text{Eq. III.1-2}$$

PAR_a : le rayonnement solaire utile à la photosynthèse absorbé, calculé à partir du rayonnement solaire journalier Rg (MJ. / m^2) fourni par la station météo et l'indice foliaire IF (m^2 de feuilles vertes / m^2 de sol) mesuré :

$$PAR_a = 0.48 * Rg * 0.95 * (1 - e^{(-0.7 * IF)}) \quad \text{Eq. III.1-3}$$

0.48 correspond à la part du Rg utile à la photosynthèse (PAR). Seule une partie du spectre du rayonnement solaire est utilisable pour la photosynthèse (400-700nm)

0.95 correspond à la valeur maximale de l'absorption du PAR.

0.7 est le coefficient d'extinction. Ce coefficient dépend principalement des propriétés optiques et géométriques du couvert. Pour le maïs la valeur retenue est 0.7 (Bonhomme *et al.*, 1982).

E_b : est l'efficacité de conversion de la culture, c'est-à-dire la production en g de matière sèche par MJ de PAR_a.

Morphogenèse racinaire

Rythme d'émission et nombre de racines primaires

Sur les 10 plantes prélevées des observations sur la morphologie racinaire ont été réalisées après un lavage à l'eau des racines. Le rang du dernier phytomère portant des racines primaires a été identifié. Un dénombrement des racines primaires sur chaque phytomère a été effectué. Le nombre final de racines primaires sur un phytomère $P_{(n)}$ est supposé atteint lorsqu'au moins une racine primaire est émise sur le phytomère immédiatement supérieur $P_{(n+1)}$ (Pellerin, 1993).

Longueur des racines primaires

Les mesures de longueur des racines primaires en place sont difficiles à réaliser au champ. Nous avons effectué ce type de mesure dans une parcelle seulement de chacun des traitements extrêmes : P0 bloc II; et P3 bloc II. Une fosse perpendiculaire au rang a été creusée. Les racines ont été dégagées délicatement au couteau à partir de la paroi de la fosse jusqu'à la base du pied de maïs dont était issue la racine. Le phytomère porteur a alors été identifié. Pour chaque racine, avant d'être prélevée, les distances horizontale et verticale parcourues ont été mesurées. Sur la racine prélevée, la longueur totale, la longueur basale non ramifiée, la longueur de la zone apicale non ramifiée ont été mesurées. Le diamètre basal et apical de chaque racine primaire ont été notés. Le diamètre apical a été mesuré entre 1 et 2 cm de l'extrémité apicale de la racine. Une partie des racines ainsi prélevées et mesurées ont été séchées et pesées. Cette information a permis d'estimer la masse sèche de racine par unité de longueur de primaire pour chaque phytomère. Ce résultat a été utilisé pour estimer la biomasse racinaire à partir des mesures morphologiques.

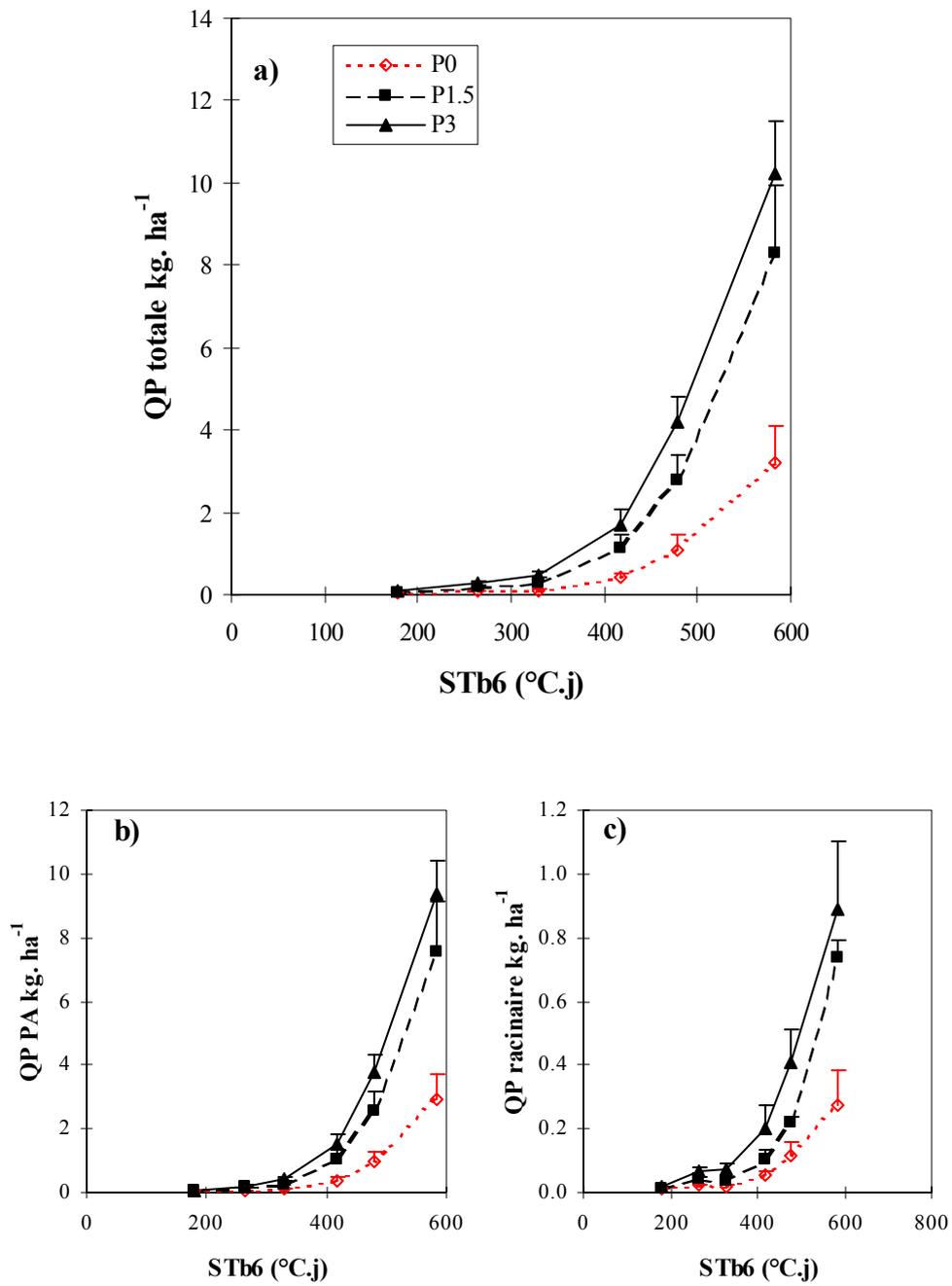


Figure III-5 Quantité de P accumulée par les plantes des trois traitements (kg/ha) au cours du temps a) dans toute la plante, b) dans les parties aériennes, c) dans les racines.

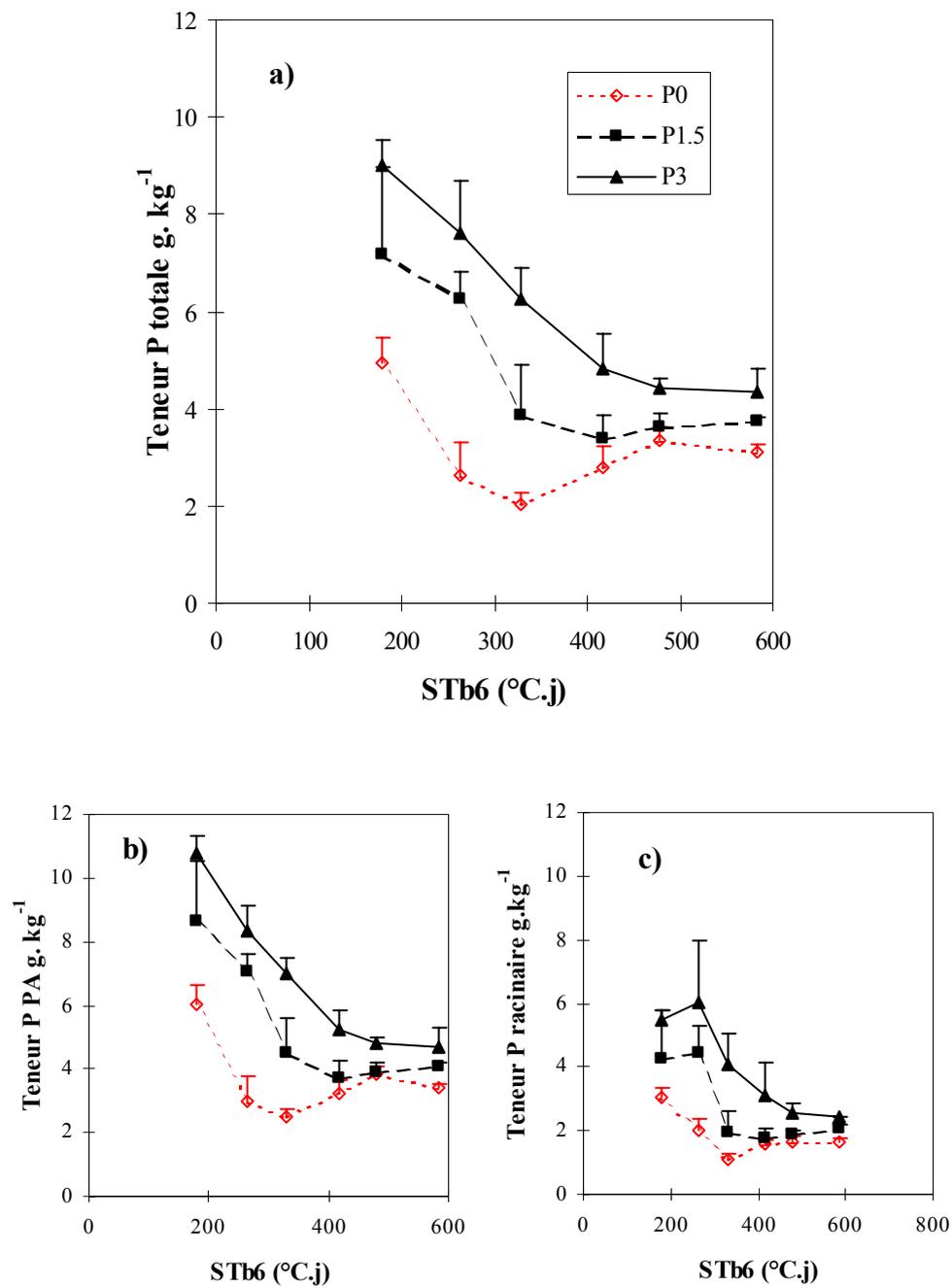


Figure III-6 Evolution de la teneur en P (g P kg^{-1} matière sèche) des plantes au cours du temps a) dans la plante entière, b) dans les parties aériennes et c) les racines.

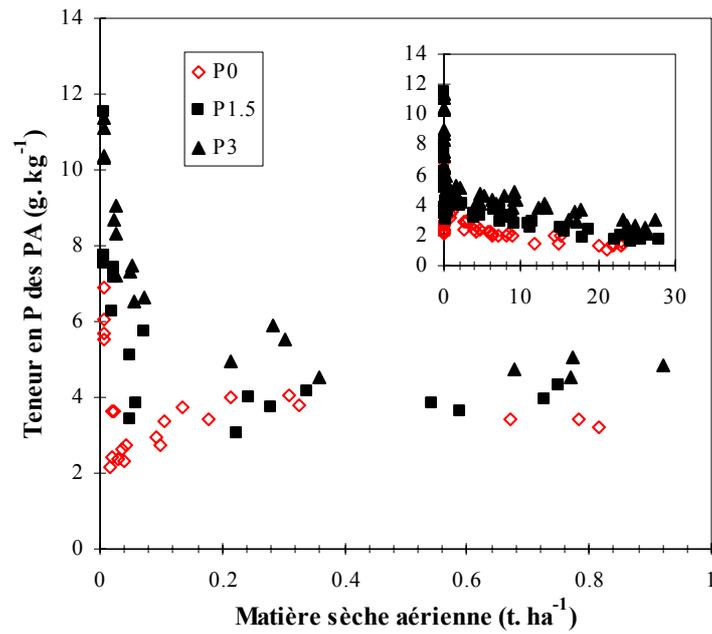


Figure III-7 Teneur en P des parties aériennes (en g P kg^{-1} de MS) des traitements en fonction de la biomasse aérienne accumulée (de 0 à 1 t MSA ha^{-1}). En insert même représentation pour une biomasse aérienne de 0 à 30 t MSA ha^{-1}

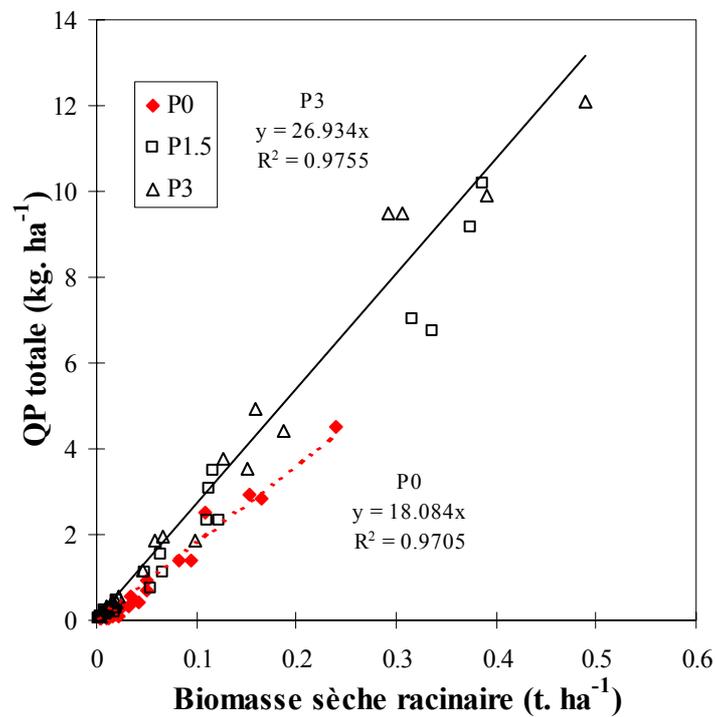


Figure III-8 Relation entre le quantité de P prélevée par unité de surface de sol (kg P ha^{-1}) en fonction de la biomasse racinaire (t matière sèche racinaire ha^{-1}).

III.1.2 RESULTATS

Le développement du maïs est très dépendant de la température (Bloc et Gouet, 1977). Pour analyser des résultats, nous utilisons une échelle chronologique basée sur les sommes de degré jour air avec un seuil à 6°C depuis le semis (Stb6).

III.1.2.1 Quantité de P prélevée et statut phosphaté des plantes

Les quantités totales de P prélevées par les plantes sont représentées sur la Figure III-5. Les quantités de P prélevées par les traitements P1.5 et P3 sont proches alors que les teneurs en P du sol sont très différentes (rappel : P Olsen 44.5 mg P kg⁻¹ sur P1.5 et 65.9 mg P kg⁻¹ sur P3). Le prélèvement de P est par contre plus faible dans le traitement P0. A 600 °C.j, la quantité de P accumulée est 2.5 fois supérieure dans le P1.5 par rapport au P0. Cette réduction d'accumulation de P dans les plantes du P0 est le résultat d'une réduction de l'accumulation de P dans les parties aériennes et racinaires.

Les teneurs en P des plantes diminuent au cours du temps (Figure III-6). Cette diminution de teneur en P s'explique en partie par la mise en place au cours du développement des plantes de structures aériennes à plus faible teneur en P. Ces résultats s'apparentent à une dilution du P dans la plante (Figure III-7). Pour le traitement P3, la teneur diminue d'abord fortement de 9 g P kg⁻¹ MSA à 5 g P kg⁻¹ MSA entre 0 et 1 t MSA ha⁻¹ produite, puis plus progressivement pour atteindre 2 g P kg⁻¹ MSA au stade ensilage (25 t MSA ha⁻¹). La cinétique de dilution du P dans la plante est légèrement différente pour le traitement P0. La teneur P pour ce traitement diminue fortement au début du développement pour atteindre un minimum de 2 g P kg⁻¹ (entre 0 et 0.2 t MSA ha⁻¹), puis remonte légèrement à 4 g kg⁻¹ MSA. Par la suite, la diminution de la teneur en P dans le P0 est parallèle à celle du P3. A biomasse aérienne produite égale, les teneurs en P des traitements se classent toujours dans le même ordre P3, P1.5 et P0 (des teneurs les plus élevées vers les plus basses).

Les teneurs en P des parties aériennes sont supérieures à celles des racines. Les traitements ont à la fois affecté les teneurs en P des parties aériennes et des racines (Figure III-6).

Bien que la biomasse racinaire ne soit pas la meilleure variable pour caractériser la capacité de prélèvement de P d'une culture, nous avons représenté dans la Figure III-8 la quantité de P prélevée en fonction de la biomasse racinaire produite. On observe, pour chacun des traitements, une proportionnalité entre la quantité de P prélevée et la biomasse racinaire produite. Au vu de ce graphique, on peut interpréter le moindre prélèvement de P dans le traitement P0 comme la conséquence de 2 mécanismes : (i) une réduction du prélèvement par unité de biomasse produite (pente de la droite), liée vraisemblablement à la limitation de la fourniture en P du sol vers les racines et (ii) une réduction de la biomasse racinaire produite, donc des capacités d'interception du P du sol.

L'ensemble de ces résultats sur les teneurs en P des plantes montre que les traitements imposés ont abouti à la création de plantes avec des statuts phosphatés différenciés.

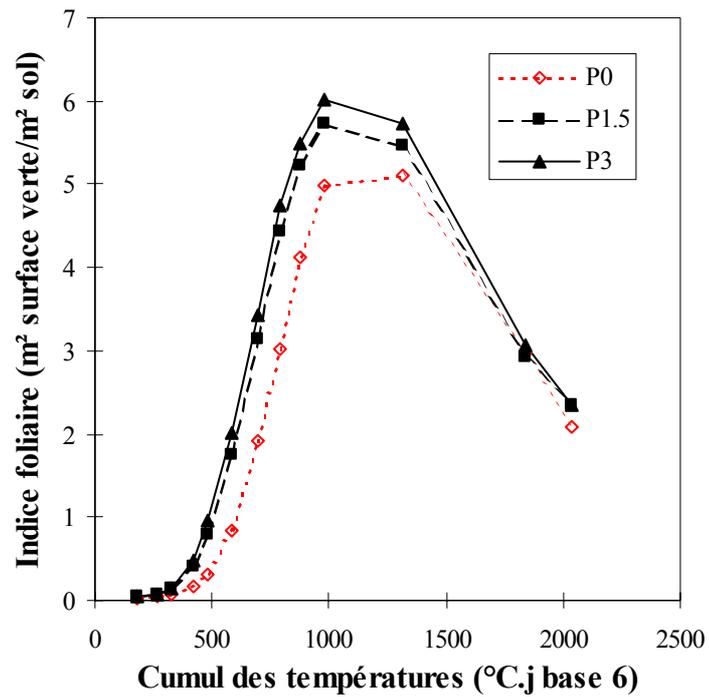


Figure III-9 Indice foliaire en fonction du cumul de températures de l'air depuis le semis (base 6°C) pour les traitements P0; P1.5 et P3.

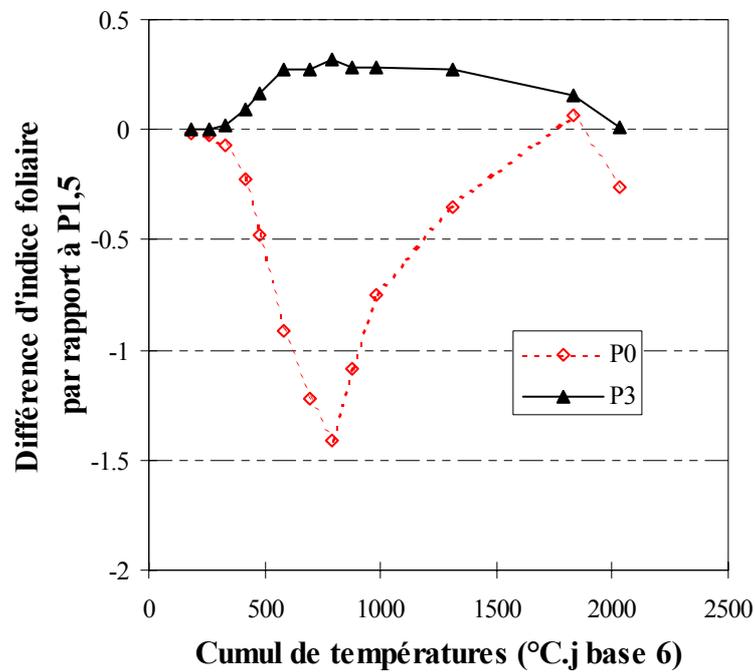


Figure III-10 Différence d'indice foliaire par rapport au traitement P1,5 pour les traitements P0 et P3, en fonction du cumul de températures de l'air depuis le semis.

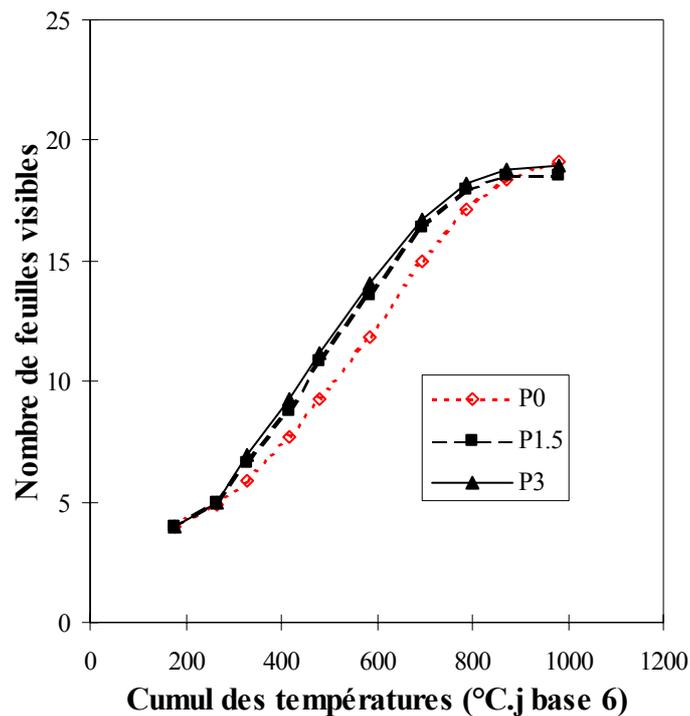


Figure III-11 Nombre de feuilles visibles en fonction du cumul de température de l'air depuis le semis pour les traitements P0, P1.5 et P3. Les points sont la moyenne des suivis sur les 4 blocs.

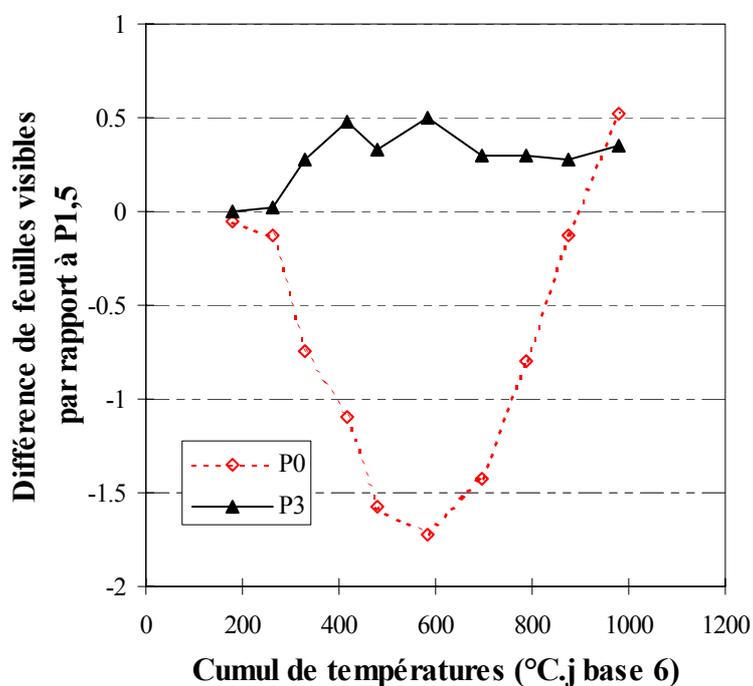


Figure III-12 Différence du nombre de feuilles visibles par rapport au traitement P1,5 pour les traitement P0 et P3, en fonction du cumul de températures de l'air depuis le semis.

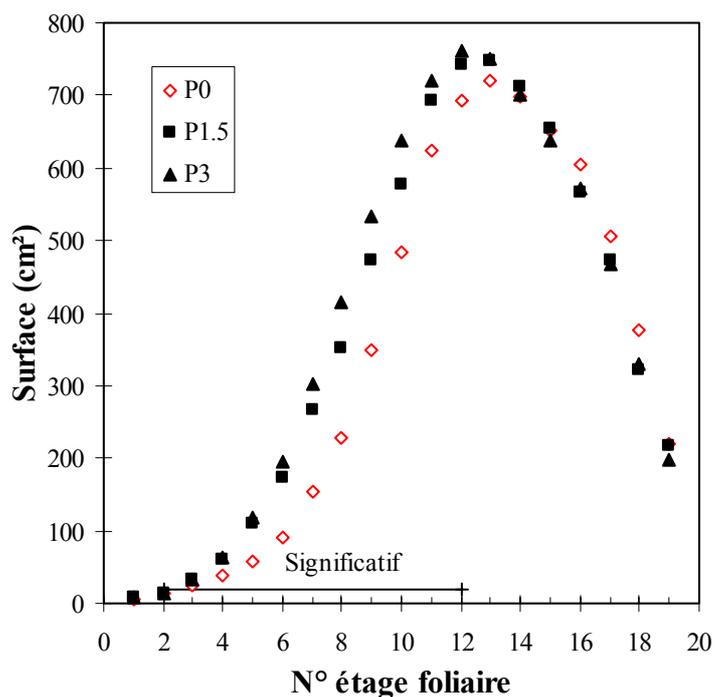


Figure III-13 Surface finale des feuilles des différents étages foliaires pour les trois traitements. Test t de Student sur échantillon apparié (appariement par étage foliaire)

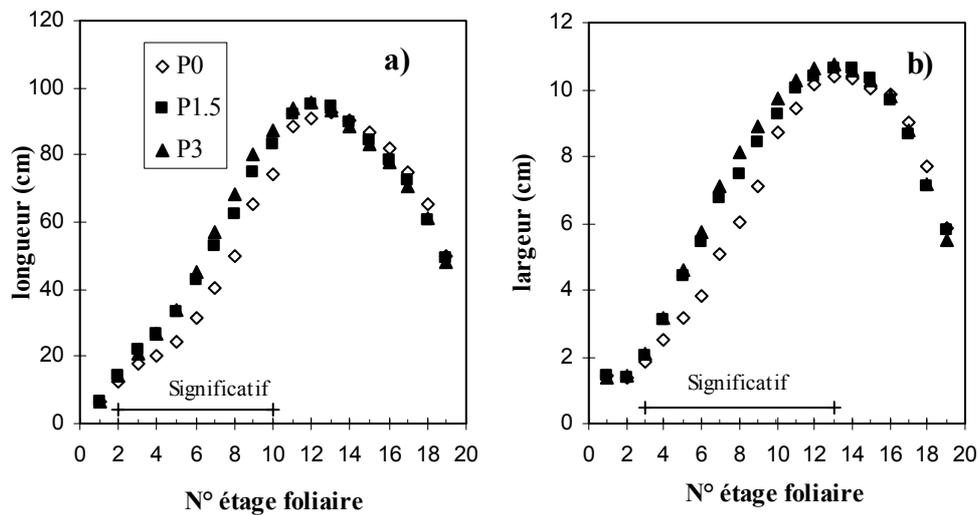


Figure III-14 Longueur (a) et largeur (b) finales des feuilles des différents étages foliaires pour les trois traitements. Test t de Student sur échantillon apparié (appariement par étage foliaire)

III.1.2.2 Mise en place de la surface foliaire

L'évolution de l'indice foliaire est représentée sur la Figure III-9. Les cinétiques d'installation du couvert sont très proches pour les traitements P1.5 et P3, toutefois l'indice foliaire du traitement P3 est toujours légèrement supérieur à celui du traitement P1.5. Pour le traitement P0, l'indice foliaire est significativement réduit dès la première date de mesure (178 °C.j). L'indice foliaire des plantes déficientes en P est toujours inférieur à celui des traitements P1.5 et P3, et l'écart augmente au cours du temps jusqu'à 800 °C.j (Figure III-10). Au delà de 800 °C.j, l'écart a tendance à diminuer, mais ne s'annule jamais pendant la période d'installation (avant 1000 °C.j). L'indice foliaire maximal atteint par les plantes du P0 est réduit d'une unité. Alors que l'indice foliaire des traitements P1.5 et P3 commence à diminuer, l'IF des plantes P0 est à son maximum. Le dessèchement des feuilles du traitement P0 est donc légèrement retardé, mais est plus rapide.

Dans ce qui suit nous avons analysé les composantes de l'indice foliaire : le rythme d'émission des feuilles, la surface individuelle des feuilles, la vitesse de sénescence des feuilles. La densité des plantes étant la même pour tous les traitements, elle ne peut pas être à l'origine d'écarts d'indice foliaire entre les traitements.

La Figure III-11 représente l'évolution du nombre de feuilles visibles en fonction du cumul des températures de l'air depuis le semis. Les rythmes d'émission des feuilles sont similaires pour les traitements P3 et P1.5. L'émission des feuilles est fortement retardée pour le traitement P0 durant les stades jeunes (avant le stade 13 feuilles). Dès le stade 6 feuilles, une différence significative du nombre de feuilles apparaît entre le traitement déficient en P (P0) et le traitement P3. Cette différence augmente avec le temps (Figure III-12), pour atteindre un écart maximum proche de deux feuilles à 600 °C.j (Stade 13-14 feuilles sur P1.5). Au delà de 600 °C.j, cet écart se réduit. La vitesse apparition de nouvelles feuilles devient même légèrement supérieure pour P0. L'émission de la dernière feuille se produit en même temps pour les trois traitements. Le nombre final de feuilles n'est pas modifié par les traitements (19.1, 18.6 et 18.9 respectivement pour les traitements P0, P1.5 et P3).

La Figure III-13 représente la surface finale des feuilles (atteinte lorsque la feuille est ligulée) en fonction du numéro de l'étage foliaire. Le dessèchement des feuilles n'est pas pris en compte dans cette représentation. La surface des feuilles des étages foliaires 2 à 12 est réduite. Cette réduction porte à la fois sur la longueur et la largeur des feuilles (Figure III-14).

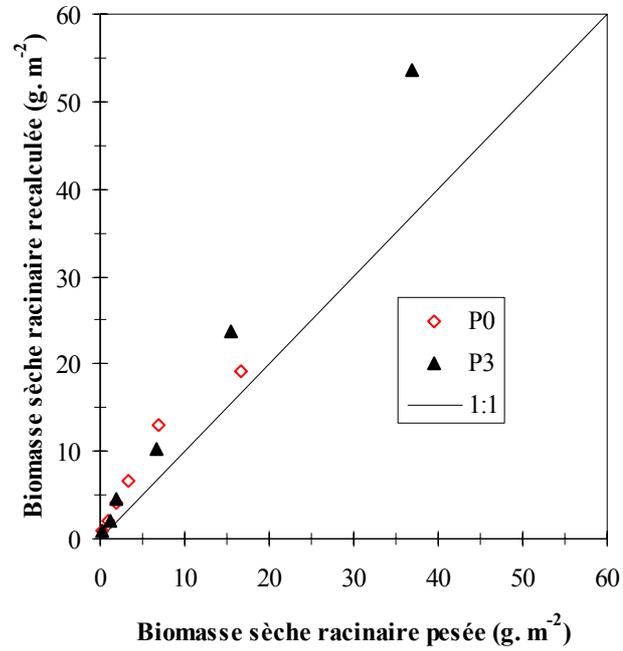


Figure III-15 Comparaison entre la biomasse sèche racinaire pesée et recalculée à partir des mesures morphologiques.

Tableau III-3 Production de biomasse sèche et répartition entre les parties aériennes et racinaires pour les traitements P0 et P1.5. Les valeurs sont les moyennes des 4 blocs.

Stb6	Biomasse sèche g / m ²						Root /Shoot ratio	
	Aérienne		Racinaire		Totale		PO	P1.5
	PO	P1.5	PO	P1.5	PO	P1.5		
178	0.62ns	0.64	0.36ns	0.32	0.97ns	0.97	0.57*	0.50
264	2.04ns	2.18	1.06ns	0.98	3.11ns	3.16	0.53ns	0.45
329	3.74*	5.76	1.79ns	1.92	5.52*	7.68	0.48**	0.34
417	10.77***	27.19	3.41**	5.83	14.18***	33.01	0.32*	0.22
478	25.71***	65.21	6.95**	11.53	32.66***	76.75	0.27**	0.18
584	85.68***	185.05	16.67**	35.35	102.35**	220.40	0.19ns	0.20

test de Student, ns : Différence non significative au seuil 5%

*, **, *** : différence significative par rapport au traitement P1.5 aux seuils 5%, 1 % et 0.1%.

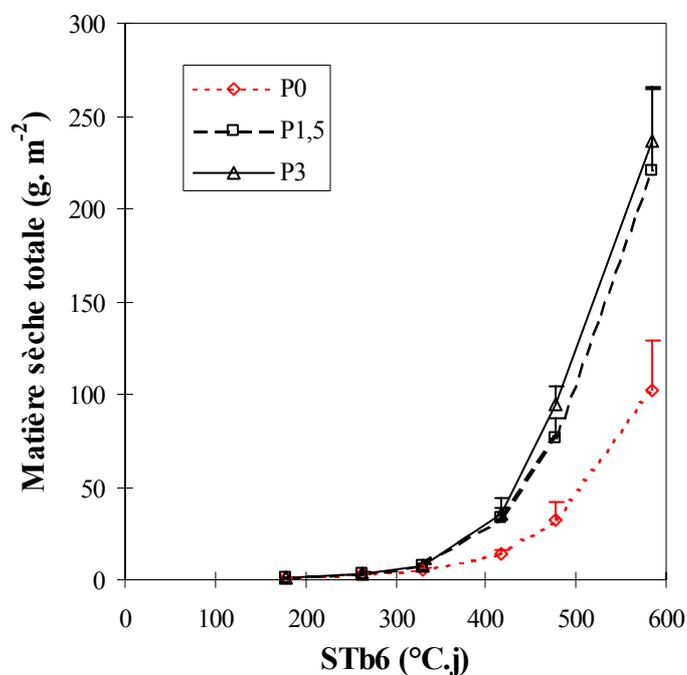


Figure III-16 Production de matière sèche totale entre le semis et le stade 14 feuilles.

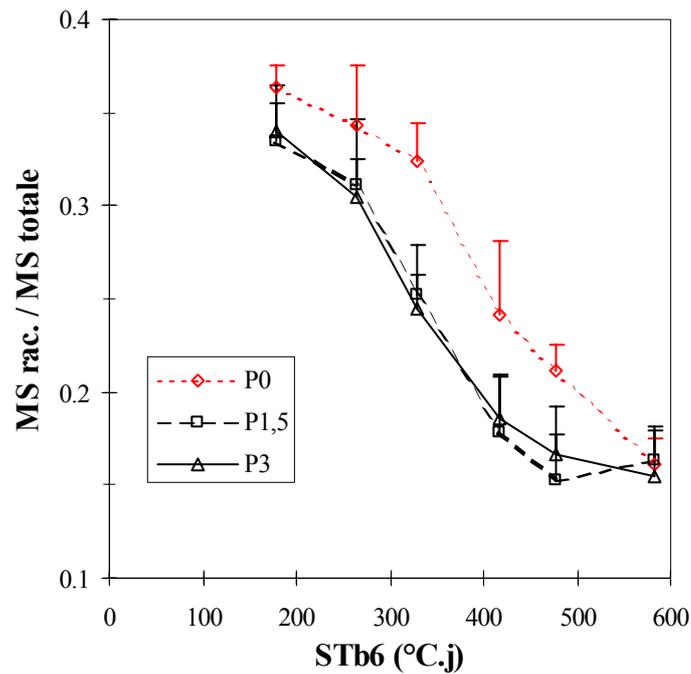


Figure III-17 Evolution au cours du temps du rapport entre la biomasse racinaire et la biomasse totale.

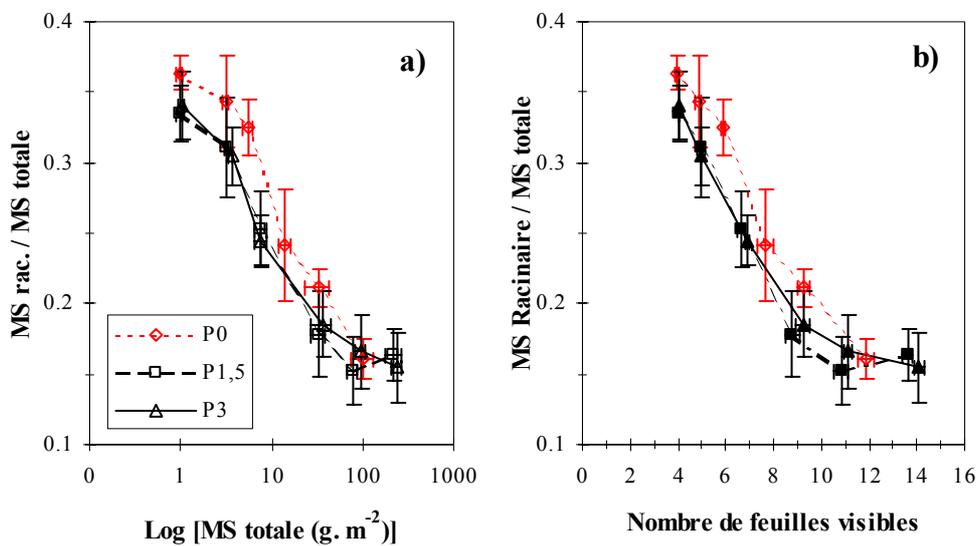


Figure III-18 Evolution du rapport biomasse sèche racinaire sur biomasse sèche totale (a) en fonction de la biomasse sèche totale produite (L'abscisse est en échelle logarithmique pour visualiser les écarts aux faibles valeurs de biomasse), et (b) en fonction du stade de développement exprimé en nombre de feuilles visibles.

III.1.2.3 Production de biomasse aérienne et racinaire

La cinétique de production de biomasse a été réalisée à partir des plantes prélevées. La méthode de prélèvement du système racinaire entier étant assez grossière (prélèvement à la bêche), nous nous sommes assurés que l'erreur sur l'estimation de la biomasse racinaire n'était pas trop importante. Les pesées du système racinaire prélevé en "entier" ont été confrontées aux biomasses racinaires recalculées (Figure III-15) au moyen des mesures morphologiques¹. L'écart entre les biomasses racinaires recalculées et pesées est faible au début, et augmente avec la taille du système racinaire. La biomasse sèche racinaire déterminée par pesée des racines prélevées à la bêche est toujours inférieure à la biomasse recalculée. Ce résultat est lié à la méthode de prélèvement du système racinaire. Le risque de perdre des racines par un prélèvement à la bêche augmente avec la taille du système racinaire, mais pour les stades jeunes l'erreur d'estimation est faible. Comme nous disposons d'un plus grand nombre de prélèvements du système racinaire "entier" (les trois traitements, les 4 blocs), nous avons fait le choix d'analyser les effets de la carence en P sur la production de biomasse à partir de ces prélèvements. La biomasse racinaire sera par conséquent légèrement sous-estimée, mais l'erreur commise restera faible car l'analyse de la production de biomasse portera sur des stades jeunes.

Les niveaux de production de biomasse totale sont très voisins pour les traitements P1.5 et P3. La production de biomasse est fortement réduite dans le traitement P0 (Figure III-16 et Tableau III-3). L'écart entre les traitements P0 et P1.5 devient significatif dès la 3^{ième} date de prélèvement (Stade 6-7 Feuilles sur P1.5) et augmente au cours du temps. Au stade 13 feuilles, la biomasse totale des plantes du traitement P0 est réduite de 60 % par rapport au P1.5. La réduction de biomasse sur P0 a touché à la fois les parties aériennes et racinaires, mais la biomasse aérienne a été touchée plus tôt. A la troisième date de prélèvement la biomasse aérienne est significativement plus faible dans le traitement P0 alors que la biomasse racinaire ne l'est pas encore. Par contre aux dates de prélèvement ultérieures, les biomasses aériennes et racinaires sont significativement réduites dans le P0.

Les figures III-17, III-18-a et III-18-b représentent l'évolution du rapport entre la biomasse sèche racinaire et la biomasse sèche totale en fonction de la date de prélèvement, de la biomasse totale et du stade des plantes, respectivement. Les représentations adoptées dans les figures III-18-a et III-18-b permettent de tester dans quelle mesure les traitements P ont affecté la répartition de la biomasse en comparant les plantes à même biomasse totale ou à même stade, et donc en s'affranchissant des écarts de croissance et de stade entre traitements. Quel que soit le traitement, le rapport biomasse racinaire / biomasse totale diminue au cours du temps. Quelle que soit la représentation adoptée, ce rapport est plus élevé dans le traitement P0 en début de cycle. Les trois traitements se rejoignent vers 600 °C.j (stade 12-14 feuilles visibles). La déficience en P a bien modifié le schéma de répartition de la biomasse produite entre les parties aériennes et racinaires.

¹ La biomasse racinaire a été recalculée à chaque date de prélèvement en effectuant la somme des masses de racine sur chaque phytomère. La masse sèche de racine sur un phytomère est calculée en multipliant le nombre de primaires par la longueur moyenne d'une primaire et par la masse sèche de racine par unité de longueur de primaire.

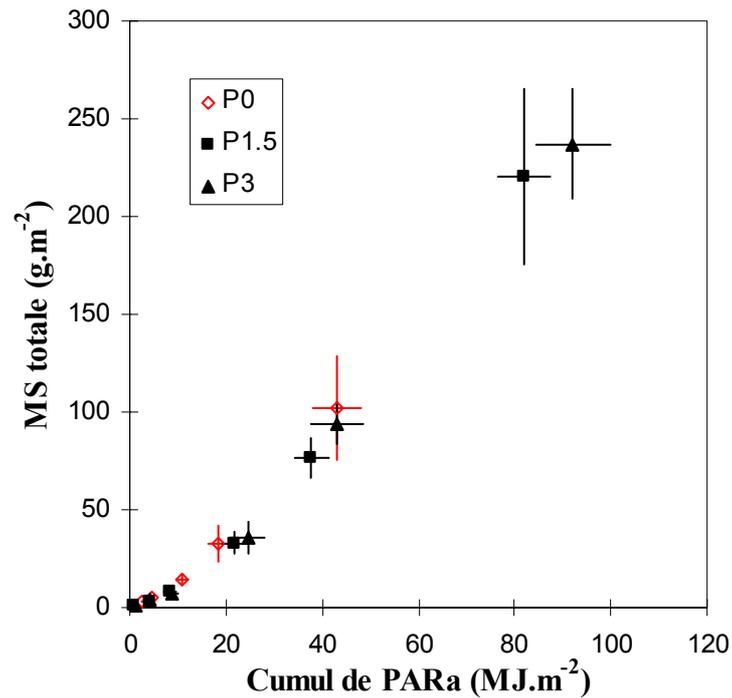


Figure III-19 Biomasse totale produite par unité de surface en fonction de la quantité de PARa calculée pour les traitements P0, P1.5 et P3 sur la période levée - 14 feuilles (sur P1.5).

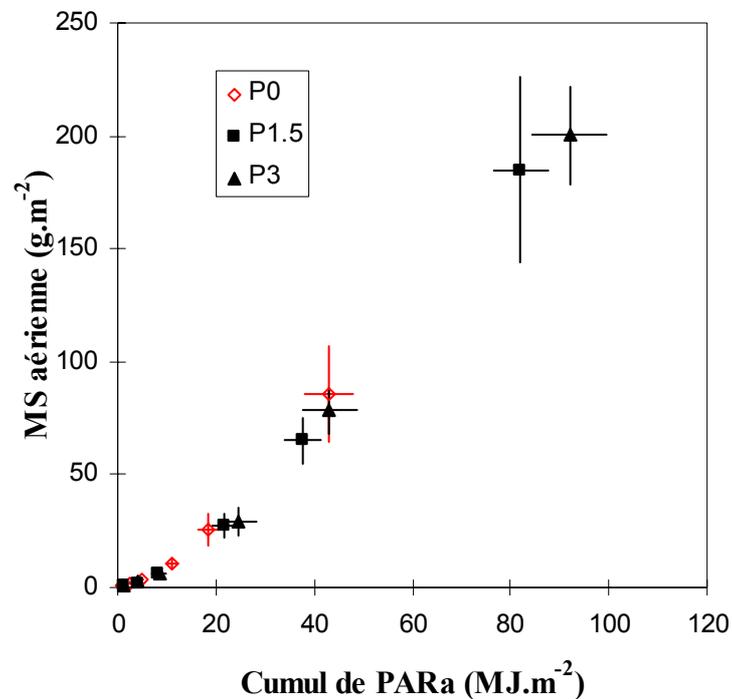


Figure III-20 Biomasse aérienne produite par unité de surface en fonction de la quantité de PARa calculée pour les traitements P0, P1.5 et P3 sur la période levée - 14 feuilles (sur P1.5).

III.1.2.4 Absorption du rayonnement et conversion en biomasse

La relation entre la biomasse totale produite (aérienne + racinaire) et la PAR_a cumulé depuis la levée est représentée sur la Figure III-19. D'après l'Eq. III.1-2 la pente de la relation entre la biomasse totale et le PAR_a cumulé est l'efficacité de conversion de PAR_a en biomasse (Figure III-19). Les nuages de points des trois traitements se recouvrent largement, mais les domaines de PAR_a explorés sont différents. A même date de prélèvement les plantes du traitement P0 ont en effet intercepté moins de rayonnement que les témoins du fait de la réduction de leur indice foliaire.

Les efficacités de conversion des traitements P0, P1.5 et P3 sur la période levée - stade 14 feuilles (traitement P1.5) sont respectivement 2.15, 2.51 et 2.43 g matière sèche par MJ. La valeur de Eb du traitement P0 est inférieure à celle des traitements P1.5 et P3, mais la différence n'est pas statistiquement significative (Anova : Pr(F)=0.225). La valeur de Eb tous les traitements confondus est de 2.43 g MJ⁻¹. Cette valeur est comparable aux valeurs citées dans la littérature pour les mêmes périodes du cycle de développement (2.36 g MJ⁻¹ Plénet, 1995).

Plus classiquement dans la littérature, on calcule l'efficacité de conversion du rayonnement utile à la photosynthèse en biomasse sèche aérienne. On parle alors de RUE (Radiation Use Efficiency g matière sèche aérienne par MJ). Ce coefficient est plus facilement accessible, mais n'intègre pas la biomasse racinaire.

La Figure III-20 représente la biomasse aérienne produite en fonction du PAR_a. La pente de cette relation est le RUE. Les traitements ne se différencient pas sur cette relation. La valeur moyenne des trois traitements de 2.04 g MJ⁻¹ pour la période levée - stade 14 Feuilles est proche des valeurs citées dans la littérature pour du maïs sur la période levée - floraison (Bonhomme *et al.*, 1982; Gosse *et al.*, 1986; Tollenaar et Bruulsema 1988; Giauffret *et al.*, 1991; Plénet, 1995).

En conclusion, les traitements P ont peu modifié les coefficients de conversion du PAR absorbé en biomasse. La moindre production de matière sèche dans traitement P0 est en grande partie expliquée par la réduction du cumul de PAR_a due à l'effet de la déficience en P sur la croissance foliaire.

III.1.2.5 Morphologie du système racinaire

CINETIQUE D'EMISSION DES RACINES PRIMAIRES

La Figure III-21 montre que le nombre cumulé de racines primaires émises est fortement réduit pour les plantes déficientes en P dès la 4^{ème} date de prélèvement. L'écart entre le nombre de racines émises sur P0 et P1.5 augmente au cours du temps. L'émission de nouvelles racines s'arrête à la même période pour les trois traitements. La déficience en P a provoqué une réduction du nombre total final de racines primaires émises. Le nombre de racines primaires émises à une date donnée est déterminé par le nombre de phytomères portant des racines émises et le nombre de racines par phytomère. Nous allons analyser ces deux composantes du nombre de racines émises au cours du temps.

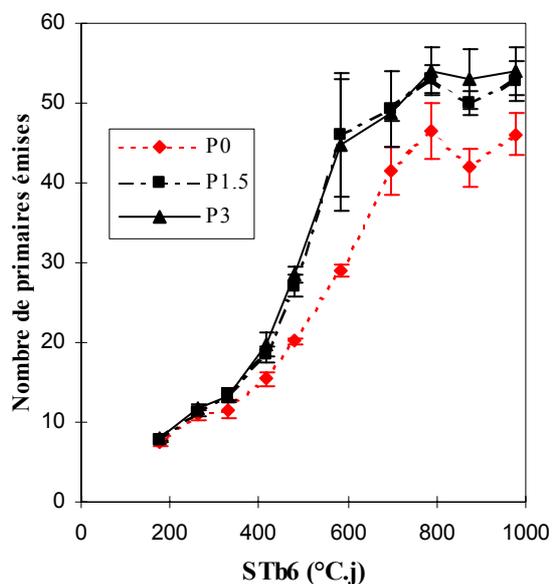


Figure III-21 Nombre total moyen de racines primaires émises au cours du temps.

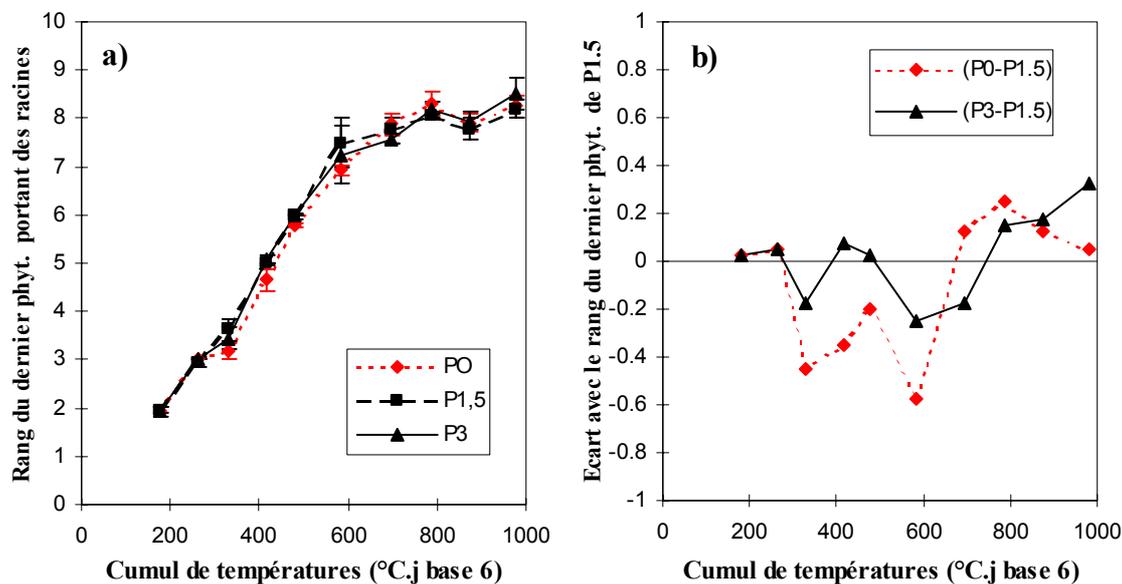


Figure III-22 a) Rang moyen du dernier phytomère portant des racines primaires par traitement au cours du temps exprimé en cumul de température (°C.j base 6). b) Écart entre le rang moyen du dernier phytomère portant des racines primaires de P1.5 et le rang moyen du dernier phytomère de P0 et P3, au cours du temps.

