



AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr

LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE

ECOLE NATIONALE SUPERIEURE D'AGRONOMIE
ET DES INDUSTRIES ALIMENTAIRES



Laboratoire AGRONOMIE et ENVIRONNEMENT

Institut
National
Polytechnique
de Lorraine

Thèse présentée par

Virginie GROLEAU-RENAUD

pour l'obtention du titre de

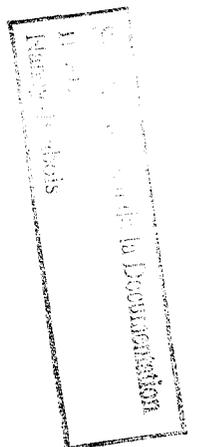
Docteur de l'INPL en Sciences Agronomiques

**Contrainte mécanique et exsudation racinaire
du maïs : incidence de la morphologie
du système racinaire**

Soutenue publiquement le 5 mai 1998

Membres du Jury

A. GUCKERT,	Professeur à l'INPL, Nancy	Président
S. PELLERIN,	Directeur de Recherches à l'INRA, Bordeaux	Rapporteur
F. BARTOLI,	Directeur de Recherches au CNRS, Nancy	Rapporteur
P. HINSINGER,	Chargé de Recherches à l'INRA, Montpellier	Examineur
S. PLANTUREUX,	Maître de Conférences à l'INPL, Nancy	Directeur de thèse



A mes parents,

à ma famille.

Remerciements

Le travail présenté dans ce mémoire a été effectué au Laboratoire Agronomie et Environnement associé INRA de l'Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie et des Industries Alimentaires (ENSAIA). Je tiens à associer tous ceux qui ont contribué à la réalisation de cette étude. Mes remerciements vont à :

- Monsieur Armand Guckert, Professeur à l'INPL et Directeur du Laboratoire qui m'a accordé sa confiance en me proposant cette thématique. Il m'a guidée dans la réalisation de ce travail avec beaucoup de patience et de bienveillance. Qu'il trouve ici le témoignage de mon profond respect.

- Monsieur Sylvain Pellerin, Directeur de Recherches à l'INRA de Bordeaux, qui me fait l'honneur de juger ce travail. Qu'il veuille bien accepter l'expression de ma gratitude sincère.

- Monsieur François Bartoli, Directeur de Recherches au CNRS de Nancy, pour l'intérêt qu'il a manifesté à l'égard de ce travail en acceptant d'en être rapporteur. Je tiens également à le remercier de m'avoir permis, pendant ma thèse, de rencontrer Monsieur Dexter, et d'avoir apporté un regard critique et constructif sur le travail. Soyez assuré de ma reconnaissance sincère.

- Monsieur Philippe Hinsinger, Chargé de Recherches à l'INRA de Montpellier, qui a accepté d'examiner ce document. Qu'il soit assuré de mon estime.

J'ai largement bénéficié des compétences et du soutien de Monsieur Sylvain Plantureux, Maître de Conférences à l'INPL et Directeur de cette thèse. J'ai apprécié tout au long de ces années, ses conseils avisés, ses encouragements et sa grande disponibilité. Je lui sais gré de m'avoir fait profiter de son expérience lors de la rédaction de ce document. Je tiens aussi à le remercier de m'avoir permis de m'initier à l'enseignement. J'ai plaisir à lui exprimer ici ma profonde reconnaissance.

Pendant ces années, j'ai pu compter sur la disponibilité et la gentillesse de nombreuses personnes du Laboratoire :

- Je remercie tout d'abord Valérie Boeuf-Tremblay pour m'avoir initiée à la thématique et formée aux techniques de cultures hydroponiques stériles.

- Mes remerciements s'adressent également à Anne Courtade pour son aide technique précieuse lors de l'utilisation des dispositifs de marquage au ^{14}C . De montage en démontage (!), nous avons passé de "joyeuses" heures de construction.
- Je me dois d'associer à ce travail Lubos Boruvka, stagiaire originaire de la République Tchèque, qui pendant 2 mois a manifesté un vif intérêt pour cette étude. Difficile d'oublier son humour et ses 1m95 !

Je tiens à associer à ce travail et à remercier sincèrement :

- Madame Susset, secrétaire, pour sa patience et son aide au niveau administratif,
- Madame Claude, pour son aide technique et ses multiples collaborations au quotidien,
- Amina, pour la réalisation des dosages de carbone et sa participation à certaines expérimentations,
- Dominique, voisin de bureau, pour ses multiples contributions au travail tant pendant les récoltes que lors de l'utilisation des phytotrons, tout cela avec une constante bonne humeur,
- Patrice, "spécialiste du trèfle" mais toujours prêt à m'accorder son concours en cas d'urgence,
- Michel, pour la lyophilisation de tous les échantillons et sa collaboration lors des récoltes.

Je voudrais remercier ici tous les chercheurs pour leurs collaborations concernant les expérimentations ainsi que leur soutien au quotidien. Qu'ils veuillent bien accepter l'expression de ma vive reconnaissance.

Un grand merci en particulier à Emile pour l'ensemble de ses conseils et à Françoise pour son aide et sa gentillesse.

Enfin, il y a cette "ruche" débordante d'activités et si joyeuse constituée par l'ensemble des thésards et des stagiaires. Que de rencontres depuis mon arrivée en Lorraine !

Il y a d'abord mes aînés (anciens thésards) qui ont su m'accueillir avec chaleur et me faire connaître le Laboratoire. Je pense tout particulièrement à Marie-Pierre, Myriam, Kathy, Virginie.

Il y a ensuite tous ceux avec qui j'ai travaillé de près ou de loin au quotidien : Patricia et Gwénola que je remercie pour leur lecture attentive du manuscrit, Joëlle, Vinciane, Muriel, Christine, Magali, Dan et Magdalena.

Je souhaite du courage à la "nouvelle génération" qui est arrivée au Laboratoire pendant ma période de rédaction et tous mes encouragements à Ashraf Tubeileh, qui a la difficile tâche de continuer les recherches dans cette thématique. Je lui souhaite des maïs "en pleine forme".

Sommaire

A - Introduction générale.....	1
B - Synthèse bibliographique.....	8
<u>I. Biologie du maïs.....</u>	9
<u>II. Système racinaire : structure et fonctionnement.....</u>	10
II. 1. Introduction	
II. 2. Structure et croissance du système racinaire	
II. 2. 1. Structure d'une racine	
II. 2. 2. Elaboration de la racine	
II. 2. 3. Notion de système racinaire	
II. 3. Effets des facteurs environnementaux sur la morphologie racinaire	
II. 3. 1. Introduction	
II. 3. 2. Facteurs chimiques	
II. 3. 3. Facteurs physiques	
II. 3. 4. Conclusions générales	
<u>III. Rhizosphère et exsudation racinaire.....</u>	34
III. 1. Rhizosphère.....	34
III. 1. 1. Définitions	
III. 1. 2. Relations entre la plante, le sol et les micro-organismes	
III. 2. Exsudation racinaire.....	36
III. 2. 1. Terminologie	
III. 2. 2. Aspects quantitatif et qualitatif de l'exsudation	
III. 2. 3. Localisation de l'exsudation racinaire	
III. 3. Flux de carbone.....	44
III. 3. 1. Généralités	
III. 3. 2. Estimation des flux de carbone	
III. 4. Facteurs influençant l'exsudation racinaire.....	48
III. 4. 1. Détérioration des racines	
III. 4. 2. Carence minérale	
III. 4. 3. Stress hydrique	
III. 4. 4. Présence des micro-organismes	
III. 4. 5. Température	
III. 4. 6. Espèce végétale : variabilité inter et intra-spécifique	

III. 4. 7. Age du végétal	
III. 4. 8. Intensité lumineuse	
III. 4. 9. Milieu de culture	
<u>IV. Contrainte mécanique et exsudation racinaire</u>	52
IV. 1. Etat des connaissances	52
IV. 2. Détermination d'une problématique	55
C - Effet de la contrainte mécanique sur la morphologie du maïs	57
<u>I. Introduction</u>	58
I. 1. Contrainte mécanique et morphologie du maïs	58
I. 2. Rôle du support physique de croissance des racines sur la morphologie des plantes	59
I. 3. Rôle de la stérilité sur l'élaboration du système racinaire du maïs	59
<u>II. Effets de la contrainte mécanique sur la morphologie du maïs : cas des cultures hydroponiques stériles</u>	62
II. 1. Matériels et méthodes	62
II. 1. 1. Matériel végétal	
II. 1. 2. Calibrage des semences	
II. 1. 3. Dispositif de culture	
II. 1. 4. Conditions de culture	
II. 1. 5. Récolte des plantes	
II. 1. 6. Traitement statistique des données	
II. 2. Résultats	69
II. 2. 1. Effets de la contrainte mécanique sur la morphologie des plantes	
II. 2. 2. Influence de la contrainte mécanique sur les parties aériennes	
II. 2. 3. Influence de la contrainte mécanique sur le système racinaire	
II. 3. Discussion	73
II. 4. Conclusion	78
<u>III. Validation du dispositif de culture hydroponique stérile</u>	79
III. 1. Effet de la stérilité du milieu de culture	79
III. 1. 1. Cas des cultures hydroponiques en conditions non stériles	
III. 1. 2. Effet de la stérilité : comparaison entre cultures hydroponiques stériles et non stériles	
III. 2. Effet de la nature du support de culture	86
III. 2. 1. Cas des cultures sur substrat solide	

III. 2. 2. Effet de la nature du support physique de culture : comparaison entre cultures hydroponiques non stériles et cultures sur substrat solide

III. 3. Le modèle de culture hydroponique en conditions stériles : possibilités et limites.....97

D - Influence de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire du maïs cultivé en conditions hydroponiques.....99

I. Introduction.....100

II. Matériels et méthodes.....103

II. 1. Culture des plantes.....103

II. 2. Mise en place de la solution d'exsudation.....103

II. 3. Récolte des exsudats racinaires.....103

II. 3. 1. Exsudats solubles

II. 3. 2. Mucilages

III. Influence de la nature du milieu d'exsudation sur l'exsudation racinaire du maïs.....105

III. 1. Introduction.....105

III. 2. Matériels et méthodes.....106

III. 2. 1. Mise en place de l'expérimentation

III. 2. 2. Récolte des exsudats et des mucilages

III. 2. 3. Récolte des plantes

III. 3. Résultats.....107

III. 3. 1. Exsudats solubles

III. 3. 2. Mucilages

III. 4. Discussion.....108

III. 4. 1. Introduction

III. 4. 2. Influence du facteur "stérilité" sur l'exsudation racinaire

III. 4. 3. Influence de la nature du milieu d'exsudation

III. 5. Conclusions.....113

IV. Etude cinétique des effets de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire du maïs.....115

IV. 1. Introduction.....115

IV. 2. Matériels et méthodes.....116

IV. 2. 1. Mise en place de l'expérimentation

IV. 2. 2. Récolte du matériel exsudé

IV. 2. 3. Récolte des plantes

IV. 3. Résultats.....	118
IV. 3. 1. Croissance des plantes	
IV. 3. 2. Influence de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire	
IV. 4. Discussion.....	120
IV. 4. 1. Introduction	
IV. 4. 2. Estimation de la fraction "exsudats solubles" produite	
IV. 4. 3. Impact de la contrainte mécanique sur la masse de carbone de la solution d'exsudation : influence de la rhizodéposition sur les billes de verre	
IV. 4. 4. Influence de l'âge du végétal	
IV. 5. Conclusion.....	124
<u>V. Etude des effets de la contrainte mécanique sur la répartition du carbone récemment assimilé par les plantes</u>	126
V. 1. Introduction.....	126
V. 2. Matériels et méthodes.....	126
V. 2. 1. Modifications de culture imposées par le protocole expérimental	
V. 2. 2. Marquage au carbone 14 des parties aériennes	
V. 2. 3. Récolte	
V. 2. 4. Mesure de la radioactivité	
V. 3. Résultats.....	131
V. 3. 1. Croissance et développement des plantes	
V. 3. 2. Répartition des assimilats carbonés dans les différents compartiments	
V. 4. Discussion.....	133
V. 4. 1. Quantification de la respiration racinaire	
V. 4. 2. Répartition du carbone	
V. 4. 3. Le compartiment racinaire et la contrainte mécanique	
V. 5. Conclusions.....	136
<u>VI. Conclusions</u>	137
E - Interactions entre la morphologie et l'exsudation racinaire du maïs	138
<u>I. Introduction</u>	139
<u>II. Mise en évidence de l'effet direct et indirect de la contrainte mécanique sur l'exsudation</u>	140
II. 1. Choix des paramètres.....	140
II. 2. Résultats.....	141
II. 2. 1. Relations entre les organes aériens et l'exsudation racinaire	

II. 2. 2. Relations entre le système racinaire et l'exsudation	
II. 3. Discussion.....	144
II. 3. 1. Mode d'expression des résultats d'exsudation racinaire	
II. 3. 2. Réponse de la plante à la contrainte mécanique : effet direct et indirect	
II. 4. Conclusions.....	147
F - Conclusions générales et perspectives.....	148
Références bibliographiques.....	154
Annexes.....	172
Listes des figures, des tableaux et des photographies.....	180
Glossaire.....	187
Résumé / Abstract.....	189

A - INTRODUCTION GENERALE

Introduction générale

La recherche d'une agriculture plus durable a mis en avant la nécessité du maintien ou de l'amélioration de la fertilité physique des sols. Maintenir une structure des sols favorable constitue à ce titre un objectif prioritaire. Les facteurs aboutissant à une dégradation du sol sont nombreux. Parmi eux, **la compaction** a une action prépondérante, en agissant directement sur la structure physique des sols. Ce phénomène de compaction résulte du passage répété des engins lourds dans les parcelles. En effet, l'accroissement des performances des engins agricoles s'est accompagné d'une augmentation de leur poids. Les pratiques culturales intensives sont utilisées sur la plupart des continents, engendrant cependant des problèmes de compaction à des degrés divers. L'Europe, l'Australie et l'Amérique du Nord sont particulièrement concernées, ce qui traduit une expansion géographique du problème.

La compaction du sol a le plus souvent **une incidence négative sur les cultures**. En effet, elle engendre une baisse du rendement de la plupart des céréales. Des variations de biomasse de l'ordre de 10 à 60% ont été observées chez de nombreuses plantes. Cette diminution peut atteindre des valeurs élevées (50 à 70%), telles que celles mises en évidence par JARVIS (1986) sur des cultures de blé en Australie. De manière générale, l'ensemble des plantes accusent une baisse de leur rendement, liée à la fois à des modifications morphologiques et physiologiques.

Sur le plan morphologique, il s'agit principalement d'une réduction de la croissance des parties aériennes et d'une modification de la croissance des racines de la plante qui se caractérise par une réduction de la longueur des racines et une augmentation de leur diamètre. Ces effets morphologiques sont observables chez la majorité des plantes de grandes cultures (blé, orge, riz, maïs, avoine, luzerne, pois).

Les modifications physiologiques sont variées. Il est ainsi possible de citer des perturbations de l'alimentation en eau, de la gestion du carbone à l'échelle de la plante entière ainsi que de la capacité d'absorption des éléments minéraux par les racines. Des travaux s'intéressant à l'exsudation racinaire ont mis en évidence des effets de la compaction sur ce mécanisme (LINDBERG et PETTERSSON, 1985). L'exsudation est un processus racinaire de grande importance dans les relations entre les trois partenaires de la rhizosphère que sont les racines des végétaux, les micro-organismes et le sol. L'exsudation consiste en une libération de composés organiques par les racines des plantes dans la zone de sol proche des racines. Les quantités de composés carbonés ainsi libérées par les racines ne sont pas négligeables à l'échelle du végétal (de l'ordre de 20% du carbone total assimilé par les plantes). La compaction induit donc de façon plus générale des perturbations du cycle du carbone à la fois dans la plante mais aussi entre la plante et le compartiment rhizosphérique.

La compaction du sol est considérée pour l'ensemble de ces raisons comme un problème important de l'agriculture actuelle.

De nombreuses études se sont intéressées à l'effet de la compaction du sol sur la morphologie de la plante tandis que d'autres travaux montraient son impact sur l'exsudation racinaire. **Cependant, ces deux types d'investigations ne sont pas menés dans des conditions de cultures identiques.** Cette constatation s'explique par le fait que les impacts morphologiques de la compaction sur les plantes peuvent être étudiés au champ ou dans tout autre type de milieu de culture. Par contre, les modifications de l'exsudation racinaire engendrées par la compaction s'étudient le plus souvent dans des systèmes de cultures artificiels. Bien qu'elles s'expriment au champ, ces variations de l'exsudation racinaire sont difficiles à caractériser dans ces conditions naturelles, principalement à cause des pertes de matériels exsudés lors de la récolte. La quantification de l'exsudation racinaire n'est réalisable qu'en conditions stériles, afin d'empêcher la dégradation des exsudats par la microflore du sol, abondante dans la rhizosphère. Il existe donc un obstacle méthodologique qui empêche l'étude des effets morphologiques et physiologiques (qualitatif et quantitatif) de la compaction du sol en conditions naturelles.

Une solution pourrait alors consister à conduire ces études sur un **sol ou tout substrat solide** (type sable) **préalablement stérilisé**. Cependant, des problèmes expérimentaux nombreux et complexes se posent. Le problème majeur de ce dispositif réside dans l'impossibilité de séparer la fraction de substrat adhérente aux racines, sans dégrader les exsudats racinaires. Différentes techniques ont été testées (vibrations, ultrasons, bain d'acétate), mais elles entraînent suivant les cas une séparation excessive ou au contraire insuffisante des exsudats. En l'état actuel des connaissances, ce problème méthodologique n'est pas résolu de manière satisfaisante.

D'autre part, rendre stérile un substrat solide et *a fortiori* un sol n'est pas une chose facile. On ne peut autoclaver que de petites fractions de substrat (pas plus de 500 - 800 g à la fois) sous peine de constater qu'une partie du mélange demeure non stérile. La conduite d'une culture de maïs dans de bonnes conditions au stade juvénile nécessite au minimum une quantité de substrat voisine de 1,5 kg. Il faut donc rassembler différentes fractions de substrat pré-autoclavées dans un container stérilisé. La complexité de la manipulation entraîne des risques de contaminations bactériennes de la culture. D'autre part, le passage à l'autoclave peut modifier la structure du substrat, notamment ses agrégats. Ceci est particulièrement dommageable lors de l'étude de la compaction puisque ce paramètre est lié à la structure des agrégats du substrat.

D'autres techniques de stérilisation, telles que l'exposition aux rayons gamma ou la fumigation du substrat sont possibles avec toutes les précautions qu'elles imposent. Leur manipulation difficile et l'importance des moyens techniques nécessaires à leur réalisation font qu'elles n'ont pas été utilisées lors de cette étude.

Le seul moyen envisageable pour estimer au champ comme dans des pots les quantités de carbone exsudé est l'utilisation **d'isotopes radioactifs** (de type ^{14}C). Ces moyens d'étude, en tant que marquages courts, ne permettent qu'en partie la réalisation de nos objectifs. Ils ne donnent en effet que des informations sur le carbone récemment assimilé (carbone récent). Ils seront donc utilisés en

association avec d'autres outils méthodologiques (permettant d'estimer la part du carbone ancien), et ne suffisent pas pour justifier une étude au champ.

Ainsi, s'il est possible d'étudier la morphologie du végétal en présence d'une contrainte mécanique sur substrat solide, la caractérisation des exsudats racinaires reste difficile dans de telles conditions.

Cependant, l'intérêt d'étudier le processus de l'exsudation s'avère un objectif complexe. En effet, la production des exsudats est liée aux racines en croissance puisque ces organes constituent le site de libération des composés. De manière plus précise, l'exsudation est localisée dans des zones particulières des racines (apex et/ou zone d'élongation). Dès lors, toute modification de la morphologie racinaire est susceptible de perturber l'exsudation des composés carbonés. Quelles que soient les conditions de culture, de nombreuses études ont montré que la morphologie racinaire est quant à elle sous une dépendance directe de la compaction. Dans ce contexte, il apparaît que des relations sont susceptibles d'intervenir entre la compaction, la morphologie et l'exsudation racinaires. De manière plus précise, les problèmes méthodologiques concernant le choix du dispositif (culture en milieu naturel, culture en pot, etc.) peuvent engendrer des modifications de la morphologie racinaire et avoir ainsi une incidence sur la nature et la quantité des exsudats.

Il est donc essentiel de caractériser l'effet direct de la compaction sur l'exsudation racinaire, par l'intermédiaire de l'effet indirect induit par les changements morphologiques des racines.

Les études menées à ce jour ont montré la complexité du phénomène de compaction du sol. En effet, en sol compacté, il se produit un réarrangement spatial des particules de sol qui aboutit à modifier la distribution de l'espace poral. Les pores de grande taille sont réduits au profit de pores de taille plus petite. D'autres modifications de l'état physique du sol sont également observées : état hydrique, densité, etc. Il en résulte des changements des flux d'air, de chaleur, d'eau et d'éléments nutritifs qui traduisent des perturbations des propriétés physiques du milieu. Deux caractéristiques physiques du sol modifiées par la compaction ont un rôle prépondérant dans le fonctionnement du système racinaire. Il s'agit de la contrainte mécanique et du statut hydrique du sol. Notre intérêt s'est porté sur l'étude de la **contrainte mécanique** étant donné le rôle de ce facteur lors des cultures hydroponiques. La contrainte mécanique correspond à la force appliquée par le sol sur la racine, qui a pour conséquence une résistance à la pénétration des racines dans le sol.

La complexité du phénomène de compaction réside donc dans le nombre de facteurs qui sont modifiés simultanément par cette compaction.

L'effet de la **contrainte mécanique** sur l'exsudation racinaire a été étudié par un dispositif expérimental artificiel apparu dès les années 1960 qui fait appel à une technique de culture hydroponique stérile simulant la contrainte mécanique par l'utilisation de billes de verre. Ce modèle, bien que non validé, a déjà été utilisé dans des recherches précédentes visant à caractériser l'exsudation racinaire. Ce dispositif expérimental présente un certain nombre d'avantages tant du point de vue des études morphologiques que de l'estimation de l'exsudation racinaire.

- Sur le plan morphologique, cette méthode permet d'abord de récupérer la plante entière sans léser ni perdre du matériel végétal. Le système racinaire peut être récolté de manière intacte ce qui demanderait beaucoup de précautions sur substrat solide. Le système racinaire est d'autre part visible durant toute la durée de la culture. Si le développement des plantes est perturbé par des carences en solution nutritive (fuite du milieu de culture, etc..) ou des problèmes de contamination bactérienne, les plantes concernées sont immédiatement détectées et éliminées. Par ailleurs, la taille des unités de culture hydroponique (30 cm de haut et 4 cm de diamètre) semble suffisante pour permettre le développement du maïs aux stades jeunes (moins de 20 jours).

- Sur le plan de l'exsudation racinaire, ce dispositif facilite la récolte des exsudats racinaires (au sens large : exsudats solubles et mucilages). Les pertes de matériels exsudés sont minimales car la récolte se fait sur la plante extraite du tube de culture. Enfin, ce système expérimental permet de simuler la contrainte mécanique en ajoutant des billes de verre dans le milieu. L'intensité de la contrainte mécanique est modulée en modifiant le diamètre des billes de verre.

Les études menées avec ce dispositif (BARBER et GUNN, 1974; GOSS et RUSSEL, 1980; MOZAFAR, 1991; BOEUF-TREMBLAY *et al.*, 1995) ont permis d'établir certaines réponses de la plante à la contrainte mécanique. La contrainte mécanique induit généralement une augmentation de l'exsudation racinaire des plantes. Les comparaisons entre les études sont malgré tout délicates à cause de conditions d'expérimentation différentes (durée et milieu d'exsudation variables). En outre, il n'est pas fait mention de liens possibles entre la morphologie de la plante et l'exsudation racinaire en situation de contrainte mécanique. Il a cependant été largement démontré que la présence des billes de verre conduit à une diminution de la longueur racinaire, associée à une restriction de la profondeur d'enracinement. Le système racinaire modifie donc sa morphologie lors de conditions particulières de culture.

De cette manière, nous avons à notre disposition un modèle expérimental qui constitue l'outil indispensable permettant d'analyser les effets de la contrainte mécanique sur la morphologie mais surtout sur l'exsudation racinaire du maïs. Cependant, même performant, ce système de culture hydroponique demeure artificiel et ne prétend pas représenter des conditions identiques à un milieu de culture en conditions naturelles.

Dans ce contexte, nous nous proposons de mener une étude sur les effets de la **contrainte mécanique** sur l'exsudation racinaire du maïs. Il s'agit de caractériser les modifications de l'exsudation racinaire susceptibles de se produire lors d'une contrainte mécanique en

évaluant l'incidence des modifications morphologiques racinaires sur l'exsudation racinaire. Ce travail pose donc les deux questions suivantes :

1. Quelles sont les modifications quantitatives de l'exsudation racinaire induites par la contrainte mécanique ?

2. Cette variation de l'exsudation racinaire peut-elle être attribuée à des modifications morphologiques induites par la présence de la contrainte mécanique ?

Le maïs a été choisi comme plante modèle de cette étude à plusieurs titres : tout d'abord, cette plante présente un intérêt agronomique puisqu'elle fait partie des céréales les plus cultivées à l'échelle mondiale. En 1995, la production mondiale de maïs est de 554,5 millions de tonnes ce qui représente 28% de la production mondiale de céréales, à égalité avec le blé et le riz. Sur le plan français, pour cette même année, le maïs représentait 13 millions de tonnes. D'autre part, cette plante produit des exsudats racinaires en plus grande quantité que les autres céréales. Le maïs se révèle donc un modèle d'étude particulièrement approprié.

D'autre part, aucun travail ne s'est intéressé aux effets de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire cumulée sur une période, chez une même plante d'âge croissant. Nous avons souhaité nous intéresser au rôle de l'âge des plantes en établissant une cinétique de l'exsudation. Il faut toutefois considérer qu'une limite est imposée par le dispositif de culture quant à l'âge des plantes étudiées. Ceci est dû d'une part à la taille de ce système, et d'autre part aux conditions de stérilité qui sont difficiles à maintenir à long terme. L'âge maximal atteint se situe autour de 20 jours de culture.

Cependant, l'étude de l'exsudation racinaire se révèle particulièrement intéressante dès les premiers stades de développement du végétal. L'exsudation racinaire se produit alors parallèlement à la mise en place et à l'élaboration du système racinaire. Nous avons donc fait le choix de réaliser une cinétique portant sur 4 âges de plants de maïs 4, 8, 12 et 16 jours dont le pas de temps égal (4 jours) permet une comparaison aisée.

Pour cerner les effets de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire, notre objectif est d'effectuer sur le maïs un bilan carboné en présence ou en absence de la contrainte mécanique. Ce bilan carboné prend en compte l'ensemble des compartiments de la plante entière (compartiments aériens et racinaires) ainsi que l'exsudation et la respiration racinaires. D'autre part, le propos est de caractériser les modifications quantitatives de l'exsudation lors de la contrainte mécanique.

L'effet de la contrainte mécanique a fait l'objet d'une étude sur la morphologie de la plante entière pour les mêmes âges du végétal que lors de la caractérisation de l'exsudation. Nos travaux tentent de décrire avec précision les modifications morphologiques

racinaires induites par la présence de la contrainte. Par rapport aux conditions de cultures naturelles ou tout au moins aux conditions de culture en pots, **notre étude compare l'impact de la contrainte mécanique en cultures hydroponiques stériles sur la morphologie racinaire avec l'effet de la densité élevée en cultures sur substrat solide.** Par cette étude comparative, nous pouvons espérer mettre en évidence des modifications morphologiques qui dépendent des conditions de culture (mode et stérilité du milieu).

Le plan suivi dans ce document est donc le suivant :

➡ Nous présentons dans l'**étude bibliographique (B)** les connaissances relatives à la morphologie du maïs, à l'exsudation racinaire ainsi que les notions de compaction et de contrainte mécanique.

➡ L'**effet de la contrainte mécanique sur la morphologie de la plante** est ensuite évalué en conditions hydroponiques stériles dans le chapitre C. L'influence de la stérilité du milieu est envisagée (comparaison entre des cultures hydroponiques) ainsi que la nature du support de culture (comparaison entre des cultures hydroponiques et des cultures sur substrat solide).

➡ L'**influence de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire** est présentée dans le chapitre D. En outre, l'accent est mis sur les conditions dans lesquelles s'effectue l'exsudation racinaire (nature de la solution d'exsudation et impact de la stérilité du milieu).

➡ Dans le chapitre E, nous tentons de **distinguer les effets directs de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire, des effets indirects liés aux modifications de la morphologie de la plante induites par la contrainte.**

➡ Enfin **des conclusions générales (F)** seront présentées à la fin de ce document.

Il convient de noter que les matériels et méthodes utilisés dans ce travail sont insérés dans le texte de chaque chapitre concerné.

B - SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

Synthèse bibliographique

L'objet de cette première partie est de définir les termes et les connaissances relatifs au sujet, en particulier au niveau de la contrainte mécanique et de l'exsudation racinaire.

Tout d'abord, nous focaliserons notre attention sur la **structure et le développement racinaire du maïs**, zone de la plante où sont localisés nos travaux. Les facteurs induisant une variation de la croissance des racines seront détaillés mais un paramètre sera privilégié : **la contrainte mécanique**. Les relations entre ce facteur physique et la croissance des racines seront analysées sur une variété de conditions expérimentales.

Ensuite, il sera fait le point des connaissances sur la zone de sol sous l'influence des racines, **la rhizosphère**. A ce titre, l'exsudation racinaire sera définie, puis la nature des produits exsudés et les modifications qualitatives et quantitatives se produisant sous l'effet de facteurs environnementaux seront détaillées. Enfin, les différents rôles de l'exsudation racinaire seront référencés.

Dans une dernière partie, nous réaliserons un point sur les **connaissances actuelles en matière d'effet de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire**. L'accent sera mis sur les conditions d'obtention des résultats (conditions stériles ou non stériles) et les modèles expérimentaux utilisés (cultures au champ, en pots ou en dispositifs hydroponiques avec des billes de verre).

I. Biologie du maïs

Le maïs est une graminée monoïque appartenant à l'espèce *Zea mays*, seule du genre *Zea*. Le cycle de développement du maïs comprend trois phases essentielles :

⇒ La période végétative

Elle est décomposable en deux phases successives (durée approximative de 3 à 8 semaines selon les conditions climatiques). Il s'agit de la germination et de la période entre la levée et l'initiation de la panicule mâle. Pour la variété DEA, cette phase correspond au stade 6-8 feuilles visibles.

⇒ La période reproductrice

Elle correspond à la période allant du stade 6-8 feuilles jusqu'à la floraison, pour une durée moyenne de 6 à 7 semaines selon les conditions environnementales.

Il se produit à cette période charnière la fécondation qui est de type croisée (plante allogame).

⇒ La période de développement du grain et de maturation

Le principal facteur qui commande ces stades de développement est la **température**.

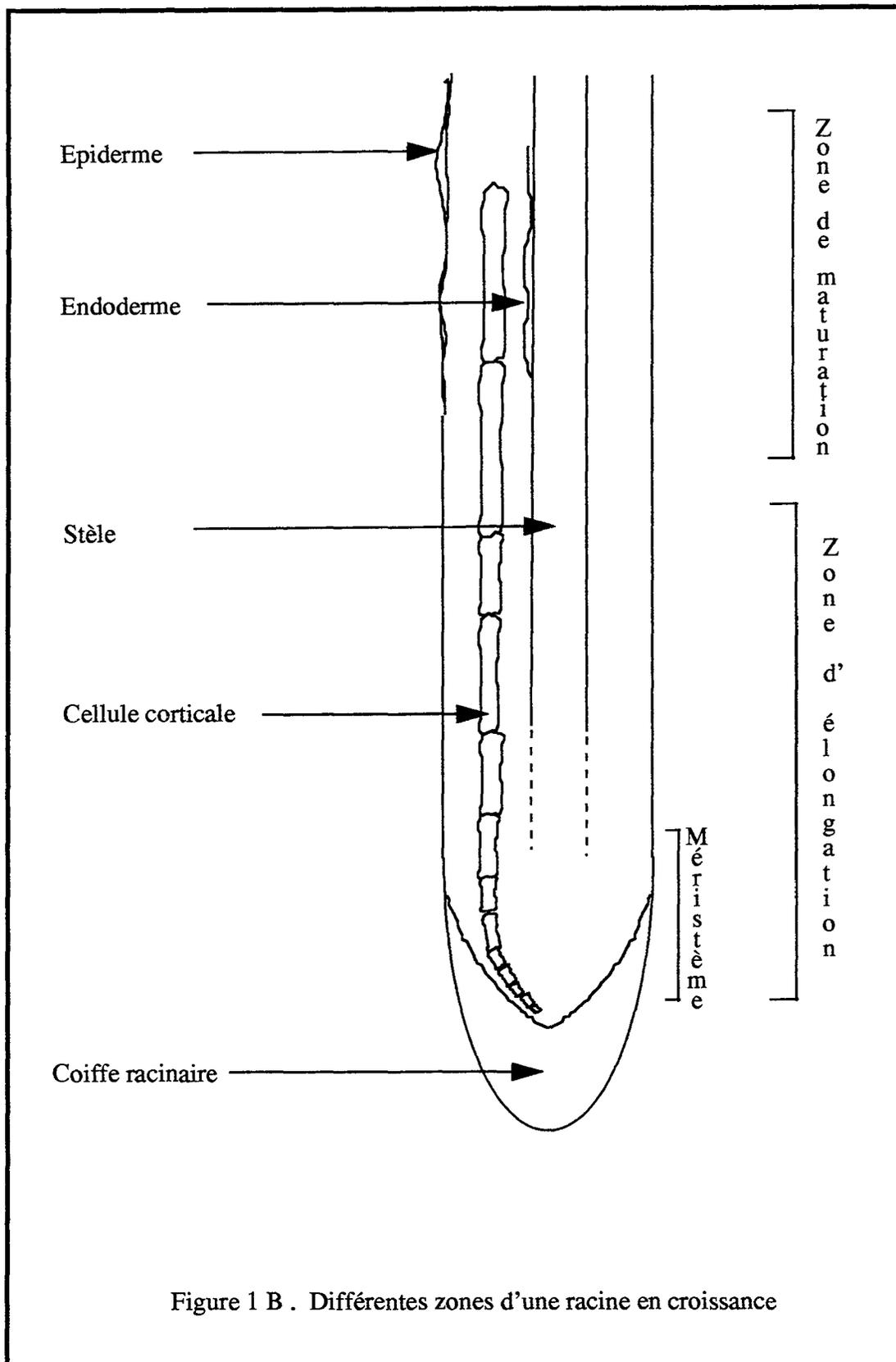


Figure 1 B . Différentes zones d'une racine en croissance

II. Système racinaire : structure et fonctionnement

Il convient de rappeler les principales notions concernant l'élaboration du système racinaire du maïs afin de comprendre les modifications morphologiques induites par la contrainte mécanique.

II. 1. Introduction

Les parties aériennes des végétaux ont fait l'objet d'études depuis près d'un siècle alors que leurs parties racinaires ont été longtemps ignorées. Des raisons peuvent expliquer ce fait : les organes aériens, seuls visibles, semblaient les plus dignes d'intérêt. Leur rôle vis à vis de la photosynthèse a rapidement contribué à accroître leur importance. De nombreux travaux ont cependant montré qu'une bonne connaissance de la structure du système racinaire est essentielle pour comprendre le fonctionnement des végétaux. Il faut étudier tout d'abord les racines individuelles, puis comprendre les relations qui les unissent dans le temps et dans l'espace (JORDAN *et al.*, 1992). Le développement du système racinaire d'une plante est ainsi complètement étudié. Cette élaboration par extension des racines est en étroite relation avec les fonctions racinaires d'où la nécessité de maîtriser cette construction racinaire (PRITCHARD, 1994).

II. 2. Structure et croissance du système racinaire

La racine constitue l'unité de base du système racinaire. La connaissance de sa structure est donc indispensable avant d'aborder l'étude du système racinaire dans sa globalité.

II. 2. 1. Structure d'une racine

La racine peut être divisée en cinq zones distinctes, spécifiques par leur anatomie et leur rôle. On distingue en partant de l'apex racinaire : la coiffe, le méristème apical, la zone d'élongation, la zone pilifère et la zone de maturité (Figure 1 B).

II. 2. 1. a. Coiffe racinaire

Il s'agit d'un manchon autour de l'extrémité de la racine qui protège le méristème. La coiffe est composée de cellules parenchymateuses qui sécrètent un mucilage extra cellulaire. Ces cellules sont soumises à une évolution rapide et elles finissent par être desquamées dans le milieu environnant. CLOWES (1971) a estimé cette perte à 10000 cellules par jour chez le maïs.

La coiffe de la majorité des plantes a la propriété de se renouveler si elle a été mécaniquement supprimée. Il se produit alors une activation de la division cellulaire dans le centre quiescent (BARLOW et SARGENT, 1978). La régénération de la coiffe a lieu en 4 jours à une température de 23°C (FOSTER,

1986). La taille de la coiffe racinaire varie d'une racine à une autre chez la même espèce végétale (PILET, 1982). Elle est aussi différente selon les espèces végétales. Ainsi, chez le maïs, elle est de 500 μm alors qu'elle n'est que de 270 μm chez le pois (VEPRASKAS, 1994).

Outre le rôle de protection, la coiffe racinaire possède d'autres fonctions. Elle permet la perception de la gravité (MOORE et EVANS, 1986). Elle constitue aussi le site de production ou de libération d'inhibiteurs de croissance de la racine, qui sont transportés vers la zone d'extension racinaire (PILET, 1986).

II. 2. 1. b. Méristème apical

Il est composé d'un centre quiescent, ensemble de cellules qui se divisent peu et d'une autre partie qui est à l'origine des cellules qui constituent les tissus permanents de la racine que sont l'épiderme, le parenchyme et le cylindre central. Chez le maïs, le méristème est une zone de 1,2 mm à partir de l'apex (BALUSKA *et al.*, 1990).

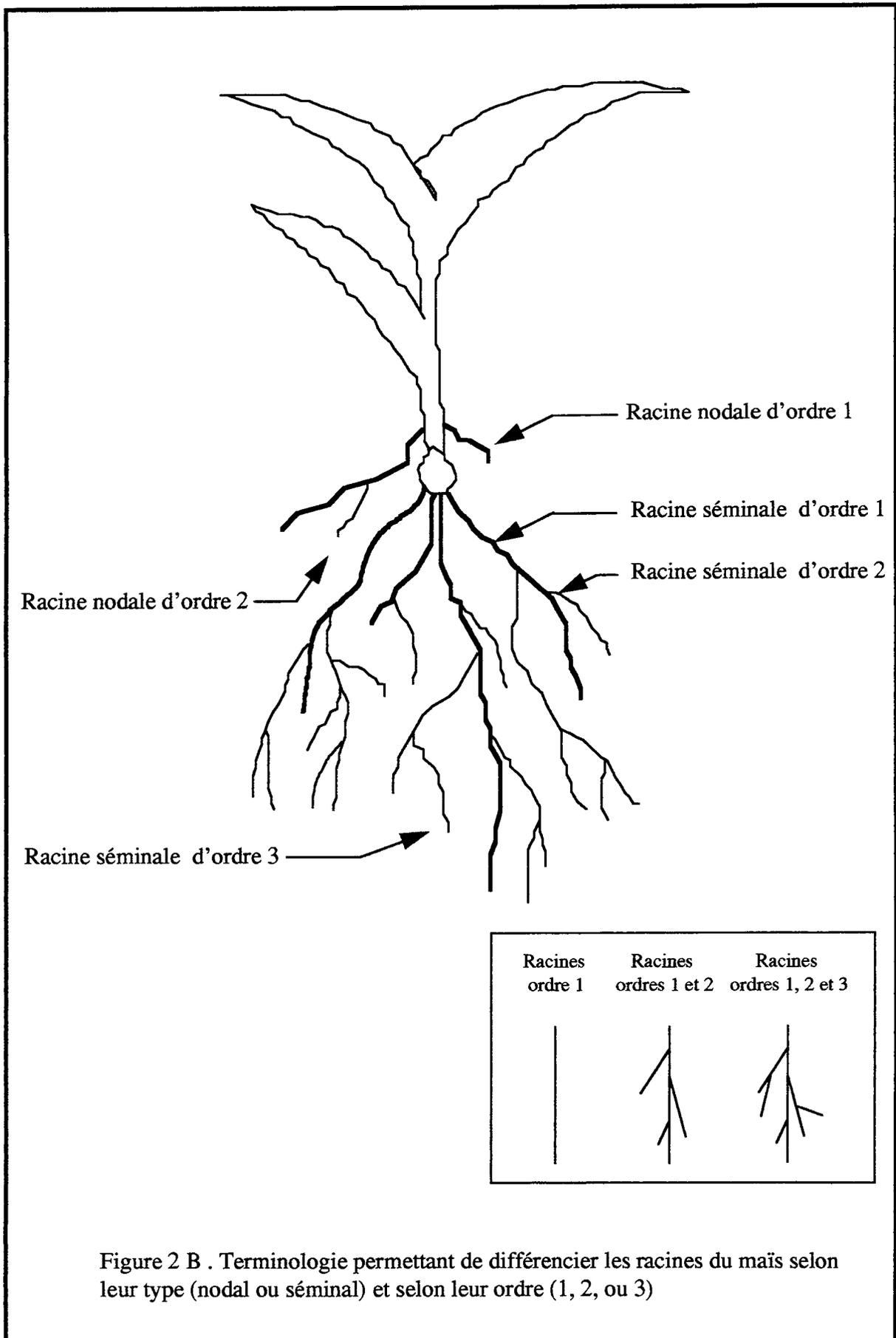
Il existe une zone de transition située juste après le méristème apical que l'on nomme **PIG pour Post-mitotic Isodiametric Growth region** (BALUSKA *et al.*, 1990). Dans le cortex des racines principales de maïs, cette zone représente 450 μm ce qui équivaut à 5,5% de la zone de croissance (BALUSKA *et al.*, 1996). Les cellules qui composent cette zone spécialisée de la racine sont uniques d'un point de vue morphologique mais aussi par leurs propriétés cytologiques et physiologiques spécifiques (BARLOW *et al.*, 1991). Elles ressemblent tout de même plus aux cellules méristématiques qu'aux cellules de la zone d'élongation (ISHIKAWA et EVANS, 1995).

II. 2. 1. c. Zone d'élongation

Il s'agit d'une région de courte longueur (2 à 10 mm) comportant des cellules de forme rhomboédrique qui s'allongent avec le temps. Selon FOSTER (1986), la longueur des cellules peut augmenter de 10 ou même de 20 fois, permettant aux racines de croître de 2 à 9 cm par jour. Il est possible d'induire une augmentation de 73% du taux de croissance de sections de zones d'élongation de coléoptiles de maïs par la présence d'"Epidermal Growth Factor" (EGF) (KATO *et al.*, 1991).

II. 2. 1. d. Zone pilifère

L'élaboration des poils absorbants a lieu dans cette zone de la racine. Il s'agit de cellules uniques qui sont présentes à une distance de 5 à 10 mm de l'extrémité racinaire (VEPRASKAS, 1994). Les poils absorbants sont courts et ont une durée de vie limitée. Cependant, leur nombre élevé permet d'augmenter considérablement la surface de contact entre la racine et le sol. Chez le maïs et le pois, la surface se trouve ainsi multipliée par une valeur variant de 5 à 12.



II. 2. 1. e. Zone de maturité

Il s'agit d'une portion racinaire subérisée qui correspond au lieu d'apparition des premières ramifications de racines secondaires.

II. 2. 2. Elaboration de la racine

La croissance des racines se déroule en deux phases distinctes (LECLERQ et VERBRUGGE, 1984) :

- * **La croissance en longueur** a pour principale origine l'élongation cellulaire rapide des cellules situées dans la zone de croissance juste après l'apex.

- * **La croissance en épaisseur** est fonction de la division radiale et tangentielle des tissus secondaires à partir des méristèmes latéraux (cambium et phellogène). Cependant, chez les monocotylédones, les tissus secondaires ont disparu au cours de l'évolution. La croissance en épaisseur est alors due à l'activité du méristème apical de la racine qui lui s'arrête assez rapidement de croître.

Les rôles des racines sont variés :

Les racines ont tout d'abord un **rôle d'ancrage** dans le sol et elles présentent aussi une fonction de support vis à vis du système aérien (ENNOS et FITTER, 1992 cité par LYNCH, 1995). Les racines sont les **organes d'absorption** de l'eau et des sels minéraux, permettant l'assimilation de l'azote ainsi que les transferts ascendants et descendants. Ces organes souterrains interviennent dans le **stockage des substances de réserve**. Enfin, ils sont le **lieu de synthèse** des acides aminés et des substances de croissance.

Les fonctions racinaires ne se limitent pas à un rôle purement physique mais occupent aussi une place importante dans les activités chimiques et biologiques de la plante entière.

II. 2. 3. Notion de système racinaire

II. 2. 3. a. Terminologie

Les termes utilisés pour différencier les catégories de racines sont divers. Seuls sont cités ci-après les mots les plus couramment référencés dans la bibliographie. Nous nous limitons d'autre part à notre plante modèle, le maïs.

