

LE SYSTEME RACINAIRE DES ARBRES : INFLUENCES DU MILIEU ET DE LA TAILLE MECANISMES DE REPONSES AUX CONTRAINTES

Il existe chez les arbres une grande diversité de formes et fonctions des racines, (voir fiche « Racine et système racinaire des arbres : structure et développement »). Celle-ci voit sa plus large expression en région tropicale, très riche en espèces et peu contraignante pour leur croissance.

Sous nos latitudes, cette diversité, moins spectaculaire, est perceptible au niveau de l'anatomie, la morphologie, la durée de vie, l'orientation, la symétrie, la disposition dans l'espace et la fonction et des racines.

Chaque espèce développe un nombre fini (relativement faible <10) de catégories racinaires (types morphologiques, anatomiques et fonctionnels). Ces dernières sont agencées selon un ordre précis dans le système ramifié. Chaque catégorie est caractérisable par une combinaison de propriétés qui lui sont propres et la différencie des autres composants de l'enracinement de l'espèce (voir fiche « Racine et système racinaire des arbres : structure et développement »).

Certaines contraintes du sol ou pratiques culturales viennent perturber la forme de l'enracinement.

L'environnement souterrain est un milieu hétérogène, contraignant. Il est souvent soumis à des modifications brutales, répétées et aléatoires des caractéristiques physiques et chimiques. Ces changements locaux peuvent modifier les gradients naturels de propriétés du sol (température, compacité, teneur en eau, oxygène, matières minérale et organique, éléments grossiers etc.). La microfaune du sol, ou les sollicitations mécaniques supportées par la partie aérienne soumettent les racines à des contraintes supplémentaires.

Ces perturbations sont certainement la source majeure des altérations du fonctionnement des racines mais aussi de leur adaptabilité et leur plasticité.

Les réponses de la racine (considérée individuellement) puis du système racinaire aux propriétés de l'environnement externe seront successivement envisagées à travers différentes situations expérimentales puis naturelles.

L'APPLICATION CONTROLÉE DE CONTRAINTES EN SITUATION EXPERIMENTALE (PARTIE 1 : TAILLE, OBSTACLE, PARTIE 2 VARIATION DE LA NUTRITION MINERALE) PERMET DE REVELER LES FONDEMENTS DE L'ORGANISATION DU SYSTEME RACINAIRE : LES « CORRELATIONS » C'EST-A-DIRE LES MESSAGES, ECHANGES ENTRE LES DIFFERENTES PARTIES DE L'ENRACINEMENT DETERMINANT LEUR HIERARCHIE, LEUR DIFFERENCIATION ET LEUR SPECIALISATION FONCTIONNELLE SONT AINSI MIS EN EVIDENCE.

Les situations expérimentales s'adressent le plus souvent à de petits végétaux parce que leur structure est la moins complexe (peu de catégories d'axes et ils sont plus aisés à manipuler :

- des plantules ou jeunes plants d'arbres de quelques semaines à quelques mois
- des graminées.

C'est chez la plantule ou le jeune plant d'arbre, sur l'ensemble ramifié composé de sa racine verticale (son futur pivot) et ses racines latérales horizontales que ces corrélations ont été le plus aisément mises en évidence. En effet la différenciation morphogénétique et fonctionnelle de ce couple d'axes est la plus marquée. Pour comprendre les mécanismes de réaction des racines aux propriétés externes de l'environnement, les différentes situations expérimentales décrites prennent en compte des portions racinaires (éventuellement des racines isolées) de végétaux de faible développement, les graminées étant un matériel de choix.

AVERTISSEMENT : La lecture de la fiche « Racine et système racinaire des arbres : structure et développement » est fortement recommandée préalablement à celle-ci.

Dans les expériences de taille et déviation qui suivent, le comportement de croissance de 2 types racinaires particuliers se développant à la suite des traitements expérimentaux est envisagé :

- des racines latérales dites stimulées présentes en l'absence de traitement et dont le comportement est modifié par le traitement appliqué à leur racine mère
- des racines de régénération qui ne se développent que parce que la racine mère est amputée.

1. TAILLE DES RACINES BLOCAGE RALENTISSEMENT DE LEUR ALLONGEMENT

Un petit nombre de manipulations ont été choisies et décrites ici parce qu'elles sont représentatives de nombreuses expériences de morphogenèse conduites sur différentes espèces d'arbres (pin, chêne, espèces tropicales) de 1950 à nos jours.

1.1. TAILLE RACINAIRE : MISE EN EVIDENCE DE CORRELATIONS ENTRE RACINES

Expérience 1 : Mise en évidence de la dominance apicale par décapitation de la radicule de Cacaoyer et stimulation des racines latérales précoces (fig 1)

(Extrait de Dyanat Néjad et Neville 1972 et 1973)

Fig 1 : A gauche : Le système racinaire de la plante est constitué de 2 ensembles :

- une petite partie basale déjà présente dans la graine, (dite pré-germinative ou préformée) : portion de radicule Rr + racines latérales précoces rp.

Les racines latérales précoces rp sont aisément identifiables par leur position et leur croissance horizontale définie (qui s'interrompt rapidement et définitivement).

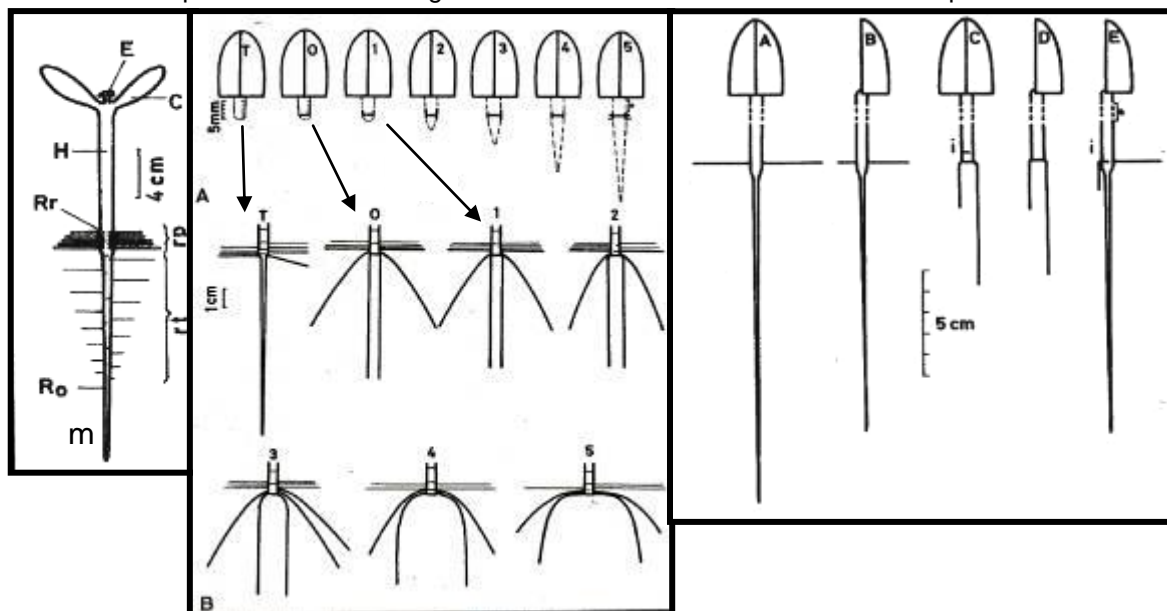
- l'essentiel développée après la germination (dite néoformée) : portion de radicule Ro terminée par l'apex et le méristème terminal (m) et ses racines latérales dites tardives rt dont l'allongement ne s'interrompt pas à court terme.

Au centre :

- Ligne 1 Un témoin T non traité est comparé à des plants dont l'extrémité de la radicule est sectionnée soit le jour du semis (0) soit 1, 2, 3, 4, ou 5 jours après le semis. La partie en pointillé illustre la portion de radicule enlevée en début d'expérience.
- Ligne 2 et 3 La réponse du système racinaire de chaque individu 15 jours après le traitement est schématisée.

A droite :

Le système racinaire est intact (A B E) ou amputé de sa radicule (C D). La tige est intacte (A C) ou un cotylédon est sectionné (B D E). C'est la suppression de la radicule et non des parties aériennes qui détermine le changement de croissance des racines latérales précoces.



La taille est pratiquée pour ne conserver que la partie « préformée » et analyser le comportement de croissance des racines latérales précoces suite à la disparition de l'extrémité du pivot.

Ces différents modes de décapitation révèlent le changement de comportement des racines latérales précoces (rp) lorsque le méristème du pivot disparaît.

Le comportement de croissance des racines latérales précoces diffère dans ces 7 lots (témoin T et sujets dont la radicule a été sectionnée entre les jours 0 et 5).

Ce sont toujours les dernières racines latérales précoces initiées, les plus jeunes et les plus proches de la plaie de taille, qui montrent le changement le plus profond : leur allongement est prolongé, leur orientation de leur croissance est modifiée à la verticale. Ces changements sont d'autant plus importants que la décapitation intervient tôt.

Le méristème terminal de la radicule définit l'orientation et la durée de la croissance des ébauches de racines latérales de l'axe qu'il génère. Son absence induit un changement profond du fonctionnement des dernières racines latérales formées. En son « absence », ces ébauches adopteront le même plan de développement (ou un plan très proche) que celui de l'organe amputé (direction verticale, croissance de durée indéfinie, épaississement marqué).

Ceci révèle les faits suivants :

1. **Toute racine exerce un contrôle sur le devenir de ses ébauches latérales dès leur formation. CE CONTROLE APPELE DOMINANCE APICALE EST EXERCE PAR LE MERISTEME TERMINAL DE LA RACINE SUR SES EBAUCHES LATERALES EN COURS DE FORMATION.**
2. **En l'absence du contrôle de la racine mère, une ébauche de racine latérale est en état de « libre croissance ». Elle montre alors un développement identique à celui qu'a perdu la racine défaillante qui la génère.**
3. **Le devenir d'une racine latérale est donc conditionné par l'état de développement du système qui lui donne naissance et corrélé à sa localisation dans ce système.**

4. **LA CONNAISSANCE DE LA SEQUENCE DE DEVELOPPEMENT DE L'ENRACINEMENT, DE L'ORDRE D'APPARITION ET D'AGENCEMENT DES DIFFERENTES CATEGORIES DE RACINES QUI LE COMPOSENT DANS LE SYSTEME RAMIFIE EST DONC IMPERATIVE POUR OPTIMISER LA TAILLE ET MAITRISER LES REPONSES DE L'ENRACINEMENT A CETTE DERNIERE.**

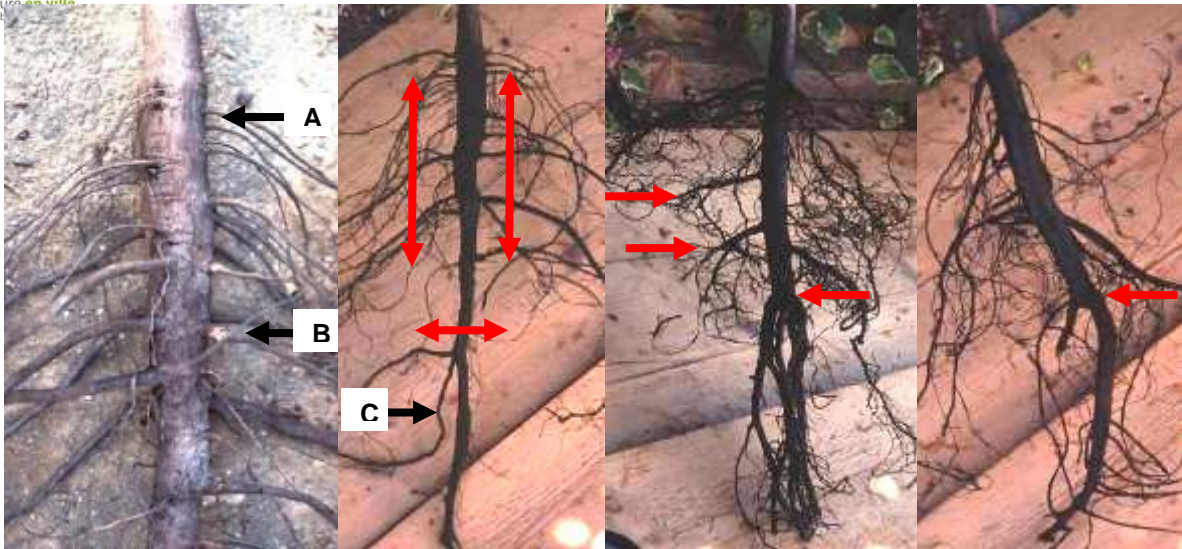
Expérience 2 : Evolution de la dominance apicale au cours de l'allongement Décapitation de la radicule de Noyer (fig 2 et 3) (d'après Atger)

Fig 2 : La radicule de noyer de 1 an développe 3 types de racines latérales :

- sur sa base renflée, les plus anciennes sont disposées sur 4 rangées longitudinales. Elles poussent à l'horizontale, restent de faible diamètre et ont une croissance définie (elles sont peut être préformées) (A).
- en dessous, les suivantes ont une disposition plus éparse, plus aléatoire sur la circonférence. Leur croissance horizontale est indéfinie et leur épaississement marqué (elles sont très probablement néoformées) (B).
- vers l'extrémité du pivot (à plus de 50 cm de profondeur) se développent des racines obliques à verticales (C) dont le comportement de croissance est proche de celui de la portion de pivot qui les génère (racine néoformée).

Les racines latérales montrent l'évolution suivante selon leur niveau d'insertion sur le pivot, de sa base vers son apex:

- leur croissance en longueur et épaisseur augmente puis se stabilise selon leur ordre d'apparition
- leur direction de croissance passe progressivement de l'horizontale à la verticale
- leurs propriétés morphologiques sont de plus en plus proches de celles de la portion qui leur donne naissance, leur différenciation par rapport à cette dernière étant de moins en moins poussée.