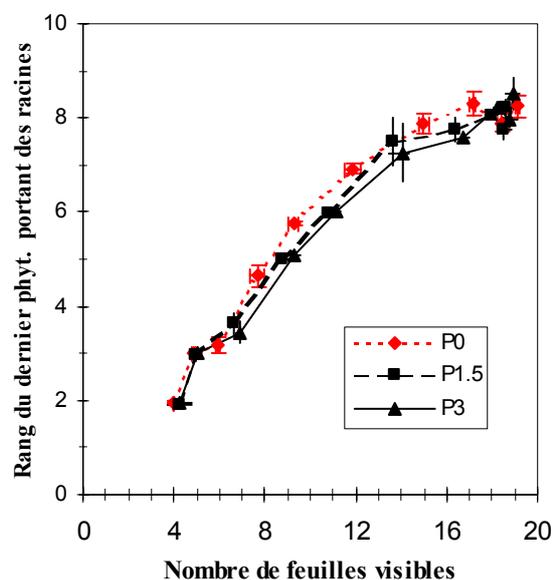


Figure III-23 Rang du dernier phytomère portant des racines primaires en fonction du nombre de feuilles visibles.

Tableau III-4 Nombre final moyen de racines primaires par phytomère.

Numéro du phytomère	Traitements		
	P0	P1.5	P3
0+1	3.8 a	4.0 a	4.0 a
2	4.1 a	4.0 a	4.2 a
3	3.4 a	3.4 ab	3.7 b
4	2.7 a	3.4 b	3.3 b
5	2.5 a	3.7 b	3.9 c
6	5.0 a	8.8 b	9.5 b
7	8.3 a	11.8 b	13.9c
8	13.5 a	15.5 a	

a, b, c : Phytomère par phytomère, les moyennes indicées par la même lettre ne sont pas significativement différents au seuil de 5%.

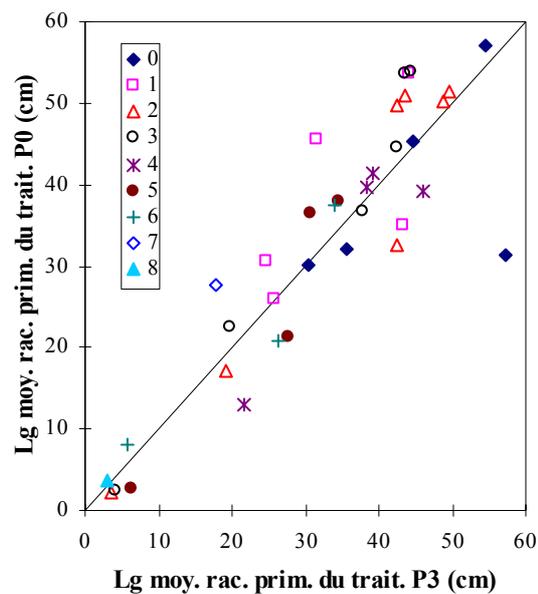


Figure III-24 Comparaison des longueurs moyennes des racines primaires mesurées sur le traitement P3 (en abscisse) et le traitement P0 (en ordonnée) sur les différents phytomères. La ligne en trait plein est la bissectrice.

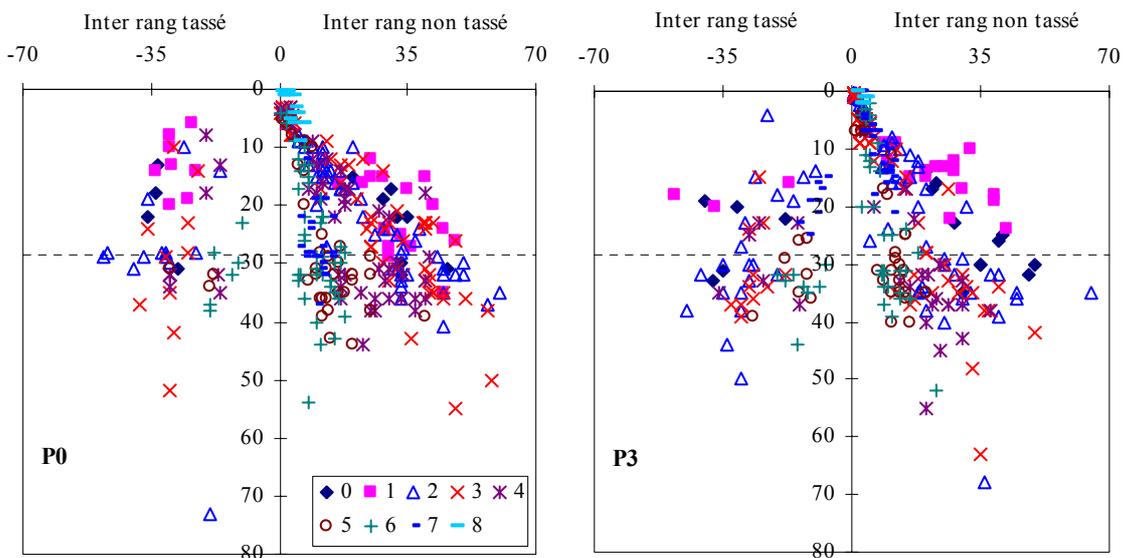


Figure III-25 Localisation des apex des racines primaires prélevées à partir de fosses. Toutes les dates de prélèvement sont ici confondues (0 à 700 °C.j). L'abscisse représente la distance horizontale parcourue (cm) depuis le pied de maïs. Par convention nous avons affecté une valeur positive pour les racines se situant dans les "rangs" et les "inter rangs non tassés", et une valeur négative aux racines se situant dans les "inter rangs tassés". L'ordonnée représente la profondeur (cm) atteinte par la racine. Les numéros de la légende correspondent aux numéros des phytomères dont sont issues les racines.

RYTHME D'ÉMISSION DES RACINES PRIMAIRES SUR LES PHYTOMÈRES SUCCESSIFS

La Figure III-22-a représente le rang moyen du dernier phytomère portant des racines primaires émises pour les trois traitements et à chaque date de prélèvement. Les traitements P1.5 et P3 ne sont pas différents. Sur le traitement P0, le rang du dernier phytomère portant des racines est significativement inférieur pour quelques dates de prélèvement (entre 330 et 585 °C.j, Figure III-22-b). Ce résultat suggère l'existence d'un léger retard dans l'émission des racines primaires pour les plantes déficientes en P pendant une certaine durée. Ce retard disparaît par la suite. Le rythme d'émission des racines primaires est fortement corrélé au rythme d'émission des feuilles du maïs jusqu'au phytomère 8 (Picard *et al.*, 1985, Pellerin, 1993). La Figure III-23 représente la relation entre le rang du dernier phytomère portant des racines émises et le nombre de feuilles visibles. Les points moyens des traitements P3 et P1.5 se confondent. La pente de la régression linéaire pour le traitement P0 est légèrement plus élevée. L'émission des racines primaires du P0 est donc légèrement en avance sur l'émission des feuilles. Toutefois, le synchronisme entre le rythme d'émission des racines primaires et des feuilles n'est pas fortement perturbé par la déficience en P.

NOMBRES FINAL DE RACINES PRIMAIRES PAR PHYTOMÈRE

Le Tableau III-4 contient les valeurs moyennes du nombre final de racines primaires pour chaque phytomère déterminé au stade ensilage (1850 °C.j base 6). Le nombre final de racines primaires des plantes carencées a été significativement réduit sur les phytomères 4 à 7 (Tableau III-4 et Figure III-21). Cette réduction a été très importante sur certains phytomères comme le numéro 6 (5 racines émises sur le P0 et 8.75 sur P1.5). En revanche le surplus de fertilisation P sur P3 par rapport à P1.5, ne s'est pas traduit par une augmentation du nombre de racines émises par phytomère.

ALLONGEMENT ET TRAJECTOIRE DES RACINES PRIMAIRES, DIAMÈTRE BASAL ET APICAL

Dans la Figure III-24 nous avons comparé la longueur moyenne des racines primaires des traitements P0 et P3 par phytomère et par date de prélèvement. Les points sont répartis de part et d'autre de la bissectrice. L'allongement des racines primaires n'a donc pas été réduit dans le traitement P0. Les racines des phytomères 4 à 6 ayant été émises un peu plus tard dans ce traitement (Figure III-22), cette observation pourrait même suggérer que leur vitesse d'allongement a été légèrement supérieure dans le traitement P0. Ce résultat doit cependant être manipulé avec prudence car les observations faites au champ avec un pas de temps hebdomadaire ne permettent pas une analyse précise des vitesses d'allongement.

La Figure III-25 montre pour chaque phytomère et toutes les dates de prélèvement la position des apex des racines primaires dans le profil¹, à savoir la profondeur atteinte et la distance horizontale parcourue depuis la base du pied.

¹ la profondeur atteinte et la distance horizontale parcourue depuis la base du pied

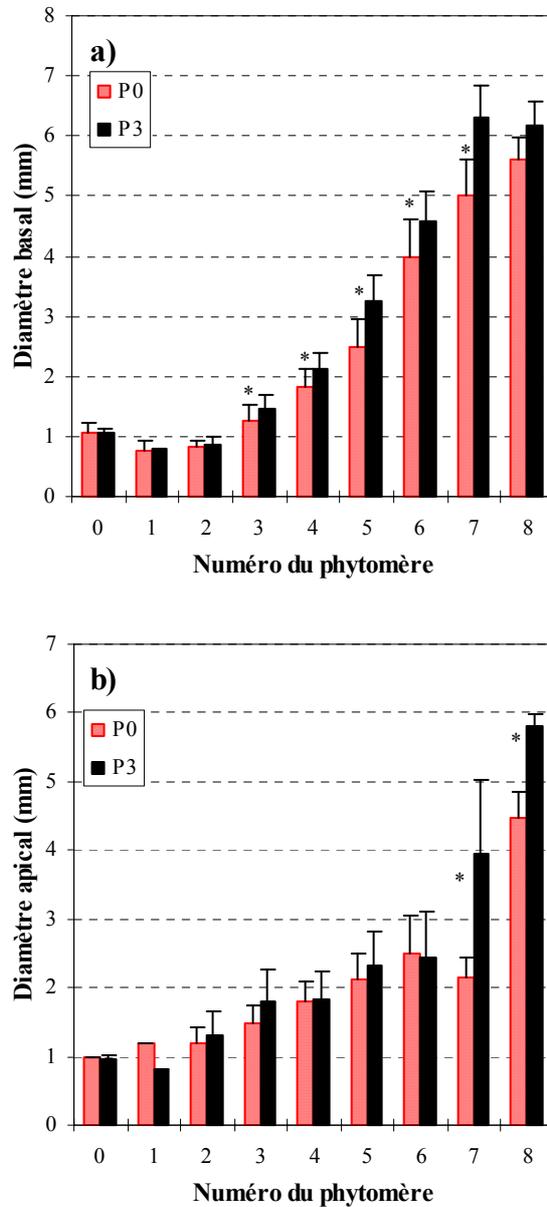


Figure III-26 a) Diamètre basal et b) diamètre apical moyens des racines primaires en fonction du rang du phytomère. Le symbole (*) indique les différences significatives au seuil de 5 % entre les traitements P0 et P3.

Très peu de racines ont colonisé le profil au delà de 40 cm. Cette observation est à rapprocher du profil de densité apparente qui montre une augmentation de la densité sous le fond de labours (Figure III-1). Il est probable que cet horizon dense a limité la progression des apex en profondeur. Cela expliquerait aussi que les longueurs finales atteintes par les racines primaires (60 à 70 cm au maximum) soient plus faibles que celles observées par d'autres auteurs (Pellerin et Pagès, 1994). Conformément à des résultats déjà publiés, la distance horizontale parcourue par les racines est d'autant plus faible que le phytomère porteur est de rang élevé (Kaeriyama et Yamazaki, 1983; Jordan, 1986; Tardieu et Pellerin, 1990, Nakamoto et Matsuzaki, 1992). Les traitements P ne semblent pas avoir affecté ces trajectoires.

Enfin, la Figure III-26 montre la valeur moyenne par traitement et par phytomère du diamètre basal et apical des racines primaires. Sur les phytomères 3 à 8 le diamètre basal des racines primaires a été significativement plus faible dans le traitement P0. L'écart entre les traitements s'est accru avec le rang du phytomère, sauf sur le phytomère 8. Le diamètre apical moyen a été significativement plus faible dans le traitement P0 sur les phytomères 7 et 8. A noter également que le diamètre apical est proche du diamètre basal sur les premiers phytomères. Il est par contre inférieur au diamètre basal sur les phytomères supérieurs surtout dans le traitement P0.

LONGUEUR DES ZONES BASALES ET APICALES NON RAMIFIÉES

Compte tenu de l'émission acropète des racines latérales la longueur de la zone basale non ramifiée est stable au cours du temps (résultats non présentés). La Figure III-27 montre la longueur de la zone basale non ramifiée des racines primaires de chaque phytomère en regroupant l'ensemble des dates de mesure. Il n'apparaît pas d'effet des traitements P sur cette variable. Contrairement à la zone basale non ramifiée, la zone apicale non ramifiée n'a pas une longueur stable au cours du temps car elle dépend de la vitesse de progression relative de l'apex de la racine primaire et du front de ramification. Pour l'ensemble des phytomères des deux traitements P, la longueur de la zone apicale non ramifiée a diminué au cours du temps (Figure III-28). Compte tenu de la relation existante entre la vitesse d'allongement de des racines et la longueur de cette zone (cf. partie II.1) cela montre qu'il y a eu une réduction de la vitesse d'allongement des racines avec la profondeur. Ce résultat corrobore l'observation précédente suggérant un ralentissement des racines du à la présence d'un horizon peu poreux.

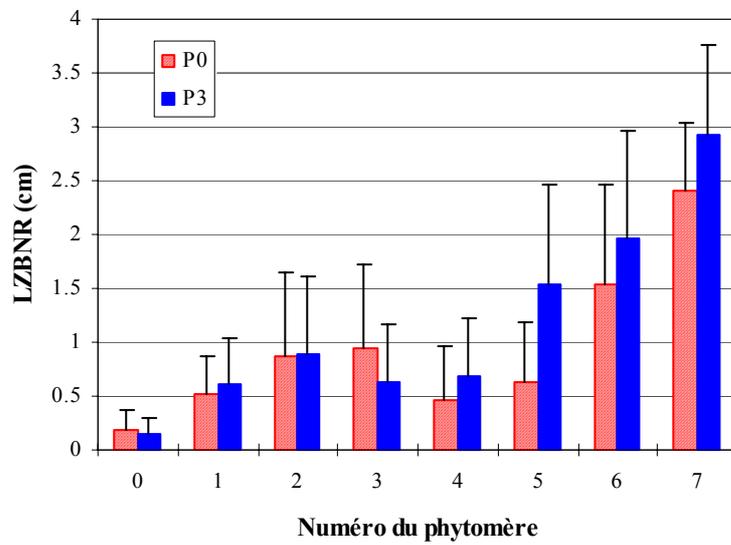


Figure III-27 Longueur moyenne (des différentes dates de prélèvement) de la zone basale non ramifiée des racines primaires en fonction du numéro du phytomère .

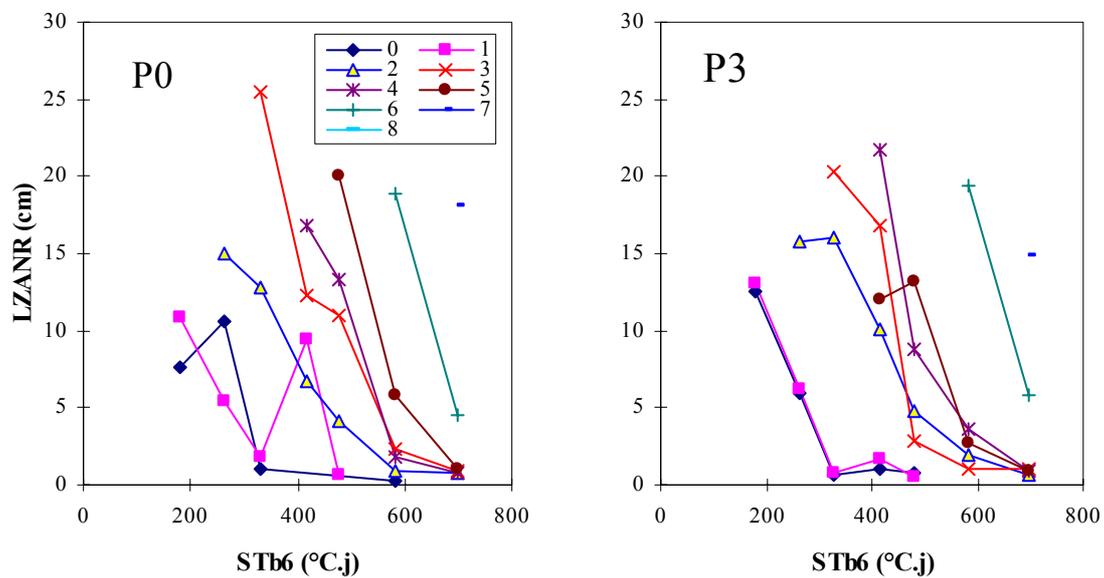


Figure III-28 Évolution de la longueur moyenne de la zone apicale non ramifiée des primaires (LZANR en cm) au cours du temps pour les différents phytomères. Les chiffres de la légende font référence au rang du phytomère.

III.1.3 CONCLUSIONS

La réduction de l'offre en P sur le traitement P0 a eu des effets importants sur la production de biomasse par les plantes de maïs et le prélèvement de P. La déficience en P a eu des effets très précoces sur la mise en place de la surface foliaire. En effet, l'émission des feuilles a été retardée et les dimensions finales des feuilles réduites provoquant une réduction de l'interception du rayonnement photosynthétiquement actif. Par contre, le coefficient de conversion du PAR absorbé en biomasse a été peu modifié par le traitement P0. **La moindre production de matière sèche dans le traitement P0 s'explique donc essentiellement par la réduction de cumul de PAR absorbé.**

Outre la production de biomasse totale, la déficience en P a affecté le schéma de répartition de la matière sèche produite entre les parties aériennes et racinaires. La réduction de biomasse a touché à la fois les parties aériennes et racinaires, mais les parties aériennes ont été affectées plus tôt et plus sévèrement conduisant à une augmentation du rapport biomasse racinaire sur biomasse aérienne.

La déficience en P a affecté la morphogenèse racinaire. Très tôt le nombre total de racines primaires sur les plantes du traitement P0 a été réduit. Cette réduction a été causée par un retard du rythme d'émission des racines et la réduction du nombre de racines primaires émises par phytomère à partir du phytomère 4. L'apparition de la réduction du nombre de racines primaires émises coïncide avec l'apparition des écarts de biomasse racinaire. Le nombre de racines primaires émises serait un caractère de la morphogenèse racinaire touché très tôt par la diminution de la biomasse allouée aux racines. L'allongement des racines primaires n'a pas été affecté par la déficience en P. A noter un petit effet sur le diamètre basal des racines primaires (à partir du phytomère 3) dans le traitement P0.

La diminution du niveau de fertilité P dans le traitement P0 explique en partie le moindre prélèvement de P sur P0. Les relations entre les quantités de P prélevées par les plantes et la biomasse racinaire (Figure III-8) montrent que le moindre prélèvement de P par les plantes du traitement P0 est également en partie du à la moindre croissance racinaire, ce qui confirme l'importance des effets "en retour" de l'état nutritionnel P des plantes sur la croissance racinaire et les capacités de prélèvement.

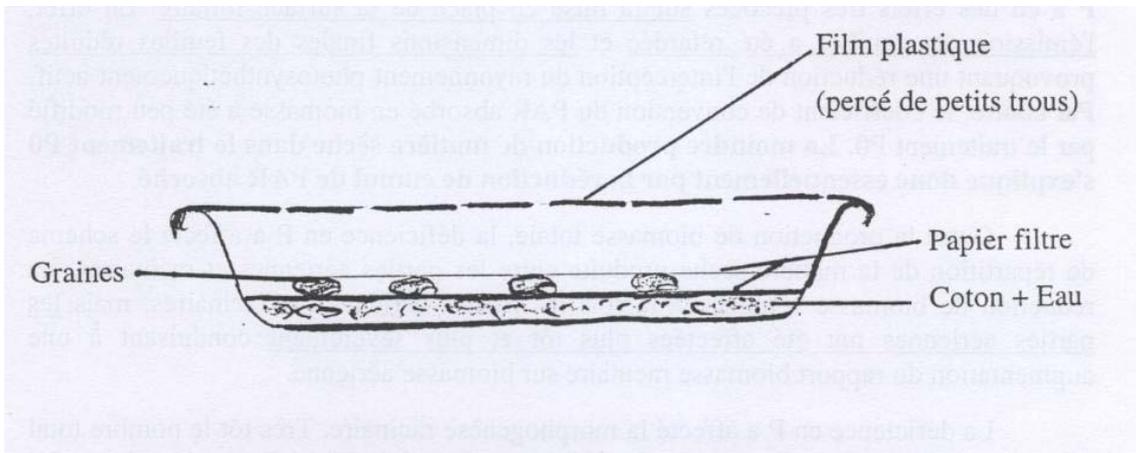


Figure III-29 Bac de germination

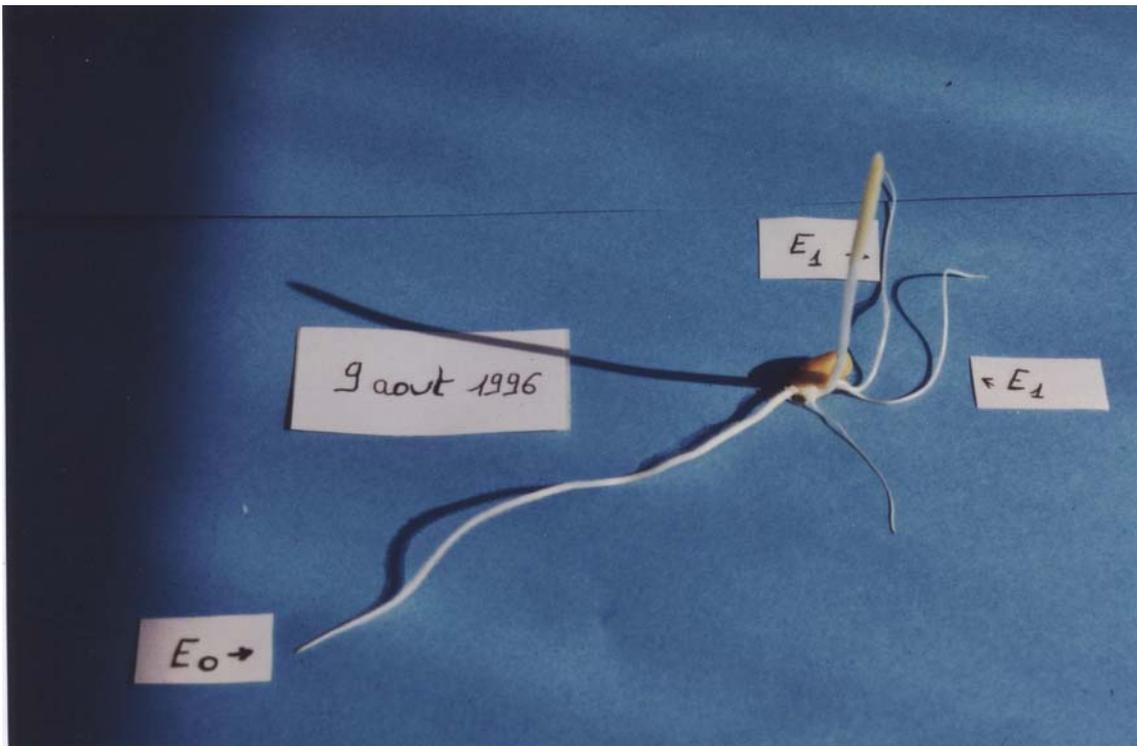


Figure III-30 Plantule de maïs après 5 jours de germination

III.2 ETUDE EN HYDROPONIE DE L'EFFET D'UN SEVRAGE EN PHOSPHORE SUR LA MORPHOLOGIE RACINAIRE DU MAÏS

III.2.1 DISPOSITIF EXPERIMENTAL ET VARIABLES MESUREES

CULTURE DES PLANTES EN HYDROPONIE ET APPLICATION DES TRAITEMENTS

Mise en culture des plantes

L'expérience de sevrage en P du maïs a été conduite en hydroponie sous serre sur le domaine expérimental de l'INRA de Bordeaux (Gironde, France) entre le 16 juillet et le 7 août 1997. La culture en hydroponie a été choisie pour deux raisons essentielles : l'accès direct au système racinaire dans son ensemble et le contrôle de l'alimentation en P des plantes.

Un lot de graines de maïs (*Zea mays* L. cv Volga) de masse homogène a été préalablement rincé à l'eau déminéralisée avant d'être mis à germer. Les graines ont été disposées à plat (embryon vers le bas) entre deux couches de papier filtre reposant sur un lit de coton hydrophile imbibé d'eau distillée (Figure III-29). L'ensemble a été recouvert d'un film plastique alimentaire étirable percé de quelques trous. Ce film plastique contribue à maintenir une hygrométrie élevée. La germination a été réalisée à l'étuve à 28 °C et à l'obscurité. L'hygrométrie élevée était maintenue par des apports quotidiens d'eau. Dès que les graines avaient germé, le papier filtre supérieur a été retiré. Après 5 jours, les plantules étaient composées du mésocotyle surmonté du coléoptile, de la graine, de la radicule (P0) et de deux ou trois séminales P1 (Figure III-30). Les jeunes plantules ont été sélectionnées avant d'être transférées en hydroponie afin de disposer d'un lot de plantes le plus homogène possible. Les critères de sélection étaient les suivants : la première feuille devait être visible, le système racinaire devait comporter au moins la radicule et les racines séminales du premier phytomère et ne présenter aucun signe de nécrose ou de rupture.

Les jeunes plantules de maïs ont été transférées dans des pots en plastiques de 28 L (36 cm de hauteur et 31 cm de diamètre) remplis de solution nutritive. Les pots contenaient une seule plante et étaient disposés en serre suivant le schéma représenté sur la Figure III-31. Les plantules étaient maintenues au dessus de la solution nutritive par un système de fixation qui flottait sur la solution (Figure III-32). Les plantules ont été enveloppées par une étroite bande de mousse en polyester à la base du coléoptile et introduites dans une plaque de polystyrène percée d'un trou de 3 cm de diamètre. Ce système de fixation par flottaison assure un contact permanent des racines avec la solution nutritive.



Figure III-31 Disposition des pots dans la serre

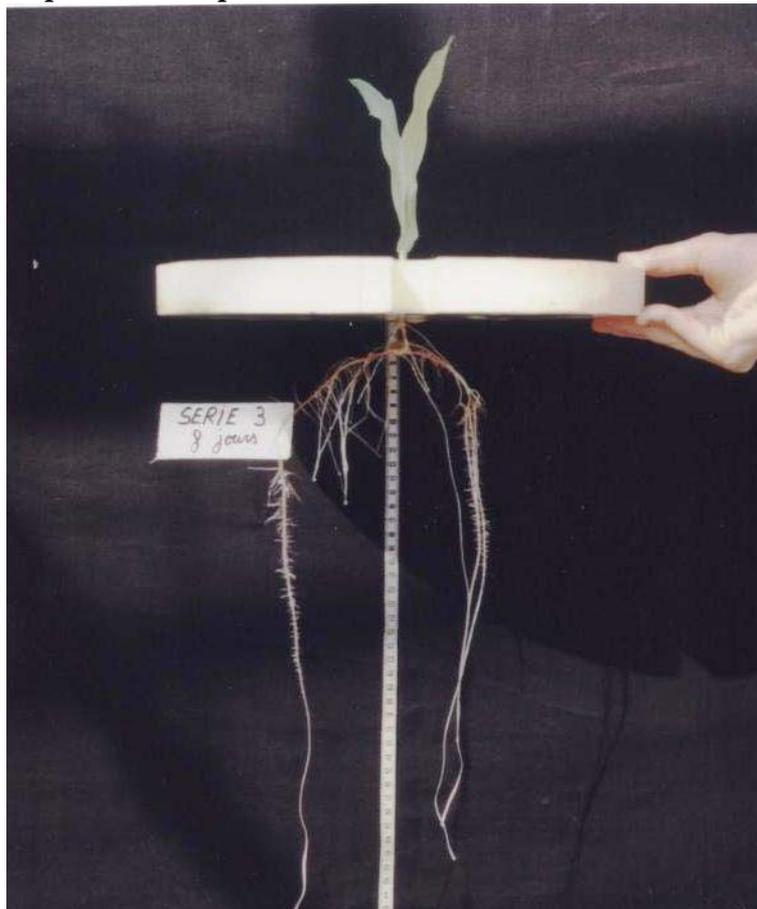


Figure III-32 Système de fixation des plantules

Tableau III-5 Composition de la solution nutritive utilisée lors de l'expérimentation de sevrage en P

	Solution de référence		Traitements		
	Le Blevenec (1986)		Témoin 10 $\mu\text{mol P.l}^{-1}$		Sevrage P 0 $\mu\text{mol P.l}^{-1}$
KNO ₃	2		2		2
Ca(NO ₃) ₂	2.1		2.1		2.1
(NH ₄) ₂ SO ₄	0.55		0.55		0.55
H ₂ KPO ₄	0.55	} 1100 $\mu\text{mol P/l}$	0.005	} 10 $\mu\text{mol P/l}$	0
HK ₂ PO ₄	0.55		0.005		0
MgSO ₄ , 7 H ₂ O	1.1		1.1		1.1
NaCl	0.17		0.17		0.17
KCl			1.635		1.65
Oligo-éléments					
	$\mu\text{mol l}^{-1}$				
Mn ¹	3.64				
Zn ²	1.53				
Cu ³	0.188				
B ⁴	9.26				
Mo ⁵	0.26				
Fe ⁶	44.6				

¹ Solution acide EDTA de Mn à 26 g Mn / l

² Solution acide EDTA de Zn à 28.5 g Zn / l

³ Solution acide EDTA de Cu à 28.5 g Cu / l

⁴ HBO₃

⁵ (NH₄)₆Mo₇O₂₄, 4 H₂O

⁶ EDDHA Fe à 6 % de Fer

La composition de la solution nutritive doit permettre d'assurer une alimentation en macro éléments autres que le phosphore, et en oligo-éléments non limitante pour le développement et la croissance des plantes. Nous avons utilisé la solution nutritive proposée par Le Blevenec (1986) pour la culture du maïs en hydroponie qui est une solution de Arnon et Hoagland (1940)¹ diluée. La composition de la solution nutritive en macro éléments autres que le P et en oligo éléments était celle proposée par Le Blevenec (1986) excepté pour le phosphore (Tableau III-5). La concentration en P de la solution nutritive a été initialement fixée à $10 \mu\text{mol P L}^{-1}$ pour l'ensemble des plantes (96 plantes). Cette concentration en P, correspond à une concentration non limitante pour le développement du maïs en hydroponie (Jungk *et al.*, 1990). Le fait de diminuer les apports de P (sous la forme KH_2PO_4 et K_2HPO_4) par rapport à une solution nutritive de référence conduit à diminuer également les apports de potassium. Du KCl a été ajouté de façon à atteindre la concentration en K préconisée.

La concentration en P de la solution nutritive était mesurée quotidiennement par colorimétrie (Van Veldhoven et Mannaerts, 1987) afin de calculer le renouvellement de la solution nutritive nécessaire au maintien d'une concentration en P proche de $10 \mu\text{mol P L}^{-1}$. Ce calcul est décrit en Annexe 2.

Le pH de la solution était maintenu entre 5.5 et 6.5.

Application du traitement : sevrage en P

Lorsque les plantules de maïs ont atteint le stade 5 feuilles visibles (11 jours après la germination), la moitié des plantes (48) ont été sevrées en phosphore. Les plantes ont été retirées de la solution nutritive contenant du P. Leur système racinaire a été rincé pendant 5 minutes dans de l'eau distillée afin d'ôter au maximum le P qui aurait pu rester à la surface des racines. A l'issue de ce rinçage, les plantes ont été transférées sur des pots de culture contenant de la solution nutritive dépourvue de P. Les 48 autres plantes ont été maintenues sur la solution nutritive complète à $10 \mu\text{mol P L}^{-1}$. Dans la suite du texte les traitements sevrés en P et témoins seront notés (-P) et (+P), respectivement. Comme précédemment la solution nutritive du traitement témoin (+P) était renouvelée régulièrement pour maintenir une concentration proche de $10 \mu\text{mol P L}^{-1}$. Le même taux de renouvellement de la solution nutritive dépourvue de P était systématiquement appliqué au traitement sevré (-P).

Conditions environnementales de la culture

La serre dans laquelle a été réalisée l'expérience est équipée d'un système de pilotage automatique qui permet de réguler la température par un système d'aération (ouverture des faîtières) et l'humidité relative de l'air par un système de brumisation. Ce système de pilotage n'assure pas un contrôle très précis de la température et de l'hygrométrie, mais il permet de limiter l'apparition de conditions extrêmes défavorables pour la culture. Le seuil de température de l'air pour l'ouverture des faîtières a été fixé à $30 \text{ }^\circ\text{C}$., la consigne d'hygrométrie à 65 %. Nous avons enregistré les variables environnementales (température, rayonnement et hygrométrie) au moyen de capteurs répartis dans la serre au voisinage des plantes.

¹ Composition citée par Hewitt, 1966

Tableau III-6 Paramètres climatiques enregistrés dans la serre sur la période du 16/07/97 au 07/08/97 (Expérimentation en serre en 1997).

Période	Jour (6h00-21h00)	Nuit (21h00-6h00)
T° air (°C)		
Moyenne	28.0	24.8
Min et Max T° Journalière	23.4 – 30.5	
Nb Jour avec T° moy Journalière > 30 °C	1	
T° Solution nutritive (°C)		
Moyenne	26.9	28.7
Min et Max T° Journalière	24.2 – 31.2	
Nb Jour avec T° moy journalière > 30 °C	2	
Hr air (%)		
Moyenne	66	78.3
Min et Max Hr Journalière	60.8 – 83.9	
Nb Jour Hr < 40 %	0	

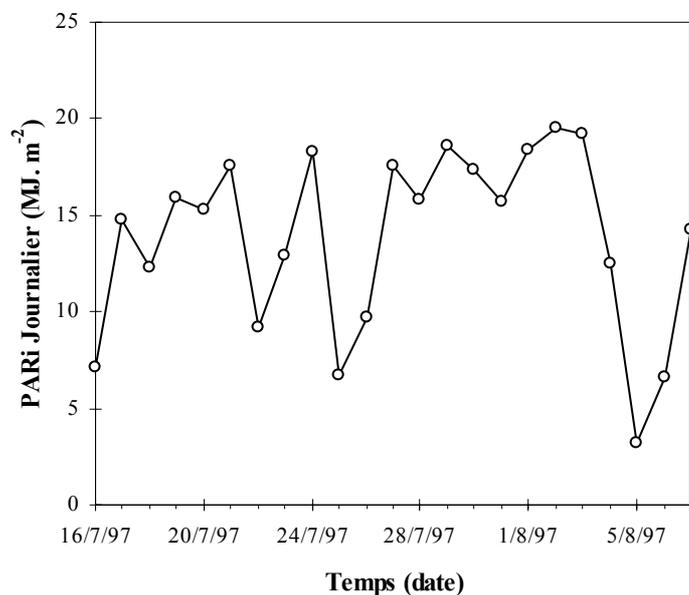


Figure III-33 Rayonnement photosynthétiquement actif incident (PARi) journalier au cours de l'expérience de sevrage en P mesuré dans la serre au dessus des pots de culture.

Le PAR incident a été mesuré par des cellules au silicium amorphe placées au dessus des plantes à 1.10 m du sol. Les quantités de PAR absorbées par les plantes ont été calculées en multipliant la surface foliaire par plante par le PAR incident journalier. Les températures de l'air ambiant de la serre (à 1.80 m du sol) et de la solution nutritive ont été mesurées par des thermocouples cuivre-constantan. L'humidité relative de l'air a été mesurée par une sonde d'humidité relative (HMP35AC, Campbell Scientific, UK). L'ensemble de ces capteurs était relié à une centrale d'acquisition de données (21X, Campbell Scientific, UK). Une mesure était effectuée toutes les 15 minutes, mais seulement une moyenne horaire de ces mesures était enregistrée.

Les caractéristiques climatiques enregistrées au cours de l'expérience sont synthétisées dans le Tableau III-6. Le PAR incident journalier a été de 13.8 MJ.m^{-2} en moyenne sur la période de l'expérience. Le PARi a été réduit seulement pendant trois journées nuageuses (les 22 et 25 juillet et le 5 août 1997, Figure III-33).

La température journalière moyenne de l'air a été de $26.9 \text{ }^\circ\text{C}$, mais pouvait être ponctuellement supérieure à $35 \text{ }^\circ\text{C}$. La température moyenne de la solution nutritive a été de $27.6 \text{ }^\circ\text{C}$. En se référant aux données bibliographiques sur maïs (Blacklow 1972, Barber et Kovar, 1991; Pahlavanian et Silk, 1988), la température de la solution nutritive aurait été limitante par excès pour la croissance racinaire seulement pendant 2 journées très ensoleillées (Température moyenne de la solution nutritive supérieure $30 \text{ }^\circ\text{C}$ les 29 et 30 juillet 1997).

Le système de contrôle de l'hygrométrie de la serre a été renforcé pour l'expérience du sevrage en P par un système d'aspersion au sol en prévision des journées chaudes du début de l'été. Malgré les températures de l'air élevées, l'humidité relative (Hr) de l'air a été maintenue à 70 % en moyenne. Les valeurs enregistrées de Hr n'ont jamais été inférieures à 40 %.

MESURES SUR LES PLANTES

L'objectif de l'expérimentation de sevrage en P était de décrire et d'analyser la chronologie d'apparition des effets de la carence en P sur le développement et la croissance de la plante au niveau aérien et racinaire. A cet effet, nous avons réalisé deux types de mesures sur les plantes : d'une part des mesures en continu, afin de suivre les cinétiques de mise en place de la surface foliaire et la construction du système racinaire sous contrainte en P, d'autre part des prélèvements pour mesurer des variables qui nécessitaient de détruire les plantes (accumulation de biomasse sèche, teneur en P).

Suivi non destructif des stades foliaires, de l'émission et de l'allongement des racines primaires

Sur chaque traitement, 8 plantes ont été choisies aléatoirement et identifiées pour un suivi quotidien non destructif du développement aérien et racinaire. Les mesures effectuées ont été (i) le stade foliaire (nombre de feuilles visibles, nombre de feuilles ligulées et nombre de feuilles sèches); (ii) l'émission des racines primaires (nombre de racines émises par phytomère); et (iii) l'allongement des racines primaires (mesure quotidienne de l'allongement total et de l'allongement de la zone ramifiée d'une racine par phytomère).

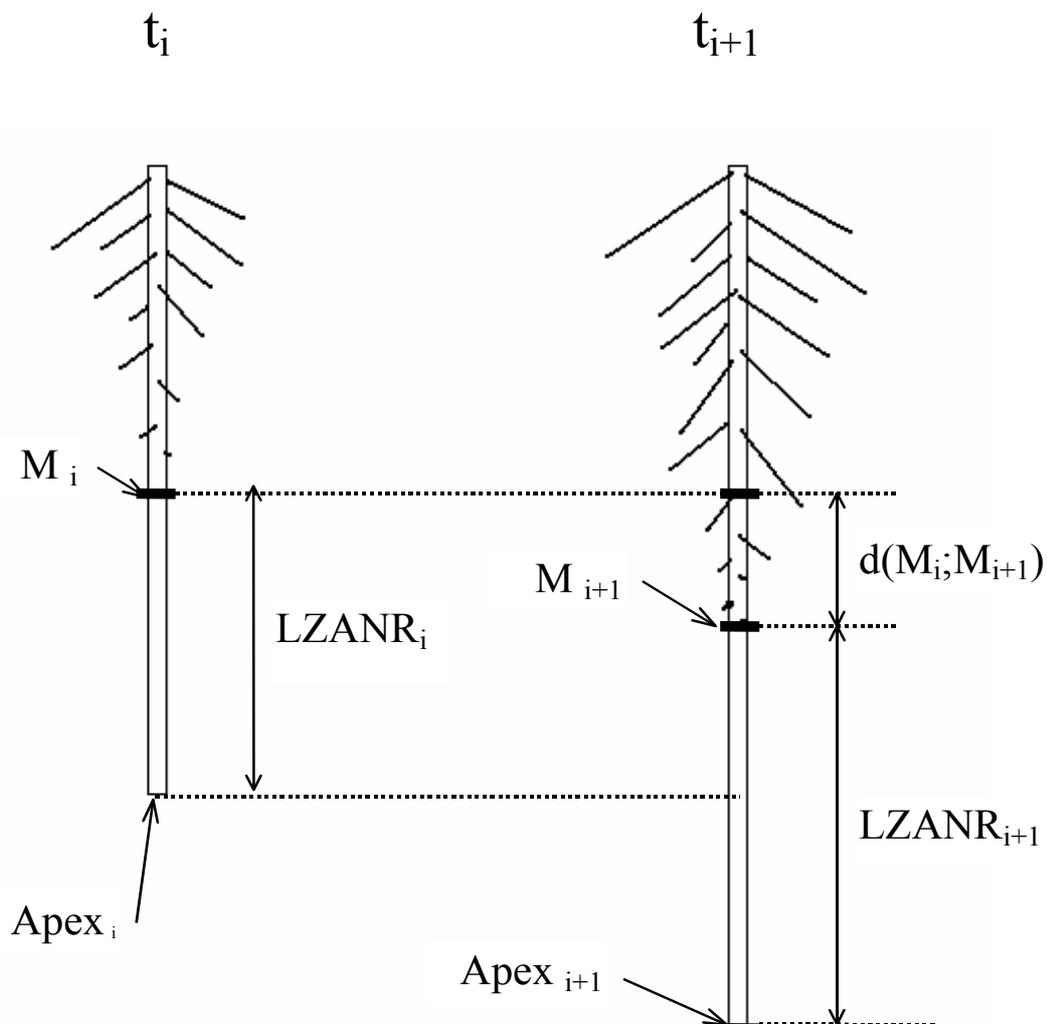


Figure III-34 Calcul de la vitesse d'allongement de la racine primaire et de sa zone ramifiée. M_i désigne la position de la marque tracée au temps t_i . $d(M_i; M_{i+1})$ est la distance entre deux marques successives tracées à la limite apicale de la zone ramifiée de la racine primaire aux temps t_i et t_{i+1} respectivement. $LZANR_i$ et $LZANR_{i+1}$ sont les longueurs de la zone apicale non ramifiée mesurées aux temps t_i et t_{i+1} respectivement.

Le suivi du développement et de la croissance du système racinaire en continu a nécessité la mise au point préalable d'une technique non destructive et non "traumatisante" de marquage des racines. La plante et son support étaient extraits de la solution nutritive avec beaucoup de précaution pour ne pas casser les racines. Les racines primaires étaient démêlées (l'agitation de la solution par le système d'aération aboutissait fréquemment à l'enchevêtrement des racines sans pour autant les casser) et identifiées par le numéro du phytomère dont elles étaient issues.

Une racine primaire par phytomère était sélectionnée pour les mesures quotidiennes d'allongement. Un trait fin était tracé sur cette racine à la limite de la zone apicale non ramifiée de la primaire (ZANR) au moyen d'un feutre à encre noire indélébile (Pentel PEN Permanent Marker N50). Ce trait étant localisé très en arrière de la zone d'élongation de la racine, la distance le séparant de la base de la racine n'était pas susceptible d'évoluer. La longueur de la zone apicale non ramifiée était mesurée au moment du marquage. Si aucune ramification n'était présente au moment du marquage, alors la longueur totale de la racine primaire était mesurée.

A la fin de l'expérience, les plantes suivies en continu ont été prélevées pour un relevé du positionnement des marques le long des racines suivies. A partir du relevé de la position des marques, et de l'enregistrement des dates où elles avaient été réalisées, il était possible de recalculer la vitesse journalière d'allongement de la racine et la vitesse d'allongement de la zone ramifiée. La Figure III-34 explique le mode de calcul des vitesses d'allongement de la racine et de sa zone ramifiée à partir des marques successives.

La vitesse d'allongement de la racine primaire entre les dates t_i et t_{i+1} ($VAR_{i;i+1}$ en $cm \cdot heure^{-1}$ ou en $cm \cdot ^\circ C \cdot j^{-1}$ de la solution nutritive en base 10)¹ est égale à :

$$VAR_{i;i+1} = \frac{[d(M_i; M_{i+1}) + LZANR_{i+1}] - LZANR_i}{t_{i+1} - t_i} \quad cm \cdot h^{-1} \quad \text{Eq. III.2-1,}$$

ou bien

$$VAR_{i;i+1} = \frac{[d(M_i; M_{i+1}) + LZANR_{i+1}] - LZANR_i}{\sum_{ii}^{ii+1} T_{solution.b10}} \quad cm \cdot ^\circ C \cdot j^{-1} \quad \text{Eq. III.2-2}$$

¹ Les données de la littérature montrent que chez le maïs l'allongement des racines cesse en dessous de 10°C. Pour cette raison les calculs relatifs à l'allongement des racines ont été faits en utilisant les températures de la solution nutritive, avec une base de température de 10°C.

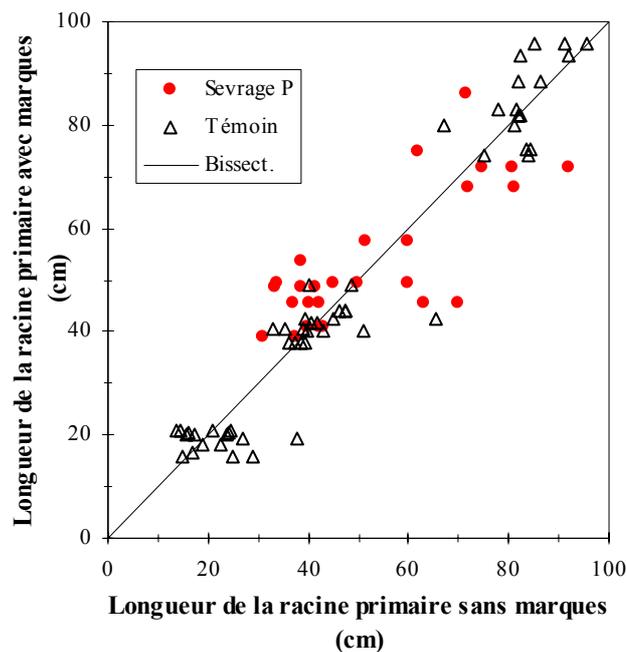


Figure III-35 Comparaison de la longueur des racines primaires ayant reçu des marques et la longueur des racines de la même plante et du même phytomère n'ayant pas reçu des marques. (prélèvement du 1/8/97).

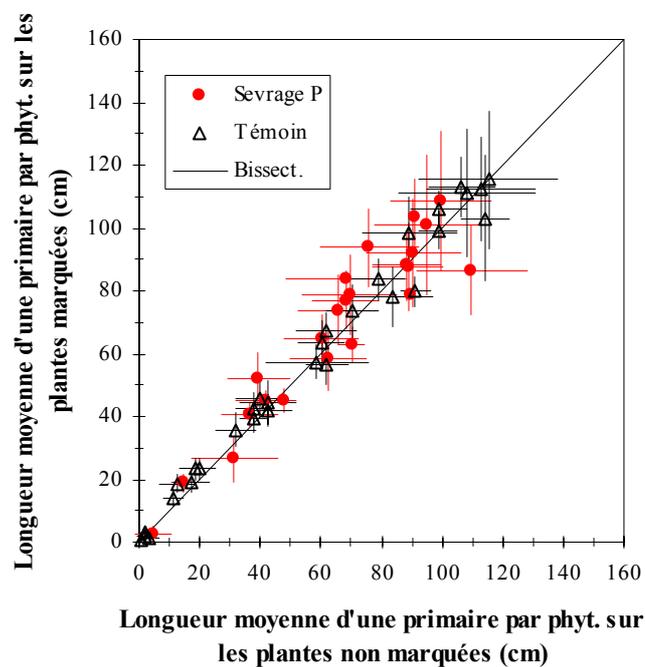


Figure III-36 Comparaison des longueurs moyennes des racines primaires par phytomère mesurées aux différentes dates de prélèvement sur les plantes non marquées et marquées (suivies en continu). Les barres horizontales et verticales représentent les écarts types de la moyenne.

La vitesse d'allongement de la zone ramifiée entre t_i et t_{i+1} ($VAZR_{i;i+1}$) est égale à :

$$VAZR_{i;i+1} = \frac{d(M_i; M_{i+1})}{t_{i+1} - t_i} \quad \text{cm} \cdot \text{h}^{-1} \quad \text{Eq. III.2-3}$$

ou bien

$$VAZR_{i;i+1} = \frac{d(M_i; M_{i+1})}{\sum_{ii}^{ii+1} T_{\text{Solution.b10}}} \quad \text{cm} \cdot \text{°Cj}^{-1} \quad \text{Eq. III.2-4}$$

Nous avons testé a posteriori dans quelle mesure la technique utilisée pour suivre l'allongement des racines avait été susceptible de perturber l'allongement des racines correspondantes. Sur la Figure III-35, nous avons comparé la longueur finale de la racine ayant reçu des marques à la longueur moyenne des racines du même phytomère n'ayant pas été marquées. Sur une même plante et un même phytomère, les longueurs des racines marquées et non marquées n'ont pas été différentes en moyenne. Sur la Figure III-36 nous avons comparé la longueur moyenne des primaires des plantes ayant été manipulées à celle des plantes n'ayant fait l'objet d'aucune manipulation. Là encore, il n'apparaît pas de différence entre ces deux groupes de plantes. Ces deux figures montrent que les marquages sur les racines et manipulations des plantes ne semblent pas avoir altéré la croissance des racines.

Suivi destructif de la croissance aérienne et racinaire et de l'allongement des racines latérales. Dosage des sucres solubles dans les apex.

Parallèlement au suivi non destructif, 8 plantes choisies aléatoirement sur chaque traitement ont été prélevées tous les 3 jours à partir de la date du sevrage pour des mesures complémentaires sur les racines et les parties aériennes. Entre la date du sevrage et la fin de l'expérience (après 16 jours de sevrage en P), 5 prélèvements ont eu lieu. Afin de connaître l'âge des latérales lors des prélèvements, une marque au feutre indélébile a été tracée à la limite apicale de la zone ramifiée tous les trois jours et la veille de la date du prélèvement, sur une racine par phytomère des plantes destinées à être prélevées.

Le jour du prélèvement les mesures morphologiques suivantes ont été réalisées sur le système racinaire : le nombre de racines primaires émises par phytomère, la longueur totale, la longueur de la zone apicale non ramifiée, le diamètre basal et le diamètre apical de chaque racine primaire. Les racines primaires ayant reçu des marques¹ ont été isolées pour des mesures sur les racines secondaires. Sur des segments de 1 cm de primaire centrés sur les marques, le nombre, la longueur individuelle et le diamètre des racines secondaires ont été mesurés. Concernant les tertiaires, seules la présence ou l'absence de ramifications sur les racines secondaires a été noté sur chaque segment. Les marques ayant été tracées au moment où les racines secondaires étaient émises, le temps écoulé entre l'émission de ces secondaires et la date de mesure de leur longueur a pu être calculé.