Les racines du maïs peuvent être classées en deux groupes : (Figure 2 B)

Les racines nodales qui sont issues du mésocotyle.

Les racines séminales qui proviennent de la semence.

Ces deux types de racines se distinguent par leur morphologie : lorsque la plante est jeune, les racines nodales ou racines d'ancrage sont de diamètre élevé et plutôt courtes. Les racines séminales sont longues, fines et ont la capacité de se ramifier (LEDENT *et al.*, 1990).

Les racines sont aussi nommées par le terme Axe.

Les racines sont nommées dans la bibliographie sous différents termes :

Primaire ou d'ordre 1 est utilisé lorsque les racines (nodales et séminales) sont comparées aux ramifications racinaires appelées racines d'ordre 2 ou 3.

Principale désigne la plus longue racine séminale d'ordre 1 ou plus généralement les racines nodales et séminales d'ordre 1.

Axile est employé plus rarement pour caractériser une racine d'ordre 1.

Les ramifications racinaires sont appelées ordre 2 ou ordre 3 mais aussi par les termes :

Secondaire quand il s'oppose à Primaire

Latérale

Nous utiliserons au cours de ce travail l'ensemble de ces termes.

L'ensemble des racines d'une plante constitue son **système racinaire**. Plusieurs critères sont utilisés pour décrire ce système :

"**L'architecture**" désigne communément l'arrangement des axes d'ordre 1, 2 (et plus) entre eux.

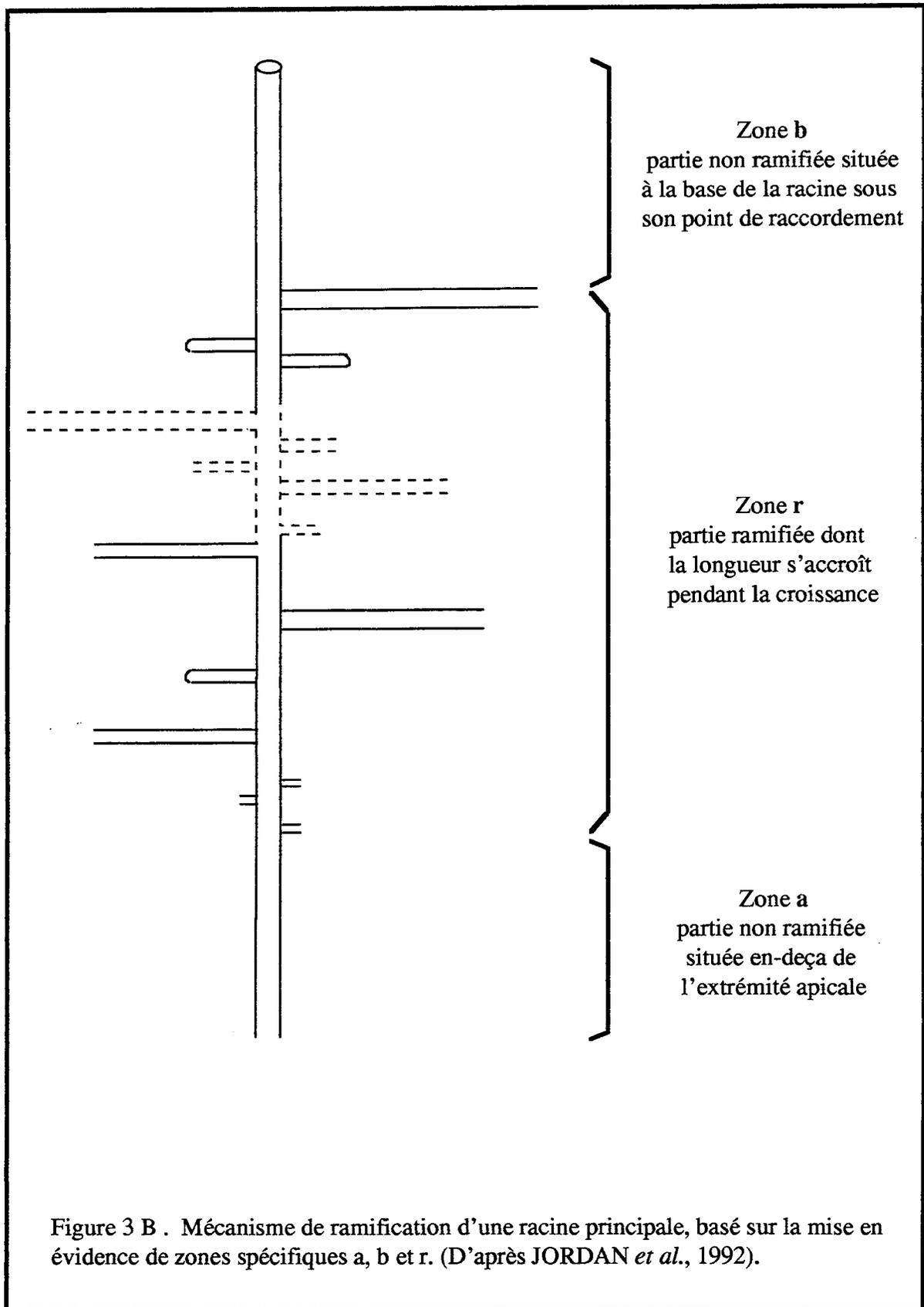
"**La morphologie**" s'applique plutôt à décrire individuellement les variations de dimensions d'axe.

Selon LYNCH (1995), la "morphologie" fait référence à la description de la surface d'un axe racinaire (diamètre) alors que la "distribution" concerne les paramètres de biomasse ou de longueur racinaire.

La **physionomie** de l'architecture racinaire dépend de nombreux facteurs tels que l'extension des racines individuelles, l'apparition des racines secondaires le long des axes, la direction d'élongation des axes et le processus de sénescence (LYNCH, 1995).

II. 2. 3. b. Elaboration du système racinaire du maïs

Le système racinaire du maïs se développe en produisant par **ramifications successives des racines** nodales et séminales d'ordre 1, puis d'ordre 2. Il n'existe pas d'axe principal unique : ces racines principales forment un réseau racinaire de type fasciculé. La ramification est d'origine endogène. Les ébauches de ramifications racinaires apparaissent dans le péricycle des racines principales. Un certain nombre de caractéristiques des racines d'ordre 2 et 3 de la racine séminale ont été déterminées par McLEOD et THOMPSON (1979) chez le maïs : (Tableau 1 B)



Distance de l'apex à l'ébauche de la première racine latérale (cm)	3,2
Distance de l'apex à la racine latérale la plus jeune (cm)	11,4
Densité d'ébauches de racines latérales (nombre/cm)	8,4
Densité de racines latérales allongées (nombre/cm)	7,7

La ramification d'une racine principale est basée sur un mécanisme strict mettant en évidence des zones appelées a, b et r (Figure 3 B). Deux zones non ramifiées a et b entourent la partie centrale r d'où sont issues les racines ramifiées (JORDAN *et al.*, 1992). Une racine principale se ramifie dès que sa longueur est supérieure à a + b. La zone b est située entre 0,4 et 5,3 cm de la base de la racine chez le maïs. Par contre, les racines latérales du maïs n'émergent pas à une distance constante de l'apex (PELLERIN et TABOUREL, 1995).

La direction de croissance des racines nodales et séminales est de première importance car les racines ramifiées sont assez courtes. Ces racines (d'ordre 2 et plus) ont un développement programmé et leur longueur finale a été estimée par différents travaux : la longueur est généralement comprise entre 2 et 10 cm (FUSSEDER, 1987; CAHN *et al.*, 1989; VARNEY *et al.*, 1991).

Ces racines sont cependant très nombreuses puisque la densité le long des racines principales est inférieure à 10 par cm de racine principale (JORDAN *et al.*, 1992). La longueur cumulée de ces racines secondaires peut représenter de 15 à 35 fois la longueur des racines principales (PAGES et PELLERIN, 1994). Ces racines d'ordre 2 et 3 ont donc une incidence remarquable sur la longueur totale racinaire du maïs à la floraison. Cette dernière peut d'ailleurs avoisiner une valeur de 10 km de long (KISSELBACH, 1948).

Les ramifications racinaires sont souvent subdivisées en fonction de leur diamètre. Pour mémoire, la production de racines fines par le maïs est évaluée à 1,2 - 4,2 tonnes ha⁻¹. La plupart de ces racines fines sont situées dans les 20 premiers centimètres de sol.

L'élaboration du système racinaire est un processus organisé qui répond à des règles strictes (distances et vitesse d'émission racinaire). L'élaboration des ramifications racinaires intervient en second lieu. Cette organisation du développement permet une prospection accrue du sol qui favorise la croissance entière du végétal.

II. 3. Effets des facteurs environnementaux sur la morphologie racinaire

II. 3. 1. Introduction

Les paramètres physico-chimiques du sol tels que la structure, la texture, la densité, la distribution de taille des pores interfèrent dans la croissance et le développement racinaires en plus des conditions climatiques (MADSEN, 1985). TARDIEU et PELLERIN (1991) ont par exemple montré que les trajectoires de croissance des racines nodales chez le maïs sont modifiées par les conditions environnementales de la culture. Les effets de ces nombreux paramètres ont été pour la plupart caractérisés par des études menées depuis 50 ans sur ce sujet. Ces travaux diffèrent en de nombreux points, les matériels végétaux d'étude sont par exemple variés.

Nous avons fait le choix de restreindre notre propos aux céréales, mais des travaux de recherche ont concerné tout autant les arbres que d'autres plantes cultivées.

Un des obstacles majeurs à une synthèse des travaux effectués à ce jour reste la variété de systèmes de culture employés pour tester ces facteurs chimiques et physiques :

- ➔ au champ
- ➔ en conditions de culture en pots contenant un sol ou un substrat (type sable)
- ➔ en hydroponie stricte ou semi hydroponie (sable et solution nutritive, ELTROP et MARSCHNER, 1996).
- ➔ en aéroponie

Ce problème de diversité des milieux d'étude a été rencontré à divers moments de notre travail de recherche. Il a imposé des choix de notre part, que nous nous efforcerons de justifier.

Dans cette bibliographie, seuls seront cités les facteurs environnementaux ayant un impact sur les plantes dans les conditions expérimentales utilisées lors de nos travaux. Ainsi, nous ne prendrons pas en compte les travaux utilisant un mode de culture aéroponique.

Les conditions de culture au champ seront comparées bien que cette pratique culturale ne fasse pas l'objet de recherche lors de nos travaux. Elle constitue cependant un point de référence incontournable.

II. 3. 2. Facteurs chimiques

Les facteurs cités ci-après ne constituent pas une liste exhaustive des paramètres pouvant avoir une incidence sur la croissance et le développement du système racinaire du maïs. Cependant, ils ont une action prépondérante dans les dispositifs de culture utilisés lors de notre étude.

II. 3. 2. a. Nutrition minérale

Des résultats contradictoires ont été établis en ce qui concerne les relations entre les zones de prolifération racinaire et la présence des éléments minéraux. En effet, certaines études montrent que les racines se développent préférentiellement dans les zones où la nutrition minérale est optimale (DREW *et al.*, 1973). D'autres travaux montrent que l'absence d'éléments nutritifs induit un allongement racinaire, ce qui permet à la plante de parvenir dans des zones plus riches en éléments nutritifs (CLARKSON *et al.*, 1978). Il peut exister des disparités évidentes dans le développement racinaire d'une même plante obtenue selon différents modes de culture. En effet, en solution nutritive, les éléments nutritifs sont disponibles en grande quantité dès l'émergence racinaire. Au contraire, dans le sol, les éléments nutritifs ne sont pas répartis de façon homogène. Certaines parties du sol où les racines sont plus nombreuses sont favorisées. Il faut donc tenir compte du type de culture lors de toute comparaison.

Chez les céréales, l'apport d'éléments nutritifs tend à augmenter la longueur totale ainsi que la biomasse racinaire. Cependant, le diamètre racinaire est souvent diminué au profit d'une production excessive de ramifications racinaires fines (LILJEROTH *et al.*, 1990).

Le comportement des racines, en fonction de la disponibilité des éléments nutritifs, dépend de l'ordre auxquelles ces racines appartiennent : ordre 1 ou ramifications racinaires.

La morphologie racinaire dépend aussi de la nature, de la mobilité ainsi que de la dose appliquée d'éléments nutritifs. Il est donc nécessaire d'étudier au cas par cas les éléments nutritifs les plus fréquents qui sont susceptibles d'influencer le développement des racines.

II. 3. 2. a. α . Azote

L'azote constitue un des facteurs de modification de la croissance racinaire. En effet, des travaux réalisés sur le maïs âgé de 16 jours en présence de NO_3^- ou de NH_4^+ montrent que l'élongation de la racine primaire est restreinte lorsque la nutrition est réalisée avec NH_4^+ . Il se produit par contre un épaississement racinaire (TEYKER et HOBBS, 1992). Des expérimentations similaires ont par ailleurs conduit aux mêmes conclusions sur le maïs en cultures hydroponiques (CRAMER et LEWIS, 1993). La croissance racinaire dépend donc de la forme d'azote utilisée. D'autre part, une forte teneur d'azote ($120 \text{ kg N} \cdot \text{ha}^{-1}$) conduit à une diminution de biomasse racinaire chez l'orge cultivée au champ (JOHANSSON, 1992).

L'ajout de nitrate au même titre que l'ammonium entraîne une prolifération localisée de racines latérales (RUSSELL, 1977). DREW *et al.*, (1973) ont montré qu'une concentration élevée en nitrate (de l'ordre de 1 mM) induit le doublement de l'extension des racines latérales. Cet élément se caractérise par une grande mobilité dans les racines, ce qui peut expliquer son action sur le système racinaire.

II. 3. 2. a. β . Autres éléments

Le calcium, élément peu mobile dans le sol, intervient dans le processus de formation et de **stabilisation de la structure du sol**. En effet, il s'associe aux macromolécules très hydrophiles que sont les colloïdes. Le calcium joue un rôle particulier par rapport aux autres éléments minéraux. Au niveau de la racine de la plante, la teneur en Ca^{2+} est particulièrement élevée dans la coiffe racinaire car cet ion intervient comme messenger permettant la perception de cette zone racinaire à la gravité (TAKAHASHI *et al.*, 1992). L'ajout de calcium induit généralement une inhibition de la croissance racinaire mais cela dépend étroitement du site d'application des ions calcium. Selon NANTAWISARAKUL et NEWMAN (1992), lorsque la concentration en calcium dépasse la valeur seuil de $0,2 \text{ mole.m}^{-3}$ la croissance racinaire est fortement inhibée.

Le cuivre agit dans les processus d'oxydation qui font intervenir l' O_2 moléculaire. Le fait de traiter du maïs en culture hydroponique par du cuivre à $4 \mu\text{M}$ induit une diminution de la longueur racinaire de 25%. A un taux supérieur de $80 \mu\text{M}$, l'élongation racinaire est inhibée à 90%. Il en est de même pour la masse fraîche racinaire (OUZOUNIDOU *et al.*, 1995).

Le sodium est un élément chimique **non indispensable pour la majorité des végétaux** et qui est bien toléré à faibles doses. Par contre, son utilité est reconnue chez les plantes en C_4 . Une importante concentration en sodium (75 mM) entraîne cependant une réduction de la croissance racinaire. Par exemple, chez le maïs, 2 jours d'exposition à 100 mM de NaCl conduisent à une réduction de 75% de la croissance racinaire (ZIDAN *et al.*, 1990).

Les éléments nutritifs n'exercent donc pas tous les mêmes impacts sur la croissance et le développement racinaire. Il convient de s'assurer que pour une plante, la solution nutritive apportée lors de sa culture contient les macroéléments ainsi que les oligo-éléments indispensables à sa croissance optimale. Des doses strictes sont à respecter permettant de minimiser les variations de croissance (notamment biomasse et/ou longueur racinaire) qui se produisent sous l'influence des éléments nutritifs.

II. 3. 2. b. Concentration en oxygène et aération

Ces deux paramètres sont couplés puisque l'**aération** est définie comme le passage de l'air et donc de l'oxygène dans un milieu. Un sol est considéré comme étant parfaitement aéré lorsque sa concentration en oxygène atteint 20% de son volume.

En 1977, VEEN a estimé la vitesse de respiration du maïs à 2 moles d'O₂/heure/g de matière sèche racinaire. Il faut cependant noter que la réponse de la plante varie en fonction de son stade de développement. Le pois tolère les conditions d'anaérobiose modérée en période végétative mais pas à maturité (RUSSELL, 1977). En conditions anaérobies, dans le cas de solutions nutritives stagnantes, le maïs subit des modifications morphologiques qui s'expriment par une inhibition de la croissance racinaire via une diminution de l'extension racinaire (NANTAWISARAKUL et NEWMAN, 1992). Le niveau d'oxygénation intervient d'autre part dans l'établissement de la réponse à la gravité des racines en solution hydroponique.

Des modifications anatomiques des racines se produisent lors d'un déficit en oxygène. Il y a lyse des cellules corticales puis formation de l'aérenchyme. C'est le cas chez le maïs. Le développement de l'aérenchyme constitue une voie de passage pour l'oxygène présent (RUSSELL, 1977; BALUSKA *et al.*, 1995). La région de transition entre le méristème et la zone d'élongation cellulaire rapide de l'apex racinaire appelée PIG (Post mitotic Isodiametric Growth region) est impliquée dans ce phénomène. Des propriétés particulières lui sont attribuées comme la grande sensibilité aux hormones (auxines, éthylène) qui jouent un rôle dans l'établissement de l'aérenchyme (CAMPBELL et DREW, 1993). Le maïs a donc une bonne tolérance au manque d'oxygène (LOGSDON *et al.*, 1987).

II. 3. 3. Facteurs physiques

Dans ce paragraphe, les effets des principaux facteurs physiques sont décrits. L'influence de la compaction du sol sur la morphologie racinaire est envisagée puis, dans une seconde partie certains facteurs essentiels du milieu tels que la température, l'aération du milieu de culture qui interagissent avec la compaction du sol sont abordés. Cependant, un paramètre particulier est largement détaillé : il s'agit de la contrainte mécanique dont les effets sur chaque caractéristique de description du système racinaire (nombre, longueur, diamètre racinaire) seront envisagés.

II. 3. 3. a. Compaction du sol

Il s'agit du facteur prépondérant de notre étude. Nous introduisons ce terme puis consignons les impacts de ce facteur sur les plantes.

II. 3. 3. a. α. Définitions

Différents auteurs ont tenté de donner une définition de ce processus physique :

Selon SOANE et van OUWERKERK (1994), il s'agit d'un **processus de densification du sol** par lequel la perméabilité et la porosité sont réduites, la dureté (résistance) est augmentée et au cours duquel de nombreux autres changements se produisent dans le sol.

- GILL et VANDEN BERG (1967) définissent la compacité (= densité) du sol comme étant une propriété de l'état statique du sol. La compaction du sol modifie l'état de compacité mais les propriétés du matériel ne sont pas modifiées. Seul l'état statique change.

- SINGER et MUNN (1987, cités par WOLKOWSKI, 1990) déterminent la compaction du sol comme un **processus de réarrangement des particules du sol** afin de diminuer l'espace poral et d'augmenter la densité. Les gaz et l'eau sont chassés puis le sol devient dur, augmentant la résistance à la pénétration racinaire.

Ces travaux ont en commun d'utiliser le terme anglo-saxon de "soil strength" (sans équivalent en français), que l'on peut traduire par "dureté du sol". D'autre part, ils tiennent compte du fait que la nature du sol exerce une influence notable sur ce phénomène de compaction. Par exemple, la densité d'un sol augmente de façon linéaire avec le contenu en argile jusqu'à 33% (WOLKOWSKI, 1990). Les sols sableux induisent une plus forte résistance mécanique à la pénétration des racines que les sols argileux, facilitant la pénétration racinaire car les argiles agissent comme des lubrifiants (MADSEN, 1985). Le pourcentage optimal d'argile dans un sol se situe entre 10 et 20%.

D'autres études comme celles de KOOLEN (1987) montrent que la **compaction du sol** est dissociable en une série de phénomènes physiques : la **capacité à se compacter** mais aussi à **se déformer** et à **se fragiliser**. Ainsi, cet auteur définit la compaction comme l'assemblage des forces qui régissent ces paramètres physiques. Les sols ont alors des comportements différents suivant leur tendance à se déformer, se casser ou diminuer leur espace poral.

II. 3. 3. a. β. Impacts généraux de la compaction

Sur certains sols, il existe une **persistance du phénomène de compaction** (VOORHEES, 1991). Au champ, la dureté d'un sol peut être induite par des facteurs naturels comme la solidification ou la sécheresse (GLINSKI et LIPIEC, 1990).

Les machines agricoles, souvent de grande taille et assez lourdes, créent de façon persistante une compaction du sol (HAKANSSON et REEDER, 1994). Ce phénomène est devenu un problème majeur de l'agriculture dans une grande partie du monde. La compaction du sol est le plus souvent un facteur agissant à long terme car la régénération de la structure d'un sol tassé peut prendre plusieurs années (ALAKUKKU et ELONEN, 1994).

La compaction entraîne des effets sur les propriétés physiques du sol. La taille des pores est réduite ce qui augmente la dureté (ou résistance) du sol. Les transferts d'eau et d'air s'en trouvent modifiés. Comme le souligne AGRAWAL (1991), les pertes en eau et en éléments nutritifs sont alors

diminuées en sols sableux, ce qui induit une augmentation de l'humidité de la zone sol racine. Ceci peut avoir un effet plutôt positif et bénéfique sur la productivité des plantes. Par exemple, dans ces conditions privilégiées, le contact semence sol augmente ce qui permet une germination plus rapide.

Un niveau de compaction faible ou moyen est donc parfois nécessaire pour induire des effets positifs.

Cependant, un niveau de compaction excessif a des répercussions sur la croissance racinaire ou la nutrition minérale (BICKI et SIEMENS, 1991). Il est généralement observé une relation entre la diminution de l'aération et la résistance mécanique du sol pour limiter le fonctionnement des plantes (ASADY et SMUCKER, 1989). La distribution racinaire des plantes cultivées est un des paramètres modifiés par la compaction (TARDIEU, 1988; van OUWERKERK et Van NOORDWIJK, 1991). Des cartes de la distribution racinaire ont montré que les obstacles à la pénétration racinaire réduisent la densité racinaire non seulement dans la zone compactée mais aussi dans le sol sous-jacent non compacté ("effet d'ombrage"). De plus, la microflore du sol, notamment les pathogènes des végétaux se développent sous l'effet de l'humidité et du manque d'aération qui accompagnent la compaction (SOANE et van OUWERKERK, 1995).

La compaction du sol exerce aussi un effet indirect par l'intermédiaire de la désorganisation de la structure du sol sur l'agrégation. Or, l'agrégation a une importance vis à vis de la prévention de l'érosion par le vent et l'eau mais aussi par rapport aux processus physiques et chimiques du sol (MARTIN *et al.*, 1955; OADES, 1984).

La compacité du sol est exprimée le plus souvent par la densité du sol qui est le principal critère cité dans les études. Cependant, les réponses des végétaux varient suivant des facteurs plus spécifiques comme la structure et la disposition porales, la perméabilité, l'aération et la résistance. Ces paramètres sont eux aussi affectés par la compaction du sol.

II. 3. 3. a. γ . Compaction et aération

Les échanges de gaz entre l'atmosphère et l'air contenu dans le sol constituent un phénomène important pour la respiration des racines des végétaux (STEPNIWSKI *et al.*, 1994). En cas de mauvaise aération comme en sol trop hydraté, des conditions anaérobies se créent et modifient le développement des racines des végétaux. Une production de composés hormonaux (éthylène) y est associée (SMITH, 1977).

La composition de l'air du sol se modifie sous l'influence de la compaction. Le degré d'oxygène est sévèrement diminué bien que des fluctuations en fonction du temps se produisent (McAFEE *et al.*, 1989). En sol compacté, la perméabilité à l'air est grandement diminuée. Par contre, le coefficient de diffusion relative du gaz est seulement réduit si le niveau de compaction est extrêmement

élevé (STEPNIWSKI *et al.*, 1994). En complément, les travaux de MASLE *et al.*, (1990) ont montré qu'en présence d'une forte concentration en CO₂, la diminution de croissance racinaire liée à la compaction est moindre.

II. 3. 3. a. δ. Compaction et structure du sol

DEXTER (1988) définit la structure du sol comme l'hétérogénéité spatiale des différents composés ou des propriétés du sol.

La compaction réduit en premier lieu la taille des plus larges pores. Une réduction de la macroporosité (diamètre des pores > 100 µm) est pratiquement générale (KOOISTRA, 1987). La porosité totale est souvent réduite mais de façon moindre puisque la microporosité est augmentée. La continuité des pores est également affectée par la compaction du sol. Les particules du sol sont alignées dans la direction perpendiculaire à la charge de compaction appliquée. Le volume se réduit puisque les pores forment des collapsus (BAUMGARTL et HORN, 1991).

Dans les sables grossiers (400 - 1200 µm), les pores permettent l'entrée de l'apex racinaire. A cause de la taille des grains de sable, les effets de la compaction sont de faible intensité. La racine gonfle entre les pores et occupe tout l'espace poral. L'épaississement continue jusqu'à ce qu'il se produise une reprise de la pénétration ou bien que la racine se soit incurvée dans une zone où l'élongation est possible (WARNAARS et EAVIS, 1972).

Il est communément considéré deux niveaux de description de la structure du sol :

- **La description macroscopique prend en compte la proportion Solide / Pores et se définit par la porosité totale.**

- **La description microscopique considère les interactions Solides - Solides en terme de matrice mais aussi la relation Solide - Pores par la géométrie.**

La géométrie porale considère les processus de rétention d'eau et de perméabilité des fluides alors que la matrice porale décrit la distribution et la stabilité des agrégats du sol.

II. 3. 3. a. ε. Méthodes d'étude de la compaction

Les techniques permettant d'analyser les effets de la compaction sur la croissance et le développement des plantes sont variées.

√. Etude au champ

L'étude de la compaction en conditions naturelles constitue l'approche la plus directe. En effet, la compaction est réalisée par les engins agricoles identiques à ceux qui engendrent les problèmes de compaction dans les exploitations agricoles. Le plus souvent, les expérimentations se déroulent toute une année afin de se rapprocher là encore des conditions réelles. Ces études permettent alors de mesurer l'effet de la compaction sur tous les stades de développement de la plante (de la germination à la floraison ou à la maturité).

De plus, des répétitions sont souvent réalisées sur plusieurs années pour tenter de cerner les effets des conditions climatiques. D'après SWAN *et al.*, (1987) les paramètres climatiques induisent un impact non négligeable sur le phénomène de compaction. Les conditions climatiques sont un paramètre négatif de l'étude au champ car il n'est pas possible de les contrôler.

D'autre part, la nature du sol (sableux, argileux ou limoneux) peut rendre difficile voire impossible l'extraction du système racinaire des plantes. Or, une étude fine de la distribution racinaire ou de la ramification doit être réalisée sur le système racinaire intact.

Les expérimentations au champ ont été menées sur une grande variété de plantes (Blé WHITELEY et DEXTER, 1982; Orge LIPIEC *et al.*, 1991; ALAKUKKU et ELONEN, 1994; Maïs MENGEL et BARBER, 1974; ALBLAS *et al.*, 1994; ENTRY *et al.*, 1996; Soja BICKI et SIEMENS, 1991; Pois BOONE *et al.*, 1994; GRATH et HAKANSSON, 1992; Haricot CROISSANT *et al.*, 1991).

Les résultats donnés par ces études sont sans doute très proches des conditions d'application de la compaction en réalité. Toutefois, de nombreux facteurs environnementaux étant indissociables de la compaction, les effets observés ont alors de multiples origines.

√. Etude en conditions contrôlées

Ces conditions particulières d'étude impliquent de ne plus étudier la globalité de la compaction du sol mais certains de ses facteurs : aération, porosité et structure du sol, résistance du milieu de culture à la pénétration des racines, etc. Un de ces paramètres sera particulièrement étudié dans ce chapitre : la **contrainte mécanique**.

En effet, ces méthodes de culture en conditions contrôlées permettent de s'affranchir des facteurs du milieu non contrôlables au champ. La compaction est le seul facteur considéré. L'ensemble des facteurs qui composent la compaction peuvent alors être individuellement comparés.

• Utilisation de substrats

La mise en place de travaux concernant la compaction du sol en conditions contrôlées limite considérablement le nombre de facteurs de variation du milieu. Le développement des végétaux se produit en serre ou en chambre de culture où les conditions de température, l'éclairage et le taux d'humidité sont régulés en permanence. Le facteur climatique est donc contrôlé.

Les études en pots sur substrat simulent généralement la compaction du sol par une compression (pompe à piston). L'intérêt de tels systèmes réside dans la connaissance du degré de compaction appliqué qui s'exprime par la densité relative du milieu.

Les niveaux de densités utilisés dans ces travaux sont excessivement variables : les traitements "compaction" référencés dans la bibliographie s'échelonnent entre 1,1 et 1,7 g/cm³ alors que des valeurs de densités apparentes comprises entre 0,85 et 1,35 g/cm³ sont considérées dans d'autres études comme des niveaux témoins.

Cette variabilité dans les valeurs de densité est compréhensible puisque la densité est fonction du type de sol, mais elle complique les comparaisons entre travaux.

Les plantes utilisées lors de ces études sont aussi nombreuses et variées que précédemment : Coton KASPERBAUER et BUSSCHER, 1991; Orge MALHI et NYBORG, 1993; SIMOJOKI *et al.*, 1991; Eucalyptus MISRA et GIBBONS, 1996; Maïs VOORHEES *et al.*, 1989; LIPIEC *et al.*, 1993; Pois TSEGAYE et MULLINS, 1994.

Les limites de systèmes contrôlés en pots s'observent lorsque les études nécessitent l'établissement de conditions stériles (exsudation, inoculation spécifique). Le sol ou le sable sont des milieux de culture difficilement stérilisables en grande quantité.

Afin de mieux cerner les processus physiologiques tels que l'exsudation racinaire, des techniques appropriées ont été mises en place.

• Utilisation de supports physiques

Il s'agit principalement de systèmes de culture hydroponique contenant des billes de verre (Pyrex) de diamètre variable. L'origine de tels systèmes remonte aux années 60 (BARLEY, 1963; ABDALLA *et al.*, 1969; BARBER et GUNN, 1974; GOSS, 1977). Ils sont utilisés lors des études sur l'exsudation racinaire car leurs avantages sont nombreux :

- * Modulation de l'impact de la contrainte mécanique par changement du diamètre des billes de verre
- * Visualisation de la croissance de la plante et particulièrement du système racinaire

- * Récupération des solutions de culture facilitée
- * Extraction des racines réalisée de façon intacte.

Les inconvénients de ces systèmes sont liés au fait que ces milieux sont artificiels. Le volume de milieu de culture qui est alloué aux racines pour leur croissance est restreint, comparé aux conditions naturelles. D'autre part, l'absence de sol et une gestion de l'aération par flux d'air ne représentent pas les conditions identiques à celles d'une culture en pots ou évidemment au champ.

En définitive, il n'existe pas de système de culture en conditions contrôlées qui présente des avantages indiscutables par rapport à d'autres types de modèles. Le choix d'un mode de culture s'explique seulement par l'objectif de l'étude que l'on souhaite mener.

II. 3. 3. b. Autres facteurs

II. 3. 3. b. α . Contrainte mécanique

La compaction du sol est un processus décomposable en un ensemble de phénomènes dont la résultante est un effet global. Ces paramètres sont nombreux, parmi eux certains sont prépondérants : **aération, humidité du sol, porosité et structure**. Lors de ce travail, nous avons fait le choix d'étudier une des composantes de la compaction que constitue la **contrainte mécanique** puisque ce facteur a une incidence remarquable dans le processus de compaction. Ce facteur induit des modifications du développement racinaire des plantes.

La résistance mécanique a été définie par quelques auteurs :

- Selon TSEGAYE et MULLINS (1994), il s'agit de la pression de résistance rencontrée par les racines en croissance.

- BENGOUGH *et al.*, (1997) définissent cette notion comme la force de réaction du sol, égale et opposée à la force générée par la racine.

Cette résistance mécanique des sols est liée à deux variables distinctes que sont la cohésion des particules élémentaires du sol et le volume des espaces libres (MAERTENS, 1964).

A notre sens, la contrainte mécanique représente donc une résistance du support de culture qui s'oppose à la croissance des racines.

Ce terme de contrainte mécanique est l'équivalent français du mot anglais "impedance" ce qui conduit parfois dans la littérature au jargon "impédance mécanique".

√. Effets de la contrainte sur la croissance et le développement racinaires

Afin de déterminer l'impact de la contrainte mécanique, les différents paramètres qui permettent de caractériser la croissance et le développement du maïs sont passés en revue.

• Diamètre racinaire

La présence de la contrainte mécanique induit, quelque soit la technique d'application (sol, sable ou billes de verre), une **modification du diamètre des racines**. Soumises à cette contrainte, les racines de toutes les plantes cultivées s'épaississent comme le montrent les études de VINE *et al.*, (1981) sur le maïs cultivé sur sable de quartz, de BENGOUGH et YOUNG (1993) sur le pois et de WILSON *et al.*, (1977) sur l'orge.

L'augmentation de diamètre varie suivant la force de la contrainte mécanique appliquée et l'épaisseur propre à chaque type de plante. MATERECHERA *et al.*, (1992) comparent le diamètre racinaire de différentes plantes pour une densité fixe de $1,5\text{g/cm}^3$. Si le diamètre racinaire des dicotylédones est généralement supérieur à celui des racines de monocotylédones qui ont un diamètre racinaire compris entre 0,1 et 0,7 mm, une augmentation de diamètre est systématiquement observée.

Différents travaux identifient des variations similaires de diamètre lors de cultures en conditions compactées. Tout d'abord, VINE *et al.*, (1981) notent que le diamètre racinaire du maïs issu d'une culture sur un sable de quartz calibré à 0,25-0,5 mm (d'une densité de $1,6\text{g/cm}^3$) augmente de 36% par rapport à un traitement témoin (terre de forêt). D'autre part, les deux types de racines, nodales et séminales, sont courbées en une série de vagues successives dont l'ordre de taille est identique à celle des particules de sable. De même, SAUERBECK et HELAL (1986) observent une augmentation de 14 à 27% du diamètre racinaire lors de l'établissement de contraintes mécaniques entre 1,2 et $1,6\text{g/cm}^3$ chez le maïs âgé de 23 jours. Des travaux de IJIMA et KONO (1991) confirment ces résultats en observant une augmentation du diamètre de l'ordre de 7%. Ces résultats montrent l'hétérogénéité des valeurs observées suivant les conditions de culture et la plante considérée.

Cependant, un autre type de variation concerne le site de mesure du diamètre. BENGOUGH et MacKENZIE (1994) montrent que l'épaisseur racinaire augmente à mesure que l'on s'éloigne de l'apex.

Les sites de mesure du diamètre sur la racine par rapport à l'apex diffèrent selon les études, rendant les comparaisons parfois difficiles.

Il a été montré par ABDALLA *et al.*, (1969) que cette augmentation de diamètre est **transitoire**. En effet, lorsque la contrainte est appliquée par période de 5 jours, l'épaississement est alors localisé aux seules zones soumises à la contrainte mécanique. Dès que la contrainte est supprimée,

le diamètre racinaire redevient identique à celui des plantes non stressées. D'autre part, des travaux de BENGOUGH et YOUNG (1993) menés sur du pois cultivé sur des colonnes de sable où la densité est variable dans la partie haute (0,58; 1,1; 1,3; 1,4 Mg/m³) et fixe dans la partie basse (0,85 Mg/m³) du dispositif mettent en évidence des variations de diamètre strictement limitées aux zones soumises à la contrainte mécanique. L'effet de la contrainte mécanique sur le diamètre racinaire semble donc être localisée aux zones soumises au stress.

Les travaux de WIERSUM (1957) montrent que l'augmentation de diamètre semble être un **phénomène paradoxal** puisque des racines plus fines pénètrent plus facilement dans le milieu. Cependant, TARDIEU (1994) explique que l'épaisseur des racines empêche la déformation de celles-ci.

Des résultats contradictoires concernant l'aptitude des racines à pénétrer dans des pores rigides de plus petit diamètre que leur diamètre nominal démontrent la difficulté à caractériser la réponse des racines à la contrainte mécanique : WIERSUM (1957) montre que la racine jeune n'a pas la capacité de restreindre, même de façon temporaire son diamètre afin de pénétrer dans un pore de dimension inférieure à son diamètre. Par contre, selon SCHOLEFIELD et HALL (1985) les racines de maïs, mais aussi de blé et d'orge ont la capacité de pénétrer des mailles rigides de diamètre inférieures à leur épaisseur. La réduction maximum est de 2,8 et la taille critique des pores est de 315 µm dans ces conditions. En dépit de plusieurs études effectuées pour cerner l'aptitude des racines à restreindre leur diamètre, aucune conclusion ne peut être donnée en raison de l'absence de concordance des résultats.

L'importance de mesurer les variations de diamètre racinaire réside dans le fait que les racines possédant un diamètre important demandent davantage de carbone pour la croissance et la respiration. Les cellules corticales sont plus nombreuses et ces racines présentent une résistance radiale plus élevée face aux flux d'ions et d'eau (SMUCKER, 1993).

• Elongation racinaire

L'augmentation du diamètre racinaire s'accompagne généralement d'une **diminution de l'élongation racinaire**. Bien que cet effet soit retrouvé chez la quasi totalité des plantes, il est utile de le mettre en relation avec la force de contrainte appliquée.

En conditions de culture sur du sol, BENGOUGH et YOUNG (1993) montrent chez le pois que l'élongation racinaire des plantes soumises à une densité de 1,4 g/cm³ ne représente que 55% de celle obtenue pour une densité de 0,85 g/cm³. WILSON *et al.*, (1977) ont étudié de l'orge âgée de 7 jours cultivée sur un milieu de bille de verre comportant des pores de 70 µm c'est à dire beaucoup plus petit que le diamètre des racines. Ils remarquent une diminution de 57% de l'élongation racinaire. Dans ces dispositifs billes de verre, GOSS (1977) obtient sur une autre plante modèle, le maïs à 7 jours de culture,

une réduction de 33% de la longueur des racines. Ce résultat est confirmé sur la même plante par les travaux en culture sur sol de VEEN et BOONE (1990) et de LIPIEC *et al.*, (1993).

Les travaux de GOSS (1977) sur le maïs ont permis, par l'utilisation de différentes tailles de billes de verre, de soumettre progressivement à la contrainte mécanique les axes racinaires principaux puis ces mêmes axes ainsi que les racines latérales. Si seuls les axes principaux ne peuvent pénétrer dans le milieu, la longueur des racines latérales est :

* 4 fois supérieure dans le cas où l'ensemble du système racinaire est soumis à la contrainte.

* doublée par rapport au contrôle, dans le cas où une partie des racines sont soumises à la contrainte. Dans ce cas, la longueur des axes principaux est grande.

Ainsi, la diminution de longueur racinaire est fonction de la porosité du milieu et de l'épaisseur propre de chaque plante.

A propos de l'élongation racinaire du maïs, IJIMA et KONO (1991) notent une diminution de 80% (435 mm à 89 mm) de la longueur des racines séminales en présence de la contrainte mécanique (1,33 à 1,55 g/cm³). SAUERBECK et HELAL (1986) considèrent une diminution de la longueur racinaire de 15 à 21% sur la même plante.

D'autre part, pour une même densité (1,4 g/cm³) réalisée avec des structures fines ou plus grossières, LIPIEC et BUSSCHER (1991) mettent en évidence une plus forte diminution de la longueur racinaire en présence des structures fines. En fait, cette constatation s'explique par la dimension plus importante des pores ménagés en structure grossière et qui facilite la pénétration racinaire.

Divers facteurs ont été mis en relation avec la longueur racinaire. Ainsi, afin d'étudier l'interaction entre la diminution de la longueur racinaire et l'âge des plantes, ASADY et SMUCKER (1989) réalisent une recherche sur le haricot cultivé sur sol. Ils montrent que la longueur racinaire diminue progressivement si la densité augmente, quelle que soit la durée de culture des plantes 10, 20 ou même 30 jours. L'âge des plantes n'influence pas la longueur racinaire, en situation de compaction.

Le fait que généralement l'augmentation de diamètre racinaire et la diminution de la longueur racinaire soient associées suggère à ATWELL (1993) la possibilité d'un couplage entre ces deux conséquences de la contrainte mécanique.

En relation avec le processus d'élongation, la contrainte mécanique influence le plagiogravitropisme des racines nodales. La différence de l'angle de croissance entre les traitements contrôle et compaction est significatif mais n'excède pas un degré par cm de croissance (NAKAMOTO, 1994). Pour retrouver son angle d'origine, il ne faut pas plus de 4 cm de longueur à la racine. SHIBUSAWA (1994) a montré sur du maïs âgé de 32 jours, cultivé dans des pots dont la densité entre la partie haute et basse est différente (haute 0,8-1,5 et basse 0,81-1,57), des variations au niveau des angles entre les racines secondaires nodales ou séminales.

Toutefois, certaines études réalisées sur sol ou sur substrats révèlent d'autres effets de la contrainte mécanique sur l'élongation racinaire. BARBER et GUNN (1974) sur du maïs issu de culture hydroponique avec ou sans billes de verre, ou bien PETTERSSON et BARBER (1981), sur du soja, constatent que les longueurs racinaires ne sont pas affectées par la présence de la contrainte mécanique.

En conclusion, si la contrainte mécanique réduit généralement l'élongation racinaire du maïs, cette réponse est variable selon les travaux. L'hypothèse d'un effet variétal peut être émise pour expliquer cette variabilité.

• Nombre de racines d'ordre 1

Les études de GIRARDIN *et al.*, (1987) et de JORDAN *et al.*, (1988) ont montré que, chez le maïs, le nombre de racines nodales est influencé par les conditions environnementales ou culturales. Selon AGUIRREZABAL *et al.*, (1993) lors d'études au champ, le nombre de racines nodales par phytomère n'est pas constant. D'autre part, la présence de la contrainte mécanique se traduit par une diminution du nombre de racines nodales à partir du phytomère 4. Il faut toutefois tenir compte du fait que le nombre de racines dépend de la nature du sol utilisé (PANAYIOTOPOULOS *et al.*, 1994).

• Biomasse racinaire

Les résultats concernant l'influence de la contrainte mécanique sur la biomasse racinaire sont contradictoires. BARBER et GUNN (1974), sur des systèmes de culture en billes de verre, ainsi que IJIMA et KONO (1991), sur sol, observent que la biomasse racinaire du maïs n'est pas affectée par la présence de la contrainte mécanique. CASTILLO *et al.*, (1982) nuancent ce résultat : ils observent une variation de la biomasse racinaire uniquement sous l'effet d'un stress de forte intensité. Toutefois, ces auteurs considèrent une densité apparente de $1,35 \text{ g/cm}^3$ comme étant une valeur élevée ce qui n'est pas en accord avec la plupart des autres études. Enfin, PETTERSSON et BARBER (1981) remarquent sur du soja de 18 jours cultivé sur sable, une nette augmentation de la biomasse racinaire. Une étude très complète de SCHOBERT *et al.*, (1988) concernant le ricin cultivé sur différents milieux (sol, sable et solution nutritive) en conditions axéniques ou non permet l'estimation des biomasses racinaires. Aucune différence significative entre les traitements n'est montrée. Ce résultat va dans le sens de ceux de STEPNIEWSKI et PRYWARA, (1992) qui ne notent pas de différence de la biomasse racinaire de céréales cultivées en pots à deux densités apparentes : $1,2$ et $1,5 \text{ g/cm}^3$.

La biomasse racinaire n'est généralement pas affectée par la contrainte mécanique quelles que soient les conditions de culture des plantes.

• Ramifications racinaires

Il semble que l'augmentation de la ramification soit généralement une conséquence de la présence de la contrainte mécanique. Cette haute fréquence de racines latérales se retrouve chez de nombreuses plantes issues aussi bien de la culture sur sol que sur billes de verre (BARBER et GUNN, 1974; CASTILLO *et al.*, 1982; LIPIEC *et al.*, 1993). L'inhibition de croissance des axes principaux entraîne une moins bonne exploitation du sol, sauf si la formation des racines latérales la compense (WILSON *et al.*, 1977; ATWELL, 1993; TARDIEU 1994). Ce phénomène est nommé par RUSSELL (1977) réponse compensatoire et permet d'obtenir un système racinaire dense.

• Profondeur d'enracinement

La profondeur de pénétration dans le milieu dépend étroitement de la longueur des racines. Elle est donc réduite en milieu de culture à forte contrainte mécanique puisque la densité racinaire diminue (MADSEN, 1985). On note cependant des nuances selon la nature du sol considéré. La densité racinaire de plants d'orge au champ ne dépend pas du type de sol dans la partie supérieure proche de la surface alors qu'en profondeur, les sols sableux induisent une diminution de la densité racinaire et de la profondeur d'enracinement. La profondeur maximum obtenue sur sable est de 70 cm alors qu'elle est du double en sols. Les travaux de WHALLEY *et al.*, (1995) sur du maïs cultivé au champ montrent une disparité entre le traitement contrainte mécanique et le traitement témoin par une différence de profondeur racinaire.