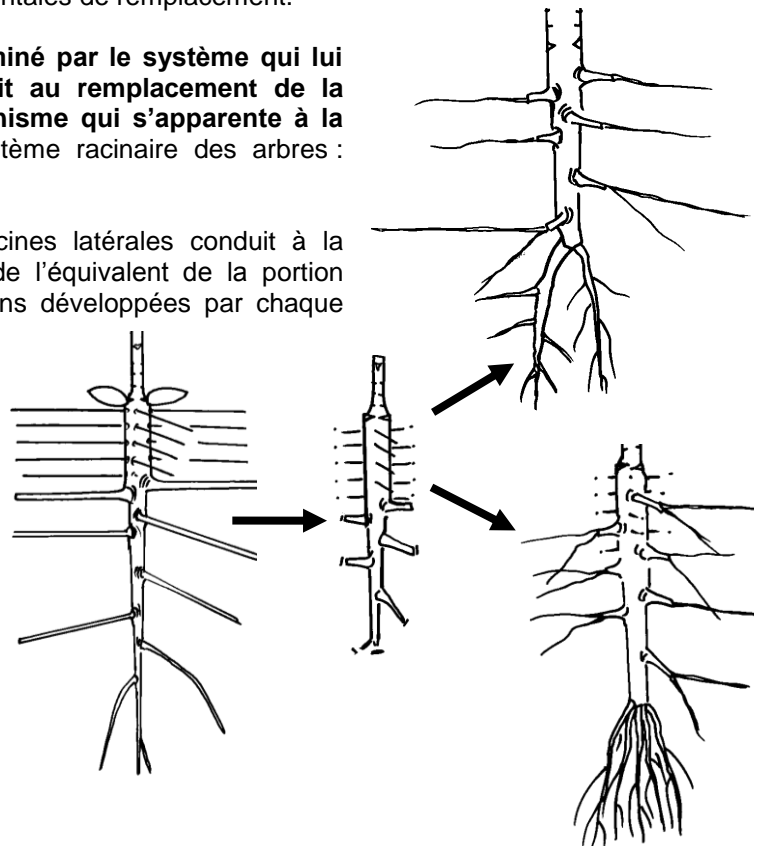
Le contrôle exercé par le méristème terminal sur les ébauches latérales évolue parallèlement à l'allongement et au vieillissement de la racine mère. Ce changement se traduit par une évolution de la croissance et du développement des formations latérales successivement mises en place.

Chez le noyer quand le pivot est sectionné dans la zone portant des racines latérales obliques (double flèche rouge), il peut y avoir développement d'un pivot de remplacement très volumineux ou de plusieurs régénérations de plus faible diamètre (E). Dans tous les cas ces racines de remplacement sont verticales et dépourvues des latérales horizontales que l'on trouve à la base de la racine elle-même.

Lorsque le pivot et ses racines latérales sont taillés en même temps, le pivot met en place une à plusieurs racines de remplacement verticales et ses racines latérales développent une à plusieurs racines horizontales de remplacement.

Le devenir d'une ébauche étant déterminé par le système qui lui donne naissance, l'amputation conduit au remplacement de la seule portion supprimée par un mécanisme qui s'apparente à la fourchaison (voir fiche « Racine et système racinaire des arbres : structure et développement »).

Fig 3 : La taille du pivot et de ses racines latérales conduit à la régénération sur chaque type racinaire de l'équivalent de la portion amputée. Seul le nombre de régénérations développées par chaque blessure est sujet à variation.



Expérience 3 : Influence de l'âge chronologique et de l'âge physiologique de la portion sectionnée sur le développement des régénérations Décapitation de la racine du Chêne vert à différentes distances des cotylédons et/ou de l'apex : (fig 4 d'après Amin).

Fig 4 : Dans l'expérience suivante, la décapitation touche 3 lots de pivots de longueur variée (égale à 5.5 cm (A), 25 cm (B, Bs) et 46 cm (C, Cs) comme suit :

LOTS ABC : le pivot est sectionné à 4 cm de sa base (4 cm de la graine et des cotylédons)

LOTS ABsCs : la section a lieu à 1.5 cm du sommet (s) (de la coiffe)

NB : Les 2 traitements sont identiques dans le lot A, le pivot ayant une longueur totale de 5.5 cm.

Toutes les racines autres que la première racine de régénération formée juste après la taille sont régulièrement supprimées dès leur apparition.

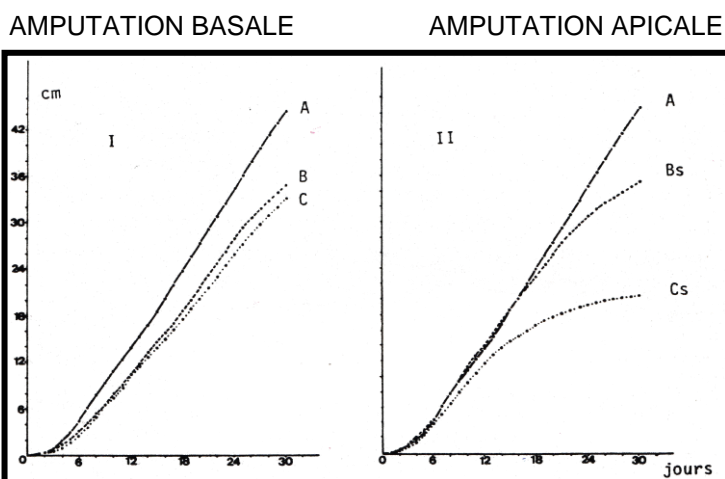
(Il a été vérifié que cette opération n'affecte que très peu la croissance en longueur du jeune pivot).

Dans les courbes ci-contre la longueur de la racine de régénération (cm) est analysée dans les 30 jours de culture suivant le début de l'expérience (ABC à gauche, ABsCs à droite).

- La croissance de la régénération est la plus importante quand la taille touche la racine la plus courte, la plus jeune (A), le plus près des cotylédons.

- Elle est légèrement amortie si l'amputation touche la même zone, mais sur une racine plus âgée, (B et C<A)

- Elle est d'autant plus faible que l'amputation touche le sommet le plus profond et le plus loin des cotylédons Cs (Cs<Bs<A).



La longueur et la vitesse d'allongement de la racine de régénération sont conditionnées par son niveau d'insertion sur la racine. A âge équivalent (diamètre équivalent), la section du pivot à son extrémité ou à sa base ne donne pas des réponses identiques.

Le tableau ci-dessous reprend d'autres données concernant la croissance de la régénération.

RACINE DE REGENERATION	A/A	B	Bs	C	Cs
Angle moyen d'émission par rapport à la racine degrés	23.7	38.3	19.4	41.6	17.2
Longueur moyenne de la partie basale non verticale cm	3	4.9	1.8	5.5	1
Temps moyen mis pour atteindre la verticale jour	4.6	7.5	3.4	8.3	2.6
Vitesse de croissance moyenne durant la courbure jusqu'à la verticale mm/jour	6.5	6.5	5.3	6.6	3.8

Plus le pivot est décapité loin des cotylédons (C) sur une portion apicale jeune (Cs), plus la régénération de la portion amputée est rapide : En effet :

- La régénération émerge d'autant plus près de la verticale qu'elle naît loin des cotylédons, près de l'apex (Cs)

- Corrélativement sa portion non verticale et la durée de la période nécessaire pour atteindre la verticale sont

d'autant plus courtes (Cs)

- Même si la vitesse de l'allongement est plus rapide (A B C), la régénération est d'autant plus différée (angle d'émission ouvert, longueur importante de la partie basale et du temps avant courbure) que l'amputation intervient sur une portion âgée proche des cotylédons et de la base de la racine.

*cotylédon : première feuille (prégerminative contenue dans la graine) éventuellement modifiée et contenant les réserves

Une ébauche de racine latérale voit son comportement modulé par

- l'âge physiologique de son point d'émergence (corrélé à sa position dans le système)
- l'âge chronologique de ce dernier (indirectement appréciable par son diamètre).

L'âge physiologique ou ontogénique (grossièrement assimilable à l'état de développement) conditionne le potentiel de développement des formations latérales. L'âge absolu ou âge chronologique vient en moduler les possibilités d'expression :

Pour un âge physiologique donné, plus la portion concernée est âgée chronologiquement, plus le processus de régénération (remplacement à l'identique de la portion amputée) est prolongé voire différé même si la vitesse d'allongement de la racine née de l'amputation reste élevée. La taille sur portions âgées ne rajeunit pas le système et ne permet en aucun cas un retour en arrière dans la séquence de développement.

1.2. RALENTISSEMENT ET BLOCAGE SANS DECAPITATION DE L'APEX

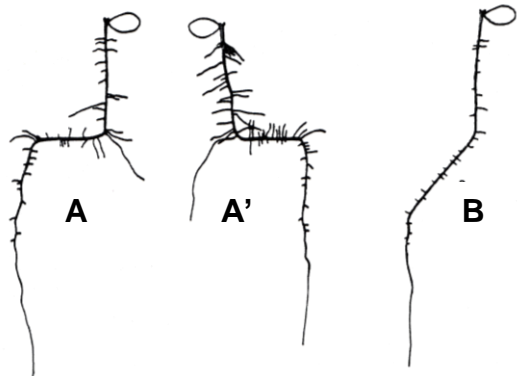
En cas d'amputation, les ébauches les plus jeunes, (les dernières formées les plus proches de du point de coupe), en état de libre croissance, adoptent un comportement similaire à celui de la racine sectionnée. Plus elles sont âgées moins cette transformation est possible, plus leur état est irréversible. Dans les expériences suivantes, le méristème n'est pas physiquement supprimé mais son fonctionnement est bloqué, ralenti artificiellement par un obstacle.

Expérience 4 : Rencontre d'un obstacle : ralentissement du pivot et comportement de ses racines latérales (fig 5 et 6)

Fig 5 : Ci contre, de gauche à droite :

La radicule de chêne vert rencontre 3 obstacles de même longueur et de nature plus ou moins contraignante au cours de sa progression verticale :

- A : un obstacle lisse perpendiculaire
- A' : un obstacle rugueux perpendiculaire
- B : un obstacle lisse oblique.



L'allongement de la radicule ralentit lors de la courbure induite par l'arrivée sur l'obstacle et accélère à la sortie de l'obstacle. Seules les racines latérales de la première courbure (au niveau du ralentissement) ont leur allongement stimulé. Plus la nature de l'obstacle est contraignante (orientation + surface ($A' > A > B$)), plus le ralentissement au contact de l'obstacle est important, plus la stimulation des racines latérales est forte. Dès que la radicule reprend une croissance régulière en longeant l'obstacle, ou accélère à sa sortie, cette stimulation disparaît.

L'allongement de la radicule ralentit lors de la courbure induite par l'arrivée sur l'obstacle et accélère à la sortie de l'obstacle. Seules les racines latérales de la première courbure (au niveau du ralentissement) ont leur allongement stimulé. Plus la nature de l'obstacle est contraignante (orientation + surface ($A' > A > B$)), plus le ralentissement au contact de l'obstacle est important, plus la stimulation des racines latérales est forte. Dès que la radicule reprend une croissance régulière en longeant l'obstacle, ou accélère à sa sortie, cette stimulation disparaît.

Ci dessous même type d'expérience sur 3 espèces de chênes (Ch Vert (*Q. ilex*), Ch Kermès (*Q. coccifera*) et Ch Pubescent (*Q. pubescens*)) à la rencontre d'obstacles horizontaux lisses en effectif et longueur variés :

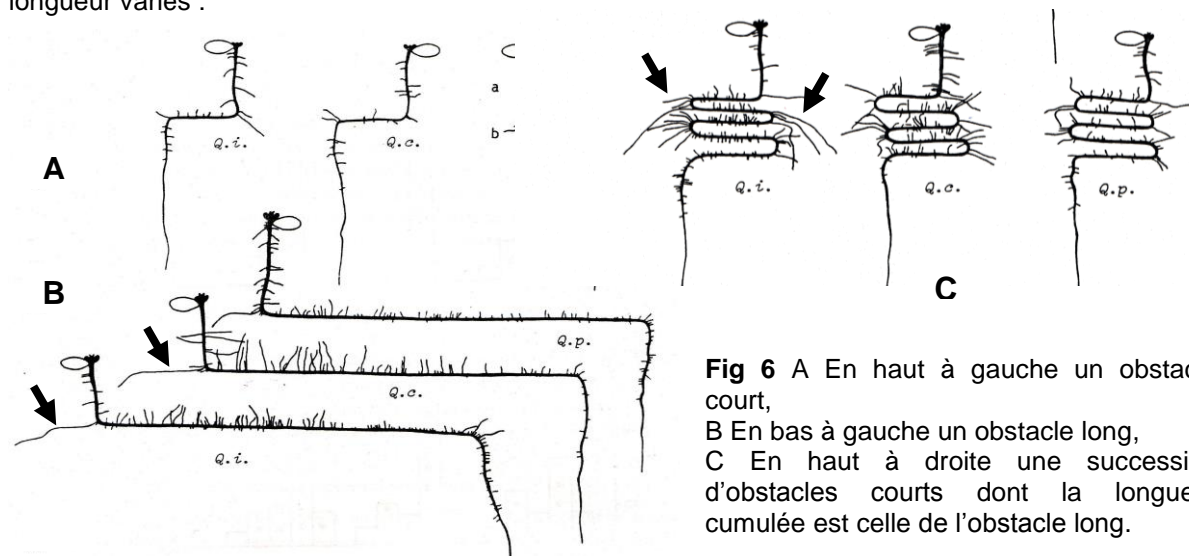


Fig 6 A En haut à gauche un obstacle court, B En bas à gauche un obstacle long, C En haut à droite une succession d'obstacles courts dont la longueur cumulée est celle de l'obstacle long.

La stimulation de croissance des racines latérales est synchronisée avec le ralentissement induit par la résistance que rencontre le pivot contre l'obstacle. Dès que l'environnement est homogène, que le pivot se courbe et longe l'obstacle, la croissance revient à la normale.

La rencontre d'un obstacle provoque un ralentissement de l'allongement et un affaiblissement ponctuel de la dominance apicale qui se répercute sous la forme d'une «stimulation temporaire» et localisée (plutôt une réduction du contrôle) de l'allongement des racines latérales situées dans la zone d'arrivée sur la contrainte.

Chez le cacaoyer, la différenciation des racines latérales précoces est auto maintenue après 7 à 8 jours pourvu que le méristème terminal de la radicule soit en pleine activité. Son influence est temporaire mais ses conséquences sont irréversibles lorsque sa croissance n'est pas freinée.

La différenciation d'une ébauche latérale est aboutie lorsque la dominance apicale lui est appliquée pendant un laps de temps suffisant. Elle doit être appliquée en durée et intensité suffisante pour que la différenciation de l'ébauche latérale soit aboutie.

Lorsque l'activité du méristème est ralentie, même temporairement (croissance sous contrainte), la différenciation peut être partielle, inaboutie.

Les racines concernées peuvent avoir une orientation et un potentiel de croissance intermédiaires entre ceux de la racine mère et ceux des racines latérales typiques de la zone d'émergence lorsque le fonctionnement de l'ensemble ramifié n'est pas altéré.