¹ Une racine primaire sur chaque phytomère.

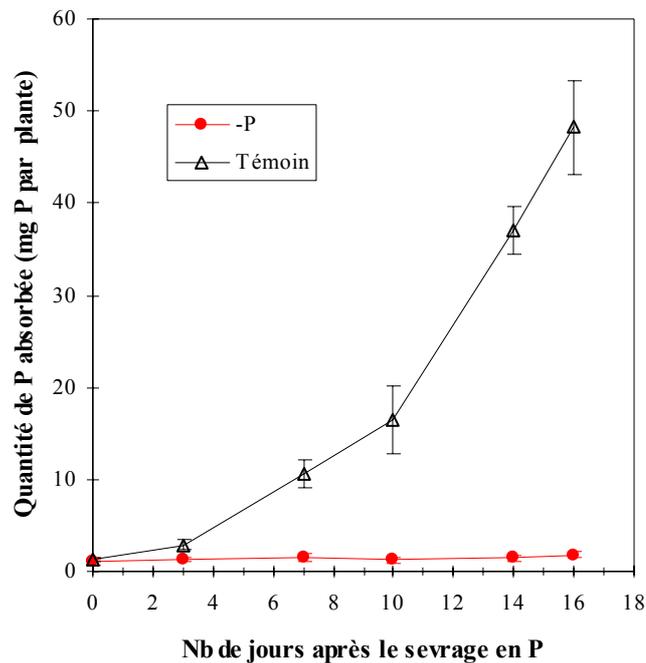


Figure III-37 Evolution des quantités de P absorbées par les plantes depuis le sevrage

Tableau III-7 Evolution des teneurs en P des plantes après le sevrage (Chaque valeur est la moyenne de 8 plantes)

Nb Jours après le sevrage en P	Teneur en P en g P / kg de matière sèche					
	Plante entière		Parties aériennes		Système racinaire	
	-P	Témoin	-P	Témoin	-P	Témoin
0		3.8		4.2		2.9
3	1.8***	3.8	1.9***	4.1	1.6***	3.1
7	1.2***	5.1	1.3***	5.5	1.0***	3.7
10	0.9***	5.1	1.2***	5.8	0.5***	2.8
14	0.8***	4.7	1.0***	5.4	0.5***	2.1
16	0.9***	4.6	1.0***	4.9	0.7***	3.1

NS : Différence non significative au seuil 5% par rapport au témoin

*, **, *** : différence significative par rapport au traitement témoin aux seuils 5%, 1 % et 0.1%.

Les mesures morphologiques sur les parties aériennes ont porté essentiellement sur le stade (nombre de feuilles visibles, ligulées, sèches) et la surface foliaire¹ (longueur, largeur des limbes de chaque étage foliaire).

Après ces mesures les parties aériennes et le système racinaire de chaque plante ont été séchés à l'étuve à 105°C pendant 48 heures. Une fois les biomasses sèches de ces deux compartiments mesurées, leur teneur en P a été déterminée (Van Veldhoven et Mannaerts, 1987).

A chaque date de prélèvement (approximativement toujours à la même heure) des apex de racines primaires et de racines secondaires jeunes (situées dans la partie apicale de la zone ramifiée) ont été prélevées pour un dosage des sucres solubles. La longueur prélevée correspondait à un segment de 1 cm derrière l'apex. Les apex étaient débarrassés des mucilages et immédiatement placés dans la glace. L'extraction des sucres solubles a été faite par deux extractions successives de 15 minutes dans l'éthanol à 80% à 80°C. Les extraits ont été regroupés et le dosage des sucres (glucose, saccharose, fructose) a été fait par chromatographie ionique (Dionex).

III.2.2 RESULTATS

III.2.2.1 Quantité de P prélevée et statut P des plantes

La représentation de l'évolution des quantités de P prélevées confirme que l'absorption du P par les plantes sevrées a été nulle dès l'application du sevrage en P (Figure III-37). Les teneurs en P des plantes témoins ont été du même ordre de grandeur que pour les plantes du traitement P1.5 au champ (Figure III-6). Les teneurs en P des plantes entières ont été fortement réduites dès le 3^{ième} jour après le sevrage en P et ont diminué au cours de l'expérience (elles passent 3.8 à 0.9 g P kg⁻¹ matière sèche) (Figure III-37 et Tableau III-7). Ce résultat correspond à une forte dilution du P dans la plante. Alors que l'absorption du P était nulle, l'accumulation de biomasse, bien que fortement réduite (cf. ci-après) s'est poursuivie, conduisant ainsi à une réduction de la teneur en P des plantes. Les teneurs en P ont été réduites à la fois dans les parties aériennes et racinaires. La réduction de teneur en P a dû se produire très tôt après le sevrage mais le pas de temps choisi pour effectuer les dosages de P dans les plantes (3 jours) ne nous a pas permis de déterminer l'ordre dans lequel les teneurs en P des compartiments aériens et racinaires avaient été réduites.

III.2.2.2 Mise en place de la surface foliaire

Le Tableau III-8 contient les valeurs des nombres des feuilles visibles, des nombres de feuilles ligulées et la surface foliaire totale par plante mesurées aux différentes dates de prélèvement sur les deux traitements. Trois jours après l'application du sevrage en P, la surface foliaire des plantes carencées en P était réduite de 20% par rapport à celle des témoins. A la dernière date de mesure, la surface foliaire des plantes carencées était seulement de 352 cm² par plante contre 1724 cm² par plante pour les témoins (soit une réduction de 80%).

¹ Equation III.1-1 p. 43

Tableau III-8 Nombres de feuilles visibles, nombre de feuilles ligulées et surface foliaire totale sur les plantes lors des prélèvements effectués après le sevrage en P (8 plantes par date et par traitement).

STb6 depuis germ. °C.j	Nb Jours après le sevrage	Nombre de feuilles visibles		Nombre de feuilles ligulées		Surface foliaire totale cm ² .pl ⁻¹	
		-P	Témoin	-P	Témoin	-P	Témoin
256	0		4.6		2.5		49
317	3	5.6 ^{NS}	6.0	3.0 ^{NS}	3.0	113**	141
404	7	6.9**	7.8	4.0 ^{NS}	4.4	200***	398
472	10	7.6***	9.1	4.0***	5.0	233***	586
561	14	8.4***	11.0	4.6***	6.8	320***	1284
602	16	8.8***	11.6	5.1***	6.9	352***	1724

NS : Différence non significative au seuil 5% par rapport au témoin

*, **, *** : différence significative par rapport au traitement témoin aux seuils 5%, 1 % et 0.1%.

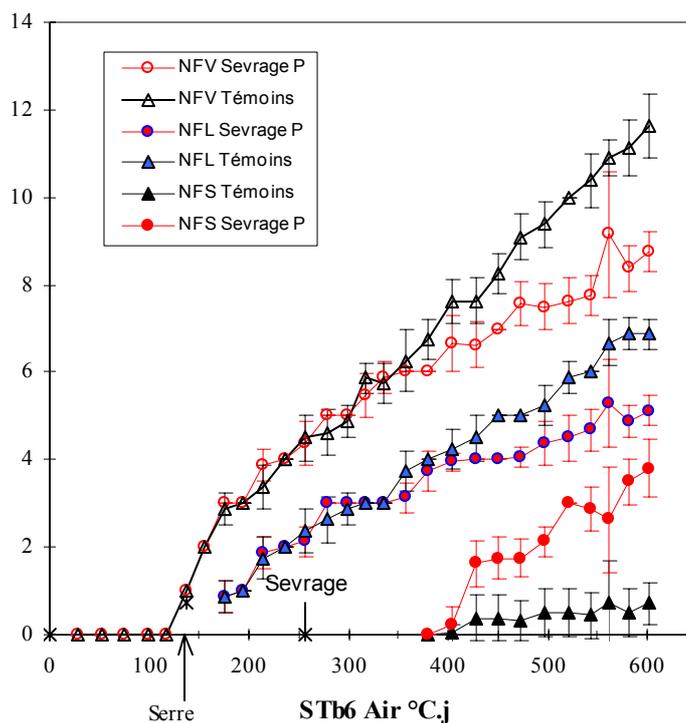


Figure III-38 Evolution des nombres de feuilles visibles, ligulées et sèches sur les plantes suivies en continu (8 par traitement).

Tableau III-9 Dimensions finales des limbes des différents étages foliaires des plantes sevrées en P et des témoins. Les feuilles non ligulées à la fin de l'expérience sont indiquées par un "X".

N° d'étage foliaire	Dimensions finales des limbes			
	Longueur finale du limbe (cm)		Largeur maximale du limbe (cm)	
	-P	Témoin	-P	Témoin
F 01	4.6 ^{NS}	4.8	1.2 ^{NS}	1.2
F 02	11.1 ^{NS}	11.1	1.3 ^{NS}	1.4
F 03	22.9 ^{NS}	22.6	1.6 ^{NS}	1.6
F 04	34.6 ^{***}	37.8	2.3 ^{NS}	2.4
F 05	39.0 ^{***}	52.1	2.9 ^{***}	3.3
F 06	X	67.3		4.4
F 07	X	75.3		5.5

NS : Différence non significative au seuil 5% par rapport au témoin

*, **, *** : différence significative par rapport au traitement témoin aux seuils 5%, 1 % et 0.1%.

Tableau III-10 Evolution de la biomasse sèche produite et du rapport biomasse sèche racinaire sur biomasse sèche totale des plantes témoins et sevrées en P (-P).

Nb Jours après le sevrage en P	Biomasse sèche g par plante				Rapport MS Rac/ MS Totale	
	Parties aériennes		Système racinaire		-P	Témoin
	-P	Témoin	-P	Témoin		
0		0.20		0.16		0.46
3	0.45 ^{NS}	0.52	0.33 ^{NS}	0.30	0.43 ^{***}	0.36
7	0.77 ^{***}	1.63	0.59 ^{NS}	0.62	0.44 ^{***}	0.28
10	0.87 ^{***}	2.56	0.63 [*]	0.82	0.42 ^{***}	0.24
14	1.16 ^{***}	6.32	0.75 ^{***}	1.83	0.39 ^{***}	0.22
16	1.29 ^{***}	9.42	0.78 ^{***}	2.60	0.38 ^{***}	0.22

NS : Différence non significative au seuil 5% par rapport au témoin

*, **, *** : différence significative par rapport au traitement témoin aux seuils 5%, 1 % et 0.1%.

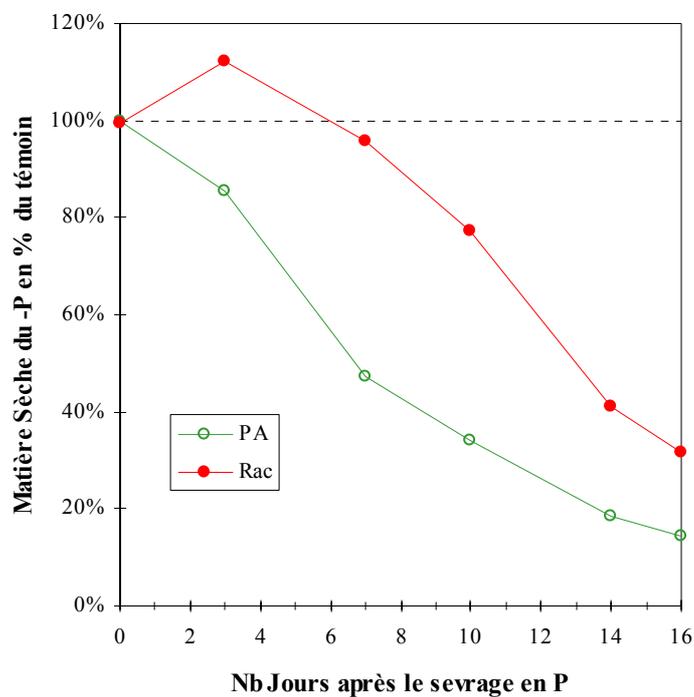


Figure III-39 Production de biomasse sèche aérienne et racinaire des plantes sevrées en P exprimée en pourcentage du témoin, en fonction du nombre de jour après le sevrage en P.

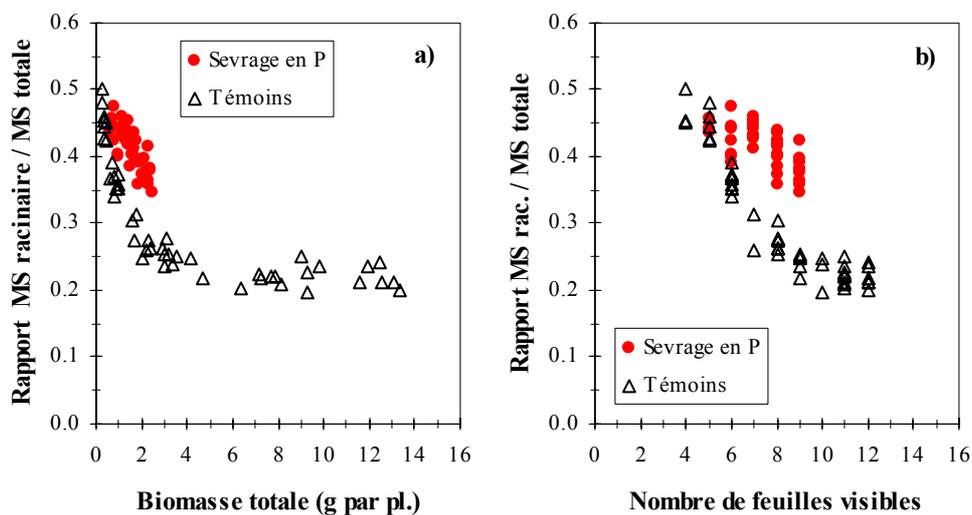


Figure III-40 Evolution du rapport "matière sèche racinaire sur matière sèche totale" en fonction a) de la biomasse totale produite aux différentes dates de prélèvement et en fonction b) du nombre de feuilles visibles.

La réduction de la surface foliaire causée par la carence en P a pour origine un retard d'apparition des feuilles (Tableau III-8 et Figure III-38) et une réduction de leur surface finale (Tableau III-9). Le rythme d'émission de nouvelles feuilles visibles a été ralenti par le sevrage en P à partir de la feuille 6 (Tableau III-8 et Figure III-38). Le retard de stade devenu significatif 7 jours après le sevrage en P, a augmenté jusqu'à la fin de l'expérience. L'apparition de la ligule des feuilles (stade ligulé) a également été fortement retardée sur la feuille 5. A la fin de l'expérience seule une plante carencée en P sur 8 avait la feuille 6 ligulée, alors que la 7^{ème} feuille était déjà ligulée sur les témoins. Les dimensions finales des feuilles (longueur et largeur des feuilles ligulées) des étages foliaires 1 à 3 n'ont pas été modifiées par la carence en P (Tableau III-9). Ce résultat est cohérent avec le fait que ces feuilles avaient pratiquement terminé leur croissance au moment de l'application du sevrage en P puisque 2.5 feuilles en moyenne étaient ligulées. En revanche les dimensions des feuilles 4 et 5 qui étaient alors en cours d'élongation ont été réduites par la carence en P. La largeur maximale de ces feuilles a été peu modifiée mais leur longueur finale a été significativement réduite.

Parallèlement au retard d'émission de nouvelles feuilles, le dessèchement des feuilles du bas de la plante a été fortement accéléré par la carence en P (Figure III-38). A la dernière date de mesure, 4 feuilles sur 9 étaient sénescentes sur les plantes carencées en P. Ce dessèchement intense traduit probablement une forte remobilisation des assimilats des feuilles les plus âgées vers les feuilles en croissance.

III.2.2.3 Production de biomasse, répartition entre les parties aériennes et le système racinaire et teneurs en sucres solubles dans les apex.

Le Tableau III-10 regroupe l'ensemble des données concernant les cinétiques d'accumulation de biomasse sèche dans les parties aériennes et le système racinaire. La Figure III-39 montre l'évolution des biomasses aériennes et racinaires des plantes sevrées en pour cent du témoin¹. Le sevrage en P a induit une réduction rapide et forte de l'accumulation de biomasse aérienne. L'accumulation de biomasse racinaire a été réduite plus tard et moins fortement (Figure III-39). A la première date de prélèvement (3 jours après le sevrage), la biomasse aérienne des plantes sevrées en P était légèrement (quoique non significativement) inférieure à celles des plantes témoins. La biomasse racinaire était au contraire légèrement supérieure. Bien que ces différences entre traitements ne soient pas statistiquement significatives, elles ont induit une augmentation statistiquement significative du rapport " biomasse racinaire sur biomasse totale" dès le 3^{ème} jour après le sevrage (Tableau III-10).

Sept jours après le sevrage, la biomasse aérienne des plantes carencées en P était inférieure de moitié à celle des témoins. La biomasse racinaire était par contre quasiment égale entre les deux traitements. Aux dates de prélèvement ultérieures, à la fois les biomasses aériennes et racinaires étaient inférieures chez les plantes sevrées en P, mais de façon plus marquée pour la biomasse aérienne.

¹ (matière sèche moyenne des plantes sevrées / matière sèche moyenne des témoins) * 100

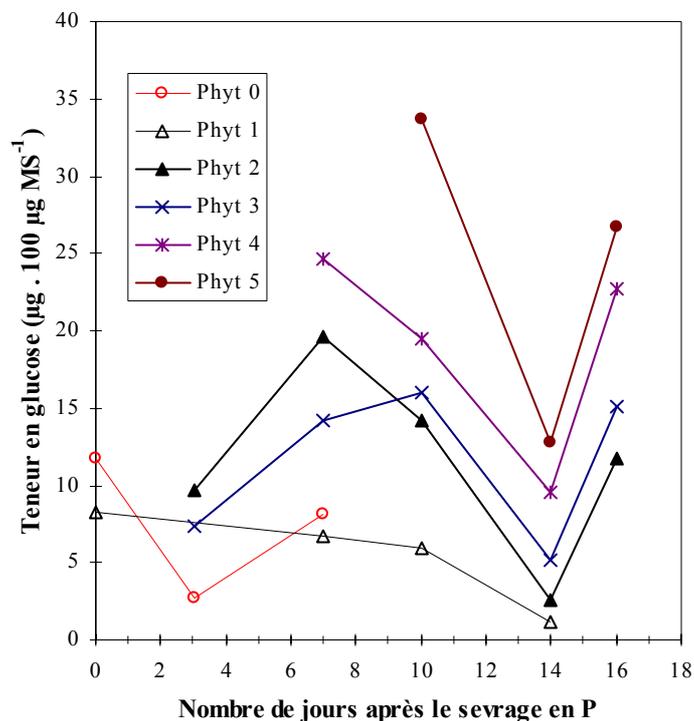


Figure III-41 Evolution de la teneur en glucose des apex des racines primaires des phytomères 0 à 5 sur les plantes témoins.

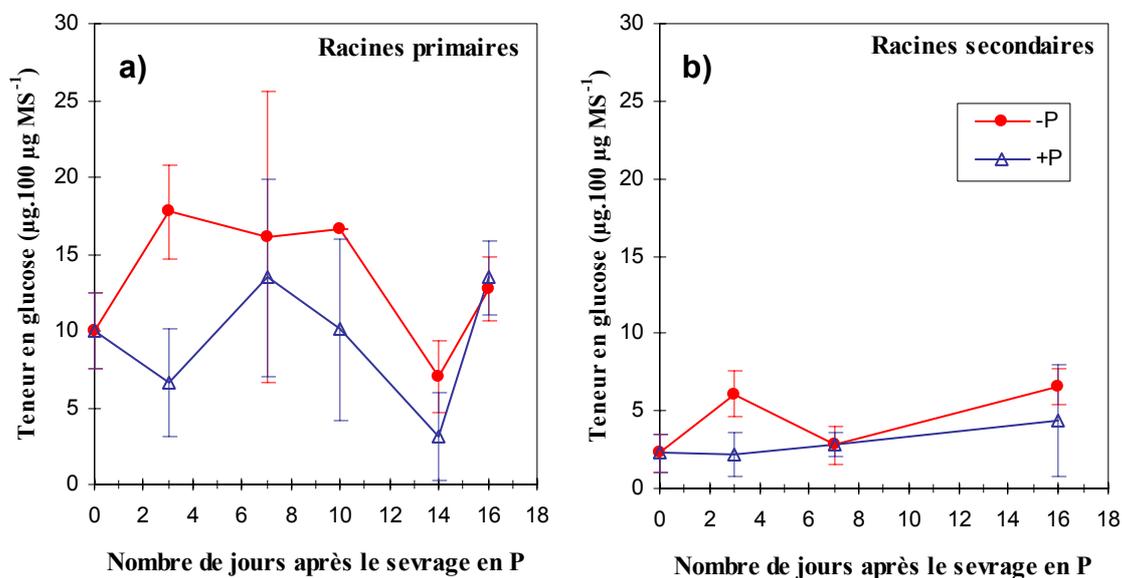


Figure III-42 Teneur en glucose a) des apex des racines primaires et b) des apex des racines secondaires en fonction du nombre de jours depuis le début du sevrage en P.

Cette chronologie des modifications des croissances aériennes et racinaires a eu pour conséquence une augmentation du rapport biomasse racinaire sur biomasse totale dès la première date de prélèvement (Tableau III-10). La représentation de l'évolution du rapport biomasse racinaire sur biomasse totale en fonction de la biomasse totale produite (Figure III-40 a) montre que pour une même biomasse produite, la part de matière sèche allouée au système racinaire a été plus importante pour les plantes sevrées. La modification du rapport "biomasse racinaire / biomasse totale" n'est pas entièrement imputable au retard de stade des plantes sevrées, puisque ce rapport est supérieur chez les plantes sevrées même à stade égal (Figure III-40 b). La carence en P a induit une allocation préférentielle de la matière sèche produite vers les racines.

La Figure III-41 et la Figure III-42 montrent les résultats des dosages de glucose dans les apex racinaires. Quel que soit l'échantillon, le glucose est toujours le sucre soluble le plus présent (données non présentées). Sur la totalité des échantillons, le glucose représente entre 60 et 94.5% de la somme des sucres solubles (78.4% en moyenne). La teneur en glucose et en sucres solubles totaux tendent à augmenter avec le rang du phytomère porteur (Figure III-41). Il existe un fort effet date. Les teneurs sont très faibles le 14^{ième} jour après le début du sevrage (5/8/97), ce qui coïncide avec une période à faible rayonnement (Figure III-33). La Figure III-42-a montre l'évolution de la teneur moyenne en glucose dans les apex des racines primaires des traitements sevrés (-P) et témoins (+P). A chaque date n'ont été retenues que les racines des phytomères présentes à la fois sur les plantes carencées et témoins. Un test t de Student sur échantillon apparié (appariement par phytomère) montre que les teneurs en glucose et en sucres solubles totaux sont significativement plus élevées chez les plantes sevrées 3 jours après le sevrage. Aux dates ultérieures les écarts ne sont plus significatifs. Le même résultat est observé sur les latérales, bien que les écarts types soient élevés surtout à la dernière date de prélèvement (Figure III-42-b).

Globalement, en plus de réduire la production de biomasse totale, le sevrage en P a fortement affecté le schéma de répartition des assimilats carbonés entre les parties aériennes et les racines.

III.2.2.4 Relation entre le PARa cumulé et la production de matière sèche.

Le rayonnement photosynthétiquement actif cumulé par plante a été calculé en multipliant le PAR incident par la surface foliaire totale par plante. La Figure III-43 représente la biomasse totale produite par plante en fonction du PARa cumulé par plante. Les quantités de PARa cumulées par les plantes témoins étaient de 13.8 MJ par plante à la fin de l'expérience. En revanche, la quantité PARa cumulée par les plantes carencées a été nettement inférieure. Les plantes sevrées en P ont accumulé seulement 4.6 MJ par plante sur la durée de l'expérience. Cette réduction de PARa cumulé est la conséquence de la réduction de la surface foliaire causée par la carence en P. Pour les témoins, il existe une relation quasiment linéaire entre ces deux variables sur la période de l'expérience. Les points correspondants aux plantes sevrées se placent sur la même relation que celle des témoins aux deux premières dates de prélèvement (Figure III-43). Par contre, sur les trois derniers points de mesure, la Figure III-43 montre que pour une même quantité de PARa les plantes sevrées en P ont produit une quantité moindre de biomasse que les témoins. Ce résultat traduit vraisemblablement une réduction de l'efficacité de conversion du rayonnement en biomasse en situation de carence en P sévère (ici, en fin d'expérience).

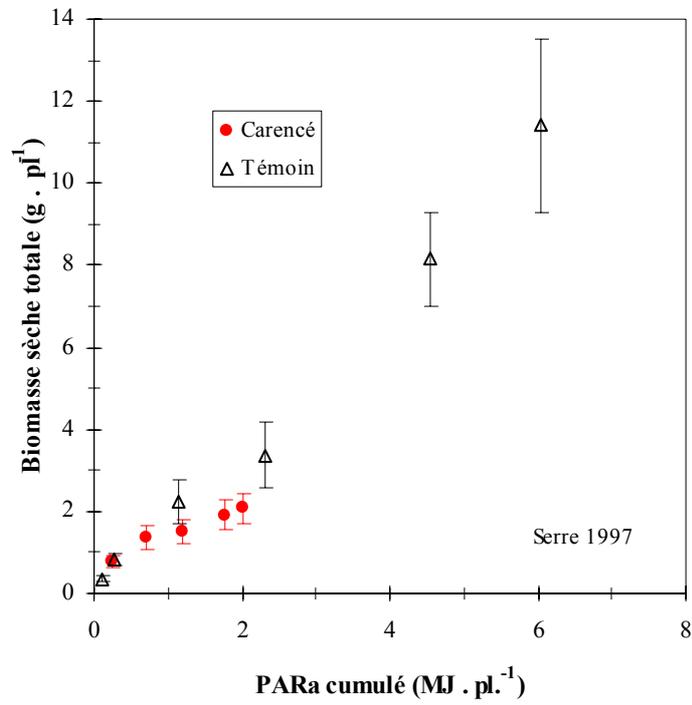


Figure III-43 Biomasse sèche totale produite (g par plante) en fonction de la quantité de rayonnement photosynthétiquement actif cumulé par les plantes sevrées en P et les témoins.

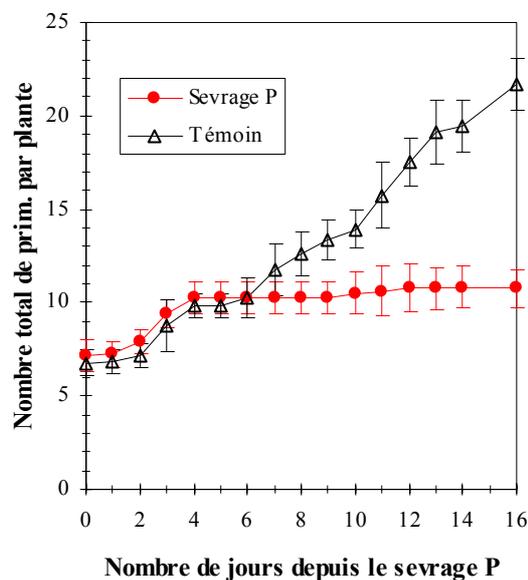


Figure III-44 Nombre total de racines primaires émises par plantes depuis le début du sevrage en P. Mesures sur les plantes suivies en continu.

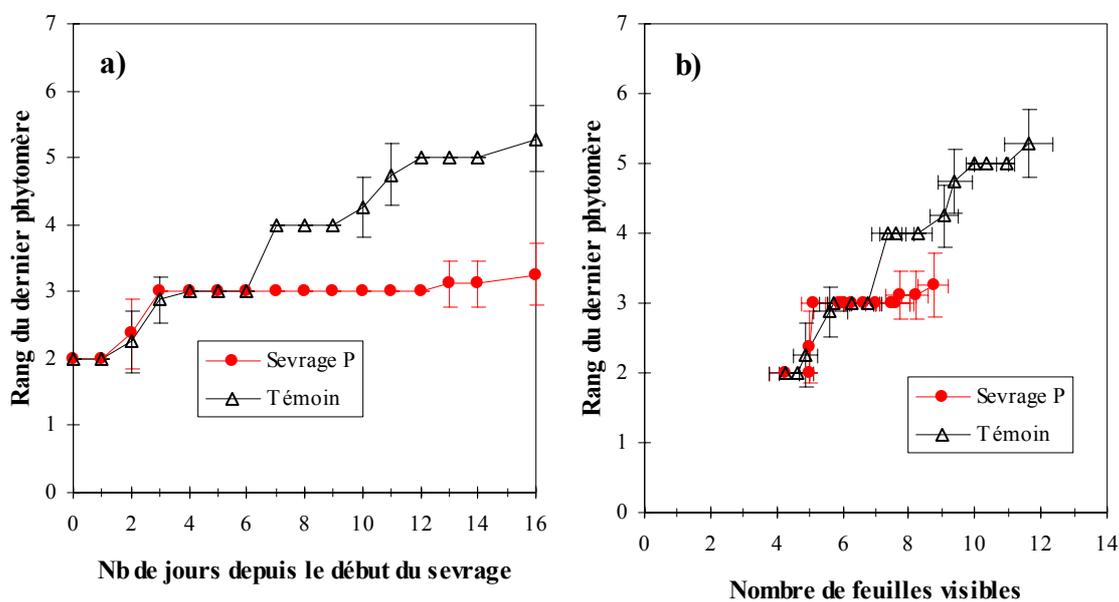


Figure III-45 Rythme d'émission des racines primaires sur les phytomères successifs a) en fonction de la durée du sevrage en P, b) du stade des plantes représenté par le nombre de feuilles visibles.

Tableau III-11 Nombre total de racines primaires et longueur cumulée de racine primaire par plante en fonction de la durée depuis le sevrage en P. Mesures réalisées sur les plantes prélevées.

Nb de jours depuis le début du sevrage en P	Nombre total de racines primaires par plante		Longueur totale de racine primaire par plante (cm)	
	-P	Témoin	-P	Témoin
	0		7.4	
3	9.6 ^{NS}	10.6	343 ^{NS}	351
7	11.6**	13.4	387**	618
10	11.0***	14.5	444**	708
14	11.0***	18.4	603**	835
16	10.8***	20.8	730***	1234

Test t de Student par date de prélèvement, NS : Différence non significative au seuil 5% par rapport au témoin

*, **, ***: différence significative par rapport au traitement témoin aux seuils 5%, 1% et 0.1%.

Tableau III-12 Diamètre apical des racines primaires des phytomères 0 à 3 en fonction du nombre de jours depuis le début du sevrage. Les racines primaires altérées ont été exclues des calculs.

Nb jours de sevrage en P	Diamètre apical des racines primaires (mm)							
	Phytomère 0		Phytomère 1		Phytomère 2		Phytomère 3	
	- P	Témoin	- P	Témoin	- P	Témoin	- P	Témoin
0		0.75		0.78		0.88		
3	0.83 ^{NS}	0.83	0.79 ^{NS}	0.86	0.93**	1.05	1.10 ^{NS}	1.24
7	0.84*	0.92	0.73**	0.88	0.93**	1.10	0.96***	1.30
10	0.59*	0.83	0.51*	0.74	0.78**	1.10	0.78***	1.28
14	0.57*	0.78	0.51**	0.74	0.67***	1.09	0.84***	1.34
16	0.54*	0.85	0.50*	0.66	0.63***	0.96	0.71***	1.23

NS : Différence non significative au seuil 5% par rapport au témoin

*, **, *** : différence significative par rapport au traitement témoin aux seuils 5%, 1 % et 0.1%.

Globalement la forte réduction de la production de biomasse observée sur les plantes sevrées en P est grande partie imputable à la moindre quantité de rayonnement intercepté due à la réduction de surface foliaire causée par la carence en P et dans une moindre mesure à une réduction de l'efficacité de conversion aux dernières dates de prélèvement.

III.2.2.5 Morphogenèse du système racinaire sous carence en P

RYTHME D'ÉMISSION ET NOMBRES DE RACINES PRIMAIRES

La Figure III-44 représente l'évolution du nombre total de racines primaires émises depuis l'application des traitements et la Figure III-45 représente l'évolution du rang du dernier phytomère portant des racines. Les cinétiques d'émission de nouvelles racines primaires ont été identiques jusqu'au 6^{ième} jour après le sevrage. A partir du 7^{ième} jour, l'émission de nouvelles racines primaires a été stoppée sur les plantes sevrées en P. Il n'y a quasiment pas eu émission de racines sur les phytomères de rang supérieur à 3. En fin d'expérience, le nombre de primaires était deux fois plus élevé sur les plantes témoins que sur les plantes sevrées en P (Tableau III-11). La relation entre le rang du dernier phytomère portant des racines primaires émises et le nombre de feuilles visibles a été fortement perturbée par le sevrage en P (Figure III-45b). En effet, alors que l'émission de racines sur les phytomères de niveau supérieur à 3 était stoppée, l'émission de nouvelles feuilles bien que fortement ralentie se poursuivait. La relation entre ces deux variables est généralement robuste¹, mais les niveaux de carence en P atteints au cours de l'expérience de sevrage ont été tels qu'ils ont modifié cette relation. L'analyse de l'effet du sevrage en P sur le nombre final de racines primaires par phytomère n'a pu être faite que sur les 4 premiers phytomères (0 à 3). Aucune racine n'ayant été émise sur le phytomère 5 des plantes carencées, il n'est pas sûr que le nombre final de racines primaires sur le phytomère 4 n'ait pas été affecté. Sur le phytomère 3 l'émission des racines était en cours au moment de l'application du sevrage en P. Le nombre final de racines primaires sur ce phytomère (3.25 en moyenne) a été le même que celui observé sur les témoins (3.5 en moyenne).

DIAMÈTRES DES RACINES PRIMAIRES

Les diamètres basaux moyens des primaires des phytomères 0 à 3 n'ont pas été affectés par le traitement. Ils étaient de 1.1, 0.7, 0.8 et 1.2 mm sur les primaires des phytomères 0 à 3 des plantes sevrées en P et de 1.1, 0.7, 0.7 et 1.3 mm sur les témoins. En revanche les diamètres apicaux des racines primaires mesurés ont été significativement réduits sur les plantes carencées en P (Tableau III-12). Le diamètre apical moyen des primaires était le même sur les deux traitements, trois jours après le début du sevrage excepté sur le phytomère 2. Au delà de trois jours de traitement le diamètre apical des primaires de tous les phytomères ont été significativement réduits sur les plantes sevrées en P et la diminution du diamètre apical s'est poursuivie jusqu'à la fin de l'expérience. A la dernière date de mesure le diamètre apical des primaires était réduit de 33% en moyenne sur tous les phytomères des plantes carencées en P.

¹ cf. les résultats de l'expérience au champ décrite précédemment et Picard *et al.*, 1985, Pellerin, 1993

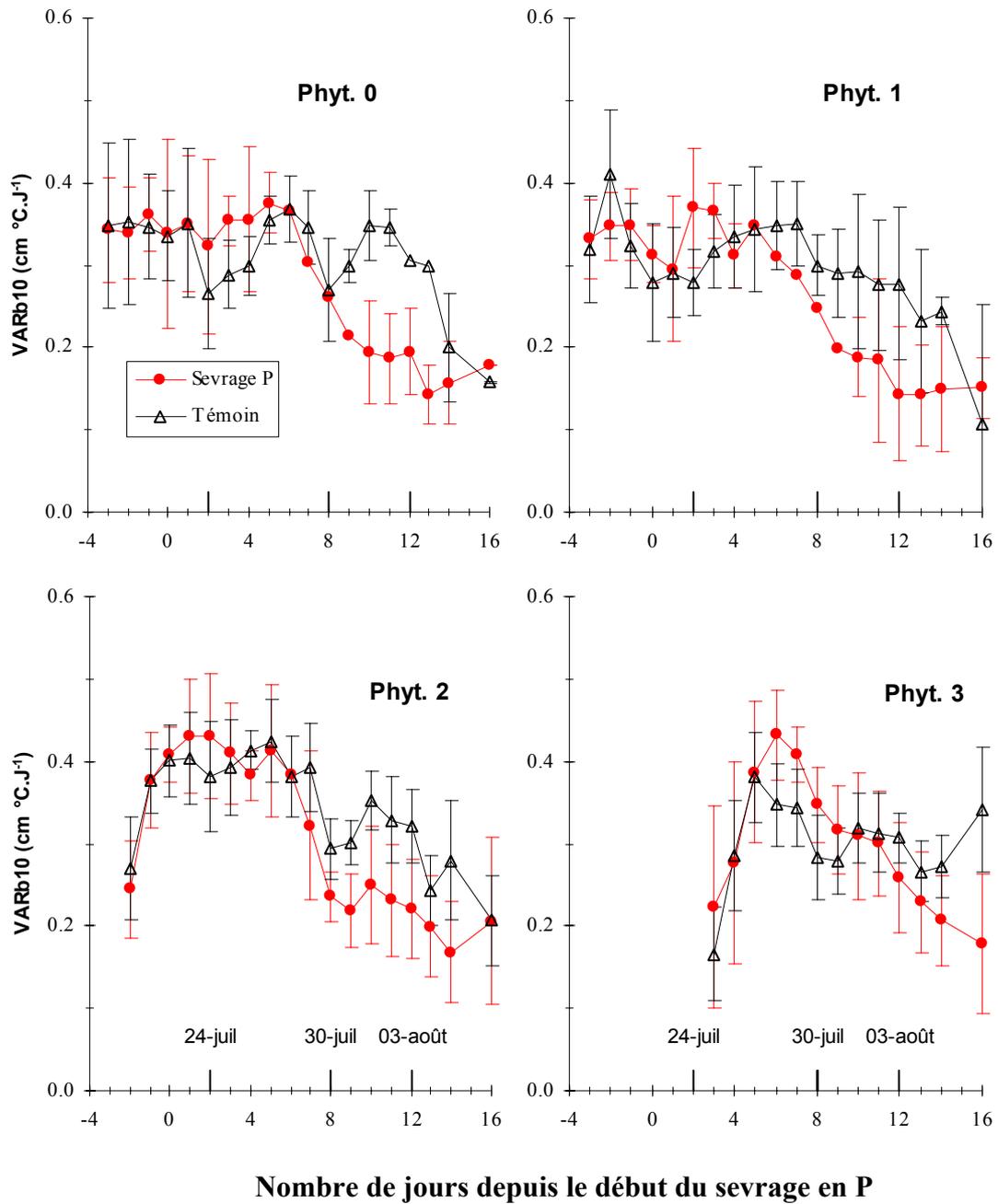


Figure III-46 Vitesses d'allongement (VARb10 cm par °C.j, température de la solution nutritive) des racines primaires des phytomères 0 à 3 mesurées sur les plantes suivies en continu (au moyen des marques sur les racines) en fonction du nombre de jours depuis le début du sevrage en P.

LONGUEURS ET VITESSE D'ALLONGEMENT DES RACINES PRIMAIRES

La Figure III-46 montre l'évolution de la vitesse d'allongement des racines primaires des phytomères 0 à 3 sur les plantes témoins et sevrées. Les données concernant les racines des phytomères 4 et 5 ne sont pas présentées puisque les racines de ces phytomères ont été émises sur les plantes témoins mais pas sur les plantes sevrées.

Les vitesses d'allongement des racines augmentent pendant les 2 premiers jours suivant leur émission (Figure III-46, phytomères 2 et 3). On observe ensuite une variabilité inter journalière des vitesses d'allongement relativement synchrone entre phytomères. Sur les racines des plantes témoins on observe une réduction de la vitesse d'allongement les 2^{ième} et 8^{ième} jours après la date du sevrage, puis en fin d'expérience (les 24/07, 30/07 et au-delà du 3/08). Ces dates d'allongement faible correspondent à 1 ou 2 jours près à des journées à faible rayonnement (Figure III-33). Cette observation est cohérente avec les résultats d'autres auteurs ayant montré une réponse de l'allongement des racines à l'éclairage avec un délai de 1 à 2 jours (Aguirrezabal, 1993; Muller *et al.*, 1998). En moyenne, pendant la durée de l'expérience, les vitesses d'allongement ont été très proches entre phytomères (0.32, 0.31, 0.35 et 0.31 cm.°C.j⁻¹ pour les phytomères 0, 1, 2 et 3 respectivement en base 10 °C). Ces valeurs de l'ordre de 4.8 cm par jour sont dans la gamme des vitesses d'allongement de primaires citées dans la littérature pour des jeunes plantes de maïs (Blacklow, 1972; Maizlish *et al.*, 1980; Cramer *et al.*, 1988; Veen et Boone, 1990; Cahn *et al.*, 1989; Pellerin et Pagès, 1994). Les valeurs citées par ces auteurs sont comprises entre 0.1 et 0.39 cm par °C.j.

La comparaison des vitesses d'allongement des racines des plantes sevrées à celles des témoins montre que le sevrage en P a peu affecté la vitesse d'allongement des primaires. En moyenne sur la durée de l'expérience, les vitesses d'allongement ont été de 0.29, 0.26, 0.30 et 0.29 cm par °C.j sur les phytomères 0, 1, 2 et 3 des plantes sevrées, ce qui correspond à des valeurs proches des plantes témoins. Les vitesses d'allongement semblent avoir été très légèrement supérieures chez les plantes sevrées quelques jours après le sevrage. En fin d'expérience la vitesse d'allongement était au contraire légèrement plus faible chez les plantes carencées.

La Figure III-47 montre l'évolution de la longueur des racines des phytomères 0 à 3 des plantes sevrées en pourcentage du témoin. Cette représentation confirme que le sevrage en P a peu affecté l'allongement des racines primaires. En effet le même type de représentation appliqué à d'autres variables (la biomasse racinaire ou nombre de racines émises par exemples Figure III-39) montrait un effet beaucoup plus fort du sevrage. Les racines primaires du phytomère 3 ont été significativement plus longues sur les plantes sevrées entre le 9^{ième} et le 14^{ième} jour après le sevrage. En fin d'expérience les écarts entre traitements étaient faibles. Les racines dépassaient 100 cm sur les phytomères 0 à 2 et avaient une longueur de l'ordre de 75 cm sur le phytomère 3.

Globalement les cinétiques d'élongation des racines primaires émises n'ont pas été modifiées par la carence en P. Ce résultat est conforté à la fois par les mesures de longueur des primaires sur les plantes prélevées et par les mesures en continu de la vitesse d'allongement.

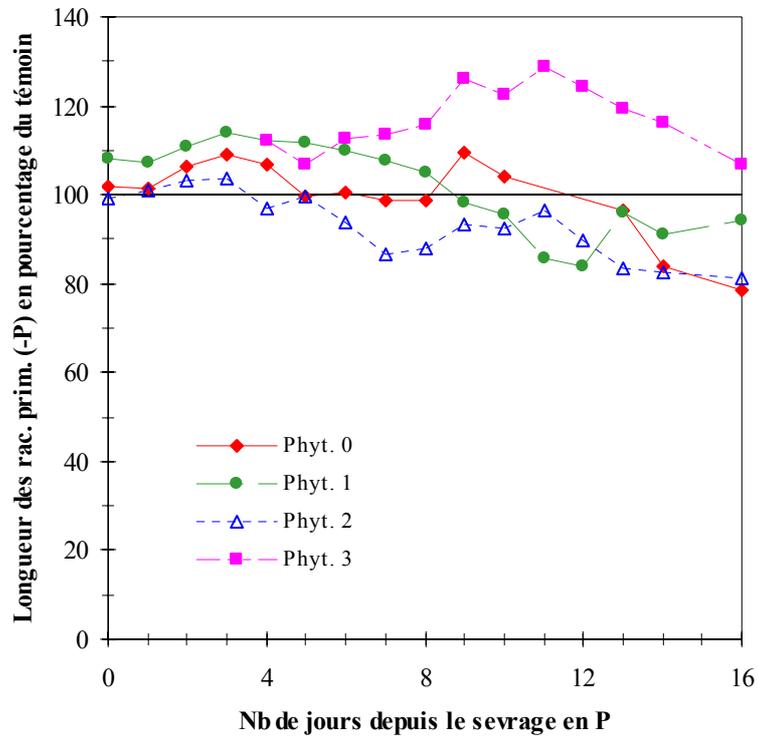


Figure III-47 Evolution au cours du temps de la longueur des racines primaires des plantes sevrées en P exprimée en pourcentage de la longueur des primaires des témoins sur les phytomères 0 à 3.

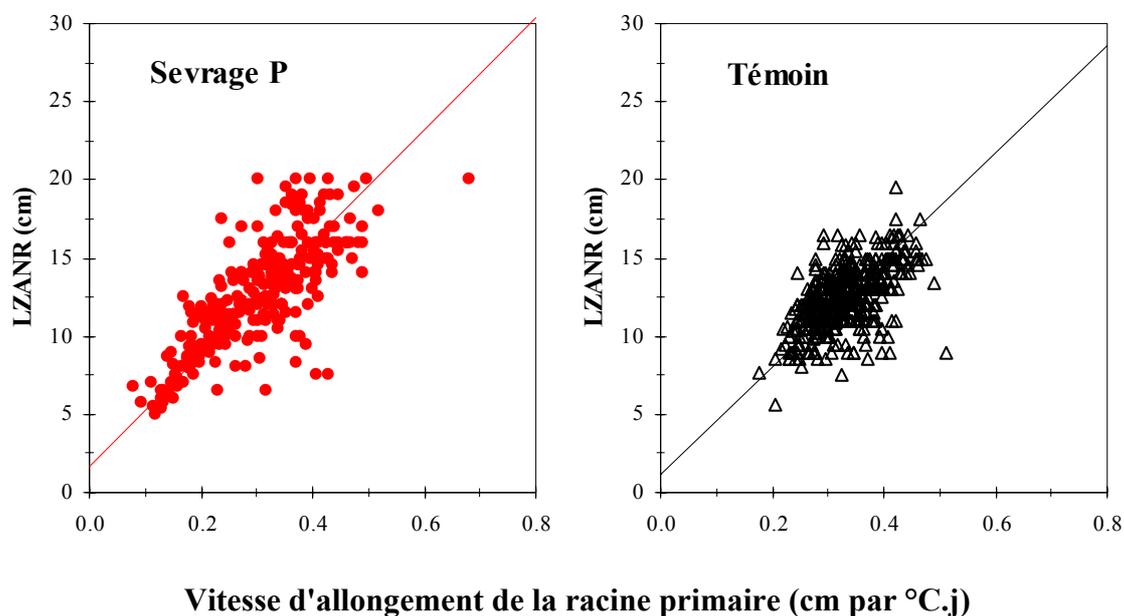


Figure III-48 Longueur de la zone apicale non ramifiée des racines primaires (cm) en fonction de la vitesse d'allongement des primaires (cm/°C.j base 10 de la solution nutritive).

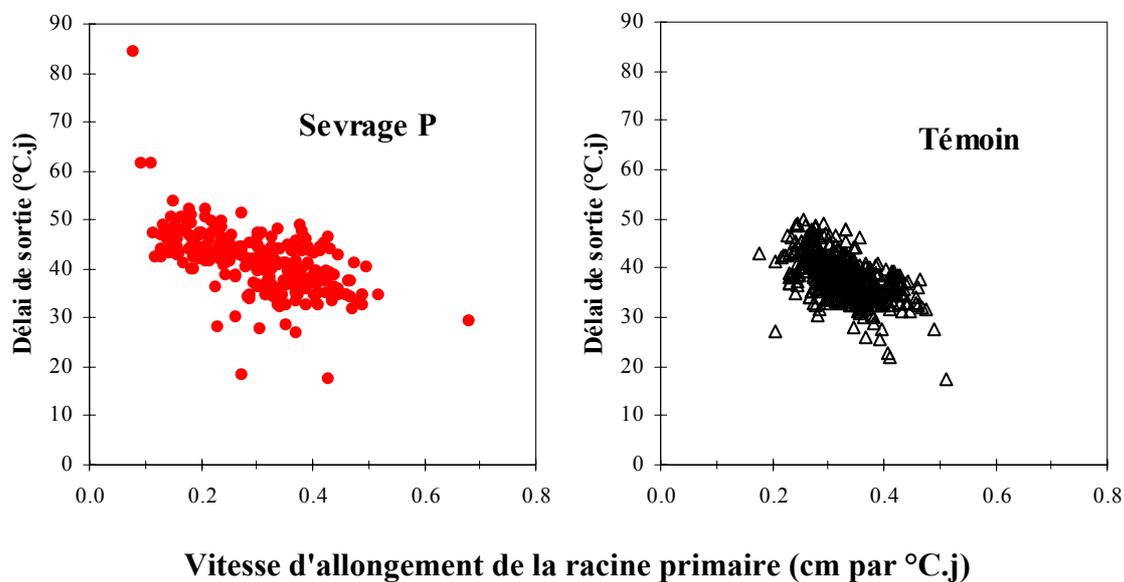


Figure III-49 Délai entre la différenciation des primordia et l'émergence des racines secondaires (°C.j de la solution nutritive) en fonction de la vitesse d'allongement de la racine primaire (cm/°C.j base 10 de la solution nutritive).

Tableau III-13 Nombre de racines secondaires par centimètre de primaire, en fonction du temps écoulé entre le début d'application du traitement et la date d'émission des secondaires sur les segments étudiés.

Temps (Jours) entre le sevrage- émission des 2 ^{es}	Nombre de racines secondaires par cm de racine primaire							
	Phytomère 0		Phytomère 1		Phytomère 2		Phytomère 3	
	-P	Témoin	-P	Témoin	-P	Témoin	-P	Témoin
0	8.0 ^{NS}	5.0	6.4 ^{NS}	7.6	10.0 ^{NS}	13.7	0†	0
1	7.5 ^{NS}	8.3	7.2 ^{NS}	6.5	9.4 ^{NS}	10.7	0†	0
2	7.2 ^{NS}	7.8	7.2 ^{NS}	8.0	8.5 ^{NS}	9.7	0†	0
3	7.6 ^{NS}	6.8	5.3 ^{NS}	6.0	8.6 ^{NS}	9.7	0†	0
4	5.4 ^{NS}	6.6	6.0 ^{NS}	8.3	7.3 ^{NS}	9.0	0†	0
5	7.0 ^{NS}	9.2	6.5 ^{NS}	9.0	7.1 ^{**}	11.1	0†	0
6	5.5 ^{**}	9.0	5.0 ^{**}	8.6	7.3 [*]	8.9	8.6 ^{NS}	8.7
7	7.0 ^{NS}	9.0	5.0 ^{NS}	8.7	7.7 ^{NS}	8.9	10.1 ^{NS}	10.1
8	4.5 ^{NS}	8.6	6.0 ^{NS}	8.0	8.4 ^{NS}	6.9	7.1 ^{NS}	9.5
9	6.0 ^{NS}	8.0	5.0 ^{NS}	6.0	6.2 ^{NS}	6.9	6.8 ^{NS}	8.1
10	-††	-	-††	-	7.0 ^{NS}	5.5	7.6 ^{NS}	5.9
11	-††	-	-††	-	8.4 ^{NS}	8.0	8.4 ^{NS}	8.3
12	-††	-	-††	-	7.0 ^{NS}	8.8	7.3 ^{**}	10.1
13	-††	-	-††	-	6.6 ^{NS}	6.6	7.8 ^{NS}	8.1

Test t de Student sur échantillon apparié (appariement par date), NS : Différence non significative au seuil 5% par rapport au témoin

*, **, *** : différence significative par rapport au traitement témoin aux seuils 5%, 1 % et 0.1%.