D'après les données citées par VEPRASKAS (1994), le maïs apparaît comme une plante dont les racines latérales vont en profondeur : (Tableau 2 B)

Monocotylédones	Profondeur maximale des racines primaires (cm)	Profondeur maximale des racines latérales (cm)
Maïs	188	100
Sorgho	180	60
Blé	200	15

La vitesse d'enracinement en profondeur peut atteindre une valeur de 7,7 cm/jour chez le maïs (TAYLOR et GARDNER, 1970). La diminution de la profondeur de pénétration consécutive à la présence de la contrainte mécanique peut atteindre 36% dans le cas de maïs cultivé sur du sable à une densité de 1,6 g/cm³ par rapport au témoin su sol (VINE *et al.*, 1981). Des résultats similaires sont notés par BARBER (1971) sur du maïs en culture au champ lorsque seule la zone d'enracinement proche de la surface du sol est considérée. Lorsque le champ n'est pas labouré, la profondeur racinaire n'est que de 10 cm alors qu'elle représente 10 à 30 cm lorsque le labour a été effectué. Par contre, des résultats

contradictoires font état d'une profondeur d'enracinement accrue en présence d'une contrainte mécanique. Les études réalisées par CHAUDHARY et PRIHAR (1974) décrivent une inhibition de la croissance racinaire totale mais une croissance en profondeur augmentée chez le maïs âgé de 25 jours.

LECLERCQ et VERBRUGGE (1984) utilisent le terme de "**comportement péristaltique inversé**" pour désigner le fait pour une racine de se développer de manière radiale au niveau de la zone d'élongation. Il n'est possible que lorsque la pression agissant sur la racine lors du développement radial est inférieure à la pression exercée sur la section transversale derrière la coiffe racinaire (HETTIARATCHI et FERGUSON, 1973). DEXTER (1986) détecte dans ce cas un amas de racines à la base de la semence. Cet effet dépend de la structure du sol et de la distribution de taille des pores.

√. Influence de la contrainte mécanique sur les tissus racinaires

L'augmentation de diamètre racinaire qui affecte la racine d'une plante soumise à la contrainte mécanique provoque des changements dans l'organisation des tissus constitutifs.

• Cortex

Le cortex est le tissu principalement affecté par la contrainte mécanique. Cependant, il est possible de distinguer des variations de la réponse en fonction de l'espèce considérée et du traitement appliqué. Chez l'orge en culture sur un milieu billes de verre, le cortex subit un épaississement sur toute la longueur de la racine. Le nombre et la taille des cellules corticales sont diminuées (WILSON *et al.*, 1977). La taille du cortex, observée sur des sections transversales effectuées sur du soja après une culture sur du sol compacté, est augmentée (PETTERSSON et BARBER, 1981). Cette observation est liée à une augmentation de la longueur de ces cellules corticales. Par contre, le nombre de ces mêmes cellules n'est pas modifié par la contrainte mécanique appliquée. ATWELL (1989) confirme ces derniers résultats sur le lupin en privilégiant l'hypothèse selon laquelle le nombre de cellules corticales n'est pas modifié par la contrainte mécanique.

• Stèle

La stèle n'est pratiquement pas affectée par la contrainte (PETTERSSON et BARBER, 1981; ATWELL, 1993). Cependant, WILSON *et al.*, (1977) montrent sur de l'orge cultivée sur un milieu billes de verre, une modification de la stèle à proximité de l'apex. Aucune autre étude ne montre de modifications de la stèle lors de l'application d'une contrainte.

Il est donc possible de distinguer une action différentielle de la contrainte mécanique sur l'histologie des tissus racinaires. Le cortex est concerné mais pas la stèle.

√. Influence de la contrainte mécanique sur les parties aériennes

La contrainte mécanique engendre des modifications dans la zone racinaire où elle s'exerce mais aussi par rapport à l'ensemble du végétal. En effet, il a été montré que même en présence de quantité suffisante d'eau et d'éléments nutritifs, **la croissance des parties aériennes est réduite (MASLE et PASSIOURA, 1987)**. Il semblerait que cette réponse soit induite par les racines via l'intervention d'un messager chimique. Cette réponse n'est pas surprenante si l'on considère que le taux d'élongation racinaire est lui aussi réduit en présence d'une contrainte mécanique, via un contrôle hormonal qui fait intervenir la coiffe racinaire (PILET, 1986; TARDIEU, 1994). Les principales hormones citées dans la majorité des travaux sont l'acide abscissique et l'éthylène.

√. Conclusions

La contrainte mécanique, une des composantes de la compaction du sol, constitue à elle seule un paramètre de variation important de la croissance des plantes cultivées. Son impact se révèle particulièrement diversifié sur le système racinaire des plantes : élongation racinaire et processus de ramification augmentés, tissus racinaires modifiés (cortex).

Les recherches sur la compaction du sol sont donc nombreuses et les axes de recherche qui s'y rapportent variés. Ces études s'orientent largement vers l'utilisation de méthodes de culture simplifiées qui permettent de maîtriser certains paramètres de variation.

II. 3. 3. b. β. Contrainte hydrique

L'eau constitue le premier facteur limitant de la croissance des plantes. Un déficit hydrique s'applique lorsque l'absorption ne contrebalance pas les pertes par transpiration. Pour tenter de minimiser les effets du manque d'eau, le système racinaire doit être plus ramifié et capable de s'allonger pour atteindre des zones où le potentiel hydrique est correct (RUSSELL, 1977).

Le flux d'eau à la surface racinaire influence le développement de l'endoderme (GOSS *et al.*, 1993). CLAASSEN et BARBER (1976) estiment que le flux d'eau chez les racines de plants de maïs est de

l'ordre de $10^9 \text{ ml.cm}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Le maïs conserve une bonne tolérance à la contrainte hydrique jusqu'au stade "floraison", où il devient sensible.

II. 3. 3. b. γ . Température

Il convient de dissocier deux types d'expérimentations concernant les variations de température sur la morphologie du végétal. Certaines études traitent de la température du compartiment racinaire tandis que les autres s'intéressent à la température atmosphérique ambiante.

√. Température de l'air

La température optimale du maïs cultivé sur du sol a été évaluée à 22/20°C, à partir d'une comparaison basée sur trois températures de référence 14/12°C, 22/20°C et 30/28°C (FEIL *et al.*, 1991). La formation d'apex racinaire augmente avec une élévation de la température tandis que les basses températures engendrent la formation de racines séminales.

√. Température du sol

Les racines séminales exposées à une température de 20°C ont une biomasse et une longueur plus élevées que lorsqu'une partie et non la totalité du système racinaire (compartiments à 10°C et 20°C) est placée à cette température (CROSSETT *et al.*, 1975). D'autre part, il apparaît que la température optimale de croissance est comprise entre 20 et 25°C (SATTELMACHER et THOMS, 1995).

Une exposition à long terme (17-36 heures) de racines de maïs à des températures de 29°C conduit à une réduction de l'extension racinaire (PAHLAVANIAN et SILK, 1988). Il faut noter que l'extension racinaire cesse vers 8-10°C (CRAMER *et al.*, 1988). Cependant, des études menées sur la betterave à sucre cultivée en pot à basse température (10°C) indiquent un effet réducteur sur la longueur racinaire mais pas sur le rapport parties aériennes / parties racinaires (HOFFMANN et JUNGK, 1996).

La température du compartiment racinaire influence grandement le développement des racines de la majorité des plantes cultivées. Ce paramètre doit donc être régulé ou tout au moins pris en compte lors de toute étude sur la croissance racinaire.

II. 3. 4. Conclusions générales

Cette étude bibliographique sur les facteurs susceptibles d'influencer la croissance et le développement racinaire des plantes cultivées permet d'apporter plusieurs conclusions :

- De nombreux facteurs modifient la croissance racinaire. Ceux-ci sont de nature diverse (physique, chimique, etc.) et les conséquences qu'ils entraînent peuvent être préjudiciables à l'ensemble du développement de la plante à court ou moyen terme.

- Les organes racinaires des plantes apparaissent très sensibles aux modifications de leur environnement immédiat. En effet, qu'il s'agisse de facteurs physiques (contrainte mécanique) ou chimiques (concentration en éléments nutritifs), une légère variation produit une réponse importante de la part des racines.

- En plus de leur action individuelle, certains paramètres environnementaux peuvent agir conjointement produisant une action en synergie ou bien un effet antagoniste. La réponse dépendra alors principalement de l'intensité avec laquelle ils sont appliqués.

Il est important de noter que seuls ont été étudiés dans cette revue bibliographique les facteurs de variation de la croissance racinaire qui ont une action prépondérante dans le cas de notre plante modèle, le maïs. Toutefois, **les facteurs qui interviennent en conditions naturelles sont nombreux et interfèrent pour modifier la croissance des organes souterrains et ainsi perturber la plante entière.** La connaissance de la croissance d'une plante entière doit aussi prendre en compte les parties aériennes du végétal qui possèdent des fonctions vis à vis des racines (alimentation en éléments minéraux). **Il apparaît donc que la croissance et le développement des différents organes d'une plante telle que le maïs sont étroitement liés.** Cependant, des données générales de mise en place des feuilles et des racines en l'absence de toute perturbation de leur environnement de culture sont rares. En effet, les conditions de culture diffèrent pour une espèce donnée selon les travaux. Des cinétiques de croissance ont cependant été établies pour le maïs par DELEENS *et al.*, 1984.

De manière plus générale, un rapport permet de qualifier l'importance pondérale relative des organes de la plante. Il s'agit de $PR / PA = (\text{Biomasse des Racines} / \text{Biomasse des Parties Aériennes})$. Certains auteurs considèrent que ce rapport est fixe pour une espèce donnée à un stade précis (BROUWER, 1966).

Ce rapport est modifié selon les facteurs environnementaux au cours du cycle de végétation mais aussi des facteurs génétiques (liées à la plante). **La modification de ce rapport peut être induite par des variations de la biomasse des racines (se reporter au paragraphe précédent), mais aussi de la biomasse des parties aériennes.** Il est possible de citer :

- la photosynthèse : la diminution de la photosynthèse par compétition lumineuse induit une réduction de la biomasse des parties aériennes plus importante que celle des racines, ce qui conduit à une diminution du rapport PR / PA (DEMOTES-MAINARD et PELLERIN, 1992).

- le stress hydrique : ce paramètre a un impact important sur les organes aériens du maïs.

- la température : une augmentation de quelques degrés de la température provoque une augmentation du nombre de feuilles émises et de la biomasse des parties aériennes. La température du sol

est la mieux corrélée à la biomasse aérienne, par comparaison avec la température de l'air (BEAUCHAMPS et LATHWELL, 1966).

Les études qui se sont intéressées à l'influence des paramètres environnementaux sur la croissance et le développement des parties aériennes du maïs ont surtout mis en évidence un impact des paramètres d'ordre chimiques ou biologiques. Par comparaison, les racines du maïs sont surtout sensibles à des variations physiques de leur milieu de culture (porosité, densité, contrainte mécanique) bien que des actions chimiques ou biologiques aient aussi pu être mises en évidence. **La compréhension des modifications racinaires nécessite donc la prise en compte des parties aériennes de la plante.**

Cette étude montre la nécessité de connaître le mode d'élaboration du système racinaire lorsque les paramètres culturaux sont fixés pour ensuite faire varier un seul de ces facteurs et apprécier son impact sur la croissance du végétal.

III. Rhizosphère et exsudation racinaire

III. 1. Rhizosphère

III.1.1. Définitions

La rhizosphère a été définie en 1904 par HILTNER comme la zone entourant les racines dans laquelle la libération de divers composés organiques stimule la croissance des micro-organismes. Il s'agit d'une zone d'interaction entre des partenaires spécifiques, les racines, les micro-organismes et le sol.

La rhizosphère peut être décomposée en différents éléments :

* L'endorhizosphère est l'épiderme de la racine, lieu de colonisation des micro-organismes (DARBYSHIRE et GREAVES, 1973)

* Le rhizoplan est l'interface entre la surface de la racine et le sol.

* L'exorhizosphère est constituée du sol proche de la racine (= ectorhizosphère).

Les composés majeurs exsudés par la racine sont les substances riches en éléments carbonés qui représentent une source d'énergie pour les organismes présents dans le milieu. Le carbone organique du sol provenant des racines des plantes est constitué de deux fractions. Le carbone minéralisé par la population microbienne de la rhizosphère et le carbone restant dans le sol (résidus racinaires, cellules microbiennes, etc...) (HELAL et SAUERBECK, 1989).

LYNCH (1995) a défini la **rhizodéposition** comme étant l'ensemble des constituants libérés par la plante et retrouvés dans la rhizosphère : les **exsudats solubles** (sucres, acides aminés, acides organiques, hormones et vitamines), les **sécrétions** (polymères de carbohydrates et enzymes), les **lysats** (cellules libérées par autolyse), les **gaz** (éthylène et CO₂)

La compréhension des mécanismes qui interviennent entre les partenaires (sol, racines et micro-organismes) permet la connaissance de ce que l'on définit communément sous le terme "effet rhizosphère".

III. 1. 2. Relations entre la plante, le sol et les micro-organismes

Les relations qui s'établissent entre ces trois partenaires sont nombreuses et se déroulent de façon concomitante, ce qui complexifie leur étude. Les mécanismes généraux sont décrits plus particulièrement en relation avec la compaction du sol, phénomène qui intéresse nos travaux.

III. 1. 2. a. Racines de la plante

La progression d'une racine dans le sol s'effectue en déplaçant son propre volume, ceci créant une compaction du sol près de la surface d'autant plus forte que la racine est de gros diamètre (WHITELEY et DEXTER, 1984). L'interaction physique qui se produit entre le sol et la racine dépend de la résistance du sol au déplacement et à la déformation. **Les racines ont tendance à se développer préférentiellement dans des zones où la résistance à la pénétration est faible ou bien à profiter de pores de gros diamètre existants.** Il se produit une réorientation des minéraux du sol qui se trouvent disposés parallèlement à la racine (GREAVES et DARBYSHIRE, 1972).

La racine, en tant qu'organe d'absorption, appauvrit la zone autour d'elle, ce qui aboutit à long terme à une modification du pH du milieu (BAKER et COOK, 1974). Il existe un appauvrissement de la rhizosphère en oxygène et un enrichissement en CO₂. D'autre part, les racines apportent dans la rhizosphère des composés organiques qui contribuent à enrichir le sol en matière organique (JAILLARD et CALLOT, 1987).

III. 1. 2. b. Micro-organismes

Les micro organismes constituent l'un des partenaires qui forment la rhizosphère. Ils sont abondants dans le sol rhizosphérique, environ 10⁸ par cm³. Ils colonisent le mucilage produit par les

racines (GUCKERT *et al.*, 1975; VERMEER et McCULLY, 1982) et y dégradent les cellules racinaires (lyses) (BOWEN et FOSTER, 1978). Environ 10% de la surface racinaire des plantes est colonisé par des bactéries (ROVIRA et DAVEY, 1974). Les bactéries peuvent être 200 fois plus abondantes dans la rhizosphère que dans une fraction de sol non rhizosphérique (KLOSS *et al.*, 1984).

Les micro organismes sont organisés en colonies de 5-15 mm de diamètre et les espèces sont reconnaissables d'après leur morphologie, cytologie et les composés qu'elles contiennent (FOSTER et ROVIRA, 1978). Les micro-organismes peuvent de plus sécréter des carbohydrates, formant un gel d'origine microbien. Enfin, une compétition avec les pathogènes se produit parfois pour l'utilisation des exsudats racinaires. Des inhibitions se produisent par sécrétion d'antibiotiques dans le milieu (BENIZRI *et al.*, 1995).

III. 2. Exsudation racinaire

III. 2. 1. Terminologie

ROVIRA *et al.* ont défini en 1979 une terminologie, qui fait aujourd'hui référence, concernant le matériel organique exsudé par les racines. Ces auteurs regroupent sous le terme exsudation au sens large les produits suivants :

Les exsudats (au sens strict) : il s'agit de composés de faible poids moléculaire qui sont libérés de façon passive dans le sol, par les cellules des espaces interstitiels.

Les sécrétions : ce sont des composés de faible ou forte masse moléculaire (les mucilages) libérés selon des processus métaboliques

Les mucilages : ils ont quatre origines

- a) sécrétion par l'appareil de Golgi de la zone de la coiffe racinaire
- b) gélification de la paroi cellulaire primaire séparant les cellules desquamées de la coiffe des cellules épidermiques
- c) sécrétion par les cellules épidermiques ainsi que le chevelu racinaire
- d) biodégradation des parois cellulaires primaires des racines.

Le mucigel : ce terme a été précédemment cité par JENNY et GROSSENBACHER (1963) qui le définissent comme étant le matériel gélatineux situé à la surface des racines se développant dans un sol naturel. Il s'agit de mucilage ayant subi une colonisation bactérienne (ROVIRA *et al.*, 1979).

Les lysats : Ces composés sont libérés par autolyse des cellules épidermiques en dégénérescence du plasmalemme.

En complément de cette nomenclature, des définitions concernant l'exsudation au sens large sont données par quelques auteurs :

Plantes	Maïs	Maïs	Maïs	Maïs	Maïs	Maïs	Maïs	Maïs
Auteurs	Krafczyk <i>et al.</i> , 1984	Krafczyk <i>et al.</i> , 1984	Laheurte <i>et al.</i> , 1990	Schonwitz and Ziegler, 1982	Schonwitz and Ziegler, 1982	Floyd and Ohlrogge, 1970	Paull <i>et al.</i> , 1975	Wright 1975
Conditions de culture	36 jours Solution Nutritive Stérile	36 jours Solution Nutritive Non Stérile	9 semaines Culture Stérile sur Sable	5 jours Solution Nutritive Stérile	5 jours Solution Nutritive Stérile avec billes de verre	Mucilage Cultures Stériles	Mucilage des extrémités racinaires	Cultures Non Stériles
Sucres totaux	14,28 mg/g biomasse racinaire	8,74 mg/g biomasse racinaire	5,3 μ mole glucose par plante	mg/ g biomasse racinaire	mg/ g biomasse racinaire	nmoles	%	%
Glucose	7,37	3,90		43,8	24,1	102,7	18,85	4-20
Arabinose	2,87	1,76				68,5	9,36	6-15
Mannose							1,8	1-2
Fructose	2,44	1,4		4,41	2,76	61,7		
Galactose						69,5	36	30-40
Sucrose	1,59	1,72		6,5	1,47			
Maltose				10,2	21,6			
Xylose						28	10,29	8-14
Fucose						68,6	24,07	12-19

Tableau 3 B . Répartitions quantitative et qualitative des sucres exsudés chez le maïs selon différentes conditions de culture.

Sucres	Blé	Orge	Maïs	Pois	Luzerne	Arachide	Riz
Arabinose	+	+	+		+	+	+
Fructose	+	+	+	+	+	+	+
Galactose	+	+	+			+	+
Glucose	+	+	+	+	+	+	+
Mannose	+				+		+
Maltose	+	+	+		+		+
Ribose	+	+			+	+	+
Sucrose	+				+		+
Xylose	+	+	+		+	+	+
Rhamnose	+	+	+				

Tableau 4 B . Détection des principaux sucres dans les exsudats de sept espèces végétales. Le sigle "+" indique la présence du composé. (D'après LESPINAT et BERLIER, 1975).

VERMEER et McCULLY (1982) généralisent le terme "exsudat" à des composés libérés par des cellules vivantes ou bien en l'état de cellules mortes.

Selon leur origine, il est possible de différencier certains produits. La masse de carbone organique issue des racines en croissance dans le sol est composée i) du carbone d'origine végétale minéralisé par la population microbienne de la rhizosphère, tels que les exsudats, les mucilages et les lysats (ROVIRA et DAVEY, 1974), ii) du carbone d'origine végétale provenant du sol, comme les résidus racinaires, les cellules microbiennes et les métabolites.

III. 2. 2. Aspects quantitatif et qualitatif de l'exsudation

Le matériel organique dérivé de la racine est préférentiellement considéré comme une source d'énergie, de carbone et de nutriments pour la population microbienne (HELAL et SAUERBECK, 1989; UREN et REISENAUER, 1988). Par rapport au total de carbone fixé par la plante, la part allouée au système racinaire varie suivant les travaux. Ainsi, HELAL et SAUERBECK (1983) estiment que 44% du carbone assimilé par les plantes est transféré aux racines. Mais une partie de ce carbone est consacrée à la respiration et à la décomposition racinaire tandis qu'une fraction reste dans le sol. Par contre, JONES et DARRAH (1995) évaluent à 25% la fraction de carbone du sol par rapport au total de carbone fixé. Cette part de carbone est plus faible (15%) selon BARBER et MARTIN (1976).

Les conditions de mesure entre les expérimentations peuvent être la source de sous estimations puisque de nombreux facteurs interviennent. Les micro-organismes accélèrent le processus de dégradation (HEULIN *et al.*, 1987).

Les exsudats sont de nature complexe car ils sont composés de plus de 200 molécules de carbone (CURL et TRUEGLOVE, 1986).

III. 2. 2. a. Composés solubles

Ces produits sont riches en énergie et sont directement assimilables par la microflore du sol (WAREMBOURG, 1982). Il s'agit principalement des sucres, des acides aminés et des acides organiques. Les produits solubles émis par les racines représentent de 0,3 à 0,8% du carbone assimilable par la voie de photosynthèse et par jour (ROVIRA, 1969), mais ils sont prépondérant par comparaison avec les teneurs de mucilage.

L'analyse des composés exsudés par le maïs dans de l'eau déminéralisée indique la présence d'hydrates de carbone (94%), de protéines (6%) et d'acides phénoliques (0,17%) (BACIC *et al.*, 1986).

Plantes	Maïs	Maïs	Maïs	Maïs	Soja	Pois	Pois	Tomate
Auteurs	Krafczik <i>et al.</i> , 1984	Krafczik <i>et al.</i> , 1984	Azaizeh <i>et al.</i> , 1995	Laheurte <i>et al.</i> , 1990	D'Arcy, 1982	Boulter <i>et al.</i> , 1966	Boulter <i>et al.</i> , 1966	Mozafar <i>et al.</i> , 1992
Conditions de culture	36 jours Solution Nutritive Stérile	36 jours Solution Nutritive Non Stérile	3 semaines Culture Stérile	9 semaines Culture Stérile	5 jours Culture Stérile	14 jours Solution Nutritive Stérile	14 jours Culture sur sable	6 semaines Conditions Stériles
Acides aminés totaux	359 µg/g biomasse racinaire	347 µg/g biomasse racinaire	165 µg/plante	31,3 µmole	27,7 µg/plante	µg/g biomasse racinaire	µg/g biomasse racinaire	0,27 µg/g biomasse racinaire
Asparagine	63	51				280	740	
Thréonine						71	222	
Sérine	26	22				68	232	
Proline						trace	trace	
Glycine	39	31				41	160	
α-Alanine	59	44				39	190	
Valine	10	11				22	78	
Méthionine								
Leucine	17	9,6				21	70	
Tyrosine						19	54	
Phénylalanine						17	67	
Lysine						29	123	
Histidine						35	117	
Arginine	31	15				61	219	
Glutamine	71	126						
Cystéine						14		
Asparagine	63	51						

Tableau 5 B . Répartitions quantitative et qualitative des acides aminés exsudés par différentes plantes.

Acides Aminés	Blé	Orge	Maïs	Pois	Luzerne	Arachide	Riz
Acide aspartique	+	+	+	+	+	+	+
Thréonine	+	+		+	+		+
Sérine	+	+	+	+	+	+	+
Acide glutamique	+	+	+	+	+	+	+
Proline	+	+		+	+		+
Glycine	+			+	+	+	+
α-alanine	+		+	+	+	+	+
Valine	+		+	+	+	+	+
Méthionine	+				+	+	+
Isoleuline	+		+	+	+		+
Leucine	+		+	+	+	+	+
Tyrosine	+		+	+	+	+	+
Phénylalanine	+	+	+	+	+	+	
Lysine	+	+	+	+	+		+
Histidine	+	+	+	+	+	+	+
Arginine	+	+	+	+	+		+
Glutamine	+	+	+	+		+	
Cystéine	+	+		+		+	
Asparagine	+	+	+	+		+	+

Tableau 6 B . Détection des acides aminés dans les exsudats de sept espèces végétales. (D'après LESPINAT et BERLIER, 1975).

Différentes classes de molécules entrent dans la composition de l'exsudation soluble. Ce terme provient de la propriété de ces composés à être solubles dans l'eau. Ils sont par conséquent libérés dans le milieu de culture.

III. 2. 2. a. α . Sucres

Cette classe de composés apparaît être largement majoritaire dans le processus de l'exsudation racinaire. De nombreux auteurs (AZAIZEH *et al.*, 1995; SCHONWITZ et ZIEGLER, 1986) estiment à 70% la part de matière sèche des exsudats constitués de mono et di saccharides décomposables.

Une grande variété de sucres est retrouvée dans les exsudats racinaires des plantes : les pentoses monosaccharidiques (Ribose, Xylose et Arabinose), les hexoses monosaccharidiques (Glucose, Fructose, Galactose et Rhamnose), les disaccharides (Maltose et Sucrose) ainsi que les trisaccharides (Raffinose) (Tableaux 3 B et 4 B).

D'une façon globale, le taux de libération des polysaccharides a été évalué à 34 nmole.mg^{-1} (biomasse racinaire).h⁻¹ (JONES et DARRAH, 1995).

III. 2. 2. a. β . Acides aminés

Les acides aminés constituent après les sucres une classe de solutés exsudés en assez grande quantité par les racines des végétaux. En effet, leur libération représente 4% du carbone issu des racines (MENCH et MARTIN, 1991). Un seul flux est généralement pris en compte alors que les composés de faible poids moléculaire peuvent être à nouveau absorbés par l'intermédiaire d'un processus actif (ATPase proton dépendant) (JONES et DARRAH, 1996).

La contribution des acides aminés aux prélèvements de l'azote total par la racine est importante car elle représente de 10 à 20 % chez le ricin (SCHOBERT et KOMOR, 1987). Les acides aminés ont donc une influence sur le statut nutritionnel de l'environnement racinaire (SCHOBERT *et al.*, 1988).

Les acides aminés sont libérés par un processus de diffusion passive en réponse au gradient de concentration existant entre le cytoplasme racinaire et la solution de sol (JONES et DARRAH, 1993). Leur répartition dans les exsudats racinaires de différentes plantes est représentée sur les tableaux 5 B et 6 B.

Les quantités de produits récupérés sont parfois assez faibles et semblent dépendre de l'espèce végétale. Chez le blé âgé de 14 jours cultivé sur un milieu liquide, les acides aminés exsudés représentent moins de $0,2 \mu\text{g}$ ce qui équivaut au seuil de détection de la méthode de dosage (ROSEN, 1957). C'est un

Acides Organiques	Blé	Orge	Maïs	Pois	Luzerne	Arachide	Riz
Acide tartrique	+						+
Acide oxalique	+	+			+	+	
Acide lactique	+	+		+			+
Acide malique	+	+	+		+		+
Acide succinique	+	+	+	+	+		+
Acide fumarique	+	+			+		+
Acide glycolique	+	+			+		
Acide citrique	+		+		+		+
Acide hydrobenzoïque		+	+	+	+		+

Tableau 7 B . Présence des acides organiques dans les exsudats de sept espèces végétales. Le sigle "+" indique la présence du composé. (D'après LESPINAT et BERLIER, 1975).

niveau d'exsudation bas (AYERS et THORNTON, 1968). En revanche, le pois libère plus d'acides aminés (2 à 7 μg / plante) dans les mêmes conditions.

Concernant le maïs, les acides aminés recensés par ROVIRA (1965) dans les exsudats sont au nombre de vingt. Selon MATSUMOTO *et al.*, (1979), l'acide glutamique et l'alanine représentent à eux deux 80% de la fraction aminée en conditions hydroponiques non stériles et la fluctuation de ces deux composés est opposée. Le taux de libération des acides aminés est estimé par JONES et DARRAH, (1995) à 5,6 $\text{nmole.mg}^{-1}.\text{h}^{-1}$.

III. 2. 2. a. γ . Acides organiques

L'importance de ces composés réside dans la contribution de ces molécules de bas poids moléculaire à l'acidification de la rhizosphère et à la biodisponibilité de différents métaux comme par exemple le cadmium (MENCH et MARTIN, 1991; MARSCHNER, 1995).

La répartition en acides organiques de plusieurs plantes est présentée sur le tableau 7 B. Selon KRAFFCZYK *et al.*, (1984), les acides organiques représentent 5 à 30% des composés carbonés solubles de la rhizodéposition. Le taux de libération des acides organiques avoisine 0,57 $\text{nmole.mg}^{-1}.\text{h}^{-1}$ (JONES et DARRAH, 1995). Chez le maïs, il a récemment été évoqué la possibilité de l'existence d'un transport actif permettant la capture des acides organiques (JONES et DARRAH, 1992). La quantité d'acides organiques libérée par les racines de maïs est donnée par PETERSEN et BOTTGER (1991) : (Tableau 8 B)

Acides organiques	Quantité détectée en nmole/180 plantes
2-oxoglutarate	0,39 - 1,08
Glyoxylate	0,06 - 0,42
Glycolate	0,27 - 0,64
Fumarate	0,02

Cependant de nombreux auteurs (VANCURA, 1964) ont noté que l'acide malique est le principal acide organique trouvé dans les exsudats de nombreuses plantes. KOVACS (1971) détectent des traces d'acides aromatiques chez le pois, le coton et l'orge en culture pendant 14 jours. Chez le maïs, il n'est pas retrouvé d'acide oxalique. Cette absence peut s'expliquer par le fait que ce composé est spécifique des plantes en C_3 (KRAFFCZYK *et al.*, 1984).

III. 2. 2. a. δ . Vitamines

Les vitamines sont présentes dans les exsudats solubles mais à des teneurs très faibles. Toutefois, l'exsudation de ces composés dépend étroitement du type de végétal considéré. Ainsi, la biotine se révèle être la substance la plus active. Elle est surtout exsudée par le pois, et plus modérément par la luzerne (ROVIRA et HARRIS, 1961). D'autres vitamines sont quantifiées en moindre proportion : la thiamine, la riboflavine, la niacine et l'acide pantothénique.

Chez le maïs cultivé en solution nutritive, les vitamines dosées sont les suivantes : (Tableau 9 B)

Vitamines	Quantité détectée en mg/g de racine
Thiamine	0,38
Riboflavine	2,40
Pyridoxine	3,16
Acide pantothénique	3,95
Niacine	4,8

Comme les facteurs de croissance, les vitamines sont importantes pour l'équilibre microbien du sol proche des racines (SCHONWITZ et ZIEGLER, 1986).

III. 2. 2. a. ϵ . Autres composés

Il s'agit de diestérases et de facteurs de croissance (CEZARD, 1961), mais aussi de composés volatiles tels les gaz. Le CO_2 par exemple intervient au niveau de la rhizosphère. Selon ROVIRA (1969), le CO_2 provenant de la respiration à la fois racinaire et microbienne représente de 70% à 80% des composés volatiles de la rhizosphère. Il existe d'autres gaz tels que l'éthylène ou l'acide cyanhydrique.

Le second type de matériel retrouvé adhérant aux racines des plantes est défini dans le paragraphe suivant. Il s'oppose aux composés solubles cités précédemment.

III. 2. 2. b. MucilageIII. 2. 2. b. α . Généralités

ROBERTS (1916) a été le premier à révéler la présence d'un composé amorphe recouvrant l'apex racinaire, selon CORTEZ et BILLES (1982). Les sécrétions mucilagineuses représentent une classe de composés non diffusibles, essentiellement des polysaccharides de poids

moléculaire élevé. Ils ne sont donc pas immédiatement disponibles pour les micro-organismes (WAREMBOURG, 1982). Le poids moléculaire du mucilage a été estimé par différents auteurs. En 1971, FLOYD et OHLROGGE considèrent que le poids moléculaire du mucilage du maïs est de 9.10^7 , alors que CORTEZ et BILLES (1982) obtiennent un PM de 15.10^6 après filtration sur gel. PAULL *et al.*, (1975) ont noté une densité de $1,63 \text{ g.cm}^{-3}$.

Le taux de libération de l'exsudation insoluble (Mucilage + Débris cellulaires) est évalué à 1 mg de carbone par g de racine et par heure (JONES et DARRAH, 1995).

DARBYSHIRE et GREAVES (1973) ainsi que ROVIRA (1979) définissent le mucilage comme "une niche écologique" protégée, idéale pour la multiplication rapide des micro-organismes.

III. 2. 2. b. β . Composition

Le mucilage est composé de **polysaccharides et d'acides polyuroniques** ce qui indique une relation entre la sécrétion de mucilage et le métabolisme cellulaire de la paroi (FLOYD et OHLROGGE, 1970).

Le maïs est une plante favorable pour l'étude de l'exsudation racinaire car, malgré les faibles quantités produites en valeur absolue, ce taux est largement supérieur à celui d'autres espèces végétales (CHABOUD, 1983). L'analyse du mucilage de cette plante à la suite de cultures hydroponiques stériles à 10 jours montre la présence de 23,3% de **fuco**se, 26,2% de **galactose** et 23,1% d'**acides uroniques** (CORTEZ et BILLES, 1982). Des résultats similaires sont notés par PAULL *et al.*, (1975) et CHABOUD (1983) qui retrouvent des polysaccharides de haut poids moléculaire dont les sucres neutres sont le galactose, le fucose et le glucose. Ces polysaccharides exsudés sont à mettre en relation avec la classe des arabinogalactanes et possèdent leurs **propriétés d'adhésion, de capacité à retenir l'eau et l'aptitude à s'associer avec d'autres molécules**.

Ces résultats sont complétés par les travaux de BACIC *et al.*, (1986) sur le maïs en conditions stériles. Le fucose, l'arabinose, le xylose, le galactose et le glucose sont retrouvés.

Quant à la **teneur en acides uroniques du mucilage de maïs**, elle est variable selon les travaux : 23,1% en conditions hydroponiques stériles (CORTEZ et BILLES, 1982), moins de 3% pour BACIC *et al.*, (1986) dans les mêmes conditions de culture.

Il semblerait que les propriétés physico-chimiques (adsorption sur les argiles et la matière organique du sol) soient le fait des acides uroniques (CORTEZ et BILLES, 1982). Les acides polyuroniques ou pectines sont responsables du caractère acide du mucilage (WRIGHT et NORTHCOTE, 1974).

III. 2. 2. b. γ. Texture et propriétés

Le mucilage a une texture granulaire et fibreuse (GREAVES et DARBYSHIRE, 1972; FOSTER, 1982). Les racines des graminées cultivées en conditions axéniques présentent deux types de mucilage : celui de la **coiffe racinaire** et celui de l'**épiderme** (MIKI *et al.*, 1980). Le premier est gélatineux alors que celui des cellules épidermiques est ferme et d'épaisseur uniforme. Le mucilage épidermique présente deux couches, une extérieure mince et une interne plus épaisse. Par contre, le mucilage de la coiffe comprend une région interne dont les propriétés histochimiques ressemblent à celles du mucilage épidermique interne. Les sécrétions racinaires sont le fait de l'appareil de Golgi (FLOYD et OHLROGGE, 1970).

III. 2. 2. b. δ. Impact des conditions de culture

Il existe une différence d'épaisseur et donc de quantité entre le mucilage exsudé en conditions stériles et celui produit en conditions non stériles. L'épaisseur du mucigel est de 0,5 à 8 mm le long de la racine et de 2,5 mm près de la coiffe racinaire en conditions non stériles (GREAVES et DARBYSHIRE, 1972). Le gel est nettement plus épais à la coiffe racinaire dans les conditions stériles (FOSTER, 1982).

Il apparaît que le mucigel est présent de la même façon sur le système racinaire de plantes cultivées sur une variété de milieux (tels que les solutions nutritives, le sable ou le sol). **Les conditions de culture affectent peu son ultra structure** (GREAVES et DARBYSHIRE, 1972). La présence de micro-organismes ne modifie pas les propriétés du mucilage excepté son statut hydrique (SEALEY *et al.*, 1995).

III. 2. 2. b. ε. Fonctions

Les fonctions du mucilage sont variées et nombreuses tant vis à vis des racines que de la rhizosphère en général :

Protection : la coiffe racinaire est une structure qui protège l'apex méristématique par le mucilage qu'elle sécrète (CHABOUD et ROUGIER, 1981). D'après SAMSEVICH, (1965) et BARLEY et GREACEN, (1967), le **revêtement mucilagineux limite les blessures mécaniques** causées par les particules de sol et joue un rôle contre la dessiccation de l'extrémité racinaire (LEISER, 1968). D'autre part, le mucilage racinaire exerce un rôle de protection du méristème racinaire lors d'une attaque par de l'aluminium (HORST *et al.*, 1982). Si le mucilage est enlevé manuellement, la racine n'est plus protégée et sa croissance est inhibée.

Pénétration dans le sol : selon SAMSEVICH, (1965), l'exsudation a une action lubrifiante.

Nutrition : le mucilage agit comme un échangeur de cations. Les groupes COO⁻ des enchaînements de type pectique peuvent se lier aux cations métalliques des feuillets d'argiles du sol (GREAVES et DARBYSHIRE, 1972). D'autre part, le mucilage facilite la diffusion des nutriments vers la racine en cas de sol sec (NAMBIAR, 1976).

Enrichissement du sol en matière organique : ce dépôt est de l'ordre de 25 à 49 g pour 100 g de racines.

Formation et stabilisation de la structure en agrégats du sol : GUCKERT *et al.*, (1975) ont révélé deux types de relation sol-mucilage. Il se produit une adsorption directe des feuillets d'argiles au contact du mucilage et d'autre part, des liaisons entre les particules de sol distantes du mucilage et les fragments polysaccharidiques (BREISCH *et al.*, 1975; HABIB *et al.*, 1990; MOREL *et al.*, 1991).

Sécrétions racinaires, sources d'énergie pour les micro-organismes : leur nature essentiellement polysaccharidique suggère un rôle trophique des sécrétions vis à vis des micro-organismes. GUCKERT *et al.*, (1975) observent une zone de lyse autour de bactéries incluses dans le mucilage. WAREMBOURG et BILLES (1979) proposent l'hypothèse suivante : le mucilage est d'abord utilisé par des bactéries pectinolytiques qui coupent les longues chaînes polysaccharidiques en sous unités facilement assimilables par la suite, par d'autres bactéries.

Réponse à la gravité : la présence de mucilage permet, en établissant une communication entre la coiffe racinaire et des zones plus éloignées de la racine, de répondre à la perception du phénomène de gravité (MILLER et MOORE, 1990).

Adsorption : les mucilages racinaires de maïs, obtenus à partir de culture au champ, s'adsorbent rapidement sur les minéraux argileux (HABIB *et al.*, 1990). L'affinité spécifique est plus importante pour la montmorillonite que pour la kaolinite. Le mécanisme de liaison fait intervenir des ponts cationiques entre les groupements carboxyliques et les cations de la surface d'échange des argiles (PARFITT, 1972 cité par GUCKERT *et al.*, 1975).

III. 2. 3. Localisation de l'exsudation racinaire

Sur l'ensemble des racines principales et latérales, le site préférentiel de libération des exsudats est l'extrémité de la racine. Cependant, des zones additionnelles (émergence des racines latérales) peuvent être remarquées telles que chez le pois cultivé en conditions stériles (Van EGGERAAT, 1975). L'exsudation des composés est parfois associée à des débris végétaux provenant de la zone d'exsudation. Par exemple chez l'arachide en culture hydroponique, la libération de matériel végétal est associée à des fragments de coiffe racinaire et de cortex. Du précipité organique ainsi que des cellules individuelles sont récupérées (GRIFFIN *et al.*, 1976). Il faut noter que certaines cellules desquamées restent en contact avec la structure racinaire. Il y a donc sous estimation de la quantité de matériel libéré.

III. 3. Flux de carbone

III. 3. 1. Généralités

Le transport de carbone vers les organes spécifiques est essentiel pour apporter de l'énergie et assurer la communication entre les parties de la plante (SMUCKER, 1984). Le carbone entre dans la plante par le processus de la photosynthèse et permet ensuite l'élaboration des organes. La part de carbone qui est allouée au compartiment rhizosphérique se divise entre les différents partenaires de cette zone, les racines, les micro-organismes et le sol (WAREMBOURG, 1982). La répartition du carbone au niveau de la rhizosphère est la suivante : une fraction de ce carbone est utilisée pour la **croissance des racines**, une fraction pour la **maintenance de la biomasse microbienne**, ou bien est dissipée en tant que CO_2 . Une part de ce carbone constitue l'exsudation racinaire (ROVIRA, 1965; JOHANSSON, 1992).

III. 3. 2. Estimation des flux de carbone

III. 3. 2. a. Problèmes méthodologiques

Comme le souligne WAREMBOURG (1982), l'estimation des flux de carbone dans le sol est difficile car les composés sont nombreux et leur localisation requiert des techniques sophistiquées. Les composés sont libérés en petite quantité ce qui ne facilite pas leur détection. La quantité de matériel libéré par les racines des plantes est souvent sous estimée. L'utilisation des radio éléments s'est donc rapidement généralisée après les premiers travaux de marquage à long terme (SHAMOOT *et al.*, 1968)

Les estimations vont, suivant les plantes et les conditions utilisées, de 30 à 45% de carbone net assimilé transporté vers les racines des plantes (MARTIN, 1975; SAUERBECK et JOHNEN, 1976). Des données font parfois état de 70% de carbone alloué aux racines.

En fait, les expériences sont menées avec :

- * **différentes plantes** (maïs, blé, orge, pois, tomate, trèfle...),
- * **des conditions de cultures variées** (stériles ou non stériles),
- * **des substrats de nature hétérogène** (sable, sol, solution nutritive, en présence de billes de verre)
- * **des marquages à long ou court terme**
- * **des plantes jeunes, à floraison ou encore à maturité.**

Ainsi, ces conditions de culture variées fournissent un grand nombre de résultats qui ont permis, malgré la complexité due à leur hétérogénéité, d'estimer l'allocation carbonée vers le compartiment racinaire.

III. 3. 2. b. Méthodes d'études

Les flux de carbone sont estimés à l'aide d'isotopes du carbone ^{12}C . Trois isotopes existent :

- Un isotope stable : le ^{13}C
- Deux isotopes radioactifs : le ^{14}C et le ^{11}C .

Le ^{14}C est l'isotope préférentiellement utilisé en raison de sa période longue (5668 ans) qui permet des estimations en considérant une constante de décroissance. Le ^{11}C a une période très courte de l'ordre de 20 minutes qui ne le prédispose pas à des études du flux de carbone dans le système sol plante. Les analyses effectuées avec du ^{13}C nécessitent l'utilisation d'un spectromètre de masse, appareil coûteux et donc peu répandu.

Deux types de marquage sont pratiqués :

Le marquage court consiste à placer, pendant un temps court, les parties aériennes des plantes dans une atmosphère enrichie en $^{14}\text{CO}_2$ qui présente une forte activité spécifique. Cette exposition dure de quelques minutes à quelques heures. Le traceur radioactif se distribue dans les différents compartiments de la plante entière. Ce principe simple permet de quantifier le carbone qui a été récemment assimilé et de mesurer les flux qui se sont déroulés pendant la courte période de marquage.

Le marquage long est réalisé lorsque les plantes sont exposées à une atmosphère enrichie en $^{14}\text{CO}_2$ dont l'activité spécifique est conservée constante lors d'une période longue (toute ou partie de l'expérimentation). Il réclame une méthodologie lourde et ne peut être envisagé qu'en conditions contrôlées.

III. 3. 2. c. Répartition et estimation des composés carbonés des parties aériennes des plantes

Chez le blé et l'orge cultivés sur du sol pendant une saison et après 24 heures d'assimilation, le pourcentage de carbone retrouvé au niveau du système aérien (tige et feuilles) représente 45 à 67% du carbone total fixé (GREGORY et ATWELL, 1991). D'autres études sur du blé âgé de 6 semaines ont montré que les parties aériennes contiennent 50% des assimilats carbonés (KEITH *et al.*, 1986).

Chez le maïs, la part de carbone retrouvé dans le système aérien pendant la période juvénile de la plante est comprise entre 53 et 69% du carbone total suivant les conditions expérimentales : (Tableau 10 B)

Travaux	Conditions de culture	% de carbone alloué aux parties aériennes
HELAL et SAUERBECK, 1989	Maïs, 21 jours	53
HELAL et SAUERBECK, 1986	Maïs, 30 jours	57
MERCKX <i>et al.</i> , 1986	Maïs, 28 jours	69

III. 3. 2. d. Répartition et estimation des composés carbonés dans la rhizosphèreIII. 3. 2. d. α . Système racinaire

En terme de bilan carboné, la rhizodéposition représente de 900 à 3000 kg de carbone par hectare et par année pour les écosystèmes prairiaux et forestiers (Van VEEN *et al.*, 1989).

La part de carbone allouée au sol par rapport au carbone total fixé par photosynthèse représente 10 à 18% en sol et en sable chez le blé (WAREMBOURG, 1975; BALANDREAU et KNOWLES, 1978).