**1.3. DECAPITATION ET BLOCAGE : COMPARAISON DU COMPORTEMENT DE DEUX TYPES RACINAIRES :
Expérience 5 : Comparaison de la racine latérale stimulée et de la racine de régénération (fig 7)**

	Lot	Esp	Délai d'apparition jour	Angle d'émergence degré	Longueur de la zone de courbure	Temps pour devenir verticale jr	Vitesse de croissance mm/jour
REGENERATION	Rég° A	Qi Qp Qc	7 7.5 7.7	27.9 27.5 30	2.8 2 1.7	5.9 3.9 5.4	4.7 5.1 3.1
	Rég° B cotylédon	Qi Qp Qc	6.8 7 9.5	40.1 35 44.6	3.7 3.1 3.8	6.9 5.5 8	5.4 5.6 4.8
	Rég° Bs apex	Qi Qp Qc	6.8 5.9 6.9	19.3 16.2 24.6	1.8 1.9 2.3	4.1 3 5	4.4 6.3 4.6
LATERALE STIMULEE	Lat A'	Qi Qp Qc	6 5.3 6.1	62.3 69.4 56.4	4.6 7.7 3	11.7 15.5 11	3.9 5 2.7
	Lat B's apex	Qi Qp Qc	4.8 4.1 5.3	51.7 58.1 50.9	3.7 4.3 3.1	7.7 9.9 9	4.8 4.3 3.4

Fig 7 : Comportement de croissance de la racine latérale stimulée et de la régénération

La radicule est décapitée près des cotylédons ou de son sommet. Une unique racine est laissée (une latérale stimulée ou une régénération néoformée), les autres étant supprimées ou bloquées dans une gangue de plâtre pour en empêcher l'allongement selon le protocole suivant:

- La radicule fait 5.7 cm de longueur. Elle est décapitée à 1.5 cm du sommet et 4 cm des cotylédons (A) OU elle est décapitée à 0.5 cm du sommet, dans ce dernier cas la plaie étant alors plâtrée sur 1 cm de longueur (A') pour empêcher toute production de régénération à ce niveau.
- La radicule fait 25.8 cm de longueur. Elle est décapitée à 4 cm des cotylédons (B) ou à 1.5 cm du sommet (Bs), ou à 0.5 cm du sommet et alors plâtrée sur 1 cm de long pour empêcher toute production de régénération à ce niveau B's.

Cette expérience compare le comportement d'une racine de régénération à celui d'une racine latérale stimulée après décapitation du pivot, **quand toutes les autres racines sont supprimées dès leur**

apparition. La racine latérale stimulée **ou** la racine de régénération se développe donc hors du contrôle du méristème terminal de la racicule **et** indépendamment de toute influence provenant de toute autre racine. Elle est donc en situation de libre croissance.

La tendance observée chez le Chêne vert est confirmée chez les autres espèces : quel que soit son type (régénération néoformée ou latérale déjà initiée et « stimulée »), la racine de « remplacement » a un comportement de croissance modulé par la position et l'âge de sa zone d'émergence sur la racicule décapitée.

Chez le Chêne vert, la vitesse d'allongement de la racicule diminue au cours du temps, à distance croissante des cotylédons. La racine de « remplacement » a une vitesse initiale de croissance qui n'est pas celle du pivot au moment de la décapitation mais celle qu'il avait au moment de la mise en place de la portion décapitée.

Comparaison du comportement des deux types racinaires isolés

La racine latérale stimulée (préformée) émerge plus tôt que la racine de régénération (néoformée). Elle conserve plus longtemps des caractéristiques de racines latérales (angle d'émergence beaucoup plus large, longueur de la zone de courbure et délai pour devenir verticale plus importants, vitesse d'allongement inférieure à celle d'une régénération).

La racine de régénération, plus lente à émerger, montre nettement plus tôt un comportement proche de celui de la racicule amputée (angle courbure vitesse d'allongement). Cependant, plus la zone de taille est ancienne, plus le temps nécessaire à la racine de régénération pour devenir verticale est long, moins sa vitesse d'allongement est élevée.

Pour un niveau donné sur la racicule, le délai d'obtention d'une régénération conforme à la portion amputée augmente donc avec l'âge chronologique de cette dernière. Ceci démontre l'altération progressive pouvant déboucher sur la perte définitive des aptitudes de régénération au cours du vieillissement de l'organe.

La taille répétée accélère le vieillissement de l'organe et lui fait perdre prématurément son potentiel de croissance et développement initial (fig 8).

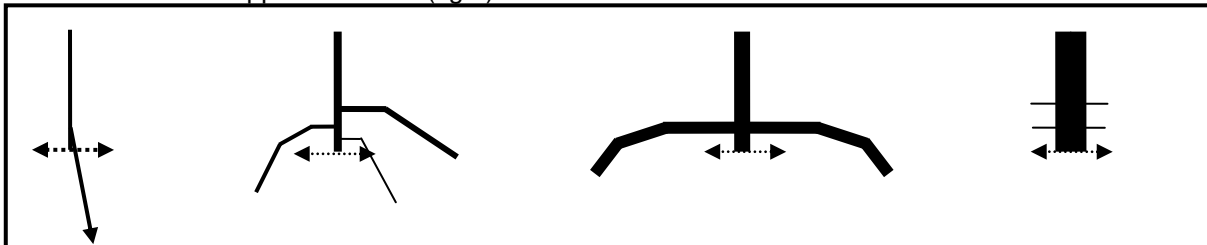


Fig 8 : Effet de l'âge chronologique sur l'aptitude de régénération d'un fragment de racine

Les facultés de régénération conforme (en forme et fonction) disparaissent totalement sur des portions de racicule âgées de plus de 3 ans chez le Hêtre. Chez le Chêne pédonculé, la racine de régénération est moins apte à reprendre une direction de croissance verticale après un obstacle que la racicule intacte. Une deuxième taille pratiquée à proximité de la première conduit la racine de régénération de 2^{ème} ordre à perdre ses capacités à restaurer une croissance verticale efficace.

Chez le Chêne pédonculé, une simple taille du jeune pivot conduit à la succession des 3 étapes suivantes :

1. la croissance des ébauches latérales les plus proches de la blessure est stimulée
2. des ébauches racinaires néoformées se développent dans le voisinage de la blessure (elles montrent généralement un apex plus volumineux que celui des ébauches latérales initiées hors traumatisme)
3. **le développement des racines de régénération néoformées inhibe la « stimulation » de croissance des racines latérales dites stimulées. La hiérarchie initiale est alors restaurée.**

Même si l'impact de la taille voit son expression largement modulée par l'espèce, le type racinaire concerné, sa position, l'âge chronologique et physiologique de la portion taillée (ainsi que la période de taille), **IL EST PRUDENT DE CONSIDERER QUE :**

LA TAILLE RACINAIRE PRATIQUEE SUR DES DIAMETRES SUPERIEURS A 3 CM ET SUR DES PORTIONS AGEES DE PLUS DE 3 ANS PEUT AFFECTER FORTEMENT L'APTITUDE A UNE REGENERATION EFFICACE ET CONFORME.

DES TAILLES REPETEES A FAIBLE DISTANCE ET/OU A INTERVALLES DE TEMPS PROCHES PEUVENT CONSTITUER UN FACTEUR DE VIEILLISSEMENT PREMATURE DE L'ENRACINEMENT LE CONDUISANT VERS LA PERTE DEFINITIVE DES APTITUDES A UNE REGENERATION CONFORME A SON AGE ET SON STADE DE DEVELOPPEMENT :

- **SUR DES PORTIONS AGEES OU PLUSIEURS FOIS MUTILEES, MEME SI LA PERCEE DE RACINES SE POURSUIT PRES DU POINT DE TAILLE, LA REGENERATION N'EST PAS COMPLETE.**
- **LES REGENERATIONS NAISSANT SUR UN ORGANE AGE OU PREMATUREMENT VEILLI NE SONT PLUS APTES A EXPRIMER LE POTENTIEL DE CROISSANCE ET DEVELOPPEMENT PROPRE A LA PORTION QU'ELLES SONT CENSEES REMPLACER.**
- **LA DISPARITION PRECOCE DE LA FACULTE A DEVELOPPER UN PIVOT RAMIFIEE SUITE A LA TAILLE EN EST L'ILLUSTRATION.**

1.4. CE QU'IL FAUT RETENIR

Le développement racinaire s'inscrit dans une séquence ordonnée d'évènements (croissance, ramification, différenciation) déterminant l'organisation spécifique de l'enracinement (voir fiche « Racine et système racinaire des arbres : structure et développement »). La radicule est le centre organisateur de ce développement.

Le méristème terminal de chaque racine exerce sur les ébauches de racines latérales en cours de formation une dominance apicale qui définit leur potentiel de développement au sein de cette séquence spécifique. La dominance apicale est donc le support d'expression de la hiérarchie au cours du développement racinaire.

La différenciation* d'une jeune ébauche latérale est aboutie si cette dominance apicale est exercée en durée et intensité suffisantes.

différenciation : expression de propriétés morphologiques anatomiques et fonctionnelles donc d'une spécialisation différentes de celles de l'axe porteur.*

1.4.1. Réaction à une altération partielle et provisoire du contrôle apical : contrainte appliquée transitoirement sur l'extrémité racinaire

Quand la dominance apicale est légèrement et transitoirement altérée (ex : rencontre d'un caillou, d'une lentille de compaction), la différenciation des dernières ébauches latérales formées peut être partielle, inaboutie : les racines latérales peuvent avoir des caractéristiques morphologiques, anatomiques et fonctionnelles intermédiaires entre celles de la racine mère et celles des véritables racines latérales de la même zone.

Un processus comparable est observable au cours du vieillissement : la dominance apicale est progressivement affaiblie parallèlement à l'allongement et au vieillissement de la racine. La différenciation des racines latérales successives témoignent de cet affaiblissement. Leurs aptitudes de croissance et développement sont de plus en plus proches de celles de la portion de racine qui les met en place.

REMARQUE : Le terme de cet affaiblissement naturel de la dominance apicale est la réitération par fourchaison* qui conduit, en dehors de toute contrainte externe, au développement d'une racine latérale reproduisant la portion de racine qui la génère (voir fiche « Racine et système racinaire des arbres : structure et développement »).

Quand la dominance apicale est légèrement et temporairement altérée, le cumul des actions exercées par le méristème apical partiellement défaillant et celui de ses formations latérales sortant ainsi du schéma habituel de développement peut permettre la restauration d'un état de dominance

« transitoirement partagée » et le retour à la hiérarchie initiale (passage d'un état hiérarchisé à un état polyarchique).

CETTE REPOSE EST CELLE D'UNE RACINE TRAVERSANT UN ENVIRONNEMENT DEFAVORABLE MAIS NON BLOQUANT (MATERIAU COMPACT OU RICHE EN OBSTACLES) : L'ALLONGEMENT SE POURSUIT MAIS LA VITESSE DE CROISSANCE EST TRANSITOIREMENT RALENTIE. LE POUVOIR ORGANISATEUR DE L'AXE PRINCIPAL TEMPORAIREMENT AFFAIBLI PERMET LE DEVELOPPEMENT DE RACINES LATERALES A CROISSANCE STIMULEE VENANT RENFORCER L'ACTION DEFAILLANTE DE L'AXE PRINCIPAL.

1.4.2. Réaction à une disparition totale du contrôle apical : amputation de la racine

Lorsque la relation de dominance est totalement rompue par disparition de l'apex, la hiérarchie disparaît intégralement. Mais cette disparition est temporaire jusqu'à la régénération de l'organe amputé. Le méristème terminal étant supprimé, les dernières ébauches latérales de la partie terminale, affranchies du contrôle apical « parental » et en état de libre croissance, viennent remplacer la partie supprimée dans sa fonction et donc restaurer ainsi sa dominance dans l'état qui était le sien.

En l'absence d'ébauches programmées pour rester latentes comme les bourgeons dormants des tiges, il faut considérer que les racines montrent de grande difficulté de régénération. **Ces difficultés sont d'autant plus importantes que la taille a lieu sur des organes âgés, de gros diamètre et de manière répétée.**

Même si l'allongement initial des racines situées au niveau de la blessure est vigoureux, et ce d'autant plus que la portion sectionnée est de gros diamètre, la régénération complète (dans sa forme et sa fonction) peut être fortement différée voire impossible à réaliser si l'effectif des racines en présence est élevé et que la sélection entre ces rejets racinaires pour la réinstauration d'une véritable dominance est inopérante.

La pérennisation d'un grand nombre de rejets sur une blessure racinaire est la traduction d'une incapacité à restaurer la hiérarchie initiale. Elle n'est pas la manifestation d'une « vigueur » de la reprise.

LA SUPPRESSION D'UNE PARTIE DE L'ENRACINEMENT CONDUIT LES RACINES DE REMPLACEMENT A REPRENDRE LA SEQUENCE DE DEVELOPPEMENT A L'ENDROIT OU ELLE A ETE INTERROMPUE (REITERATION TRAUMATIQUE).

LA VITESSE ET LA PERFORMANCE DE CETTE RESTAURATION SONT A METTRE EN RELATION AVEC L'AGE ET LE VOLUME DE LA PARTIE SECTIONNEE. LA REGENERATION EST D'AUTANT PLUS DIFFICILE QUE :

- LA PORTION SECTIONNEE EST AGEE CHRONOLOGIQUEMENT ET PHYSIOLOGIQUEMENT (*DE GROS DIAMETRE ET PERIPHERIQUE PAR RAPPORT AU COLLET*)
- LES RACINES EN PRESENCE SUR LA BLESSURE ET A PROXIMITE SONT NOMBREUSES A RENTRER EN CONCURRENCE LES UNES AVEC LES AUTRES POUR EXERCER CHACUNE CETTE DOMINANCE (VOIR PARTIE 2 ET 3 DE CETTE FICHE).
- UN ENVIRONNEMENT CONTRAIGNANT EXACERBE CETTE CONCURRENCE ENTRE REJETS (DEFICIT HYDRIQUE, CHANGEMENT PROFOND DES CARACTERISTIQUES DES SOLS DES MOTTE/FOSSE/ENCAISSANT).

CETTE CONJONCTION DE PARAMETRES DETERMINENT LES DEFICITS DE REPRISES RACINAIRES DES ARBRES CONTREPLANTES.

ENTRE LA VERITABLE REGENERATION CONFORME A LA PORTION AMPUTEE ET L'ABSENCE TOTALE DE REACTION, IL EXISTE UNE TRES GRANDE VARIABILITE DE REPOSES A LA TAILLE RACINAIRE.

LA PRESENCE D'UN GRAND NOMBRE DE REJETS PRESENTANT UNE VITESSE INITIALE D'ALLONGEMENT ELEVEE N'EST PAS LA GARANTIE DE L'EFFICACITE DE LA REPRISE ET DE LA REGENERATION RACINAIRE.

L'ABSENCE DE SELECTION RAPIDE DE REJETS SUR UNE PLAIE DE TAILLE RACINAIRE PEUT DEBOUCHER SUR UN BLOCAGE DEFINITIF DE LEUR DEVELOPPEMENT ET DONC DE LA REGENERATION EN RAISON DE L'INCAPACITE A RESTAURER LA HIERARCHIE INITIALE.