† Racine primaire non ramifiée, †† non mesuré

RAMIFICATION DES RACINES PRIMAIRES

Longueur de la zone apicale non ramifiée des primaires et délai de sortie des racines latérales

Toutes observations confondues, la longueur de la zone apicale non ramifiée a varié entre 5 et 20 cm, avec des valeurs moyennes très proches pour les deux traitements (12.6 et 12.4 cm sur les plantes témoins et sevrées, respectivement). La variabilité des valeurs était cependant un peu supérieure dans le cas des plantes sevrées. D'après Pellerin et Tabourel (1995), la pente de la relation entre la longueur de la zone apicale non ramifiée et la vitesse d'allongement de la racine peut-être, moyennant certaines hypothèses, interprétée comme étant le délai moyen entre l'initiation des latérales et leur émission. L'ordonnée à l'origine serait la distance entre l'apex et la zone de différenciation des primordia des latérales. Ces deux paramètres, estimés par régression linéaire sur les nuages de points correspondants sont peu différents entre traitements : 35.9 °C.j et 34.2 °C.j pour le délai de sortie des latérales et 1.69cm et 1.18 cm pour la distance entre l'apex et la zone de différenciation des primordia des latérales sur les racines des plantes témoins et sevrées respectivement (Figure III-48).

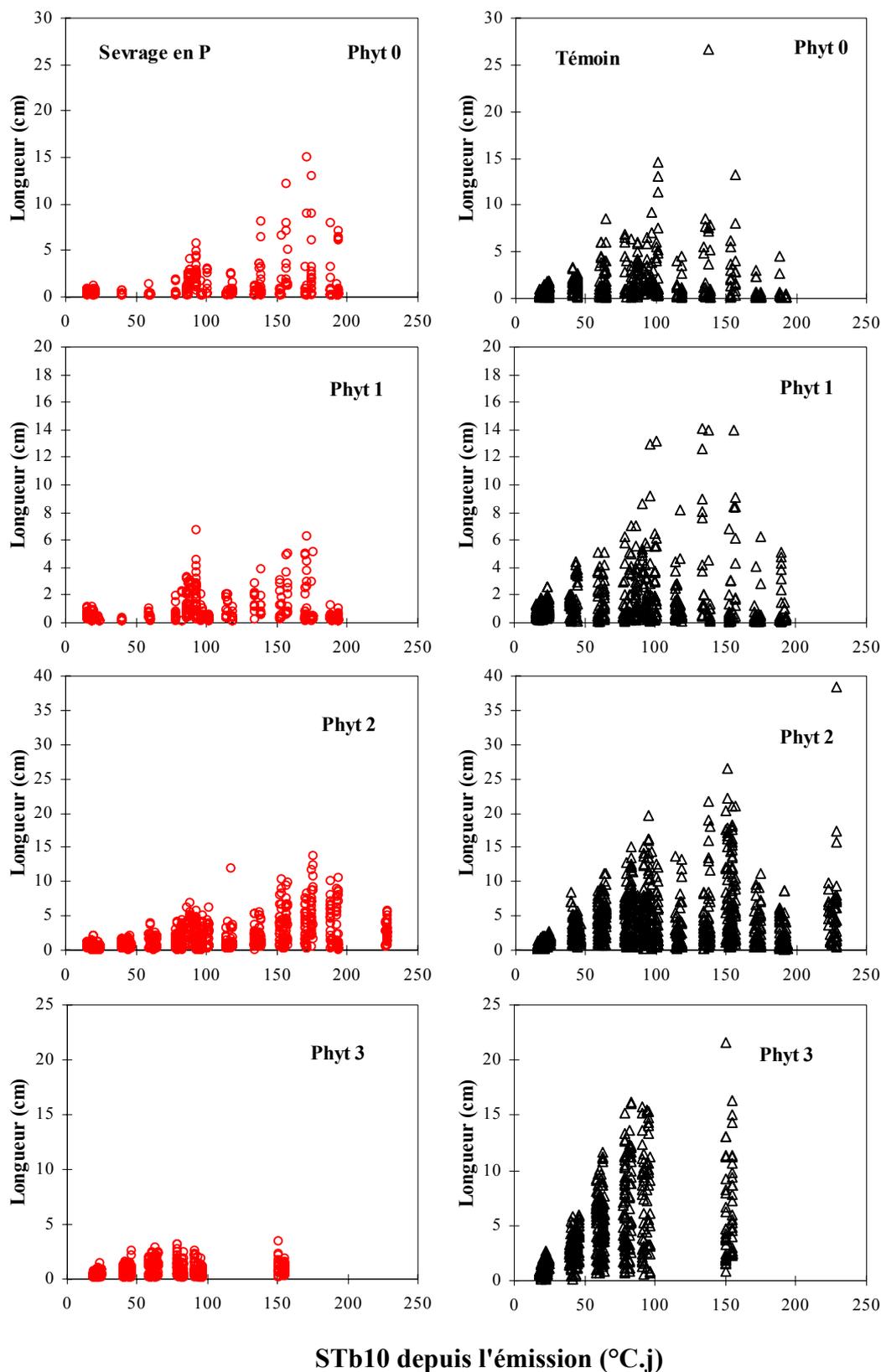
Il faut noter cependant que la distribution des points ne permettait pas une estimation très précise de ces paramètres. Les mesures réalisées au moyen des marques permettent de calculer plus précisément le délai entre la différenciation des racines secondaires et leur émergence sur la racine primaire. Le détail des calculs est présenté en Annexe 3. Ce délai ainsi calculé est représenté en fonction de la vitesse d'allongement de la primaire (Figure III-49). Comme l'avaient déjà observé Aguirrezabal et Tardieu (1996) sur Tournesol, le délai d'émergence des secondaires n'est pas constant. Il augmente lorsque la vitesse d'allongement de la primaire diminue. Le délai d'émergence moyen calculé était de 41.2 °C.j (90% des valeurs comprises entre 32.7 et 49.4 °C.j) et 38.2°C.j (90 % des valeurs comprises entre 32.0 et 46.0 °C.j) sur les carencées et les témoins. La relation entre délai d'émergence des secondaires et la vitesse d'allongement de la primaire était la même pour les deux traitements.

En conclusion, les variations de la LZANR observées sont en grande partie expliquées par les variations de la vitesse d'allongement des racines primaires dues aux conditions environnementales. Le délai d'émergence des racines secondaires n'a par contre pas été modifié par le sevrage en P.

Densité, longueur et diamètre des racines secondaires

L'émission de racines primaires n'ayant pas eu lieu sur le phytomère 4 des plantes sevrées, la comparaison entre traitements de la ramification des primaires et de l'allongement des secondaires n'a été réalisée que sur les phytomères 0 à 3. La ramification des primaires des phytomères de niveau supérieur à 4 a eu lieu, mais ces résultats ne seront pas exposés.

Le Tableau III-13 présente les densités de racines secondaires sur des segments de racines primaires, en fonction du temps écoulé entre le sevrage et la date d'émission des secondaires sur les segments correspondants. Les densités de secondaires sur les primaires des plantes carencées en P sont souvent inférieures à celles des témoins, mais les différences sont rarement significatives.



STb10 depuis l'émission (°C.j)

Figure III-50 Longueur des racines secondaires (cm) émises après le sevrage sur chaque phytomère en fonction du temps écoulé depuis leur émission exprimé en cumul de température de la solution nutritive en base 10 (°C.j).

Tableau III-14 Longueur moyenne des racines secondaires en fonction du temps écoulé entre le sevrage et leur émission et en fonction de leur âge. Seules les secondaires émises après le sevrage en P sont prise en compte.

Temps entre le sevrage et l'émission des secondaires (Jours)	Age des secondaires au moment de leur mesure (Jours)	Longueur moyenne d'une secondaire (cm)			
		Phytomère 2		Phytomère 3	
		-P	Témoin	-P	Témoin
0	10	3.0 [*]	2.0	0 [†]	0
1	9	4.6 ^{**}	3.2	0 [†]	0
2	1	0.8 ^{NS}	0.9	0 [†]	0
	5	2.6 [*]	3.2	0 [†]	0
	8	4.8 ^{NS}	4.2	0 [†]	0
	12	2.7 ^{NS}	5.0	0 [†]	0
3	7	1.8 ^{***}	4.7	0 [†]	0
4	6	1.2 ^{***}	3.1	0 [†]	0
5	5	1.9 ^{**}	3.6	0 [†]	0
6	1	0.4 ^{***}	1.3	0.4 ^{***}	1.3
	4	1.5 ^{***}	4.4	1.4 ^{***}	4.0
	8	1.4 ^{***}	8.7	0.9 ^{***}	6.2
7	3	1.0 ^{***}	4.3	1.1 ^{***}	4.0
8	2	0.6 ^{***}	3.4	0.7 ^{***}	2.8
9	1	0.5 ^{***}	1.5	0.5 ^{***}	1.2
	5	0.6 ^{***}	7.3	0.8 ^{***}	7.4
10	4	1.1 ^{***}	7.0	0.9 ^{***}	9.1
11	3	0.8 ^{***}	4.2	0.9 ^{***}	6.4
12	2	0.7 ^{***}	2.3	0.8 ^{***}	3.2
13	1	0.4 ^{***}	1.1	0.4 ^{***}	1.3

Test t de Student sur échantillon apparié (appariement par date et par âge des secondaires au moment de leur mesure), NS : Différence non significative au seuil 5% par rapport au témoin, *, **, *** : différence significative par rapport au traitement témoin aux seuils 5%, 1 % et 0.1%.

† Racine primaire non ramifiée

Les valeurs représentées sont les moyennes d'un grand nombre d'observations (304 et 369 segments de primaires sur les carencées et les témoins) et la variabilité élevée autour de ces moyennes permet rarement de rejeter l'hypothèse d'égalité des densités de secondaires sur les deux traitements. Néanmoins, la carence en P n'a pas affecté fortement la densité des secondaires, même sur les segments de primaire pour lesquels la ramification s'est produite longtemps après le sevrage en P. Les densités moyennes de secondaires par phytomère sur l'ensemble des segments de primaires échantillonnés (ramifiés avant ou après le sevrage en P) étaient de 6.85, 6.38, 7.84 et 7.87 sur les carencées et 7.98, 7.86, 8.77 et 8.55 sur les témoins pour les phytomères 0 à 3.

Sur la Figure III-50 sont représentées les longueurs des racines secondaires mesurées sur les segments de primaire en fonction de leur âge. L'âge des secondaires est le temps écoulé entre leur date d'émission et le moment de la mesure de leur longueur (exprimé en cumul de température °C.j de la solution nutritive en base 10°C). Sur cette figure, seules les longueurs des secondaires émises après le sevrage en P ont été représentées. Quel que soit le traitement, il existe une grande variabilité des longueurs des secondaires d'un même âge sur les deux traitements. Cette variabilité a déjà été décrite dans la littérature par des auteurs qui ont mesuré des distributions de longueur de secondaires (Varney *et al.*, 1991; Pagès et Pellerin, 1994; Aguirrezabal et Tardieu, 1996). Il apparaît cependant sur cette figure **un fort effet de la carence en P sur l'allongement des latérales**. En effet sur les 4 premiers phytomères, l'allongement des racines secondaires a été fortement réduit sur les plantes sevrées en P. Cet effet dépressif de la carence en P a été plus prononcé sur les phytomères de niveau élevé pour lesquels la ramification s'est produite après une longue période de carence en P. La réduction de l'allongement a affecté à la fois les longueurs maximales (longueurs potentielles permises par les conditions environnementales) et les longueurs moyennes des latérales d'un âge donné. Afin d'analyser plus précisément cet effet de la carence en P sur l'allongement des secondaires, nous avons calculé les longueurs moyennes des secondaires en fonction à la fois de leur âge et du temps écoulé entre le sevrage en P et leur émission sur la primaire. Ces calculs ont été réalisés sur les secondaires émises après l'application des traitements sur les primaires des phytomères 2 et 3 (Tableau III-14). La longueur moyenne des latérales émises sur le phytomère 2 juste après le sevrage en P étaient légèrement plus longue que sur le témoin. L'allongement des secondaires émises environ 2 jours après le sevrage, n'a pas été modifié. En revanche l'allongement des latérales émises au-delà du 3^{ième} jour de sevrage en P a été fortement réduit.

Le diamètre moyen des racines secondaires a été fortement réduit sur l'ensemble des phytomères par la carence en P. Les diamètres des secondaires étaient de 0.24, 0.25, 0.25, et 0.24 mm sur les plantes sevrées et 0.28, 0.26, 0.37, 0.40 mm sur les témoins pour les phytomères 0 à 3.

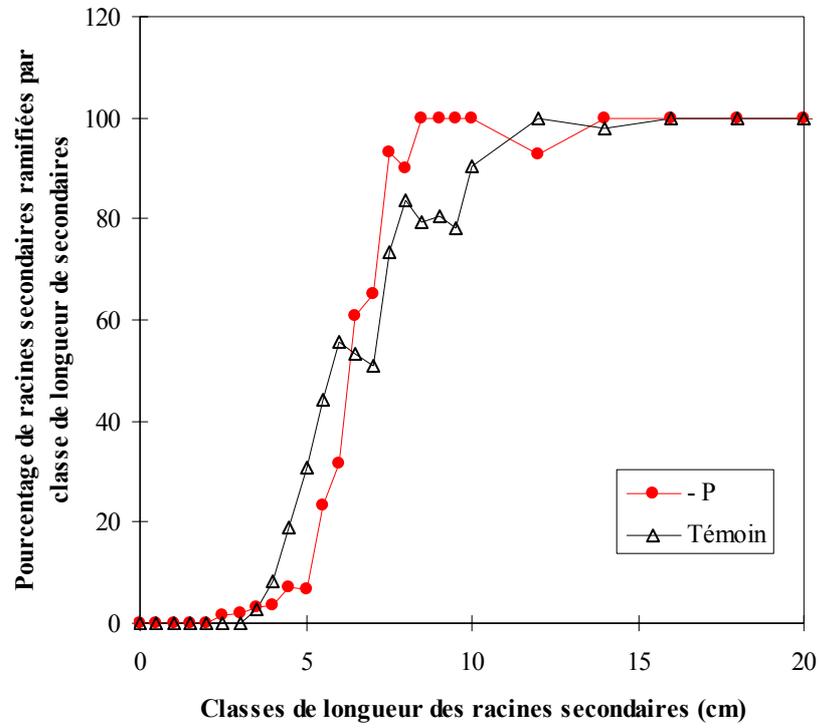


Figure III-51 Pourcentage des racines secondaires ramifiées par classe de longueur des racines secondaires sur les phytomères 0 à 3.

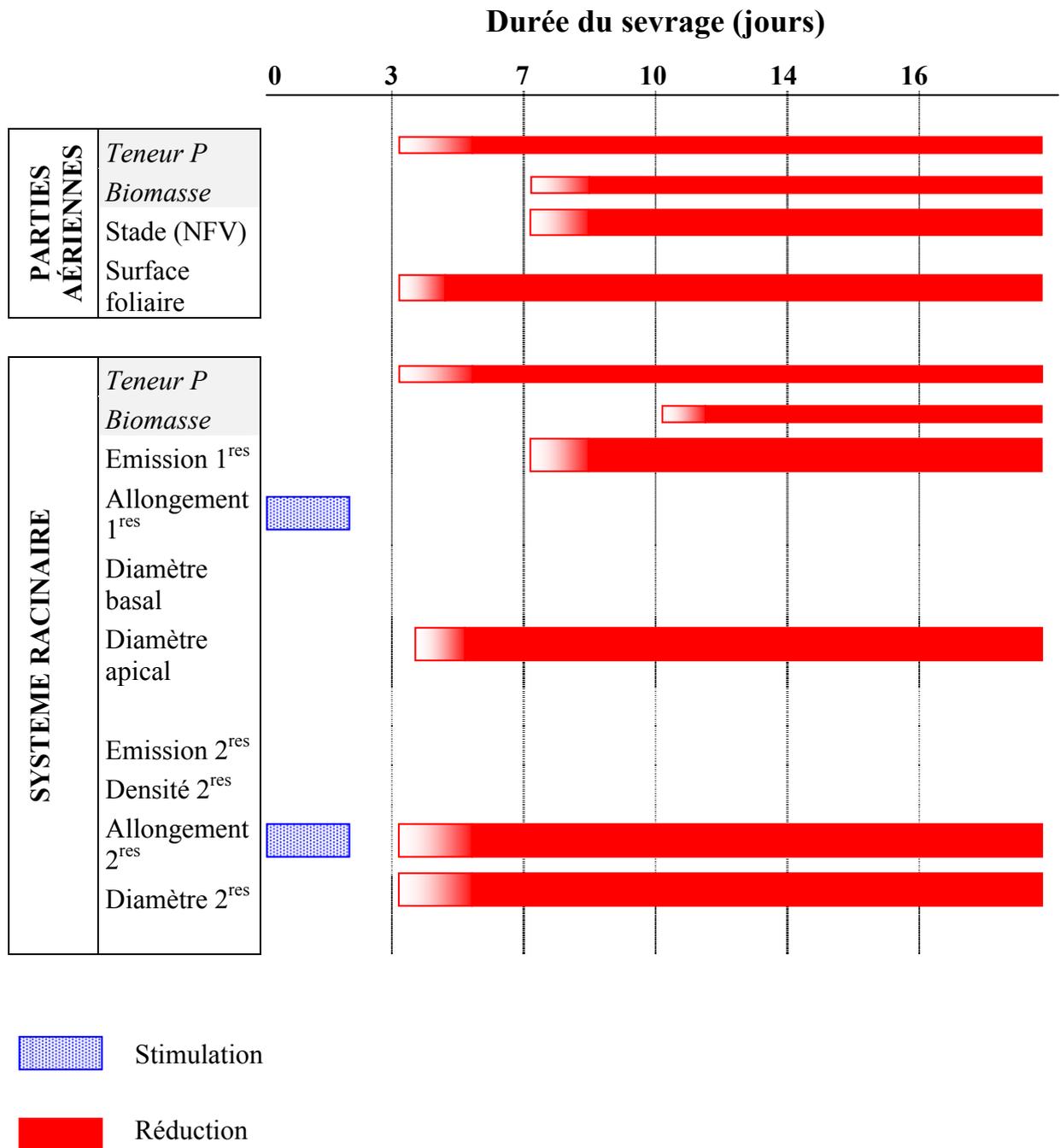


Figure III-52 Chronologie des modifications de la morphogenèse aérienne et racinaire consécutives au sevrage en P des plantules de maïs.

Ramification des racines secondaires

Au moment de la mesure de la longueur des racines secondaires, la présence ou l'absence de tertiaires a été notée. La représentation du pourcentage de racines secondaires ramifiées par classe de longueur des secondaires montre que le processus d'apparition des racines tertiaires a été modifié par la déficience en P (Figure III-51). En effet, la ramification des secondaires des plantes sevrées se produit pour des racines de longueur plus élevée que sur les témoins. Par exemple alors que sur les témoins 30 % des secondaires de longueur 5 cm étaient ramifiées, seulement 6 % des secondaires de même longueur étaient ramifiées sur les plantes sevrées. Le nombre de tertiaires a aussi été fortement réduit sur les plantes carencées en raison du fort effet dépressif de la carence en P sur l'allongement des secondaires. Comme le montre la Figure III-50 le nombre de racines secondaires de longueur supérieur à 5 cm et donc susceptible d'être ramifié était très faible.

Aucune information sur l'allongement des tertiaires n'a été collecté sur cette expérience.

III.2.3 CONCLUSIONS

L'expérience de sevrage en P a permis d'identifier précisément et de hiérarchiser les processus de la morphogenèse du maïs affectés par une déficience en P (Figure III-52, p.104). Très tôt après le sevrage, la teneur en P dans les parties aériennes et racinaires a diminué. L'allongement foliaire a été affecté très tôt par le sevrage en P. L'allongement des primaires et des secondaires était légèrement stimulé pendant une courte période après le sevrage en P. Par la suite (au delà du 3^{ième} jour de traitement), l'allongement et le diamètre des racines secondaires ont été fortement réduits. Le diamètre des racines primaires a également été réduit mais leur vitesse d'allongement n'a pas été modifiée. A partir du 7^{ième} jour l'émission des feuilles et des racines primaires ont été retardés, traduisant un ralentissement global du développement de la plante. La réduction de la biomasse racinaire est intervenu plus tardivement que la réduction de biomasse aérienne (au delà du 10^{ième} jour de sevrage). Au niveau racinaire, le diamètre basal des primaires et leur allongement, ainsi que les processus d'émission (délai de sortie des latérales) et les densités de racines secondaires n'ont quasiment pas été affectés par la carence en P.

Globalement, les processus d'allongement foliaire et des racines d'ordre les plus élevés (secondaires et tertiaires) ont été les premiers et les plus affectés par la carence en P, tandis que l'allongement des primaires a été maintenu. Le retard de l'émission des feuilles et des primaires et la réduction de leur nombre sont intervenus plus tardivement en réponse à la déficience en P.

III.3 SYNTHÈSE ET DISCUSSION : PROPOSITION D'UN SCHEMA GENERAL D'INTERPRETATION

RAPPEL DES PRINCIPAUX RESULTATS ET DISCUSSION

Une déficience en P réduit le rythme d'apparition et la surface des feuilles

Sur l'ensemble des expérimentations réalisées (en peuplement au champ, ou en plante isolée en hydroponie), la limitation de l'offre en P a induit une réduction sévère de la surface foliaire par plante. Cet effet très précoce est le premier symptôme morphologique observé sur les plantes sevrées en P. De même, au champ cet effet est extrêmement précoce puisqu'il touche la feuille 2. La réduction de la surface foliaire par plante est, pour partie, la conséquence d'un retard de stade, ayant atteint jusqu'à 2 feuilles visibles dans nos expériences, et d'une diminution de la surface finale des feuilles. Une étude détaillée de la croissance foliaire sous déficience en P, réalisée parallèlement à nos travaux, a montré que la durée d'allongement des feuilles n'était pas modifiée, mais que la réduction de leur surface finale était due à une réduction de leur vitesse d'allongement (Etchebest *et al.*, 1998). Cette diminution de la vitesse d'allongement des feuilles est liée à une réduction de la taille de zone de croissance du limbe et à une réduction de la vitesse d'élongation relative de l'ensemble des segments de limbe (REGR Relative Elemental Growth Rate) dans cette zone de croissance (Etchebest *et al.*, 1998). La vitesse de sénescence des feuilles n'est pas affectée par des carences en P modérées. En revanche lorsque les niveaux de déficience P sont sévères, le dessèchement des feuilles du bas de la plante est accéléré (expérience de sevrage en P) traduisant une remobilisation accrue vers les parties en croissance de la plante.

Les effets d'une déficience en P sur la mise en place de la surface foliaire sont des phénomènes largement observés sur de nombreuses espèces (Atkinson, 1973), mais rarement quantifiés, notamment sur maïs. Sur des espèces comme la betterave sucrière (Rao et Terry, 1989) ou le haricot (Sicher et Kremer, 1988) les effets de la carence en P portent seulement sur la croissance individuelle des feuilles. Sur d'autres espèces, un retard d'émission de nouvelles feuilles et une réduction de la surface individuelle des feuilles ont été observés sur les plantes carencées en P (sur le soja, Freeden *et al.*, 1989; sur blé, Rodríguez *et al.*, 1998 et sur maïs, Usuda et Shimogawara, 1991).

L'importance de l'effet de la carence en P sur le rythme d'émission de nouvelles feuilles visibles est difficile à analyser. En effet, le temps séparant l'émission de deux feuilles successives est fonction du rythme d'initiation des primordia foliaires au niveau de l'apex et de la durée de l'allongement de la jeune feuille dans la partie enroulée des feuilles plus âgées (base du limbe des feuilles ou gaine des feuilles étalées) avant de devenir visible. Sur blé, Rahman et Wilson (1977) ont montré que ce temps était augmenté par une carence en P. Sur maïs, Etchebest *et al.* (1998) ayant montré une réduction de la vitesse d'allongement des feuilles sous déficience en P, il est probable que le retard d'émission des feuilles visibles soit en partie la conséquence de cette réduction de la vitesse d'allongement. Des mesures complémentaires seraient nécessaires pour voir si le rythme d'initiation et de début d'allongement des primordia foliaires est également touché.

Le mode d'action de la carence en P sur la croissance des feuilles est mal connu. Radin et Eidenbock (1984) interprètent les effets de la déficience en P sur la croissance foliaire comme la conséquence d'une diminution de la conductance hydraulique des racines qui précède la réduction de la croissance foliaire en situation de déficience en P (sur le coton). Cette diminution de la conductance hydraulique des racines induirait une réduction du potentiel hydrique des feuilles et la turgescence des cellules de la zone de croissance en cours d'allongement deviendrait alors limitante. Cependant des travaux récents montrent que la limitation de l'expansion foliaire est due à des modifications des propriétés d'élongation des parois cellulaires plutôt qu'à un manque de pression de turgescence des cellules (Pritchard *et al.*, 1990, Cosgrove, 1993). Si des effets directs de l'azote sur l'extensibilité des parois cellulaires ont été montrés par Palmer *et al.*, (1996), ceux du phosphore ne sont pas encore connus.

La moindre production de biomasse en situation de carence en P est en grande partie expliquée par la réduction de la surface foliaire. Une réduction de l'efficacité de conversion n'est observée qu'à des niveaux de carence forts

Les effets de la déficience en P sur le rythme d'émission et l'allongement des feuilles concourent à réduire fortement la surface foliaire des plantes en début de cycle. Cette réduction de la surface foliaire au cours des stades jeunes du maïs se traduit par un déficit important de rayonnement intercepté et explique en grande partie la diminution de la production de biomasse observée sur les plantes carencées en P. En effet l'efficacité de conversion du rayonnement intercepté en matière sèche n'est pas affectée au champ. En hydroponie, l'efficacité de conversion est également maintenue pendant la première moitié de la période de sevrage, alors que les teneurs en P des feuilles sont fortement diminuées. Pour des niveaux plus sévères de carence en P après une longue période de sevrage l'efficacité de conversion du rayonnement en matière sèche est cependant réduite.

Nous n'avons pas effectué de mesure directe de la photosynthèse, mais l'efficacité de conversion du rayonnement est un indicateur du niveau de la photosynthèse nette sur de longues périodes. Khamis *et al.* (1990) ont observé sur maïs une réduction de l'activité photosynthétique pour des teneurs en Pi des parties aériennes inférieures à 0.8 mg g^{-1} de matière sèche. Usuda et Shimogawara (1991) ont aussi montré sur maïs que la teneur minimale en Pi (quantité de P inorganique par unité de surface de feuille) nécessaire pour maintenir une activité photosynthétique maximale était de 0.6 mmol.m^{-2} . Au cours de l'expérience de sevrage P, nous avons réalisé des mesures de teneur en Pi des limbes (extrait à l'eau) sur les plantes carencées et témoins. Les teneurs en Pi sur les plantes témoins ont toujours été supérieures au seuil de 0.6 mmol.m^{-2} . Sur les plantes carencées, pendant la période au cours de laquelle l'efficacité de conversion du rayonnement n'a pas été modifiée (c'est à dire durant les 10 premiers jours de sevrage en P), les teneurs en Pi des limbes ont varié de 2.5 à 0.7 mmol.m^{-2} . Au-delà du 10^{ième} jour de sevrage, alors que l'efficacité de conversion du rayonnement en matière sèche était diminué, les teneurs en Pi étaient proche du seuil (0.5 mmol.m^{-2}). Nos observations sont donc cohérentes avec les résultats de Usuda et Shimogawara (1991). Une réduction de l'activité photosynthétique maximale (sous éclairage saturant) a dû se produire en fin d'expérience. En effet les travaux sur les relations entre le statut P et l'activité photosynthétique montrent que seule l'activité photosynthétique sous éclairage saturant est modifiée par une carence sévère en P (Usuda et

Shimogawara, 1991; Walker et Sivak, 1986; Rodriguez *et al.*, 1998). Au champ les teneurs en P dans les plantes du traitement P0 sont restées à des valeurs très supérieures à celles observées en serre à la fin de l'expérience de sevrage. Les teneurs en P observées au champ dans les parties aériennes du traitement P0 étaient au minimum de 2.5 mg P g^{-1} , alors qu'elles étaient de 1.0 mg P g^{-1} en fin d'expérience de sevrage en serre. Cela permet d'expliquer que l'efficacité de conversion du rayonnement en matière sèche n'ait pas été affecté par la déficience en P au champ.

Au total, nos résultats suggèrent que la déficience en P a beaucoup plus affecté la croissance des organes (notamment des feuilles) que la photosynthèse nette par unité de surface. Ce résultat peut paraître surprenant compte tenu du rôle du Pi dans la régulation de la photosynthèse. Chez les plantes en C3 le Pi joue un rôle essentiel dans la régulation de la photosynthèse puisque chaque fois que trois molécules de CO_2 sont fixées, une molécule de Pi doit être disponible pour être incorporée en triose-P. Le Pi doit donc être présent en grande quantité. Le Pi est aussi impliqué dans le contrôle du passage du triose-P du stroma vers le cytosol (Flügge, 1987, Leegood *et al.*, 1985). Enfin, le Pi a une fonction essentielle sur la répartition du carbone entre le chloroplaste sous forme d'amidon et le cytoplasme sous forme de saccharose (Walker, 1980, Rao et Terry, 1989). Chez les plantes carencées, le détournement des trioses-P vers la synthèse d'amidon se traduit par une réduction de l'activité du cycle de Calvin. Les effets d'une carence en P sur ces processus sont moins bien connus pour les plantes en C4 comme le maïs. Les processus photosynthétiques sont plus compliqués du fait de l'existence de deux cycles métaboliques (un cycle en C4 dans le mésophylle et un cycle en C3 dans les cellules de la gaine péri vasculaire) fonctionnant en série et ayant des fonctions distinctes dans la synthèse de saccharose et d'amidon. En conséquence la régulation de la synthèse des sucres en relation avec le Pi du cytosol n'est pas claire (Furbank et Foyer, 1988).

En fait, une hypothèse possible pour expliquer l'absence d'effet d'une déficience modérée en P sur la photosynthèse nette par unité de surface est liée à la compartimentation du Pi dans les cellules. Chez les plantes bien alimentées en P, le Pi stocké dans la vacuole ('pool non métabolique') représente 85-95% de la quantité totale de Pi (Bieleski et Ferguson, 1983). A l'opposé, dans les feuilles de plantes carencées en P, quasiment tout le Pi se retrouve dans le cytoplasme et les chloroplastes ('pool métabolique') (Marschner, 1995). Dans les feuilles, la concentration totale en P peut varier d'un facteur 20 sans affecter la photosynthèse, car le Pi vacuolaire tamponne la concentration en Pi du cytoplasme (Mimura *et al.*, 1990). Ce processus contribue donc à maintenir l'activité photosynthétique sous des carences en P comme nous l'avons observé au cours de nos expérimentations pour lesquelles l'efficacité de conversion était très peu affectée par une diminution de l'offre en P.

La répartition de la biomasse entre les parties aériennes et racinaires est modifiée

La diminution de la production de biomasse sur les plantes carencées en P a affecté à la fois les parties aériennes et le système racinaire au cours de la première partie du cycle de développement du maïs (avant la floraison). Cependant le rapport biomasse racinaire sur biomasse des parties aériennes ('root/shoot') était plus élevé sur les plantes carencées en P. Ce résultat indique que la croissance en biomasse des parties aériennes a été diminuée plus sévèrement que celles des racines. De plus, l'analyse de la

chronologie des modifications des cinétiques d'accumulation de biomasse indique que la croissance des racines est dans un premier temps maintenue (voire légèrement stimulée) alors que les premiers symptômes d'une déficience en P apparaissent au niveau aérien (réduction de surface foliaire, de matière sèche aérienne). Sur des longues périodes en situation de déficience en P, la croissance en biomasse du système racinaire est elle aussi diminuée, mais le rapport 'root/shoot' demeure toujours plus élevé sur les plantes déficientes en P.

L'augmentation du 'root/shoot' sur des plantes carencées en P est un résultat largement admis dans la littérature pour un grand nombre d'espèces (Atkinson, 1973; Anghinoni et Barber, 1980; Sicher et Kremer, 1988, Freeden *et al.*, 1989; Paul et Stitt, 1993; Cakmak *et al.*, 1994; Rosolem *et al.*, 1994; Rychter et Randall, 1994; Ciereszko *et al.*, 1996; Horst *et al.*, 1996; Rodriguez *et al.*, 1998). Toutefois l'interprétation de cette augmentation du root/shoot diffère suivant les auteurs comme nous l'avons montré au cours de l'analyse bibliographique des effets de P sur la répartition de la biomasse produite entre les parties aériennes et les racines. Certains auteurs attribuent cette augmentation à une stimulation de la croissance racinaire sous contrainte en P (Anghinoni et Barber, 1980, Narayanan et Reddy, 1982; Anuradha et Narayanan, 1991), tandis que d'autres invoquent une diminution de la biomasse racinaire moins sévère que celle des parties aériennes comme nous l'avons observé sur des périodes longues (Khamis *et al.*, 1990 sur maïs, Sicher et Kremer, 1988 sur orge).

Les processus de construction de l'arborescence racinaire sont différemment affectés selon leur nature et l'échelle de temps considérée

Juste après le début du sevrage en P, nous avons mis en évidence une légère stimulation de l'allongement des latérales (Tableau III-14), et de l'allongement des primaires. Cette stimulation de l'allongement racinaire est une réponse morphologique souvent observée sur des jeunes plantules et sur des temps courts après une diminution de l'offre en P (Schenk et Barber, 1979). Anghinoni et Barber (1980) ont observé une augmentation de la longueur totale des racines et une réduction du rayon moyen racinaire sur des plantules de maïs âgées de 12 jours après un sevrage en P de 6 jours.

A l'opposé, sur des temps plus longs (effets à long terme du sevrage en P ; traitement P0 au champ) la croissance racinaire est considérablement réduite sous contrainte en P. Alors que l'allongement des racines primaires et la densité de ramification de ces primaires ne sont pas ou peu modifiés, l'émission de nouvelles primaires est retardée et l'allongement des racines d'ordre 2 et 3 sont fortement réduits. Ces observations sont en accords avec celles décrites par Hajabbasi et Schumacher (1994). Ces auteurs ont observé un retard d'émission des primaires sur du maïs cultivé sur un sol appauvri en P, tandis que les densités de latérales étaient préservées. Sur concombre, une forte réduction de l'allongement des racines latérales a été décrite en condition de carence en P (Bruce *et al.*, 1994). En revanche nos résultats sur les densités de ramifications observées sur maïs vont à l'encontre de ceux décrits sur d'autres espèces sous contrainte en P. En effet sur différentes espèces, certains auteurs observent une augmentation du nombre de latérales avec des apports de P (Amijee *et al.*, 1989 sur le poireau, Bruce *et al.*, 1994 sur le concombre, Horst *et al.*, 1996 sur blé). L'analyse de ces résultats est cependant délicate car les mesures ne sont pas suffisamment précises pour examiner si l'augmentation du nombre de latérales est due à une augmentation de la densité de ramification ou la conséquence d'une augmentation de la longueur des racines d'ordre supérieur.

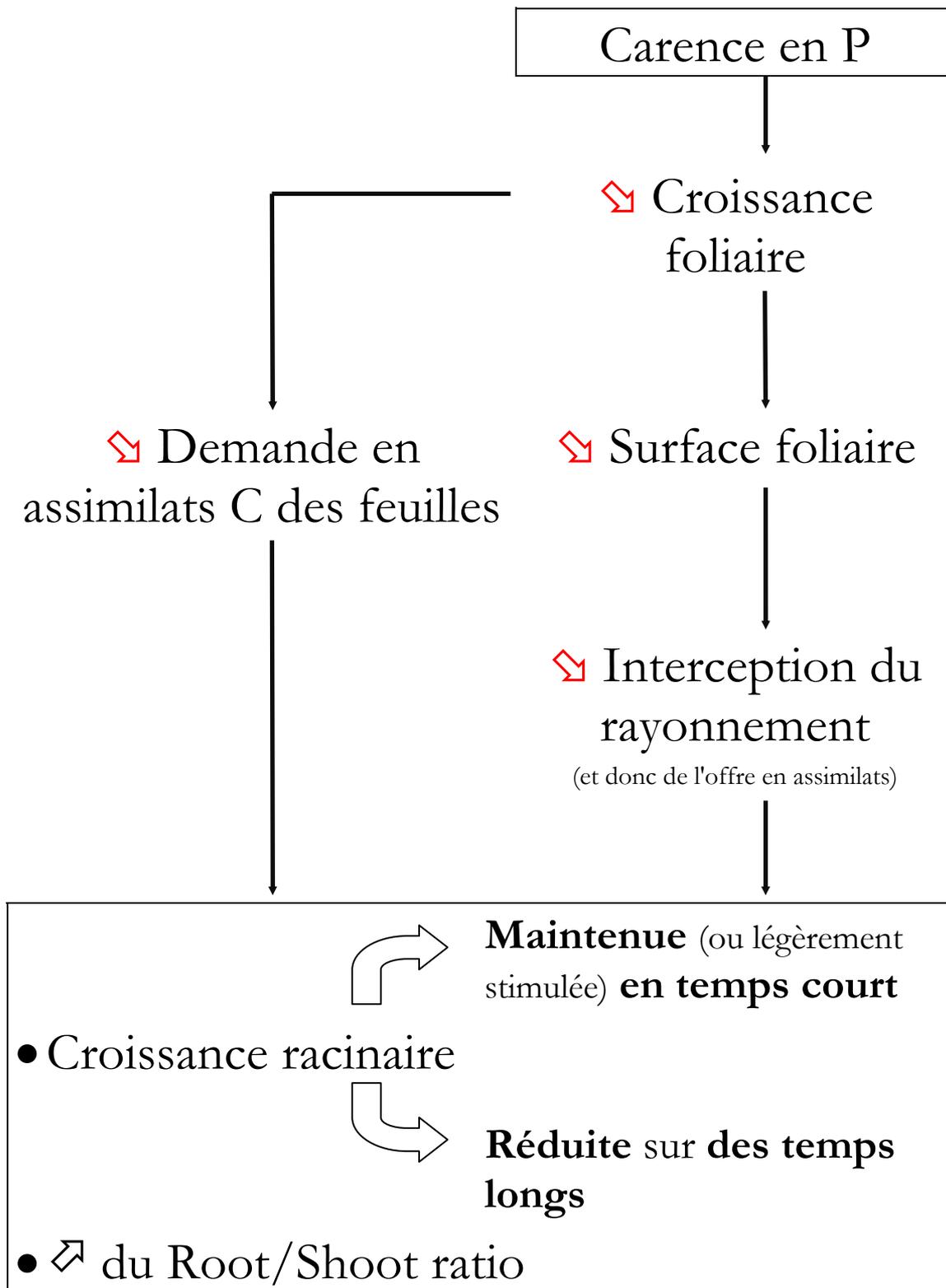


Figure III-53 Schéma décrivant les modifications de la gestion du carbone par la plante causée par une déficience en P et ses conséquences sur la morphogenèse racinaire.

CONCLUSIONS

Les signatures d'une carence en P et d'une limitation de la disponibilité en carbone sur la morphogénèse racinaire sont elles similaires?

Les réponses morphogénétiques racinaires que nous observées sous carence en P s'apparentent fortement à celles décrites lorsque la disponibilité en assimilats carbonés à l'échelle de la plante entière est réduite. Sur maïs Demotes-Mainard et Pellerin (1992) ont montré sur maïs que le rythme d'émission des racines primaires est ralenti lorsque la compétition pour la lumière entre les plantes augmente. Une limitation de la production d'assimilats carbonés par plante réduit aussi le nombre total de racines primaires émises (Pellerin et Tardieu, 1990; Pellerin, 1991; Demotes-Mainard et Pellerin, 1992). Sur des plantules de maïs ombrées, l'allongement des racines séminales est maintenu, alors que la longueur totale des racines secondaires est très fortement réduite (Tatsumi *et al.*, 1992, Muller *et al.*, 1997). De même sur maïs, Lambers et Posthumus (1980) observent une réduction de la biomasse racinaire lorsque l'intensité du rayonnement incident est réduite. Cette réduction de biomasse racinaire est expliquée par une forte réduction de l'allongement des latérales tandis que celui des primaires est peu affecté. Sur les dicotylédones, les mêmes modifications morphologiques sont observées en situation de disponibilité en carbone réduite (par exemple Buttery et Stone 1988 sur soja; Aguirrezabal *et al.*, 1994 sur tournesol; Thaler et Pagès, 1996 sur l'hévéa). A l'inverse un enrichissement en CO₂ de l'atmosphère se traduit par une stimulation de l'allongement des racines d'ordre élevé (Larigauderie *et al.*, 1994).

Les résultats sur les effets de la disponibilité en assimilats carbonés sur les densité de racines secondaires divergent davantage suivant les auteurs. Certains auteurs observent un effet de la nutrition carbonée sur les densités de ramifications (Tatsumi *et al.*, 1992; Tester *et al.*, 1986), tandis que d'autres n'observent pas de modification des nombres des secondaires par unité de longueur de primaires (Aguirrezabal et Tardieu, 1996; Larigauderie *et al.*, 1994). La forte réduction de l'allongement des racines d'ordre secondaires lorsque le pool de carbone disponible est très réduit (par une réduction du rayonnement intercepté) rend cependant difficile le dénombrement des ramifications et pourrait être à l'origine des divergences entre les auteurs.

Les effets d'une carence en P sur le fonctionnement carboné de la plante entière peuvent-ils expliquer les effets observés au niveau du système racinaire?

Les fortes similitudes entre les modifications morphologiques du système racinaire que nous avons observées sous contraintes en P et celles qui sont décrites dans la littérature sous limitation de la disponibilité en carbone nous ont conduit à proposer un schéma d'interprétation à l'échelle de la plante entière (Figure III-53). L'interprétation proposée est que dans la gamme de carence explorée, la carence en P modifierait la croissance racinaire uniquement via ses effets sur le fonctionnement carboné de la plante entière sans qu'interviennent d'autres effets spécifiques du P sur la morphogénèse racinaire. La carence en P ayant des effets précoces et sévères sur la mise en place de la surface foliaire, la demande en assimilats carbonés pour la croissance des parties aériennes serait fortement réduite. Khamis *et al.*, 1990 ont observé sur maïs une

augmentation de la teneur en sucre des limbes à la suite d'une courte période de carence en P. Le maintien du niveau de production d'assimilats carbonés, et la réduction de la croissance foliaire causée par la carence en P, pourraient expliquer cette augmentation de la teneur en sucre des parties aériennes. Une partie des assimilats qui étaient destinés aux parties aériennes serait alors allouée au système racinaire. Cette augmentation de l'offre en carbone pour la croissance racinaire (du fait de la réduction de la demande des parties aériennes) expliquerait l'augmentation de la teneur en sucre des apex racinaires que nous avons observée (Figure III-42). Cette augmentation de l'offre en carbone au système racinaire expliquerait la légère stimulation de l'allongement racinaire que nous avons observée en temps court lors de l'expérience de sevrage en P. Ce résultat est cohérent avec ceux de Muller *et al.*, (1998) qui ont observé une relation entre la teneur en sucre des apex et leur vitesse d'allongement. Cette stimulation de la croissance racinaire est souvent observée dans la littérature sur des expériences conduites en temps court (Narayanan et Reddy, 1982; Anuradha et Narayanan, 1991; Rychter et Randall, 1994).

L'augmentation de la teneur en sucre des apex que nous avons observée au moment de la stimulation de l'allongement juste après le début du sevrage en P renforce l'hypothèse d'une augmentation de la disponibilité en carbone pour les racines. Cette augmentation de la teneur en sucre des apex racinaires a été souvent observée au moment de l'augmentation du root/shoot ratio par une déficience en P par plusieurs auteurs (Cakmak *et al.*, 1994; Ciereszko *et al.*, 1996; Fredeen *et al.*, 1989; Khamis *et al.*, 1990; Paul et Stitt, 1993; Rychter et Randall, 1994).

Sur des périodes plus longues de carence en P, la réduction de la surface foliaire induite par la déficience en P provoquerait une diminution de la capacité d'interception du rayonnement et donc de l'assimilation carbonée totale. La diminution de l'offre en assimilats carbonés deviendrait alors insuffisante pour satisfaire la demande du système racinaire. En conséquence, en plus de la réduction de la croissance aérienne par la déficience en P, la croissance du système racinaire serait réduite par la limitation de l'offre en C. Cette réduction de la croissance racinaire sur de longues périodes de déficience en P a été observée par de nombreux auteurs (Atkinson, 1973; Tennant, 1976; Amijee *et al.*, 1989; Bruce *et al.*, 1994; Hajabbasi et Schumacher, 1994; Rosolem *et al.*, 1994). Les diminutions de teneur en sucre du système racinaire à la suite d'une longue période de déficience en P observées par Khamis *et al.* (1990) renforcent cette interprétation.

Le schéma d'interprétation des effets d'une déficience en P sur la croissance du maïs que nous proposons permet donc de rendre compte des apparentes contradictions relatées dans la littérature (stimulation ou réduction de la croissance racinaire). La réponse du système racinaire à une déficience en P dépend de l'échelle de temps considérée et doit être interprétée en relation avec le développement et la gestion du carbone à l'échelle de la plante entière. Les résultats présentés et leur interprétation ouvrent la voie à la modélisation des effets d'une déficience en P sur la morphogenèse racinaire basée sur un modèle de fixation et de gestion du carbone au sein de la plante entière de maïs.

IV MODELISATION

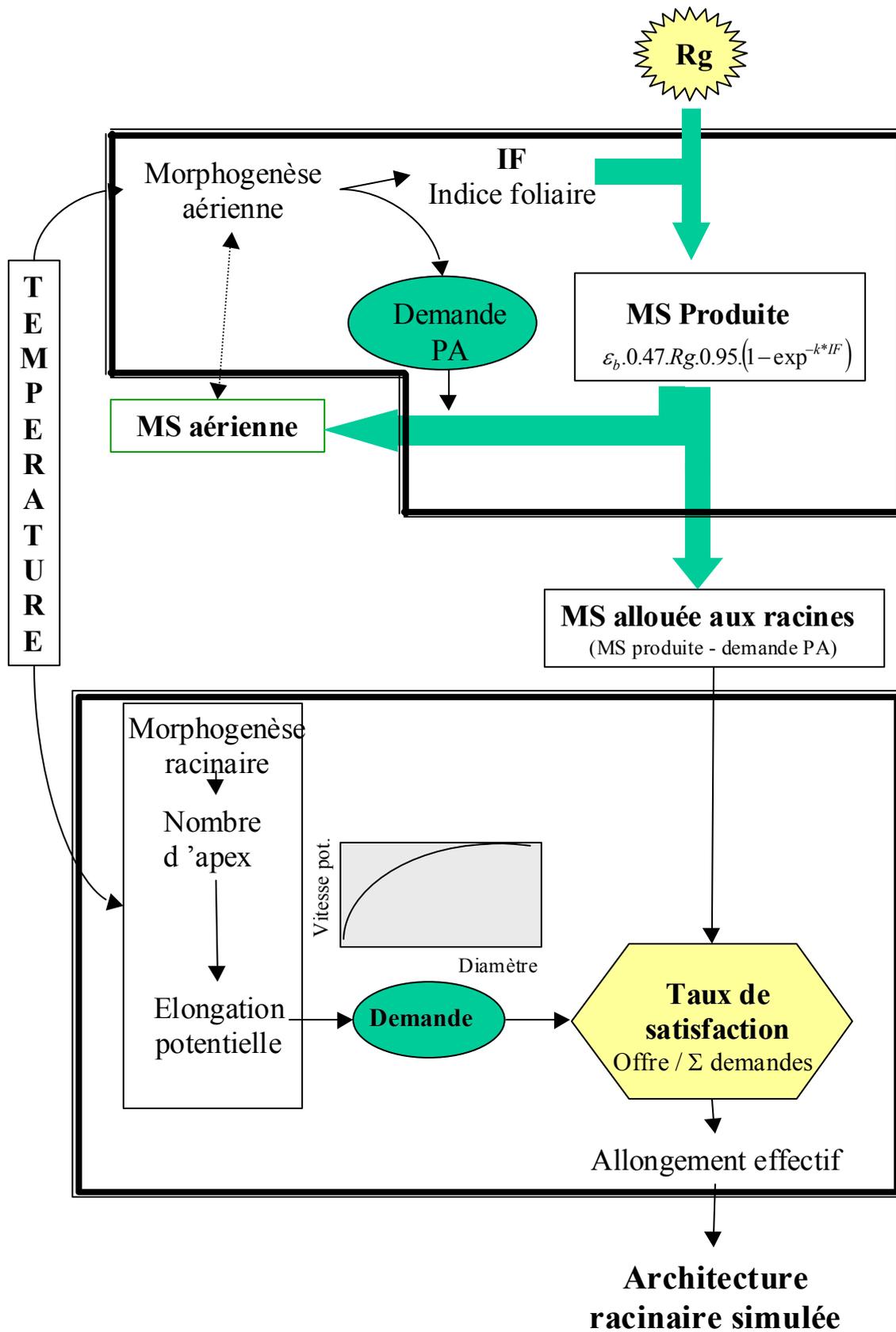


Figure IV-1 Schéma décrivant le fonctionnement du modèle.

IV.1 OBJECTIFS

Le chapitre précédent a montré que les modifications de la morphogenèse racinaire observées en situation de carence en P pouvaient être interprétées comme la conséquence des effets de la carence en P sur la production de biomasse (notamment par réduction de l'interception du rayonnement) et sa répartition dans la plante. L'hypothèse associée est qu'il n'y a pas, dans la gamme de carence explorée, d'effet spécifique de la carence en P sur la morphogenèse racinaire. Afin de tester plus avant cette interprétation nous avons développé, en collaboration avec L. Pagès (INRA, Laboratoire d'Ecophysiologie, Avignon), un modèle d'architecture racinaire du maïs dans lequel la croissance individuelle des racines dépend de la disponibilité en carbone.

L'objectif est de tester dans quelle mesure un tel modèle permet de rendre compte des modifications d'architecture observées sous carence en P.

IV.2 PRESENTATION DU MODELE

Le modèle proposé est un couplage entre un modèle de croissance basé sur l'interception du rayonnement et la production de biomasse, et un modèle d'architecture racinaire. Le modèle d'architecture qui a été utilisé est celui développé sur maïs par Pagès *et al.*, (1989). Il simule au cours du temps l'apparition des racines des différents ordres (primaires, secondaires et tertiaires) et leur allongement. La régulation de la croissance des racines en fonction de la biomasse allouée au système racinaire a été introduite en s'inspirant d'un modèle couplant l'architecture racinaire et la disponibilité en assimilats carbonés développé récemment sur Hévéa par Thaler et Pagès (1998). Le modèle simule la croissance de la plante entière et le pas de temps pour les simulations est la journée.

IV.2.1 DETERMINATION DE L'OFFRE EN BIOMASSE ET REPARTITION ENTRE LES PARTIES AERIENNES ET RACINAIRES

Avant la levée, la graine constitue la seule source de carbone disponible pour la croissance. Cette offre est supposée être fonction de la masse de la graine et d'un taux de vidage de la graine. Dès la levée, la production de biomasse est calculée en fonction de la quantité de rayonnement interceptée par le couvert végétal (Monteith, 1977; Varlet-Grancher, 1982; Gosse *et al.*, 1986; Russel *et al.*, 1989). La biomasse produite est alors répartie entre les parties aériennes et racinaires en faisant l'hypothèse que les parties aériennes sont un puits prioritaire sur les racines pour les assimilats carbonés. Cette hypothèse s'appuie sur de nombreux travaux ayant montré qu'en situation de limitation de l'offre en carbone, la croissance en biomasse des racines était affectée avant celle des parties aériennes (Lambers et Posthumus, 1980; Tatsumi *et al.*, 1992; Desmotes-Mainard et Pellerin, 1992; Aguirrezabal, 1994; Thaler, 1996). La demande en biomasse des parties aériennes est fonction de la surface foliaire des plantes¹. La biomasse allouée au système racinaire est la différence entre la matière sèche produite et la biomasse allouée aux parties aériennes (Figure IV-1).