Les résultats sont contrastés en présence de bactéries dans le milieu. BARBER et MARTIN (1976) constatent une différence entre la part du carbone allouée aux racines en conditions stériles (10%) et celle allouée à ces mêmes racines en conditions non stériles (18%) alors que WHIPPS et LYNCH (1983) ne distinguent aucune différence. Il n'a pas pu être montré par d'autres auteurs que l'allocation carbonée vers les racines en conditions non stériles soit favorisée par rapport à celle des racines stériles. Suivant le végétal et l'âge considérés, cette fraction carbonée représente de 12 à 40% du carbone net fixé (JOHNEN et SAUERBECK, 1977). L'absence de différence significative en présence des bactéries dans le milieu indique, selon CHESCHIRE et MUNDIE (1990), que la quantité de carbone n'est pas affectée par la présence des micro-organismes.

Selon WHIPPS (1985), les fractions de carbone liées aux racines de maïs représentent de 16 à 21% du carbone fixé par photosynthèse ou bien de 47 à 69% du carbone parvenu aux racines. Par comparaison, le maïs alloue moins de carbone aux racines que le blé ou l'orge. LILJEROTH *et al.*, (1994) parviennent à la même conclusion.

III. 3. 2. d. β . Composés exsudés

La comparaison réalisée par NEWMAN (1985) à partir de travaux sur du blé cultivé pendant 3 semaines sur différents milieux (sable ou sol), en conditions stériles et non stériles, amène aux conclusions suivantes quant à l'allocation du carbone aux composés exsudés :

- Le matériel soluble de la rhizodéposition est plus abondant sur milieu sableux
- La rhizodéposition insoluble représente une part importante par rapport au total car elle comprend le CO₂ respiré, le mucigel, les mycorhizes, les cellules desquamées de la coiffe et les tissus racinaires.

La quantité et la nature de la rhizodéposition varient avec l'âge et la position de la racine. La racine en croissance dans le sol libère un nombre considérable de cellules qui sont desquamées. Selon MOORE et McCLELEN (1983), 5000 cellules seraient perdues par jour par le maïs. Ceci s'accompagne d'une libération des composés exsudés à un taux de 35 mg par racine et par jour en cultures stériles (CHABOUD, 1983), représentant un maximum de 60 mg de matériel par g de racine (NEWMAN, 1985). LESPINAT *et al.*, (1975) ont étudié la répartition du carbone chez le maïs de 55 jours et considèrent que le carbone sous forme soluble représente de 0,3 à 0,4% du carbone fixé.

Comme le souligne AGUIRREZABAL *et al.*, (1993), il est important d'étudier l'effet de la nutrition carbonée en relation avec l'architecture du système racinaire, en tenant compte des ramifications et des trajectoires racinaires plutôt que d'envisager les racines comme une entité globale.

III. 3. 2. e. Respiration microbienne et racinaire

Ne pas tenir compte de la respiration (teneur en CO₂) conduit à une erreur considérable dans l'estimation de la rhizodéposition. La respiration microbienne a été estimée à 30% du carbone retrouvé dans les solutions de culture (LYNCH, 1987). Cependant, des différences constatées sont sans doute dues au fait que l'estimation de la respiration racinaire est difficile. NEWMAN (1985) juge que les mesures de respiration racinaire réalisées sous estiment les quantités réelles dans le sol.

L'estimation de la respiration racinaire chez le blé a été effectuée par différents auteurs (KEITH *et al.*, 1986; GREGORY et ATWELL, 1991). Elle représente de 15 à 29% du carbone total selon les conditions de mesure. BARBER et MARTIN (1976) ainsi que WHIPPS (1984) ont quantifié la respiration racinaire chez cette même plante : selon ces auteurs, ce compartiment varie entre 8 et 23%.

Chez notre plante modèle, le maïs, la respiration racinaire semble représenter une part importante bien que trop d'imprécision domine pour conclure. LILJEROTH *et al.*, (1994) évaluent la respiration entre 16 et 40% du carbone racinaire.

Le tableau 11 B montre les valeurs obtenues par différents travaux lors de conditions de culture en sol avec marquage continu au ¹⁴C depuis le début de la germination (température 18°C, photopériode 16 heures et concentration en CO₂ comprise entre 0,03 et 0,1%) :

Plantes	Age (jours)	Respiration rhizosphérique (1)	Rhizodéposition (2)	Carbone total (1)+(2)	Références
Blé	21	7,7%	8,3%	16,0%	Barber et Martin, 1976
Blé	21	17,3%	11,5%	28,8%	Whipps et Lynch, 1983
Blé	28	19,2%	4,7%	23,9%	Merckx <i>et al.</i> , 1985
Orge	21	8,9%	10,0%	18,9%	Barber et Martin, 1976
Orge	21	16,9%	11,2%	28,1%	Whipps et Lynch, 1983
Maïs	21	18,0%	4,0%	22,0%	Helal et Sauerbeck, 1989
Maïs	14	4,3%	14,5%	18,8%	Whipps, 1985
Maïs	28	9,7%	8,0%	17,7%	Whipps, 1985
Pois	14	20,5%	28,2%	48,7%	Whipps, 1990
Pois	28	23,5%	13,0%	36,5%	Whipps, 1990

III. 4. Facteurs influençant l'exsudation racinaire

Les facteurs qui sont susceptibles de modifier soit qualitativement soit quantitativement l'exsudation racinaire sont nombreux.

Le propos n'est pas ici de les répertorier globalement, mais de citer ceux qui peuvent avoir une incidence lors de notre travail.

III. 4. 1. Détérioration des racines

Certains auteurs discutent de la façon de distinguer une exsudation réellement physiologique d'un dommage naturel des racines. En conditions naturelles, l'exsudation est en partie due aux forces physiques auxquelles sont exposées les racines lors de la croissance dans le milieu. Ces forces causent des dommages au système racinaire. Lorsque l'exsudation se déroule en solution nutritive en ajoutant quelques particules de sable, il est noté une nette augmentation de l'exsudation des acides aminés. La quantité d'acides aminés passe de 0,2 mg à 1,28 mg par g de racines soit un facteur de variation de 6 (AYERS et THORNTON, 1968). En présence de particules de sable, l'épithélium des cellules racinaires est endommagé.

Ainsi, dans l'état actuel des connaissances, nous ne savons pas distinguer les dommages qui existent naturellement dans le sol et qui concourent à l'exsudation, de ceux qui ne modifient pas le processus de libération des composés.

D'autre part, il apparaît, lors d'une récolte à l'issue d'une culture sur milieu sableux, que le seul fait de sortir des plantes du sable et de rincer les racines cause un stress suffisant pour augmenter la quantité d'exsudats libérés (CLAYTON et LAMBERTON, 1964).

Les racines sont extrêmement sensibles aux chocs et plus généralement aux perturbations physiques de leur environnement.

III. 4. 2. Carence minérale

Ce paramètre a fait l'objet de nombreuses études (BOWEN, 1969; LINDBERG et PETTERSSON, 1985).

Chez le pin (*Pinus radiata* L.), cultivé avec ou sans phosphate, les composés exsudés sont quantitativement modifiés pour les stades de culture 2-4 et 4-6 semaines. Une carence en phosphate augmente la perte d'acides aminés d'un facteur 2,5 par rapport aux conditions normales d'équilibre minéral (BOWEN, 1969). Cet effet s'accompagne d'un doublement des acides aminés libres dans les

racines des plantes. ROVIRA (1959) ne détecte pas d'effet sur les acides aminés concernant la nutrition en calcium des plantes.

HALE (1978) obtient chez l'arachide en culture stérile une augmentation des sucres exsudés à mesure que la concentration en calcium diminue. Les principaux sucres sont le sucrose, le fructose et le glucose.

Lorsque la solution d'alimentation de la culture en éléments nutritifs est fortement carencée (solution de HOAGLAND et ARNON divisée par 4), l'exsudation de la biotine chez la tomate et le trèfle est pratiquement nulle. Il en est de même pour la niacine et dans une moindre mesure pour l'acide pantothénique (ROVIRA et HARRIS, 1961).

III. 4. 3. Stress hydrique

De grandes quantités d'acides aminés sont libérées lorsque les plantes ont subi une période de sécheresse (KATZNELSON *et al.*, 1965). Les acides aminés produits en majorité sont l'acide aspartique et l'acide glutamique ainsi que l'alanine, la leucine et la proline.

Chez le millet (*Panicum miliaceum L.*) l'exsudation est 53 fois plus importante chez les plantes flétries que les plantes témoins et la hausse des acides aminés est de 190% (VANCURA et GARCIA, 1969).

III. 4. 4. Présence des micro-organismes

Les micro-organismes sont largement dépendants des substances organiques d'origine végétale (SCHONWITZ et ZIEGLER, 1986). L'effet d'inoculations réalisées avec des micro-organismes rhizosphériques ou non rhizosphériques sur l'exsudation racinaire des acides aminés chez le maïs a été étudié par comparaison avec des témoins stériles. Sur cette plante âgée de 6 semaines, il n'est pas observé de différence significative, les acides aminés représentant près de 3% (AZAIZEH *et al.*, 1995). L'acide glutamique et l'acide aspartique sont présents en grande quantité.

Par contre, des travaux réalisés sur la même plante âgée de 9 semaines indiquent une modification quantitative de l'exsudation racinaire sous l'effet de la présence de micro-organismes rhizosphériques (LAHEURTE *et al.*, 1990), mais les acides aminés restent identiques. Enfin, une étude fait état de la réduction des acides aminés libres dans une solution de culture du trèfle par la présence de micro-organismes pendant la période 2-4 semaines (ROVIRA, 1959).

Le taux de sucres contenus dans les exsudats de maïs cultivés pendant 3 à 6 semaines diminue en présence de micro-organismes de la rhizosphère à 3 semaines et augmente de 1/4 à 6 semaines par rapport à des témoins stériles (AZAIZEH *et al.*, 1995).

Chez le maïs, des différences s'observent dans l'exsudation des sucres retrouvés dans la solution nutritive en conditions stériles ou non stériles. Le glucose, l'arabinose, le fructose, le sucrose subissent une diminution en conditions non stériles (KRAFFCZYK *et al.*, 1984). De même, LAHEURTE *et al.* (1990) notent des modifications de la présence des sucres. Il est principalement retrouvé du fucose, du rhamnose, du glucose et de l'arabinose en présence de la bactérie au lieu du galactose et du glucose lors de conditions stériles.

En contradiction avec ces résultats, HAGGQUIST *et al.*, (1984) ne remarquent pas de différence significative entre la concentration en glucose et en sucrose lorsque du colza est infecté par *Verticillium dahliae* ou non inoculé.

Des quantités maximales de vitamines sont exsudées chez la tomate en conditions stériles. En conditions non stériles, la diminution de la biotine est d'un facteur 4 (ROVIRA et HARRIS, 1961).

De manière générale, des disparités sont observées entre les résultats. ROVIRA et DAVEY (1974) les attribuent aux conditions expérimentales, puisque la colonisation bactérienne du rhizoplan représente 10% de la surface racinaire en solution nutritive mais 100% sur du sable.

III. 4. 5. Température

L'exsudation des acides aminés chez le maïs augmente régulièrement avec l'élévation de la température (VANCURA, 1968). Les acides aminés exsudés en majorité sont l'asparagine, l'acide aspartique, la sérine, l'alanine, la proline, l'acide gama amino butyrique, la méthionine et la leucine. Lorsque la température augmente, l'ensemble de la balance des acides aminés est modifiée comme le montre ROVIRA (1959) sur la tomate. En effet, à haute température, le taux d'exsudation de l'asparagine augmente.

Lors d'un choc thermique (passage de 19°C à 5°C), il y a augmentation des sucres exsudés chez le maïs à 12 jours de culture (LESPINAT et BERLIER, 1975). De même, VANCURA (1968) et ROVIRA (1959) révèlent des comportements identiques chez différentes plantes modèles.

Ce facteur semble intervenir dans la régulation de l'exsudation des vitamines. La tomate exsude davantage de vitamines à basse température. Les quantités de thiamine, riboflavine et d'acide pantothénique sont augmentées d'un tiers à basse température (16/30°C contre 24/36°C).

III. 4. 6. Espèce végétale : variabilité inter et intra spécifique

Il est généralement admis que les espèces végétales exsudent les composés en quantités diverses.

ROVIRA (1959) observe des variations importantes de l'exsudation des acides aminés entre la tomate et le trèfle, ainsi que chez le pois et l'avoine.

L'exsudation qualitative des sucres est modifiée entre les différentes variétés d'une même plante. Ainsi chez le pois, seule la variété C235 exsude du galactose, du glucose, du ribose et de l'arabinose alors qu'un au moins de ces sucres est absent des sécrétions des autres variétés (KUSH et DADARWAL, 1980). Des résultats identiques chez le maïs mettent en évidence que le maïs agéotropique ne produit que peu de mucilage contrairement aux autres variétés (MOORE *et al.*, 1990). Des études de BALASUBRAMANIAN et RANGASWAMI (1968) établissent que les teneurs en sucres des exsudats de différentes plantes sont variables.

Il est possible d'envisager que les modifications entre les espèces végétales sont le fait du type de système racinaire fasciculé ou pivotant.

III. 4. 7. Age du végétal

Des cinétiques de l'exsudation des plantules de soja et de lentille pendant 5 jours montrent que les sucres ont tendance à diminuer, en valeur absolue, du premier au troisième jour, puis les quantités augmentent de nouveau (D'ARCY, 1982). Les recherches de MATSUMOTO *et al.*, (1979) sur le maïs âgé de 1 à 70 jours montrent un pic d'exsudats au 18^{ème} jour de la culture.

L'exsudation des vitamines est sous l'influence de l'âge des plantes. En effet, la quantité de biotine double chez le trèfle entre la première et la seconde semaine de culture (ROVIRA et HARRIS, 1961).

III. 4. 8. Intensité lumineuse

L'augmentation de l'intensité lumineuse a un effet positif sur l'ensemble de acides aminés chez le trèfle (ROVIRA, 1959). Les concentrations de sérine, d'acide glutamique et d'alanine sont considérablement augmentées lors de la hausse de l'intensité lumineuse.

Les quantités de vitamines exsudées ne subissent que faiblement l'impact de la variation de l'intensité lumineuse.

III. 4. 9. Milieu de culture

JONES et DARRAH (1992) notent que l'exsudation est trois fois plus importante en culture en mouvement qu'en culture statique, chez le maïs de 7 jours. D'autre part, en terme de carbone, le fait de renouveler fréquemment une solution nutritive entraîne une hausse des composés exsudés du blé en conditions hydroponiques (PRIKRYL et VANCURA, 1980).

La privation d'oxygène (hypoxie) liée au milieu de culture, engendre chez le blé une accumulation de sucres solubles au niveau racinaire (ALBRECHT et WIEDENROTH, 1994).

En quantité, BOULTER *et al.* (1966) observent que le pois libère davantage d'exsudats en culture sur quartz qu'en milieu liquide, mais les acides aminés exsudés restent les mêmes.

Ces nombreux exemples permettent de se rendre compte de l'extrême sensibilité de l'exsudation racinaire aux conditions du milieu.

En conclusion, l'exsudation racinaire constitue un processus complexe dont la principale caractéristique est l'hétérogénéité des composés sécrétés tant par leur nature que par leur quantité. De plus, les variations physiques, climatiques, microbiennes, variétales, etc. constituent une source extrême de variabilité de l'exsudation. Les comparaisons entre les travaux menés dans ce domaine sont donc difficiles et il convient de définir en particulier les conditions dans lesquelles s'effectue l'exsudation (nature du milieu, durée de l'exsudation, âge de la plante).

IV. Contrainte mécanique et exsudation racinaire

Dans cette partie, nous allons dresser un point des connaissances sur le sujet avant d'établir notre problématique de travail.

IV. 1. Etat des connaissances

Plusieurs travaux se sont intéressés aux modifications de l'exsudation racinaire des végétaux en fonction des conditions du milieu, les plus anciens étant ceux de ROVIRA (1959) et de VANCURA (1968). Toutefois, l'effet de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire est un sujet peu

exploré. Les quelques études qui s'y rapportent simulent la contrainte en utilisant des billes de verre dans un milieu de culture liquide. En effet, la récupération des composés de l'exsudation racinaire est difficile et impose ces conditions particulières d'étude.

Il s'agit des expérimentations de MOZAFAR (1991) sur de l'orge, de BARBER et GUNN (1974) ainsi que de SCHONWITZ et ZIEGLER (1982) et de BOEUF-TREMBLAY *et al.*, (1995) sur le maïs.

Ces expérimentations, réalisées sur une période de plus de vingt ans, apportent chacune des connaissances spécifiques que nous allons détailler.

Les études réalisées par MOZAFAR, en 1991, ont eu pour objectif de quantifier l'exsudation de composés ferreux. Lors de ce travail, des billes de verre sont utilisées afin de simuler la présence d'un support de culture. A la différence d'autres expérimentations, cette condition de culture ne peut pas être considérée comme une contrainte mécanique car les billes de verre sont contenues dans un filet non rigide qui a pour objectif d'établir un contact entre les racines et le milieu. Le travail s'est attaché à mesurer les **modifications chimiques du milieu de culture** par l'intermédiaire des variations de pH et de libération des composés ferreux. Cette étude est donc, en de multiples points, distincte du travail que nous souhaitons mener. Toutefois, elle souligne bien la nécessité de simuler un contact entre les racines de la plante et le milieu, lors de culture en conditions liquides.

D'autres travaux sont plus proches des conditions que nous souhaitons étudier. Trois équipes de recherche ont principalement produit des avancées dans le domaine de la connaissance des composés exsudés lors d'une contrainte mécanique.

- BARBER et GUNN (1974) ont étudié les effets des billes de verre sur l'exsudation racinaire du maïs et de l'orge. Ils ont utilisé un système de culture hydroponique stérile et ont fait varier la taille des billes de verre afin de simuler une contrainte mécanique d'intensité diverse. Leurs objectifs étaient de montrer l'impact de ces contraintes mécaniques sur l'exsudation des sucres et des acides aminés des fractions solubles et du mucilage. Ils remarquent que **l'exsudation au sens large est augmentée en présence de la contrainte mécanique**. Globalement, la hausse des exsudats solubles est le fait des sucres et des acides aminés alors que les mucilages ne subissent qu'une très faible augmentation. Cette constatation est valable sur les deux plantes modèles maïs et orge, en culture pendant 3 semaines en conditions stériles.

Si ces auteurs ont quantifié la globalité des exsudats (solubles et insolubles), certaines techniques employées lors de la récupération des racines des plantes peuvent être critiquées. Des bains d'ultrasons sont notamment utilisés pour récupérer le maximum de composés exsudés en contact avec les racines. Ce type de manipulation a sans aucun doute une incidence sur la structure cellulaire et il est à craindre de ce

fait que du matériel cellulaire soit confondu avec des exsudats racinaires à cause de la lyse des cellules. D'autre part, la durée d'exsudation des plantes n'est pas mentionnée et il s'avère que ce paramètre a une incidence sur la libération des composés.

Ces travaux de BARBER et GUNN qui datent du début des années 1970 ont identifié des effets biologiques lors de l'application d'une contrainte mécanique en conditions artificielles de culture.

- Les expérimentations de SCHONWITZ et ZIEGLER (1982) ont montré les **modifications qualitatives et quantitatives de l'exsudation racinaire en présence de la contrainte mécanique** sur du maïs âgé de 5 jours. La quantité de sucres et de vitamines exsudés est en augmentation en présence des billes de verre dans le milieu. D'autre part, la masse des exsudats libérés est triplée.

Bien que ces recherches soient très complètes, il est difficile de généraliser ces résultats car les **plantes sont très jeunes**. D'autre part, les billes de verre sont lavées avec de l'eau déminéralisée dans le but de "décrocher" le maximum de matériel d'exsudation. Cette méthode présente un risque d'entraîner un choc osmotique au niveau des racines puisque celles-ci passent d'un milieu concentré en sels (solution nutritive) à un milieu totalement dépourvu de composés salins (eau déminéralisée). La présence d'un tel choc peut modifier la libération des composés exsudés. Ces conditions sont par ailleurs assez éloignées des conditions naturelles.

- Les travaux de BOEUF-TREMBLAY *et al.*, (1995) qui ont initié le travail présenté ici, ont l'avantage d'étudier l'effet de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire du maïs sur **des plantes âgées de 12 à 18 jours**. D'autre part, ces auteurs ont mis en place un **dispositif hydroponique semi stérile** permettant la croissance des parties aériennes hors du tube de culture alors que les racines sont maintenues en conditions stériles. De cette façon, les exsudats ne sont pas détruits par les micro-organismes et les parties aériennes des plantes se développent en conditions optimales. Différents niveaux de contrainte mécanique sont appliqués en modifiant le diamètre des billes de verre. Les données sont riches d'enseignement concernant notamment l'analyse fine de l'exsudation (matériel organique, composés minéraux, carbone et azote). Contrairement aux travaux cités précédemment, ces auteurs ont développé une technique leur permettant d'effectuer de nombreuses répétitions.

Il a ainsi été démontré qu'il se produit une augmentation de l'exsudation des sucres et des acides aminés et une libération accrue des ions de la fraction soluble exsudée, en présence des billes de verre dans le milieu. Une grande fraction du matériel se dépose sur les billes de verre pendant toute la durée de la culture.

Cependant quelques critiques sont à formuler sur ces derniers travaux : l'exsudation racinaire a été évaluée suite à une période d'exsudation dans de l'eau déminéralisée. Un choc osmotique a donc pu se produire, induisant une confusion entre le contenu cellulaire et les exsudats. Un tel milieu avait été choisi afin d'évaluer par des dosages colorimétriques (méthode à l'antrone pour les sucres, dosage de ROSEN (1957) pour les acides aminés) les différentes fractions exsudées. En effet, la présence de sels minéraux

induite par une exsudation en solution nutritive perturbe ces dosages colorimétriques. Une seconde alternative était alors de dessaler les exsudats obtenus après récolte ce qui se traduit le plus souvent par une perte de matériel. Dans le cas de l'exsudation, les quantités récoltées étant faibles, la déminéralisation des exsudats après récupération n'est pas envisageable.

Ce travail a produit de considérables avancées méthodologiques et des résultats significatifs, obtenus certes en conditions particulières (eau déminéralisée), ont pu être produits.

En conclusion, l'effet de la contrainte mécanique sur la nature et la quantification de l'exsudation racinaire est une problématique peu abordée. De nombreuses questions concernant tant la mise en place des méthodes d'expérimentation (durée et milieu d'exsudation, choix du système billes de verre, etc.) que la connaissance de la réponse de la plante à ces conditions spécifiques du milieu demeurent.

IV. 2. Détermination d'une problématique

Le propos de ce travail est de répondre au questionnement suivant :

De quelle façon la contrainte mécanique induit-elle des modifications de l'exsudation racinaire.

Il s'agit de déterminer des modifications quantitatives de l'exsudation racinaire en prenant en compte les différents compartiments que constituent les exsudats solubles et les mucilages mais aussi de considérer l'exsudation dans le système plante entière.

Pour mener à bien ce travail, nous avons décidé de fixer des conditions d'étude sur la base des expérimentations menées précédemment.

- Choix du matériel d'étude

La plupart des travaux se sont limités à une seule plante modèle, le plus souvent le maïs. Ce choix est en fait motivé par la capacité du maïs à produire plus d'exsudats que de nombreuses autres plantes cultivées. Nous envisageons cette plante unique : **le maïs**.

- Age des plantes

Etant donné la variabilité de l'exsudation en fonction de l'âge d'une plante, une cinétique est déterminée avec quatre durées de culture (4, 8, 12 et 16 jours).

- Conditions de culture

L'objet du travail étant de quantifier l'exsudation produite exclusivement par les plantes, le modèle expérimental choisi est la culture hydroponique stérile. Il s'agit de tubes de culture individuels de 30 cm de haut et de 4 cm de large alimenté en solution nutritive. La contrainte mécanique y est simulée par ajout de billes de verre de différents diamètres selon l'intensité de la contrainte. Les conditions d'exsudation constituent, à notre sens, un facteur extrême de variation de l'exsudation et

nous prendrons soin d'en déterminer **la durée et surtout la nature**. Toutefois, le choix de se placer en conditions d'exsudation en milieu salin obligera à une quantification de l'exsudation en terme de **composés carbonés exsudés**.

**C - EFFET DE LA CONTRAINTE MECANIQUE
SUR LA MORPHOLOGIE DU MAÏS**

I. Introduction

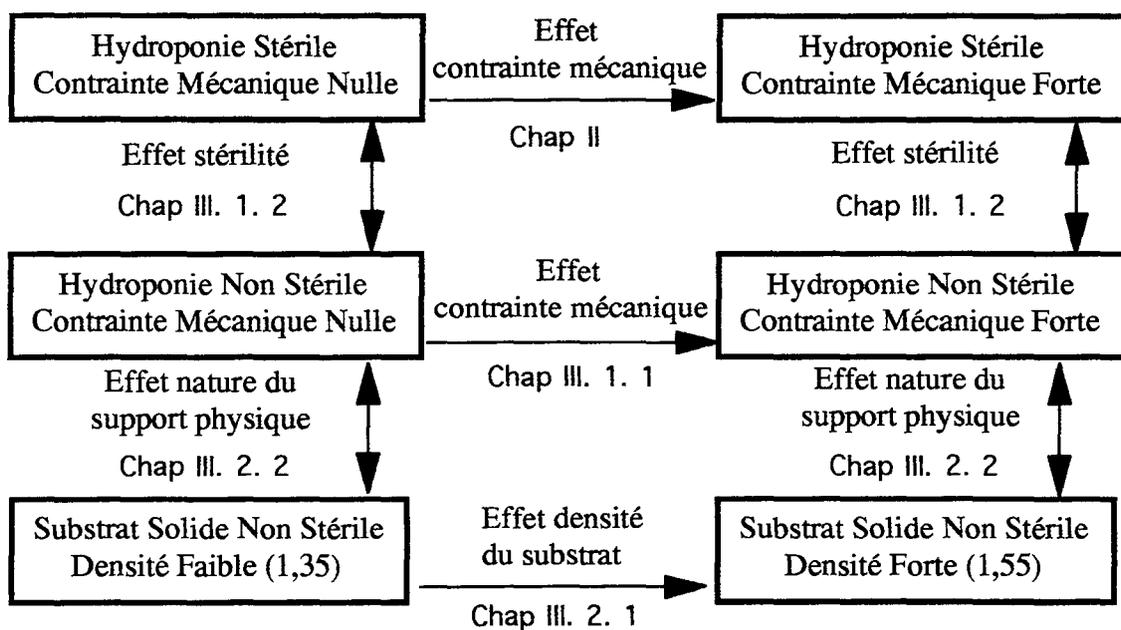
I. 1. Contrainte mécanique et morphologie du maïs

Dans une première partie, notre objectif est d'étudier l'effet de la contrainte mécanique sur la morphologie de la plante entière et plus particulièrement sur celle des racines.

Le fait de conduire cette expérimentation en conditions hydroponiques stériles est susceptible d'engendrer des modifications morphologiques de la plante induites par le dispositif expérimental (artefact). Ces changements ne doivent pas être confondus avec un effet présumé de la contrainte mécanique. Rappelons que les billes de verre permettent de simuler la présence de la contrainte mécanique et que la stérilité du milieu permet d'empêcher la dégradation des exsudats.

La connaissance de l'impact du dispositif de culture sur la croissance et le développement de la plante doit permettre de caractériser ce dispositif hydroponique expérimental et de valider son utilisation en tant que modèle.

Nous nous proposons dans un premier temps de caractériser ces effets morphologiques induits par le dispositif hydroponique par une comparaison avec des cultures en pots sur substrat solide. En second lieu, l'influence de la stérilité du milieu de culture est évaluée à l'aide d'une comparaison avec des cultures hydroponiques non stériles (Figure 1 C).



I. 2. Rôle du support physique de croissance des racines sur la morphologie des plantes

L'étude de l'effet de la nature du support physique de croissance des racines est basée sur une comparaison entre une culture hydroponique et **une culture en pot** que nous considérons comme la référence.

Les conditions de culture au champ ne constituent pas la référence de cette étude car diverses caractéristiques différencient en effet ces cultures au champ avec notre dispositif expérimental. Notons en particulier l'influence des conditions climatiques ainsi que les différences d'expansion racinaire (volume de sol de dimension variable).

Les cultures en pots sur substrat solide (sable et vermiculite) sont des modèles plus proches de nos préoccupations et conditions d'expérimentations. En effet, les cultures faisant appel à l'utilisation d'un substrat ou d'un sol peuvent être placées en chambre phytotronique (conditions contrôlées) de la même façon que le dispositif expérimental hydroponique. D'autre part, l'élaboration de l'ensemble des racines du maïs se fait dans les deux cas, dans un volume de taille limitée. Enfin, la gestion du niveau de densité apparente est facilitée dans un système de culture sur substrat.

Tous ces éléments nous conduisent à comparer les conditions hydroponiques avec une culture en pots qui peut être assimilée à un modèle déjà validé, tant les comparaisons entre cette culture et les conditions naturelles au champ sont nombreuses sur notre plante modèle. Deux densités de substrat ont été choisies en fonction des données généralement observées dans la bibliographie : 1,35 et 1,55 g.cm⁻³.

I. 3. Rôle de la stérilité sur l'élaboration du système racinaire du maïs

Un second facteur intervient lors de la comparaison entre les divers systèmes de culture : il s'agit de **la stérilité du milieu de culture**. Afin de tester l'influence de ce facteur, **nous avons comparé les systèmes de culture hydroponiques en conditions stériles et non stériles, en couplant cet effet à celui de la contrainte mécanique.**

Nous avons donc caractérisé les modifications morphologiques du végétal engendrées par différents traitements. L'organisation de cette partie du document est donc la suivante :

- Etude des effets de la contrainte mécanique sur la morphologie du maïs : cas des cultures hydroponiques stériles

	Traitements	
Conditions de culture	Systèmes hydroponiques	
Contrainte mécanique	Contrainte mécanique nulle pas de billes de verre	Contrainte mécanique forte billes de verre de 1 mm
Stérilité	Stérile	Stérile
Age des plantes	4, 8, 12 et 16 jours	4, 8, 12 et 16 jours
Analyses	Etudes morphologiques	Etudes morphologiques

Ce travail permet de mettre en évidence les effets d'une contrainte mécanique sur la morphologie des parties aériennes et racinaires du maïs en tenant compte de l'âge des plantes, dans des conditions identiques à celles utilisées pour étudier l'exsudation racinaire.

- Validation du dispositif de culture hydroponique stérile

Cet objectif est réalisé en comparant les différentes conditions de culture.

* Influence de la stérilité sur la morphologie du maïs

Le facteur "stérilité" est étudié en comparant les cultures hydroponiques stériles et non stériles. Les différents traitements testés en conditions non stériles sont indiqués ci-dessous :

	Traitements		
Conditions de culture	Systèmes hydroponiques		
Contrainte mécanique	Contrainte mécanique nulle pas de billes de verre	Contrainte mécanique faible billes de verre de 4 mm	Contrainte mécanique forte billes de verre de 1 mm
Stérilité	Non stérile	Non stérile	Non stérile
Age des plantes	4, 8, 12 et 16 jours	4, 8, 12 et 16 jours	4, 8, 12 et 16 jours
Analyses	Etudes morphologiques	Etudes morphologiques	Etudes morphologiques

* Etude de la nature du support de culture sur la morphologie du maïs

Ce paramètre est étudié en comparant les résultats issus de conditions hydroponiques non stériles et ceux obtenus sur substrat solide (sable + vermiculite). Les traitements ont été les suivants :

	Traitements	
Conditions de culture	Culture en pots sur substrat solide (sable + vermiculite)	
Contrainte mécanique	Tassement faible du sol \Rightarrow densité 1,35	Tassement fort du sol \Rightarrow densité 1,55
Stérilité	Non stérile	Non stérile
Age des plantes	4, 8, 12 et 16 jours	4, 8, 12 et 16 jours
Analyses	Etudes morphologiques	Etudes morphologiques

Ce chapitre est donc divisé en deux sous parties visant à expliquer les modifications du système racinaire en situation de contrainte mécanique en conditions hydroponiques stériles puis à valider ces conditions particulières d'étude.

II. Effets de la contrainte mécanique sur la morphologie du maïs : cas des cultures hydroponiques stériles

L'objet de cette première partie est de **caractériser l'impact de la contrainte mécanique sur la morphologie du maïs cultivé en conditions hydroponiques stériles**. La contrainte mécanique est simulée à l'aide de billes de verre de 1 mm de diamètre.

Un autre intérêt de cette étude réside dans le fait que **4 âges de plantes** sont comparées (4, 8, 12 et 16 jours de culture), permettant ainsi d'établir une cinétique de croissance et de développement de la plante.

Après avoir détaillé les conditions expérimentales de ce travail, nous présenterons les résultats, puis nous les discuterons. Ils seront ensuite comparés aux autres expérimentations (cultures hydroponiques non stériles et cultures sur substrat solide) dans le chapitre suivant.

II. 1. Matériels et méthodes

La description des méthodes employées lors des cultures hydroponiques concerne à la fois les conditions non stériles et stériles. Les études menées en **conditions stériles** requièrent des techniques spécifiques et/ou complémentaires. A ce titre, **une présentation dans des paragraphes encadrés** les caractérisera, tel l'exemple ci-dessous :

Conditions de culture stérile

II. 1. 1. Matériel végétal

Les semences de maïs (*Zea mays* L.) utilisées correspondent à la **variété DEA (Pioneer)**. Le choix de cette variété s'explique par le fait qu'elle présente un intérêt agronomique et qu'elle a fait l'objet de divers travaux de recherche.

Les semences sont stérilisées selon le mode opératoire suivant :

Les semences sont plongées pendant **30 secondes dans de l'acide sulfurique pur** (H_2SO_4) qui fragilise les téguments de la semence, facilitant ainsi la stérilisation. Les semences sont abondamment rincées avec de l'eau du robinet. Les opérations suivantes sont réalisées **en conditions stériles sous hotte à flux laminaire**. Les semences sont placées dans une **solution d'éthanol à 95° pendant 5 minutes**. Les rinçages se font avec de l'eau déminéralisée stérile. Les graines restent

ensuite pendant 30 minutes dans une solution de peroxyde d'hydrogène (H₂O₂) diluée à 10 %. Les derniers rinçages sont réalisés à l'eau déminéralisée stérile.

Des tests de stérilité sont effectués sur quelques graines choisies au hasard dans le lot de semences. Elles sont placées sur un milieu stérile composé d'un mélange d'Agar (8g/l) et de bouillon nutritif (15g/l) (composition en Annexe 1). Après incubation à 25°C pendant 48 heures, toute trace de contamination entraîne l'élimination du lot de semence.

II. 1. 2. Calibrage des semences

Ce paragraphe sur l'utilité de calibrer les semences de maïs est commun à toutes les expérimentations décrites dans ce document. Nous considérons le problème du calibrage et de la germination par rapport à l'ensemble des traitements appliqués lors de ces travaux, à savoir cultures sur substrat solide, cultures hydroponiques non stériles et stériles.

L'obtention de plantes présentant des **caractéristiques homogènes de croissance** est importante pour deux raisons majeures. En premier lieu, lorsque la durée de culture des plantes est courte (ex : 4 jours de culture), une germination tardive entraîne un retard de développement très pénalisant. Par ailleurs, il est quasiment impossible de procéder au remplacement d'une plantule en retard à l'intérieur d'un tube de culture hydroponique stérile car cette manipulation s'accompagne de la perte de la stérilité du milieu. **Tout tube de culture hydroponique ou plus généralement tout traitement (pot, tube) contenant une semence non germée ou une plantule en retard dans son développement est immédiatement écarté de l'étude.** Si ce phénomène est fréquent, se pose alors le problème d'un nombre de répétitions insuffisant pour permettre une analyse statistique correcte des données. Les dimensions des chambres de culture (lors de culture en pots) et le temps de manipulation (avec les cultures hydroponiques, surtout dans le cas des conditions stériles) limitent le nombre de répétition. Dans ces conditions, on comprend mieux la **nécessité de gérer le problème d'hétérogénéité** des plantes par le choix des semences.

Les critères qui peuvent motiver le choix de certaines classes de semences ont été caractérisés par certains auteurs. ABD EL RAHMAN et BOURDU (1986) ont ainsi montré que **la masse et la forme des semences déterminent certaines caractéristiques de la croissance du maïs jeune.** Il est notamment admis que les semences issues du sommet de l'épi sont plus petites et défavorisées sur le plan de l'accumulation des réserves. Les grosses graines ont un meilleur équilibre entre les deux compartiments (réserve et plantule).

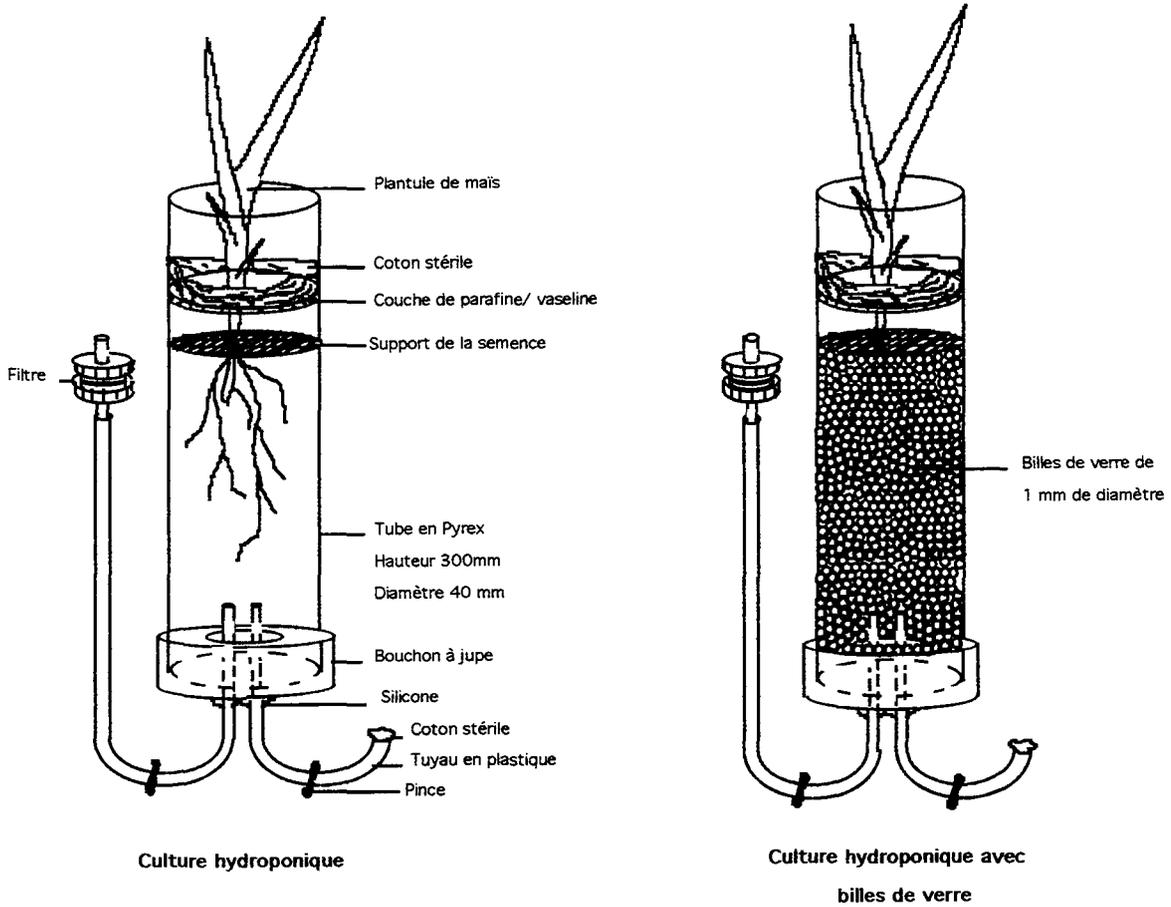


Figure 2 C . Dispositif expérimental de culture hydroponique

Pour effectuer le choix des semences, il nous faut tenir compte du fait que les graines les plus lourdes sont susceptibles de donner des plantes plus vigoureuses. D'autre part, des travaux antérieurs réalisés au sein de notre laboratoire ont utilisé des semences de masse comprise entre [0,28 et 0,32 g]. Ainsi, nous faisons le **choix d'utiliser des semences** appartenant à la classe de masse [0,29-0,31 g] ce qui, tout en restreignant l'intervalle de choix par rapport aux études antérieures, nous permet de comparer nos résultats avec d'autres travaux réalisés précédemment au laboratoire. Nous espérons de cette manière accroître l'homogénéité du lot de semence.

II. 1. 3. Dispositif de culture

Le dispositif de culture utilisé lors de ce travail est un **système de culture hydroponique** permettant une croissance optimale des plantes jeunes (maximum 20 jours de culture). En effet, la taille et la forme allongée des tubes de culture ne limitent pas le développement des racines des plantes.

II. 1. 3. a. Description

Le dispositif est constitué d'un **tube en verre** (Pyrex) de 30 cm de hauteur et de 4 cm de diamètre (Figure 2 C et Photographie 1 C). Ce tube est obturé à la partie inférieure par un bouchon à jupe en caoutchouc qui comporte deux ouvertures. Dans chacun d'eux est inséré un capillaire en verre de 3 mm de diamètre, positionné avec du silicone (Rubson, mastic colle, verre, translucide). Chacune de ces jonctions en verre est reliée à un capillaire en plastique de 2,5 mm de diamètre, long de 35 cm environ. Un de ces tuyaux permet le **renouvellement de la solution nutritive** (non permanent), l'autre **relié à une arrivée d'air** (dans la chambre de culture) établit un bullage à l'intérieur du tube. Le flux d'air entre à la base du tube de culture et sort à l'extrémité supérieure du dispositif.

En conditions de culture stériles, les extrémités des capillaires en plastique sont obturées par un bouchon de coton cardé. Il en est de même pour l'extrémité supérieure du tube de culture. Ce dispositif est stérilisé par passage à l'autoclave à 120°C pendant 20 minutes (pression 1 Bar).

Sous la hotte à flux laminaire, un support en plastique (Sartorius 16517E) comportant un filtre (une membrane de nitrate de cellulose) de porosité 0,2 µm (Sartorius 11307 25N) est ensuite posé à l'extrémité du capillaire qui sera raccordé à l'arrivée d'air lors de la mise en place du dispositif dans la chambre de culture.

Une pince est placée sur chaque capillaire afin que la solution nutritive reste à l'intérieur du tube de culture.

La semence de maïs est placée dans le tube en verre sur une grille en plastique qui sert de support. Celle-ci affleure à la surface de la solution nutritive.



Photographie 1 C . Dispositif de culture hydroponique avec ou sans billes de verre

La stérilité des tubes de culture est vérifiée de la même façon que pour les semences, en mettant en culture quelques gouttes de solution nutritive sur le milieu d'Agar (8g/l) et de bouillon nutritif (15g/l). Tout tube de culture contaminé est écarté de l'étude. Nous obtenons en moyenne 75% de tubes stériles.

II. 1. 3. b. Simulation de la contrainte mécanique

Lorsqu'une **contrainte mécanique** est simulée, le dispositif est complété par la **présence de billes de verre** dans la solution nutritive. Des billes de verre de 1 ou 4 mm de diamètre sont utilisées selon les expérimentations. Elles permettent de faire varier l'intensité de la contrainte mécanique simulée.

Les billes de verre de 4 mm de diamètre ménagent des pores de taille plus élevée que les billes de 1 mm de diamètre. Cependant, la porosité totale de ces deux milieux ne diffère que de 2,4% (Tableau 1 C).

	Contrainte mécanique nulle	Contrainte mécanique faible	Contrainte mécanique forte
Diamètre des billes de verre (mm)	-	4	1
Taille des pores (mm)	-	1,14	0,28
Porosité totale (%)	100	37,7	40,1

Il convient de préciser que les billes de verre ont un arrangement libre à l'intérieur des tubes de culture. Contrairement à certains travaux où les billes de verre sont soumises à une pression externe (AUBERTIN et KARDOS, 1965), les billes ont été dans le cas présent seulement empilées. La rigidité du milieu n'est donc pas totale, et les racines peuvent déplacer les billes de verre. Pour ce faire, elles doivent exercer une force que les mécaniciens définissent comme une contrainte mécanique. D'autre part, il est probable qu'un gradient de contrainte mécanique existe dans le tube de culture selon la profondeur. En effet, le poids des billes de verre détermine une plus forte contrainte en bas du tube de culture par rapport au sommet.

Lorsque les conditions sont stériles, les billes de verre sont placées dans le dispositif et sont autoclavées dans la position qui sera la leur lors de la culture.

Il faut noter que la présence des billes de verre (quelle que soit leur taille) modifie le volume total de solution nutritive contenue dans le tube de culture. Ce volume est de 140 ml sans les billes de verre (contrainte mécanique nulle) et de 100 ml en présence des billes de verre (contrainte mécanique faible et forte).

Afin d'alléger la présentation des résultats, notamment sur les figures, nous avons adopté une nomenclature qui abrège le terme "contrainte mécanique" par les initiales "CM".

De la même façon, les trois traitements sont respectivement notés de la manière suivante :

Une culture hydroponique sans bille de verre (ce qui correspond à une contrainte mécanique d'intensité nulle) est abrégée par le terme "CM nulle".