POUR DES SUJETS MUTILES, UN DEFICIT DE QUALITE DE L'ENVIRONNEMENT DE PLANTATION PEUT CONSTITUER UN FACTEUR TRES NETTEMENT AGRAVANT DU DEFAUT DE REPRISE (VOIR PARTIE 2 ET 3).

2. RICHESSE DU MILIEU : NUTRITION CARBONÉE HYDRIQUE ET MINÉRALE

Une racine commence à se former par division :

- d'un ensemble de cellules situé à une extrémité de l'embryon présent dans la graine (racine germinative = radicule),
 - ou d'une cellule d'une racine (ou tige) déjà existante (processus de ramification)
- (voir fiche « Racine et système racinaire des arbres : structure et développement »).

La structure initiale puis le développement de l'ébauche racinaire sont contrôlés par l'organe qui lui donne naissance et modulés par des influences émanant du reste de la plante (environnement interne) et du milieu extérieur (environnement externe).

2.1. ALIMENTATION HYDRIQUE CARBONÉE : CORRELATIONS AÉRIEN - RACINAIRE

La création puis l'allongement d'une racine sont sous la dépendance de l'alimentation de l'organe qui la développe en produits dérivés de la photosynthèse (sève élaborée). Dès la germination, la quantité de substances nutritives stockées dans la graine influence la structure et le développement de la ou des premières racines installées par la plantule :

- Chez les chênes, le volume du méristème terminal de la radicule, puis sa vitesse d'allongement et sa longueur sont corrélés au poids du gland et à la quantité de réserves carbonées contenues dans les cotylédons enfermés dans la graine.
- Parallèlement à l'allongement de la radicule, l'effectif des îlots de tissus conducteurs de la sève brute (xylème primaire) augmente transitoirement puis revient à terme à sa valeur initiale. Chez le cacaoyer, cette augmentation a été reliée à l'influence des cotylédons. En effet quand la relation vasculaire cotylédon/radicule est partiellement entravée, le jeune pivot ne montre aucune fluctuation du nombre de ses pôles ligneux et l'allongement de ses racines latérales est réprimé.

Par la suite les substances nécessaires à la création puis à la croissance et au développement d'une ébauche de racine sont fournies par le système ramifié déjà en place (feuilles tiges, racines) :

- Chez des embryons de maïs excisés (embryons extraits de la graine), des fragments racinaires isolés de Liseron des champs ou de Pois cultivés sur un milieu pauvre, le volume du méristème racinaire augmente quand des sucres sont rajoutés dans le milieu en cours de culture. Les caractéristiques anatomiques de la racine et son organisation vasculaire sont différentes avant et après l'apport de sucre.
- La qualité de l'enracinement des boutures est dépendante de la quantité de réserves stockées dans les fragments de tiges isolées.
- La défeuillaison de jeunes plants réduit le volume de leurs méristèmes racinaires en cours de formation et réduit l'allongement des racines en cours de croissance. Si la défeuillaison est répétée, l'allongement des racines déjà formées peut cesser jusqu'à réapparition de nouvelles feuilles.
- Chez les plantules de Chênes et Cacaoyer, la défeuillaison affecte successivement (i) le diamètre primaire des racines latérales puis (ii) leur allongement avant que (iii) la croissance en longueur de la racine principale ne soit elle-même touchée.
- Chez la plantule d'Hévéa, la croissance de la partie aérienne module l'allongement et le diamètre des racines latérales précoces : quand la tige est en pleine poussée et étale ses feuilles, la vitesse d'allongement et le diamètre primaire des racines latérales précoces chutent (fig 9).

Expérience 6 : Étalement des feuilles et croissance des racines latérales précoces de la radicule de la plantule d'Hévéa (fig 9)

Chez l'Hévéa, l'allongement de la tige et l'étalement de ses feuilles sont en concurrence étroite vis-à-vis de l'alimentation hydrique : en milieu naturel sous climat équatorial, la croissance des tiges est rythmique avec alternance de phase d'allongement et de temps de repos. Lorsque la surface des feuilles est artificiellement réduite, l'allongement de la tige est alors ininterrompu.

L'expérience ci-dessous met en évidence :

- la concurrence des sous unités aérienne et souterraine pour les ressources nécessaires à l'allongement et/ou l'étalement des organes
- la manière dont ces ressources sont réparties au sein de l'enracinement quand la croissance racinaire est possible.

Les courbes ci-dessous donnent le taux d'allongement moyen (en cm/jour) des racines latérales précoces et d'étalement moyen des feuilles dans 3 traitements (cm²/jour).

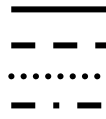
Durée d'expérience 35 jours

A : radicule intacte

B : radicule amputée

C : radicule bloquée

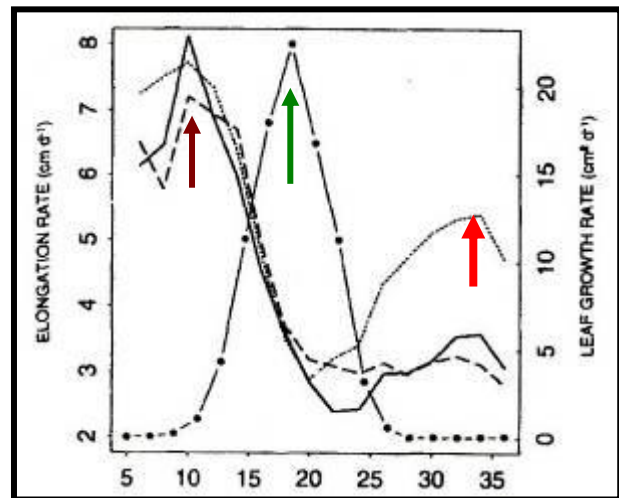
D : étalement des feuilles cm²/jour



Chaque courbe est une moyenne des données collectées sur 6 à 7 plantules et 6 à 20 racines latérales par plantules.

Fig 9 : Axe de gauche taux d'allongement journalier des racines en cm/jour (2 à 8cm/j)

Axe de droite surface de feuille étalée en cm²/jour 0 à 25 cm²/jour.



Dans ces trois lots, l'allongement des racines latérales précoces opère toujours de manière antagoniste par rapport à l'étalement des feuilles quel que soit l'état de la radicule. Il débute avant (marron), subit une forte dépression pendant l'étalement des feuilles dont l'apogée est centrée sur le 20^{ème} jour (flèche verte).

Par la suite, quand la partie aérienne est à nouveau au repos, le taux d'allongement des racines latérales précoces est le plus élevé chez le sujet dont la radicule a été bloquée (flèche rouge) empêchant ainsi la croissance de tout autre type racinaire. Il est nettement plus faible quand la radicule est en croissance (témoin) ou développe des racines de régénérations.

Lorsque les feuilles se sont étalées et que la partie aérienne est au repos, ce sont donc les racines les plus centrales, la radicule ou ses racines de régénération (axe d'ordre 1) qui détournent à leur profit les ressources nécessaires à la croissance des racines latérales précoces les plus périphériques (axe d'ordre 2).

2.1.1. Les mécanismes de régulation des échanges entre les différentes sous unités de la plante : relation anatomique racine mère – racine latérale

La racine latérale

La naissance d'une racine latérale est le fruit de la division d'une cellule (ou de quelques cellules) du péricycle située en face d'un îlot de tissus vasculaire, à distance du méristème terminal de la racine mère (voir fiche « Racine et système racinaire des arbres : structure et développement »).

Cette distance correspond à la portion au niveau de laquelle le méristème terminal de la racine parvient à inhiber totalement l'initiation d'ébauche latérale. Au-delà de cette zone, l'initiation reste sous le contrôle étroit du méristème terminal de la racine mère qui définit la position (face à un îlot vasculaire) et le devenir de l'ébauche latérale.

Ce contrôle est assuré via la connexion vasculaire unissant la racine mère à sa latérale.

Dans un jeune système racinaire (ou une portion jeune), les racines latérales ont généralement un diamètre primaire, une surface de tissus conducteurs (avant épaissement) voire un nombre de d'îlots vasculaires inférieurs à ceux de la racine mère*.

La quantité de ressources carbonées (assimilats) parvenant à une jeune ébauche en cours de formation donc sa nutrition dans les toutes premières étapes de son développement sont conditionnées par le diamètre de la connexion vasculaire qui la relie précocement à sa racine mère.

**Lorsque le nombre de faisceaux est constant, c'est le diamètre du cylindre central, donc la surface de tissus conducteurs primaires donc d'échange entre racine principale et ébauche latérale qui diffèrent, le tout restant perceptible extérieurement via les diamètres primaires des apex racinaires (voir fiche système racinaire).*

La racine de régénération

A l'inverse de la racine latérale, la racine de régénération se développe hors du contrôle méristématique terminal, à partir d'un péricycle en complète prolifération pour la cicatrisation de la plaie d'amputation.

Cette prolifération généralisée préalable à la création de l'apex régénératif et le temps nécessaire à sa percée hors du corps de la racine mère pourraient déterminer le délai d'émergence d'une racine de régénération par rapport à la croissance d'une racine latérale stimulée (voir expériences 3 et 5) mais à terme également le volume supérieur de l'apex régénératif et sa capacité à détourner les ressources à son profit.

En cas de traumatisme, les racines de régénération formées en réponse à la blessure ont une organisation interne intermédiaire entre celles de la racine mère et de la racine latérale.

- Chez le Pin laricio, la radicule possède 4 îlots de xylème primaire, les racines de régénérations 3 et les racines latérales 2*.
- Chez *Pinus resinosa*, seules les ébauches dont le diamètre apical est supérieur à 50% de celui de la racine mère ont un allongement important, les autres ayant une croissance définie à court terme ou avortant précocement.
- Chez le Bouleau ce sont les ébauches de diamètre primaire supérieur à 25% de celui de la racine mère qui s'allongent. En cas d'amputation, plusieurs ébauches s'allongent mais seule celle dont le diamètre primaire est supérieur ou égal à 60% de celui de la portion amputée évolue en véritable régénération, les autres subissant une différenciation.

2.1.2. Ce qu'il faut retenir

Deux ébauches racinaires structurellement identiques n'ont pas le même devenir si les racines qui les génèrent sont différentes. Le potentiel de développement d'une racine latérale est déterminé par son ordre d'apparition dans le système ramifié et sa séquence de développement spécifique (voir fiche « Racine et système racinaire des arbres : structure et développement » et partie 1 de la présente fiche).

Mais toutes les ébauches latérales nées sur une même portion racinaire n'évoluent pas similairement : le potentiel de développement d'une ébauche latérale peut être évalué précocement par la valeur du rapport de son diamètre primaire sur celui de sa racine mère au moment de son initiation.

Plus ce rapport est élevé, plus les diamètres primaires des deux racines sont proches, plus le potentiel de développement de l'ébauche latérale sera important, proche de celui de sa racine mère, (le cas particulier des racines de régénération (fourche d'origine traumatique) en est une des illustrations).

Le « contrôle apical » passe pour partie par une régulation de la nutrition parvenant de la racine mère à la jeune ébauche en formation. Cette régulation affecte très tôt le volume de la connexion vasculaire reliant l'ébauche à sa racine mère puis le volume de son apex. Ainsi la racine mère module précocement le développement futur de la jeune ébauche, selon son propre stade de développement et ses conditions de nutrition au moment de l'initiation.

Au cours du déploiement de l'enracinement, parallèlement à l'allongement de chaque racine, la dominance apicale faiblit progressivement. Conjointement le potentiel de développement des formations latérales successivement initiées augmente selon leur position dans le système ramifié (ordre de ramification et position le long de la racine mère) (voir fiche « Racine et système racinaire des arbres : structure et développement » et partie 1 de la présente fiche).

Cette évolution est accompagnée de changements dans le volume des méristèmes et des apex racinaires. Etroitement inféodée à la nutrition carbonée, l'expression du potentiel de développement est également très fortement dépendante de la richesse du milieu de culture.

2.2. RÔLE DE L'ALIMENTATION HYDRIQUE ET MINÉRALE: CORRELATIONS ENTRE RACINES

Différentes études analysent l'impact de l'absorption hydrique et minérale sur l'allongement et la ramification racinaires. Pour plus de facilité, ces études ont été conduites en grande partie en laboratoire, en milieu contrôlé, souvent sur des végétaux de petit volume (herbacés ou plantules d'arbre) en analysant séparément l'influence des différentes composantes de la richesse minérale.

Dans l'exposé qui suit, les tendances générales sont exposées. Il faut cependant garder en mémoire la diversité des comportements selon l'essence, le type racinaire considéré et le facteur du milieu pris en compte.

Expérience 7: Impact de la nutrition azotée sur la croissance et la ramification de racines d'Orge (fig 10)

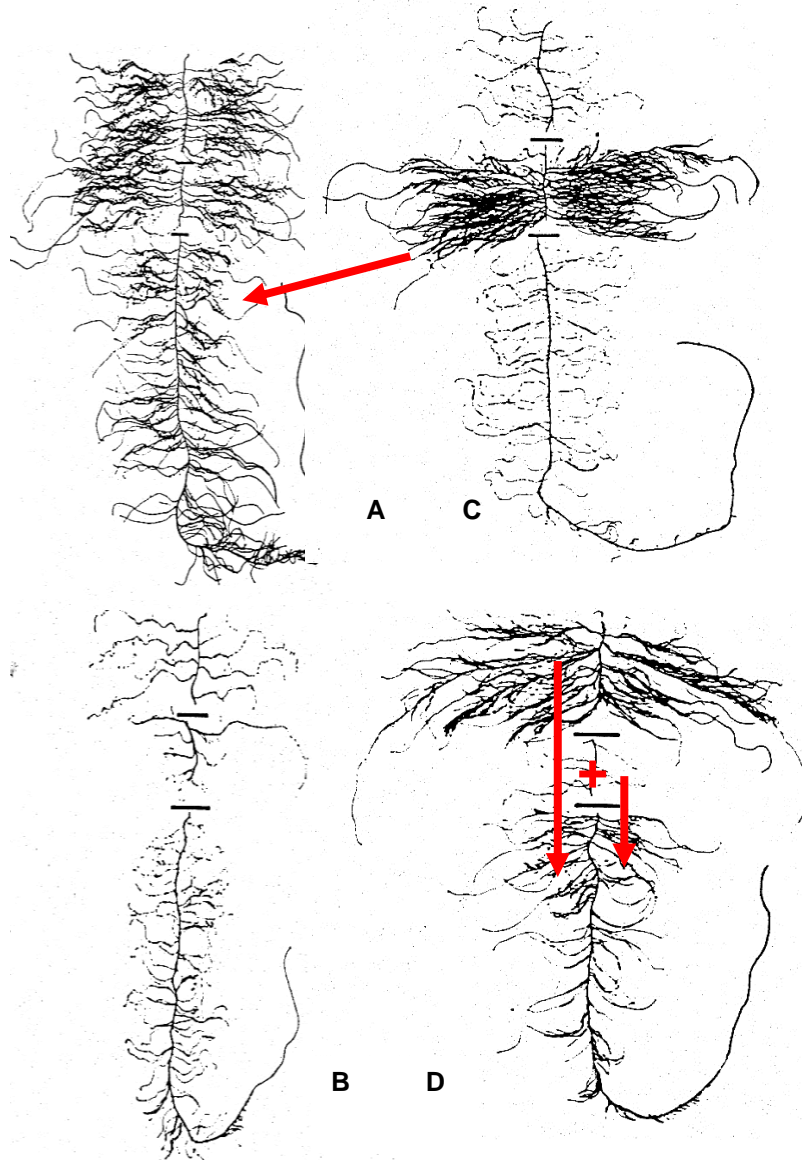
Ci contre une racine principale d'Orge traversant 3 compartiments successifs remplis d'une solution dosée en azote NO₃ :

- A : solution riche dans les 3 compartiments (A1, A2, A3)
- B : solution pauvre dans les 3 compartiments (B1, B2, B3)
- C : solution pauvre dans le 1^{er} et le 3^{ème} (C1 et C3), riche dans le 2nd (C2).
- D : solution riche dans le 1^{er} et le 3^{ème} (C1 et C3), pauvre dans le 2nd (C2).