¹ En début de cycle la partie aérienne d'un pied de maïs est presque exclusivement constituée de feuilles. Ultérieurement apparaît un compartiment tige, mais sur la partie du cycle qui nous intéresse, il subsiste une relation robuste entre la surface foliaire et la biomasse aérienne totale. par simplicité, nous avons asservi la demande en biomasse des parties aériennes à la croissance en surface des feuilles.

Figure IV-2 Relation entre la vitesse d'allongement (cm par jour) et le diamètre apical de pivots et de racines secondaires (en cm) sur Hévéa (Thaler et Pagès, 1998).

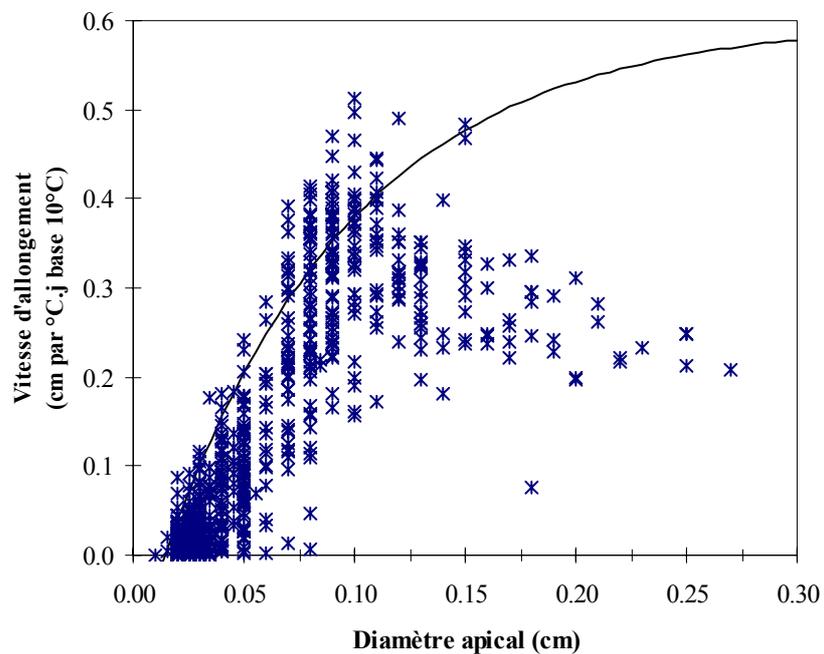


Figure IV-3 Relation entre la vitesse d'allongement (cm par °C.j de la solution nutritive base 10°C) et le diamètre apical (cm) des racines primaires et secondaires observée lors de l'expérience de sevrage en P. La courbe enveloppe est une fonction mono moléculaire ajustée aux quantiles 95%.

IV.2.2 DEMANDE DES RACINES ET REALISATION DE LEUR CROISSANCE

Une fois déterminée la quantité de biomasse allouée au système racinaire, celle-ci est répartie entre les racines des différents ordres en fonction de leur demande individuelle. Les processus à la base de la construction de l'arborescence racinaire (émission, allongement, ramification des racines) sont prédits par le modèle de Pagès *et al.*, (1989), mais réalisés en fonction de la biomasse disponible.

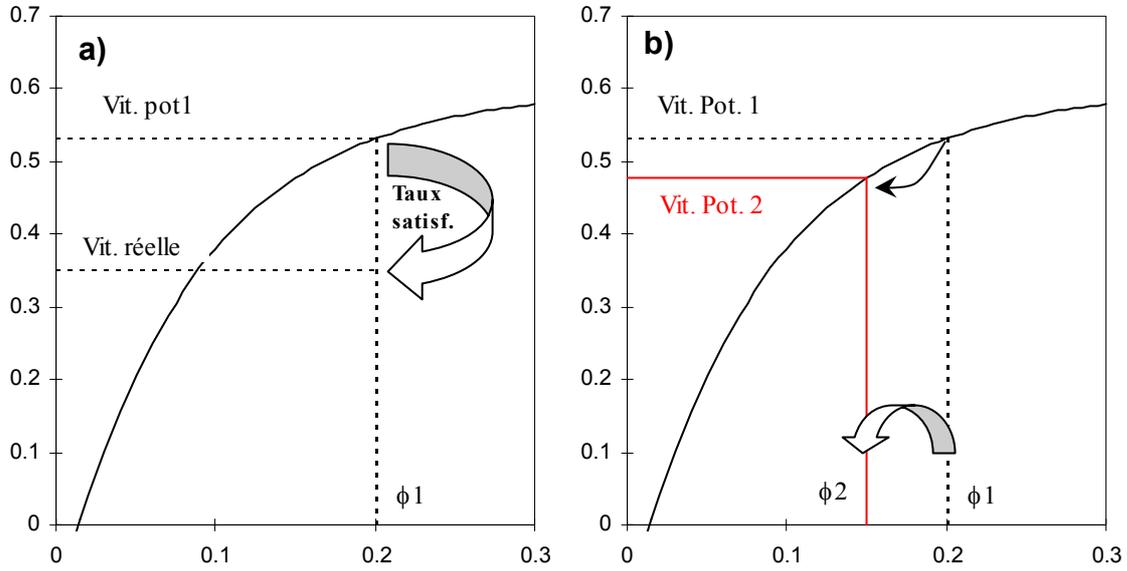
Calcul de la croissance potentielle des racines et de la demande en biomasse pour la croissance

Chaque racine est considérée comme un puits individuel qui possède un potentiel de croissance en longueur. De nombreux travaux sur plusieurs espèces ont mis en évidence une étroite relation entre la vitesse d'allongement des racines et leur diamètre (Mason *et al.*, 1970; Hackett et Rose, 1972; Thaler et Pagès, 1996 et 1998, Figure IV-2). Sur maïs un tel résultat a été observé par Cahn *et al.* (1989). La Figure IV-3 montre la relation observée entre la vitesse d'allongement des racines et leur diamètre dans l'expérience de sevrage en P présentée dans le chapitre III.2. Tous ordres racinaires confondus (primaires et secondaires) les diamètres ont varié entre 0.01 et 0.26 cm. Les vitesses maximales observées augmentent avec le diamètre des racines pour des diamètres variant entre 0.01 et 0.1 cm environ. Au delà, contrairement aux autres auteurs ayant analysé ce type de relation, on observe des vitesses d'allongement un peu moins élevées. Cela pourrait être du au jeu de données utilisé si, dans l'expérience en question, l'offre en assimilats n'était pas suffisante pour que les racines de diamètre élevé s'allongent au potentiel. Comme Pagès (1995) et Thaler et Pagès (1998), nous avons émis l'hypothèse que la limite supérieure de la relation entre le diamètre et la vitesse d'allongement des racines représente l'allongement potentiel des racines d'un diamètre donné. Un modèle mono moléculaire a été utilisé pour construire la courbe enveloppe du nuage de point qui détermine l'allongement potentiel des racines en fonction de leur diamètre :

$$V_{pot} = V_{max} * \left(1 - \exp\left(\frac{-b*(D-D_{seuil})}{V_{max}}\right) \right)$$

- **Vpot** la vitesse d'élongation racinaire potentielle (cm par °C.j)
- **D** diamètre apical racinaire (cm),
- **Vmax** vitesse maximale d'allongement (cm par °C.j),
- **Dseuil** diamètre en deçà duquel l'allongement est nul (cm),
- **b** coefficient d'augmentation de la vitesse d'allongement avec le diamètre (°C.j⁻¹), ou pente initiale de la relation vitesse d'allongement – diamètre.

Demande > Offre



Demande <= Offre

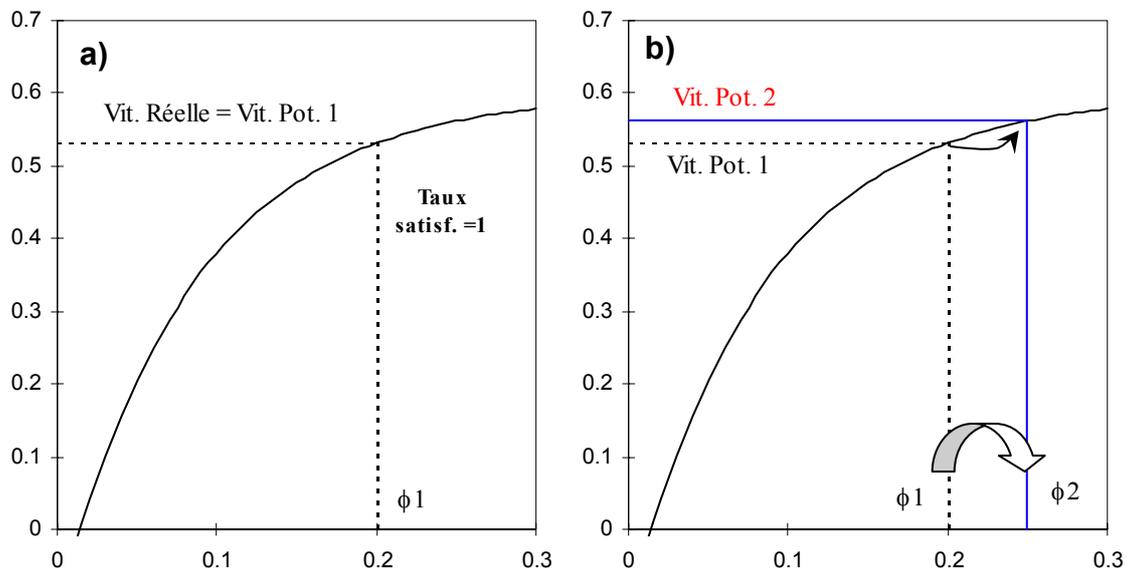


Figure IV-4 Evolution du diamètre des racines en fonction du taux de satisfaction de la demande.

La demande individuelle des racines pour leur croissance en biomasse est alors calculée à partir de leur allongement potentiel, leur diamètre et la densité massique des racines (g cm^{-3}). La demande globale en biomasse pour la croissance potentielle du système racinaire est la somme des demandes individuelles des racines des différents ordres.

Taux de satisfaction de la demande des racines et réalisation de leur croissance. Principe de répartition entre les racines.

Lorsque la somme des demandes est inférieure à l'offre (quantité de biomasse allouée au système racinaire), l'allongement potentiel de toutes les racines est réalisé.

Lorsque la somme des demandes est supérieure à l'offre, la biomasse allouée aux racines est répartie entre les racines sans règle de priorité. Le taux de satisfaction de la demande est alors calculé en divisant l'offre par la somme des demandes :

$$\text{Taux de satisfaction} = \text{Offre} / \Sigma \text{ Demandes}$$

Ce taux de satisfaction de la demande est le même pour chacun des puits racinaire, et permet donc de déterminer la croissance réelle des racines en fonction de la biomasse qui leur est allouée :

$$\text{Allongement} = \text{Allongement potentiel} * \text{Taux de satisfaction}$$

Evolution de la croissance potentielle des racines au pas de temps t+1 en fonction du taux de satisfaction de la demande au pas de temps t.

Comme dans le modèle de Thaler et Pagès (1998), le diamètre apical des racines dont dépend leur allongement potentiel, évolue en fonction du taux de satisfaction de la demande. Ce principe s'appuie sur des résultats expérimentaux ayant montré un effet de la disponibilité en assimilats sur l'évolution du diamètre des racines (Thaler et Pagès, 1996).

Pendant la phase de développement du primordium des racines secondaires et tertiaires, leur accroissement en diamètre est fonction du taux de satisfaction de la demande. Le rapport entre la durée de développement du primordium et le diamètre initial potentiel détermine la vitesse d'accroissement potentiel en diamètre du primordium. Cette vitesse est affectée par le taux de satisfaction de la demande. Si cette vitesse est fortement réduite, cela peut aboutir à la non émergence de la racine latérale, et donc à une réduction de la densité de ramification.

Après l'émergence des racines, leur diamètre apical évolue également en fonction du taux de satisfaction de la demande. Suivant que le taux de satisfaction de la demande en carbone est supérieur ou inférieur à un seuil, le diamètre apical augmente ou diminue (Figure IV-4). Il en résulte qu'à chaque pas de temps le taux de satisfaction de la demande affecte non seulement l'allongement des racines au pas de temps considéré, mais aussi l'allongement potentiel au pas de temps suivant.

Tableau IV-1 Composition des solutions nutritives de référence et des différents traitements.

	Solution de référence		Traitements P		
	Le Blevenec (1986)		T1 1 $\mu\text{mol P / l}$	T2 10 $\mu\text{mol P / l}$	T3 50 $\mu\text{mol P / l}$
Macro éléments					
mmol / l					
KNO ₃	2	2	2	2	2
Ca(NO ₃) ₂	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1
(NH ₄) ₂ SO ₄	0.55	0.55	0.55	0.55	0.55
H ₂ KPO ₄	0.55	} <i>1100</i> <i>μmol</i> <i>P/l</i>	} <i>1</i> <i>μmol</i> <i>P/l</i>	} <i>10</i> <i>μmol</i> <i>P/l</i>	} <i>50</i> <i>μmol</i> <i>P/l</i>
HK ₂ PO ₄	0.55				
MgSO ₄ , 7 H ₂ O	1.1	1.1	1.1	1.1	1.1
NaCl	0.17	0.17	0.17	0.17	0.17
KCl		1.648	1.635	1.575	
Oligo-éléments					
$\mu\text{mol / l}$					
Mn ¹			3.64		
Zn ²			1.53		
Cu ³			0.188		
B ⁴			9.26		
Mo ⁵			0.26		
Fe ⁶			44.6		

¹ Solution acide EDTA de Mn à 26 g Mn / l² Solution acide EDTA de Zn à 28.5 g Zn / l³ Solution acide EDTA de Cu à 28.5 g Cu / l⁴ HBO₃⁵ (NH₄)₆Mo₇O₂₄, 4 H₂O⁶ EDDHA Fe à 6 % de Fer

IV.3 EVALUATION DU MODULE DE PREDICTION DE LA MORPHOLOGIE RACINAIRE EN FONCTION DE LA BIOMASSE ALLOUEE AUX RACINES SOUS CONTRAINTE EN P

Dans un premier temps nous avons voulu évaluer le module de prédiction de la morphogenèse racinaire en fonction de la biomasse allouée aux racines. Dans cette première étape la biomasse allouée au système racinaire est donc considérée comme une variable d'entrée. Nous avons acquis un jeu de données morphologiques racinaires en situation d'offre en P non limitante (témoin) afin d'évaluer si le modèle proposé permettait de simuler la croissance racinaire du maïs non carencé en P. Ce jeu de données est complété par des données sur des plantes modérément carencée en P, afin de tester si les modifications de la morphogenèse racinaire observées en situation de carence en P sont correctement reproduites par le modèle.

IV.3.1 ACQUISITION D'UN JEU DE DONNEES TEST : CULTURE DE PLANTS DE MAÏS EN HYDROPONIE A TROIS NIVEAUX DE DISPONIBILITE EN P

L'objectif de cette expérimentation est de disposer d'un jeu de données détaillées sur la morphologie racinaire en condition de déficience en P. Compte tenu de cet objectif, nous avons choisi un dispositif de culture en hydroponie de plants de maïs avec trois niveaux de disponibilité en P.

IV.3.1.1 Dispositif expérimental et variables mesurées

L'expérimentation en hydroponie avec différents niveaux d'offre en P a été conduite en serre sur le domaine expérimental de l'INRA de Bordeaux (Gironde, France). Les conditions de germination et le dispositif de culture des plants de maïs ont été les mêmes que pour l'expérimentation du sevrage en P (cf. III.2.1 p. 69 et Annexe 2). Après 5 jours de germination, les plantules ont été transférées en serre sur des pots contenant la solution nutritive.

Les niveaux d'offre en P que nous avons sélectionnés, répondent à plusieurs critères :

➤ les différents niveaux d'offre en P doivent aboutir à une gamme de plantes avec des statuts P contrastés, mais avec des niveaux de déficience en P modérés,

➤ les concentrations en P de la solution nutritive doivent être dans des gammes assez proches des concentrations en P rencontrées dans la solution du sol en condition de culture au champ. Dans les sols agricoles sous climats tempérés, la concentration du sol en P est comprise entre 0.02 mg P.l⁻¹ et 2 mg P.l⁻¹ (Fardeau, 1993; Barber *et al.*, 1962), soit en μmol de P.l⁻¹ 0.645 et 64.5 respectivement.

Nous avons retenu les concentrations suivantes pour les différents traitements :

- Le traitement T1 **1 μmol P.l⁻¹** de solution correspond à un niveau d'offre faible en P
- Le traitement T2 intermédiaire à **10 μmol .l⁻¹** de solution
- Le traitement T3 à **50 μmol .l⁻¹** correspond un niveau d'offre élevée.

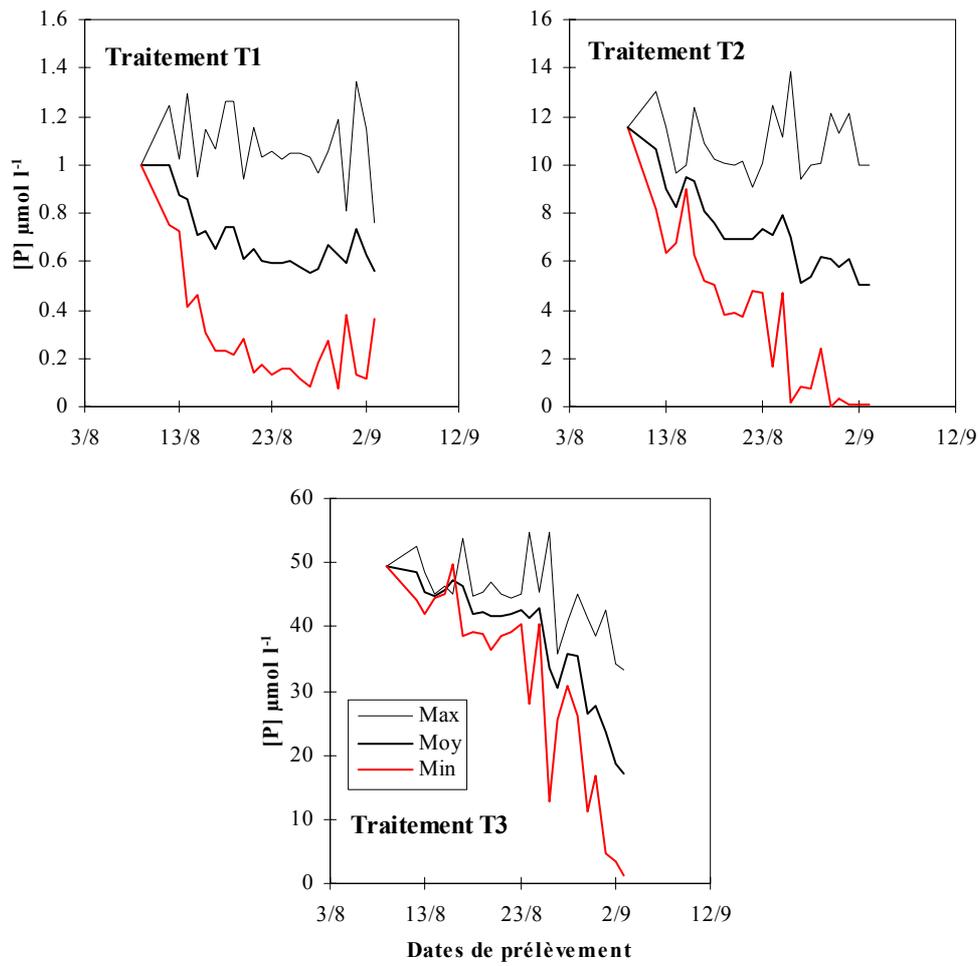


Figure IV-5 Evolution des concentrations moyennes, minimales et maximales quotidiennes en P dans la solution nutritive pour les traitements T1, T2 et T3

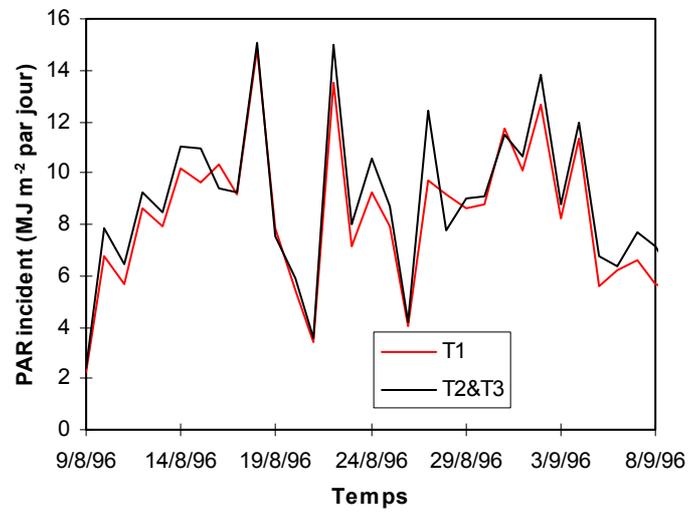


Figure IV-6 Evolution du PAR incident en MJ m⁻² par jour au dessus des traitements T1, T2 et T3 lors de l'expérimentation en serre en 1996.

Tableau IV-2 Paramètres climatiques enregistrés dans la serre sur la période 09/08/96 au 07/09/96 (Expérimentation en serre en 1996).

Période	Jour (7h00-21h00)	Nuit (21h00-7h00)
T° air (°C)		
<i>Moyenne</i>	27.9	21.6
<i>Min et Max</i>	16 - 38	15.6 - 28.5
<i>Nb Jour avec T° > 30 °C</i>	5	0
T° Solution nutritive (°C)		
<i>Moyenne</i>	25.3	25.9
<i>Min et Max</i>	20.4 - 31.7	21.1 - 31.5
<i>Nb Jour avec T° > 30 °C</i>	0	0
Hr air (%)		
<i>Moyenne</i>	59	88
<i>Nb Jour Hr < 40 %</i>	5	0

Figure IV-7 Echantillonnage des racines pour les mesures morphologiques détaillées sur les racines secondaires et tertiaires

L'objectif de l'expérimentation en hydroponie était d'avoir des niveaux d'offre en P différenciés. Nous nous sommes donc fixé comme objectif de maintenir en moyenne à un pas de temps journalier les concentrations citées ci-dessus, mais des fluctuations de la concentration en P dans la solution au cours de la journée sont tolérées. Les concentrations en macro éléments autres que le P, et en oligo-éléments sont celles recommandées par Le Blevenec (1986), tandis que la concentration en P a été ajustée en fonction des traitements (Tableau IV-1). Le pH de la solution est maintenu entre 5.3 et 6. La solution nutritive a été renouvelée quotidiennement de façon à maintenir la concentration en P la plus proche possible de la concentration choisie pour les différents traitements à un pas de temps journalier (Annexe 2). La représentation de l'évolution de la concentration moyenne en P de la solution nutritive dans les pots (Figure IV-5) montre que les concentrations observées ont été généralement inférieures à celles visées, surtout en fin d'expérimentation compte tenu du prélèvement important des plantes. En moyenne les concentrations ont été de 0.7; 7.3 et 38 $\mu\text{mol P.l}^{-1}$ pour les traitements T1, T2 et T3 sur la période de l'expérimentation avec des fluctuations importantes au cours de la journée.

CONDITIONS ENVIRONNEMENTALES DE CULTURE

Le système de contrôle du climat de la serre et les consignes étaient les mêmes que lors de l'expérimentation du sevrage en P. Nous avons enregistré les variables environnementales (température, rayonnement et hygrométrie) au moyen de capteurs répartis dans la serre au voisinage des plantes. Le PAR incident moyen ($8 \text{ MJ.m}^{-2} \cdot \text{jour}^{-1}$) sur la période d'expérimentation a été relativement constant (Figure IV-6) et a été le même pour les trois traitements. Les deux jours où le rayonnement incident a été faible, correspondent à des journées nuageuses. Le Tableau IV-2 synthétise les données de température et d'hygrométrie enregistrées dans la serre sur la période d'expérimentation. La température moyenne de l'air était de 28 °C, mais pouvait atteindre ponctuellement 38 °C. Des températures supérieures à 30 °C conduisent à un ralentissement de la croissance des plantes (Blacklow 1972, Barber et Kovar, 1991), mais lors de l'expérimentation le nombre de jours où la température de l'air a pu être limitante a été faible. La température moyenne de la solution nutritive est restée inférieure au seuil 30 °C de réduction de la croissance racinaire du maïs (Blacklow 1972, Barber et Kovar, 1991; Pahlavanian et Silk, 1988). L'humidité relative de l'air est toujours restée élevée (>40 %) excepté 5 jours en fin d'expérience où le système de brumisation n'a pas été suffisamment efficace.

ECHANTILLONNAGE ET MESURES SUR LES PLANTES

Huit plantes par traitement ont été prélevées à 4 dates (22/08, 29/08, 3/09 et le 6/09/96). Les mesures réalisées ont été les suivantes :

Sur les parties aériennes : stade (nombre de feuilles visibles, nombre de feuilles ligulées, nombre de feuilles sèches), la surface foliaire, biomasse, teneur en P.

Sur le système racinaire (Figure IV-7) : biomasse et nombre de primaires. Aux trois premières dates : nombre, longueur, diamètre basal et apical¹ et longueur de la zone apicale non ramifiée des racines primaires; nombre, longueur et diamètre des racines secondaires; nombre, longueur et diamètre des racines tertiaires. Les mesures sur les racines primaires ont été faites sur la totalité des racines.

¹ mesuré à 1 cm en arrière de l'extrémité apicale de la racine

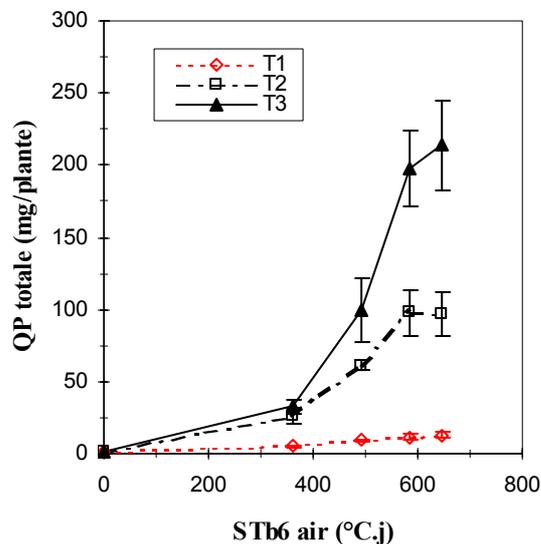


Figure IV-8 Quantité de P accumulée par les plantes des trois traitements T1, T2 et T3 (mg P par plante) au cours du temps dans toute la plante.

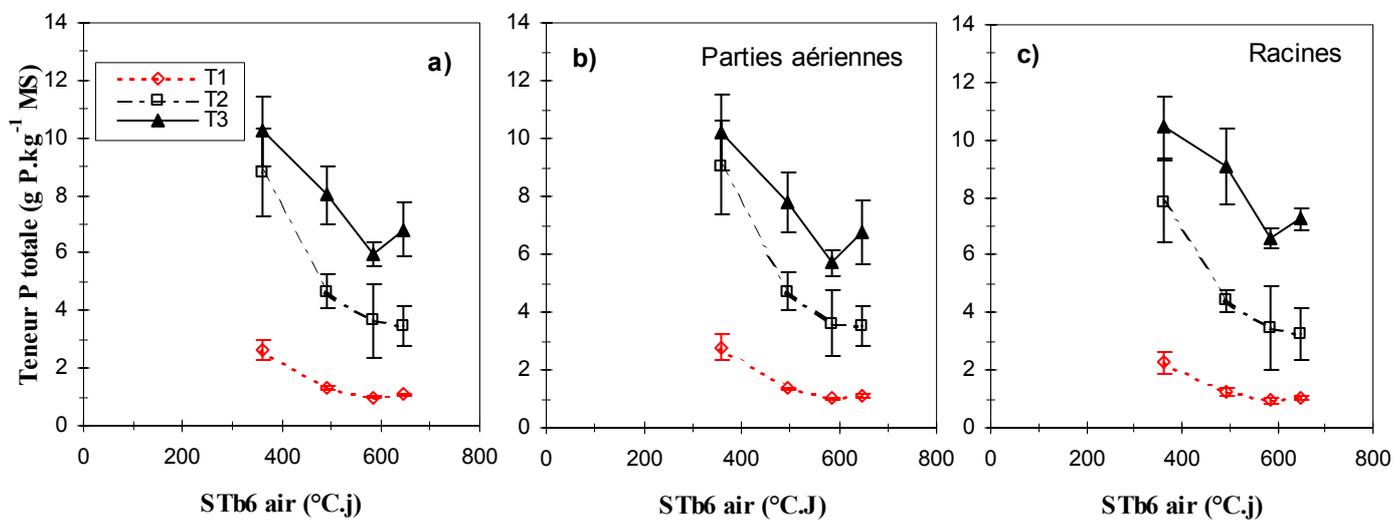


Figure IV-9 Evolution de la teneur en P (g P kg^{-1} matière sèche) des plantes des traitements T1, T2 et T3 au cours du temps a) dans la plante entière, b) dans les parties aériennes et c) les racines.

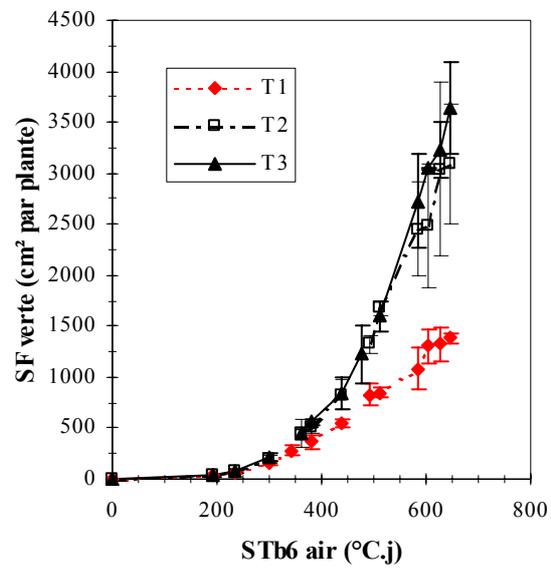


Figure IV-10 Evolution de la surface foliaire verte par plante au cours du temps exprimé en STb6 air depuis la germination.

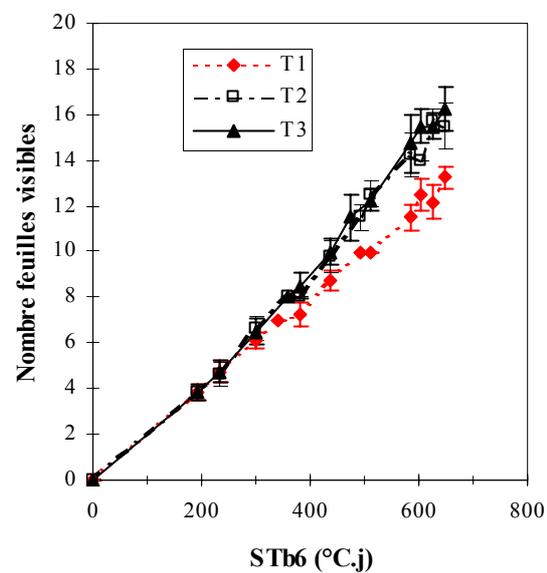


Figure IV-11 Rythme d'émission des feuilles visibles pour les traitements T1, T2 et T3.

Tableau IV-3 Dimensions finales des limbes des différents étages foliaires (surface foliaire verte, longueur finale et largeur maximale)

N° étage foliaire	Dimensions finales des limbes								
	Surface verte du limbe			Long. finale du limbe			Larg. max. du limbe		
	cm ² pl ⁻¹			cm			cm		
	T1	T2	T3	T1	T2	T3	T1	T2	T3
F 01	6.3 ^{**}	6.2 ^{***}	7.1	5.8 ^{**}	6.1 ^{ns}	6.4	1.46 ^{ns}	1.36 [*]	1.48
F 02	15.0 ^{ns}	14.3 [*]	15.4	13.0 ^{***}	13.1 ^{***}	14.1	1.55 [*]	1.47 ^{ns}	1.45
F 03	27.5 ^{**}	29.4 ^{ns}	30.5	23.8 ^{**}	24.7 ^{ns}	26.0	1.55 ^{ns}	1.58 ^{ns}	1.56
F 04	69.1 [*]	74.3 ^{ns}	76.5	39.4 ^{ns}	39.3 ^{ns}	40.3	2.31 ^{**}	2.50 ^{ns}	2.51
F 05	131.7 ^{ns}	140.9 ^{ns}	141.7	53.9 ^{ns}	52.2 ^{ns}	51.6	3.25 ^{***}	3.58 ^{ns}	3.65
F 06	194.7 ^{ns}	211.0 ^{ns}	200.7	67.1 ^{**}	64.9 ^{ns}	63.9	3.86 ^{**}	4.32 ^{ns}	4.19
F 07	274.7 ^{ns}	300.3 ^{ns}	306.1	77.4 ^{ns}	74.6 ^{ns}	76.7	4.73 ^{***}	5.13 ^{ns}	5.32
F 08		430.8 ^{ns}	424.4		86.9 ^{ns}	85.8		6.60 ^{ns}	6.60
F 09		518.0 ^{ns}	512.0		93.1 ^{ns}	91.3		7.41 ^{ns}	7.47

Test t de Student sur échantillon apparié (appariement par étage foliaire), ns : Différence non significative au seuil 5% par rapport au T3; *, **, *** : différence significative par rapport au traitement T3 aux seuils 5%, 1 % et 0.1%, respectivement.

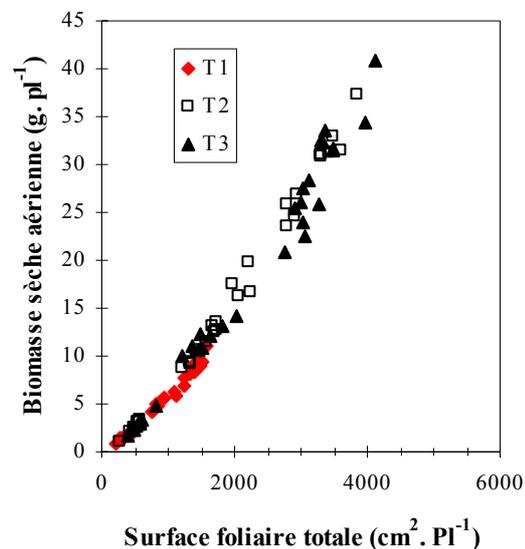


Figure IV-12 Biomasse sèche aérienne (g par plante) en fonction de la surface foliaire totale (cm² par plante).

Les mesures sur les secondaires (nombre, longueur, diamètre) ont été faites sur des segments de 1 cm échantillonnés dans la zone ramifiée d'une primaire de chaque phytomère. De même les mesures sur les tertiaires (nombre, longueur, diamètre) ont été faites sur des segments de 1 cm échantillonnés dans la zone ramifiée d'une racine secondaire par segment.

Ces mesures lors des prélèvements ont été complétées par un suivi en continu (tous les trois jours) pour quelques variables : stade, surface foliaire, nombre de racines primaires émises par phytomère et allongement d'une racine primaire par phytomère.

IV.3.1.2 Résultats

EFFET DES TROIS NIVEAUX D'ALIMENTATION EN P SUR LA TENEUR EN P DANS LES PLANTES, LA CROISSANCE FOLIAIRE ET L'ACCUMULATION DE BIOMASSE.

La Figure IV-8 et Figure IV-9 montrent l'évolution de la quantité de P prélevée et la teneur en P dans les plantes. Les quantités de P prélevées par les plantes des trois traitements ont été très différentes (Figure IV-8). Pour le traitement à faible niveau d'offre en P (T1) les quantités de P absorbées ont été très inférieures à celles des traitements T2 et T3. A la dernière date de mesure, les quantités de P accumulées par les plantes du traitement T3 ont été plus de 6 fois supérieures à celles du T1 et 2 fois supérieures à celles du T2. La réduction d'accumulation de P concerne à la fois les parties aériennes et le système racinaire (résultat non illustré).

Les teneurs en P des plantes sont très différentes suivant les traitements, et diminuent au cours du temps (Figure IV-9). Ce résultat est proche de celui que nous avons observé au champ. La réduction de la teneur en P a affecté à la fois les parties aériennes et racinaires. La conduite de la culture en hydroponie que nous avons choisie pour les différents traitements a bien permis d'atteindre l'objectif que nous nous étions fixé : obtenir des plantes avec des statuts P différents afin d'étudier les effets d'une limitation de l'offre en P sur la morphogenèse racinaire. Les teneurs en P des plantes des traitements T2 (8 à 3.5 g P kg⁻¹ MS) et T3 (10 à 6 g P kg⁻¹ MS) sont proches de celles des plantes des traitements P1.5 (7 à 3.7 g P kg⁻¹ MS) et P3 (9 à 4.3 g P kg⁻¹ MS) au champ (Figure III-6). En revanche les teneurs en P des plantes du traitement T1 (2.6 à 1 g P kg⁻¹ MS) sont inférieures à celles du traitement P0 (5 à 3 g P kg⁻¹ MS).

La Figure IV-10 montre l'évolution de la surface foliaire verte par plante. Les cinétiques de mise en place de la surface foliaire ont été les mêmes pour les traitements T2 et T3. Dès 400 °C.j la surface foliaire des plantes du T1 a été significativement réduite. A la dernière date de mesure, les capacités d'interception du PAR (surface foliaire verte) étaient réduites de 60 % sur T1 par rapport à T2 et T3. Ces écarts de surface foliaire s'expliquent principalement par un retard de stade qui atteignait jusqu'à 3 feuilles visibles en fin d'expérience (Figure IV-11). Une légère réduction de la surface finale individuelle des feuilles a été observée sur T1 (Tableau IV-3). Le dessèchement des feuilles du bas a été accéléré et a contribué à réduire la surface foliaire verte des plantes (résultat non illustré).

Sur la Figure IV-12 est représentée la biomasse sèche aérienne en fonction de la surface foliaire. Sur la période que nous avons suivi, la biomasse aérienne est constituée par les limbes et les gaines des feuilles. La relation qui existe entre ces deux variables n'a pas été modifiée par les traitements. Pour les stades jeunes à une surface foliaire produite correspond donc une biomasse sèche qui est indépendante du niveau de nutrition P pour la gamme d'offre en P que nous avons explorée.

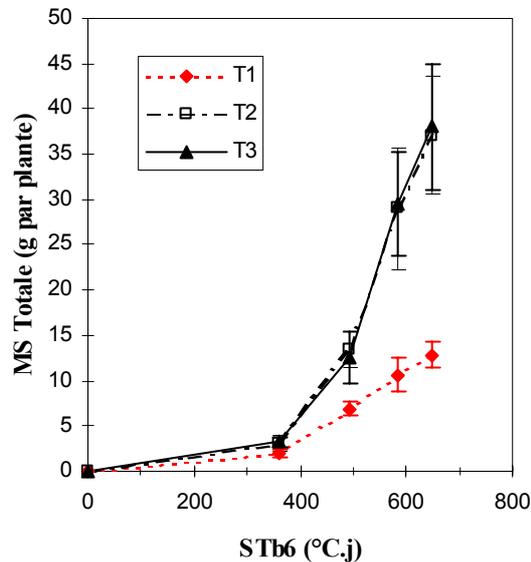


Figure IV-13 Biomasse sèche totale produite par plante pour les différents niveaux d'offre en P au cours du temps.

Tableau IV-4 Production de biomasse sèche et répartition entre les parties aériennes et racinaires pour les traitements T1, T2 et T3. Les valeurs sont les moyennes de 8 plantes par date de prélèvement.

Biomasse sèche g / plante									
Stb6	Aérienne			Racinaire			Totale		
	T1	T2	T3	T1	T2	T3	T1	T2	T3
360	1.39 ^{***}	2.55 ^{ns}	2.66	0.56 ^{ns}	0.58 ^{ns}	0.57	1.95 ^{***}	3.13 ^{ns}	3.23
493	5.05 ^{***}	11.05 ^{ns}	10.58	1.85 ^{ns}	2.35 [*]	2.00	6.90 ^{***}	13.40 ^{ns}	12.58
586	7.88 ^{***}	24.41 ^{ns}	24.95	2.75 ^{***}	4.63 ^{ns}	4.63	10.63 ^{***}	29.03 ^{ns}	29.58
647	9.38 ^{***}	30.84 ^{ns}	31.47	3.44 ^{***}	6.35 ^{ns}	6.70	12.80 ^{***}	37.04 ^{ns}	38.01

Test t de Student sur échantillon apparié (appariement par date), ns : Différence non significative au seuil 5%

*, **, *** : différence significative par rapport au traitement T3 aux seuils 5%, 1 % et 0.1%.

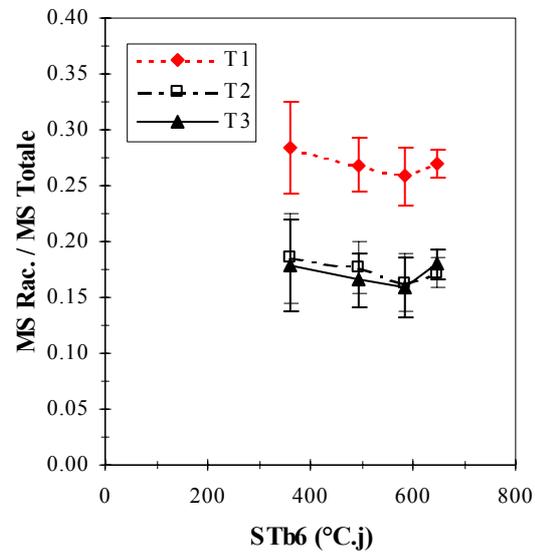


Figure IV-14 Evolution du rapport matière sèche racinaire sur matière sèche totale au cours du temps.

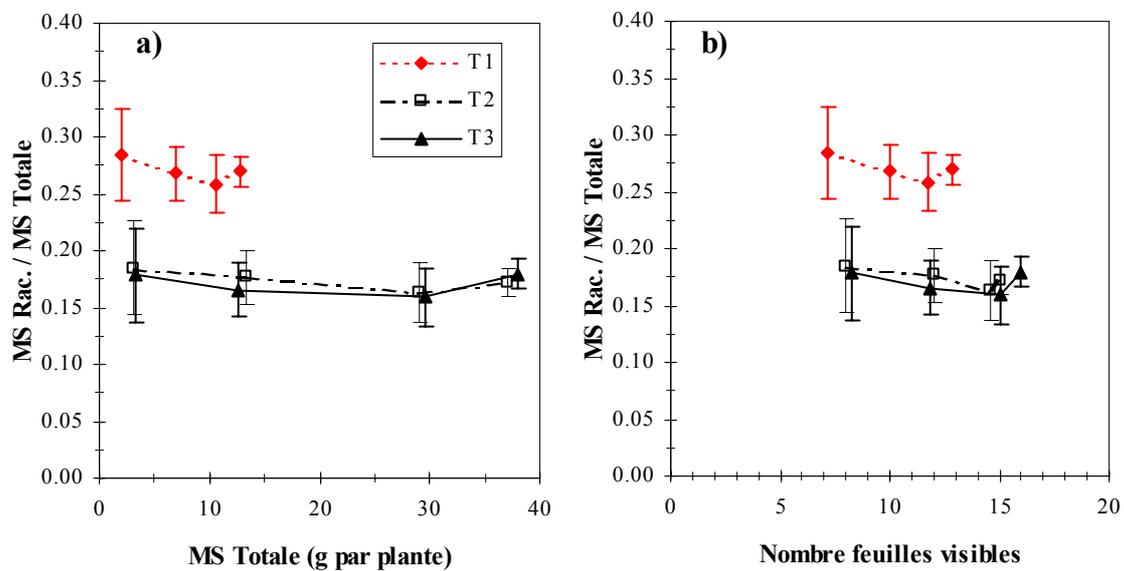


Figure IV-15 Evolution du rapport matière sèche racinaire sur matière sèche totale en fonction a) de la biomasse totale accumulée par plante, b) du stade de la plante (NFV).

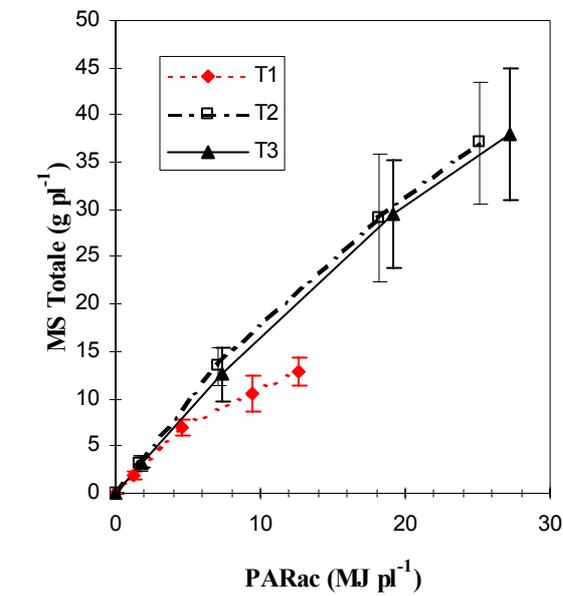


Figure IV-16 Relation entre la biomasse sèche totale produite et la quantité de rayonnement photosynthétiquement actif accumulé par plante (PARac).

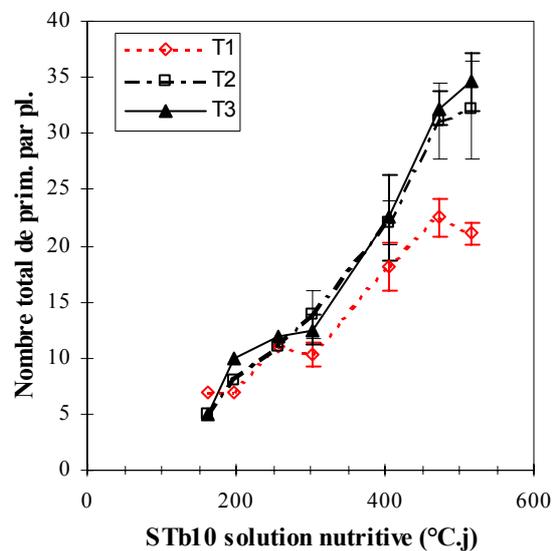


Figure IV-17 Evolution du nombre total de racines primaires émises par plante au cours du temps exprimé en somme de température base 10 (°C.j) de la solution nutritive. Les points correspondent aux dénombrements sur les plantes suivies et prélevées.

La cinétique de production de matière sèche est représentée sur la Figure IV-13 et dans le Tableau IV-4. Les niveaux de production de biomasse sèche totale ont été identiques pour les traitements T2 et T3. En revanche pour le traitement T1, la production de matière sèche totale a été significativement réduite dès la première date de prélèvement. La réduction d'accumulation de biomasse a d'abord affecté les parties aériennes (à la 1^{ère} date de prélèvement), puis à la fois les parties aériennes et racinaires. En conséquence le rapport matière sèche racinaire sur matière sèche totale a été augmenté sur les plantes déficientes en P du T1 (Figure IV-14). Les représentations du rapport matière sèche racinaire sur matière sèche totale en fonction de la biomasse totale accumulée et en fonction du stade foliaire (Figure IV-15) montrent que les différences entre les traitements ne sont pas imputables seulement au retard de stade du T1, mais surtout aux effets spécifiques de la carence en P sur la répartition du carbone entre les parties aériennes et les racines.

Les niveaux de production de matière sèche totale pour une même quantité de PARac¹ ont été similaires pour les traitements T2 et T3 (Figure IV-16). En revanche, les quantités de PARac ont été moindres sur T1 du fait de la réduction de surface foliaire. La réduction de PARac sur T1 explique en grande partie la moindre production de matière sèche. L'efficacité de conversion du PAR en biomasse n'a pas été affectée aux deux premières dates de prélèvement, en revanche en fin d'expérience elle a été légèrement réduite (Figure IV-16).

En conclusion, le niveau d'alimentation en P a fortement affecté la croissance des plantes du traitement T1, de manière analogue à ce que nous avons observé précédemment au champ et lors de l'expérience en hydroponie de sevrage en P. En revanche les croissances des plantes des traitements T2 et T3 ont été similaires sauf en fin d'expérience où un léger retard de stade et une petite réduction de biomasse ont été observés sur T2.

EFFETS DES TROIS NIVEAUX D'ALIMENTATION EN P SUR LA MORPHOGENESE RACINAIRE

Rythme d'émission et nombre de racines primaires

La Figure IV-17 et la Figure IV-18 montrent l'évolution du nombre total de racines primaires émises et l'évolution du rang du dernier phytomère portant des racines pour les trois traitements. L'émission des primaires a été similaire sur T2 et T3 (sauf à la dernière date de mesure où le nombre de primaires était un peu moindre sur T2, mais les différences n'étaient pas significatives). A partir du phytomère 3, l'émission des racines primaires a été retardée sur T1, mais le synchronisme entre le rythme d'émission des feuilles et le rythme d'émission des primaires sur les phytomères successifs n'a pas été modifié par la carence en P (Figure IV-18-b). Il n'y a pas eu d'effet des traitements sur les nombres finaux de racines primaires sur les phytomères 0 à 4 (Tableau IV-5). Le nombre plus faible de racines primaires sur les plantes du T1 est essentiellement dû au retard d'émission de nouvelles primaires. Sur le phytomère 5, sur lequel le nombre final de racines a été atteint seulement sur T2 et T3, on observe significativement moins de racines sur T2 par rapport à T3.

¹ Calculé en multipliant le PAR incident par la surface foliaire comme lors de l'expérience de sevrage en P. Ce calcul impose d'émettre l'hypothèse que la totalité du PAR incident a été intercepté par les feuilles. Par ce mode de calcul, nous négligeons l'effet de l'auto-ombrage entre les feuilles d'une même plante et l'ombrage entre les plantes

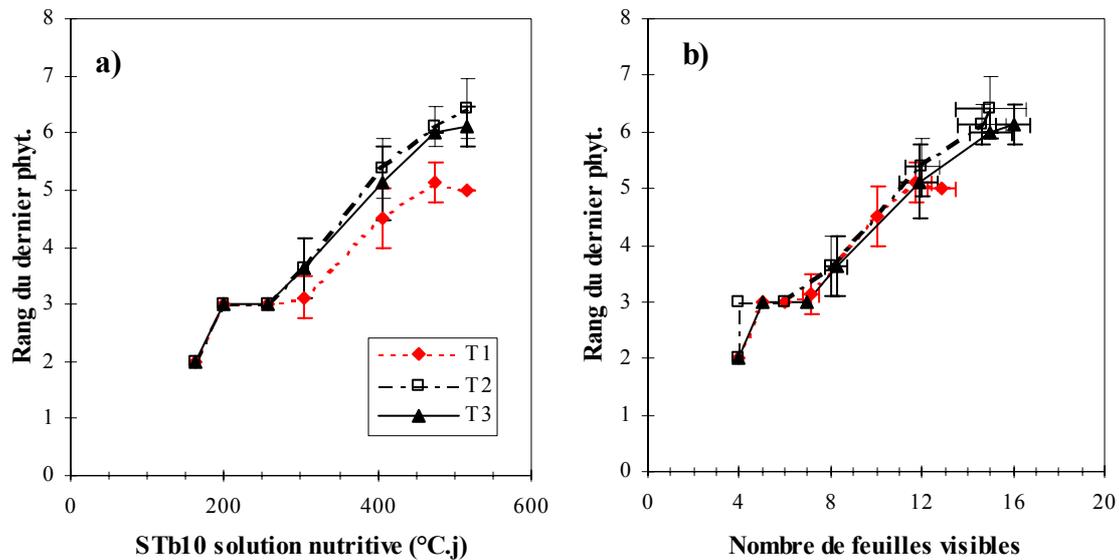


Figure IV-18 Rythme d'émission des racines primaires sur les phytomères successifs représenté par l'évolution du rang du dernier phytomère portant des racines primaires a) au cours du temps (STb10 solution nutritive), b) en fonction du stade (NFV).