Une culture hydroponique avec des billes de verre de 4 mm de diamètre (ce qui correspond à une contrainte mécanique d'intensité faible) est abrégée par le terme "CM faible".

Une culture hydroponique avec des billes de verre de 1 mm de diamètre (ce qui correspond à une contrainte mécanique d'intensité forte) est abrégée par le terme "CM forte".

II. 1. 4. Conditions de culture

II. 1. 4. a. Solution nutritive

La solution nutritive contenue dans les tubes est de type HOAGLAND and ARNON (1938). La composition de cette solution est donnée en Annexe 2. Le pH de la solution nutritive est corrigé par ajout de soude (NaOH, 1M) pour atteindre une valeur de 5,4 unités pH. NANTAWISARAKUL et NEWMAN (1992) ont montré que ce pH se situe dans la gamme optimum de croissance pour le maïs.

Il faut noter que cette solution nutritive a fait l'objet d'un test préliminaire de notre part, afin d'être certain que sa composition permette un développement optimal du maïs. Les études de croissance n'ont pas permis de montrer de différence significative entre deux solutions nutritives testées tant sur les parties aériennes que racinaires de jeunes plants de maïs (Annexe 3). La solution de HOAGLAND et ARNON (1938) a été préférée, puisque déjà utilisée au laboratoire lors de travaux antérieurs.

Cette solution nutritive a été utilisée au cours de l'ensemble des expérimentations de ce travail, à savoir cultures sur substrat solide, cultures hydroponiques non stériles et stériles.

En conditions stériles, la solution nutritive est stérilisée de la même façon que les dispositifs expérimentaux, par passage à l'autoclave à 120°C pendant 20 minutes (pression 1 bar). La solution est ensuite ajoutée sous hotte à flux laminaire, au moment de l'ouverture du tube pour placer la semence. Cela occasionne moins de risque de contamination bactérienne.

Le renouvellement de la solution nutritive des dispositifs de culture est réalisé toutes les **48 à 72 heures** pour l'ensemble des traitements. Il consiste en une vidange totale de la solution et en son remplacement intégral. Cette opération dure quelques secondes en conditions non stériles.

En conditions stériles, le renouvellement de la solution se réalise toutes les 72 heures, sous la hotte. Cette étape est longue et minutieuse car elle constitue le principal risque de contamination bactérienne. Cependant, les plantes ne restent qu'un très court instant sans solution nutritive (entre la vidange et le remplissage). Cela dure au plus, 1 minute.

II. 1. 4. b. Conditions expérimentales

Les tubes de culture hydroponique sont groupés par série de dix unités sur des portoirs en bois, ce qui leur assure une parfaite stabilité. Afin que le développement du système racinaire se fasse à l'abri de la lumière, comme dans le sol, les portoirs sont équipés d'une porte amovible. Les portoirs sont placés en **chambre de culture** (phytotron), chambres de culture avec contrôle de la température, de l'hygrométrie et de la photopériode. La période de **germination** est d'une durée de **3 jours**. Elle se passe à l'obscurité avec une température de 25°C et un taux d'humidité de 85%. Pendant les **durées de culture variables (4, 8, 12 et 16 jours, germination non incluse)**, la photopériode de 16 heures de jour s'accompagne d'une température de 22°C et d'une intensité lumineuse de 700 $\mu\text{M photons /m}^2/\text{s}^{-1}$. Pendant les 8 heures d'obscurité, la température de la chambre de culture est de 18°C. Le taux d'humidité est constant nuit et jour à 65%.

Spécificité des plantes en culture stérile :

Lorsque la durée de culture dépasse 5 jours, le tube en verre se révèle être trop exigu pour permettre le développement des parties aériennes des plantes. La condensation limite le processus de photosynthèse. Il convient d'isoler stérilement les parties aériennes des parties racinaires permettant à ces dernières de continuer à se développer en milieu stérile.

Deux techniques ont été mises au point et sont utilisées :

Technique 1 : Une **couche de mélange vaseline/paraffine** est mise en place en proportion (2/1) autour du collet de la plante. Le mélange liquide à la température de 45°C se solidifie en 5 secondes au contact du verre Pyrex froid. Sur cette couche, du coton cardé stérile est placé ce qui permet de rendre étanche le dispositif.

Technique 2 : Certains tubes de culture possèdent à la place du mélange vaseline/paraffine, **quatre picots en verre** sur lesquels le coton stérile est placé. Cette méthode présente l'avantage de ne plus avoir recours à l'utilisation du mélange vaseline/paraffine qui à 45°C, en cas de mauvaise manipulation, peut brûler les feuilles.

Nous avons appliqué les deux méthodes au cours de notre travail :

La seconde technique permet d'isoler les parties racinaires stériles en 5 minutes alors que 15 minutes sont nécessaires pour utiliser la première technique. Ce gain de temps est appréciable puisque les plantes ne sont plus pendant ce temps dans la chambre phytotronique.

La technique 1 a parfois été nécessaire car le pourcentage de stérilité obtenu par la seconde méthode est beaucoup plus faible (50%) que par isolement racines/parties aériennes par la technique 1 (75%). Il semble que les picots en verre qui simplifient le travail dans la complexité et la durée, ne permettent pas d'obtenir une étanchéité parfaite due à une trop grande rigidité de ce support. D'autre part, les picots comportent des risques pour la plante en comprimant la tige, ce qui crée des problèmes méthodologiques lors de la récolte.

Selon les expérimentations, il a été choisi une méthode de séparation des parties aériennes (technique 1 ou 2) mais le plus souvent les deux méthodes ont été employées. Il a en effet été mis en évidence que le type de méthodes utilisé n'a pas d'incidence sur la morphologie ou l'exsudation racinaire. Seul le travail de l'opérateur est considérablement facilité suivant le choix.

II. 1. 5. Récolte des plantes

Les paramètres suivants ont été mesurés afin de caractériser le développement des plantes :

❑ **Hauteur des parties aériennes** en cm : la mesure est effectuée de la semence jusqu'au sommet de la plus grande feuille.

❑ **Stade foliaire ou nombre de feuilles visibles** : une feuille est dite visible, même si elle n'est pas complètement déployée. Il suffit, pour qu'elle soit comptée, qu'elle apparaisse dans le cornet formée par les autres feuilles déployées.

❑ **Nombre de racines nodales et séminales**

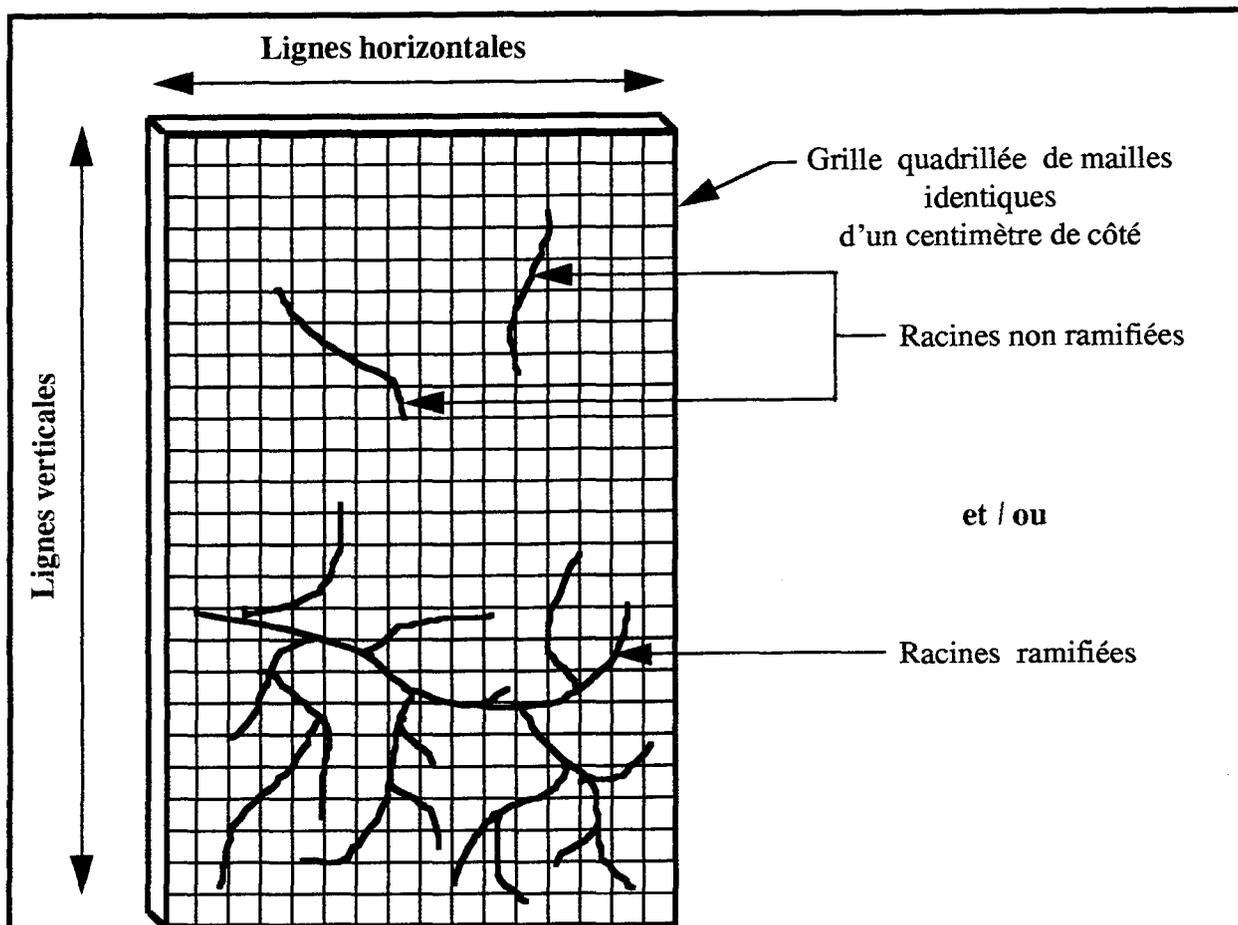
Ordre 1 en conditions non stériles

Ordre 1 et ordre 2 en conditions stériles

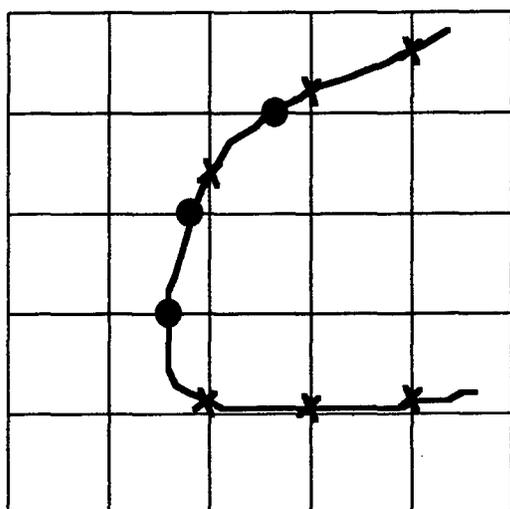
❑ **Longueur moyenne des racines nodales et séminales** en cm : la longueur des racines est estimée en utilisant un logiciel de traitement d'images (Analyra, CIRAD France) à partir des images scannées des racines des plantes.

Ordre 1 en conditions non stériles

Ordre 1 et ordre 2 en conditions stériles



Détail du mode de calcul



Nombre d'intersections de la racine:
 - avec les lignes horizontales : 3 ●
 et
 - avec les lignes verticales : 6 ✕

Formule de Tennant

$$R = 0,7857 (N \cdot Sg)$$

R = longueur totale racinaire (cm)
 N = unité de maille (1 cm)
 Sg = Nombre d'intersections
 (horizontales + verticales)

Figure 3 C . Méthode de Tennant (1975) permettant le calcul de la longueur racinaire

❑ **Longueur totale des racines séminales** en cm : elle est estimée par la méthode de TENNANT (1975) (Figure 3 C). Le système racinaire de la plante est placé sur une surface quadrillée dont la taille des mailles est connue. Le nombre d'intersections horizontales et verticales des racines avec le quadrillage est compté.

❑ **Biomasses en g des racines nodales et séminales (ordre 1 et 2) ainsi que des parties aériennes** (tige et feuilles) sont obtenues après séchage dans une étuve à 80°C pendant 72 heures.

❑ **Diamètre de chaque racine d'ordre 1 nodale et séminale** en mm : sur une longueur de 5 cm à partir de l'apex, le diamètre des racines a été mesuré tous les 3 mm à l'aide d'une loupe binoculaire comportant un oculaire gradué. Cette étude fournit au total 16 valeurs de diamètre racinaire par racine.

❑ **Surface racinaire** (en mm²) . Ce paramètre est calculé à partir des mesures de diamètre et de longueur des racines.

II. 1. 6. Traitement statistique des données

Le traitement statistique de toutes les expérimentations de ce document s'appuie sur des analyses de variances effectuées par le logiciel Systat. Les moyennes sont classées sur la base du test de Tukey. Une même lettre (a, b, c, etc.) indique que les moyennes ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%.

II. 2. Résultats

II. 2. 1. Effets de la contrainte mécanique sur la morphologie des plantes

Compte tenu du nombre important de paramètres morphologiques mesurés et des corrélations probables entre ces paramètres, nous avons en premier lieu effectué une Analyse en Composantes Principales (ACP). Les deux premiers axes de l'ACP expliquent 91% de la variabilité totale du nuage de points. Nous nous limiterons donc à l'interprétation de la projection du nuage de points dans le plan formé par ces deux axes.

L'analyse du nuage des individus (Figure 4 C) (4 âges * 2 niveaux de contrainte) montre clairement que :

- l'axe 1 prend en compte l'âge des plantes
- l'axe 2 représente la contrainte mécanique.

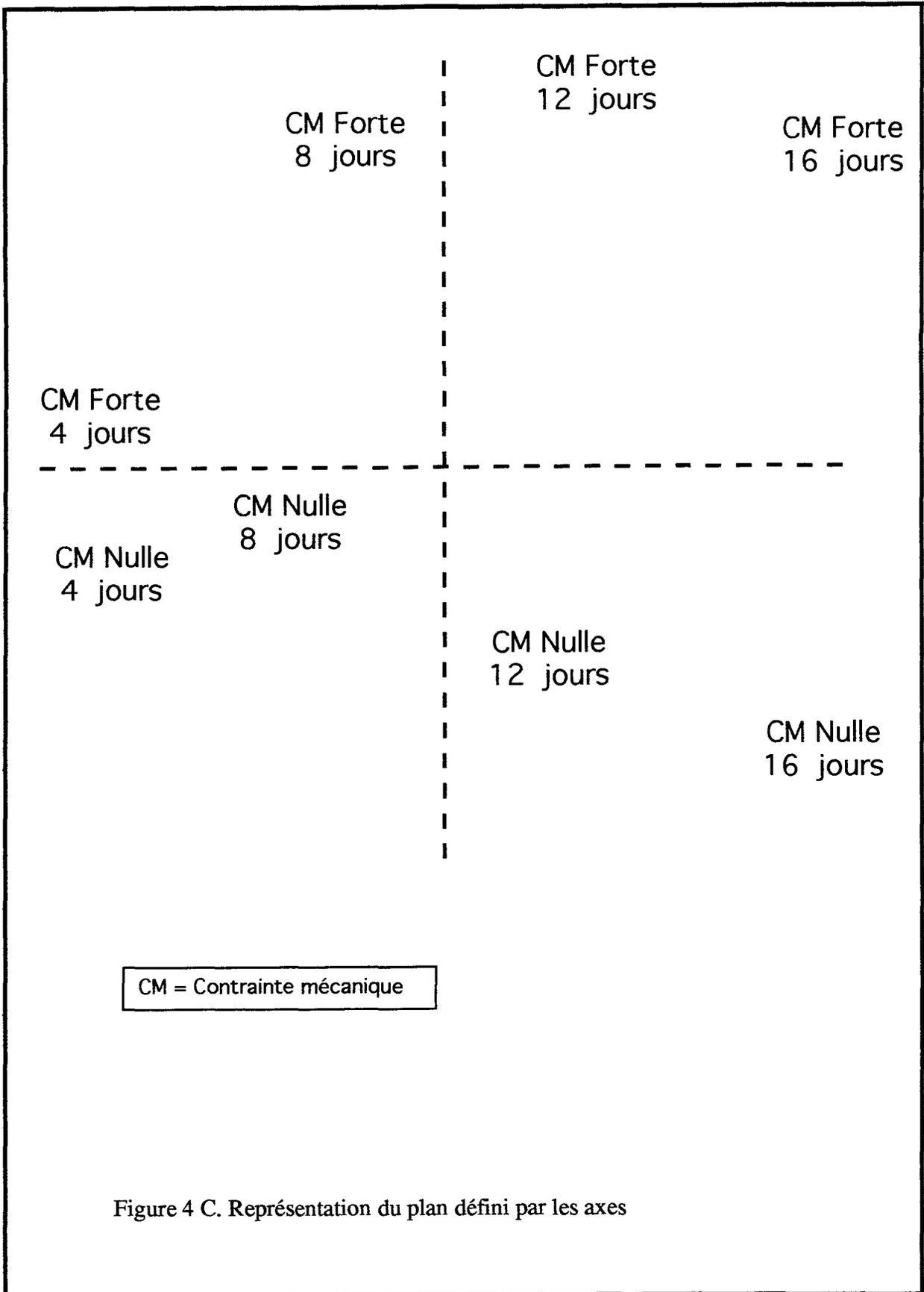
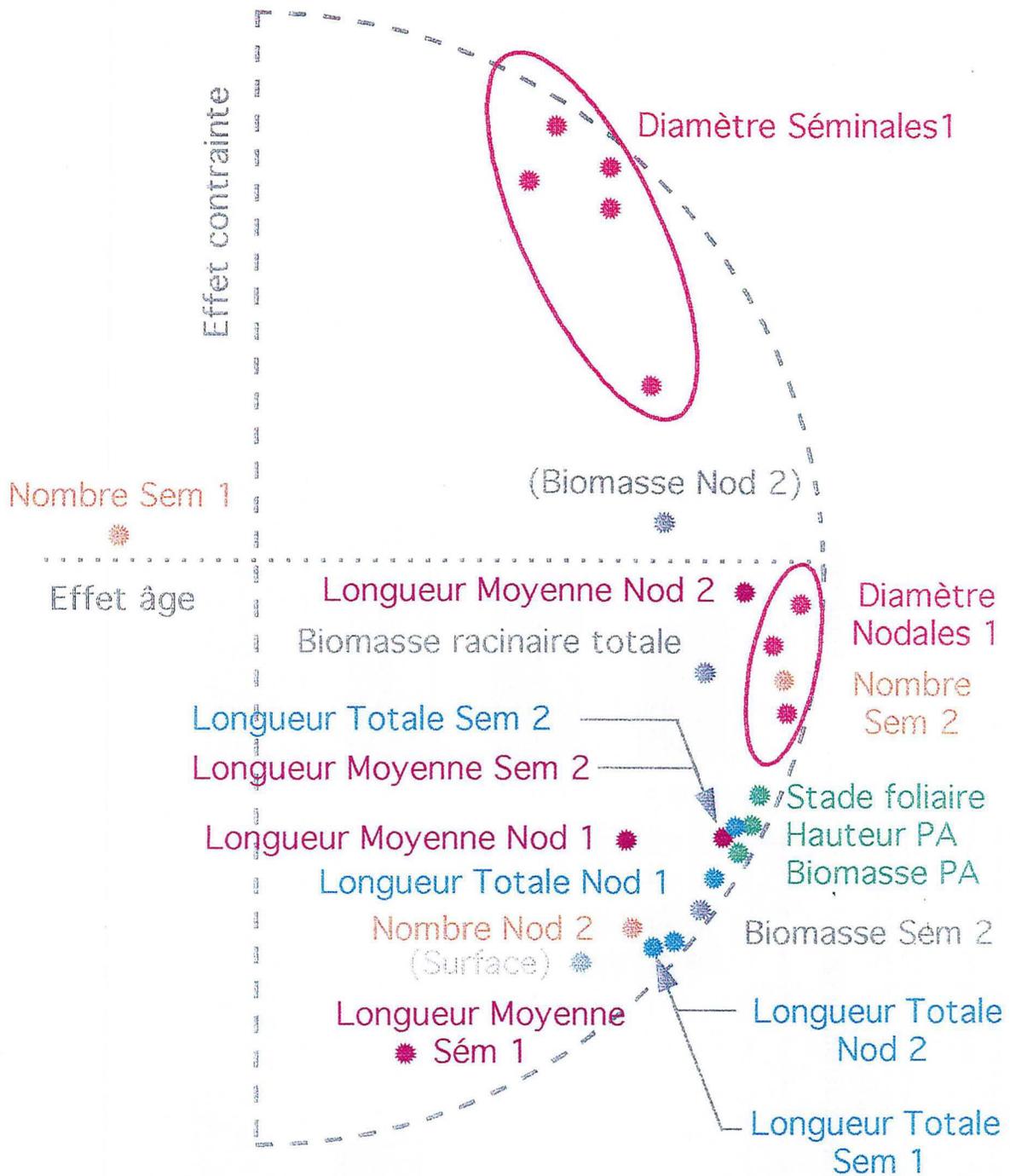


Figure 4 C. Représentation du plan défini par les axes



Sem = Racine Sémiale
 Nod = Racine Nodale
 PA = Parties Aériennes
 Nombre = Nombre de racines
 Les paramètres entre parenthèses sont moins bien définis dans le plan

Figure 5 C. Analyse en composantes principales (ACP)

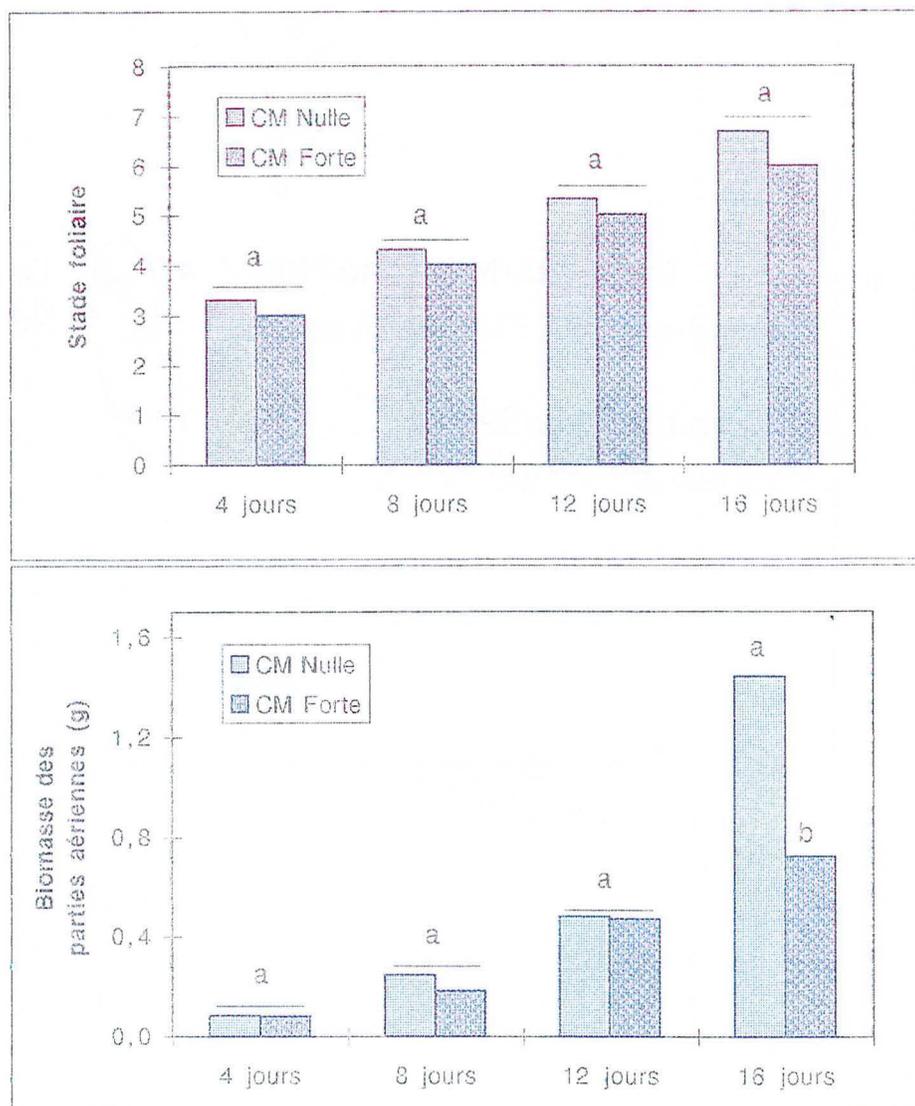


Figure 6 C . influence de la contrainte mécanique sur la croissance et le développement des parties aériennes du maïs cultivé en conditions hydroponiques stériles.

Les résultats de l'ACP permettent de distinguer des effets distincts selon les paramètres considérés (Figure 5 C).

Le nombre de racines séminales d'ordre 1 est le seul paramètre à ne dépendre ni de l'âge des plantes ni du niveau de contrainte mécanique.

Les autres paramètres testés sont tous dépendants de l'âge des plantes à l'exception de ceux concernant les racines séminales d'ordre 1. Leurs valeurs augmentent avec l'augmentation de l'âge des plantes. Nous allons considérer uniquement une différence selon l'axe vertical pour ces paramètres.

Il est possible de distinguer :

- **les diamètres des racines séminales** qui sont regroupées dans le quart Haut Droit de l'ACP, ce qui signifie que la contrainte mécanique induit une augmentation de leur valeur. Il apparaît une forte corrélation entre ces paramètres.

- **les diamètres des racines nodales** qui sont situées dans le quart Bas Droit de l'ACP, mais leur proximité de l'axe 1 signifie que ces valeurs ne sont quasiment pas sensibles à la contrainte mécanique.

- **les longueurs racinaires moyenne et totale** qui sont pour la plupart dans le quart Bas Droit de l'ACP. La contrainte mécanique réduit la longueur racinaire.

- **les données concernant les parties aériennes** situées dans le quart Bas Droit de l'ACP. La contrainte mécanique réduit ces valeurs.

La visualisation des données des parties aériennes et racinaires des plantes lors d'une contrainte mécanique en ACP permet, en première approche, de déterminer les modifications majeures engendrées sur la morphologie par la contrainte mécanique.

Cependant, une détermination précise des effets de la contrainte mécanique sur chaque paramètre de description de la plante est nécessaire pour évaluer l'incidence de la contrainte mécanique en fonction de l'âge des plantes.

II. 2. 2. Influence de la contrainte mécanique sur les parties aériennes

Le nombre de feuilles visibles a tendance à être réduit par la contrainte mécanique. Cette diminution n'est cependant pas statistiquement significative (seuil de 5%) (Figure 6 C).

La biomasse des organes aériens de la plante est significativement réduite par la contrainte selon le stade de culture : ce paramètre ne varie pas aux stades 4, 8 et 12 jours de culture en présence d'une contrainte mécanique dans le milieu de culture. Par contre, à 16 jours de culture, une diminution significative est observée.

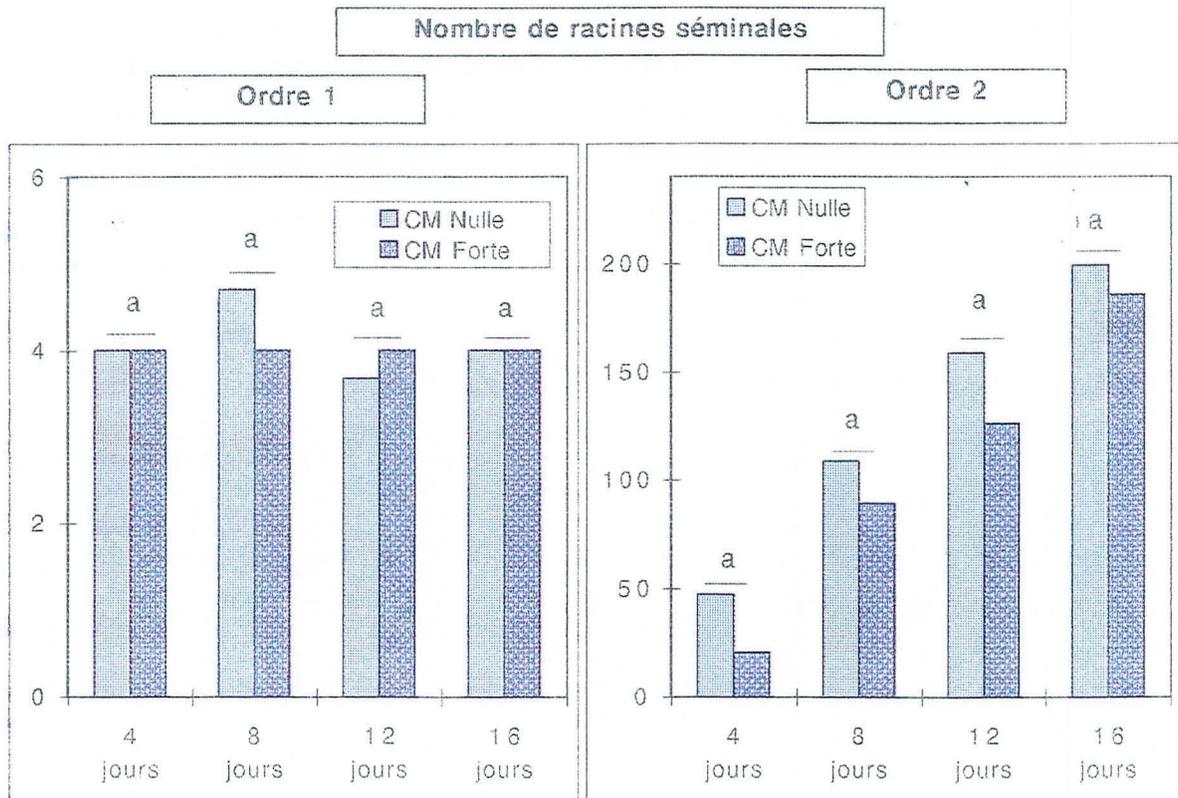
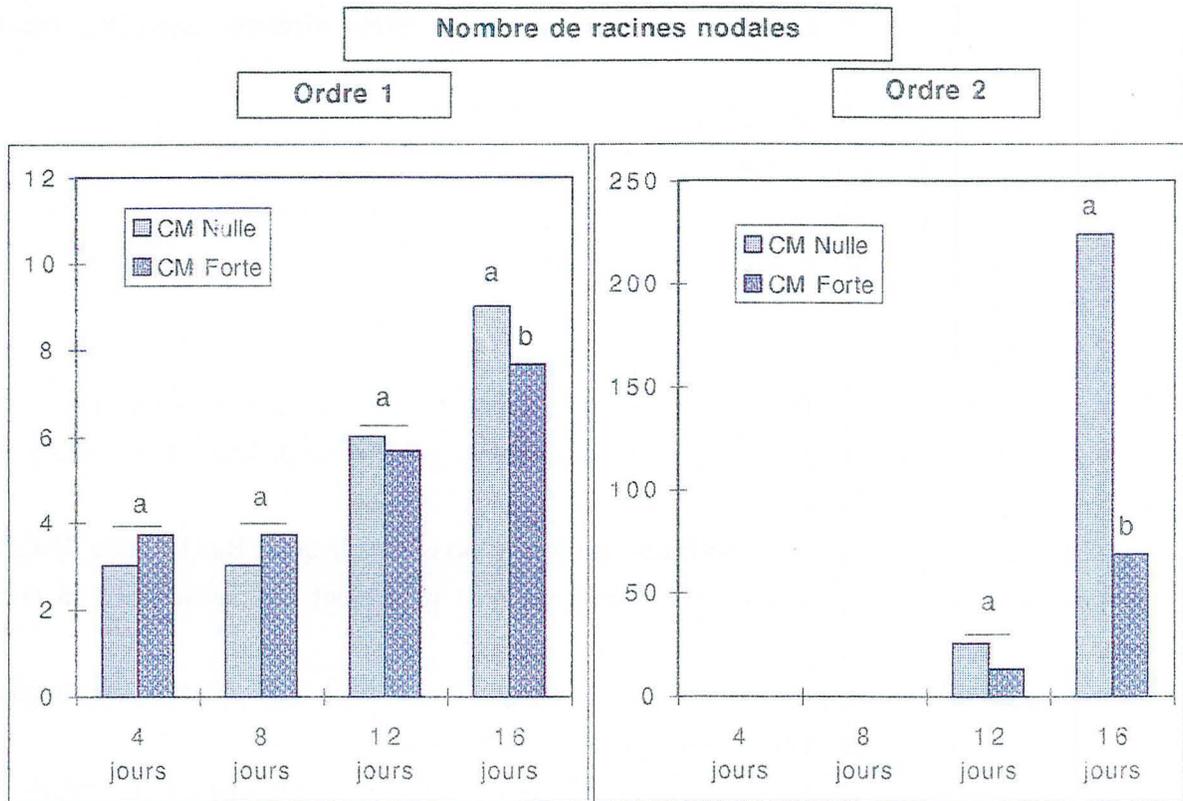
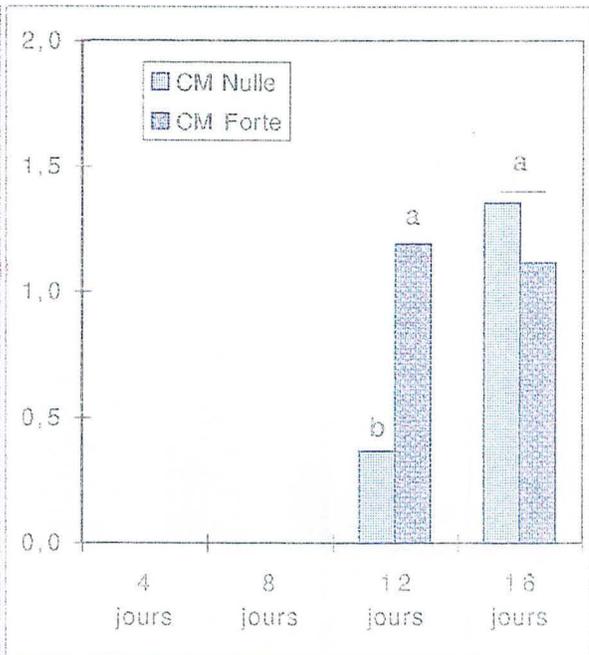
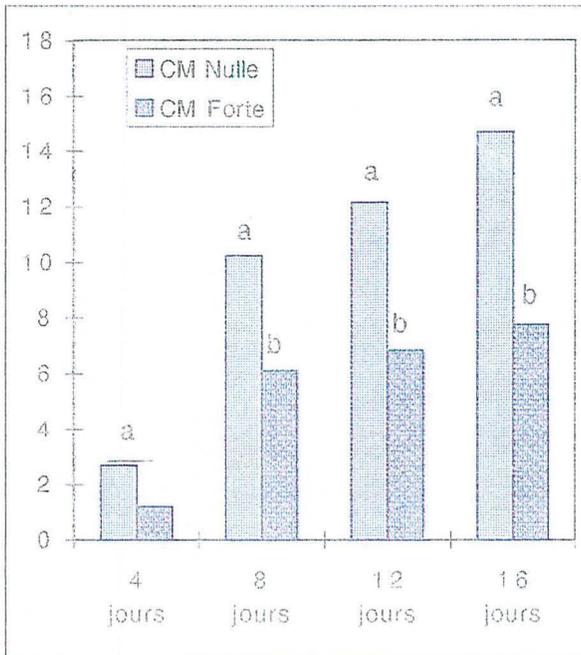


Figure 7 C . Effet de la contrainte mécanique sur le nombre de racines nodales et séminales (ordres 1 et 2) du maïs cultivé en conditions hydroponiques stériles.

Longueur moyenne des racines nodales (cm)

Ordre 1

Ordre 2



Longueur moyenne des racines séminales (cm)

Ordre 1

Ordre 2

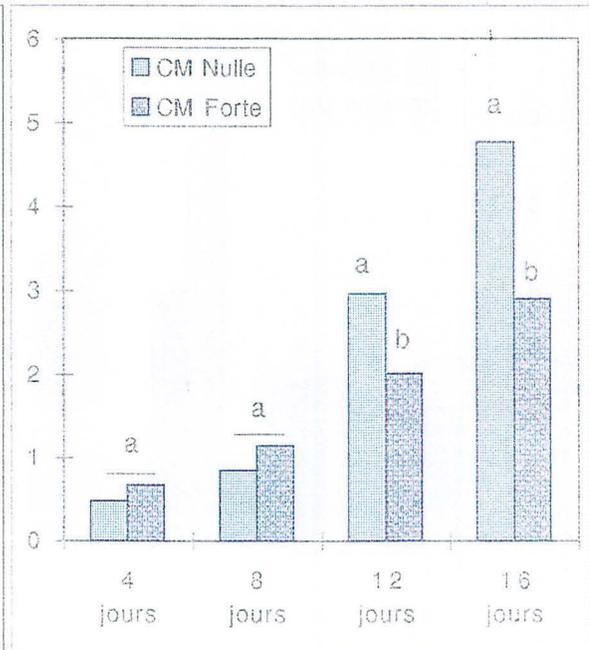
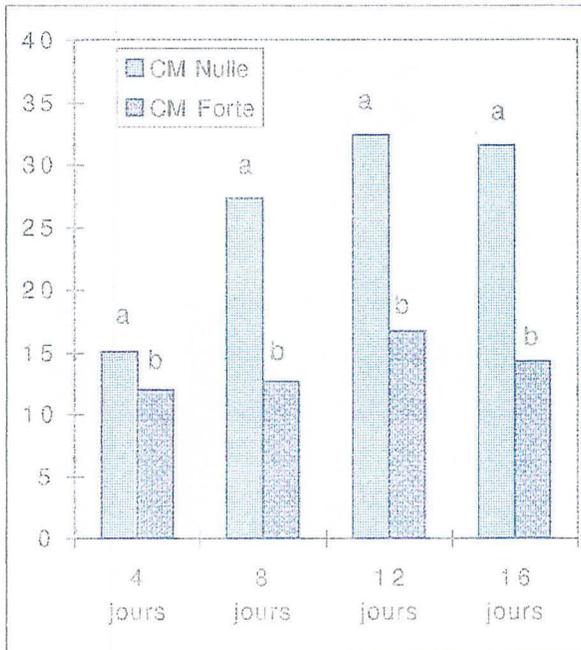


Figure 8 C. Effet de la contrainte mécanique sur la longueur moyenne des racines nodales et séminales (ordres 1 et 2) du maïs cultivé en conditions hydroponiques stériles.

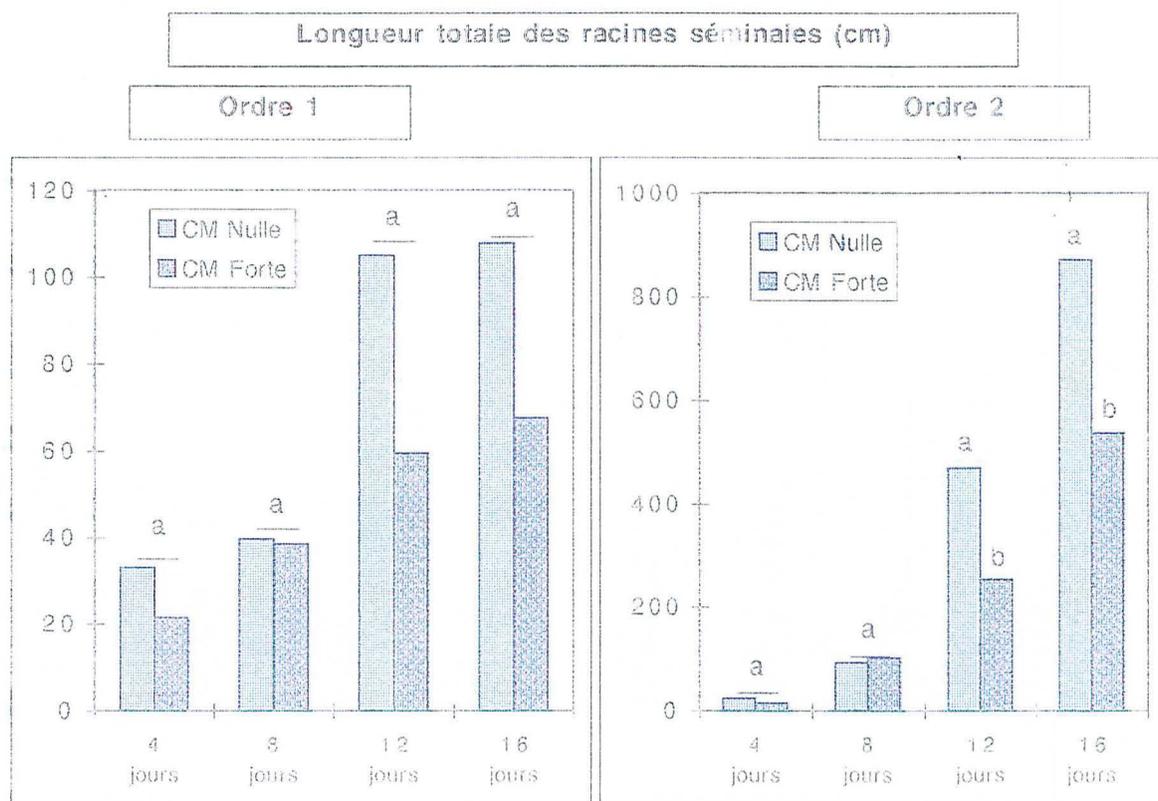
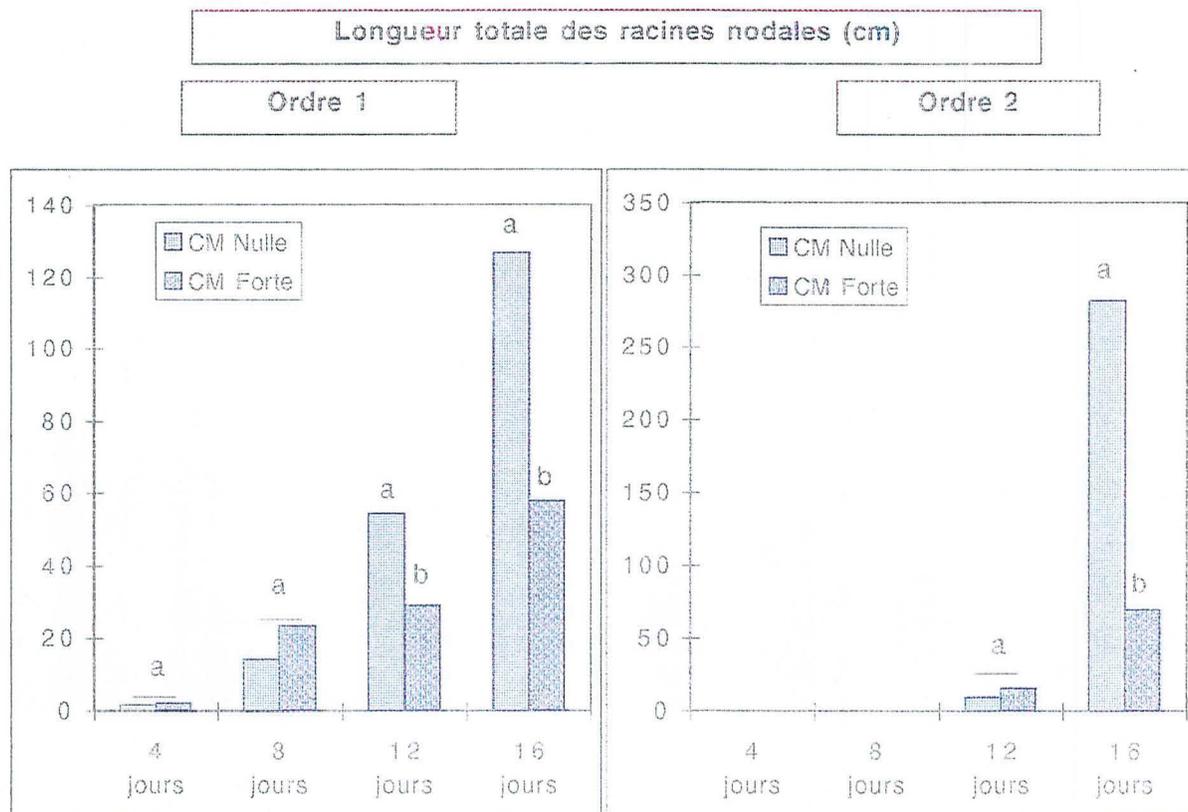


Figure 9 C. Effet de la contrainte mécanique sur la longueur totale des racines nodales et séminales du maïs cultivé en conditions hydroponiques stériles.

La contrainte mécanique induit dès 4 jours de culture une diminution significative de la hauteur des parties aériennes (Annexe 4). Cet impact s'accroît avec l'âge des plantes puisqu'il représente 16% à 8 jours et 21% à 16 jours de culture.

La croissance des parties aériennes des plantes est donc influencée par la contrainte mécanique. Il s'ensuit une réduction de la hauteur des plantes alors que le nombre de feuilles visibles est très faiblement modifié. La réduction de biomasse aérienne des maïs en fonction de la contrainte mécanique apparaît tardivement avec l'âge du végétal.