Le reste de l'enracinement du plant est alimenté par la solution pauvre en azote.

La croissance des racines latérales est fortement « stimulée » quand la racine principale traverse un milieu « riche » (A C2 D1 et 3).

Quand le milieu est pauvre (B, C1 et 3, D2) l'allongement des racines latérales est contraint et leur répartition sur la racine mère est moins dense.



La nutrition minérale et la richesse du milieu extérieur viennent conditionner le développement racinaire en touchant la croissance et la ramification. En milieu constant la densité de racines latérales et leur allongement sont corrélés à la teneur en azote.

Mais quand la racine traverse successivement des milieux de richesse minérale différente, son comportement n'est pas exactement la somme des fonctionnements observés en milieu constant (C et D).

En effet la croissance et la ramification sont plus fortement stimulées dans le compartiment riche C2 que dans les compartiments riches D1,2 et A1,2,3. L'unique différence entre ces 3 situations réside dans la richesse des milieux rencontrés avant l'arrivée dans le compartiment riche.

Le passif de la racine vient donc moduler l'intensité de sa réaction à la richesse du milieu. L'hypothèse émise sur la base de cette expérience est la suivante :

Hypothèse : Le volume de l'apex d'une racine et la quantité des tissus conducteurs qu'il renferme détermine son « pouvoir absorbant » soit la quantité de solution minérale capable de rentrer puis circuler dans la racine vers les tiges. Chez l'Orge, le volume de nitrates absorbés par une racine (et ainsi le flux de sève brute montante qu'elle génère) déterminerait la quantité de ressources carbonées perçues en retour par cette dernière (flux de sève élaborée descendante).

Ainsi dans un ensemble ramifié, la racine principale, en raison de sa position centrale, définirait la répartition des ressources arrivant des parties aériennes vers son système latéral. Elle contrôlerait la distribution des assimilats reçus en « retour » de l'absorption réalisée par l'ensemble.

La richesse du milieu de culture, conditionnant la performance de l'absorption racinaire, agirait donc sur l'alimentation en substances carbonées des racines concernées. Or l'alimentation carbonée détermine le diamètre primaire d'une racine et celui de ses ébauches latérales en cours d'initiation, et donc le rapport des diamètres primaires des ébauches latérales à la racine principale.

Sur la base de cette hypothèse émise chez l'Orge, la richesse minérale agirait sur le développement racinaire selon le schéma suivant :

2.2.1. En milieu constant : fig 10 AB

- En milieu totalement carencé (eau distillée non représenté ici), l'absorption minérale étant impossible, l'alimentation en sève élaborée est coupée. La racine voit alors son diamètre primaire diminuer puis son allongement cesser à court terme. Dans le cas d'une racine ramifiée, les latérales sont les premières touchées par cette carence, leur diamètre primaire étant fortement réduit dès l'initiation. Par ce processus, la racine principale détourne les assimilats à son bénéfice, sa ramification étant inhibée avant que son allongement ne soit interrompu.

- En milieu pauvre, l'absorption minérale donc l'alimentation en sève élaborée est faible. Seul l'allongement de la racine principale est maintenu au dépend de celui de ses formations latérales dont le diamètre primaire est fortement réduit dès l'initiation. En l'absence de ramification donc de concurrence pour les ressources carbonées, l'allongement de la racine principale et l'espacement entre ses ébauches latérales inhibées sont accrus. Cette situation se maintient tant que l'absorption minérale est suffisante pour combler les besoins de la photosynthèse et la production des assimilats nécessaires à l'allongement de la racine principale.

Remarque : En l'absence de ramification, cette « stimulation ponctuelle » de l'allongement de l'axe principal peut « autoriser » à traverser rapidement une zone de contrainte. Cette réponse peut être comparée à l'étiollement d'une tige privée de lumière qui bloque sa ramification et allonge l'intervalle entre 2 feuilles successives (entre-nœud) pour gagner « au plus vite » la lumière.

- En milieu plus riche, l'axe principal définit à chaque instant le potentiel de développement de ses formations latérales (selon sa position dans le système ramifié, son stade de développement, son âge physiologique) en fonction des ressources du milieu. Il en détermine le diamètre primaire à l'initiation. Dans un environnement favorable, en l'absence de compétition sévère pour la nutrition carbonée, le système peut être densément ramifié. L'ensemble des ébauches latérales formées seront susceptibles de s'allonger pour révéler au moins dans les premières étapes de leur croissance le programme de développement qui leur a été imposé par le système qui les a mis en place.

Ces 3 situations constituent des extrêmes car :

- un sol naturel est rarement aussi homogène qu'une solution minérale à concentration fixée
- un sol n'est que rarement totalement carencé, mais plutôt hétérogène.

De plus, dans un sol naturel riche, même si la concurrence ne s'exerce pas dès l'initiation, il est aisé de constater que toutes les latérales d'une portion racinaire donnée ne montrent pas à terme le même développement. Elles ne deviennent pas toutes de grandes et longues racines ligneuses.

Il est donc raisonnable de considérer que la concurrence pour la nutrition carbonée se poursuit au delà de l'initiation et durant l'allongement ultérieur des racines selon la richesse du milieu traversé par

chacune d'entre elles. Enfin d'autres sources de contraintes (résistance mécanique du sol, présence d'obstacle etc..) viennent également moduler l'expression de la dominance apicale.

L'ensemble des racines d'un système sont donc successivement soumises à ces différents types de situations. La deuxième partie de cette expérience démontre que l'absorption d'une racine ne détermine pas seule, instantanément et exclusivement, l'ampleur de sa croissance et son développement.

2.2.2. En milieu hétérogène : fig 10 CD

La ramification est fortement stimulée (fig 10 C) si la racine principale a préalablement débuté sa croissance dans un environnement pauvre. Symétriquement, la ramification est moins dense si la racine, avant de traverser la zone pauvre a débuté sa croissance dans une zone riche. Elle possède alors en amont de la zone pauvre des racines latérales vigoureuses qui exercent aussi un appel en sève élaborée.

EN MILIEU HETEROGENE L'ACCES A UN ENVIRONNEMENT FAVORABLE CONDUIT A UNE STIMULATION DE LA CROISSANCE ET DE LA RAMIFICATION D'AUTANT PLUS GRANDE QUE LA CARENCE A ETE ANTERIEUREMENT IMPORTANTE.
SYMETRIQUEMENT, L'ACCES A UN ENVIRONNEMENT DEFAVORABLE INDUIT UNE DEPRESSION DE LA CROISSANCE ET LA RAMIFICATION D'AUTANT PLUS SEVERE QUE CES DERNIERES ONT ETE PREALABLEMENT VIGOUREUSES.

De la même manière, selon leur passif, des racines ne bénéficiant pas directement d'une irrigation mais connectées à une fraction d'enracinement recevant de l'eau sont capables de montrer une teneur en eau identique à celle des parties directement alimentées.

Expérience 8 : Croissance compensatrice - Impact de la décapitation de différentes proportions du système racinaire d'orge sur la croissance des racines de régénération

Le rôle régulateur du système ramifié dans son ensemble dans la distribution des ressources carbonées est également mis en évidence dans l'expérience suivante.

Lorsqu'une racine principale d'Orge est sectionnée, le diamètre moyen des apex racinaires développés à 1 cm de sa blessure est nettement plus élevé que celui des témoins restés intacts à l'image de ce qui a été décrit chez les plantules d'arbres en première partie de cette fiche (expériences 3 et 5).

Fig 11 : On analyse ici l'effet de 3 traitements différents appliqués sur les racines principales de plants d'orge: 1) Le témoin ne subit aucune amputation, 2) L'amputation touche toutes les racines principales du plant, 3). L'amputation ne touche qu'un tiers des racines principales du plant.

Traitement	Diamètre moyen (mm)	Longueur moyenne (mm)	Longueur totale (mm)
Témoin non décapité	0.21	25.4	115
1/3 des axes décapités	0.36	25.7	161
Tous les axes décapités	0.36	55.4	316

Le comportement des racines nées à 1 cm de la blessure des racines amputées est le suivant :

- Quand toutes les racines principales du plant sont sectionnées, outre le diamètre primaire, la longueur moyenne et la longueur cumulée* de toutes les racines nées à 1 cm des blessures augmentent par rapport au témoin.
- Quand 33% seulement des racines principales sont sectionnées, la croissance des racines nées à 1 cm des blessures n'est que très peu affectée : même si leur diamètre primaire est plus important, leur longueur cumulée augmente peu car leur allongement individuel moyen n'est que très peu stimulé.

L'effet de l'amputation est donc modulé par la proportion des axes touchés par rapport aux racines laissées intactes. Par leur présence, leur absorption minérale et leur consommation en assimilats, les

racines intactes interviennent dans cette régulation. Plus elles sont nombreuses, moins les régénérations parviennent à détourner les assimilats à leur profit.

**somme de la longueur de toutes les racines*

Le contrôle apical régule donc le partage des ressources selon la disponibilité du milieu de croissance et le passif du système ramifié : à la rencontre d'un milieu défavorable, la racine principale détourne une quantité maximale de ressources à son profit pour le maintien de son diamètre primaire et l'expression de son potentiel de croissance. Ceci l'amène à limiter voire bloquer l'alimentation de ses formations latérales dès leur initiation en réduisant le volume des tissus conducteurs qui l'unissent à ces dernières.

Deux évolutions sont alors possibles :

- La situation est temporaire. L'inhibition du développement des racines latérales, et ainsi l'absence de partage des ressources, stimule d'autant l'allongement de la racine principale. Cette dernière quitte rapidement la zone défavorable. L'arrivée sur un site non contraignant l'autorise à exprimer à nouveau les propriétés caractéristiques de sa classe. Sa croissance et sa ramification sont alors d'autant plus stimulées que la concurrence pour les ressources carbonées donc le nombre des latérales en présence sont faibles.
- Cette situation se maintient, la zone de contrainte étant étendue. C'est alors la croissance de la racine principale qui peut être à terme inhibée. Mais, dans ce cas, une à plusieurs de ses racines latérales situées en amont de la zone de carence peuvent venir se substituer à la racine principale dont la dominance apicale est défaillante, selon le même processus que celui induit par la taille ou le blocage mécanique de l'apex. Ce processus de substitution s'apparente à celui de la fourchaison (voir fiche « Racine et système racinaire des arbres : structure et développement »).

Cette substitution sera d'autant plus performante que le nombre de racines en concurrence pour les assimilats est faible (que l'environnement traversé antérieurement était peu riche).

AINSI LES RACINES NE SONT PAS ATTIREES VERS LES ZONES LES PLUS RICHES DU SOL, MAIS LEUR COMPORTEMENT EXTREMEMENT « OPPORTUNISTE » LES CONDUIT A PROLIFERER INTENSEMENT DES QU'ELLES LES RENCONTRENT ET A TRAVERSER SIMPLEMENT LES PLUS PAUVRES SANS S'Y RAMIFIER NI S'Y DEPLOYER.

QUAND UNE PARTIE DE L'ENRACINEMENT RENCONTRE PONCTUELLEMENT UNE ZONE CONTRAIGNANTE, SEUL SON ALLONGEMENT (ET NON SA RAMIFICATION) SE POURSUIT DANS DES PROPORTIONS EQUILIBREES AVEC SES PERFORMANCES ANTERIEURES D'ABSORPTION ET LA DISPONIBILITE DU MOMENT EN ASSIMILATS.

AINSI LE DEVELOPPEMENT DES PORTIONS ECHAPPANT A LA CONTRAINTE PEUT ETRE D'AUTANT PLUS STIMULE SELON UN MECANISME DE « CROISSANCE COMPENSATRICE ».

2.3. CE QU'IL FAUT RETENIR

LE DEVELOPPEMENT DE L'APPAREIL RACINAIRE REPOSE SUR LE DEPLOIEMENT PROGRESSIF D'UN SYSTEME RAMIFIE INSTALLANT SUCCESSIVEMENT ET DE MANIERE ORDONNEE DIFFERENTS CATEGORIES RACINAIRES. LE CONTROLE APICAL EST LE SUPPORT D'EXPRESSION DE LA HIERARCHIE PREDOMINANT DANS LE DEROULEMENT DE CETTE SEQUENCE.

SANS MODIFIER QUALITATIVEMENT LE DEROULEMENT, LE MILIEU PEUT VENIR EN MODULER L'EXPRESSION QUANTITATIVE :

- EN REGULANT D'ORDRE EN ORDRE DANS LE SYSTEME RAMIFIE, LE NOMBRE DES RACINES EN PRESENCE SELON LES CONTRAINTES RENCONTREES DANS LE MILIEU
- EN PRIVILEGIANT LA DISTRIBUTION DES RESSOURCES VERS LES PORTIONS RACINAIRES SITUES DANS LES ZONES LES PLUS RICHES DONC LES MIEUX ALIMENTEES ET LES PLUS « PRODUCTIVES » POUR LE RESTE DE LA PLANTE
- EN EQUILIBRANT AINSI L'EFFECTIF DES RACINES EN CROISSANCE A LA QUANTITE DE RESSOURCES HYDRIQUES ET MINERALES RECUPERABLES DANS L'ENVIRONNEMENT ET D'ASSIMILATS RENOUVELABLES.