Tableau IV-5 Nombre final moyen de racines primaires par phytomère (*Expérience en serre 1996*). X indique les cas où le nombre final de racines primaires par phytomère n'était pas atteint à la dernière date de prélèvement.

Numéro du phytomère	Traitements		
	T1	T2	T3
0	1.0 a	1.0 a	1.0 a
1	2.8 a	2.8 a	2.5 a
2	3.7 a	4.0 a	3.9 a
3	4.3 a	4.0 a	4.1 a
4	4.4 a	4.4 a	4.5 a
5	X	5.9 a	7.0 b
6	X	7.8	X

a, b, c : Phytomère par phytomère, les moyennes indicées par la même lettre ne sont pas significativement différents au seuil de 5%.

Tableau IV-6 Diamètre basal moyen (mm) des racines primaires en fonction du numéro du phytomère dont elles sont issues, toutes dates de mesure confondues.

N° du phytomère	Diamètre basal (mm)		
	T1	T2	T3
0	1.22 ^{ns}	1.27 ^{ns}	1.22
1	0.70 ^{ns}	0.68 ^{ns}	0.66
2	0.78 ^{ns}	0.71 ^{ns}	0.76
3	1.42 ^{ns}	1.46 ^{ns}	1.35
4	1.97 ^{ns}	2.05 ^{ns}	2.09
5	2.64 ^{***}	3.09 ^{ns}	3.30
6		4.15 ^{ns}	4.44

Test t de Student sur échantillon apparié (appariement par phytomère), ns : Différence non significative au seuil 5%, *, **, *** : différence significative par rapport au traitement T3 aux seuils 5%, 1 % et 0.1% respectivement.

Tableau IV-7 Diamètre apical des primaires aux trois dates de prélèvement

STb10 SN (°C.j)	Trait.	Diamètre apical des primaires (mm)					
		Phytomère					
		0	1	2	3	4	5
303	T1	0.81 ^{ns}	0.71 ^{ns}	0.79*	1.22 ^{ns}		
	T2	0.81 ^{ns}	0.74 ^{ns}	0.91 ^{ns}	1.10 ^{ns}	1.43 ^{ns}	
	T3	0.78	0.77	0.97	1.21	1.42	
405	T1	0.77 ^{ns}	0.67 ^{ns}	0.76 ^{ns}	1.03 ^{***}	1.28 ^{ns}	1.90 ^{ns}
	T2	0.74 ^{ns}	0.65 ^{ns}	0.97 ^{ns}	1.35 ^{ns}	1.34 ^{ns}	1.99 ^{ns}
	T3	0.68	0.70	1.01	1.41	1.29	2.16 ^{ns}
474	T1	0.94 ^{ns}	0.55*	0.79 ^{***}	0.85 ^{***}	1.10 ^{***}	1.62*
	T2	0.85 ^{ns}	0.82 ^{ns}	1.06 ^{ns}	1.44 ^{ns}	1.50 ^{ns}	1.79 ^{ns}
	T3	0.96	0.72	1.01	1.26	1.54	2.00

Test t de Student sur échantillon apparié (appariement par phytomère et par date), ns : Différence non significative au seuil 5% *, **, *** : différence significative par rapport au traitement T3 aux seuils 5%, 1 % et 0.1% respectivement.

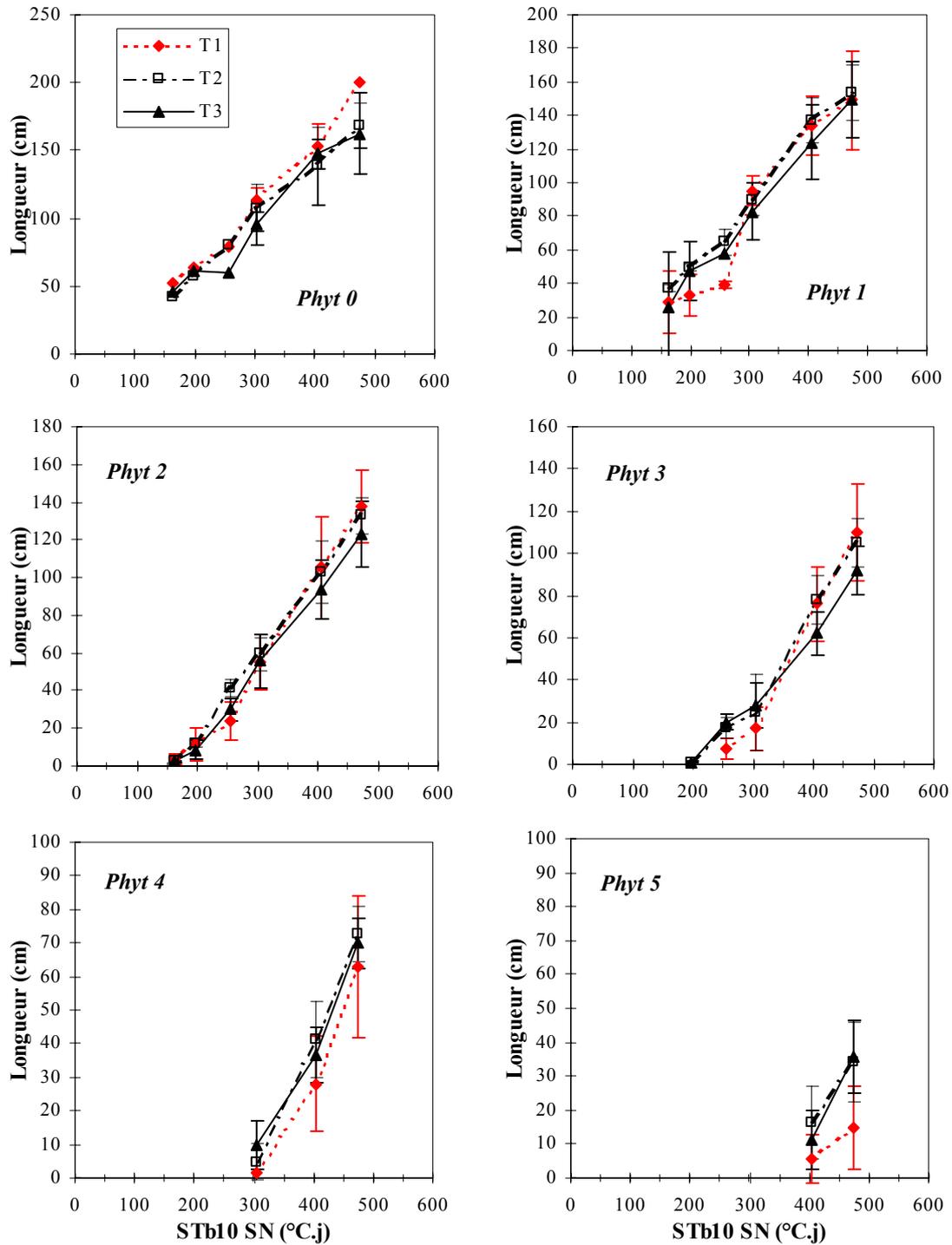


Figure IV-19 Longueur moyenne d'une racine primaire par phytomère (phytomère 0 à 5) au cours du temps exprimé en somme de température de la solution nutritive (base 10 °C) depuis la mise en germination des graines (STb10 SN °C.j).

Diamètre basal et diamètre apical des racines primaires

Les données sur les diamètres des primaires sont présentées sur le Tableau IV-6. Le diamètre basal des racines primaires des phytomères 0 à 4 n'a pas été modifié avec le niveau d'offre en P. Une réduction significative du diamètre basal des primaires est intervenue sur le phytomère 5 des plantes du T1. Pour les traitements T2 et T3, bien que les différences ne soient pas statistiquement significatives, à partir du phytomère 4 le diamètre basal des racines primaires du T2 a toujours été inférieur à celui mesuré sur les racines du T3.

Les diamètres apicaux des racines primaires des phytomères 0 et 1 n'ont pas été modifiés par les traitements (Tableau IV-7). A l'opposé sur les phytomères 2 à 5, le diamètre apical des racines du traitement T1 a été significativement réduit en particulier à la dernière date. Les racines primaires des traitements T2 et T3 ont des valeurs de diamètre apical très proches.

Globalement le diamètre moyen des racines primaires des plantes carencées en P a été réduit. Cette réduction a été plus importante sur les phytomères supérieurs.

Allongement des primaires

Sur la Figure IV-19 est représentée la longueur moyenne d'une racine primaire par phytomère en fonction du temps écoulé depuis la mise en germination des graines. Sur les phytomères 0 à 3, les cinétiques d'allongement des racines primaires des trois traitements ont été comparables et les longueurs moyennes des racines des premiers phytomères étaient élevées à la dernière date de mesure¹ (160 cm en moyenne pour les phytomères 0 et 1). Les racines primaires des phytomères 4 et 5 du traitement T1 ont des longueurs inférieures à celles des traitements T2 et T3 à une même date de mesure (Figure IV-19). Cependant, nous avons montré précédemment qu'il y avait eu un retard d'émission racinaire pour les plantes du traitement T1. Ce retard est apparu à partir du phytomère 4. La représentation de la longueur des racines primaires sur les phytomères 4 et 5 en fonction du temps écoulé depuis la date d'émission moyenne des racines sur le phytomère montre que les cinétiques d'allongement moyennes des racines primaires des phytomères 4 et 5 n'ont pas été modifiées par la carence en P (Figure IV-20).

En résumé, les vitesses d'allongement des racines primaires des différents phytomères n'ont pas été modifiées par la carence en P. Les différences de longueur des racines primaires des phytomères 4 et 5 à une date donnée entre les traitements sont essentiellement expliquées par le retard d'émission de ces racines sur le traitement T1.

¹ Le dispositif de culture des plantes (hydroponie en pots volumineux de 28 L) ne semble pas avoir exercé de contrainte majeure sur l'allongement des racines primaires

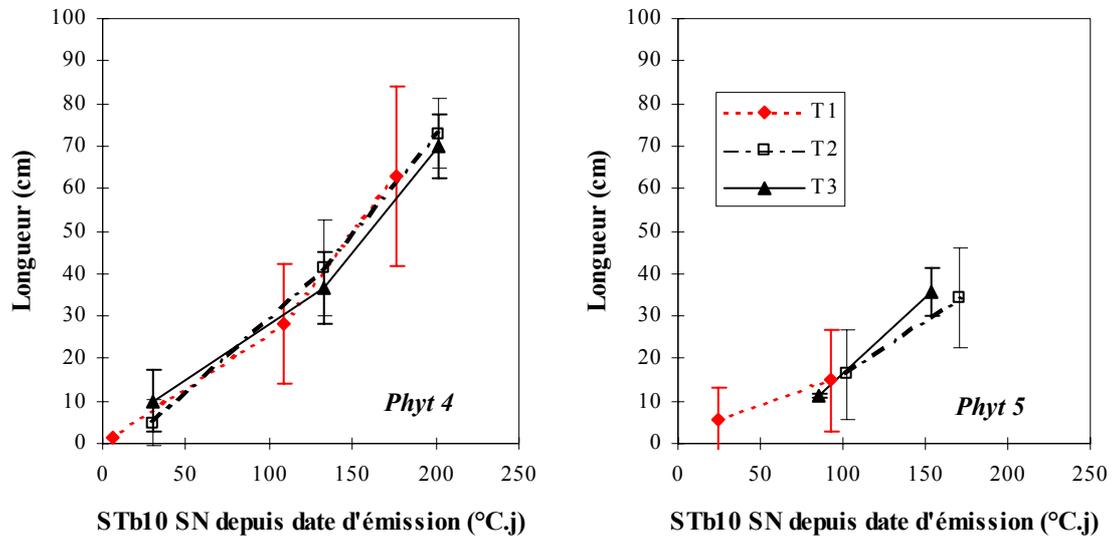


Figure IV-20 Longueur moyenne d'une racine primaire sur les phytomères 4 et 5 en fonction du temps écoulé depuis la date d'émission des racines sur ces phytomères exprimé en STb10 SN (°C.j).

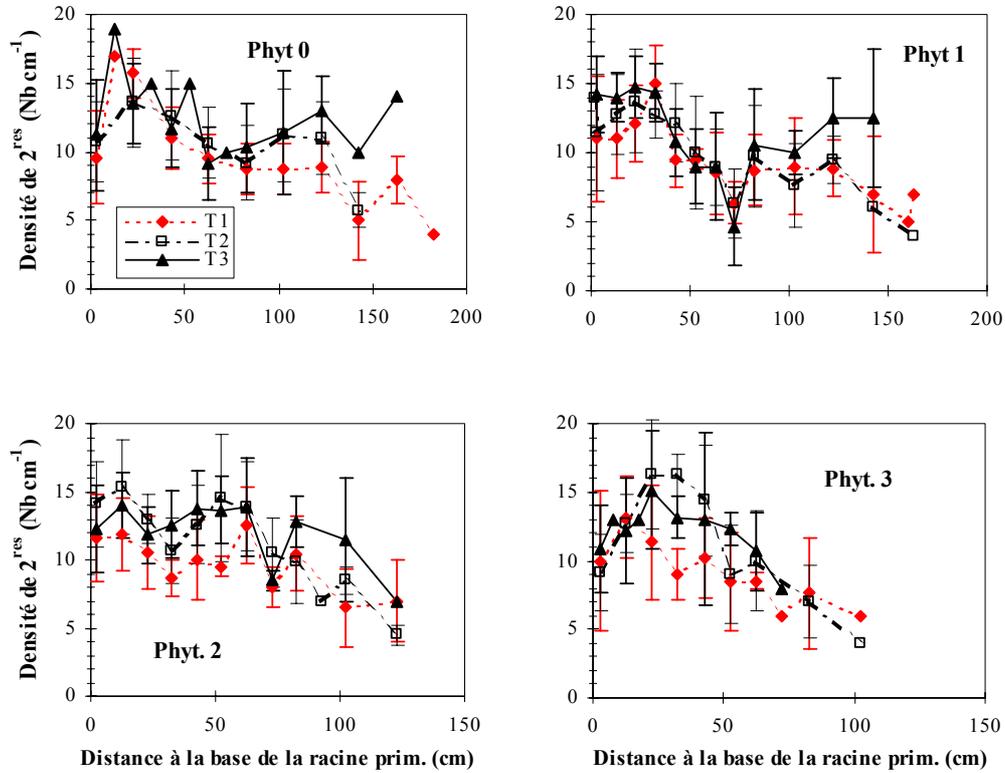


Figure IV-21 Densité moyenne de racines secondaires en fonction de la distance à la base de la racine primaire (cm) pour les phytomères 0 à 3.

Tableau IV-8 Densité moyenne de racines secondaires (cm⁻¹) pour les racines primaires des différents phytomères.

Numéro du phytomère	Traitements		
	T1	T2	T3
0	10.0 ***	10.9 ns	11.6
1	9.6 ***	10.8 ns	11.6
2	10.2 ***	12.3 ns	12.7
3	10.1 ***	12.0 ns	12.4
4	8.9 ns	10.0 ns	11.1

Test t de Student sur échantillon apparié (appariement par phytomère), ns : Différence non significative au seuil 5% par rapport à T3

*, **, *** : différence significative par rapport au traitement T3 aux seuils 5%, 1 % et 0.1%.

Tableau IV-9 Diamètre en (mm) des racines secondaires des différents phytomères pour les traitements T1, T2 et T3.

STb10 SN (°C.j)	Trait.	Diamètre des secondaires (mm)					
		Phytomère					
		0	1	2	3	4	5
303	T1	0.24ns	0.22ns	0.21ns	0.25ns		
	T2	0.23ns	0.22ns	0.24ns	0.26ns		
	T3	0.25	0.22	0.23	0.28		
405	T1	0.20***	0.19***	0.22***	0.22**	0.26ns	
	T2	0.25ns	0.24ns	0.25ns	0.27ns	0.30ns	
	T3	0.25	0.24	0.27	0.29	0.34	
474	T1	0.21*	0.20ns	0.19***	0.21***	0.22***	0.27 ⁺
	T2	0.29ns	0.28**	0.31ns	0.33ns	0.38*	0.42ns
	T3	0.25	0.22	0.28	0.30	0.32	0.36

Test t de Student sur échantillon apparié (appariement par date et par phytomère), ns : Différence non significative au seuil 5%

*, **, *** : différence significative par rapport au traitement T3 aux seuils 5%, 1 % et 0.1% respectivement.

+ pas assez de mesures pour effectuer un test

Ramification des primaires

La longueur de la zone apicale non ramifiée des racines primaires des différents phytomères a peu varié entre les dates de prélèvement (résultats non présentés). Ce résultat est cohérent avec les faibles variations de vitesse d'allongement des racines primaires que nous avons observées, car la LZANR est étroitement reliée à la vitesse d'allongement de la racine (Figure III-48, p.95). Sur les phytomères 0 à 2, les longueurs de la zone apicale non ramifiée n'ont pas été différentes entre les traitements. Sur les phytomères 3 à 5, la LZANR du T1 a été supérieure en moyenne à celle mesurée sur les racines des traitements T2 et T3 (résultats non présentés).

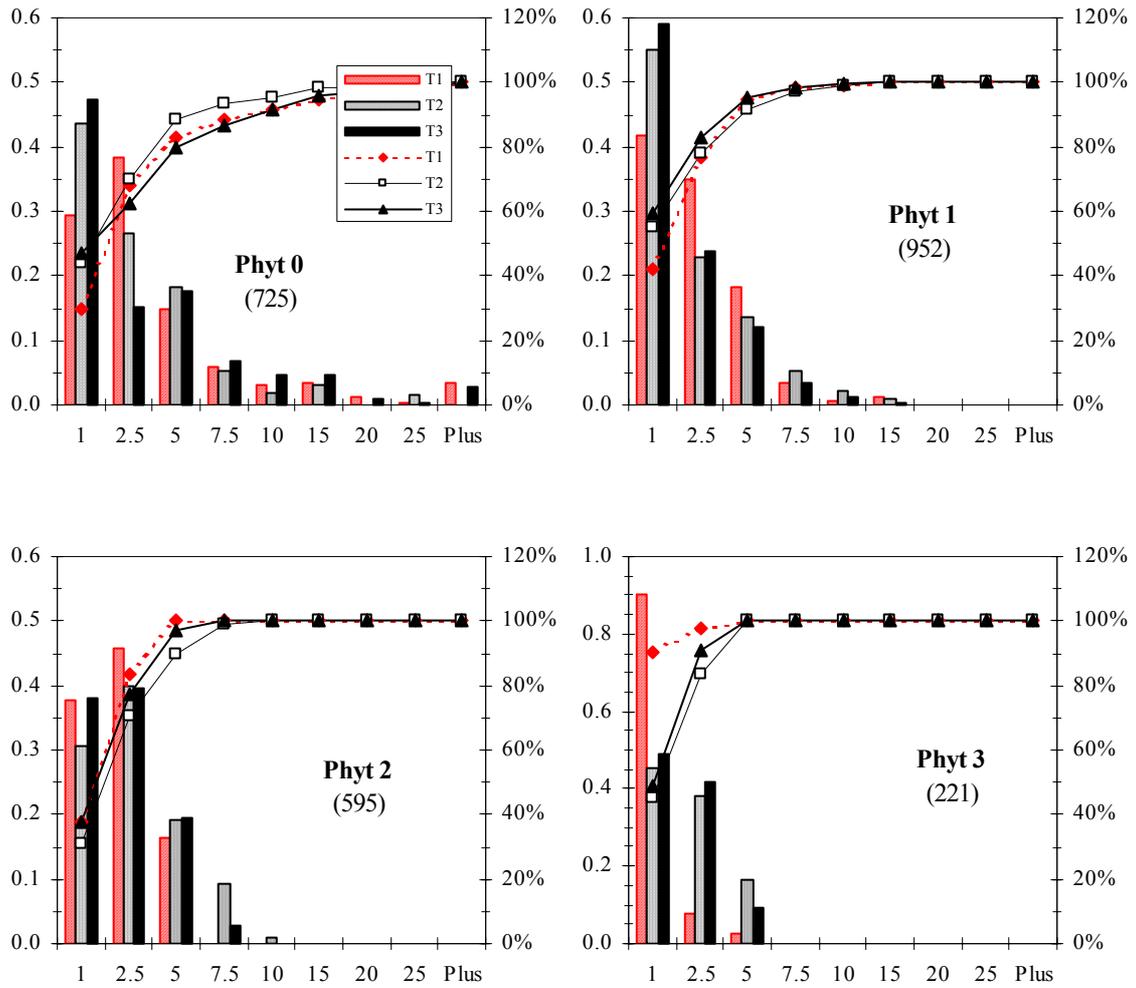
A partir des mesures détaillées sur la ramification des racines primaires, nous avons construit les profils de densité de racines secondaires le long des racines primaires des différents phytomères. L'émission des racines secondaires étant acropète, sur un segment de racine primaire situé à une distance fixée de la base de racine, une fois la ramification réalisée sur ce segment, le nombre de racines secondaires par unité de longueur de racine primaire n'évolue pas. Nous avons donc moyenné les comptages de racines secondaires sur les segments de 1 cm des racines primaires échantillonnées sur l'ensemble des trois dates de prélèvement et situés à une même distance de la base de la racine primaire (Figure IV-21). Quels que soient le phytomère et le traitement, la densité de racines secondaires est très variable le long de la racine primaire (de 4 à 20 secondaires par centimètre de primaire). Nous avons observé une réduction de la densité de secondaires localisées sur des segments de primaire à 60, 70, 30 et 2 cm de la base de la primaire respectivement sur les phytomères 0 à 3. La date d'émission calculée¹ des racines secondaires sur ces segments de primaire (vers le 18-19 août 1996) coïncide avec des journées à faible rayonnement incident (Figure IV-6). Nous pouvons émettre l'hypothèse que la diminution de l'offre en carbone causée par le faible niveau de rayonnement ces jours-là a dû conduire à un arrêt précoce de l'allongement des racines secondaires sur ces segments et à une diminution du nombre de secondaires émises. La densité de secondaires le long de la racine primaire sur T1 a été très souvent légèrement inférieure à celle observée sur les traitements T2 et T3 (Figure IV-21). Les densités moyennes² de secondaires par phytomère ont été légèrement, mais significativement réduites sur le traitement T1 pour les phytomères 0 à 3 par rapport au traitement T3 (Tableau IV-8). Cependant même réduites, les valeurs moyennes de densité de secondaires observées sur le traitement T1 ont été peu différentes de celles citées dans la littérature pour du maïs (7 à 12 cm⁻¹ Varney *et al.*, 1991; Jordan *et al.*, 1992; Pagès et Pellerin 1994).

Il existe des variations du diamètre des racines secondaires entre les dates de mesure, mais ces variations sont très faibles (Tableau IV-9). Le diamètre moyen³ des racines secondaires des plantes du traitement carencé en P (T1) a été significativement réduit sur l'ensemble des phytomères dès la 2^{ème} date de prélèvement. Les diamètres mesurés sur le traitement T2 sont légèrement supérieurs à ceux du T3, mais les différences ne sont pas significatives.

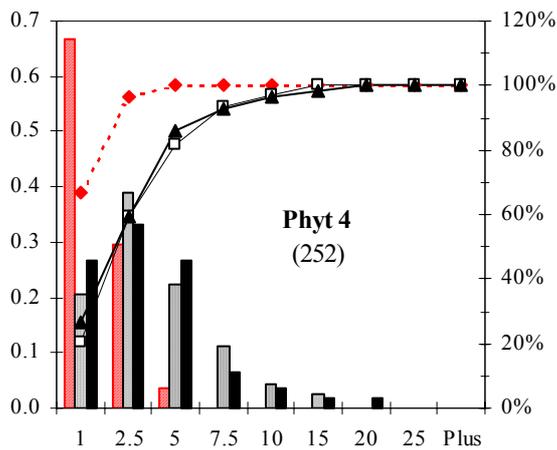
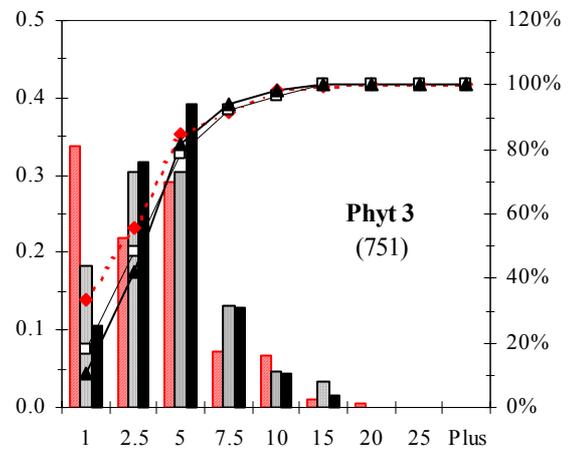
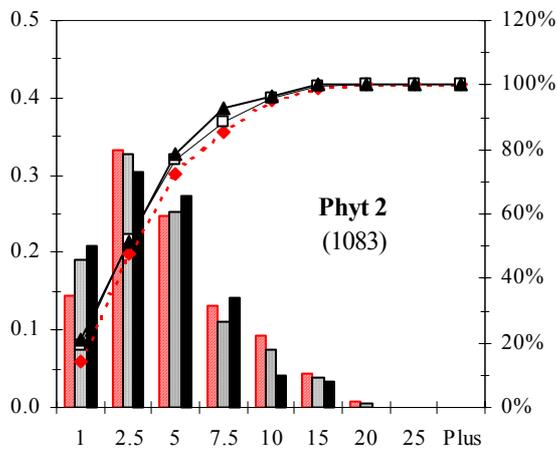
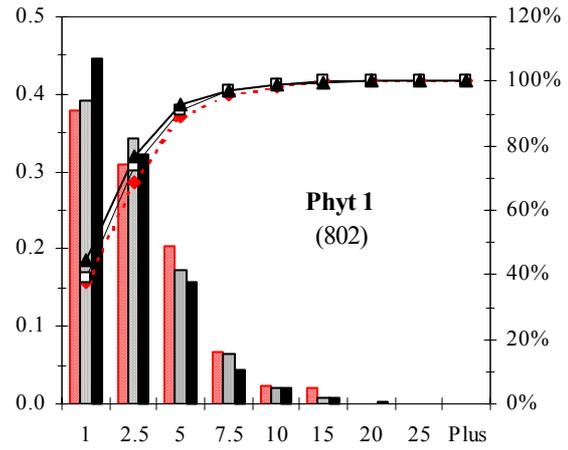
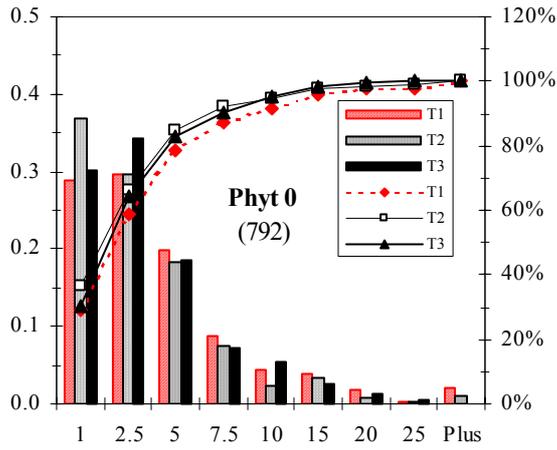
¹ La date d'émission des racines secondaires sur un segment de racine primaire distant de la base de la racine de "dbase" cm est calculée par : date émission = date mesure - [(Lgtotale-dbase-LZANR)/Vitesse d'élongation moyenne], ce calcul impose d'émettre l'hypothèse que la vitesse d'élongation (cm . °C.j⁻¹) de la racine primaire est constante.

² Regroupement des mesures de densité de secondaires de l'ensemble des dates de prélèvement.

³ Moyenne des mesures de diamètre des secondaires par phytomère, par date et par traitement



Prélèvement du 22/08/96



Prélèvement du 29/08/96

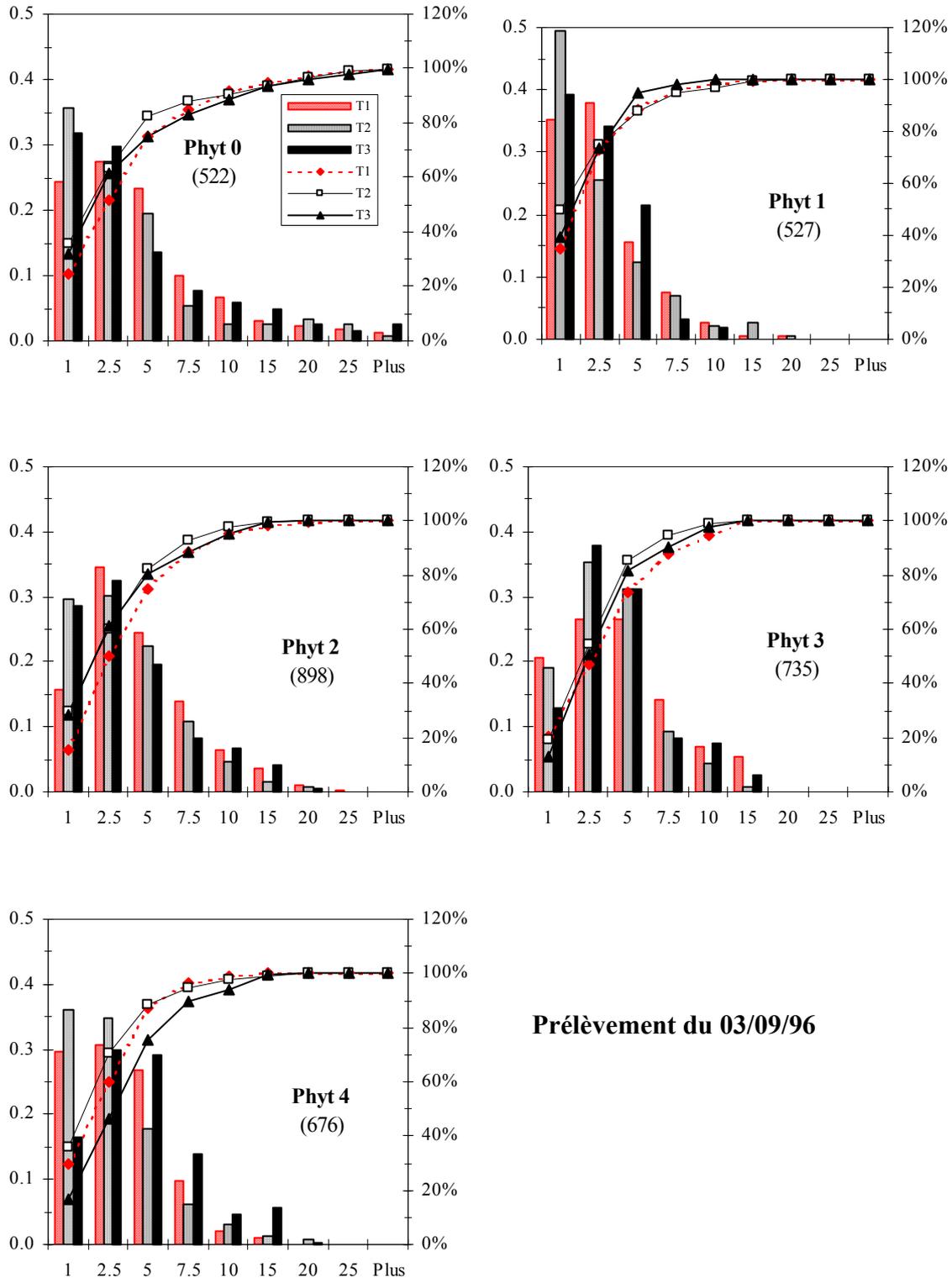


Figure IV-22 Distribution des fréquences de racines secondaires échantillonnées par classes de longueur en cm pour les différents phytomères et dates de prélèvement de plantes. L'ordonnée à droite des graphiques correspond à la fréquence cumulée en pourcentage. Le nombre entre parenthèse indique le nombre de mesures effectuées sur les trois traitements.

La Figure IV-22 montre la distribution des longueurs des racines secondaires par date de prélèvement et par phytomère pour chacun des trois traitements. Ces distributions sont fortement asymétriques avec une majorité de racines courtes. Au plus 10 % des racines secondaires avaient des longueurs supérieures à 10 cm à la dernière date de mesure. Quelle que soit la date de prélèvement, les distributions de longueur de secondaires ne sont pas différentes entre traitements sur les phytomères 0, 1 et 2. Sur le phytomère 3, on observe une fréquence plus élevée de racines secondaires courtes dans le traitement T1 aux deux dernières dates de prélèvement. Les racines primaires du phytomère 3 ayant été émises au même moment pour tous les traitements, et leurs vitesses d'allongement ayant été identiques, la fréquence plus élevée de racines secondaires courtes dans le traitement T1 ne peut pas être expliquée par une fréquence plus élevée de racines secondaires jeunes. La vitesse d'élongation de ces racines secondaires et / ou leur durée d'allongement semblent avoir été réduites dans le traitement T1. Enfin sur le phytomère 4, on observe une fréquence plus élevée de racines secondaires courtes dans le traitement T1 à la 2^{ème} date de prélèvement, et dans les traitements T1 et T2 à la 3^{ème} date de prélèvement. Dans le traitement T1, cette fréquence plus élevée de racines secondaires courtes peut provenir à la fois de l'émission plus tardive des racines primaires sur ce phytomère et / ou d'un effet spécifique sur l'allongement des secondaires. Dans le traitement T2 par contre, à la dernière date de mesure, il y a du y avoir un effet spécifique sur l'allongement des secondaires puisque les racines primaires du phytomère 4 ont été émises au même moment dans les traitements T2 et T3.

La représentation du pourcentage de racines secondaires portant des racines tertiaires en fonction de la longueur de la racine secondaire (Figure IV-23) montre que seules les racines secondaires les plus longues étaient ramifiées. Les racines secondaires d'une longueur inférieures à 3 cm n'étaient jamais ramifiées. La carence en P a fortement affecté le processus de ramification des racines secondaires. En effet, la probabilité pour qu'une racine secondaire soit ramifiée a été fortement réduite pour les plantes du traitement T1. Par exemple seulement 30 % des racines secondaires ayant une longueur de 7 cm sont ramifiées sur le traitement T1, alors que sur les traitements T2 et T3, 80 % des racines secondaires de même longueur portent des tertiaires. Les densités de tertiaires sur les secondaires ramifiées ont été réduites sur T1 pour l'ensemble des phytomères (Tableau IV-10). La réduction de la densité de tertiaires et la réduction de la proportion de racines secondaires ramifiées sur le traitement carencé en P auront comme conséquence une forte réduction de la longueur cumulée des racines tertiaires. Sur T2, une légère réduction de la densité de tertiaires a été observée à partir du phytomère 1. Le diamètre moyen des tertiaires du T1 a également été affecté par la carence en P. Il était en moyenne de 0.107, 0.131 et 0.122 mm sur les traitements T1, T2 et T3 respectivement.

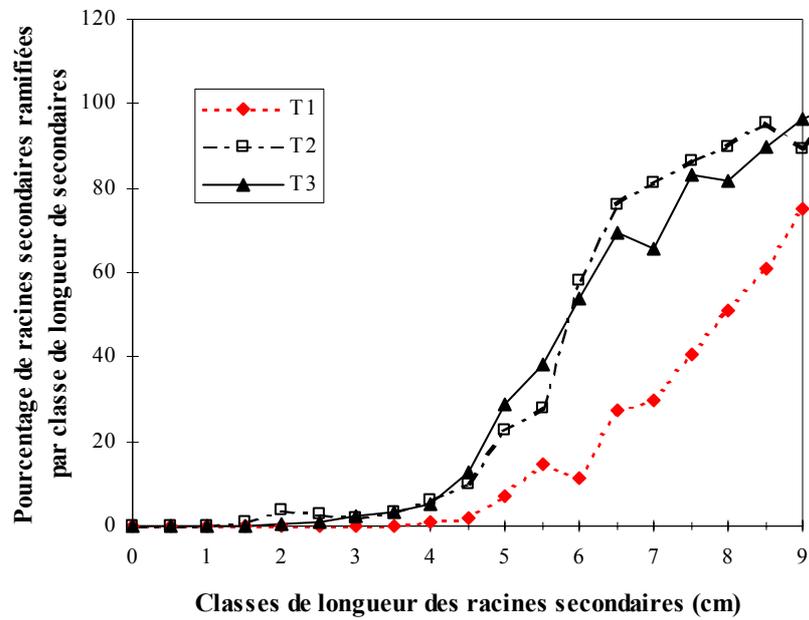


Figure IV-23 Pourcentage de racines secondaires ramifiées pour chaque classe de longueurs des racines secondaires. Pourcentage calculés sur l'ensemble des mesures réalisées aux trois dates de prélèvement.

Tableau IV-10 Nombre de tertiaires par cm de zone ramifiée des racines secondaires. (Les valeurs entre parenthèses sont les nombres de segments de racines secondaires ramifiés de 1 cm échantillonnés).

Numéro du phytomère	Traitements		
	T1	T2	T3
0	3.0 (35)	4.4 (29)	4.2 (37)
1	3.5 (8)	2.8 (13)	3.8 (4)
2	3.4 (23)	4.0 (37)	5.0 (32)
3	2.9 (12)	4.6 (29)	5.5 (20)
4		4.3 (15)	6 (20)

Tableau IV-11 Synthèse des données morphologiques aériennes et racinaires.

Temps		Trait.	Parties aériennes		Système racinaire			Long. totale m / pl.
Jours depuis germ.	STb10 SN °C.j		NFV	Surface foliaire m ² / pl	Longueur totale par ordre racinaire m / plante			
					Primaires	Secondaires	Tertiaires	
16	303	T1	7.1	0.032	5.2 (4.8) †	77.1 (71.7)	25.2 (23.4)	107.5
		T2	8.0	0.049	7.6 (4.5)	133.3 (79.7)	26.4 (15.8)	167.3
		T3	8.3	0.051	5.6 (4.6)	87.2 (70.9)	30.2 (24.5)	123.0
23	405	T1	10.0	0.071	14.0 (3.2)	349.4 (79.9)	74.0 (16.9)	437.3
		T2	12.0	0.117	14.3 (2.7)	374.9 (70.3)	144.1 (27.0)	533.3
		T3	11.9	0.113	13.4 (2.7)	346.8 (69.5)	138.6 (27.8)	498.8
28	474	T1	11.8	0.132	19.2 (3.4)	469.2 (84.2)	68.8 (12.4)	557.2
		T2	14.6	0.261	20.9 (3.2)	483.0 (74.4)	145.4 (22.4)	649.3
		T3	15.0	0.301	22.0 (2.5)	592.4 (68.3)	253.0 (29.2)	867.5

† Les chiffres entre parenthèses sont les pourcentages de la longueur totale de racine par plante pour les différents ordres racinaires.

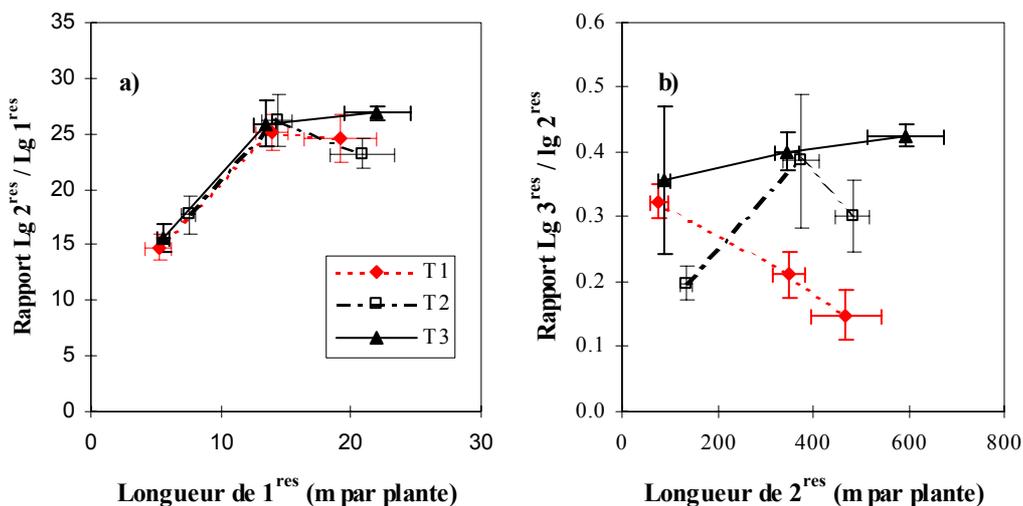


Figure IV-24 a) rapport 'longueur de secondaires / longueur de primaires' en fonction de la longueur de primaires et b) rapport 'longueur de tertiaires / longueur de secondaire' en fonction de la longueur de secondaires.

Données morphologiques globales

L'ensemble des mesures morphologiques réalisées sur les racines échantillonnées nous a permis de recalculer les longueurs et les volumes cumulés de racine par ordre racinaire et par plante pour les trois dates de prélèvement (Tableau IV-11). Les racines secondaires constituent la fraction prépondérante de la longueur totale du système racinaire du maïs. La carence en P sur le traitement T1 a conduit à une réduction de l'allongement des racines à partir de la deuxième date d'échantillonnage, mais les différents ordres racinaires n'ont pas été affectés de la même façon. L'allongement total des racines primaires a été similaire pour les 3 traitements. Les légers écarts de longueur totale de primaire s'expliquent principalement par les écarts de stade. Le rapport 'longueur de secondaires / longueur de primaires' a été peu modifié par les traitements, sauf à la dernière date de prélèvement (Figure IV-24-a). Cela confirme que l'allongement des secondaires a été légèrement réduit dans les traitements T1 et T2. Le rapport 'longueur de tertiaires / longueur de secondaires' est beaucoup plus faible dans le traitement T1 aux deux dernières dates de prélèvement, ce qui confirme un fort effet de la carence en P sur l'allongement des tertiaires (Figure IV-24-b). Cet effet est également visible dans le T2 à la dernière date¹.

IV.3.1.3 Conclusions

Les niveaux d'alimentation en P imposés ont abouti à une gamme de niveau de carence en P. La croissance des plantes du traitement T1 a été affectée très tôt. Les modifications morphologiques des plantes et leur ordre d'apparition ont été similaires à celles observées lors de l'expérience de sevrage en P. Les premiers effets de la carence en P sont apparus sur le développement des parties aériennes. Le rythme d'émission des feuilles a été ralenti et la surface des feuilles réduites. Les effets de la carence en P au niveau de la croissance du système racinaire apparaissent après les premiers symptômes visibles sur le développement aérien. Ce sont les racines d'ordre le plus élevé qui ont été les premières affectées, c'est-à-dire les tertiaires, puis les secondaires. Le rythme d'émission des racines primaires a été retardé, mais l'allongement des racines primaires n'a pas été modifié par la déficience en P. Sur le traitement T2, les modifications de la morphogenèse racinaire sont apparus en fin d'expérience.

¹ La valeur du rapport 'longueur de tertiaires / longueur de secondaires' est plus basse dans le traitement T2 à la première date de prélèvement. Nous n'avons pas d'explication à cette observation. Il faut cependant noter qu'à la première date de prélèvement ce rapport est calculé avec des longueurs absolues de tertiaires faibles.

Tableau IV-12 Paramètres communs aux trois traitements utilisés lors des simulations

Paramètres communs à l'ensemble des racines

Relation entre la vitesse d'allongement potentielle et le diamètre apical

Vitesse potentielle maximale (pour \varnothing infini)	0.6	cm . °C.j ⁻¹
b	7	°C.j ⁻¹
Diamètre seuil en deçà duquel Vit. = 0	0.014	cm

Variation du diamètre apical en fonction du taux de satisfaction de la demande

Taux au delà duquel la diamètre augmente	0.98
Taux de satisfaction en deçà duquel le diamètre diminue	0.97
Coefficient d'augmentation du diamètre	1.15
Coefficient de diminution du diamètre	0.80
Densité des racines	0.036 g.cm ⁻³

Paramètres définis par phytomère

	Phytomère						
	0	1	2	3	4	5	6
Nombre de primaires	1	3	3	4	4	6	6
Primaires							
Diamètre potentiel atteint à l'émergence (cm)	0.12	0.08	0.09	0.13	0.19	0.33	0.45
Distance entre primordia de 2 ^{es} initiés (cm)	0.09	0.09	0.09	0.09	0.10	0.12	0.12
Secondaires							
Diamètre potentiel atteint à l'émergence (cm)	0.02	0.015	0.022	0.029	0.033	0.04	0.04
Distance entre primordia de tertiaires initiés (cm)	0.31	0.30	0.33	0.25	0.25	0.25	0.25
Durée de développement du primordium (°C.j)	80	60	60	60	40	40	40
Tertiaires							
Diamètre potentiel atteint à l'émergence (cm)	0.013	0.012	0.013	0.012	0.013	0.013	0.013
Durée de développement du primordium (°C.j)	50	50	30	30	30	20	20

Tableau IV-13 Longueur totale simulée de racine par ordre racinaire pour chacun des trois traitements et rapports : longueur totale de secondaires sur longueur totale de primaires, et longueur totale de tertiaire sur longueur totale de secondaire. Rapport du nombre total de tertiaires par plante sur la longueur totale de secondaires (cm par plante)

STb10 SN (°C.j)	Trait.	Longueur (m par plante)			Rapport des longueurs totales		Rapport
		Ordre			$2^{\text{res}}/1^{\text{res}}$	$3^{\text{res}}/2^{\text{res}}$	Nombre total de tertiaires sur lg de 2^{res} (cm)
		Primaires	Secondaires	Tertiaires			
303	T1	6.7	70.3	1.5	10.5	0.021	0.10
	T2	7.3	76.9	3.1	10.5	0.041	0.09
	T3	6.8	70.2	3.2	10.3	0.045	0.27
405	T1	12.6	305.3	43.7	24.2	0.143	0.71
	T2	14.4	341.1	121.3	23.7	0.356	0.76
	T3	13.5	322.4	133.1	23.8	0.413	0.79
474	T1	17.2	596.2	84.4	34.6	0.142	0.60
	T2	21.1	671.5	296.3	31.8	0.441	1.05
	T3	20.0	650.4	303.3	32.6	0.466	1.07

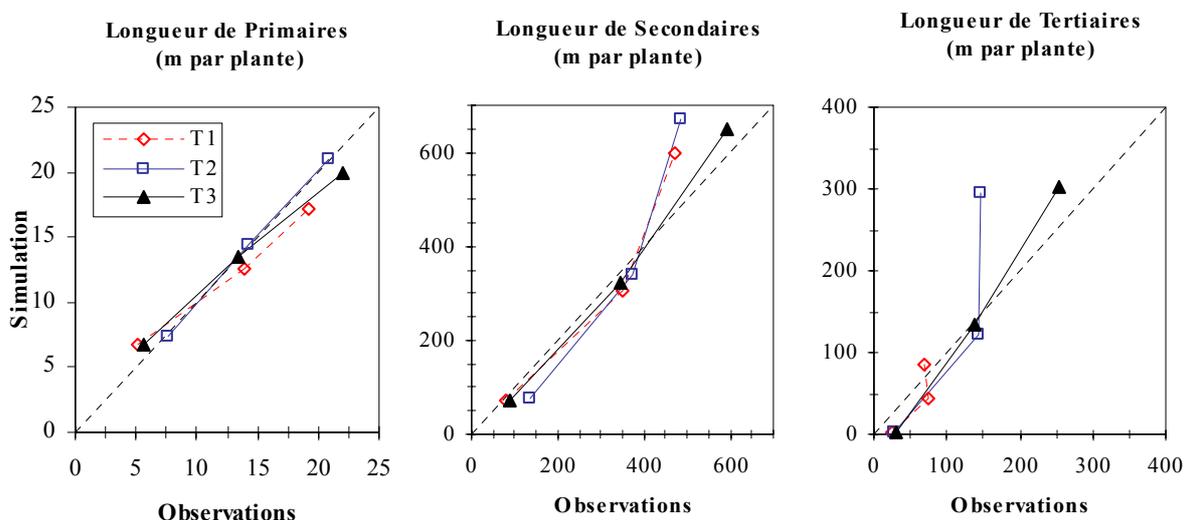


Figure IV-25 Comparaison des longueurs de racine simulées et des longueurs moyennes de racines primaires, secondaires et tertiaires observées par traitement (m par plante).

IV.3.2 ANALYSE DES SIMULATIONS ET CONFRONTATION AVEC LES OBSERVATIONS

PARAMETRAGE DU MODELE

L'objectif de ce travail étant de tester l'effet spécifique de la biomasse allouée aux racines sur la morphogenèse racinaire, nous avons réalisé les simulations en introduisant la quantité de matière sèche allouée aux racines comme variable d'entrée du modèle. La biomasse allouée quotidiennement aux racines a été calée sur les mesures effectuées sur les trois traitements (Tableau IV-4).

L'ensemble des paramètres utilisés pour les simulations sont présentés dans le Tableau IV-12. La relation entre la vitesse d'allongement et le diamètre apical des racines permettant de calculer l'allongement potentiel des racines est celle observée lors de l'expérience de sevrage en P (Figure IV-3). La relation entre la vitesse d'allongement et le diamètre, et les règles de variation du diamètre en fonction du taux de satisfaction de la demande en biomasse sont communes pour l'ensemble des trois traitements.

Les paramètres de structure racinaire (diamètre potentiel, distance inter ramification et durée de développement du primordium) sont communs pour les trois traitements. Les valeurs ont été calées sur les mesures correspondant au traitement T3 (P non limitant).

Les températures des apex sont les températures de la solution nutritive enregistrées lors de l'expérimentation.

Le rythme d'émission des racines primaires est relié au stade de développement de la plante. A cette étape du travail, le développement des parties aériennes n'ayant pas été simulé, nous avons donc entré les rythmes d'émission des racines observés sur chacun des traitements (Figure IV-18).

RESULTATS DES SIMULATIONS

Les longueurs totales par ordre racinaire et par plante simulées pour chacun des traitements et pour les trois dates correspondant aux dates de prélèvement sont présentées sur la Tableau IV-13. Les longueurs totales de racines primaires et de racines secondaires simulées sont peu différentes entre traitements. Les légers écarts de longueur de primaires et de secondaires entre les traitements à la dernière date sont probablement dus au retard de stade entre T1 d'une part, et T2 et T3 d'autre part. La longueur de racines tertiaires sur le traitement T1 est fortement réduite aux deuxième et troisième dates.

Les ordres de grandeur des longueurs de racine simulées sont proches de ceux observés lors de l'expérimentation (Figure IV-25). A la dernière date, les longueurs de secondaires simulées sont légèrement supérieures à celles observées sur T1 et T2. La longueur de tertiaire simulée est également supérieure à celle mesurée à la dernière date sur T2. Les longueurs de racines simulées sur le traitement T3 (non carencé en P) sont très proches de celles mesurées.