II. 2. 3. Influence de la contrainte mécanique sur le système racinaire

II. 2. 3. a. Nombre de racines nodales et séminales

Le nombre de racines nodales d'ordre 1 augmente globalement avec l'âge des plantes (Figure 7 C). Il oscille entre 3 et 9 racines selon l'âge et le traitement considéré. Le nombre de racines séminales d'ordre 1, quant à lui, est pratiquement constant quel que soit l'âge des plantes et présente une valeur moyenne de 4.

Le nombre de racines nodales et séminales ne varie que très peu avec les traitements. Cependant, les racines nodales des plantes de 16 jours de culture sont significativement moins nombreuses lors du traitement contrainte mécanique forte, comparé au nombre de racines nodales des plantes non soumises à la contrainte mécanique. Cette diminution représente près de 15% de la valeur témoin.

Les nombres de racines d'ordre 2 ne sont pas significativement affectés par la présence de la contrainte mécanique, excepté le nombre de racines nodales des plantes de 16 jours soumises à la contrainte qui diminue de plus de 70%. D'autre part, une tendance à la diminution du nombre de racines séminales d'ordre 2 est visible.

II. 2. 3. b. Longueur des racines nodales et séminales

La longueur moyenne des racines nodales d'ordre 1 est diminuée de manière significative au seuil de 5% lorsque une contrainte mécanique de forte intensité est appliquée (Figure 8 C). Cet impact se produit dès 8 jours de culture. La réduction moyenne observée représente 40%.

Un effet similaire est constaté sur les racines séminales d'ordre 1. Il s'observe pour l'ensemble des durées de culture et la diminution est plus forte lorsque l'âge des plantes augmente. Ainsi, la réduction avoisine les 30% à 4 jours mais représente 54% à 16 jours.

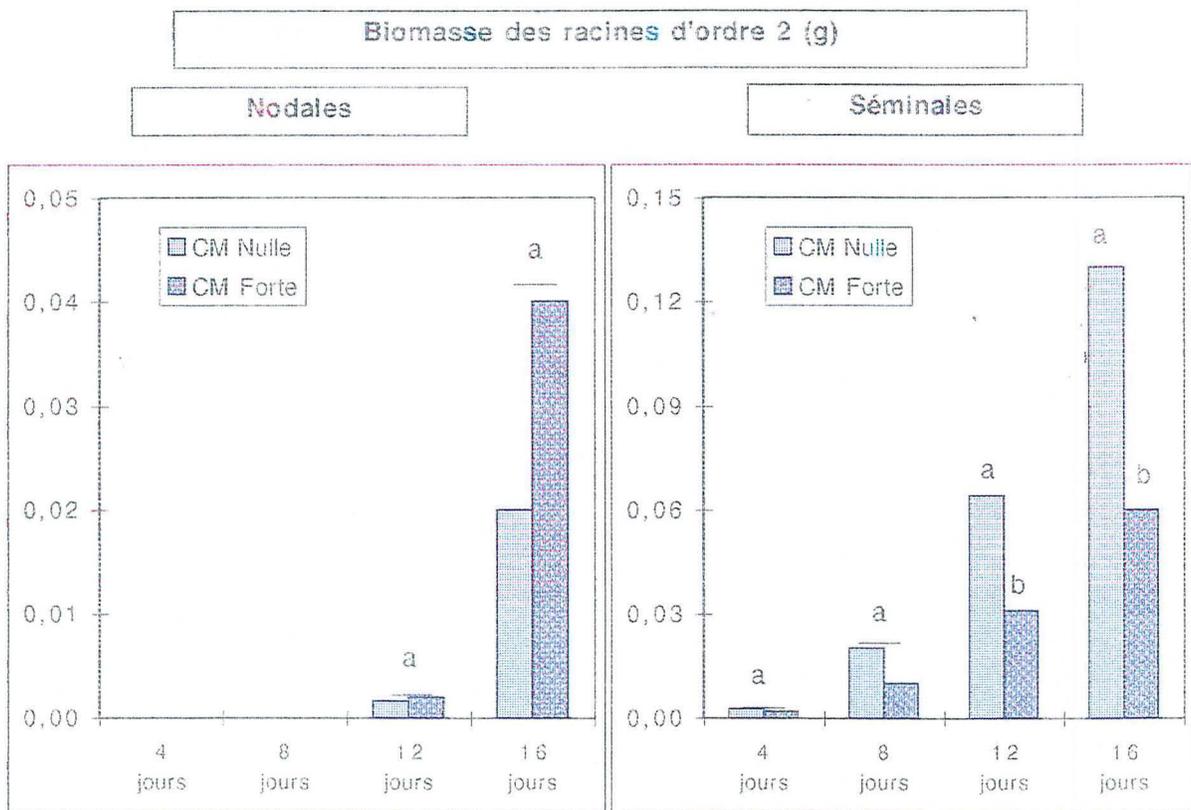
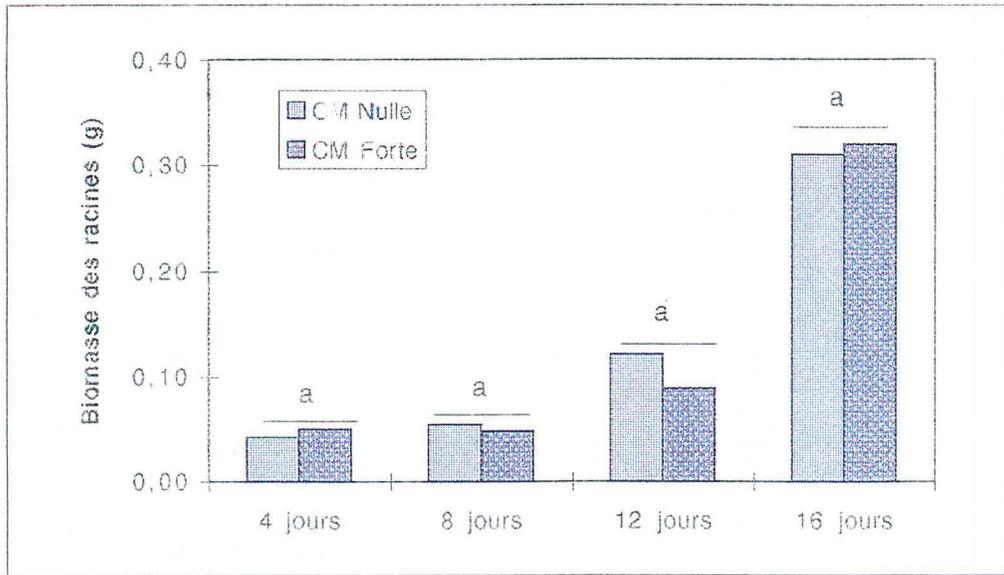


Figure 10 C. Effet de la contrainte mécanique sur la biomasse des racines nodales et séminales du maïs cultivé en conditions hydroponiques stériles.

La longueur moyenne des racines séminales d'ordre 2 est affectée par la contrainte mécanique pour les plantes de 12 et 16 jours. La longueur moyenne des racines nodales d'ordre 2 ne varie pas suivant les traitements, ni l'âge des plantes.

Ces résultats permettent de constater un effet négatif de la contrainte mécanique de forte intensité sur la longueur racinaire des axes d'ordre 1 tant chez les racines nodales que séminales, alors que seules les racines séminales d'ordre 2 ont une longueur réduite.

La longueur totale des racines d'ordre 1 et 2 augmente avec l'âge des plantes (Figure 9 C). La longueur des racines nodales d'ordre 1 est significativement réduite en situation de contrainte à partir de 12 jours de culture. Les racines nodales et séminales d'ordre 2 sont quant à elles affectées par la contrainte avec une réduction de longueur qui apparaît significativement dès 12 jours pour les séminales et à partir de 16 jours pour les racines nodales.

II. 2. 3. c. Biomasse racinaire

L'application de la contrainte mécanique dans le milieu de culture n'induit aucune modification de la biomasse des racines (nodales et séminales confondues), quel que soit le stade de développement de la plante (Figure 10 C).

La biomasse des racines d'ordre 2 n'est pas modifiée par la contrainte mécanique, sauf pour les plantes de 16 jours qui montrent une biomasse des racines séminales fortement diminuée (50%).

II. 2. 3. d. Diamètre racinaire

Les modifications de diamètre racinaire engendrées par la contrainte mécanique de forte intensité ne sont pas identiques chez les deux types de racines (Figure 11 C).

Les racines nodales présentent un diamètre racinaire compris entre 1 et 1,7 mm. Les plantes issues de culture hydroponique en présence de billes de verre montrent une augmentation de diamètre racinaire entre l'apex et 1,2 cm en moyenne, augmentation qui s'étend sur une longueur racinaire importante lorsque les plantes sont jeunes. Globalement, le diamètre racinaire des racines nodales des plantes soumises à la contrainte nulle et forte est équivalent sur la portion de racine entre 2,4 et 4,5 cm.

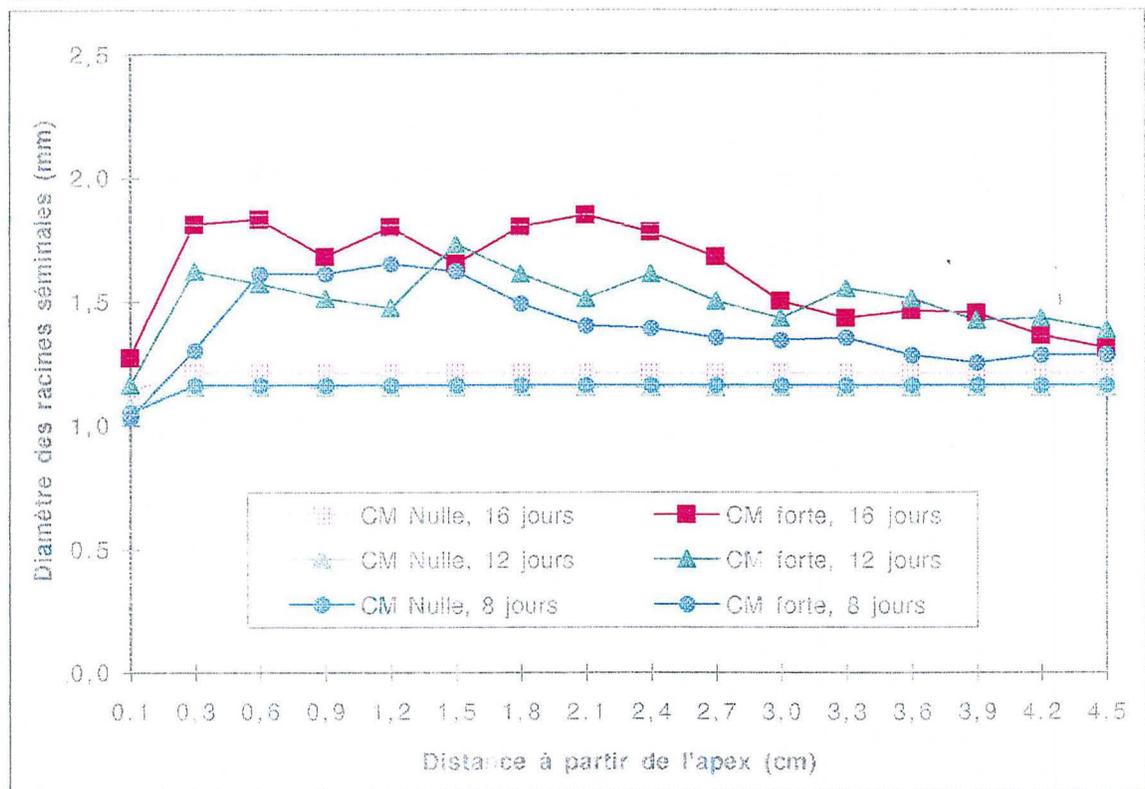
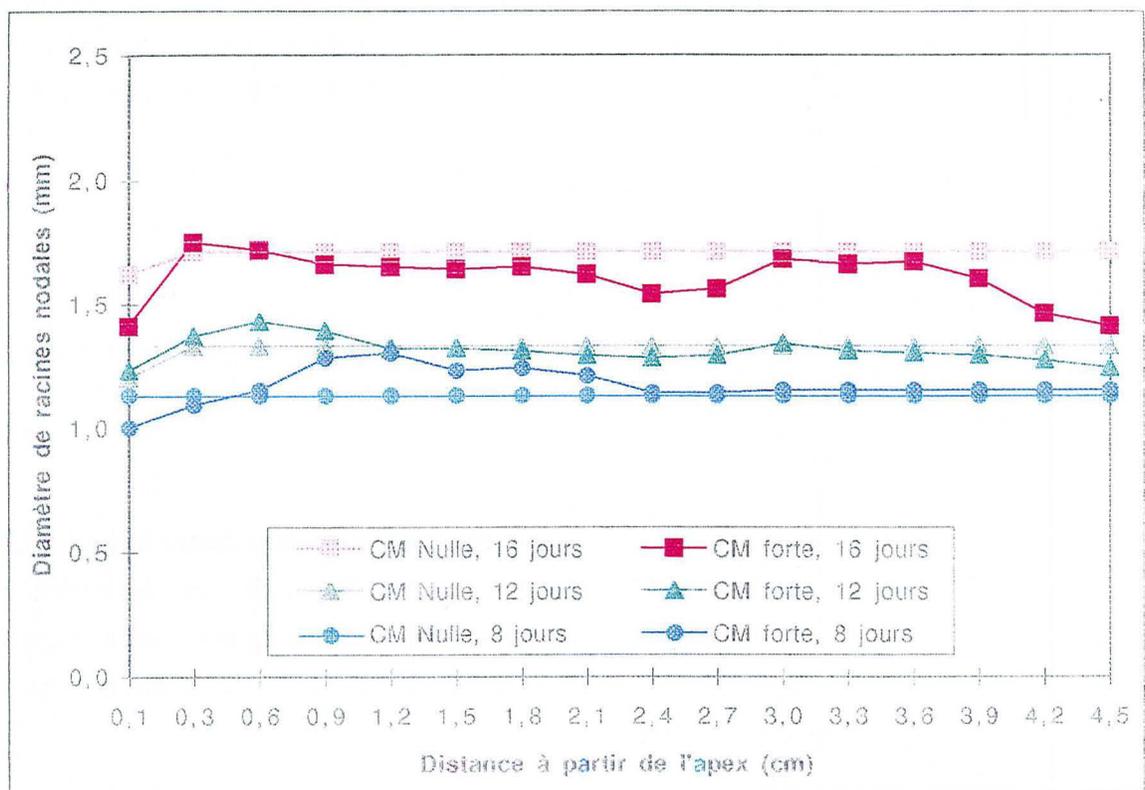


Figure 11 C . Effet de la contrainte mécanique sur le diamètre des racines nodales et séminales (d'ordre 1) du maïs cultivé en conditions hydroponiques stériles.

Les racines séminales quant à elles, ont un diamètre racinaire compris entre 1 et 1,6 mm. Les racines en cultures hydroponiques sans bille de verre (contrainte mécanique nulle) ne montrent aucune variation de leur diamètre sur la distance de mesure, excepté à l'apex racinaire. Par contre, le diamètre racinaire des plantes soumises à la contrainte mécanique forte subit une forte augmentation de sa valeur sur les 4,5 cm de la zone de mesure. L'amplitude de l'augmentation de diamètre racinaire est d'autant plus forte que les plantes sont âgées.

II. 2. 3. e. Surface racinaire

L'étude de l'influence de la contrainte mécanique sur le nombre, la longueur et le diamètre des racines conduit à s'interroger sur l'effet résultant relatif à la surface racinaire. Cette surface peut être calculée en utilisant la valeur des paramètres précédemment mesurés. Les résultats sont représentés ci-dessous : (Tableau 2 C)

Surface racinaire (mm ²) des plantes de 16 jours	Contrainte mécanique nulle	Contrainte mécanique forte
Racines nodales d'ordre 1	313	186
Racines séminales d'ordre 1	599	316
Racines nodales d'ordre 2	1151	283
Racines séminales d'ordre 2	3558	2191
Surface totale	5621	2976

Il est observé des modifications de la surface racinaire des plantes lors de l'application de la contrainte mécanique. Celle-ci a une action sur l'ensemble des types racinaires, mais certains types et/ou ordres racinaires sont davantage concernés. Il s'agit principalement des racines nodales d'ordre 2 et des racines séminales d'ordre 1.

II. 3. Discussion

Une plante en croissance est caractérisée par un rythme d'émission des différents organes qui la composent : racines, tige et feuilles. Il convient de savoir si la contrainte mécanique modifie le couplage entre la croissance des parties aériennes et celle des racines. En effet, ce couplage existe lorsque la plante se trouve en l'absence de contrainte mécanique. Il a été constaté que chez le maïs, le développement des parties aériennes (tige et feuilles) se réalise de façon simultanée au développement des tissus racinaires.

Notre objectif est de connaître et de comprendre les principales modifications qui se mettent en place au niveau de l'architecture du maïs lorsque cette plante est soumise à une contrainte mécanique en conditions hydroponiques stériles. L'ACP est une méthode nous permettant de conclure sur la nature des relations entre les organes de la plante. Nos résultats font état de fortes corrélations entre la plupart des paramètres de description de la morphologie de la plante. Ces paramètres sont fortement liés à l'âge des plantes. En revanche, les paramètres de description des racines séminales d'ordre 1 (longueur) sont fortement liés à la contrainte mécanique. Enfin, il est possible de remarquer la forte relation qui existe entre les valeurs de diamètre racinaire : les diamètres des racines nodales, tout comme ceux des racines séminales, forment un nuage d'individus localisés respectivement liés à l'âge et à la contrainte mécanique.

Les corrélations significatives suggèrent une forte relation entre les parties aériennes et racinaires du végétal.

Les résultats concernant les effets de la contrainte mécanique sur le système racinaire présentent un intérêt à différents niveaux. Ils permettent de prendre en compte la dynamique d'évolution du système racinaire et de caractériser simultanément les effets sur la croissance et la morphologie des différents types de racine.

Les travaux visant à étudier l'effet de la contrainte mécanique en conditions hydroponiques limitent le nombre de paramètres descriptifs du système racinaire et n'envisagent bien souvent qu'un seul stade de développement (BARBER et GUNN, 1974). Or, les informations données par la culture de plantes d'âge croissant sont d'une importance essentielle pour comprendre la mise en place de l'architecture racinaire. D'autre part, l'étude concomitante du nombre, de la biomasse, des longueurs et surtout du diamètre des racines est nécessaire pour caractériser à la fois la croissance mais aussi la morphologie du système racinaire.

En vue de décrire de façon précise le système racinaire en situation de contrainte mécanique, les types de racines (nodal et séminal) ainsi que leur ordre doivent être observés séparément. Cette distinction est d'autant plus importante que chez la plantule, les racines séminales constituent l'essentiel du système racinaire, prenant ainsi une place prépondérante dans l'attente de l'établissement des racines nodales. Or, en situation de contrainte mécanique en culture hydroponique, aucune donnée actuelle de la littérature ne décrit de manière aussi précise la morphologie racinaire du maïs.

Les résultats présentés montrent d'abord que la contrainte modifie très rapidement la morphologie du système racinaire alors que sa croissance (biomasse) n'est pas affectée (sauf à 16 jours de culture). Ces modifications morphologiques sont mises en évidence par l'étude des longueurs moyennes et des diamètres racinaires. Elles s'expriment de manière différente chez les racines nodales et séminales.

Les racines séminales soumises à la contrainte mécanique sont en effet courtes et présentent un diamètre racinaire variable. Le diamètre augmente juste derrière l'apex racinaire, ce qui correspond à la

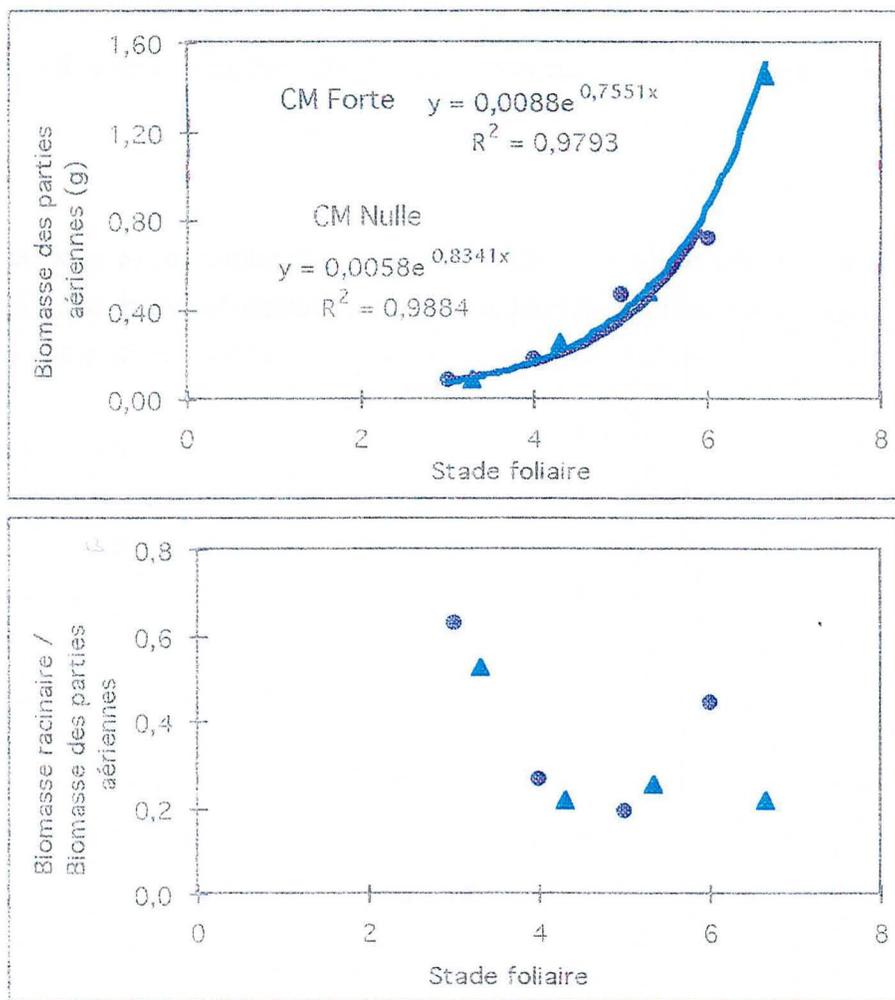


Figure 12 C . Relations entre le stade foliaire et la biomasse des parties aériennes des plantes ainsi que le rapport PR/PA.
 ▲ Contrainte mécanique nulle (CM Nulle)
 ● Contrainte mécanique forte (CM Forte)

zone de la racine où s'applique la force de résistance nécessaire pour pénétrer le milieu "bille de verre". En aval de cette région de diamètre élevé (entre 1,5 et 1,7 mm), la racine séminale présente un diamètre proche de celui des racines non soumises à la contrainte (de l'ordre de 1,25 mm). D'autre part, la forme des racines séminales est affectée par la contrainte mécanique : les racines présentent une structure en "vagues", notion introduite par VINE *et al.*, (1981) pour décrire des racines séminales de maïs en culture sur sable. Cette étude relie la fréquence des changements de direction des racines à la taille des particules de sable. En culture hydroponique, la distance observée entre deux courbures racinaires est supérieure au diamètre unitaire des billes (1 mm). Ces courbures pourraient être dues à la formation d'agrégats de billes liées entre elles par les mucilages racinaires. Il a en effet été montré que des quantités non négligeables de mucilages pouvaient être retrouvées sur les billes de verre en culture hydroponique après une période d'exsudation en eau déminéralisée (BOEUF-TREMBLAY *et al.*, 1995).

Il est d'autre part possible d'envisager que l'épaississement racinaire localisé à l'apex soit dû à l'effort de déplacement des billes de verre que doit fournir cette zone de la racine pour permettre la prospection du milieu. A ce titre, l'apex est le premier élément racinaire en contact avec le milieu de culture. Le déplacement des billes de verre doit être d'autant plus difficile que la racine est en profondeur si l'on considère qu'il existe un gradient dans le tube de culture. En effet, le poids des billes accentue l'effet de la contrainte mécanique en bas du tube hydroponique au profit d'une zone de surface où seule la contrainte mécanique s'exerce.

Les racines séminales semblent donc jouer un rôle prépondérant dans l'établissement du système racinaire en situation de contrainte. Ces racines très fortement impliquées dans l'approvisionnement en eau et en éléments nutritifs chez la jeune plante sont significativement modifiées par la contrainte mécanique.

Le comportement des racines nodales soumises à la contrainte mécanique est totalement différent de celui des racines séminales. Bien que la longueur de ces racines soit réduite, il n'est pas observé d'épaississement racinaire ni à l'apex, ni en tout autre point de la racine.

Ces effets relatifs aux racines d'ordre 1 apparaissent couplés à des modifications de croissance et de morphologie des racines d'ordre inférieur. L'expression de ces changements est surtout visible à 16 jours de culture, puisqu'aux stades antérieurs, la croissance des racines d'ordre 2 est négligeable. On observe une réduction de longueur des racines séminales d'ordre 2 mais aussi d'ordre 3 (résultats non présentés). Un effet global de la contrainte sur les racines séminales, tous ordres confondus, est ainsi mis en évidence chez le maïs, contrairement aux racines nodales qui ont une longueur inchangée.

La ramification racinaire est une composante essentielle qui permet de définir l'architecture du système racinaire (PELLERIN et PAGES, 1994). La compréhension des effets de la contrainte mécanique sur l'architecture des racines passe par la connaissance du rythme d'émission de la ramification racinaire. Le paramètre "distance entre deux racines d'ordre 2" constitue à ce titre un élément de comparaison intéressant. Il apparaît que la distance entre deux racines séminales d'ordre 2 diminue en

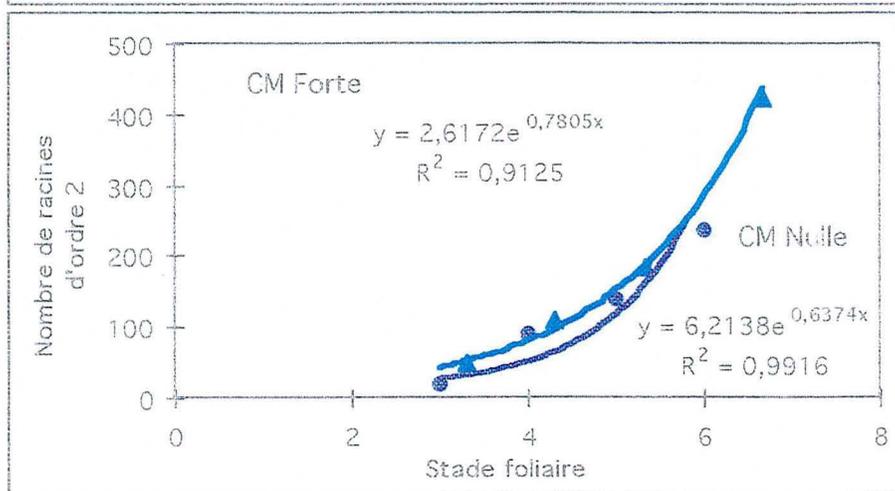
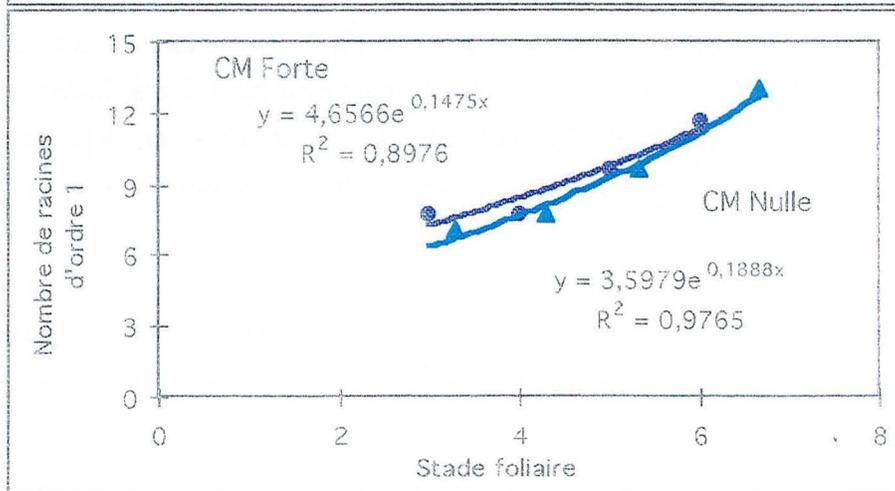
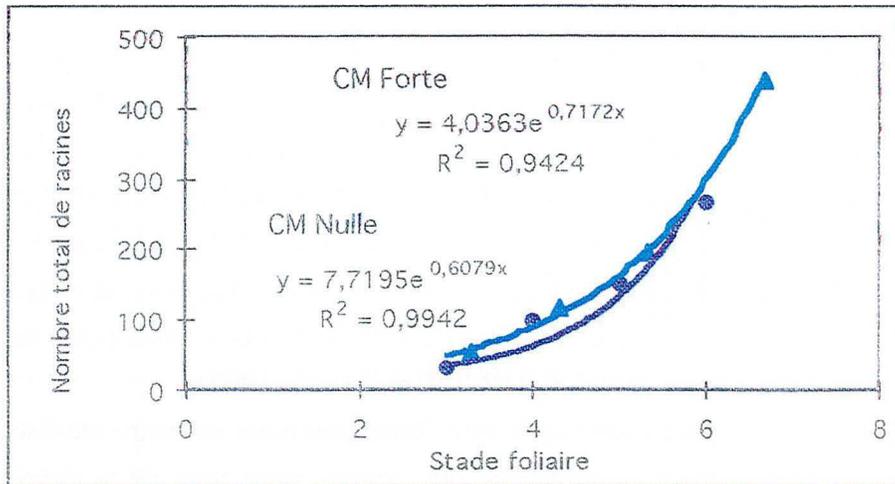


Figure 13 C . Relations entre le stade foliaire et le nombre de racines (ordre 1 et 2) des plantes.

- ▲ Contrainte mécanique nulle (CM Nulle)
- Contrainte mécanique forte (CM Forte)

présence d'une contrainte (de 0,54 à 0,36 cm) alors que celle existant entre deux racines nodales augmente (de 0,56 à 0,85 cm). Le comportement des types de racines d'ordre 2 est donc différent.

De nombreux travaux ont émis l'hypothèse d'une compensation de l'inhibition de croissance des racines d'ordre 1 par une formation accrue de racines d'ordres inférieurs. Ce phénomène, nommé "réponse compensatoire" par RUSSELL en 1977 a été depuis largement décrit chez le maïs dans diverses conditions de culture. En systèmes hydroponiques stériles, ce processus n'intervient pas puisque l'augmentation du rythme d'émission des racines séminales n'est pas associé, lors de la contrainte, à un accroissement du nombre de racines d'ordre 2.

A la suite de l'étude concernant l'influence de la contrainte mécanique sur le nombre, la longueur et le diamètre des racines, il semble intéressant d'analyser l'effet de cette contrainte mécanique sur la surface racinaire. En effet, ce paramètre revêt un caractère particulièrement remarquable en relation avec l'exsudation racinaire, processus qui motive cette étude à moyen terme.

Il apparaît que l'augmentation du diamètre des racines séminales d'ordre 1 ne suffit pas à compenser la perte de surface liée à la réduction de la longueur de l'ensemble des racines. Il en résulte une limitation des échanges entre le milieu et la plante en conditions de contrainte. Par ailleurs, la surface des racines séminales représente 75% de la surface racinaire totale pour les plantes de 16 jours. En situation de contrainte, cette proportion passe à 87%. Comme pour la longueur racinaire, le rôle des racines séminales est donc accru par la contrainte mécanique.

Toutefois, cette première approche ne permet pas de conclure à des effets précis de la contrainte mécanique. Il convient d'interpréter les relations existant entre différents paramètres. Des relations entre les organes aériens (stade foliaire) et les racines (nombre, longueur et surface) sont envisagées afin de comprendre le rôle de la contrainte mécanique dans l'établissement de la plante.

Un effet négatif de la contrainte mécanique est observé sur les organes aériens de la plante lorsque l'on considère un effet de l'âge des plantes. Les diminutions de hauteur et de masse de matière sèche traduisent l'impact des billes de verre sur la croissance des parties aériennes. Un faible effet de la contrainte mécanique est observé sur le stade foliaire.

La mise en relation du stade et de la biomasse des parties aériennes permet de conclure à une absence d'effet de la contrainte mécanique (Figure 12 C) en fonction du nombre de feuilles visibles. Il est montré que la différence du nombre de feuilles visibles engendrée par la contrainte, bien que non significative, permet d'expliquer les différences observées concernant la biomasse des parties aériennes. **Une relation entre la croissance et le développement des parties aériennes de la plante est donc suggérée par ce résultat. La contrainte mécanique ne modifie pas cette corrélation.**

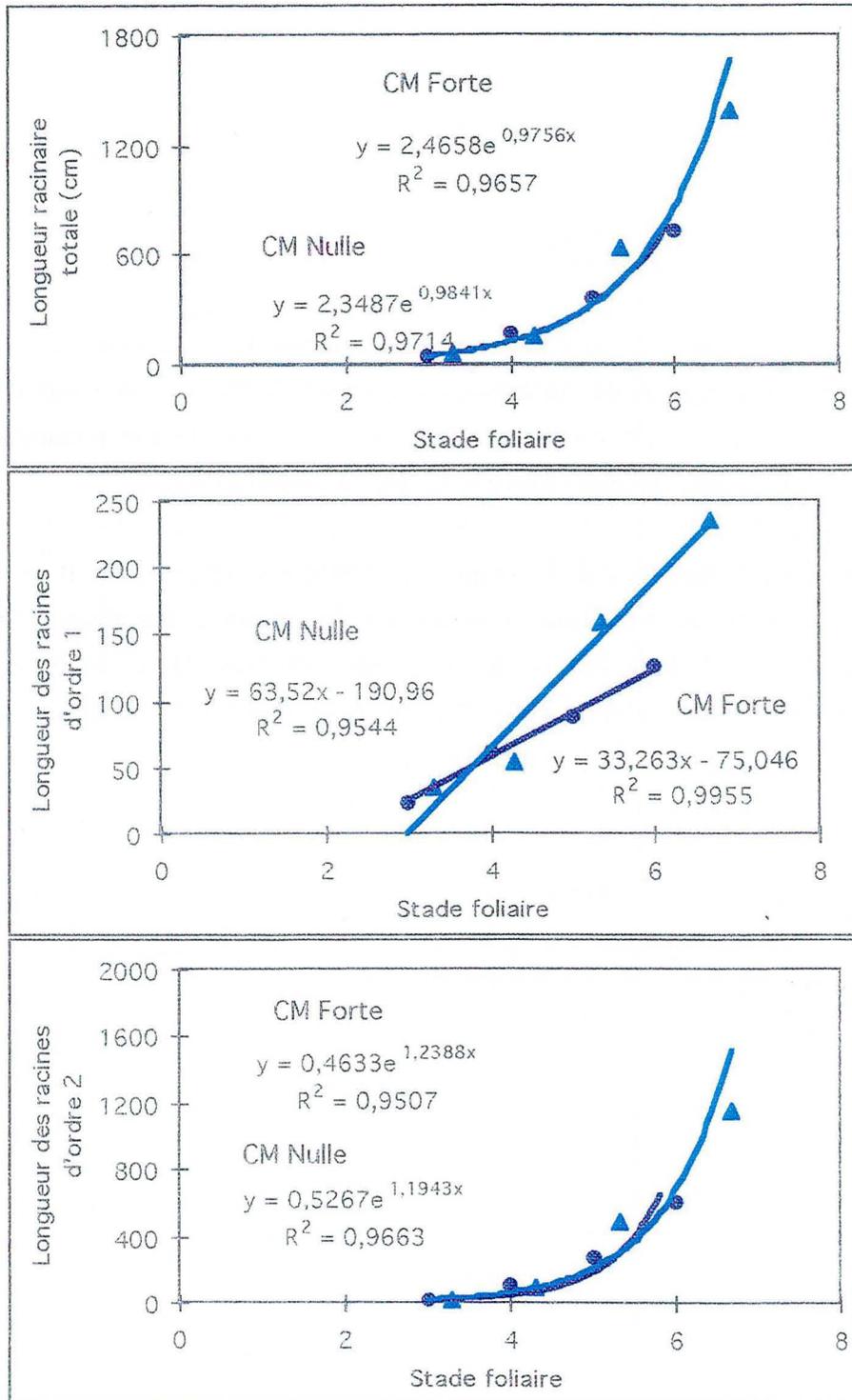


Figure 14 C . Relations entre le stade foliaire et la longueur des racines (ordre 1 et 2) des plantes.

- ▲ Contrainte mécanique nulle (CM Nulle)
- Contrainte mécanique forte (CM Forte)

Le rapport des biomasses des organes racinaires et aériens (PR/PA) d'une plante constitue un outil afin de comprendre les relations existantes entre les différents organes. La figure 12 C présente l'évolution du rapport PR/PA en fonction du stade foliaire des plantes et du niveau de contrainte mécanique. Une diminution de ce rapport est mise en évidence en fonction du stade foliaire. Toutefois, nous ne pouvons pas donner de valeur concernant la corrélation entre ces paramètres car il apparaît que la biomasse racinaire des plantes soumises à la contrainte mécanique forte à 16 jours est une valeur exceptionnelle et compromet la conclusion. Le rapport PR/PA est dans ce cas anormalement élevé.

Nous avons mesuré sur des lots de plantes différentes valeurs de biomasse racinaire. Cette absence de concordance de résultats concernant ce paramètre est discutée lors du chapitre D IV. 3. 1. Ainsi, la biomasse des racines n'est pas utilisée comme un paramètre déterminant de comparaison.

On note aussi que l'influence de la contrainte mécanique s'exerce différemment sur les parties aériennes et racinaires. En effet, des diminutions significatives de la croissance des organes aériens sont enregistrées, dès 4 ou 8 jours de culture. En revanche, le système racinaire du maïs réagit plus tardivement à la contrainte mécanique : il faut en effet 8 jours pour noter un impact de la contrainte sur la longueur ou le diamètre des racines, et même une durée de 16 jours avant d'observer un effet sur le nombre ou la biomasse.

Une relation étroite entre les rythmes d'émission foliaire et racinaire a été montrée chez le maïs (PICARD *et al.*, 1985). Il apparaît que la contrainte mécanique ne modifie pas ce couplage entre l'émission des racines et des feuilles. En effet, la représentation du nombre de racines en fonction du stade foliaire montre une forte relation entre ces paramètres quel que soit le niveau de contrainte mécanique appliqué (Figure 13 C). En outre, il apparaît que les racines d'ordre 2 (nodales et séminales) sont principalement responsables de cette forte relation. L'émission des racines des maïs est d'autre part directement liée au stade des plantes.

Concernant, le paramètre "longueur des racines" en fonction du stade foliaire, des réponses différentes ont été mises en évidence selon que les racines d'ordre 1 ou 2 ont été prises en compte (Figure 14 C). La contrainte mécanique modifie en effet la relation entre ces deux paramètres lorsque les racines d'ordre 1 sont considérées. La longueur totale ne subit que peu l'influence de cette contrainte mécanique car les racines d'ordre 2 sont majoritaires.

En conclusion, de fortes relations existent entre les organes aériens et racinaires des plantes de maïs, mais la contrainte mécanique ne modifie pas l'établissement des organes racinaires en fonction des parties aériennes. De plus, le rôle accru des racines d'ordre 2 (nodales et séminales) est particulièrement mis en évidence. Enfin, il a pu être montré un effet retard de développement engendré par la présence de la contrainte mécanique.

II. 4. Conclusion

Cette étude réalisée sur une même plante en faisant varier différents paramètres (intensité de la contrainte mécanique et âge de la plante) permet de mettre en évidence de nombreuses modifications morphologiques de la plante et surtout de son système racinaire. La contrainte mécanique affecte non seulement la taille et la disposition des racines, modifiant ainsi l'architecture racinaire mais elle peut accentuer le rôle d'un type racinaire (en l'occurrence, les racines séminales) au détriment d'autres racines de la plante (GROLEAU-RENAUD *et al.*, 1998).

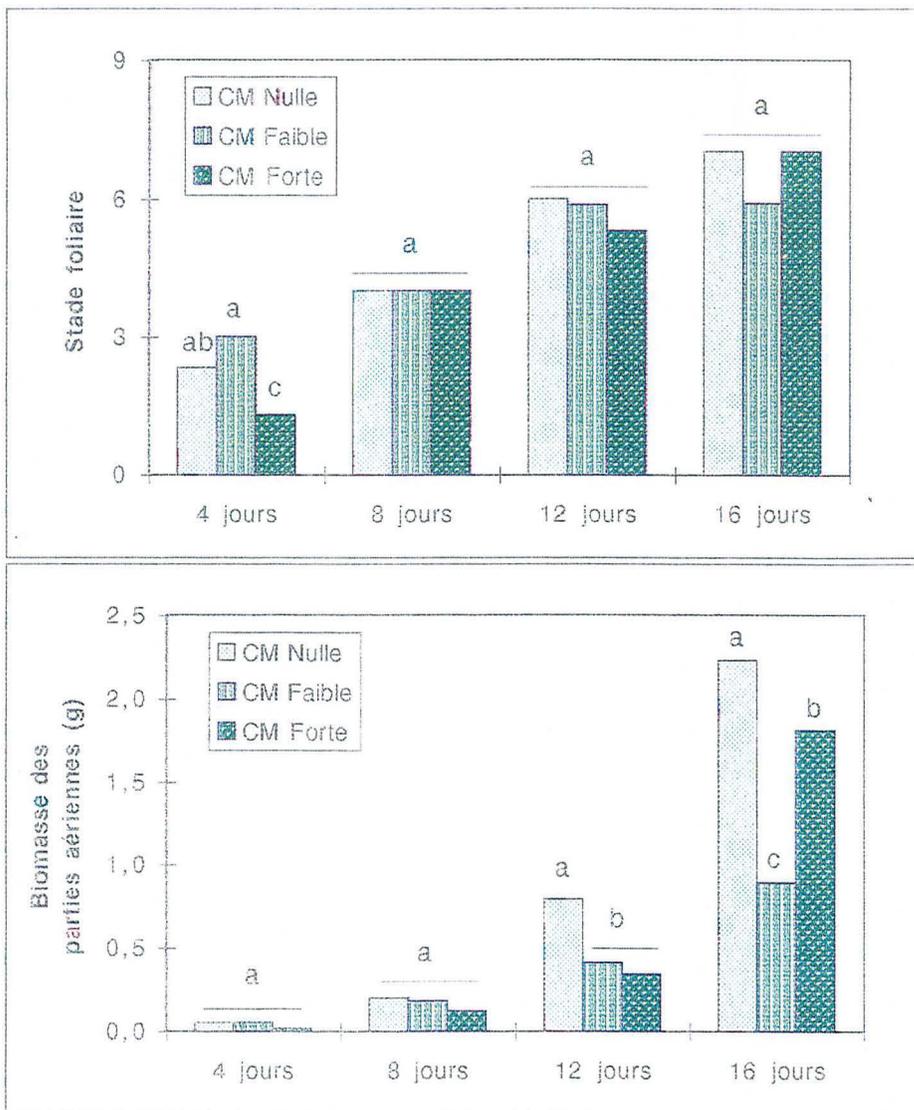


Figure 15 C . Influence de la contrainte mécanique sur la croissance et le développement des parties aériennes du maïs cultivé en conditions hydroponiques non stériles.

III. Validation du dispositif de culture hydroponique stérile

L'objectif de cette partie est de valider le dispositif hydroponique stérile de culture. Cet étude prend en compte deux principaux effets que sont l'influence de **la nature du support physique** et de **la stérilité du milieu** sur la morphologie de la plante.

Dans ce but, nous menons une comparaison entre les cultures hydroponiques stériles et non stériles et d'autres conditions de culture, à savoir des cultures sur substrat solide (non stérile). La comparaison des trois expérimentations permettra d'obtenir une vue d'ensemble des effets de la contrainte mécanique sur la morphologie de la plante, mais surtout de répondre à la question posée en début de chapitre : **Quelles modifications morphologiques sont induites par le dispositif de culture hydroponique en conditions stériles ?**

III. 1. Effet de la stérilité du milieu de culture

III. 1. 1. Cas des cultures hydroponiques en conditions non stériles

L'objet de cette partie est de **caractériser l'impact de la contrainte mécanique sur la morphologie du maïs cultivé en conditions hydroponiques non stériles**. La contrainte mécanique est simulée à l'aide de billes de verre. Des niveaux d'intensité variable de contrainte mécanique sont analysés en faisant varier la taille des billes de verre.

La cinétique comportant 4 âges de plantes est suivie comme précédemment.

Les conditions de culture ont été détaillées lors du chapitre précédent, à propos des cultures hydroponiques stériles.

III. 1. 1. a. Résultats

Nous nous intéressons dans un premier temps à la croissance des parties aériennes des plantes puis ensuite à celle du système racinaire.

III. 1. 2. a. α . Croissance des parties aériennes

En présence d'une contrainte mécanique simulée par des billes de verre, **la hauteur des parties aériennes est réduite après 8 jours de culture** (Annexe 5). Cet effet s'accroît avec l'âge des plantes puisqu'il représente une diminution de 17% à 8 jours et 37% à 16 jours de culture.