DANS LA NICHE ECOLOGIQUE DE L'ESPECE, (NE BLOQUANT NI GERMINATION NI DEVELOPPEMENT PRECOCE), L'HETEROGENEITE DU MILIEU VIENT MODULER :

- LE NOMBRE DE MERISTEMES MIS EN ŒUVRE POUR CE DEVELOPPEMENT SPECIFIQUE,
- LA VITESSE A LAQUELLE CELUI-CI SE DEROULE
- LE TERME DE SON DEROULEMENT AVANT LA MORT DE L'ARBRE

IL NE MODIFIE PAS L'ARCHITECTURE RACINAIRE : IL NE TOUCHE NI LE CONTENU NI L'ORDRE DE DEROULEMENT DE CETTE SEQUENCE. IL PEUT TOUT AU PLUS EN BLOQUER L'EXPRESSION A CHACUNE DE SES ETAPES.

D'ORDRE EN ORDRE, LE SYSTEME RAMIFIE CONTROLE DONC LE PARTAGE DES RESSOURCES DISPONIBLES ET EN FAIT UN USAGE OPTIMUM SELON LES FACULTES DE CHAQUE RACINE OU ENSEMBLE DE RACINES A FOURNIR, VIA L'ABSORPTION, DE QUOI RENOUVELER CES MEMES RESSOURCES.

LES AUGMENTATIONS OU DIMINUTIONS PONCTUELLES DE LA DENSITE DES RACINES ET/OU DE LEUR ALLONGEMENT REPOSENT DONC SUR LA RECHERCHE D'UNE SUCCESSION D'EQUILIBRE CORRELATIF ET NUTRITIONNEL ENTRE LES DIFFERENTS AXES EN PRESENCE SELON LES INFLUENCES EXERCEES PAR LE MILIEU TRAVERSE.

AINSI DANS LES JEUNES PLANTATIONS, TOUTE COUCHE DE SOL RICHE EN MATIERE ORGANIQUE ET COPIEUSEMENT IRRIGUEE CONSTITUE UNE SOURCE POTENTIELLE DE PROLIFERATION RACINAIRE, QUI PEUT LIMITER D'AUTANT LA REGENERATION ET LE DEPLOIEMENT DE L'ENRACINEMENT PLUS EN PROFONDEUR OU LATERALEMENT.

LES CHANCES D'UNE REPRISE RACINAIRE EFFICACE ET D'UNE ACQUISITION RAPIDE DE L'AUTONOMIE HYDRIQUE ET MINERALE PEUVENT ETRE REDUITES QUAND L'ENVIRONNEMENT SOUTERRAIN PRESENTE DE TRES FORTES HETEROGENEITES QUALITATIVES ET DE TRES FORTES DISCONTINUITES ENTRE LES SUBSTRATS DE LA MOTTE, DE LA FOSSE ET DE L'ENCAISSANT, OU DES HORIZONS SUPERIEURS AUX INFERIEURS.

3. SPECIFICITE DES REPONSES DES ENRACINEMENTS AUX PROPRIETES DU SOL

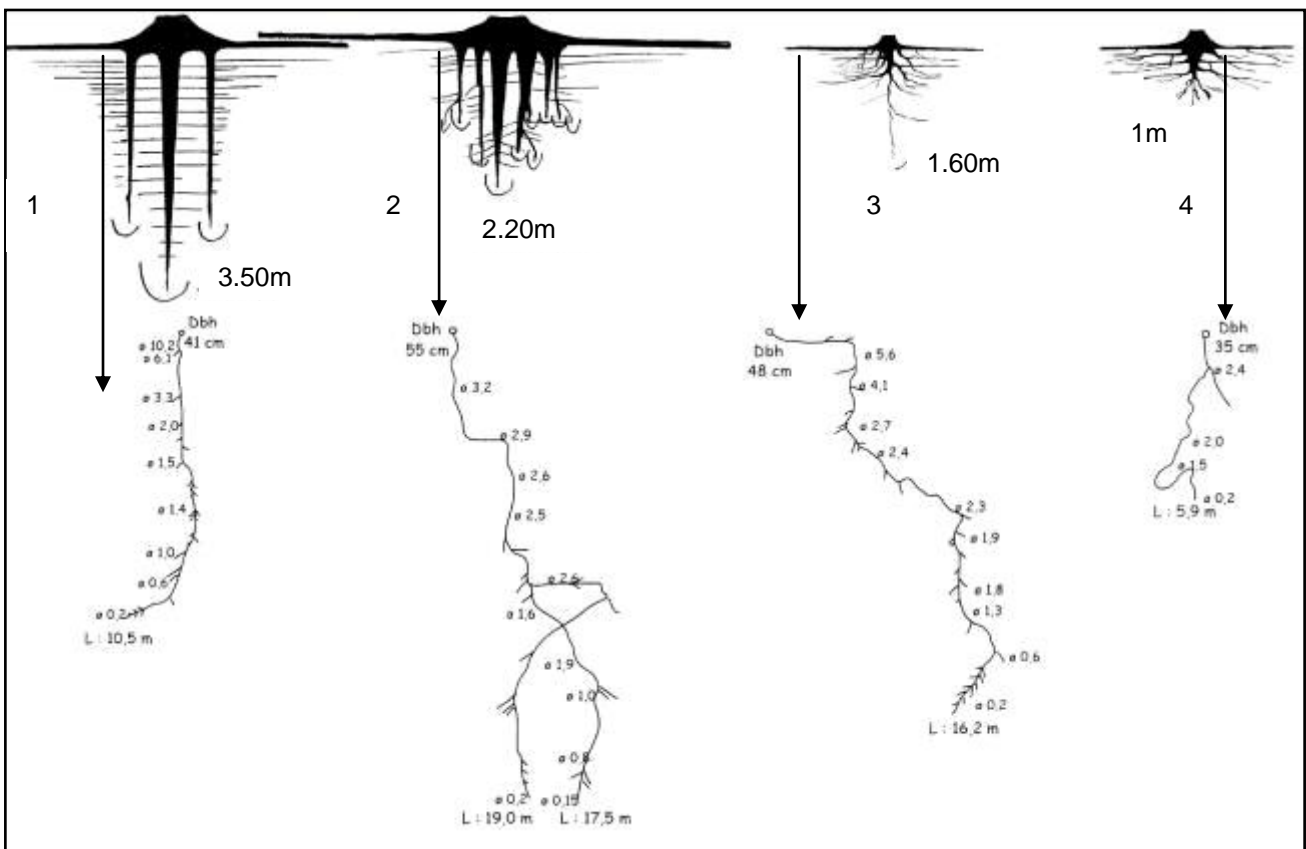
3.1. DRAINAGE

L'enracinement de deux espèces forestières de Guyane française a été comparé sur deux sols différents du point de vue de leur capacité de drainage de l'eau (Atger):

- un sol non contraignant à drainage vertical libre (pas d'accumulation de l'eau en profondeur)
- un sol contraignant à drainage vertical bloqué (avec accumulation de l'eau à faible profondeur)

Fig 12 : De gauche à droite Profil de l'enracinement d'*Eperua falcata* (wapa) et de *Dicorynia guianensis* (Angélique) en sol à drainage vertical libre (1) et bloqué (2) en sol à drainage vertical libre (3) et bloqué (4).

Sous chaque profil d'enracinement est représentée l'extension d'une des racines charpentières horizontales. Le diamètre du tronc (dbh), le diamètre de la racine en différents points et sa longueur sont donnés sur le schéma (portions racinaires de diamètre supérieur à 0.5 cm sont prises en compte).



Sur sol non contraignant, l'enracinement du Wapa est constitué d'un pivot central très volumineux descendant sur 3.5m de profondeur (à gauche). Il porte à sa base une couronne de racines charpentières horizontales s'étalant sur un rayon d'une dizaine de mètres en développant près de leur insertion des pivots surnuméraires. En profondeur, ces différents pivots ne développent que des racines ligneuses de petit diamètre.

En sol contraignant, l'enracinement du Wapa est comparable avec cependant une profondeur moindre et un nombre de pivots plus élevé, chacun d'entre eux ayant subi plusieurs morts d'apex et régénérations successives donnant naissance à des fourches en profondeur. L'enracinement de surface s'étend sur un rayon (19 m) presque deux fois plus grand qu'en sol non contraignant.

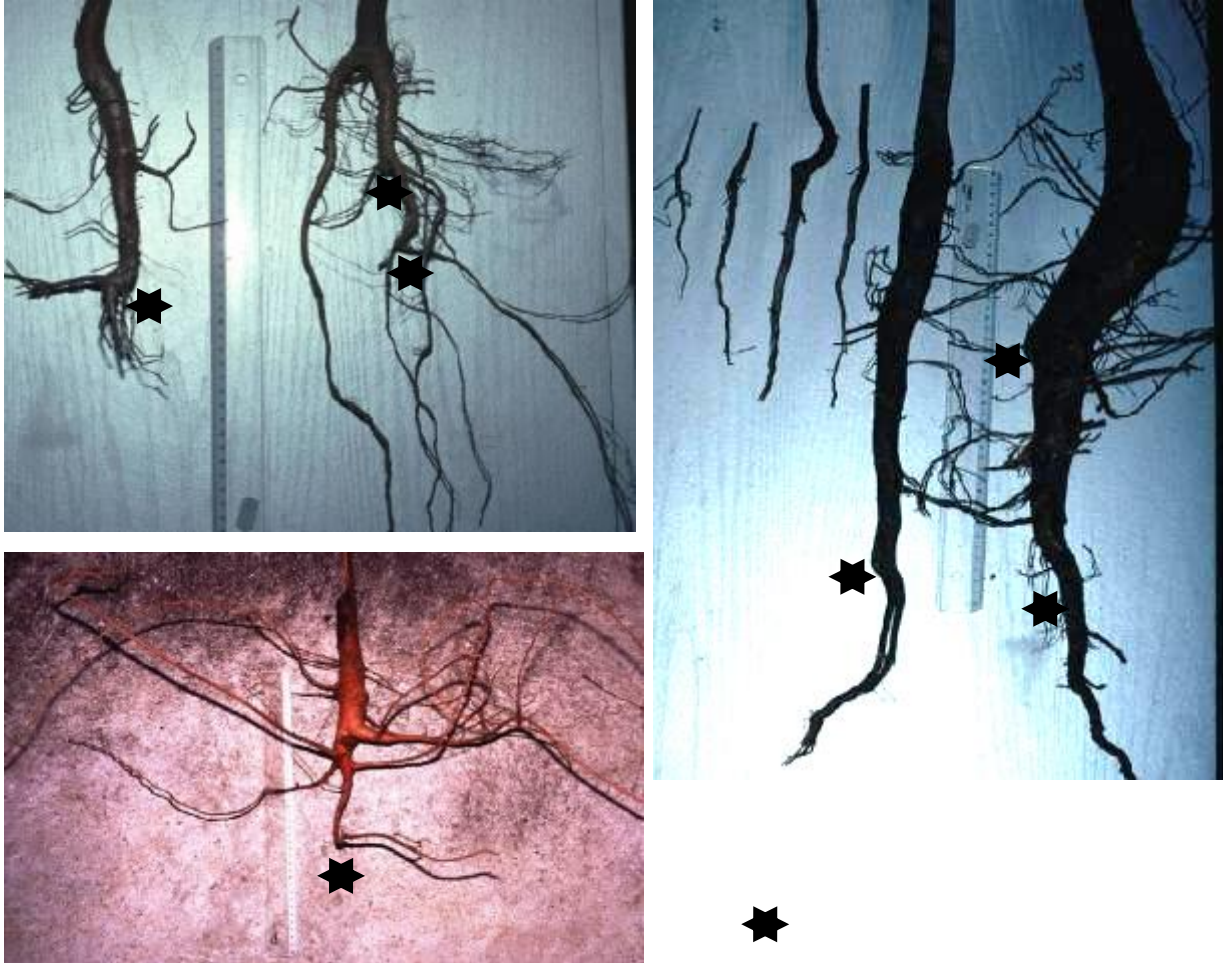
En sol non contraignant l'enracinement de l'Angélique (à droite) ne dépasse pas 2m de profondeur. Il est constitué d'un pivot central peu vigoureux portant l'essentiel de ses racines latérales en surface. Il s'étend sur 16 m de rayon. En sol contraignant, la profondeur de l'enracinement de l'Angélique est réduite à 1m et l'extension latérale horizontale des charpentières est également réduite à 6m.

En sol contraignant verticalement, l'enracinement du Wapa est moins profond, le pivot et ses pivots surnuméraires développant précocement plus de fourches. Par contre l'extension horizontale est plus importante, le rayon de l'enracinement est presque 2 fois supérieur à celui observé en sol non

contraignant. A l'inverse chez l'Angélique, le sol contraignant bloque la progression verticale d'un enracinement pivotant déjà peu vigoureux en l'absence de cette contrainte et limite parallèlement l'extension horizontale des charpentières en surface.

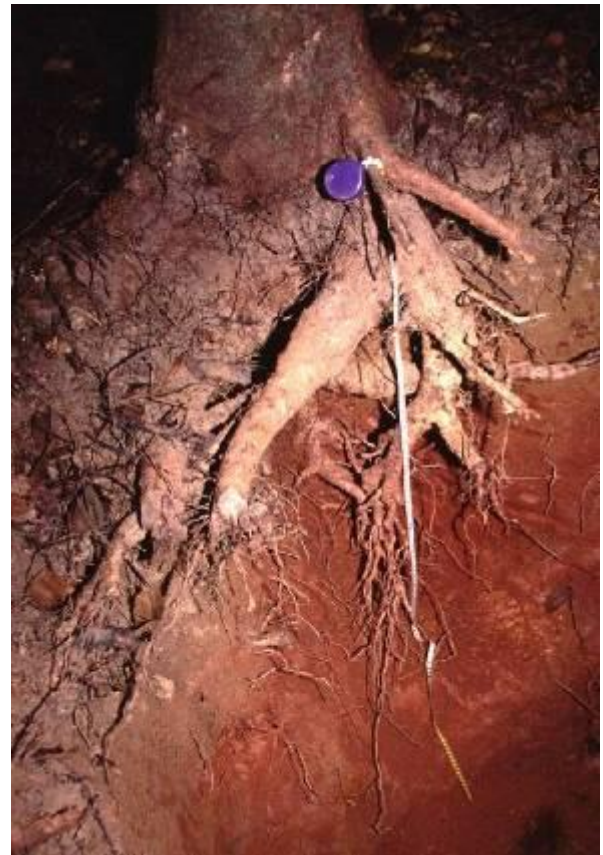
Deux espèces régénérant naturellement dans le même sol ne répondent pas similairement aux contraintes exercées par ce dernier. La contrainte affecte l'enracinement dans son ensemble réduisant ses extensions horizontales et verticales chez l'Angélique. Seule la profondeur de l'enracinement (direction verticale) est affectée chez le Wapa, le déploiement horizontal étant pour sa part stimulé.