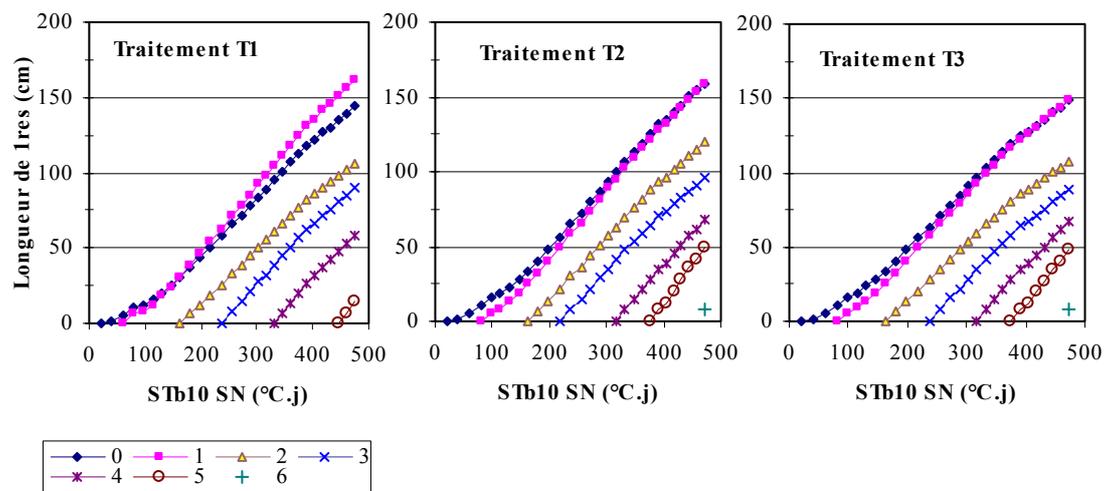


Figure IV-26 Allongements simulés des racines primaires des différents phytomères.

Tableau IV-14 Diamètre apical des racines primaires simulé.

STb10 SN (°C.j)	Trait.	Diamètre apical des primaires simulé (mm)					
		Phytomère					
		0	1	2	3	4	5
303	T1	1.11	1.44	1.01	1.20		
	T2	1.59	1.80	1.45	1.38		
	T3	1.11	1.25	1.01	1.20		
405	T1	0.99	1.29	0.90	1.07	1.40	
	T2	1.24	1.40	1.13	1.07	1.61	3.30
	T3	0.99	1.12	0.90	1.07	1.61	3.30
474	T1	0.97	1.26	0.88	1.04	1.36	3.30
	T2	1.21	1.37	1.10	1.04	1.57	3.21
	T3	0.97	1.09	0.88	1.04	1.57	3.21

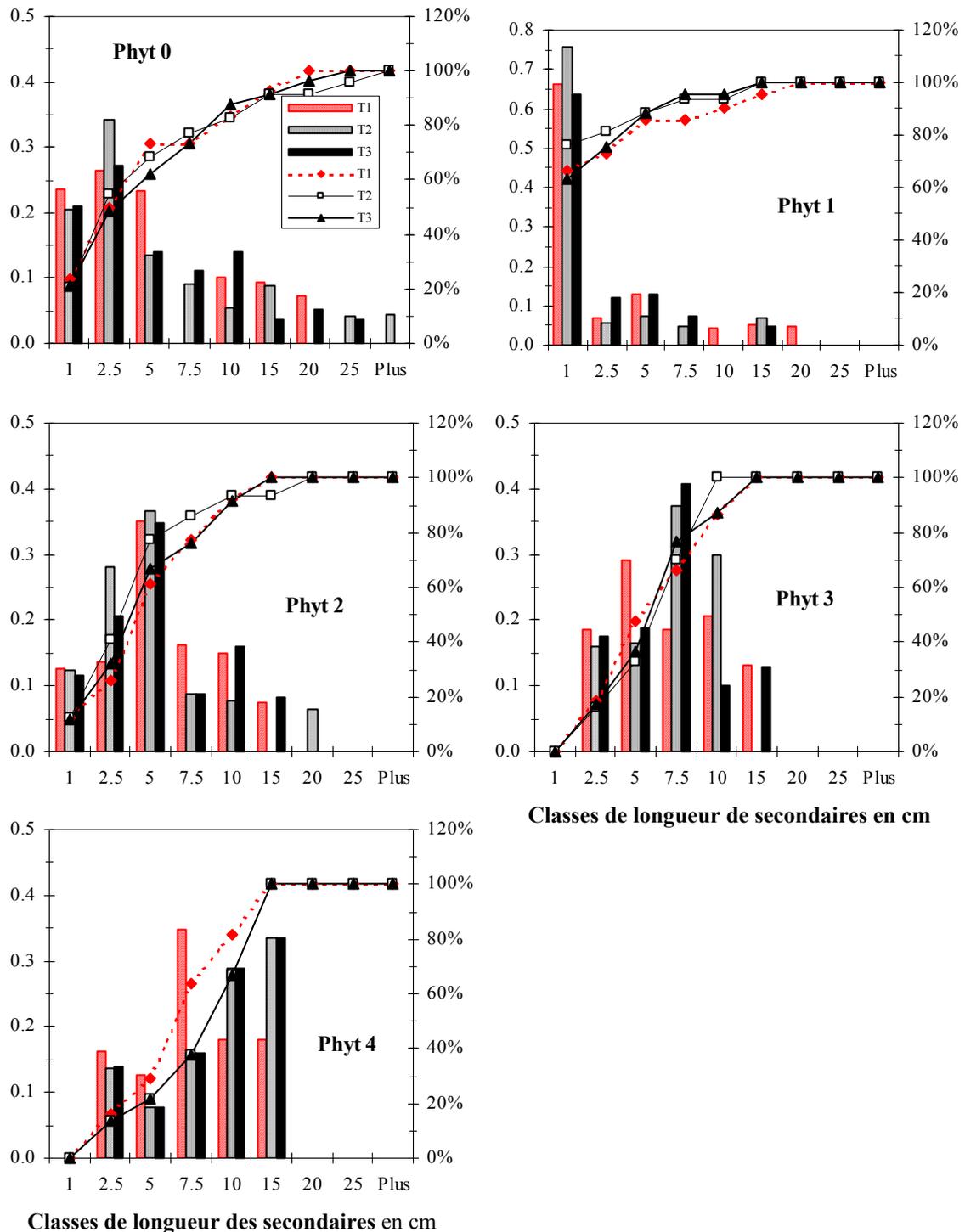


Figure IV-27 Distributions des fréquences de racines secondaires par classes de longueur en (cm) simulées pour les différents phytomères à la dernière date. L'ordonnée à droite des graphiques correspond à la fréquence cumulée en pourcentage.

Tableau IV-15 Diamètre des racines secondaires. Moyenne des diamètres des segments composant chacune des secondaires

STb10 SN (°C.j)	Trait.	Diamètre des racines secondaires simulé (mm)					
		Phytomère					
		0	1	2	3	4	5
303	T1	0.221	0.183	0.261			
	T2	0.236	0.176	0.266			
	T3	0.224	0.179	0.266			
405	T1	0.205	0.177	0.228	0.29	0.44	
	T2	0.212	0.173	0.228	0.28	0.46	
	T3	0.209	0.173	0.235	0.30	0.45	
474	T1	0.190	0.170	0.213	0.27	0.39	
	T2	0.197	0.168	0.213	0.26	0.40	0.36
	T3	0.195	0.167	0.214	0.27	0.39	0.36

Tertiaires

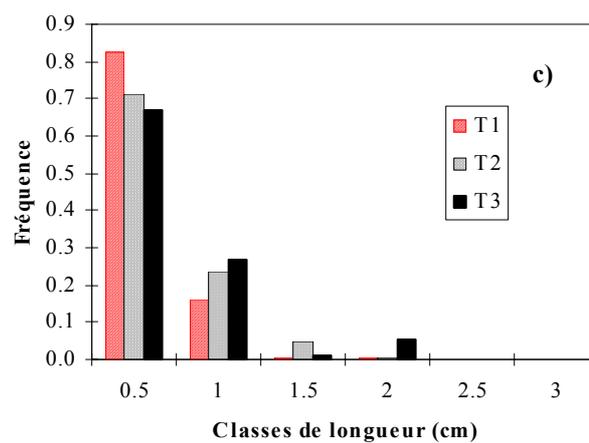
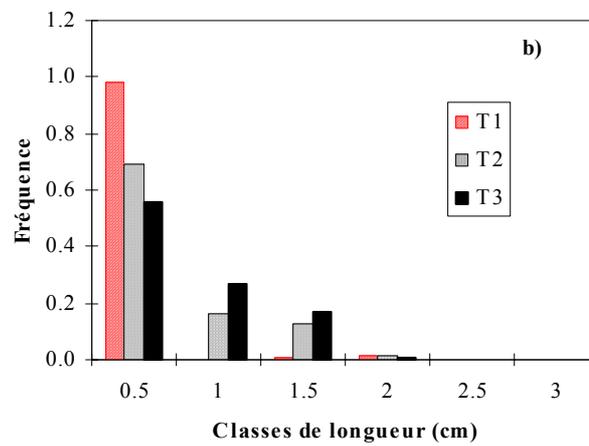
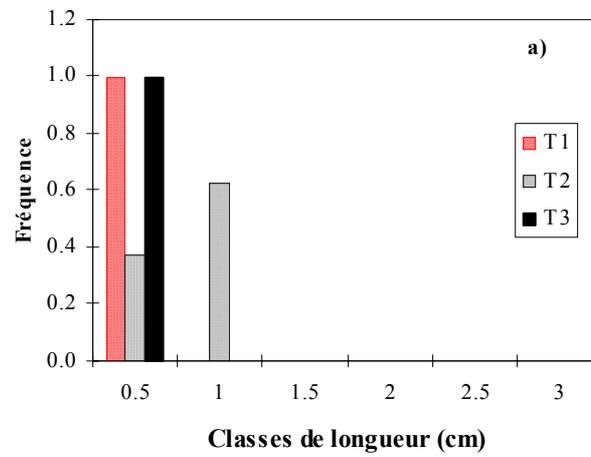


Figure IV-28 Distributions des longueurs des racines tertiaires simulées sur l'ensemble des phytomères confondus aux trois dates 303, 405 et 474 °C.j, a), b) et c) respectivement.

Tableau IV-16 Diamètres apicaux simulés des racines tertiaires

STb10 SN (°C.j)	Trait.	Diamètre des racines tertiaires (mm)				
		Phytomère				
		0	1	2	3	4
303	T1	0.150	0.193			
	T2	0.165	0.136			
	T3	0.162	0.169			
405	T1	0.121	0.131	0.128	0.126	
	T2	0.126	0.136	0.145	0.135	
	T3	0.125	0.131	0.147	0.133	
474	T1	0.125	0.131	0.128	0.129	0.170
	T2	0.126	0.136	0.148	0.146	0.165
	T3	0.125	0.131	0.147	0.150	0.165

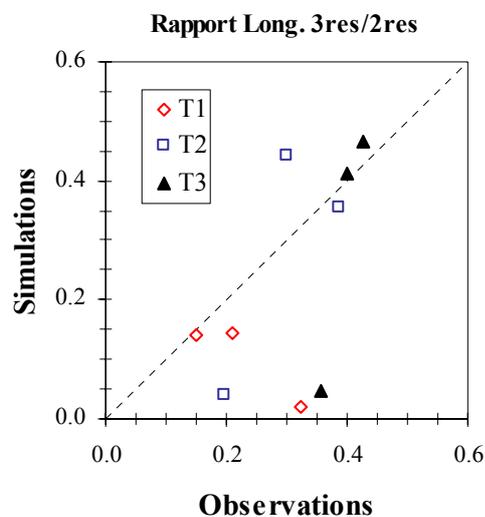


Figure IV-29 Comparaison des rapports 'longueur de tertiaires sur longueur de secondaires' simulés et observés aux trois dates et pour les trois traitements.

La Figure IV-26 montre les allongements simulés des racines primaires de chaque phytomère dans les trois traitements. Bien que la biomasse allouée au système racinaire ait été très différente entre traitements, l'allongement simulé des racines primaires n'a quasiment pas été affecté. Ce résultat est conforme aux observations qui montraient un fort effet de la déficience en P sur la biomasse allouée aux racines, mais très peu d'effet sur l'allongement des primaires. Le Tableau IV-14 montre les diamètres apicaux simulés des primaires aux dates correspondant aux observations. Les valeurs tendent à diminuer au cours du temps. Les valeurs sont souvent inférieures dans le traitement T1 par rapport à T2, mais proches de celles du traitement T3. En cela le modèle ne reproduit que partiellement les observations.

La Figure IV-27 montre les distributions des longueurs simulées des racines secondaires à la dernière date. Les formes de ces distributions sont fortement asymétriques. Aux deux premières dates les distributions de longueur des secondaires sont les mêmes pour les trois traitements (résultats non présentés). A la dernière date, sur le phytomère 4, la fréquence de racines secondaires longues (> 10 cm) est plus élevée sur les traitements T2 et T3. Ces différences entre traitements sont probablement explicables par les différences de stade. En effet, d'une part les densités de secondaires ne sont pas modifiées (résultats non montrés), et d'autre part le rapport de la longueur totale de racines secondaires sur la longueur de racines primaires est similaire entre les traitements pour les trois dates (Tableau IV-13). L'émission et l'allongement des secondaires ne semblent pas avoir été spécifiquement touchés dans le traitement T1 simulé. De même les diamètres simulés des racines secondaires sont assez peu différents entre traitements. Globalement, et bien que la biomasse allouée au système racinaire ait été différente entre traitements, le modèle reproduit le peu d'effet des traitements sur les caractéristiques des secondaires. Cependant, dans le traitement T1 observé, on avait noté un léger début d'effet de la déficience en P sur les caractéristiques des secondaires (densité, diamètre, allongement) que le modèle ne reproduit pas.

Le Tableau IV-13 indique dans le cas des simulations le rapport 'longueur de tertiaires / longueur de secondaires', et le nombre de tertiaires par unité de longueur de secondaire. Le rapport 'longueur de tertiaires / longueur de secondaires' est plus faible dans le traitement T1 simulé. Il résulte d'un nombre de tertiaires par unité de longueur de secondaire plus faible (Tableau IV-13), et d'une légère réduction de l'allongement des tertiaires. La Figure IV-28 montre en effet une fréquence plus forte de racines tertiaires courtes dans le traitement T1 simulé aux deux dernières dates. On observe également une réduction des diamètres simulés des tertiaires essentiellement sur les phytomères 2 et 3 (Tableau IV-16). Ces résultats montrent que les racines tertiaires ont été spécifiquement affectées dans le traitement T1 simulé. Les effets simulés sur les tertiaires sont assez conformes aux effets observés. La Figure IV-29 montre le rapport 'longueur de tertiaires / longueur de secondaires' pour les observations et les simulations. A la première date ce rapport est beaucoup plus faible pour les simulations que pour les observations, mais il faut noter qu'il correspond à des valeurs absolues de longueur de tertiaires faibles. Aux deux autres dates, ce rapport est plus faible en T1 qu'en T2 et T3, et le modèle reproduit bien cette tendance. La réduction du nombre de tertiaires par unité de longueur de secondaire dans le traitement T1 simulé est conforme aux observations (Figure IV-23 et Tableau IV-10). De même la réduction du diamètre des tertiaires dans le traitement T1 simulé a aussi été signalée dans le cas du traitement T1 observé.

IV.3.3 CONCLUSIONS

Les grandes similitudes des modifications de la morphogenèse racinaire observées en condition de carence en P et simulées par le modèle renforce notre schéma d'interprétation sur les effets de la carence en P sur la croissance racinaire. Le modèle restitue de façon satisfaisante les ordres de grandeurs des longueurs de racines des différents ordres pour les trois traitements et la nature des processus affectés sous déficience en P. Il ouvre donc des perspectives encourageantes pour la modélisation de la croissance racinaire du maïs sous contrainte en P.

Pour l'instant, seule la partie du modèle simulant la morphogenèse racinaire en fonction de la biomasse allouée aux racines a été testée. De plus, l'émission des racines primaires n'a pas été prédite par le modèle mais saisie en variable d'entrée. Une étape ultérieure serait évidemment de tester le modèle complet, dans lequel le rythme d'émission des primaires sur les phytomères successifs est directement fonction du stade foliaire. Afin de rendre compte de l'effet de la biomasse allouée au système racinaire sur le nombre de racines primaires émises, on pourrait envisager de réguler la croissance des primordia des primaires en fonction du taux de satisfaction de la demande.

Enfin, l'élaboration et le test du modèle complet simulant à la fois la croissance aérienne et racinaire suppose d'être capable de prédire la croissance foliaire en fonction de la disponibilité en P. Cette variable joue un rôle clé dans le modèle puisque c'est d'elle que dépend l'interception du rayonnement, la demande des parties aériennes et, par différence, la biomasse allouée aux racines. Un travail sur la croissance foliaire sous déficience en P est actuellement en cours (Etchebest *et al.*, 1998).

V CONCLUSIONS GENERALES ET PERSPECTIVES

L'objectif général de notre travail était d'étudier puis de modéliser la mise en place du système racinaire du maïs sous déficience en P.

L'étude expérimentale, au champ et en hydroponie, a montré que l'effet d'une déficience en P sur la construction de l'arborescence racinaire pouvait être interprété comme la conséquence de l'effet de la déficience en P sur la croissance foliaire et ses conséquences sur l'assimilation et la répartition du carbone dans la plante. Cette interprétation s'appuie sur la similitude des "signatures" observées au niveau racinaire, sous déficience en P d'une part, et lorsque la disponibilité en assimilats carbonés est modifiée d'autre part. Elle est corroborée par les mesures de teneur en sucres solubles dans les apex racinaires. Enfin, le schéma d'interprétation proposé permet de rendre compte des apparentes contradictions signalées dans la littérature à propos de l'effet d'une déficience en P sur la croissance racinaire puisque le sens des effets observés (stimulation ou réduction) dépend de l'échelle de temps considérée. L'hypothèse associée au schéma d'interprétation proposé est que, dans la gamme de déficience en P explorée, il n'existe pas d'autre effet direct ou spécifique de la déficience en P sur les processus d'organogenèse racinaire. Une confirmation de ce schéma pourrait être obtenue par un suivi, avec un pas de temps encore plus court, de la séquence d'événements faisant suite à un sevrage en P d'une part, à une modification de la disponibilité en assimilats carbonés d'autre part (obtenue par exemple par une modification du régime d'éclaircissement).

Bien entendu, l'absence d'effet direct et spécifique de la déficience en P sur la morphogenèse racinaire vu dans nos expériences n'exclut pas que de tels effets apparaissent à des niveaux de carence plus forts. La gamme de déficience explorée dans nos expériences était cependant relativement large par rapport aux situations susceptibles d'être rencontrées en sols de grandes cultures en Europe. Si des effets spécifiques et directs d'une carence en P sur l'organogenèse racinaire apparaissent à des niveaux de carence plus forts, ils sont peu susceptibles d'être importants dans la gamme de niveaux d'offre en P qui nous intéresse. Par ailleurs, les résultats que nous avons obtenus sur des variables racinaires macroscopiques (nombre, longueur, diamètre, etc.) n'excluent pas, même à des niveaux de carence modérée, des effets spécifiques d'une déficience en P sur des variables que nous n'avons pas étudiées (densités et longueur des poils racinaires dans la zone pilifère par exemple (Bates et Lynch, 1996), développement de mycorhizes (Tinker, 1975; Smith, 1982)). Ce deuxième aspect devra être abordé car, dans la perspective d'une modélisation du prélèvement, ces variables ont un poids important.

Sur la base des résultats de la partie expérimentale du travail, nous avons proposé un modèle permettant de simuler la mise en place du système racinaire du maïs sous déficience en P. Ce modèle associe un modèle simple d'interception du rayonnement et de production de biomasse et un modèle d'architecture racinaire. Une régulation de la croissance des racines individuelles, en fonction de la biomasse globalement allouée au système racinaire, a été introduite, en s'inspirant d'un modèle couplant architecture racinaire et disponibilité en assimilats développé et évalué sur une autre espèce (Thaler et Pagès, 1998). Les architectures simulées ont été confrontées à des architectures observées à trois niveaux de disponibilité en P. Dans un premier temps, afin de mieux tester la partie du modèle portant sur les relations entre croissance en biomasse du système racinaire et morphogenèse, la biomasse allouée au système racinaire a été saisie comme une variable d'entrée du modèle. Des résultats

encourageants ont été obtenus puisque les ordres de grandeur des longueurs de racines de différents ordres (primaires, secondaires, tertiaires) sont correctement simulés par le modèle. Le modèle reproduit assez correctement les observations quant à la nature des processus affectés sous déficience en P (croissance des ramifications d'ordre supérieur notamment). A l'inverse, les processus non affectés sous déficience en P (vitesse d'allongement des racines primaires par exemple) ne sont pas non plus affectés dans les simulations.

Les résultats que nous avons obtenus appellent des travaux complémentaires dans deux directions :

- i. la croissance foliaire est apparue comme une variable clé pour comprendre et simuler la croissance des plantes sous déficience en P, et notamment leur croissance racinaire. La poursuite du travail de simulation que nous avons entrepris suppose d'être capable de prévoir la croissance des feuilles en fonction de la quantité de P prélevée par les plantes. Un tel travail est actuellement en cours dans le cadre d'une autre thèse (Etchebest *et al.*, 1998).
- ii. le modèle de mise en place du système racinaire que nous proposons doit être couplé à un modèle de prélèvement du P, conformément à l'objectif général dans lequel s'inscrivait ce travail.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Aguirrezabal LAN, Deleens E, Tardieu F.** 1994. Root elongation rate is accounted for by intercepted PPFD and source-sink relations in field and laboratory-grown sunflower. *Plant, Cell and Environment* **17**, 443-450.
- Aguirrezabal LAN, Tardieu F.** 1996. An architectural analysis of the elongation of field-grown sunflower root systems. Elements for modelling the effects of temperature and intercepted radiation. *Journal of Experimental Botany* **47**, 411-420.
- Amijee F, Tinker PB, Stribley DP.** 1989. Effects of phosphorus on morphology of VA mycorrhizal root system of leek (*Allium porrum* L.). *Plant and Soil* **119**, 334-36.
- Anderson WB, Kemper WD.** 1964. Corn growth as affected by aggregate stability, soil temperature, and soil moisture. *Agronomy Journal* **56**, 453-456.
- Andrew SPS.** 1987. A mathematical model of root exploration and of grain fill with particular reference to winter wheat. *Fertilizer Research* **11**, 267-281.
- Anghinoni I, Barber SA.** 1980. Phosphorus influx and growth characteristics of corn roots as influenced by phosphorus supply. *Agronomy Journal* **72**, 685-88.
- Anuradha M, Narayanan A.** 1991. Promotion of root elongation by phosphorus deficiency. *Plant and Soil* **136**, 273-75.
- Asseng S, Richter C, Wessolek G.** 1997. Modelling root growth of wheat as the linkage between crop and soil. *Plant and Soil* **190**, 267-277.
- Atkinson D,** 1973. Some general effects of phosphorus deficiency on growth and development. *New Phytologist* **72**, 101-11.
- Baligar VC.** 1987. Phosphorus uptake parameters of alfalfa and corn as influenced by P and pH. *Journal of Plant Nutrition* **10**, 9-16.
- Barber SA,** 1974. Influence of the plant root on ion movement in soil. In : *The plant root and its environment*, University Press of Virginia, 525-564.
- Barber SA, Kovar JL.** 1991. Effect of tillage practice on maize (*Zea mays* L.) root distribution. In : *Plants roots and their environment*, B.L. McMichael and H. Person, eds., Elsevier Science Publisher B.V., 402-409.
- Barber SA, Mackay AD.** 1985. Sensitivity analysis of the parameters of a mechanistic mathematical model affected by changing soil moisture. *Agronomy Journal* **77**, 528-531.
- Barber SA, Walker JM, Vasey EH.** 1962. Principles of ion movement through the soil to the plant root. In *Proc. of Intern. Soil Conf.*, New Zealand pp 121-124.
- Barber SA.** 1984. *Soil Nutrient Bioavailability*. Wiley-Interscience, New-York.
- Barberis E, Marsan FA, Scalenghe R, Lammers A, Schwertmann U, Edwards AC, Maguire R.** 1995. European soils overfertilized with phosphorus. 1. Basic properties. *Fertilizer Research* **45**, 199-207.

- Bates TR, Lynch JP.** 1996. Stimulation of root elongation in *Arabidopsis thaliana* by low phosphorus availability. *Plant, Cell and Environment* **19**, 529-538.
- Benjamin JG, Ahuja LR, Allmaras RR.** 1996. Modeling corn root patterns and their effects on water uptake and nitrate leaching. *Plant and Soil* **179**, 223-232.
- Bielecki RL, Ferguson I B.** 1983. Physiology and metabolism of phosphate and its compounds. In *Encyclopaedia of Plant Physiology (NS), Inorganic Plant Nutrition*, ed. A. Lauchli, R. L. Bielecki, 15A Berlin: Springer-Verlag, pp 422-449.
- Bingham IJ, Stevenson EA.** 1993. Control of root growth : effects of carbohydrates on the extension, branching and rate of respiration of different fractions of wheat roots. *Physiologia Plantarum* **88**, 149-158.
- Blacklow WM.** 1972. Influence of temperature on germination and elongation of the radicle and shoot of corn (*Zea mays* L.). *Crop Science* **12**, 647-650.
- Bonhomme R, Ruget F, Derieux M, Vincourt P.** 1982. Relations entre production de matière sèche et énergie interceptée chez différents génotypes de maïs. C.R. Acad. Sc. Paris, série III, **294**, 393-398.
- Brouder SM, Cassman KG.** 1994 Evaluation of a mechanistic model of potassium uptake by cotton in vermiculite soil. *Soil Science Society of America Journal* **58**, 1174-1183.
- Brouwer R, Hoogland A.** 1964. Response of bean plants to root temperatures. II. Anatomical aspects. *JAARB. I.B.S.*, 23-31.
- Brouwer R.** 1962. Influence of temperature of the root medium on the growth of seedlings of various crop plants. *Mededeling* **175**, *Jaarb; I.B.S.*, 11-18.
- Bruce A, Smith SE, Tester M.** 1994. The development of mycorrhizal infection in cucumber: effects of P supply on root growth, formation of entry points and growth of infection units. *New Phytologist* **127**, 507-14.
- Buttery BR, Stone JA.** 1988. Some effects of nitrate and light intensity on soybean root growth and development. *Plant and Soil* **106**, 291-94.
- Cahn MD, Zobel RW, Bouldin DR.** 1989. Relationship between root elongation rate and diameter and duration of growth of lateral roots of maize. *Plant and Soil* **119**, 271-279.
- Cakmak I, Hengeler C, Marschner H.** 1994. Partitioning of shoot and root dry matter and carbohydrates in beans plants suffering from phosphorus, potassium and magnesium deficiency. *Journal of Experimental Botany* **45**, 1245-50.
- Chapman SC, Hammer GL, Meinke H.** 1993. A sunflower simulation model : I. Model development. *Agronomy Journal* **85**, 725-735.
- Charlton WA.** 1991. Lateral root initiation. In : *Plants Roots - The hidden half*, Eds. Waisel Y., Eschel A. & Kafkafi U., Marcel Dekker, Inc, New York, USA, pp 103-128.
- Chartier M, Bonchretien C, Allirand JM, Gosse G.** 1989. Utilisation des cellules au silicium amorphe pour la mesure du rayonnement photosynthétiquement actif (400-700 nm). *Agronomie* **9**, 281-284.
- Ciereszko I, Gniadzowska A, Mikulska M, Rychter AM.** 1996. Assimilate translocation in bean plants (*Phaseolus vulgaris* L.) during phosphate deficiency. *Journal of Plant Physiology* **149**, 343-48.

- Claassen N, Hendriks L, Jungk A.** 1981. Erfassung der Nährstoffverteilung im wurzelnahen Boden durch autoradiographie. *Zeitschrift fuer Pflanzernaehrung und Bodenkunde* **144**, 306-316.
- Claassen N, Barber SA.** 1974. A Method for characterizing the relation between nutrient concentration and flux into roots of intact plants. *Plant Physiology* **54**, 564-568.
- Claassen N, Barber SA.** 1976. Simulation model for nutrient uptake from soil by growing plant root system. *Agronomy Journal* **68**, 961-964.
- Clarkson DT.** 1991. Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants. In *Plant Roots : the Hidden Half*. ed. Waisel, Eshel & Kafkaki, New-York :Marcel Dekker, 417-454.
- Clausnitzer V, Hopmans JW.** 1994 Simultaneous modeling of transient three-dimensional root growth and soil water flow. *Plant and Soil* **164**, 299-314.
- Cosgrove DJ.** 1993. How do plant cell walls extend? *Plant Physiology*, **102**, 1-6.
- Cramer GR, Epstein E, Lauchli A.** 1988. Kinetics of root elongation of maize in response to short-term exposure to NaCl and elevated calcium concentration. *Journal of Experimental Botany* **39**, 1513-1522.
- Del Castillo D, Acock B, Reddy VR, Acock MC.** 1989. Elongation and branching of roots on soybean plants in a carbon dioxide enriched aerial environment. *Agronomy Journal* **81**, 692-695.
- Demotes-Mainard S, Pellerin S.** 1992. Effect of mutual shading on the emergence of nodal roots and the root/shoot ratio of maize. *Plant and Soil* **147**, 87-93.
- Denison RF, Loomis RS.** 1989. *An integrative physiological model of alfalfa growth and development*. Division of Agricultural and Natural Resources, Oakland. 73 p.
- Diggle AJ.** 1988. ROOTMAP: A model in three-dimensional coordinates of the growth and structure of fibrous root systems. *Plant and Soil* **105**, 169-178.
- Dinkelaker B, Hengeler C, Marschner H.** 1995. Distribution and function of proteoid roots. *Botanica Acta* **108**, 183-200.
- Dinkelaker B, Römheld V, Marschner H.** 1989. Citric acid excretion and precipitation of calcium citrate in the rhizosphere of white lupin (*Lupinus albus* L.). *Plant, Cell and Environment* **12**, 285-292.
- Dorvillez D, Giauffret C, Derieux M, Bonhomme R.** 1990. Interaction précocité - densité sur l'interception du rayonnement et la production de matière sèche en condition nord de la France. P. 313-318. In *Physiologie et production du maïs. Application à la production*. Coord. Picard D., Colloque 13-15 novembre, Pau, INRA-AGPM, Paris, 501p.
- Drew MC, Saker LR.** 1978. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. III. Compensatory increases in growth of lateral roots and in rates of phosphorus uptake in response to a localized supply of phosphate. *Journal of Experimental Botany* **29**, 435-451.
- Dyer B.** 1894. On the analytical determination of probably available "mineral" plant-food in soil. *J. Chem. Soc. London* **65**, 115-129.
- Edwards PW, Huffman EO.** 1959. Diffusion of aqueous solutions of phosphoric acid at 25°C. *J. Phys. Chem.* **63**, 1830-1833.

- Epstein E, Hagen CE.** 1952. A kinetic study of the absorption of alkali cations by barley roots. *Plant Physiology* **27**, 457-474.
- Etchebest S, Plénet D, Pellerin S.** 1998. Expansion rates of maize leaves and spatial distribution of growth within the elongation zone as affected by phosphorus deprivation. In Proc. of *Fifth Congress of European Society for Agronomy*, (Eds. M Zima and ML Bartosova). Nitra, The Slovak Republic, 28 June - 2 July 1998, vol. 2 pp 316-317.
- Fardeau JC.** 1993. Le devenir du phosphore dans le sol et dans les systèmes sol - plante. *Perspectives Agricoles* **181**, 17-22.
- Fitter AH.** 1982. Morphometric analysis of root system : Application of the technique and influence of soil fertility on root system development in two herbaceous species. *Plant, Cell and Environment* **5**, 313-322.
- Fitter AH.** 1985. Functioning of vesicular-arbuscular mycorrhizas under field conditions. *New Phytologist* **99**, 257-265.
- Flügge UI.** 1987. Physiological function and physical characteristics of the chloroplast phosphate translocator. In J Biggins, ed., *Progress in Photosynthesis Research*, Vol. 3. Martinus Nijhoff / Dr. W Junk Publishers, pp 739-746.
- Föhse D, Claassen N, Jungk A.** 1991. Phosphorus efficiency of plants. II. Significance of root radius, root hairs and cation-anion balance for phosphorus influx in seven plant species. *Plant and Soil* **132**, 261-272.
- Föhse D, Jungk A.** 1983. Influence of phosphate and nitrate supply on root hair formation of rape, spinach and tomato plants. *Plant and Soil* **74**, 359-368.
- Fredeen AL, Rao IM, Terry N.** 1989. Influence of phosphorus nutrition on growth and carbon partitioning in *Glycine max.* *Plant Physiology* **89**, 225-30.
- Furbank AL, Foyer CH.** 1988. C₄ plants as valuable model experimental systems for the study of photosynthesis. *New Phytologist* **109**, 265-277.
- Fusseder A.** 1987. The longevity and activity of the primary root of maize. *Plant and Soil* **101**, 257-265.
- Gahoonia TS, Care D, Nielsen NE.** 1997. Root hairs and phosphorus acquisition of wheat and barley cultivars. *Plant and Soil* **191**, 181-188.
- Gardner WK, Parbery DG, Barber DA.** 1981. Proteoid root morphology and function in *Lupinus albus*. *Plant and Soil* **60**, 143-147.
- Giauffret C, Bonhomme R, Dorvillez D, Derieux M.** 1991. Conversion of intercepted radiation into aerial dry biomass for three maize genotypes : Influence of plant density. *Maydica* **36**, 25-27.
- Girardin P, Jordan MO, Picard D, Trendel R.** 1986. Harmonisation des notations concernant la description morphologique d'un pied de maïs (*Zea mays* L.). *Agronomie*, **6**, 873-875.
- Girardin P, Morel-Fourrier B, Jordan MO, Millet B.** 1987. Développement des racines adventives du maïs. *Agronomie*, **7**, 353-360.
- Gosse G, Varlet-Grancher C, Bonhomme R, Chartier M, Allirand JM, Lemaire G.** 1986. Production maximale de la matière sèche et rayonnement intercepté par un couvert végétal. *Agronomie*, **6**, 47-56.

- Grant RF.** 1993. Simulation model of soil compaction and root growth . I. Model structure. *Plant and Soil* **150**, 1-14.
- Grant RF, Robertson JA.** 1997. Phosphorus uptake by root systems: mathematical modelling in ecosystems. *Plant and Soil* **188**, 279-297.
- Grobbelaar WP.** 1963. Responses of young maize plants to root temperatures. *Meded. Landbouwhogeschool*, **63**, 1-71.
- Hackett C, Rose DA.** 1972. A model of extension and branching of a seminal root of barley, and its use in studying relations between root dimensions. I. The model. *Australian Journal of Biological Sciences* **25**, 1169-1180.
- Hajabbasi MA, Schumacher TE.** 1994. Phosphorus effects on root growth and development in two maize genotypes. *Plant and Soil* **158**, 39-46.
- Hewitt EJ.** 1966. Sand and water cultures methods. *C.A.B. ed.*, Londres, 547 p.
- Hill RW.** 1991. Irrigation scheduling. In *Modeling Plant and Soil Systems*. Agronomy Monograph n°31 (co-editors, Hanks J and Ritchie J.T), USA. pp 491-509.
- Hoffland E, Findenegg G, Nelemans J.** 1989. Solubilization of rock phosphate by rape. II. Local exudation of organic acids as a response to P-starvation. *Plant and Soil* **113**, 161-165.
- Hoppe DC, McCully ME, Wenzel CL.** 1986. The nodal roots of *Zea* : Their development in relation to structural features of stem. *Canadian Journal of Botany* **64**, 2524-2537.
- Horst WJ, Abdou M, Wieslser F.** 1996. Difference between wheat cultivars in acquisition and utilization of phosphorus. *Zeitschrift fuer Pflanzernaehrung und Bodenkunde* **159**, 155-61.
- Huck MG, Hillel D.** 1983. A model of root growth and water uptake accounting for photosynthesis, respiration, transpiration, and soil hydraulics. *Advances in Irrigation* **2**, 273-333.
- Iijima M, Kono Y, Yamauchi A, Pardales JR.** 1991. Effects of soil compaction on the development of rice and maize root systems. *Environmental and Experimental Botany* **31**, 333-342.
- Imas P, Bar-Yosef B, Kafkafi U, Ganmore-Neumann R.** 1997. Phosphate induced carboxylate and proton release by tomato roots. *Plant and Soil* **191**, 35-39.
- Johnson JF, Allan DL, Vance CP.** 1994. Phosphorus stress-induced proteoid roots show altered metabolism in *Lupinus albus*. *Plant Physiology*, **104**, 657-665.
- Johnson JF, Vance CP, Allan DL.** 1996. Phosphorus deficiency in *Lupinus albus*. Altered lateral root development and enhanced expression of phosphoenolpyruvate carboxylase. *Plant Physiology* **112**, 31-41.
- Jones CA, Kiniry JR.** 1986. *CERES-MAIZE, a simulation model of maize growth and development*. Texas A & M University Press, College Station, USA, 194 p.
- Jordan MO, Girardin P, Varlet-Granchet C, Picard D, Trendel R.** 1988. Rythme d'apparition des racines primaires du maïs (*Zea mays* L.). III. Variations observées au champ. *Agronomie*, **8**, 37-46.
- Jordan MO, Picard D, Trendel R.** 1992. Ramification des racines nodales primaires du maïs (*Zea mays* L.). Données de structure et de cinétique. *Agronomie* **12**, 15-30.

- Jordan MO.** 1986. *Mise en place du système racinaire du maïs. Définition et caractérisation au champ et en conditions contrôlées des paramètres descriptifs de la structure racinaire.* Thèse de doctorat, Strasbourg I, 177p.
- Joret G, Hebert J.** 1955. Contribution à la détermination du besoin des sols en acide phosphorique. *Annals of Agronomy* **2**, 233-299.
- Jourdan C, Rey H.** 1997 Architecture and development of oil-palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) root system. *Plant and Soil* **189**, 33-48.
- Jungk A, Asher CJ, Edwards DG, Meyer D.** 1990 Influence of phosphate status on phosphate uptake kinetics of maize (*Zea mays*) and soybean (*Glycine max*). *Plant and Soil* **124**, 175-182.
- Jungk A, Claassen N.** 1997. Ion-diffusion in the soil-root system. *Advances in Agronomy* **61**, 53-110.
- Jungk A.** 1984. Phosphatdynamik in der rhizosphäre und phosphatfügbarkeit für pflanzen. *Die Bodenkultur*, **35**, 99-107.
- Jungk A, Barber SA.** 1975 Plant age and phosphorus uptake characteristics of trimmed and untrimmed corn root systems. *Plant and Soil* **42**, 227-239.
- Kaeriyama N, Yamazaki K.** 1983. The development of rooting zone in soil in relation to the growth direction and the elongation rate of the primary roots in corn plants. *Japanese Journal of Crop Science*, **52**, 508-514.
- Khamis S, Chaillou S, Lamaze T.** 1990. CO₂ assimilation and partitioning of carbon in maize plants deprived of orthophosphate. *Journal of Experimental Botany* **41**, 1619-25.
- Kiesselbach TA.** 1949. The structure and reproduction of corn. University of Nebraska Press., Reed. 1980, 96 p.
- Knoll HA, Lathwell DJ, Brady NC.** 1964. Effect of root zone temperature at various stages of the growing period on the growth of corn. *Agronomy Journal* **56**, 143-145.
- Kramnitz PG, Aersen LW, Lefebvre DD.** 1991. Relationship between physiological and morphological attributes related to phosphate uptake in 25 genotypes of *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Soil* **133**, 169-175.
- Krikun J.** 1991. Mycorrhizae in agricultural crops. In : *Plants Roots - The hidden half*, Eds. Waisel Y., Eschel A. & Kafkafi U., Marcel Dekker, Inc, New York, USA, pp 767-786.
- Lakshumi P, Narayanan A.** 1988. Effect of phosphorus deficiency on root growth, phytomass production and nutrient content of groundnut horsegram and sesame. *Plant Physiology and Biochemistry*. **15**, 116-122.
- Lambers H, Posthumus F.** 1980. The effect of light intensity and relative humidity on growth rate and root respiration of *Plantago lanceolata* and *Zea mays*. *Journal of Experimental Botany* **31**, 1621-1630.
- Larigauderie A, Reynolds JF, Strain BR.** 1994. Root response to CO₂ enrichment and nitrogen supply in loblolly pine. *Plant and Soil* **165**, 21-32.
- Le Blevenc L.** 1986. Mise au point d'une solution nutritive pour cultures d'espèces annuelles et pérennes. Cahiers Techniques de l'INRA 14.

- Leegood RC, Walker DA, Foyer CH.** 1985. Regulation of the Benson-Calvin cycle. In *Photosynthetic Mechanisms and the Environment* J Barber, NR Baker, eds., Elsevier, Amsterdam, pp 189-258.
- Lungley DR.** 1973. The growth of root systems - a numerical computer simulation model. *Plant and Soil* **38**, 145-159.
- Maizlish NA, Fritton DD, Kendall WA.** 1980. Root morphology and early development of maize at varying levels of nitrogen. *Agronomy Journal* **72**, 25-31.
- Marschner H, Römheld V, Horst WJ, Martin P.** 1986. Root induced changes in the rhizosphere: importance for the mineral nutrition of plants. *Zeitschrift fuer Pflanzernaehrung und Bodenkunde* **149**, 441-456.
- Marschner H.** 1995. Mineral nutrition of higher plants. Second Edition In: *Academic Press* 889 p.
- Mason GF, Bhar DS, Hilton RJ.** 1970. Root growth studies of Mugho pine. *Canadian Journal of Botany* **48**, 43-47.
- McAdam JH, Hayes P.** 1981. The effect of shoot-zone and root-zone temperature on the early growth and development of *Zea mays* Maris Carmine. *Rec. Agric. Res.*, **29**, 39-45.
- McKee GW.** 1964. A coefficient for computing leaf area in hybrid corn. *Agronomy Journal*, **56**, 240-241.
- McLeod RD, Thompson A.** 1979. Development of lateral root primordia in *Vicia faba*, *Pisum sativum*, *Zea mays* and *Phaseolus vulgaris*: Rates of primordium formation and cell doubling times. *Annals of Botany*. **44**, 435-449.
- McLeod RD.** 1990. Lateral root primordium inception in *Zea mays* L. *Environmental and Experimental Botany* **30**, 225-234.
- Mimura T, Dietz KJ, Kaiser W, Schramm MJ, Kaiser G, Heber U.** 1990. Phosphate transport across biomembranes and cytosolic phosphate homeostasis in barley leaves. *Planta* **180**, 139-146.
- Monteith JL.** 1977. Climate and the efficiency of crop production in Britain. *Phil. Trans. R. Soc. London, Series B*, **281**, 277-294.
- Morel C, Plenchette C, Fardeau JC.** 1992. La fertilisation phosphatée raisonnée de la culture du blé. *Agronomie* **12**, 565-579.
- Morita S, Thongpae S, Nakamoto T, Yamasaki K.** 1992. Root branching in maize. I. "Branching index" and methods for measuring root length. *Japanese Journal of Crop Science* **61**, 101-106.
- Muller B, Stosser M, Gonelle M, Tardieu F.** 1997. Whether a root will growth fast, slowly or will stop elongating is related to sugar content in the growing zone. In *Plant Sciences 1997, 3^{ème} Colloque SFPV*, Toulouse (fr.), 1-3 Décembre 1997, pp 147-148.
- Muller B, Stosser M, Tardieu F.** 1998. Spatial distributions of tissue expansion and cell division rates are related to irradiance and to sugar content in the growing zone of maize roots. *Plant, Cell and Environment* **21**, 149-158.
- Nakamoto T, Matsuzaki A.** 1992. Plagiogravitropism of nodal roots and its significance to root spatial distribution in maize (*Zea mays* L.) and foxtail millet (*Setaria italica* Beau).

- In : *Proceedings of the 3rd symposium "Root Ecology and its Practical Application"* Wien 1991. (L. Kutshera *et al.*, Verein für Wurzelforschung, ed.) Klagenfurt, Austria, 339-342.
- Narayanan A, Reddy BK.** 1982. Effect of phosphorus deficiency on the form of plant root system. In: *Plant nutrition*, Vol. 2, ed. A Scaife., Slough, UK: Commonwealth Agricultural Bureau, 412-17.
- Narda NK, Curry RB.** 1981. SOYROOT a dynamic model of soybean root growth and water uptake. *Transactions of the ASAE, American Society of Agricultural Engineers* **24**, 651-656, 662. ill.
- Nielsen KL, Lynch JP, Jablokow AG, Curtis PS.** 1994. Carbon cost of root systems : an architectural approach. *Plant and Soil* **165**, 161-169.
- Nielsen NE, Barber SA.** 1978. Differences among genotypes of corn in the kinetics of phosphorus uptake. *Agronomy Journal* **70**, 695-698.
- O'Leary GJ, Connor DJ, White D.** 1985. A simulation model of the development, growth and yield of the wheat crop. *Agricultural Systems* **17**, 1-26.
- Olsen SR, Cole CV, Watanbe FS, Dean LA.** 1954. Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. *U.S.D.A. Circular 939*, 8 p.
- Onderdonk JJ, Ketcheson JW.** 1972. A standardization of terminology description of corn seedlings. *Canadian Journal of Plant Science* **52**, 1003-1006.
- Paauw F van der.** 1971. An effective water extraction method for the determination of plant - available soil phosphorus. *Plant and Soil* **34**, 467-481.
- Page ER, Gerwitz A.** 1974. Mathematical models, based on diffusion equations, to describe root systems of isolated plants, row crops and swards. *Plant and Soil* **41**, 243-254.
- Pagès L, Aries F.** 1988. SARAH: Modèle de simulation de la croissance, du développement, et de l'architecture racinaire de jeunes pêcheurs (*Prunus persica* Batsch). I. Estimation et validation du modèle. *Agronomie* **8**, 62-68.
- Pagès L, Jordan MO, Picard D.** 1989. A simulation model of the three-dimensional architecture of maize root system. *Plant and Soil* **119**, 147-154.
- Pagès L, Serra V.** 1994. Growth and branching of the tap root of young oak trees : a dynamic study. *Journal of Experimental Botany* **45**, 1327-1334.
- Pagès L, Pellerin S.** 1994. Evaluation of parameters describing the root system architecture of field grown maize plants (*Zea mays* L.). II. Density, length, and branching of first-order lateral roots. *Plant and Soil* **164**, 169-176.
- Pagès L.** 1995. Growth patterns of the lateral roots of young oak (*Quercus robur*) tree seedlings. Relationship with apical diameter. *New Phytologist* **130**, 503-509.
- Pahlavanian AM, Silk WK.** 1988. Effect of temperature on spatial and temporal aspects of growth in the primary maize root. *Plant Physiology* **87**, 529-532.
- Palmer SJ, Berridge DM, Mc Donald AJS, Davies WJ.** 1996. Control of leaf expansion in sunflower (*Helianthus annuus* L.) by nitrogen nutrition. *Journal of Experimental Botany*, **47**, 359-368.
- Paul MJ, Stitt M.** 1993. Effects of nitrogen and phosphorus deficiencies on levels of carbohydrates, respiratory enzymes and metabolites in seedlings of tobacco and their response to exogenous sucrose. *Plant, Cell and Environment* **16**, 1047-57.

- Pellerin S, Pagès L.** 1994. Evaluation of parameters describing the root system architecture of field grown maize plants (*Zea mays* L.). I. Elongation of seminal and nodal roots extension of their branched zone. *Plant and Soil* **164**, 155-167.
- Pellerin S, Tabourel F.** 1995. Length of the apical unbranched zone of maize axile roots : its relationship to elongation rate. *Environmental and Experimental Botany* **35**, 193-200.
- Pellerin S, Tardieu F.** 1990. Variabilité du nombre de racines adventives émises : effet du génotype et des conditions de croissance. In *Physiologie et production du maïs* Ed. INRA et Université Paris Sud et AGPM ; Paris (fr.), pp 131-141.
- Pellerin S.** 1991. Effet d'une réduction du rayonnement incident sur l'émission des racines adventives du maïs en début de cycle. *Agronomie*, **11**, 9-16.
- Pellerin S.** 1993. Rate of differentiation and emergence of nodal maize roots. *Plant and Soil* **148**, 155-161.
- Penning de Vries FWT, Jansen DM, ten Berge HFM, Bakema A.** 1989. *Simulation of ecophysiological process of growth in several annual crops*. Simulation Monographs 29. Pudoc, Wageningen. 271 p.
- Petersen W, Bottger M.** 1991. Contribution of organic acids to the acidification of the rhizosphere of maize seedlings. *Plant and Soil* **132**, 159-163.
- Picard D, Jordan MO, Trendel R.** 1985. Rythme d'apparition des racines primaires du maïs (*Zea mays* L.). I. Étude pour une variété en un lieu donné. *Agronomie*, **5**, 667-676.
- Plénet D.** 1995. *Fonctionnement des cultures de maïs sous contrainte azotée. Détermination et application d'un indice de nutrition*. Thèse (Institut National Polytechnique de Lorraine) 247 p.
- Porter JR, Klepper B, Belford RK.** 1986. A model (WHTROOT) which synchronizes root growth and development with shoot development for winter wheat. *Plant and Soil* **92**, 133-145.
- Powell CL;** 1974. Effect of P fertilizer on root morphology and P uptake by *Carex coriacea*. *Plant and Soil* **41**, 661-667.
- Pritchard J, Wyn-Jones RG, Tomos AD.** 1991. Measurement of yield threshold and cell wall extensibility in intact wheat roots under different ionic, osmotic and temperature treatments. *Journal of Experimental Botany*, **41**, 669-675.
- Protobas AL, Bras RL.** 1987. A model for water uptake and development of root systems. *Soil Science* **144**, 352-366.
- Radin JW, Eidenbock MP.** 1984. Hydraulic conductance as a factor limiting leaf expansion of phosphorus deficient cotton plants. *Plant Physiology*, **75**, 372-377.
- Rahman MS, Wilson JH.** 1977. Effect of phosphorus applied as superphosphate on rate of development and spikelet number per ear in different cultivars of wheat. *Australian Journal of Agricultural Research* **28**, 183-186.
- Rao IM, Terry N.** 1989. Leaf phosphate status, photosynthesis, and carbon partitioning in sugar beet. *Plant Physiology* **90**, 814-19.
- Reynolds JF, Thornley JHM.** 1982. A shoot-root partitioning model. *Annals of Botany* **49**, 585-597.