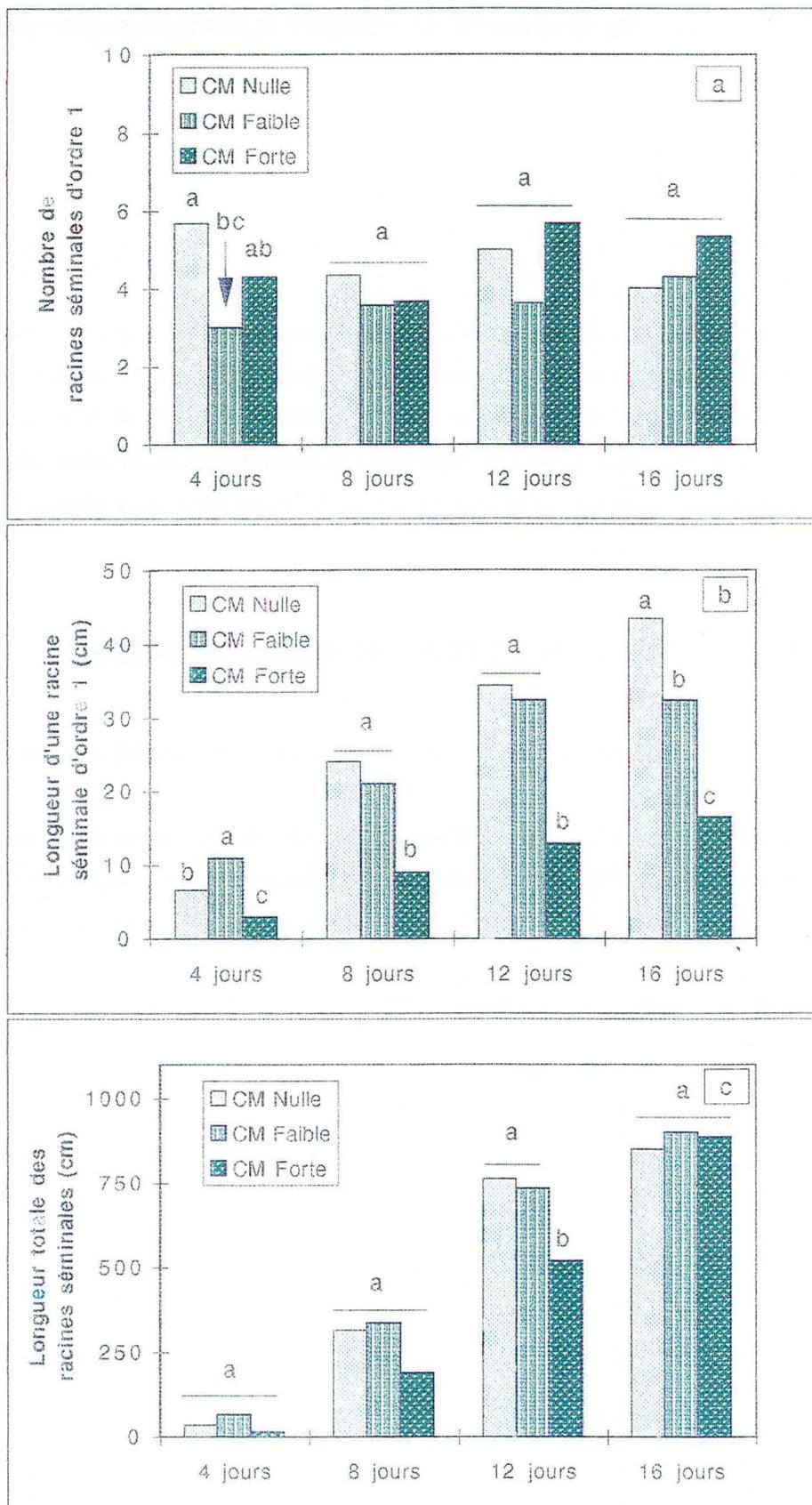


Figure 16 C . Influence de la contrainte mécanique sur le nombre de racines séminales (a) (d'ordre 1) ainsi que la longueur des racines séminales (b et c) du maïs cultivé en conditions hydroponiques non stériles.

Aucune différence, au seuil de 5% , n'est montrée entre les niveaux "faible" et "fort" de la contrainte mécanique quel que soit l'âge des plantes.

Le nombre de feuilles visibles n'est pas influencé par la contrainte mécanique à 8, 12 ou 16 jours (Figure 15 C).

L'effet de la contrainte mécanique sur la biomasse des parties aériennes varie selon le stade de développement du végétal : à 4 et 8 jours de culture, il n'est pas mis en évidence de différence significative entre les traitements. Par contre, à 12 jours de culture, la présence de la contrainte mécanique simulée avec les deux tailles de billes de verre conduit à la réduction significative de la biomasse des parties aériennes. La diminution constatée est au minimum de 48% dans le cas du traitement de contrainte mécanique faible. Enfin, à 16 jours de culture, une différence significative de la biomasse des parties aériennes est constatée entre les trois traitements. Le traitement contrainte mécanique faible présente la biomasse la plus faible (60% du témoin) alors que l'effet d'une contrainte mécanique forte conduit paradoxalement à une moindre diminution (21%).

La croissance des parties aériennes des plantes est influencée par la contrainte mécanique. On observe en particulier une réduction de la hauteur des plantes. La réduction de biomasse aérienne des maïs en fonction de la contrainte mécanique dépend de l'intensité de cette contrainte et de l'âge du végétal. Une contrainte mécanique d'intensité faible peut engendrer une réduction de biomasse supérieure à celle induite par une contrainte mécanique de forte intensité.

III. 1. 2. a. β . Croissance du système racinaire

$\sqrt{}$. Nombre de racines nodales et séminales d'ordre 1

Le nombre de racines nodales d'ordre 1 augmente globalement pour les trois traitements avec l'âge des plantes (Annexe 5). Le nombre de racines séminales est pratiquement constant quel que soit l'âge des plantes et présente une valeur moyenne de 4 (Figure 16 C a).

Le nombre de racines nodales et séminales ne varie que très peu avec les traitements excepté au stade 4 jours de culture où des résultats significatifs tendent à montrer une réduction de l'émission racinaire lors de l'application d'une contrainte mécanique.

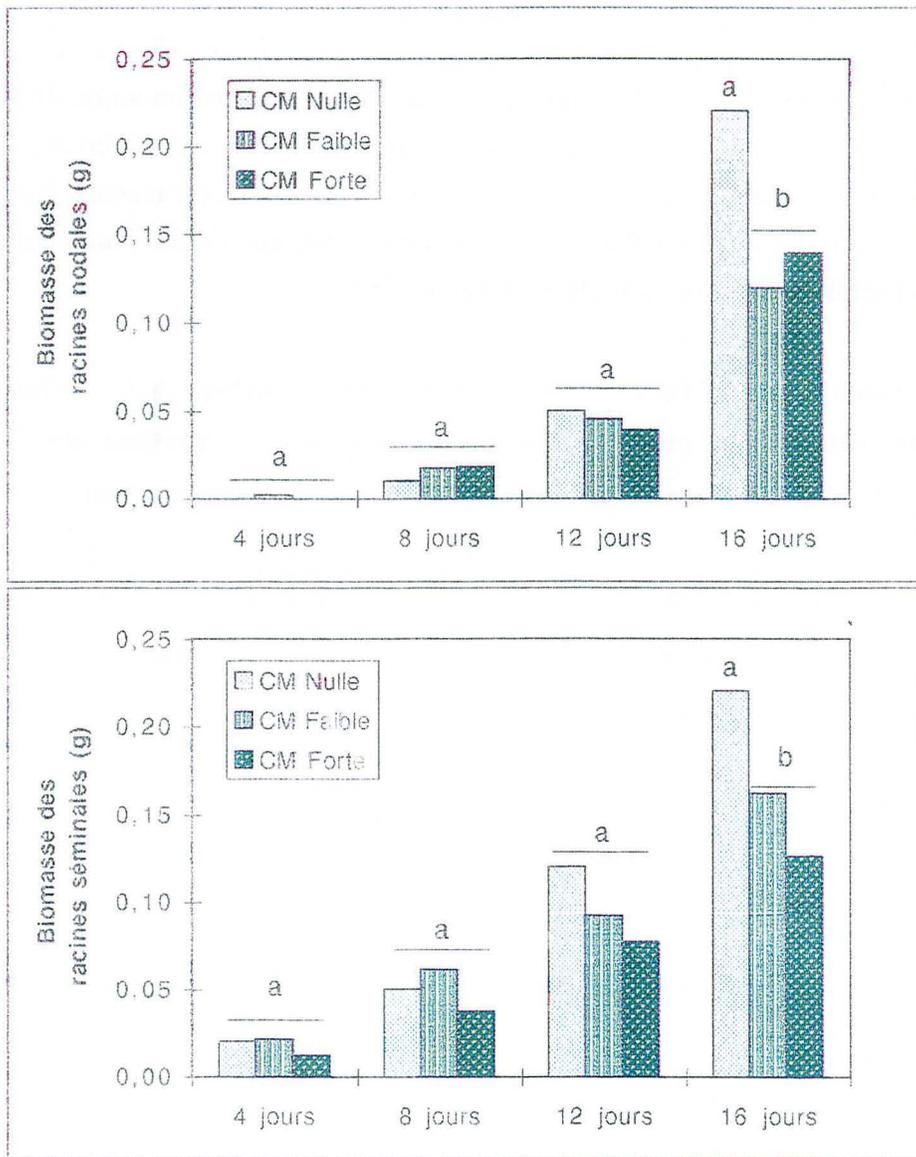


Figure 17 C. Influence de la contrainte mécanique sur la biomasse des racines nodales et séminales (tous ordres confondus) du maïs cultivé en conditions hydroponiques non stériles.

√. Longueur des racines nodales et séminales

La longueur moyenne des racines nodales est réduite à partir du stade 8 jours (contrainte mécanique forte) et de façon significative au seuil de 5% à partir du stade 12 jours lorsque **l'on applique une contrainte mécanique forte ou faible**. La diminution constatée avoisine les 35% (Annexe 5).

Un résultat similaire est noté avec la longueur moyenne de racines séminales qui accuse une diminution pouvant atteindre 62% dans le cas de la contrainte mécanique forte à 12 jours de culture (Figure 16 C b).

Cependant, l'application d'une contrainte mécanique d'intensité faible ne conduit pas aux mêmes effets sur les racines nodales et séminales : ce niveau de contrainte induit des effets comparables à ceux engendrés par la contrainte mécanique forte chez les racines nodales alors que sur les racines séminales il ne provoque une diminution de longueur qu'au stade 16 jours de culture.

A 8 et 12 jours, la présence de la contrainte mécanique de faible intensité ne réduit que de 6% la longueur des racines séminales d'ordre 1.

La longueur racinaire totale des racines séminales ne varie que peu en présence de la contrainte mécanique (Figure 16 C c). Les résultats obtenus témoignent de la variabilité des résultats et d'une tendance à la diminution de longueur racinaire au stade 8 et 12 jours en présence de la contrainte mécanique la plus forte.

Ces résultats permettent d'observer un impact négatif de la contrainte mécanique de forte intensité sur la longueur racinaire des axes d'ordre 1 tant chez les racines nodales que séminales. Cette constatation est valable pour l'ensemble des stades de culture. A l'inverse, l'impact de la contrainte mécanique de faible intensité n'aboutit pas aux mêmes effets selon le type de racines, nodale ou séminale.

√. Biomasse racinaire

Les diminutions de biomasse racinaire observées dans le cas des racines nodales et séminales ne sont significatives au seuil de 5% que pour le stade 16 jours de culture (Figure 17 C). La réduction de biomasse racinaire intervient pour au plus 45% dans le cas des racines nodales et 42% chez les racines séminales.

Par contre, à 4, 8 et 12 jours de culture, la biomasse des racines nodales et séminales n'est pas modifiée significativement par la présence de la contrainte mécanique, bien qu'une diminution se produise.

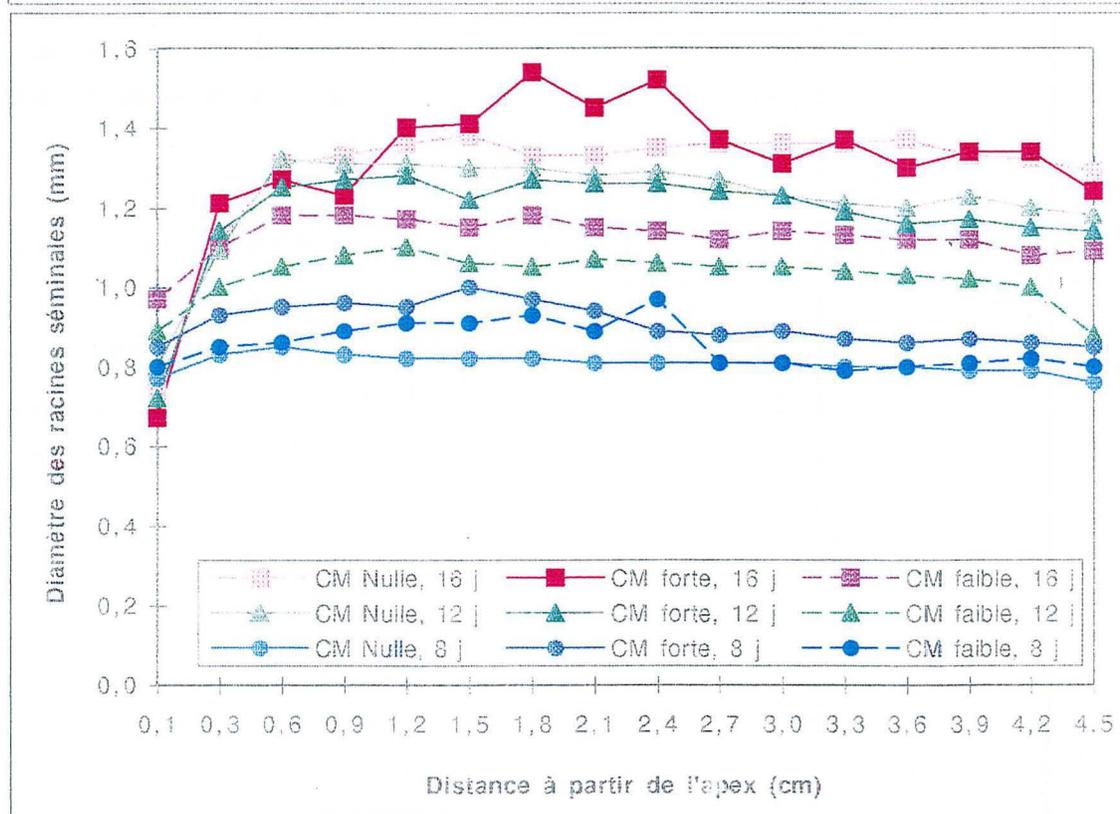
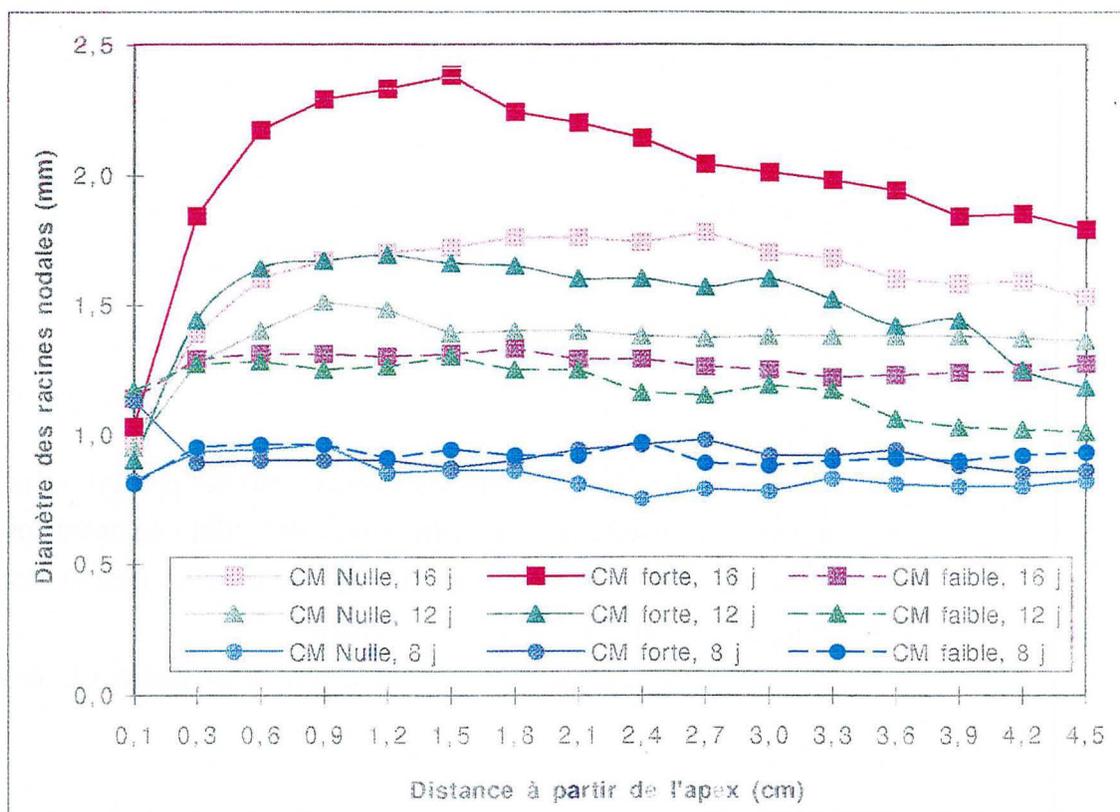


Figure 18 C . Influence de la contrainte mécanique sur le diamètre des racines nodales et séminales (d'ordre 1) du maïs cultivé en conditions hydroponiques non stériles.

√. Diamètre racinaire

Une première observation permet de constater que le diamètre des racines nodales et séminales d'ordre 1 augmente avec le stade de développement des plantes (Figure 18 C). Ainsi, les racines de 8 jours ont un diamètre moyen de 1 mm alors que les plantes de 16 jours ont un diamètre proche de 2 mm, soit le double.

La présence de la contrainte mécanique a des effets différents selon l'intensité de la contrainte appliquée. Une contrainte mécanique de forte intensité conduit à l'augmentation du diamètre racinaire dans la zone Apex- 1 cm comparé aux plantes témoins (contrainte mécanique nulle). Ensuite, le diamètre racinaire diminue lentement sur l'ensemble de la zone de mesure (1 cm - 4,5 cm) pour atteindre des valeurs proches de celles des plantes non soumises à la contrainte mécanique. Il est possible de remarquer que l'intensité de l'augmentation de diamètre à l'apex racinaire est d'autant plus importante que les plantes sont âgées.

Par contre, une contrainte mécanique de faible intensité se traduit par une diminution du diamètre racinaire par rapport aux plantes non soumises à la contrainte mécanique de même âge. Cette constatation est valable quelles que soient les racines considérées (nodales ou séminales) pour les stades de développement 12 et 16 jours de culture.

Enfin, la comparaison générale entre l'allure des courbes obtenues chez les deux types de racines permet de remarquer un profil quasi identique entre les racines nodales et séminales, excepté le fait que les racines séminales présentent au maximum un diamètre de 1,5 mm alors que celui des racines nodales peut atteindre 2,4 mm.

III. 1. 1. b. Discussion : effet de la contrainte mécanique en conditions hydroponiques non stériles

Il apparaît qu'en conditions hydroponiques non stériles l'influence de la contrainte mécanique sur la morphologie du maïs dépend des organes de la plante mais aussi du niveau de la contrainte mécanique simulée.

En effet, les organes aériens (tige et feuilles) ont une croissance réduite en présence de la contrainte mécanique. Il est intéressant de constater que la réponse du végétal est en valeur absolue quasi identique que la contrainte soit de faible ou de forte intensité (excepté à 16 jours de culture pour le paramètre biomasse aérienne). Nous ne mettons donc pas en évidence une réponse "dose dépendante". Des auteurs, tels HARTUNG *et al.*, (1994), émettent l'hypothèse d'une relation entre ces effets et la présence d'hormones. Nos travaux permettent d'envisager que le signal chimique qui entraîne la modification du développement des parties aériennes est identique pour les deux niveaux de contrainte mécanique. Il pourrait exister un effet seuil.

D'autre part, le nombre de feuilles visibles entre les trois traitements (contrainte mécanique nulle, faible et forte) n'est pas affecté par la présence de la contrainte mécanique. Cela accrédite le fait que l'émission foliaire, malgré l'application de la contrainte mécanique, demeure en relation avec le développement racinaire. Or, lors de notre étude, le nombre de racines n'est pas modifié par cette même contrainte. Ceci vient conforter cette hypothèse.

Enfin, il semble que les plantes les plus âgées (12 et 16 jours) soient les plus sensibles par rapport à la contrainte mécanique, si l'on considère la réduction de la biomasse aérienne qui survient à ce stade.

Dans notre étude, le stade 16 jours constitue la référence des plantes les plus âgées, mais malgré cette dénomination, il reste évident qu'à 16 jours le maïs est encore à un stade très précoce de son développement.

La réduction de croissance qui augmente avec l'âge des plantes peut s'expliquer de la manière suivante : à 4 et 8 jours de culture, le maïs trouve ses ressources énergétiques dans le stock de réserve de la semence. A partir de cette période, la plante doit satisfaire une partie - certes encore minime à ce stade - de ses besoins en puisant dans son milieu de culture. Lors de la contrainte mécanique, les besoins énergétiques de la plante sont encore satisfaits dans le milieu. Les perturbations du milieu engendrées par la contrainte mécanique renforcent l'impact de cette contrainte sur la plante.

L'établissement de la contrainte mécanique dans un milieu hydroponique non stérile déclenche des modifications morphologiques des parties aériennes des plantes, qui ne sont pas liées à l'intensité de la contrainte. Par contre, ces changements morphologiques dépendent de l'âge du végétal.

Le système racinaire des plantes subit des modifications morphologiques en présence de la contrainte mécanique. Nos résultats mettent en évidence un impact différent selon l'intensité de la contrainte mécanique appliquée.

Les deux paramètres majeurs qui caractérisent le développement racinaire en présence de la contrainte sont la longueur moyenne des racines d'ordre 1 ainsi que le diamètre racinaire.

En effet, lors d'une contrainte mécanique de faible intensité, les pores ménagés dans le milieu sont de 0,7 mm. Le diamètre des racines séminales des plantes à l'apex est compris entre 0,6 et 0,8 mm. L'apex racinaire d'une racine d'ordre 1 a donc une taille identique ou très légèrement supérieure à la taille porale du dispositif de culture. La racine a donc selon toute vraisemblance la capacité de pénétrer dans le milieu, par son apex.

Cependant, toute élongation d'une racine s'accompagne d'un épaissement racinaire. Les racines du traitement contrainte mécanique nulle permettent de confirmer ce phénomène. Il s'agit d'un fait constitutif aux racines. Or, si en condition de contrainte mécanique faible, la racine accroît son diamètre, elle empêche alors son accroissement en longueur.

Il semble donc que "la stratégie" des racines en présence d'une contrainte mécanique faible soit de s'allonger sans s'épaissir. Cette hypothèse, basée sur l'élaboration racinaire, repose sur les résultats de longueur moyenne de ces racines séminales en présence de la contrainte faible. La longueur de ces racines est peu affectée par la contrainte mécanique.

Les racines nodales dont le diamètre à l'apex est supérieur à la taille critique de 0,7 mm ont subi une forte diminution de longueur avec un niveau de contrainte mécanique identique (faible).

En complément, il apparaît que la taille maximale de diamètre racinaire des plantes en présence d'une contrainte mécanique faible soit de 1,2 mm. S'agit-il d'une valeur critique ou seuil d'épaississement pour ces racines qui leur permet de pénétrer dans le milieu de culture en exerçant une force suffisante pour déplacer les billes de verre ? Nos expérimentations qui ne se sont pas intéressées aux forces exercées par les racines sur le support, n'autorisent aucune conclusion à ce sujet.

Nos résultats montrent que les racines des plantes soumises à une contrainte mécanique de forte intensité ont à pénétrer des pores 5 fois plus petits que leur diamètre. Il se produit alors le phénomène déjà caractérisé par certains auteurs, d'épaississement localisé racinaire qui permet à la racine de pénétrer dans le milieu sans se tordre (ABDALLA *et al.*, 1969). La force à appliquer est d'autant plus importante. Notre étude, par la mesure précise du diamètre racinaire sur 4, 5 cm à partir de l'apex, met en évidence un processus d'augmentation de diamètre racinaire mais surtout une lente diminution du diamètre juste derrière l'apex.

En conclusion, le comportement différent entre les deux types de racines, nodale et séminale, trouve son explication dans la dimension de diamètre racinaire à l'apex et non pas dans le rôle prépondérant des racines séminales pour les plantes jeunes par rapport aux racines nodales.

Il faut noter que les racines séminales qui constituent le moyen unique de satisfaire leurs besoins en eau et en éléments nutritifs sont capables d'assurer parfaitement ces fonctions lors d'une contrainte de faible intensité. Par contre, la contrainte de forte intensité met les plantes en difficulté énergétique, qui conduit à la réduction de croissance.

III. 1. 2. Effet de la stérilité : comparaison entre cultures hydroponiques stériles et non stériles

La comparaison des résultats des cultures hydroponiques non stériles et stériles permet de mettre en évidence l'effet du facteur stérilité lorsque des billes de verre sont présentes dans le milieu de culture.

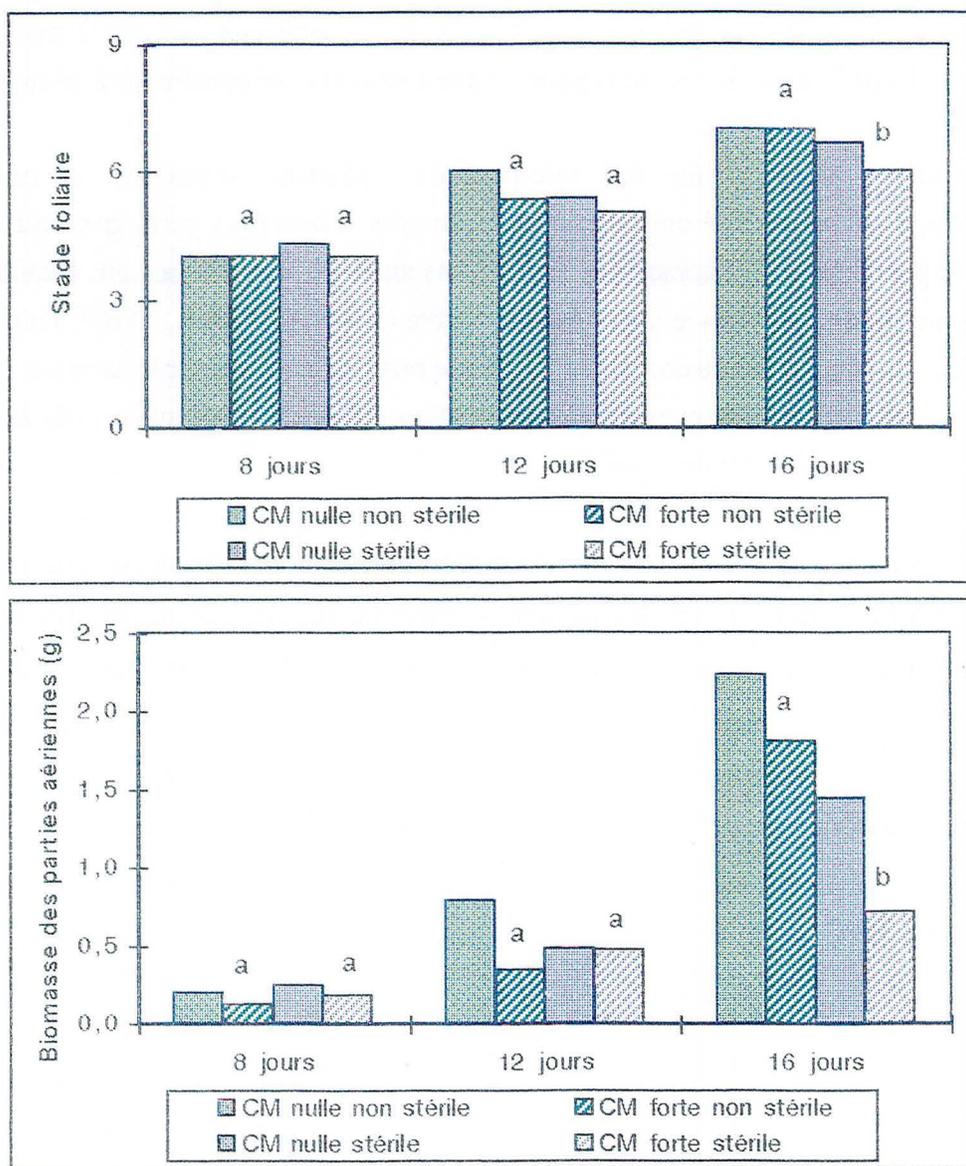


Figure 19 C . Effet de la stérilité du milieu sur la croissance et le développement des parties aériennes du maïs.

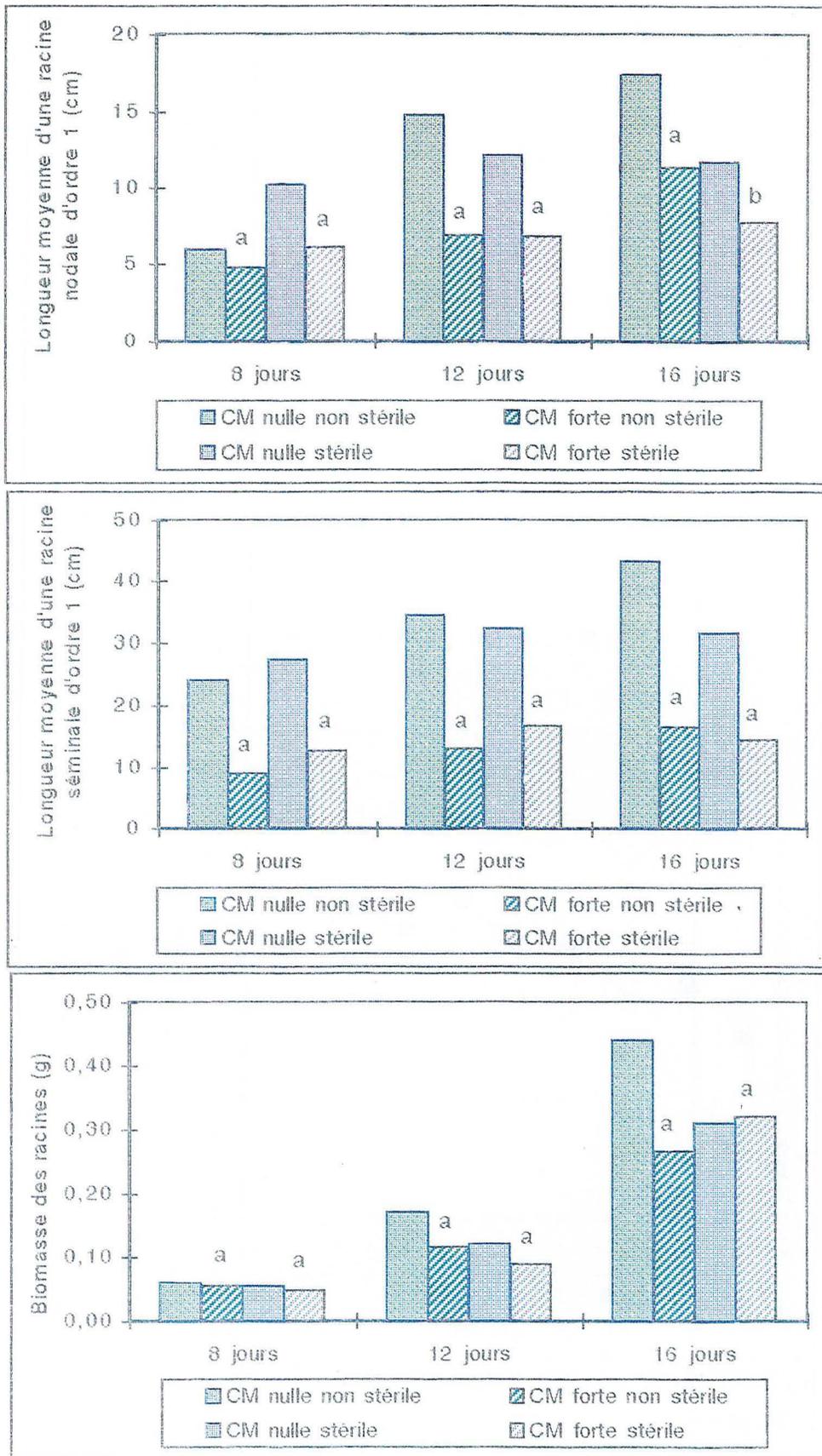


Figure 20 C. Effet de la stérilité du milieu sur la longueur moyenne des racines nodales et séminales (ordre 1) et la biomasse des racines (tous ordres confondus) du maïs.

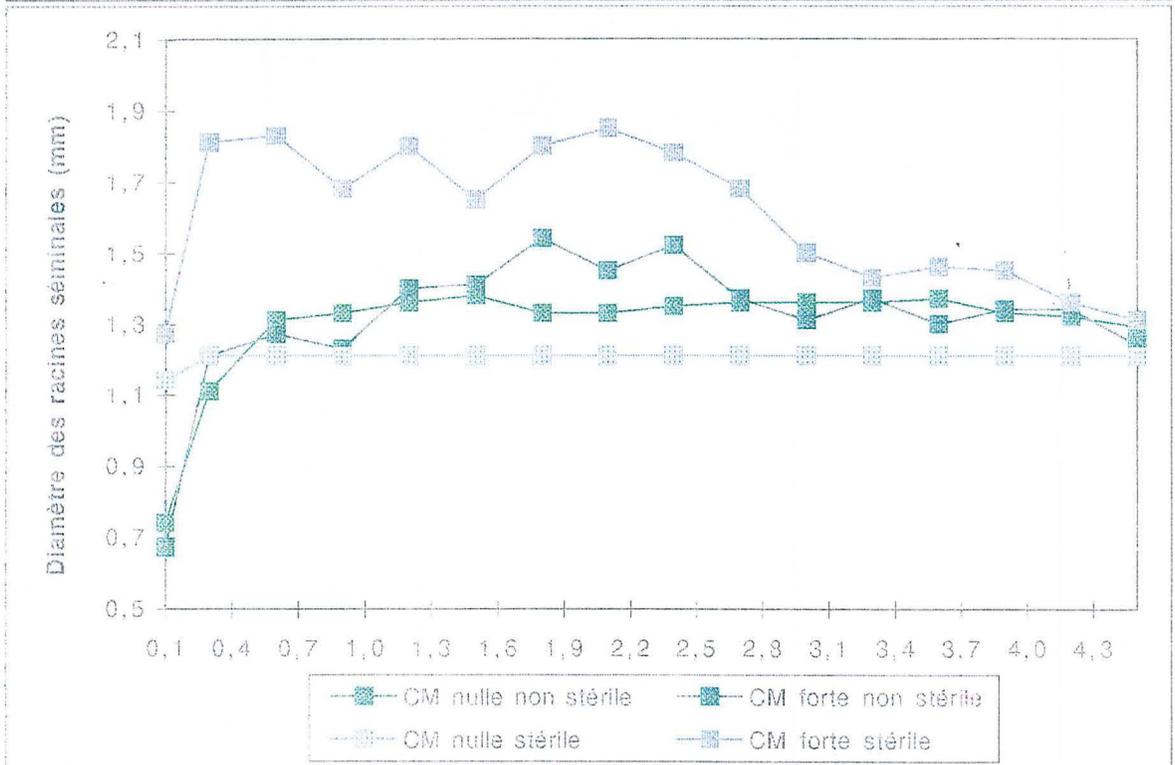
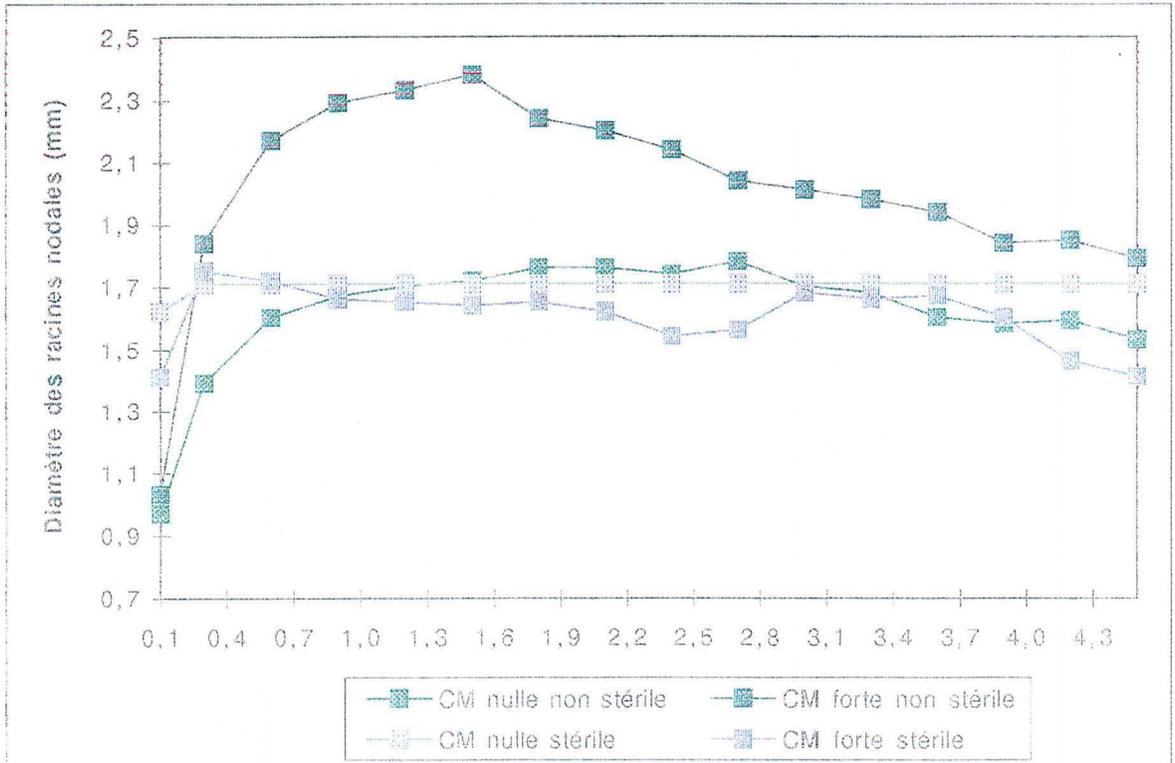


Figure 21 C. Effet du traitement sur le diamètre des racines nodales et séminales (ordre 1) du maïs

La stérilité du milieu de culture ne modifie pas excessivement la morphologie des organes aériens lors de cultures hydroponiques (Figure 19 C). Il existe toutefois une distinction entre les deux cultures concernant la hauteur des plantes : celle-ci est moindre lors des cultures hydroponiques stériles. La hauteur des plantes est au maximum de 47 cm à 16 jours en culture hydroponiques stériles avec billes de verre alors qu'elle avoisine 62 cm en cultures non stériles au même stade. La biomasse des parties aériennes est réduite en conditions stériles à 16 jours de culture.

La présence du facteur stérilité engendre donc des plantes dont la croissance des organes aériens est restreinte par rapport à celui de plantes de même âge.

A propos du système racinaire, la stérilité du milieu n'entraîne qu'exceptionnellement des modifications du nombre et de la longueur moyenne des racines (Figure 20 C). **Globalement, la morphologie du système racinaire n'est pas affectée par le facteur "stérilité".**

En revanche, les valeurs de biomasse racinaire mesurées en cultures hydroponiques stériles sont 15 à 20% plus élevées que celles obtenues en cultures hydroponiques non stériles si l'on considère les plantes de 16 jours. Ce résultat semble surprenant puisqu'il démontrerait que la stérilité peut stimuler l'élaboration racinaire à cet âge. Or ce résultat n'a jamais été constaté lors de cette étude. En fait, cette hausse de biomasse racinaire s'explique par des racines séminales qui présentent un épaissement racinaire accru par rapport aux mêmes racines en cultures non stériles (Figure 21 C). Par exemple, une racine séminale de 16 jours a un diamètre de 1,5 mm maximum dans les zones d'épaississement localisé en cultures non stériles alors que ce diamètre atteint 1,7 à 1,8 mm en cultures hydroponiques stériles.

L'épaississement racinaire le long des racines nodales et séminales dépend des conditions de stérilité du milieu de culture. Les racines nodales sont fortement épaisses en conditions non stériles, alors qu'en conditions de culture stériles ce sont les racines séminales qui présentent le diamètre le plus élevé.

En définitive, la stérilité diminue la croissance des parties aériennes mais ne perturbe pas la réponse du végétal à la contrainte mécanique. Par rapport à la croissance du système racinaire, la stérilité du milieu modifie le diamètre des racines d'ordre 1 mais pas leur longueur moyenne. La stérilité modifie la morphologie racinaire en privilégiant les racines nodales par rapport aux racines séminales.



Photographie 2 C . Dispositif de culture sur substrat solide

III. 2. Effet de la nature du support de culture

III. 2. 1. Cas des cultures sur substrat solide

L'objet de cette étude est d'établir une base de référence des modifications morphologiques de la plante induites par un tassement sur substrat solide. Ces données seront par la suite comparées aux résultats morphologiques issus des cultures en conditions hydroponiques.

Dans cette première partie, l'objectif est de caractériser la croissance et le développement du maïs cultivé sur un substrat solide, en comparant deux densités apparentes de substrat : 1,35 et 1,55 g.cm⁻³. Comme précédemment, les 4 âges de plantes sont comparés : 4, 8, 12 et 16 jours de culture.

Après avoir détaillé les conditions expérimentales de ce travail, nous présentons les résultats, puis nous les discutons.

III. 2. 1. a. Matériels et méthodes

III. 2. 1. a. α. Matériel végétal

Les semences de maïs utilisées (*Zea mays* L.) sont de variété DEA, identiques à celles employées lors des cultures hydroponiques.

III. 2. 1. a. β. Dispositif de culture

√. Description

La culture du maïs est réalisée dans des pots en PVC de 125 mm de diamètre et 110 mm de hauteur (Photographie 2 C). Ces pots sont remplis avec un mélange constitué de sable et de vermiculite dans les proportions respectives 95/5%. La vermiculite est additionnée sous forme broyée en fines particules ce qui permet une homogénéisation parfaite avec le substrat. Le sable de calibre fin (0,5 mm de diamètre) est préalablement lavé et séché. La vermiculite permet de retenir la solution d'arrosage qui est rapidement lessivée dans un substrat de type sableux. Chaque pot contient 1,5 kg de mélange.

√. Simulation de la contrainte mécanique

Le mélange composé de sable et de vermiculite est compacté par tassement à deux niveaux de densités apparentes : 1,35 ou 1,55 g/cm³. La compaction du substrat est réalisée de la manière suivante : Chaque pot est rempli d'une masse de substrat sec connue, en l'occurrence 1,5 kg. La formule suivante

de la **densité apparente** permet de calculer, en fonction des dimensions du pot, la hauteur de substrat dans le pot, équivalente au niveau de densité pré définie :

$$\text{Densité apparente} = M / \pi R^2 h$$

où M : masse de terre sèche

R : rayon du pot

h : hauteur de terre après compaction

L'utilisation d'une presse à bras permet de compacter chaque pot de la valeur désirée. La presse est composée d'un levier permettant d'écraser des disques ajustés au diamètre du pot. L'établissement de la compaction est rapide (5 à 10 minutes) et régulier à l'intérieur du pot.

Le choix de ces deux densités a été réalisé sur la base des données de la bibliographie.

La densité **1,35 g/cm³** est considérée de niveau faible alors que la valeur **1,55 g/cm³** représente une densité apparente élevée.

III. 2. 1. a. γ . Protocole expérimental

\sqrt . Solution nutritive

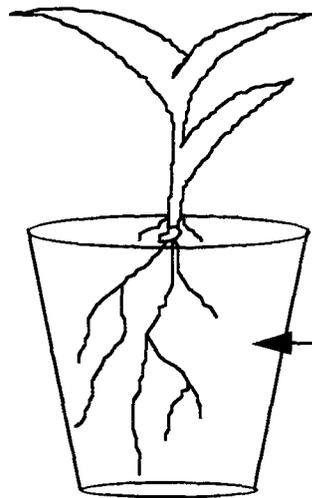
Les plantes sont arrosées tous les deux jours avec de la solution nutritive de type HOAGLAND and ARNON (1938).

\sqrt . Conditions de culture

Une seule semence de maïs est placée par pot, à environ 2,5 cm de la surface du substrat.

Les tubes de culture sont placés en phytotron, chambres de culture avec contrôle de la température, de l'hygrométrie et de la photopériode. La période de **germination** est d'une durée de **3 jours**. Elle se passe à l'obscurité avec une température de 25°C et un taux d'humidité de 85%. Pendant les **durées de culture variables (4, 8, 12 et 16 jours, germination non incluse)**, la photopériode de 16 heures de jour s'accompagne d'une température de 22°C et d'une intensité lumineuse de 700 $\mu\text{M photons /m}^2/\text{s}^{-1}$. Pendant les 8 heures d'obscurité, la température de la chambre de culture est de 18°C. Le taux d'humidité est constant nuit et jour à 65%.