Fig 13 : A gauche jeunes plants d'Angélique à droite jeunes plants de Wapa : les étoiles signifient les perturbations (mort d'apex ou déviation).



Dès les premiers stades de développement, l'allongement du pivot de l'Angélique est fortement perturbé par la moindre contrainte : la rencontre d'un caillou peut lui faire perdre rapidement et définitivement son orientation verticale. A l'inverse dans le même genre de conditions, le pivot du jeune Wapa garde son orientation verticale contourne et régénère efficacement à chaque contrainte.

Fig 14 : Profil d'enracinement d'arbres adultes en haut Wapa en bas Angélique (à gauche sol non contraignant, à droite sol contraignant).



3.2. TEXTURE COMPACTE

L'étude a été conduite en 2004-2005 sur le Parc du Pourtalès à Strasbourg. La caractérisation racinaire a été faite par Atger, les données pédologiques sont celles de Jabiol et Lebourgeois.

Fig 15 : L'enracinement de deux espèces forestières françaises (Erable sycomore à gauche et Frêne à droite) est comparé sur un sol naturel alluvionnaire dont les deux principales contraintes identifiées sont la teneur en éléments grossiers (EG) (pourcentage du volume de sol occupé par les éléments grossiers et taille) doublée de la compacité du matériau terreux (COMP Moyen Compact à Très compact).



Fig 16 : L'horizon superficiel est un limon riche en matière organique déposé sur un sable. La teneur en éléments grossiers (%EG) dépasse 90% et le matériau sableux est compact (C) à partir de 40 à 60 cm de profondeur. Plus en profondeur, la teneur en éléments grossiers diminue légèrement alors que la compacité du matériau augmente (TC).

	F N°11e			zone :	A5	fosse N°11f			zone :	A45
zone	bouquet	isolé		CHABLIS		bouquet	isolé		CHABLIS	
essence	sycomore					frêne				
	texture	%EG	taille	comp	Hydromorphie	texture	%EG	taille	comp	hydr
0-10 cm	LMS	10	gG	M		LMS	10	gG	M	
10-20	LMS	10	gG	M		LMS	10	gG	M	
20-30	LMS	10	gG	M		LMS	10	gG	M	
30-40	LMS	10	gG	M		LMS	10	gG	M	
40-50	LMS	10	gG	M		SL	88	g	C	
50-60	LMS	10	gG	M		SL	89	g	C	
60-70	SL	90	g	C		SL	90	g	C	
70-80	SL	90	g	C		SL	90	g	C	
80-90	SL	90	g	C		SL	90	g	C	
90-100	SL	70	gG	TC		SL	70	gG	TC	
100-110	S	70	gG	TC		S	70	gG	TC	
110-120	S	70	gG	TC		S	70	gG	TC	
120-130	S	70	gG	TC		S	70	gG	TC	
nappe	nappe 200					nappe 200				
contraintes	CRh			CRg		CRh			CRg	
	CFh			CFg	60	CFh			CFg	40



Fig 17 : L'enracinement de l'Erable se développe vigoureusement dans la couche limoneuse superficielle. Quand la nature du matériau change et que sa teneur en éléments grossiers (graviers) et sa compacité augmentent, il y a arrêt brutal de la progression des racines. Les caractéristiques du sol induisent un véritable cernage racinaire chez cette espèce.

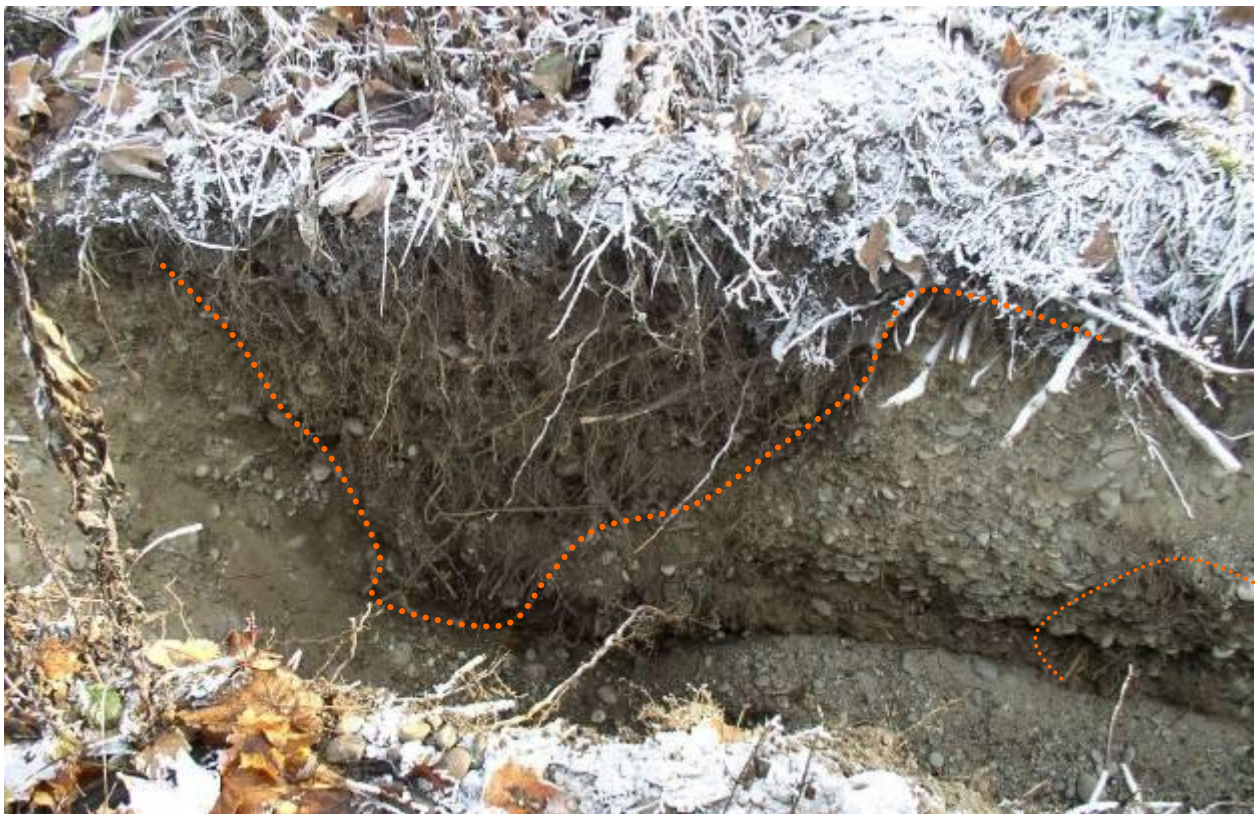


Fig 18 : Un Erable voisin situé dans un sol montrant le même type de contrainte est parvenu à développer ponctuellement des racines nettement plus profondes dans une poche de sol limoneuse incluse dans le sol graveleux compact.



Fig 19 : En haut à gauche. Racines charpentières horizontale d'érable avec petit pivot à la face inférieure,
En haut à droite Racine charpentièr d'érable en fourche ayant subi une forte contrainte de croissance
En bas plusieurs charpentières horizontales soudées d'Erable.

Chez le Frêne voisin du premier érable, on retrouve une charpente très vigoureuse dans la couche limoneuse superficielle. De grosses racines charpentières s'étendent à l'horizontale et développent à leur face inférieure des pivots. Ces derniers pénètrent la couche compacte à forte teneur en éléments grossiers et s'y ramifie abondamment. On peut observer les traces des contraintes induites sur les racines par la présence des graviers.



Fig 20 :

Ci contre Profil racinaire du Frêne



Ci contre Charpentière horizontale de Frêne



Ci contre Racines de Frêne (haut et bas) et racines d'érable (milieu) de la même zone.



Fig 21
Ci contre
Contreforts et
départ des
charpentières
horizontales du
frêne



Ci contre : racines verticales et obliques plongeantes traversant le premier niveau de contrainte

Ci-dessus : déformations induites par la pression des éléments grossiers sur les racines en cours d'épaississement dans la partie de sol la plus compacté.

Frêne et Erable ne répondent pas similairement à la même contrainte.

Le Frêne a également été observé sur le même site d'étude dans un sol limoneux de 1m de profondeur. La contrainte n'apparaît qu'à partir de 80 cm de profondeur où la nappe phréatique commence à faire ressentir son influence (zone soumise aux remontées temporaires d'eau), le niveau permanent de la nappe étant à 120 cm de profondeur. Le sol est dépourvu d'éléments grossiers et peu compact. La comparaison porte ici sur le Frêne et le Hêtre.

Fig 22 : Frêne et Hêtre en sol profond.



	fosse N°5			zone :	A33b
zone	très belle futaie				
essences fosse	Frêne				
	Texture	%EG	taille	compacité	hydromorphie
0-10 cm	LA			M	
10-20	LA			M	
20-30	LA			M	
30-40	LA			PC	
40-50	LA			PC	
50-60	LA			PC	
60-70	LA			PC	
70-80	LA			PC	
80-90	LLS			PC	2
90-100	LLS			PC	2
100-110	LLS			PC	2
110-120	LLS			PC	2
120-130	LLS			M	3
nappe	nappe probable à 200			galets 200	
contraintes	CRh	80		CRg	
	CFh	120		CFg	
observations	hétérogène latéral, voir sondage 5				



Fig 23 : Ci-dessus : La charpente horizontale du Frêne, très volumineuse, développe un réseau de très gros pivots plongeant à la verticale jusqu'à 1m de profondeur.

Ci-dessous : L'épaisseur de sol est activement colonisée dans son ensemble. Seule la rencontre de la zone d'hydromorphie permanente (à -120 cm) conduit les pivots du Frêne à fourcher ou passer à l'horizontale et à cesser leur progression en profondeur. Ces pivots développent de nombreuses racines latérales horizontales à obliques.





Fig 24 : Le Hêtre voisin développe aussi son enracinement en surface et en profondeur. Son profil racinaire est beaucoup moins dense en profondeur. Ses grosses racines charpentières sont toutes horizontales et concentrées en surface (ci-dessous). Le diamètre et la densité de ses racines diminuent fortement en profondeur. Ci-dessus : une poche superficielle de sol compact, riche en éléments grossiers est totalement dépourvue de racines (pointillé orange). A l'arrivée sur la zone d'hydromorphie temporaire, les pivots du Hêtre se fragmentent et cessent de s'allonger alors que ceux du frêne traversent ce premier niveau de contrainte.





Fig 25 : Profil racinaire du Hêtre sur sol limoneux profond avec pivot surnuméraire nés sous les charpentières horizontales. L'arrêt de la progression racinaire est induit par l'immersion temporaire du sol (remontée estivale de la nappe suite à la fonte des neiges).



Ci-dessus à gauche : Profil des racines de hêtre d'un sujet soumis à une forte teneur en élément grossier. Ci dessus à droite et page suivante : Aspect des racines à l'arrivée sur la contrainte.



Le Hêtre a également été observé sur le même site d'études dans un sol sableux constitué à 80% d'éléments grossiers. L'enracinement est resté complètement superficiel, la zone sableuse contenant 80% d'éléments grossiers n'étant que très faiblement prospectée.

fosse N°4 H			
H, TGB, isolé dans chablis			
très gros H mort			
	text	%EG	taille
0-10	S	0	g
10-20	S	0	g
20-30	S	80	g
30-40	S	80	g
40-50	S	80	g
50-60	S	80	g
60-70	S	80	g
70-80	S	80	g
80-90	S	80	g
90-100	S	80	g
100-110	S	80	g
110-120	S	80	g
120-130	S	80	g
nappe	NO		
contrainte	CRh		
	CFh		



Fig 26 : Le Hêtre sur sol sableux.



Fig 27 : Profil d'enracinement du Hêtre sur sol sableux.

Ce sujet comme les précédents (frêne et érable) a essuyé la tempête de décembre 1999. Il est un des rares arbres restés debout sur cette zone sableuse au terme de cet évènement et ce malgré la déficience de son ancrage en profondeur :

Les charpentières de surface sont très massives, très étendues et se sont développées dans toutes les directions du plan horizontal à partir d'une dizaine de contreforts disposés régulièrement tout autour de la base du tronc de l'arbre. Cette couronne de charpentières a été renforcée par le développement retardée d'une deuxième génération racinaire. Toutes ces racines se sont soudées pour donner naissance à un socle (voir fiche « Racine et système racinaire des arbres : structure et développement »).

L'absence de développement en profondeur a donc été compensée par un déploiement horizontal superficiel très important et par la soudure des racines en plateau. La forme de l'enracinement de cet arbre est à comparer à celle d'un verre à pied doté d'une base très large et très rigide venant compenser la faiblesse de son ancrage en profondeur.



Fig 28 : Profil racinaire du Hêtre en sol sableux. Les pivots nés à la face inférieure des charpentières prennent ici très vite une direction de croissance oblique à horizontale sous la contrainte induite par la rencontre d'un matériau sableux très drainant appauvri en matière organique constitué à 80% d'éléments grossiers. Le développement de l'enracinement de surface est d'autant stimulé par la croissance compensatrice.

La charpente horizontale évolue en un socle de racines soudées comparable à celui en cours de formation dans la hêtraie ci-dessous.



3.3. CE QU'IL FAUT RETENIR

Les propriétés du sol (structure, texture, teneur en éléments grossiers, compacité, résistance mécanique à la pénétration, porosité et capacité de rétention en eau, en air, richesse minérale et organique, température etc.) peuvent bloquer la croissance et le développement racinaire.

CHACQUE ESSENCE A UNE SENSIBILITE PROPRE A CHACUNE DES PROPRIETES DU SOL, TOLERE UNE GAMME DONNEE DE VARIATIONS DE CHACUNE D'ENTRE ELLES ET DES COMBINAISONS AUXQUELLES ELLES PEUVENT DONNER LIEU.

Ainsi les pivots du Hêtre atteignent 1m de profondeur dans un sol limoneux bien alimenté en eau. Cependant dans ce sol limoneux leur progression est stoppée dès la rencontre d'un environnement temporairement asphyxiant, comme elle l'est dans un sol sableux trop drainant.

La réponse d'une essence au cortège de propriétés du sol n'est pas assimilable à la somme des réponses qu'elle aurait face à chacune d'entre elles considérée isolément, d'autant plus que chaque catégorie de racines composant un enracinement à sa propre gamme de tolérance et de réaction aux différents niveaux de contraintes (voir fiche « Racine et système racinaire des arbres : structure et développement »).