- Ritchie JT, Godwin DC, Otter S.** 1985. *CERES-wheat : a user oriented wheat yield model*. Preliminary documentation. AGRISTARS Publication YM-U3-04442-JSC-18892. Michigan State University, MI. 252 p.
- Robertson MJ, Fukai S, Hammer GL, Ludlow MM.** 1993. Modelling root growth of grain sorghum using the CERES approach. *Field Crop Research* 33, 113-130.
- Rodríguez D, Keltjens WG, Goudriaan J.** 1998. Plant leaf expansion and assimilate production in wheat (*Triticum aestivum* L.) growing under low phosphorus conditions. *Plant and Soil*, 200, 227-240.
- Römer W, Augustin J, Schilling G.** 1988. The relationship between phosphate absorption and root length in nine wheat cultivars. *Plant and Soil*, 111, 199-201.
- Rose DA.** 1983. The description of the growth of root systems. *Plant and Soil* 75, 405-415.
- Rosolem CA, Assis JS, Santiago AD.** 1994. Root growth and mineral nutrition of corn hybrids as affected by phosphorus and lime. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 25: 2491-99.
- Rugot F, Bonhomme R, Chartier M.** 1996. Estimation simple de la surface foliaire de plantes de maïs en croissance. *Agronomie*, 16, 553-562.
- Russel G, Jarvis PG, Monteith JL.** 1989. Radiation absorption by canopies and stand growth. In : *Plant Canopies : Their Growth, form and Function*. Eds. G. Russel, B. Marshall and P.G. Jarvis. Cambridge University Press, Cambridge, p 21-39.
- Rychter AM, Randall DD.** 1994. The effect of phosphate deficiency on carbohydrate metabolism in bean roots. *Physiologia Plantarum* 91, 383-88.
- Sasaki O, Yamazaki K, Kawata S.** 1984. The development of lateral root primordia in rice plants *Japanese Journal of Crop Science* 53, 169-175.
- Schenk MK, Barber SA.** 1979. Root characteristic of corn genotypes as related to P uptake. *Agronomy Journal* 71, 921-924.
- Schenk MK, Barber SA.** 1980. Potassium and phosphorus uptake by corn genotypes grown in the field as influenced by root characteristics. *Plant and Soil* 54, 65-76.
- Seward P, Barraclough PB, Gregory PJ.** 1990. Modelling potassium uptake by wheat (*Triticum aestivum*) crops. *Plant and Soil* 124, 303-307.
- Sharman BC.** 1949. Developmental anatomy of the shoot of *Zea mays*. *Annals of Botany* VI(22), 245-282.
- Sharpley A.** 1995. Identifying critical sources of phosphorus export from agricultural catchments. In *Phosphorus loss from soil to water*,. Proceedings of a workshop held September 29-31, 1995, Wexford, Ireland, ed. Tunney H, Carton OT, Brookes PC, Johnson AE, pp 391-394.
- Sicher RC, Kremer DF.** 1988. Effects of phosphate deficiency on assimilate partitioning in barley seedlings. *Plant Science* 57, 9-17.
- Silberbush M, Barber SA.** 1983. Sensitivity of simulated phosphorus uptake to parameters used by a mechanistic-mathematical model. *Plant and Soil* 74, 93-100.
- Smith SE.** 1982. Inflow of phosphate into mycorrhizal and non-mycorrhizal *Trifolium subterraneum* at different levels of soil phosphate. *New Phytologist* 90, 293-303.

- Somasiri LLW, Edwards AC.** 1992. An ion exchange resin method for nutrient extraction of agricultural advisory soil samples. *Communication in Soil Science and Plant Analysis* **23**, 645-657.
- Somma F, Hopmans JW, Clausnitzer V.** 1998. Transient three-dimensional modeling of soil water and solute transport with simultaneous root growth, root water and nutrient uptake. *Plant and Soil* **202**, 281-293.
- Stapper M.** 1984. *SIMTAG : A simulation model of wheat genotype. Model documentation.* University of New England, Armidale. 108.
- Stryker RB, Gilliam JW, Jackson WA.** 1974. Non uniform phosphorus distribution in the root zone of corn : growth and phosphorus uptake. *Soil Science Society of America Proceedings* **38**, 334-340.
- Tardieu F, Pellerin S.** 1990. Modélisation de l'architecture du système racinaire du maïs au champ : aspects géométriques. In : *Physiologie et production du maïs*, ed. INRA & Université Paris Sud & AGPM, Paris (fr.), 133-141.
- Tardieu F, Pellerin S.** 1990. Trajectory of the primary roots of maize in fields with low mechanical constraints. *Plant and Soil*, **124**, 39-45.
- Tatsumi J, Endo N, Kono Y.** 1992. Root growth and partitioning of ¹³C-labelled photosynthate in the seminal root of corn seedlings as affected by light intensity. *Japanese Journal of Crop Science* **61**, 271-78.
- Tennant D.** 1976. Root growth of wheat. I. Early patterns of multiplication and extension of wheat roots including effects of levels of nitrogen, phosphorus and potassium. *Australian Journal of Agricultural Research* **27**, 183-96.
- Tester M, Smith SE, Smith FA, Walker NA.** 1986. Effects of photon irradiance on the growth of shoots and roots, on the rate of initiation of mycorrhizal infection and on the growth of infection units in *Trifolium Subterraneum* L. *New Phytologist* **103**, 375-390.
- Thaler P, Pagès L.** 1996. Periodicity in the development of root system of young rubber trees (*Hevea brasiliensis* Müell. Arg.) : relationship with shoot development. *Plant, Cell and Environment* **19**, 56-64.
- Thaler P, Pagès L.** 1996. Root apical diameter and root elongation rate of rubber seedlings (*Hevea brasiliensis*) show parallel responses to photoassimilate availability. *Physiologia Plantarum* **97**, 365-371.
- Thaler P, Pagès L.** 1998. Modelling the influence of assimilate availability on root growth and architecture. *Plant and Soil* **201**, 307-320.
- Tinker PB.** 1975. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizas on higher plants. *Symposium of the Society for Experimental Biology* **29**, 325-329.
- Tollenaar M, Bruulsema TW.** 1988. Efficiency of maize dry matter production during periods of complete leaf area expansion. *Agronomy Journal* **80**, 580-585.
- Tsegaye T, Mullins CE, Diggle AJ.** 1995. Modelling pea (*Pisum sativum* L.) root growth in drying soil. A comparison between observations and model predictions. *New Phytologist* **131**, 179-189.
- Usuda H, Shimogawara K.** 1991. Phosphate deficiency in maize. I. Leaf phosphate status, growth, photosynthesis and carbon partitioning. *Plant and Cell Physiology* **32**, 497-504.

- Van Veldhoevn PP, Mannaerts GP.** 1987. Inorganic and organic phosphate measurements in the nanomolecular range. *Analytical Biochemistry*, **161**, 45-48.
- Varlet-Grancher C.** 1982. Analyse du rendement de la conversion de l'énergie solaire par un couvert végétal. Thèse Doct. ès Sci. Nat., Université Paris-Sud, Orsay, 144 p.
- Varney GT, Canny MJ, Wang XL, McCully ME.** 1991. The branch roots of *Zea*. I. First order branches, their number, sizes and division into classes. *Annals of Botany* **67**, 357-364.
- Varney GT, McCully ME.** 1991. The branch roots of *Zea*. II. Developmental loss of the apical meristem in field-grown roots. *New Phytologist* **118**, 535-546.
- Veen BW, Boone FR.** 1990. The influence of mechanical resistance and soil water on the growth of seminal roots of maize. *Soil Tillage Research* **16**, 219-226.
- Versel JM, Mayor G.** 1985. Gradients in maize roots : Local elongation and pH. *Planta*, **164**, 96-100.
- Vincent CD, Gregory PJ.** 1989a. Effects of temperature on the development and growth of winter wheat roots. I. Controlled glasshouse studies of temperature, nitrogen and irradiance. *Plant and Soil* **19**, 87-97.
- Vincent CD, Gregory PJ.** 1989b. Effects of temperature on the development and growth of winter wheat roots. II. Field studies of temperature, nitrogen and irradiance. *Plant and Soil* **19**, 99-110.
- Walker DA, Sivak MN.** 1986. Photosynthesis and phosphate : a cellular affair? *Trends in Biochemical Sciences*, **11**, 176-179.
- Walker DA.** 1980. Regulation of starch synthesis in leaves. The role of orthophosphate. In : *Physiological Aspects of Crop Productivity*. Proceedings of the 15th Colloquium of the International Potash Institute, Bern, pp 195-207.
- Williams M, Yanai RD.** 1996 Multi-dimensional sensitivity analysis and ecological implications of a nutrient uptake model. *Plant and Soil* **180**, 311-324.
- Zee SEATM van der, Fokkink LGJ, van Riemsdijk WH.** 1987. A new technique for assessment of reversibly adsorbed phosphate. *Soil Society of American Journal* **51**, 599-604.

TABLE DES FIGURES

Figure I-1 Exemple de calcul de l'ordre de grandeur du P absorbé par le flux de transpiration du maïs. (Quantité totale de P prélevée par le maïs 45 kg P ha ⁻¹)	8
Figure I-2 Exemple de courbe de réponse. Relation entre le rendement relatif en grain du blé (IR) et la quantité de P extrait du sol par la méthode Olsen (d'après Morel et al., 1992).....	10
Figure I-3 Modélisation du prélèvement du P : du fonctionnement local de la rhizosphère à l'intégration à l'échelle du système racinaire entier	12
Figure I-4 Analyse de sensibilité du calcul du prélèvement de P aux changements des paramètres du modèle d'après Silberbush et Barber, 1983. Les paramètres sont définis p 14 et 15.	16
Figure II-1 Schéma de la base d'un pied de maïs.....	20
Figure II-2 Morphologie d'une racine primaire.....	22
Figure II-3 Représentation des racines simulées par un modèle de structure (Hackett et Rose, 1972).....	28
Figure II-4 Projection de la structure tridimensionnelle d'un système racinaire de maïs âgé de 60 jours (Pagès et al., 1989).....	28
Figure II-5 Modèle de distribution racinaire par horizon régulé par les variables environnementales et la gestion du pool de carbone (Asseng, 1997).....	30
Figure II-6 Modèle de croissance tridimensionnelle des racines régulé par l'assimilation carbonée et les variables pédoclimatiques (Clausnitzer et Hopmans, 1994).....	30
Figure III-1 Profil de densité apparente du sol. Les points sont la moyenne de 3 répétitions par profondeur (— écart type).	38
Figure III-2 Teneur en N (en % de MS) des traitements en fonction de la biomasse aérienne accumulée (t MSA ha ⁻¹). Courbe de dilution critique de l'azote (Plénet, 1995).....	40
Figure III-3 Évolution des apports d'eau (pluie + irrigation) et de l'ETM cumulée entre le semis et le stade floraison femelle (98 JAS).....	40
Figure III-4 Évolution du profil d'humidité volumique du sol entre 35 et 110 jours après le semis. L'humidité volumique au point de flétrissement (HypF4.2) a été estimée à partir de la formule de COMBEAU-QUANTIN pour les sables : HypF4.2 = Dapp * [0.26 (A+L)+1.15(M.O.)-1.7], avec : A la teneur du sol en argile (%), L la teneur du sol en limons fins (1-20µ) (%), et M.O. la teneur du sol en matière organique (%).	42
Figure III-5 Quantité de P accumulée par les plantes des trois traitements (kg/ha) au cours du temps a) dans toute la plante, b) dans les parties aériennes, c) dans les racines.	46
Figure III-6 Evolution de la teneur en P (g P kg ⁻¹ matière sèche) des plantes au cours du temps a) dans la plante entière, b) dans les parties aériennes et c) les racines.	47
Figure III-7 Teneur en P des parties aériennes (en g P kg ⁻¹ de MS) des traitements en fonction de la biomasse aérienne accumulée (de 0 à 1 t MSA ha ⁻¹). En insert même représentation pour une biomasse aérienne de 0 à 30 t MSA ha ⁻¹	48
Figure III-8 Relation entre le quantité de P prélevée par unité de surface de sol (kg P ha ⁻¹) en fonction de la biomasse racinaire (t matière sèche racinaire ha ⁻¹).....	48
Figure III-9 Indice foliaire en fonction du cumul de températures de l'air depuis le semis (base 6°C) pour les traitements P0; P1.5 et P3.	50
Figure III-10 Différence d'indice foliaire par rapport au traitement P1,5 pour les traitements P0 et P3, en fonction du cumul de températures de l'air depuis le semis.	50

Figure III-11 Nombre de feuilles visibles en fonction du cumul de température de l'air depuis le semis pour les traitements P0, P1.5 et P3. Les points sont la moyenne des suivis sur les 4 blocs.	51
Figure III-12 Différence du nombre de feuilles visibles par rapport au traitement P1,5 pour les traitement P0 et P3, en fonction du cumul de températures de l'air depuis le semis.	51
Figure III-13 Surface finale des feuilles des différents étages foliaires pour les trois traitements. Test t de Student sur échantillon apparié (appariement par étage foliaire)	52
Figure III-14 Longueur (a) et largeur (b) finales des feuilles des différents étages foliaires pour les trois traitements. Test t de Student sur échantillon apparié (appariement par étage foliaire)	52
Figure III-15 Comparaison entre la biomasse sèche racinaire pesée et recalculée à partir des mesures morphologiques.	54
Figure III-16 Production de matière sèche totale entre le semis et le stade 14 feuilles.	55
Figure III-17 Evolution au cours du temps du rapport entre la biomasse racinaire et la biomasse totale.	56
Figure III-18 Evolution du rapport biomasse sèche racinaire sur biomasse sèche totale (a) en fonction de la biomasse sèche totale produite (L'abscisse est en échelle logarithmique pour visualiser les écarts aux faibles valeurs de biomasse), et (b) en fonction du stade de développement exprimé en nombre de feuilles visibles.	56
Figure III-19 Biomasse totale produite par unité de surface en fonction de la quantité de PARa calculée pour les traitements P0, P1.5 et P3 sur la période levée - 14 feuilles (sur P1.5).	58
Figure III-20 Biomasse aérienne produite par unité de surface en fonction de la quantité de PARa calculée pour les traitements P0, P1.5 et P3 sur la période levée - 14 feuilles (sur P1.5).	58
Figure III-21 Nombre total moyen de racines primaires émises au cours du temps.	60
Figure III-22 a) Rang moyen du dernier phytomère portant des racines primaires par traitement au cours du temps exprimé en cumul de température (°C.j base 6). b) Écart entre le rang moyen du dernier phytomère portant des racines primaires de P1.5 et le rang moyen du dernier phytomère de P0 et P3, au cours du temps.	60
Figure III-23 Rang du dernier phytomère portant des racines primaires en fonction du nombre de feuilles visibles.	61
Figure III-24 Comparaison des longueurs moyennes des racines primaires mesurées sur le traitement P3 (en abscisse) et le traitement P0 (en ordonnée) sur les différents phytomères. La ligne en trait plein est la bissectrice.	62
Figure III-25 Localisation des apex des racines primaires prélevées à partir de fosses. Toutes les dates de prélèvement sont ici confondues (0 à 700 °C.j). L'abscisse représente la distance horizontale parcourue (cm) depuis le pied de maïs. Par convention nous avons affecté une valeur positive pour les racines se situant dans les "rangs" et les "inter rangs non tassés", et une valeur négative aux racines se situant dans les "inter rangs tassés". L'ordonnée représente la profondeur (cm) atteinte par la racine. Les numéros de la légende correspondent aux numéros des phytomères dont sont issues les racines.	62
Figure III-26 a) Diamètre basal et b) diamètre apical moyens des racines primaires en fonction du rang du phytomère. Le symbole (*) indique les différences significatives au seuil de 5 % entre les traitements P0 et P3.	64
Figure III-27 Longueur moyenne (des différentes dates de prélèvement) de la zone basale non ramifiée des racines primaires en fonction du numéro du phytomère	66
Figure III-28 Évolution de la longueur moyenne de la zone apicale non ramifiée des primaires (LZANR en cm) au cours du temps pour les différents phytomères. Les chiffres de la légende font référence au rang du phytomère.	66
Figure III-29 Bac de germination	68
Figure III-30 Plantule de maïs après 5 jours de germination	68
Figure III-31 Disposition des pots dans la serre.	71

Figure III-32 Système de fixation des plantules	71
Figure III-33 Rayonnement photosynthétiquement actif incident (PARI) journalier au cours de l'expérience de sevrage en P mesuré dans la serre au dessus des pots de culture.	74
Figure III-34 Calcul de la vitesse d'allongement de la racine primaire et de sa zone ramifiée. M_i désigne la position de la marque tracée au temps t_i , $d(M_i; M_{i+1})$ est la distance entre deux marques successives tracées à la limite apicale de la zone ramifiée de la racine primaire aux temps t_i et t_{i+1} respectivement. $LZANR_i$ et $LZANR_{i+1}$ sont les longueurs de la zone apicale non ramifiée mesurées aux temps t_i et t_{i+1} respectivement.	76
Figure III-35 Comparaison de la longueur des racines primaires ayant reçu des marques et la longueur des racines de la même plante et du même phytomère n'ayant pas reçu des marques. (prélèvement du 1/8/97).....	78
Figure III-36 Comparaison des longueurs moyennes des racines primaires par phytomère mesurées aux différentes dates de prélèvement sur les plantes non marquées et marquées (suivies en continu). Les barres horizontales et verticales représentent les écart types de la moyenne.	78
Figure III-37 Evolution des quantités de P absorbées par les plantes depuis le sevrage	80
Figure III-38 Evolution des nombres de feuilles visibles, ligulées et sèches sur les plantes suivies en continu (8 par traitement).	82
Figure III-39 Production de biomasse sèche aérienne et racinaire des plantes sevrées en P exprimée en pourcentage du témoin, en fonction du nombre de jour après le sevrage en P.....	84
Figure III-40 Evolution du rapport "matière sèche racinaire sur matière sèche totale" en fonction a) de la biomasse totale produite aux différentes dates de prélèvement et en fonction b) du nombre de feuilles visibles.	84
Figure III-41 Evolution de la teneur en glucose des apex des racines primaires des phytomères 0 à 5 sur les <u>plantes témoins</u>	86
Figure III-42 Teneur en glucose a) des apex des <u>racines primaires</u> et b) des apex des <u>racines secondaires</u> en fonction du nombre de jours depuis le début du sevrage en P.....	86
Figure III-43 Biomasse sèche totale produite (g par plante) en fonction de la quantité de rayonnement photosynthétiquement actif cumulé par les plantes sevrées en P et les témoins.....	88
Figure III-44 Nombre total de racines primaires émises par plantes depuis le début du sevrage en P. Mesures sur les plantes suivies en continu.	89
Figure III-45 Rythme d'émission des racines primaires sur les phytomères successifs a) en fonction de la durée du sevrage en P, b) du stade des plantes représenté par le nombre de feuilles visibles.....	89
Figure III-46 Vitesses d'allongement ($VARb10$ cm par °C.j, température de la solution nutritive) des racines primaires des phytomères 0 à 3 mesurées sur les plantes suivies en continu (au moyen des marques sur les racines) en fonction du nombre de jours depuis le début du sevrage en P. .	92
Figure III-47 Evolution au cours du temps de la longueur des racines primaires des plantes sevrées en P exprimée en pourcentage de la longueur des primaires des témoins sur les phytomères 0 à 3. ..	94
Figure III-48 Longueur de la zone apicale non ramifiée des racines primaires (cm) en fonction de la vitesse d'allongement des primaires (cm/°C.j base 10 de la solution nutritive).	95
Figure III-49 Délai entre la différenciation des primordia et l'émergence des racines secondaires (°C.j de la solution nutritive) en fonction de la vitesse d'allongement de la racine primaire (cm/°C.j base 10 de la solution nutritive).	95
Figure III-50 Longueur des racines secondaires (cm) émises après le sevrage sur chaque phytomère en fonction du temps écoulé depuis leur émission exprimé en cumul de température de la solution nutritive en base 10 (°C.j).	99
Figure III-51 Pourcentage des racines secondaires ramifiées par classe de longueur des racines secondaires sur les phytomères 0 à 3.	103
Figure III-52 Chronologie des modifications de la morphogenèse aérienne et racinaire consécutives au sevrage en P des plantules de maïs.	104

Figure III-53 Schéma décrivant les modifications de la gestion du carbone par la plante causée par une déficience en P et ses conséquences sur la morphogenèse racinaire.	110
Figure IV-1 Schéma décrivant le fonctionnement du modèle.	114
Figure IV-2 Relation entre la vitesse d'allongement (cm par jour) et le diamètre apical de pivots et de racines secondaires (en cm) sur Hévéa (Thaler et Pagès, 1998).	116
Figure IV-3 Relation entre la vitesse d'allongement (cm par °C.j de la solution nutritive base 10°C) et le diamètre apical (cm) des racines primaires et secondaires observée lors de l'expérience de sevrage en P. La courbe enveloppe est une fonction mono moléculaire ajustée aux quantiles 95%.	116
Figure IV-4 Evolution du diamètre des racines en fonction du taux de satisfaction de la demande.	118
Figure IV-5 Evolution des concentrations moyennes, minimales et maximales quotidiennes en P dans la solution nutritive pour les traitements T1, T2 et T3.	122
Figure IV-6 Evolution du PAR incident en MJ m ⁻² par jour au dessus des traitements T1, T2 et T3 lors de l'expérimentation en serre en 1996.	123
Figure IV-7 Echantillonnage des racines pour les mesures morphologiques détaillées sur les racines secondaires et tertiaires.	124
Figure IV-8 Quantité de P accumulée par les plantes des trois traitements T1, T2 et T3 (mg P par plante) au cours du temps dans toute la plante.	126
Figure IV-9 Evolution de la teneur en P (g P kg ⁻¹ matière sèche) des plantes des traitements T1, T2 et T3 au cours du temps a) dans la plante entière, b) dans les parties aériennes et c) les racines.	126
Figure IV-10 Evolution de la surface foliaire verte par plante au cours du temps exprimé en STb6 air depuis la germination.	127
Figure IV-11 Rythme d'émission des feuilles visibles pour les traitements T1, T2 et T3.	127
Figure IV-12 Biomasse sèche aérienne (g par plante) en fonction de la surface foliaire totale (cm ² par plante).	128
Figure IV-13 Biomasse sèche totale produite par plante pour les différents niveaux d'offre en P au cours du temps.	130
Figure IV-14 Evolution du rapport matière sèche racinaire sur matière sèche totale au cours du temps.	131
Figure IV-15 Evolution du rapport matière sèche racinaire sur matière sèche totale en fonction a) de la biomasse totale accumulée par plante, b) du stade de la plante (NFV).	131
Figure IV-16 Relation entre la biomasse sèche totale produite et la quantité de rayonnement photosynthétiquement actif accumulé par plante (PARac).	132
Figure IV-17 Evolution du nombre total de racines primaires émises par plante au cours du temps exprimé en somme de température base 10 (°C.j) de la solution nutritive. Les points correspondent aux dénombrements sur les plantes suivies et prélevées.	132
Figure IV-18 Rythme d'émission des racines primaires sur les phytomères successifs représenté par l'évolution du rang du dernier phytomère portant des racines primaires a) au cours du temps (STb10 solution nutritive), b) en fonction du stade (NFV).	134
Figure IV-19 Longueur moyenne d'une racine primaire par phytomère (phytomère 0 à 5) au cours du temps exprimé en somme de température de la solution nutritive (base 10 °C) depuis la mise en germination des graines (STb10 SN °C.j).	136
Figure IV-20 Longueur moyenne d'une racine primaire sur les phytomères 4 et 5 en fonction du temps écoulé depuis la date d'émission des racines sur ces phytomères exprimé en STb10 SN (°C.j).	138
Figure IV-21 Densité moyenne de racines secondaires en fonction de la distance à la base de la racine primaire (cm) pour les phytomères 0 à 3.	139
Figure IV-22 Distribution des fréquences de racines secondaires échantillonnées par classes de longueur en cm pour les différents phytomères et dates de prélèvement de plantes. L'ordonnée à droite des	

- graphiques correspond à la fréquence cumulée en pourcentage. Le nombre entre parenthèse indique le nombre de mesures effectuées sur les trois traitements. 144*
- Figure IV-23 Pourcentage de racines secondaires ramifiées pour chaque classe de longueurs des racines secondaires. Pourcentage calculés sur l'ensemble des mesures réalisées aux trois dates de prélèvement. 146*
- Figure IV-24 a) rapport 'longueur de secondaires / longueur de primaires' en fonction de la longueur de primaires et b) rapport 'longueur de tertiaires / longueur de secondaire' en fonction de la longueur de secondaires. 148*
- Figure IV-25 Comparaison des longueurs de racine simulées et des longueurs moyennes de racines primaires, secondaires et tertiaires observées par traitement (m par plante)..... 152*
- Figure IV-26 Allongements simulés des racines primaires des différents phytomères..... 154*
- Figure IV-27 Distributions des fréquences de racines secondaires par classes de longueur en (cm) simulées pour les différents phytomères à la dernière date. L'ordonnée à droite des graphiques correspond à la fréquence cumulée en pourcentage. 155*
- Figure IV-28 Distributions des longueurs des racines tertiaires simulées sur l'ensemble des phytomères confondus aux trois dates 303, 405 et 474 °C.j, a), b) et c) respectivement..... 157*
- Figure IV-29 Comparaison des rapports 'longueur de tertiaires sur longueur de secondaires' simulés et observés aux trois dates et pour les trois traitements..... 158*

LISTE DES TABLEAUX

Tableau III-1 Caractéristiques physico-chimiques du sol (1995), moyenne des 4 blocs P1.5.	36
Tableau III-2 Renseignements principaux sur l'itinéraire technique du maïs et sur les variables climatiques cumulées sur le cycle de culture à Carcarès-Ste-Croix.	38
Tableau III-3 Production de biomasse sèche et répartition entre les parties aériennes et racinaires pour les traitements P0 et P1.5. Les valeurs sont les moyennes des 4 blocs.	55
Tableau III-4 Nombre final moyen de racines primaires par phytomère.	61
Tableau III-5 Composition de la solution nutritive utilisée lors de l'expérimentation de sevrage en P.	72
Tableau III-6 Paramètres climatiques enregistrés dans la serre sur la période du 16/07/97 au 07/08/97 (Expérimentation en serre en 1997).	74
Tableau III-7 Evolution des teneurs en P des plantes après le sevrage (Chaque valeur est la moyenne de 8 plantes).	80
Tableau III-8 Nombres de feuilles visibles, nombre de feuilles ligulées et surface foliaire totale sur les plantes lors des prélèvements effectués après le sevrage en P (8 plantes par date et par traitement).	82
Tableau III-9 Dimensions finales des limbes des différents étages foliaires des plantes sevrées en P et des témoins. Les feuilles non ligulées à la fin de l'expérience sont indiquées par un "X"	83
Tableau III-10 Evolution de la biomasse sèche produite et du rapport biomasse sèche racinaire sur biomasse sèche totale des plantes témoins et sevrées en P (-P).	83
Tableau III-11 Nombre total de racines primaires et longueur cumulée de racine primaire par plante en fonction de la durée depuis le sevrage en P. Mesures réalisées sur les plantes prélevées.	90
Tableau III-12 Diamètre apical des racines primaires des phytomères 0 à 3 en fonction du nombre de jours depuis le début du sevrage. Les racines primaires altérées ont été exclues des calculs.	90
Tableau III-13 Nombre de racines secondaires par centimètre de primaire, en fonction du temps écoulé entre le début d'application du traitement et la date d'émission des secondaires sur les segments étudiés.	96
Tableau III-14 Longueur moyenne des racines secondaires en fonction du temps écoulé entre le sevrage et leur émission et en fonction de leur âge. Seules les secondaires émises après le sevrage en P sont prise en compte.	100
Tableau IV-1 Composition des solutions nutritives de référence et des différents traitements.	120
Tableau IV-2 Paramètres climatiques enregistrés dans la serre sur la période 09/08/96 au 07/09/96 (Expérimentation en serre en 1996).	124
Tableau IV-3 Dimensions finales des limbes des différents étages foliaires (surface foliaire verte, longueur finale et largeur maximale).	128
Tableau IV-4 Production de biomasse sèche et répartition entre les parties aériennes et racinaires pour les traitements T1, T2 et T3. Les valeurs sont les moyennes de 8 plantes par date de prélèvement.	130
Tableau IV-5 Nombre final moyen de racines primaires par phytomère (Expérience en serre 1996). X indique les cas où le nombre final de racines primaires par phytomère n'était pas atteint à la dernière date de prélèvement.	134
Tableau IV-6 Diamètre basal moyen (mm) des racines primaires en fonction du numéro du phytomère dont elles sont issues, toutes dates de mesure confondues.	135
Tableau IV-7 Diamètre apical des primaires aux trois dates de prélèvement.	135

<i>Tableau IV-8 Densité moyenne de racines secondaires (cm^{-1}) pour les racines primaires des différents phytomères.</i>	140
<i>Tableau IV-9 Diamètre en (mm) des racines secondaires des différents phytomères pour les traitements T1, T2 et T3.</i>	140
<i>Tableau IV-10 Nombre de tertiaires par cm de zone ramifiée des racines secondaires. (Les valeurs entre parenthèses sont les nombres de segments de racines secondaires ramifiés de 1 cm échantillonnés).</i>	147
<i>Tableau IV-11 Synthèse des données morphologiques aériennes et racinaires.</i>	148
<i>Tableau IV-12 Paramètres communs aux trois traitements utilisés lors des simulations</i>	151
<i>Tableau IV-13 <u>Longueur totale simulée de racine par ordre racinaire</u> pour chacun des trois traitements et rapports : longueur totale de secondaires sur longueur totale de primaires, et longueur totale de tertiaire sur longueur totale de secondaire. Rapport du nombre total de tertiaires par plante sur la longueur totale de secondaires (cm par plante)</i>	152
<i>Tableau IV-14 Diamètre apical des racines primaires simulé.</i>	154
<i>Tableau IV-15 Diamètre des racines secondaires. Moyenne des diamètres des segments composant chacune des secondaires</i>	156
<i>Tableau IV-16 Diamètres apicaux simulés des racines tertiaires</i>	158

ANNEXES

Annexe 1 Données climatiques de l'essai au champ en 1996.

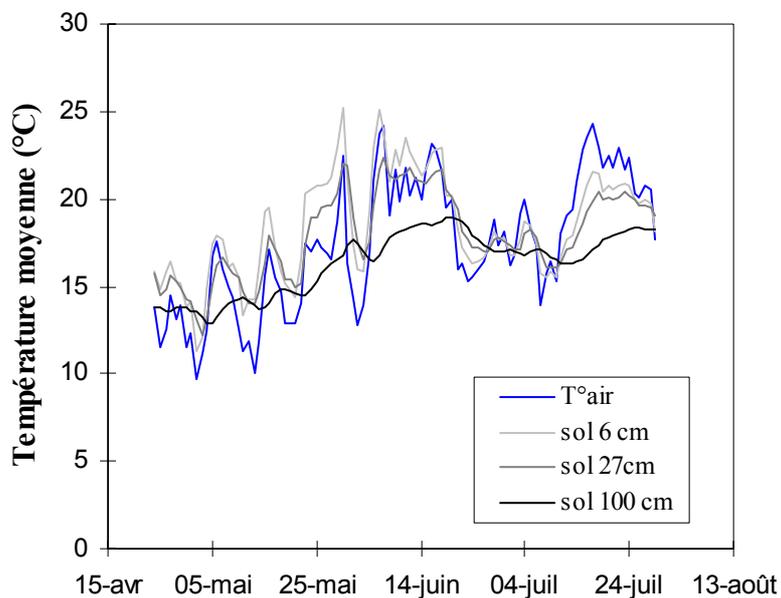


Figure 1 Température de l'air et du sol à 6, 27 et 100 cm de profondeur, enregistrées sur le site de l'expérimentation au champ.

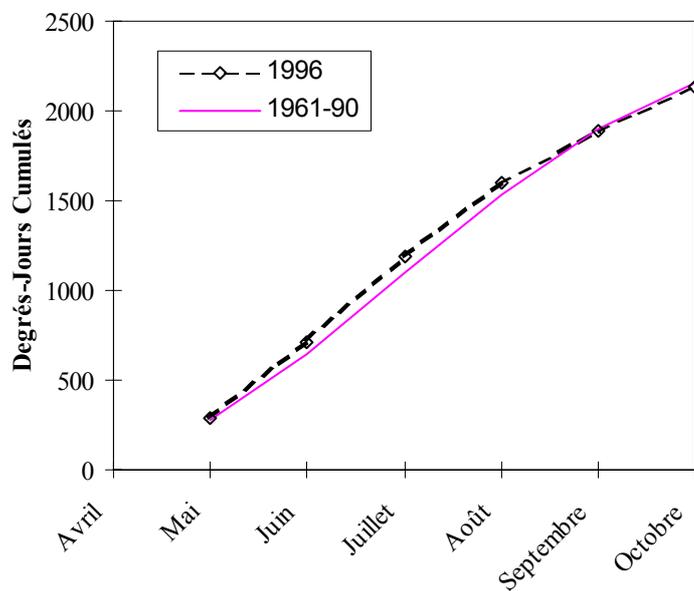


Figure 2 Comparaison des cumuls de température air enregistrés lors de l'expérimentation en 1996 avec les températures moyennes sur la période 1961-1990 dans la région (1^{er} Mai au 31 Octobre en base 6 °C).

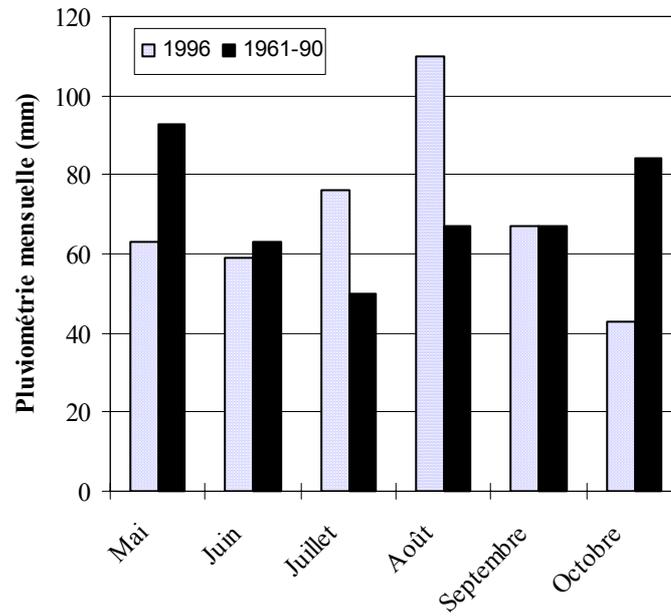


Figure 3 Comparaison de la pluviométrie mensuelle enregistrée lors de l'expérimentation en 1996 avec la pluviométrie mensuelle moyenne sur la période 1961-1990 dans la région (1^{er} Mai au 31 Octobre).

Annexe 2 Dispositif de culture en hydroponie en serre et calcul du renouvellement de la solution nutritive.



Réserve de solution nutritive mère



Pot de culture

Calcul du volume ($V_{Xm\grave{e}re}$ en litre) de la solution nutritive mère à la concentration $C_{Pm\grave{e}re}$ (moles de P .l⁻¹) à apporter dans les pots de culture (de volume (V_{pot} en litre)) pour maintenir la concentration en P de la solution fille proche de la concentration en P visée par traitement (C_{Ptrait} en moles de P .l⁻¹).

La concentration en P dans la solution nutritive des pots de culture est déterminée quotidiennement le matin : $C_{Pmesur\acute{e}}$ (moles de P .l⁻¹).

L'apport d'une solution concentrée (solution mère) dans une solution moins concentrée (solution dans les pots) consiste en **une dilution** (cette méthode permet de limiter les volumes de solution nutritive à apporter) :

$$C_{Ptrait} = \frac{(C_{Pmesur\acute{e}} * V_{pot}) + (C_{Pm\grave{e}re} * V_{Xm\grave{e}re})}{V_{pot} + V_{Xm\grave{e}re}}$$

⇔

$$V_{Xm\grave{e}re} = \frac{(C_{Ptrait} - C_{Pmesur\acute{e}}) * V_{pot}}{(C_{Pm\grave{e}re} - C_{Ptrait})}$$

Le volume $V_{Xm\grave{e}re}$ est apporté de façon fractionnée sur l'ensemble de la journée au moyen du dispositif décrit ci dessus.

Annexe 3

Méthode de calcul du temps de sortie des latérales

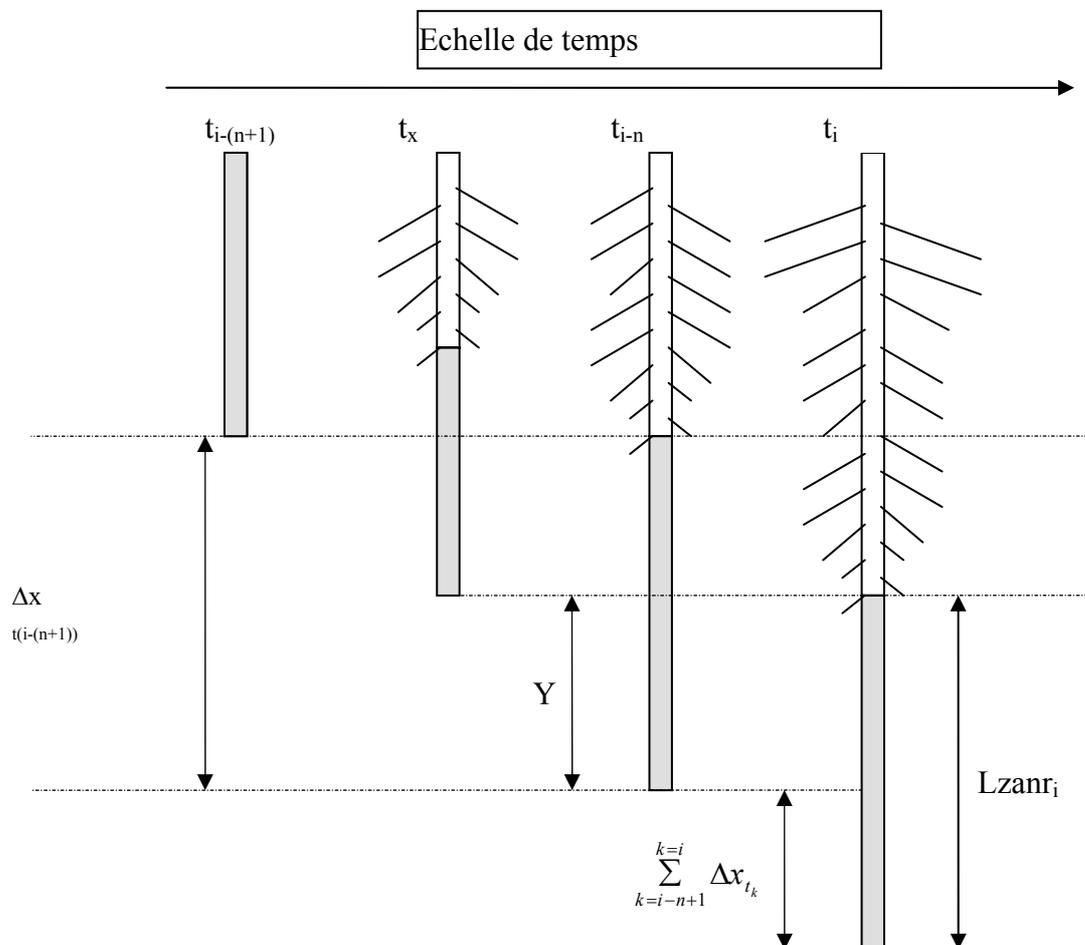
L'objectif est de calculer le temps écoulé entre la date de formation des ébauches des racines secondaires et la date à laquelle les secondaires deviennent visibles, à partir des mesures réalisées à pas de temps journalier (noté respectivement t_i et t_j pour les méthodes 1 et 2).

Le pas de temps de mesure journalier ne permet pas un accès direct au temps de sortie des latérales. Nous utiliserons donc les méthodes de calcul indirect ci-dessous en faisant dans un l'hypothèse simplificatrice que les ébauches des latérales se différencient au niveau de l'apex.

Les mesures utilisées pour les calculs sont :

- La longueur totale de la racine primaire
- La longueur de la zone apicale non ramifiée (LZANR)
- La vitesse d'allongement journalière de la primaire (VAR)
- La vitesse d'allongement de la zone ramifiée (VZr)

1. Méthode "ascendante"



On recherche t_x , date à laquelle se sont formées les ébauches des latérales qui sont devenues visibles à t_i , sous l'hypothèse que les latérales se sont différenciées au niveau de l'apex. Cela revient à rechercher la date à laquelle la longueur totale de la primaire était égale à la longueur ramifiée à t_i . Ceci revient à calculer le temps (d_1) nécessaire pour fabriquer L_{zar_i}

On recherche d'abord les deux dates de mesures $t_{i-(n+1)}$ et t_{i-n} qui encadrent la date t_x .

Equation 1-1
$$d_1 = t_i - t_x$$

\Leftrightarrow

Equation 1-2
$$d_1 = (t_i - t_{i-n}) - (t_{i-n} - t_x)$$

Pour calculer le premier terme de l'Equation 1-2 il faut d'abord rechercher la valeur entière de n . Pour trouver la valeur n , nous réalisons un test sur les allongements. Comme le délai ($t_i - t_x$) est le temps qui a été nécessaire pour que la racine s'allonge de d'une longueur égale à L_{zar_i} , on recherche les deux dates telles que :

- l'allongement cumulé depuis $t_{i-(n+1)}$ est immédiatement supérieur à L_{zar_i} . C'est la dernière date de mesure avant t_x .

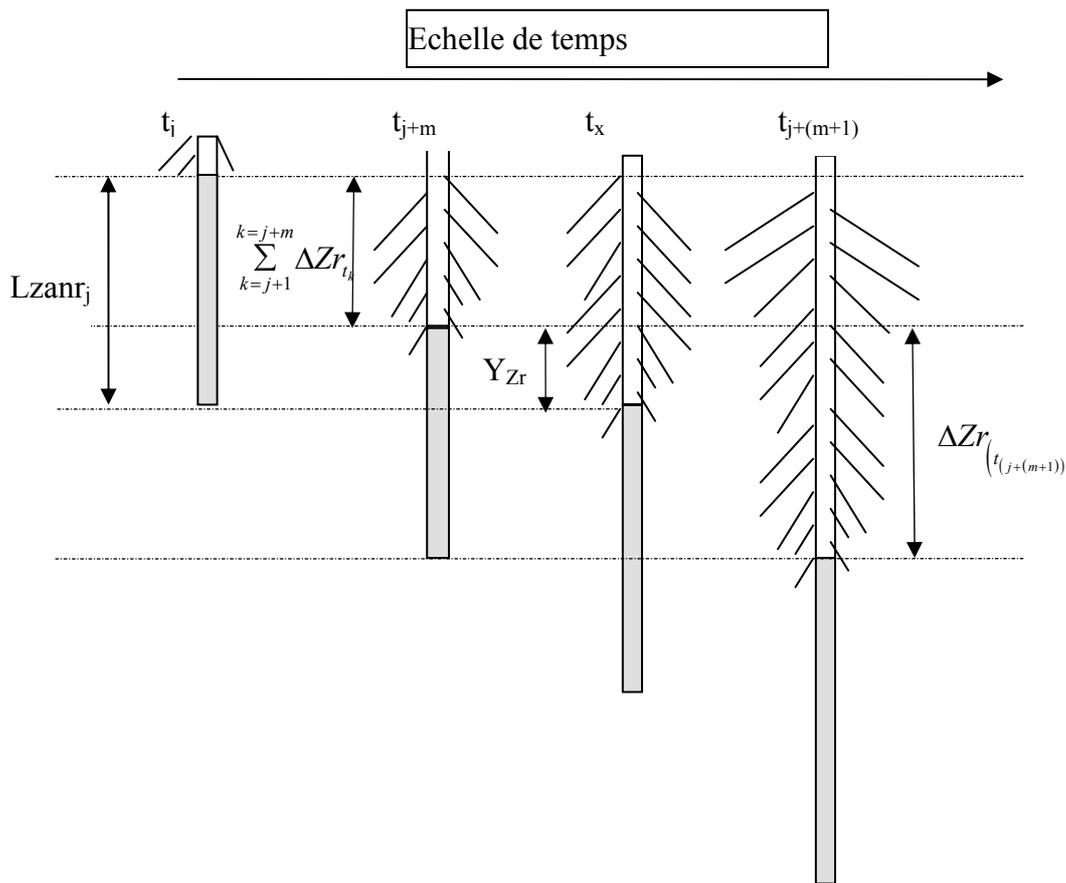
- l'allongement cumulé depuis t_{i-n} est immédiatement inférieur à L_{zar_i} . C'est la première date de mesure après t_x .

Le deuxième terme de l'équation 1.2 ($t_{i-n} - t_x$) est le temps qui a été nécessaire pour que la racine s'allonge de Y (Longueur de la primaire à t_{i-n} (L_{i-n}) moins la longueur de la zone ramifiée à t_i). ($t_{i-n} - t_x$) est calculé en supposant que la vitesse d'allongement de la primaire entre $t_{i-(n+1)}$ et t_{i-n} ($VAR_{(t_{i-n})}$) était constant sur cette période.

Equation 1-3
$$(t_{i-n} - t_x) = \frac{Y}{VAR_{(t_{i-n})}}$$

Finalemnt d_1 est calculé à partir de l'équation 1-2. Cette méthode de calcul suppose de remonter dans le temps pour rechercher la date de différenciation des ébauches des latérales. Nous l'avons donc nommer arbitrairement "méthode ascendante".

2. Méthode "descendante"



A la date t_j (date d'observation), la longueur totale de la primaire et de la longueur de la zone apicale non ramifiée (L_{zanr_j}) sont mesurées.

L'objectif est de déterminer le temps écoulé entre la date t_j et la date t_x qui correspond à la date de sortie des latérales au niveau de la zone apicale de la date t_j .

On calcule la durée d_2 nécessaire pour que le front de sortie des latérales atteigne l'endroit où était l'apex à la date t_j .

Equation 2-1
$$d_2 = t_x - t_j$$

\Leftrightarrow

Equation 2-2
$$d_2 = (t_x - t_{j+m}) - (t_{j+m} - t_j)$$

$(t_{j+m} - t_j)$ est le délai entre la date d'observation t_j et la dernière date d'observation avant que le front de ramification ne dépasse la position de l'apex de la primaire à t_j .

$(t_x - t_{j+m})$ est le délai nécessaire pour que le front de ramification parcoure la distance Y_{Zr} (distance entre la position de l'apex à t_j et la limite de la zone ramifiée à t_{j+m}). ce délai est calculé en supposant que la vitesse de progression du front de ramification ($VAZr_{(t_{j+(m+1)})}$) est constante entre t_{j+m} et $t_{j+(m+1)}$.

$$t_x - t_{j+m} = \frac{Y_{Zr}}{VAZr_{t_{j+(m+1)}}}$$

Finalement d2 est calculé au moyen de l'équation 2-2.

Cette méthode de calcul revient à calculer le temps pour que les latérales en cours de différenciation au temps t_j deviennent visibles. Nous avons donc nommé arbitrairement cette méthode : "méthode descendante" par opposition à la première.

Auteur : Alain MOLLIER

Titre : Croissance racinaire du maïs (*Zea mays* L.) sous déficience en phosphore. Etude expérimentale et modélisation.

Résumé :

Ce travail étudie l'effet d'une déficience en phosphore (P) sur la construction de l'arborescence racinaire du maïs (*Zea mays* L.). Un modèle prédictif est ensuite proposé et évalué.

L'effet d'une déficience en P sur le développement aérien et racinaire d'une plante de maïs a été étudié au champ à 3 niveaux d'offre en P, et en hydroponie par une expérience de sevrage en P. Une déficience en P réduit très tôt et très fortement la croissance foliaire. La réduction d'accumulation de biomasse totale par plante (aérienne et racinaire) est principalement expliquée par cette réduction de surface foliaire. Le coefficient de conversion du rayonnement intercepté en biomasse n'est affecté qu'à des niveaux de déficience forts. Immédiatement après un sevrage en P, la croissance racinaire est légèrement stimulée. Cette stimulation coïncide avec un accroissement de la teneur en sucres solubles dans les apex. A plus long terme elle est par contre réduite, mais plus tardivement et moins fortement que la croissance aérienne. Les processus de construction de l'arborescence racinaire affectés sont principalement l'émission des racines adventives primaires et l'allongement des racines latérales. L'allongement des racines primaires, et les densités de latérales, sont peu affectés. Ces effets, observés à la fois au champ et en conditions hydroponiques, s'apparentent à ce qui est observé lorsque la croissance racinaire est limitée par la disponibilité en assimilats carbonés. L'interprétation générale proposée est qu'une déficience en P affecterait la croissance et la morphogénèse racinaire uniquement via son effet sur la croissance foliaire et ses conséquences sur l'assimilation et la répartition du carbone dans la plante. Il n'y aurait pas, dans la gamme de déficience explorée, d'autre effet direct ou spécifique de la déficience en P sur les processus d'organogénèse racinaire.

Le modèle proposé combine un modèle classique d'interception du rayonnement et de production de biomasse et un modèle d'architecture racinaire simulant l'apparition, l'allongement et la ramification de l'ensemble des racines considérées individuellement et leurs connections entre elles. L'interfaçage entre ces deux modèles a été fait en s'inspirant d'un modèle existant combinant disponibilité en assimilats et architecture racinaire développé et testé sur une autre espèce. L'allongement potentiel des racines à chaque pas de temps dépend de la température et du diamètre apical des racines. Leur allongement effectif dépend du rapport entre la biomasse allouée aux racines et la biomasse nécessaire pour satisfaire la somme des allongements potentiels. Ce taux de satisfaction de la demande modifie aussi le diamètre des racines et donc leur allongement potentiel ultérieur. Ce modèle a été testé sur un jeu de données indépendant, obtenu par culture de plantes de maïs en hydroponie à 3 niveaux d'offre en P. Le modèle restitue de façon satisfaisante l'ordre de grandeur des longueurs de racines des différents ordres dans les trois traitements. La nature des processus racinaires affectés dans le traitement déficient en P est également correctement restitué.

Mots clés : *Zea mays* L., maïs, phosphore, système racinaire, racine, développement, croissance, modèle d'architecture.

Author : Alain MOLLIER

Title : Maize (*Zea mays* L.) root growth as affected by phosphorus deficiency. Experimental study and modelling.

Summary :

The objective of this work was to study how phosphorus (P) deficiency affects the maize root system growth and morphogenesis. A predictive model was also proposed and evaluated.

The effect of phosphorus deficiency on aerial and root growth of maize was studied in an experimental field at three levels of soil P availability. A P starvation experiment was also carried out on plants grown on a nutrient solution. Phosphorus deficiency early and severely reduced leaf growth. The lower biomass produced per plant (shoot + root) was mainly explained by this reduced leaf area. The ratio between the total biomass produced per plant and the amount of photosynthetically active radiation intercepted by leaves was only affected at the most severe P deficiency levels. Just after P starvation, root growth was slightly stimulated. An higher concentration of soluble sugars in root apices was also observed. Later on however, root growth was reduced by P deficiency, but this reduction was lower and occurred later for roots than for shoots. Root developmental processes which were affected were mainly the emergence of new adventitious roots, and the elongation of laterals. Elongation of adventitious roots, and the density of laterals, were almost not affected. On the whole, the pattern of modifications of the root system morphology under P deficiency was very similar to what is observed when root growth is limited by availability in carbohydrates. It was concluded that P deficiency affects root growth only through its effect on leaf growth and its consequences on carbon assimilation and distribution in the plant. In the range of P deficiency explored, there was no evidence of any other direct or specific effect of P deficiency on root organogenesis.

The proposed model combines a model based on radiation interception and biomass accumulation on the one hand, and an architectural root model on the other hand. The architectural model simulates root appearance, elongation and branching for each individual root and their connections with each others. The combination of both models was made according to an existing model associating availability in carbohydrates and root architecture developed evaluated on an other species. At each time step, the potential elongation of each root is supposed to depend on temperature and on its apical diameter. The actual elongation of each root depends on the ratio between the amount of biomass allocated to the root system and the total biomass which would be needed to satisfy the sum of potential elongation of all roots. This ratio also controls the variations of each root apical diameter and, therefore, their subsequent potential elongation. This model was tested on an independent set of data of maize plants grown on a nutrient solution at three levels of P concentration. The model correctly simulated root length per branching order for all three experimental treatments. Root development processes which were affected in the P deficient treatment were also correctly reproduced.

Key words : *Zea mays* L., maize, phosphorus, root system, root, development, growth, architectural model.