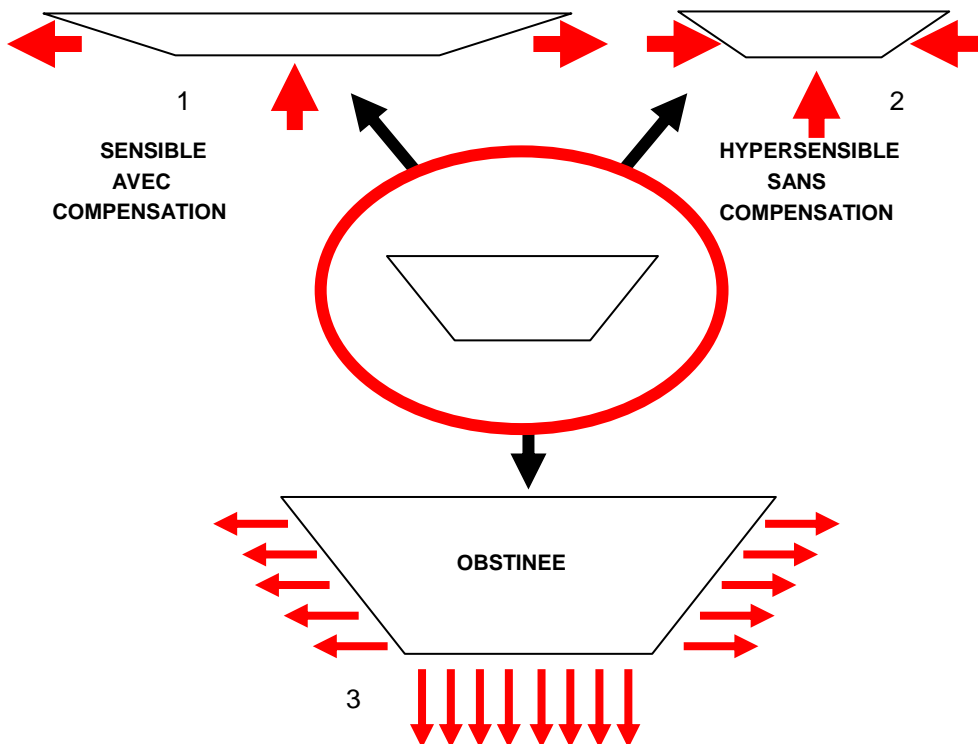
LA DIVERSITE DES SEUILS DE SENSIBILITE DES RACINES COMPOSANT UN ENRACINEMENT DETERMINENT CERTAINEMENT LA PLASTICITE RACINAIRE ET L'ADAPTABILITE DE L'ESSENCE AUX HETEROGENEITES DES SOLS.

Face à une contrainte (ou une association de contraintes) donnée, il existe différents types de réactions spécifiques à l'échelle de l'enracinement :

- **Les essences hypersensibles (2)** voient leur développement bloqué par la ou l'association de contrainte
- **Les essences sensibles (1)** répondent à la contrainte (ou l'association de contrainte) en stimulant leur développement dans les zones les plus favorables compensant ainsi le blocage de leur déploiement dans les zones les plus contraignantes
- **Les essences obstinées (3)** « semblent » insensibles à la contrainte (ou à l'association de contraintes) tout au moins au niveau de leur développement racinaire.

Pour des espèces sensibles à une contrainte ou un ensemble de contraintes données, une dégradation brutale des caractéristiques du sol peut induire un véritable cernage de l'enracinement et par conséquent une stimulation du développement dans les régions les plus favorables.

Fig 29 : Effet de la croissance compensatrice sur le déploiement de l'enracinement



LA CROISSANCE COMPENSATRICE (VOIR EGALEMENT PARTIE 2 DE CETTE FICHE) EST CERTAINEMENT LE MECANISME ESSENTIEL DE LA PLASTICITE RACINAIRE. ELLE OPERE A L'ECHELLE DE LA RACINE, DU SYSTEME RAMIFIE ET DE L'ENRACINEMENT DANS SON ENSEMBLE.

TRANSPLANTES EN MOTTE, LES ARBRES D'ORNEMENTS SUBISSENT DE TRES FORTES DISCONTINUITES QUALITATIVES DES MATERIAUX LORS DE LA CROISSANCE HORS DE LA MOTTE, VERS LA FOSSE DE PLANTATION, PUIS SON ENCAISSANT STIMULANT SOUVENT L'HETEROGENEITE DE LA CIRCULATION ET DE LA RETENTION DE L'EAU DANS LE SOL.

SELON LA DISPARITE DES SOLS ET DE LEUR QUALITE, LA CROISSANCE COMPENSATRICE PEUT VENIR ACCROITRE LA DIFFICULTE DES RACINES A SE DEPLOYER HORS DE LA MOTTE, DANS LA FOSSE PUIS A COLONISER LES HORIZONS LOINTAINS ET/OU PROFONDS.

ELLE PEUT FAVORISER LA DEPENDANCE DE L'ENRACINEMENT AUX APPORTS D'EAU DE SURFACE (IRRIGATION, PAR GOUTTE A GOUTTE, CONDENSATION DE L'EAU SOUS LES REVETEMENTS DE SURFACE) OU AUX SUBSTRATS ENRICHIES EN MATIERES ORGANIQUES.

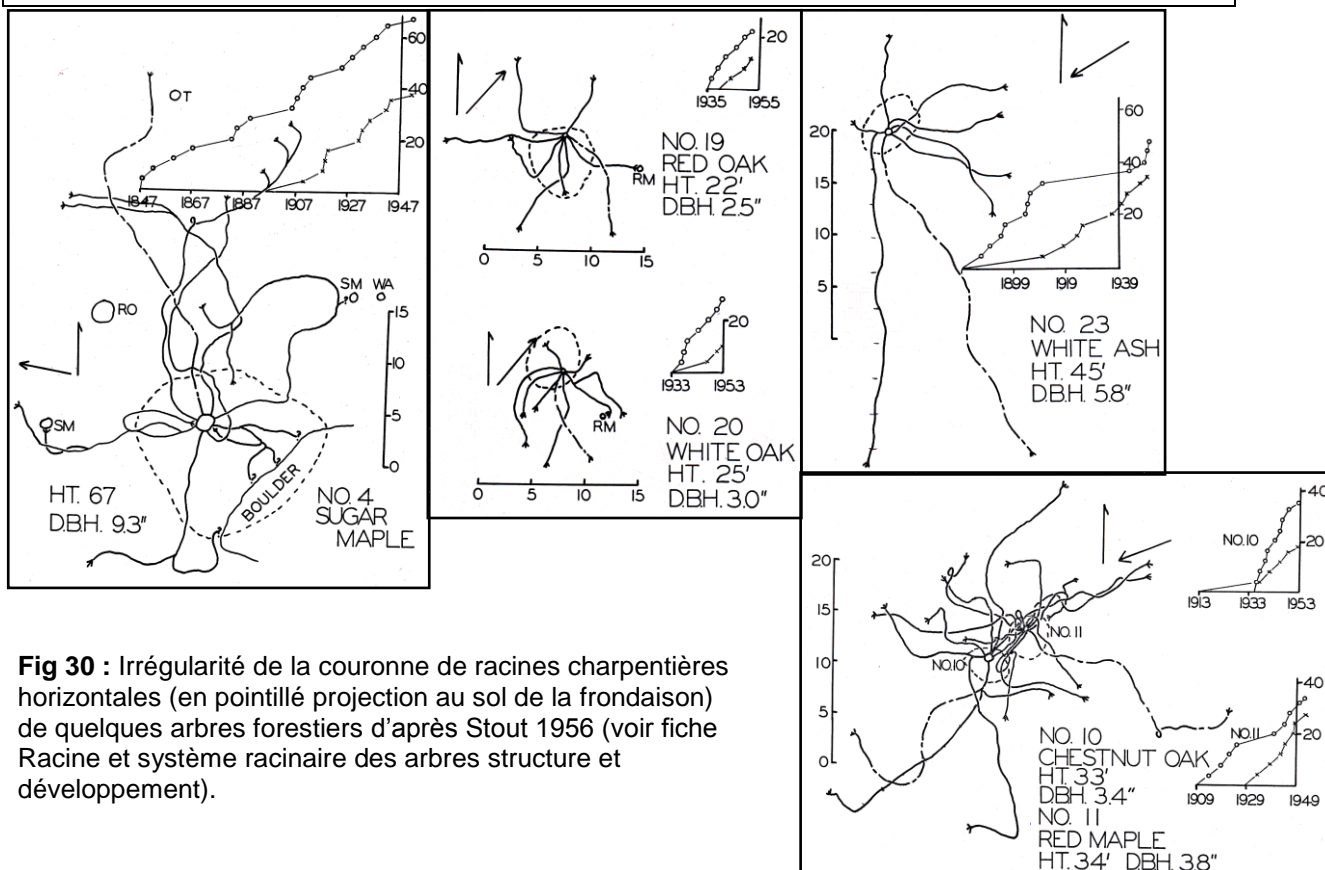
ELLE VIENT ALORS AMPLIFIER LES DEFICITS D'ANCRAGE TOUT EN MASQUANT TEMPORAIREMENT L'ABSENCE DE DEVELOPPEMENT RACINAIRE DE PROFONDEUR PAR UNE CROISSANCE QUANTITATIVEMENT SATISFAISANTE.

C'EST ALORS L'ARRET DES APPORTS D'EAU DE SURFACE OU UNE SECHERESSE ESTIVALE EXCEPTIONNELLE QUI SIGNENT LE DEBUT DU DEPERISSEMENT DE PLANTATIONS INITIALEMENT CONSIDEREES COMME SATISFAISANTES.

(VOIR FICHE PROGRAMME SCIENCIL : ETUDE LA REPRISSE RACINAIRE DE QUELQUES ARBRES DE LA CITE INTERNATIONALE 15 ANS APRES LA PLANTATION RAPPORT PRELIMINAIRE DES ETUDES CONDUITES A L'AUTOMNE 2010).

C'EST POURQUOI IL EST IMPERATIF DE DIAGNOSTIQUER LES SOLS DE PLANTATIONS ET LES TRAVAILLER DE MANIERE A AMENAGER DES GRADIENTS DE QUALITES AUX INTERFACES ENTRE LES DIFFERENTS COMPARTIMENTS (MOTTE FOSSE ENCAISSANT) QUE LES RACINES SERONT AMENEES A TRAVERSER.

EN ENVIRONNEMENT URBAIN PLUS QU'AILLEURS, LA CROISSANCE COMPENSATRICE DETERMINE L'IMPOSSIBILITE D'APPRECIER EXTERIEUREMENT L'EXTENSION REELLE D'UN ENRACINEMENT, LA POSITION CONCRETE DE SES COMPOSANTS ET LES RISQUES ENCOURRUS PAR LES ARBRES LORS DE TRAVAUX.



BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE :

Cette fiche a été rédigée à partir d'un petit nombre d'écrits eux mêmes déjà riches en références. L'essentiel du contenu et des références sont retrouvables dans les 4 premiers ouvrages listés ci dessous (2 en français, 2 en anglais).

ATGER C. 1995. Les systèmes racinaires des arbres: structure et fonctionnement. Revue bibliographique. Rapport de recherche commandé par l'association Séquoia (Châteauneuf du Rhône) et financé par le Ministère de l'Environnement (162 pages, 18 planches, 166 références bibliographiques).

ATGER C. 1992. Essai sur l'architecture racinaire des arbres. Thèse Doct. Physiologie, Biologie des Organismes et des Populations, Univ. Montpellier II: 287p.

ATGER C. 1991. L'architecture racinaire est-elle influencée par le milieu? In : L'Arbre; BIOLOGIE ET DÉVELOPPEMENT. C. ÉDELIN ed. Naturalia Monspeliensia n°h.s.: 71-84.

HERMAN RK 1977 Growth and production of tree roots : a review. In "The below ground ecosystem : a synthesis of plant associated processes. JK Marshall ed Colorado St Univ, Range Sci Dept, Sci Series n° 26: 7-28

ATGER C. 1997. Déterminisme de la structure spatiale des écosystèmes forestiers guyanais : Stratégies d'acquisition et d'utilisation des ressources hydriques et minérales dans différents types de sol : bilan de l'étude des systèmes racinaires d'*Eperua falcata* et de *Dicorynia guianensis* (18pp 4 planches).

AMIN T. 1988. Etude du développement de l'appareil radical de jeunes plants de Chênes méditerranéens en vue de l'amélioration de la reprise pour le boisement. Thèse de Doctorat Aix Marseille III. 128 p

DYANAT-NEJAD H, et NEVILLE P. 1972 Etude sur le mode d'action du méristème radical orthotrope dans le contrôle de la plagiotropie des racines latérales chez *Theobroma cacao* L. Revue Générale de Botanique 79: 319-340

DYANAT-NEJAD H, et NEVILLE P. 1973 Variation du nombre de faisceaux dans la racine principale du cacaoyer (*Theobroma cacao* L). Revue Générale de Botanique 80: 41-74

THALER P. PAGES L. 2007 Competition within the root system of rubber seedlings (*Hevea brasiliensis*) studied by root pruning and blockage. journal of experimental Botany, Vol 48, N° 132, pp 1451-1459

NOUS RENVOYONS EGALEMENT LE LECTEUR FRANCOPHONE VERS LES COMPTES RENDUS DES SEMINAIRES DU GROUPE D ETUDE DES RACINES (DE 1974 A 1979) ET DU GROUPE D'ETUDE DE L'ARBRE (DEMARRAGE EN 1986) QUI L'A SUIVI.

<http://www.grouperdetudedelarbre.org>

GLOSSAIRE

dominance apicale : influence inhibitrice qu'exerce le méristème apical d'un axe sur le développement des axes latéraux. La dominance apicale se traduit par une inhibition totale du de la croissance ou le contrôle de l'expression du développement.

encaissant : matériau (le plus souvent terrain originel) dans lequel la fosse de plantation de l'arbre est creusée

méristème : tissu restant à l'état embryonnaire et se divisant activement pour produire les cellules construisant les différents tissus des organes de la plante. Le méristème est responsable de la croissance. Le méristème racinaire diffère de celui de la tige par sa position « sous apicale » protégé par la coiffe et son inaptitude à produire des organes latéraux.

phloème : tissu conducteur complexe (tube criblé cellule compagne parenchyme fibre) assurant la conduction de la sève élaborée dite descendante . Le phloème permet le transfert dans l'ensemble de la plante des molécules complexes produites par les feuilles (carbohydrates, régulateurs de croissance) ou les racines (régulateurs de croissance). Le phloème primaire est mis en place par le méristème primaire (racine tige feuille), le phloème secondaire ou liber est produit par le cambium vasculaire des organes à épaissement marqué.

pivots surnuméraires : pivot autre que la radicule ou son prolongement. Les pivots surnuméraires naissent généralement de la ramification de la radicule elle-même et/ou de ses racines latérales horizontales

polyarchique : forme d'organisation structurée autour de la co-existence de plusieurs axes dits codominants partageant leur dominance sur le reste du système

primordium (ébauche) racinaire : jeune racine en cours de formation avant sa percée hors de la racine mère