Le nombre de répétitions par traitement (un stade de croissance et une densité) est de 7 pots soit un total de 56 pots (= plantes).



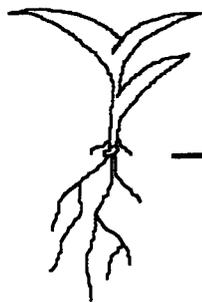
Culture des plantes pendant 4, 8, 12 ou 16 jours

Mélange de sable (95%)
et de vermiculite (5%)

dont la densité détermine deux lots de plantes

Densité $1,35 \text{ g.cm}^{-3}$

Densité $1,55 \text{ g.cm}^{-3}$

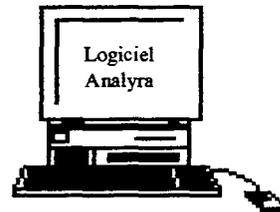
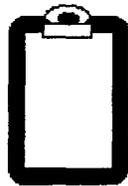


A la récolte

Lavage du système racinaire
à l'eau courante

Vérification sous
une loupe binoculaire
de la propreté des racines

Mesures des paramètres
morphologiques



Hauteur des parties aériennes
Stade foliaire
Nombre de racines d'ordre 1
Longueur racinaire totale
Diamètre des racines

Nombre de racines d'ordre 2
Longueur racinaire moyenne

Biomasses
des parties aériennes
et des racines

Figure 22 C . Récolte des plantes à l'issue de la culture sur substrat solide

III. 2. 1. a. δ . Récolte des plantes

Elle requiert une attention toute particulière pour deux raisons majeures :

- **Le système racinaire doit être conservé intact** à la sortie du pot afin de récupérer la plante entière. Après avoir renversé le pot, nous tenons la plante et utilisons un jet d'eau de faible intensité pour éliminer progressivement le substrat et récupérer la plante. Le substrat est vérifié manuellement pour s'assurer qu'aucun débris végétal n'y subsiste. Cette méthode est peu traumatisante, rapide et nous a permis de récupérer la totalité du végétal sans casser les racines, mêmes les plus longues.

- **Des particules de sable et/ou de vermiculite adhèrent facilement aux racines.** Ce matériel n'a pas une masse négligeable lors du calcul des biomasses racinaires. Il faut donc laver les racines avec de l'eau déminéralisée puis vérifier à la loupe binoculaire qu'il ne reste pas de particules de substrat sur les racines.

Les paramètres suivants ont été mesurés afin de caractériser le développement des plantes : (Figure 22 C).

- Hauteur des parties aériennes en cm
- Stade foliaire ou nombre de feuilles visibles
- Nombre de racines nodales et séminales d'ordre 1
- Longueur moyenne des racines nodales et séminales d'ordre 1 en cm
- Longueur totale des racines séminales en cm
- Biomasse en g des racines nodales et séminales ainsi que des parties aériennes (tige et feuilles)
- Diamètre de chaque racine d'ordre 1 nodale et séminale en mm

III. 2. 1. b. Résultats

L'analyse des résultats est divisée en deux parties. Tout d'abord, les effets de la compaction du substrat sur la croissance des parties aériennes sont analysés puis ensuite, les modifications du système racinaire sont abordées.

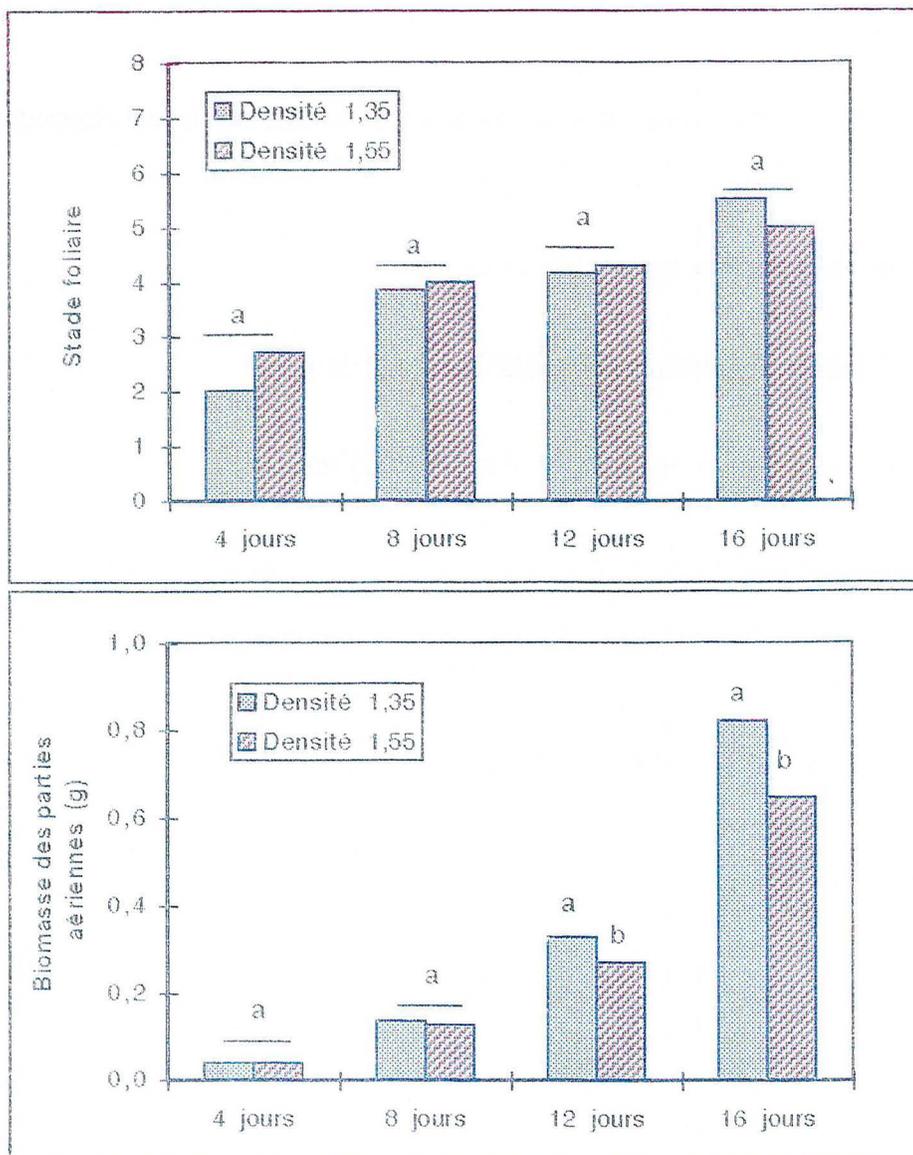


Figure 23 C . Effet de deux densités de substrat sur la croissance et le développement des parties aériennes du maïs

III. 2. 1. b. α . Croissance des parties aériennes en fonction de la densité apparente du substrat.

La hauteur des parties aériennes des plantes n'est pas significativement différente suivant le traitement appliqué (Annexe 6). Ce résultat est applicable quel que soit l'âge envisagé. Cependant, une tendance à la réduction de la hauteur des parties aériennes en présence d'une forte densité apparente de substrat semble se manifester. Cette diminution maximale au stade 12 jours est de l'ordre de 14%.

Aucune différence de développement n'est montrée par l'étude du nombre de feuilles visibles des plantes (ou stade foliaire) (Figure 23 C). Par contre, les valeurs de biomasse aérienne (tige et feuilles confondues) confirment de manière significative la réduction de croissance observée par l'étude de la hauteur des parties aériennes. En effet, à partir du stade 12 jours, les parties aériennes ont une biomasse qui diminue significativement, de l'ordre de 21% au stade 16 jours.

A l'inverse de ce qui se produit pour les trois durées de culture les plus longues (8, 12 et 16 jours), les résultats des plantes de 4 jours ne permettent pas de formuler des hypothèses quant à l'action de la densité du substrat sur le développement des parties aériennes. En effet, les différences observées sont très faibles et de surcroît non significatives au seuil de 5%.

En conclusion, les résultats mettent en évidence des niveaux de sensibilité à la densité du substrat différents suivant les paramètres mesurés : biomasse des parties aériennes, hauteur ou stade foliaire. La hauteur des plantes ainsi que le stade foliaire sont respectivement peu et pas sensibles à l'augmentation de la densité apparente du substrat solide. Au contraire, la biomasse des parties aériennes s'avère très influencée par le niveau de densité apparente. Par ailleurs, il apparaît que les effets de la compaction simulée par une augmentation de la densité apparente s'installent progressivement et sont surtout visibles à partir du stade 12 jours.

III. 2. 1. b. β . Elaboration du système racinaire en fonction de la densité du substrat

Divers paramètres ont été mesurés afin de caractériser l'influence du niveau de densité sur la croissance du système racinaire :

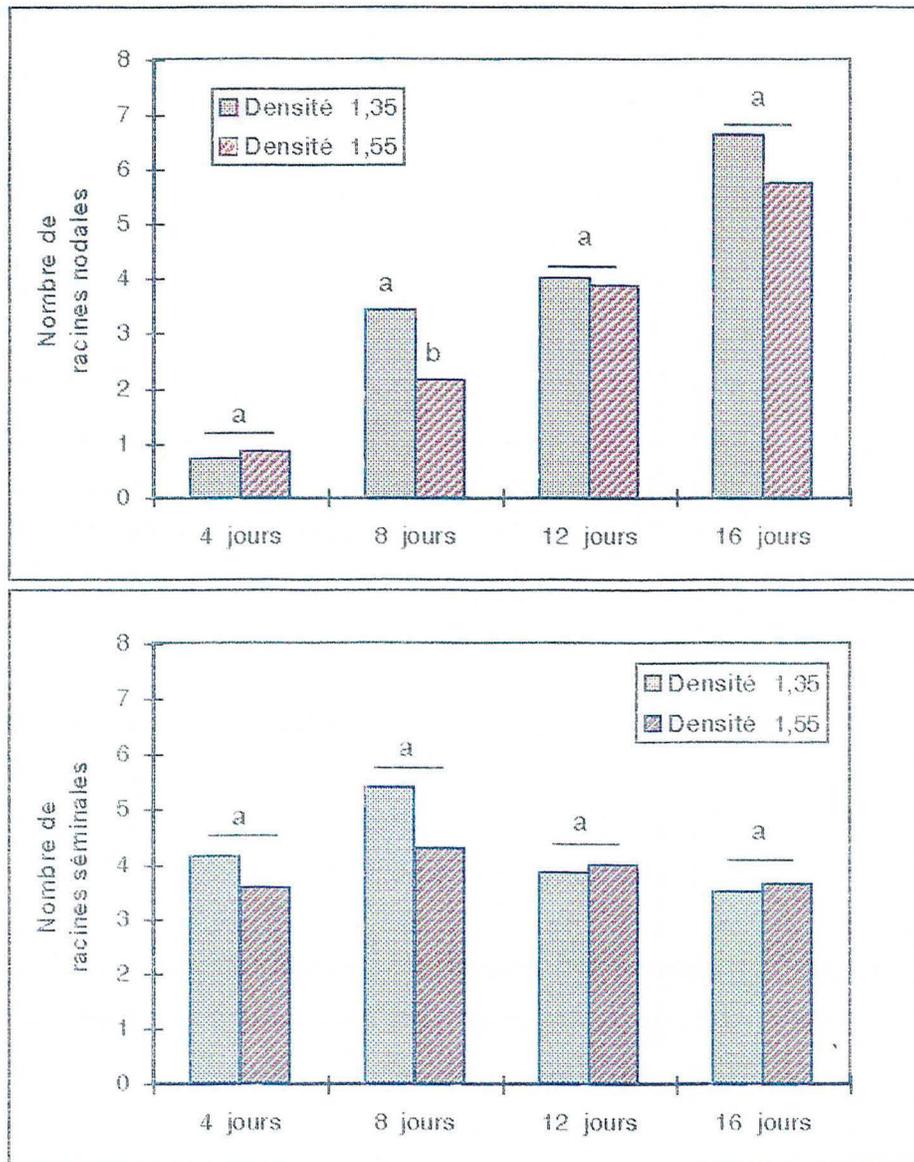


Figure 24 C . Effet de deux densités de substrat sur le nombre de racines d'ordre 1, nodales et séminales du maïs

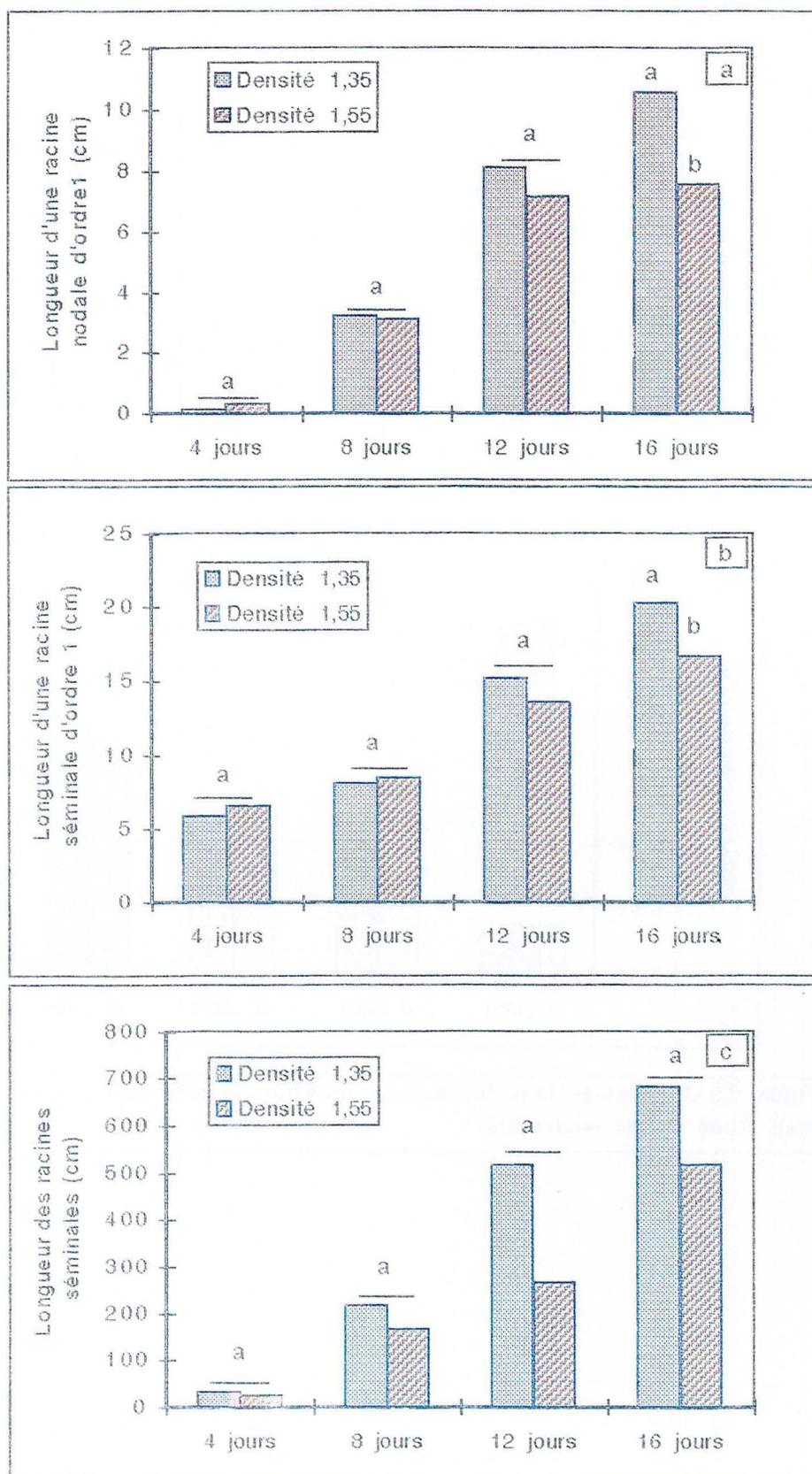


Figure 25 C. Effet de deux densités de substrat sur la longueur moyenne des racines nodales (a) et séminales (b) (ordre 1) et la longueur totale des racines séminales (c) du maïs.

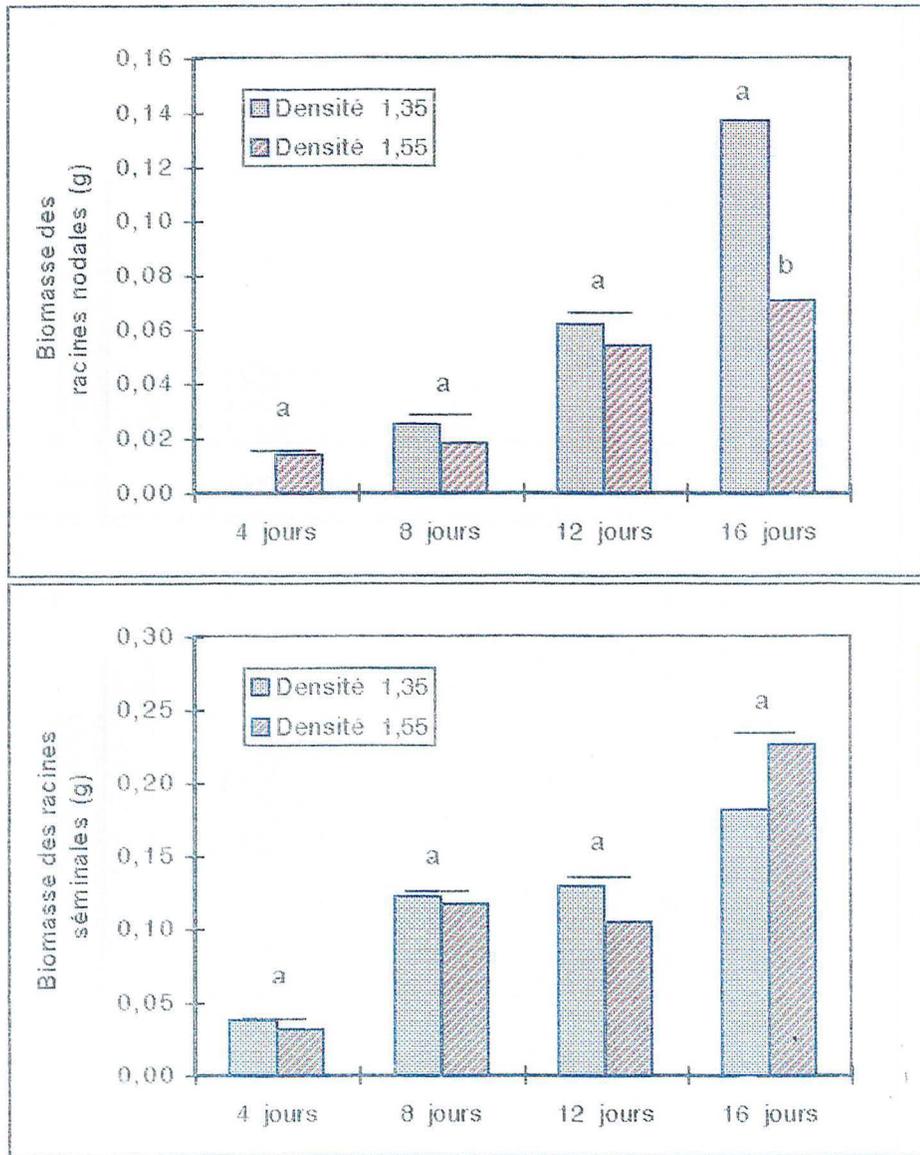


Figure 26 C. Effet de deux densités de substrat sur la biomasse des racines du maïs (tous ordres confondus)

√. Nombre de racines nodales et séminales d'ordre 1

Les résultats indiquent que **le nombre de racines nodales d'ordre 1 augmente avec l'âge des plantes** alors que **le nombre de racines séminales d'ordre 1 est stable**, se situant pour les quatre stades de développement (4, 8, 12 et 16 jours) autour d'une valeur moyenne de 4 (Figure 24 C). **L'effet de la densité du substrat sur l'émission de racines diffère selon que l'on considère les racines nodales ou séminales.** Le nombre de racines nodales est réduit en présence d'une forte densité (densité 1,55), diminution pouvant atteindre 37% chez les plantes de 8 jours. Par contre, il ne semble pas y avoir d'effet de la densité apparente du substrat sur le nombre de racines séminales.

√. Longueur des racines nodales et séminales

Nous avons fait le choix de caractériser la longueur racinaire selon deux paramètres :

* La longueur moyenne des racines d'ordre 1 (somme de la longueur des racines d'ordre 1 divisée par le nombre de ces racines) pour les racines nodales et séminales.

* La longueur racinaire totale (tous ordres confondus).

La longueur moyenne des racines nodales d'ordre 1 est réduite dès 12 jours de culture et de manière significative (au seuil de 5%) à 16 jours sous l'influence d'une densité apparente élevée (Figure 25 C a). La diminution observée pour les plantes âgées de 16 jours correspond à une réduction de longueur de 28%.

Cette diminution est aussi observable chez les racines séminales (Figure 25 C b). Ces racines ont une longueur réduite de 17% en présence d'une densité élevée, au stade 16 jours de culture.

La longueur moyenne des racines d'ordre 1 des plantes est diminuée par l'augmentation de la densité du substrat. Cet effet est similaire chez les deux types de racines, nodales et séminales tant du point de vue de l'intensité que de l'âge de la plante.

La longueur totale de l'ensemble des racines séminales toutes ramifications racinaires confondues a été estimée par la méthode de TENNANT (1975) (Figure 25 C c). La densité du substrat élevée n'exerce qu'une tendance à la réduction sur ce paramètre dès le stade 4 jours. Cependant, une extrême variabilité des valeurs est observée et se traduit par des résultats non significatifs au seuil de 5%.

√. Biomasse racinaire

Lorsqu'une forte densité apparente de substrat est appliquée, **la biomasse des racines nodales et séminales ne varie pas significativement**, sauf au stade 16 jours de culture pour les racines nodales (Figure 26 C).

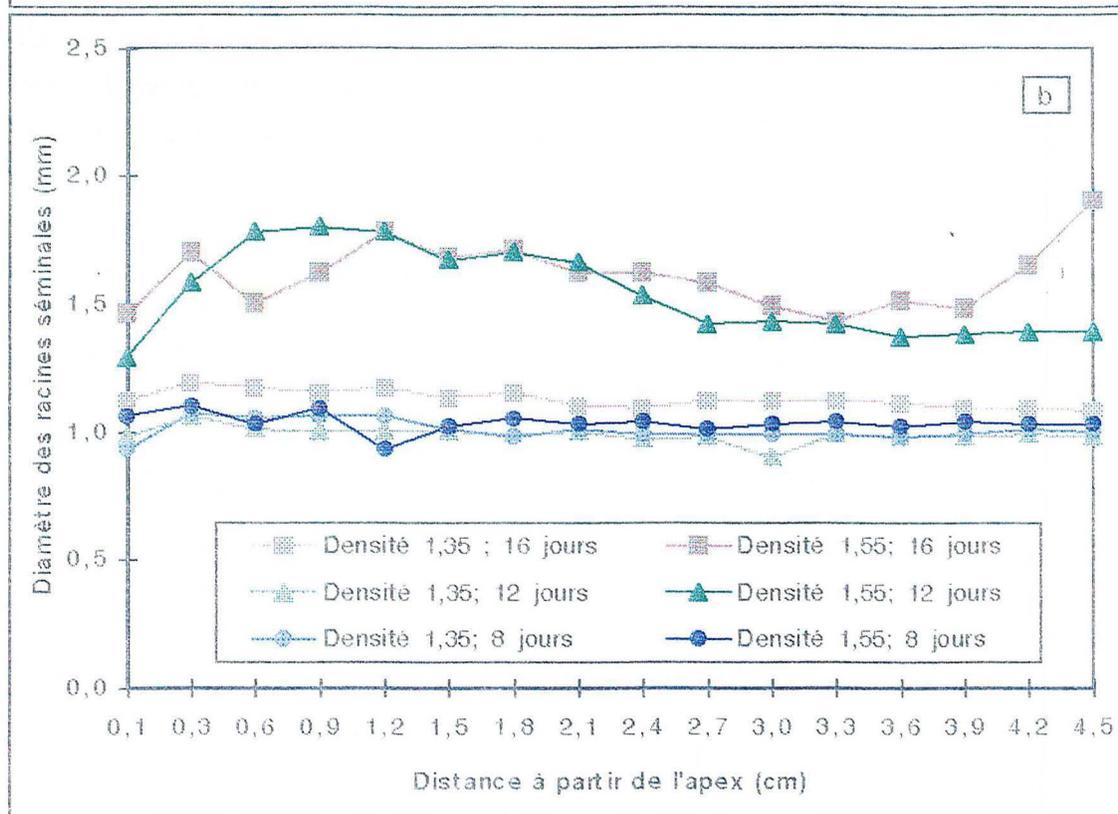
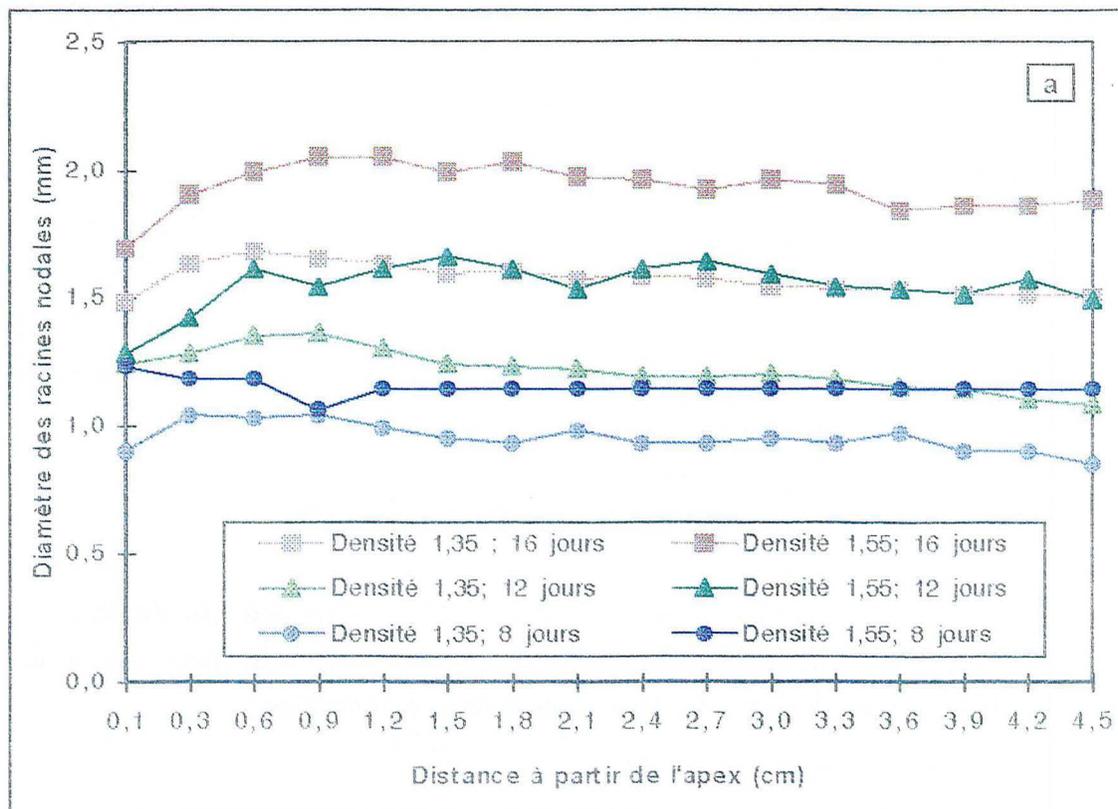


Figure 27 C . Effet de deux densités de substrat sur le diamètre des racines nodales (a) et séminales (b) d'ordre 1 du maïs.

√. Diamètre racinaire

L'étude cinétique du diamètre des racines nodales d'ordre 1 montre que celui-ci augmente régulièrement dans le temps (Figure 27 C a). Le diamètre racinaire est ainsi compris pour l'ensemble des traitements entre les valeurs 0,9 et 2,1 mm. Une densité élevée de substrat (1,55) conduit quel que soit l'âge considéré, à une augmentation du diamètre racinaire des racines nodales d'ordre 1. Cet effet est plus prononcé dans la région de l'apex racinaire avec une augmentation de 0,5 mm. Il est possible de remarquer que les valeurs de diamètre racinaire sur l'ensemble de la zone de mesure (Apex - 4,5 cm) d'une plante issue de culture sur substrat de densité apparente forte sont similaires aux valeurs d'une plante issue du traitement de faible densité apparente d'âge supérieur (+4 jours).

L'allure générale des courbes de diamètre racinaire des racines séminales d'ordre 1 est différente (Figure 27 C b). Il n'est pas possible de mettre en évidence un impact du niveau de densité du substrat solide chez les plantes âgées de 8 jours. Les valeurs de diamètre entre les deux traitements sont similaires. Par contre, les plantes de 12 et 16 jours présentent un diamètre racinaire grandement influencé par le niveau de densité apparente. Une densité de 1,55 conduit à une augmentation du diamètre racinaire de 50%.

Les résultats de diamètre racinaire mettent en évidence des effets différents de la contrainte mécanique selon le type de racines considéré (nodal ou séminal) chez les plantes de 4 et 8 jours. Par contre, à partir de 12 jours de culture, des épaississements racinaires s'observent chez les deux types de racines.

III. 2. 1. c. Discussion : effet de la densité sur la morphologie du maïs

Les résultats de croissance des parties aériennes montrent que l'effet de la densité apparente n'apparaît qu'aux stades les plus âgés des plantes observées (12 et 16 jours). L'augmentation de la densité entraîne une réduction de la croissance qui ne s'explique pas par un retard de développement des plantes. En effet, les différences observées ne se situent pas aux niveaux des nombres de feuilles visibles, qui sont strictement équivalents, mais par rapport à la surface de ces feuilles. Globalement, cet effet conduit à la diminution de la biomasse des parties aériennes. De plus, la hauteur est affectée dans une moindre mesure puisque ce paramètre s'obtient en mesurant la distance de la plus haute feuille à la semence. Visuellement, on note à la récolte une diminution de la hauteur des parties aériennes des traitements soumis à la forte densité.

Les expérimentations de BABALOLA et LAL (1977) sur le maïs en culture sur des sols sableux avec différents niveaux de granulométrie révèlent un effet de la compaction sur la hauteur des parties

aériennes. Ces auteurs décrivent un phénomène que nous avons observé et qu'ils nomment la distorsion des feuilles à l'émergence. **Ce phénomène est apparu lors de nos études** et a causé un retard de croissance entre l'émergence et le stade 4 jours chez les plantes soumises à la forte densité. Pourtant les résultats du stade 4 jours ne mettent pas en évidence un tel délai de développement. Ces plantes présentent au contraire une plus forte vigueur par rapport aux plantes issues de substrat de densité apparente faible. Ce processus de distorsion n'affecte donc pas la croissance.

Parmi l'ensemble des paramètres racinaires mesurés lors de nos travaux, seuls deux facteurs montrent des différences significatives après 16 jours de culture. Il s'agit de la longueur moyenne des racines d'ordre 1 et du diamètre racinaire.

Le paramètre "**longueur moyenne des racines d'ordre 1**" (nodale ou séminale) met en évidence la **diminution d'élongation imposée aux axes principaux racinaires** par la forte densité de substrat. Ceci est seulement observé pour les plantes âgées de 16 jours. Par contre, le paramètre de longueur totale des racines (tous ordres confondus) suggère, par un résultat identique entre les traitements, **une réponse compensatoire** (cf. paragraphe B II. 3. 3. b "ramifications racinaires") **des racines des plantes**. En effet, la longueur des racines d'ordre 2 et 3 peut être accrue, permettant d'obtenir à la récolte des systèmes racinaires de longueur totale équivalente. Cependant, le volume de sol prospecté par ces types de système racinaire n'est sans doute pas similaire : les racines d'ordre 2 et 3 courtes et nombreuses explorent la zone de sol à proximité des racines d'ordre 1 alors que les racines d'ordre 1 soumises à la contrainte explorent une zone de sol plus éloignée. Cette constatation n'est pas sans conséquence sur la nutrition minérale et hydrique du végétal.

Le diamètre racinaire est un facteur qui varie sous l'influence de la densité du substrat. En effet, il est noté un **épaississement des racines** tant nodales que séminales lors de l'application du traitement de forte densité apparente. Les réponses des plantes se produisent pour l'ensemble des durées de culture, mais avec une intensité qui augmente avec l'âge des plantes.

L'évolution des diamètres racinaires sur toute la zone de mesure (apex - 4,5 cm) montre une augmentation transitoire du diamètre dans la région racinaire proche de l'apex et jusqu'à 1 cm. Par la suite, une diminution du diamètre racinaire s'amorce dès 1 cm et s'accroît jusqu'à la fin de la mesure (4,5 cm). Cet effet est particulièrement visible sur les racines séminales des plantes de 12 et 16 jours issues de culture sur forte densité de substrat. Cependant, chez les plantes de 16 jours, l'ensemble des deux phases précédemment décrites (augmentation du diamètre racinaire à l'apex et diminution de ce diamètre racinaire ensuite) se produisent sur plus de 4,5 cm. Ceci se traduit dans nos résultats par une valeur de diamètre racinaire encore très élevée à 4,5 cm de l'apex. La zone de mesure ne s'est pas avérée assez importante vis à vis de la longueur totale de certaines racines à 16 jours de culture pour visualiser les changements de diamètre racinaire.

Les valeurs de diamètre racinaire que nous mettons en évidence, comprises entre 0,9 et 2,1 mm, sont supérieures à celles obtenues par SHIERLAW et ALSTON (1984) chez la même plante âgée de 18

jours lorsque celle-ci est soumise à des densités variant entre 1,2 et 1,75 g/cm³. En effet ces auteurs observent des valeurs de diamètres racinaires comprises entre 1 et 1,5 mm. A propos des valeurs de diamètres racinaires, MATERECHERA *et al.*, (1992) évoquent la possibilité d'obtenir un épaissement de plus forte amplitude au laboratoire qu'en conditions de champ. Si l'on considère cette hypothèse, il est possible que les valeurs de diamètres que nous mentionnons soient supérieures aux valeurs obtenues en conditions naturelles.

Les variations de diamètre racinaire que nous observons dans la zone près de l'apex sont destinées à faciliter la progression des racines dans une couche dense de sol. Une racine plus épaisse a moins de possibilité de se tordre et présente une force de pénétration plus élevée (MATERECHERA *et al.*, 1992). D'ailleurs parmi les facteurs qui influencent la proportion de racines pouvant pénétrer dans une couche dense, certains sont primordiaux :

- Pression maximum que la racine peut exercer (BARLEY, 1968)
- Angle d'interception Racine Sol (DEXTER, 1986)
- Dureté du sol
- Age de la plante
- Présence de voies de passages préexistantes, de basse résistance mécanique

Le diamètre racinaire est donc un **paramètre d'une très haute importance pour la croissance** des racines en substrat de forte densité. La plante a la capacité de restreindre ou d'augmenter son diamètre de façon localisée afin de prospecter un maximum de sol.

Nos résultats témoignent de la capacité du maïs jeune à modifier différemment le diamètre racinaire en fonction de l'âge de la plante. Il n'est pas observé, chez les plantes de 8 jours, de différence significative de diamètre des racines séminales. Ces organes constituent pourtant un compartiment essentiel à ce stade de développement puisque les racines nodales sont trop courtes pour assurer la capture d'éléments nutritifs.

Par ailleurs, les résultats de biomasse racinaire sont très hétérogènes et ne permettent pas d'indiquer un effet de la densité du substrat sur ce paramètre.

Au terme de cette étude en pot sur substrat solide, nous pouvons nous interroger sur le **choix de nos densités de substrat 1,35 et 1,55 g/cm³**. En effet, il semble que compte tenu de la bonne tolérance du maïs à la forte densité de substrat, 1,55 g/cm³ ne constitue pas une valeur seuil au delà de laquelle le maïs stoppe sa croissance, mais la densité 1,55 engendre toutefois des effets visibles sur la croissance de la plante.

Nous avons limité notre étude à deux niveaux intermédiaires de densités, en privilégiant la réalisation d'une cinétique des plantes puisque ce paramètre semble autant influencer la croissance que l'exsudation racinaire, premier pôle d'intérêt de nos travaux. De plus, la prise en compte de plusieurs niveaux de densités aurait été réalisée au détriment du nombre de répétitions par traitements.

Cependant, MISRA et GIBBONS (1996) ont discuté du choix de l'intensité de la compaction à appliquer à une espèce végétale. Ils insistent sur **la difficulté de ce choix**, car un même degré de compaction peut avoir des effets antagonistes chez des espèces végétales différentes. D'autre part, en appliquant un niveau de compaction trop élevé, nous prenons le risque de ne plus maintenir les cultures en conditions favorables de potentiel hydrique ou d'aération. **Dès lors, les effets mesurés ne sont plus seulement ceux de la compaction mais ceux de tous les facteurs du milieu de culture.**

III. 2. 1. c. Conclusions

L'augmentation de la densité apparente du substrat solide modifie la croissance du maïs dès les jeunes stades de son développement. L'amplitude de l'effet dépend de l'âge et de l'intensité de la densité, mais globalement une réduction de la croissance racinaire des axes principaux ainsi qu'une augmentation de longueur des racines d'ordre 2 et 3 sont mises en évidence. Ceci se traduit par une biomasse racinaire équivalente, montrant que ce paramètre ne constitue pas un bon indicateur des modifications morphologiques induites. La principale influence de la densité réside dans l'augmentation du diamètre racinaire qui est transitoire et localisée au premier centimètre de la racine en partant de l'apex. Nos mesures ne portent que sur 5 cm à partir de l'apex mais il n'est généralement pas constaté de variation de diamètre dans des zones racinaires en amont. Cet effet est généralisé aux deux types de racines, nodales et séminales.

Il faut insister sur le fait que de tels effets ont été mis en évidence chez de jeunes plantes et qu'une même étude pratiquée sur des plantes plus âgées ne conduirait pas obligatoirement à des résultats identiques. En effet, la répartition des types de racines serait modifiée avec une incidence vraisemblablement accrue des racines nodales au détriment des racines séminales.

Cependant, l'objectif à long terme de nos travaux est, rappelons-le, de mettre en relation ces résultats morphologiques avec l'exsudation racinaire. C'est notamment pour cette raison que les plantes sont jeunes, l'exsudation étant maximale à ce stade. D'autre part, il demeure le problème de cultiver les plantes âgées en conditions stériles. Notre dispositif le permet pour une durée maximale de 20 jours.

III. 2. 2. Effet de la nature du support physique de culture : comparaison entre cultures hydroponiques non stériles et cultures sur substrat solide

La compréhension de l'effet du facteur "nature du support physique" sur la morphologie de la plante repose sur la comparaison entre les conditions de culture hydroponiques en présence de billes de verre et les conditions de culture sur substrat solide (densité 1,55). Dans les deux cas, le milieu est non stérile.

Avant de comparer le développement et la croissance des plantes dans les deux situations de cultures, il est important de préciser que lors de la culture sur substrat solide, le tassement par compression du sol ne peut être totalement assimilé à la même contrainte mécanique que celle induite par les billes de verre en conditions hydroponiques. Les modes de simulation "billes de verre" et "tassement" ne correspondent pas aux mêmes processus physiques. Le milieu de culture "substrat solide" est un support élastique dont la déformation est possible par les racines en croissance. Par contre, le milieu de culture hydroponique avec billes de verre est rigide. La prospection du sol par les racines entraîne des mouvements isolés de quelques billes de verre. Par contre, **ces deux modes représentent chacun par rapport à leur milieu respectif la composante majeure du processus de compaction.** C'est à ce titre qu'ils peuvent être comparés.

La question posée par cette comparaison est la suivante :

Existe-t-il des similitudes entre la morphologie d'une plante cultivée sur substrat tassé par rapport à celle induite par des billes de verre dans un milieu hydroponique non stérile ?

A la confrontation des résultats des deux traitements, il apparaît que **le développement des plantes issues des cultures hydroponiques est plus rapide que celui des plantes sur substrat solide** (Figure 28 C). Cette première constatation peut trouver une explication dans l'aération qui différencie les modes de cultures. Lors des cultures hydroponiques, le flux d'air produit une aération homogène de l'ensemble de la solution de culture. Par contre, en culture sur substrat solide il existe sans doute des zones moins aérées. Toutefois, il existe un lien entre le processus de compaction et l'aération. Lorsque l'aération a atteint un niveau suffisant, ce qui est le cas dans les deux types de culture, elle influence seulement la morphologie mais n'empêche pas le développement de la plante.

D'autre part, le coût de la croissance des plantes en terme de composés carbonés est plus important sur substrat solide qu'en milieu hydroponique avec billes de verre. L'alimentation hydrique et surtout minérale des plantes est par exemple facilitée dans ces dernières conditions.

Il semble intéressant de noter que la hauteur des parties aériennes des plantes issues de cultures sur substrat solide (densité de 1,55) correspond, pour un stade donné (n), à la hauteur des parties aériennes des plantes cultivées en conditions hydroponiques au stade (n-4 jours). Cette observation est valable pour les durées de culture 12 et 16 jours. **Ceci traduit un retard de développement des plantes d'environ 4 jours.**

Ainsi, les effets induits par un tassement exercé sur un substrat et ceux imposés par des billes de verre sur les parties aériennes sont similaires pour les plantes de 4 et 8 jours. Par contre, la croissance des parties aériennes des plantes âgées de 12 et 16 jours cultivées en conditions hydroponiques est supérieure à celle observée sur les plantes cultivées sur substrat solide.

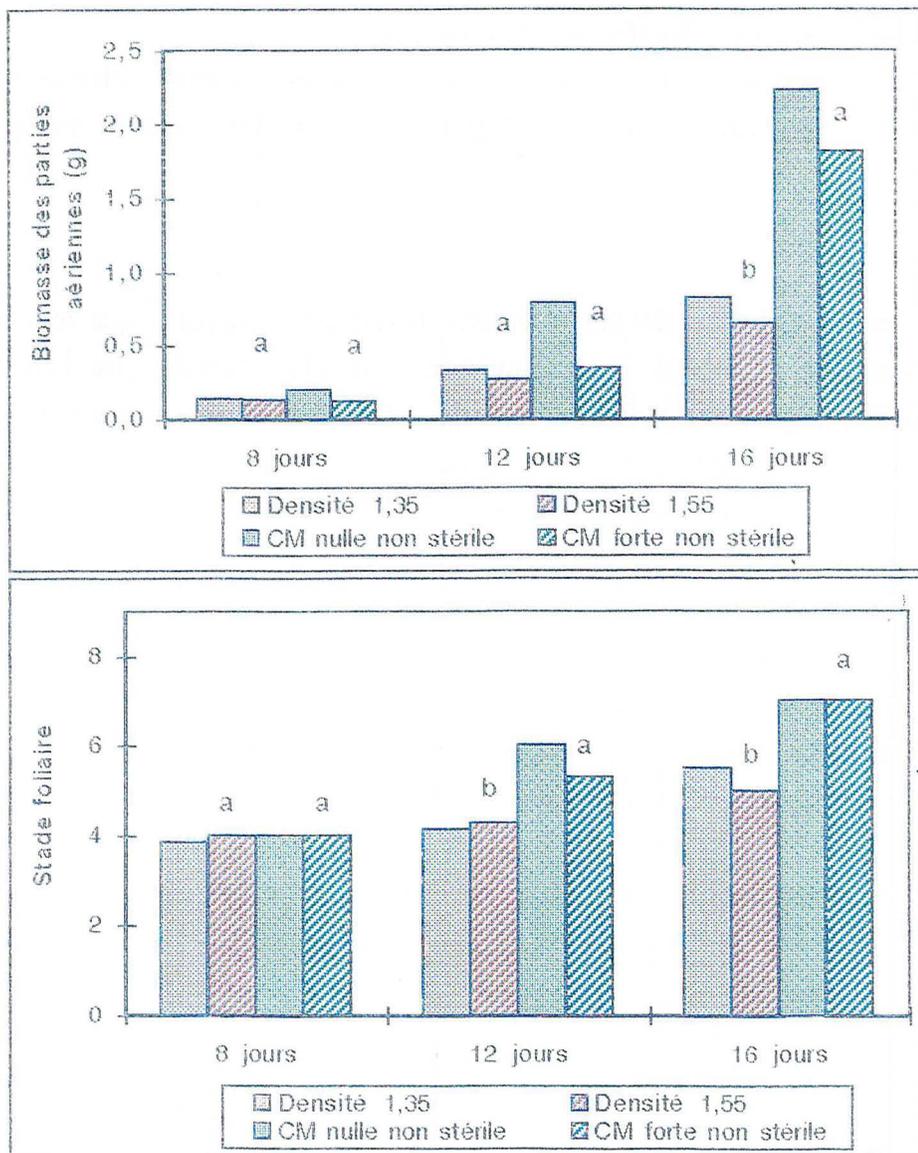


Figure 28 C . Influence de la nature du support physique de culture sur la croissance et le développement des parties aériennes du maïs.

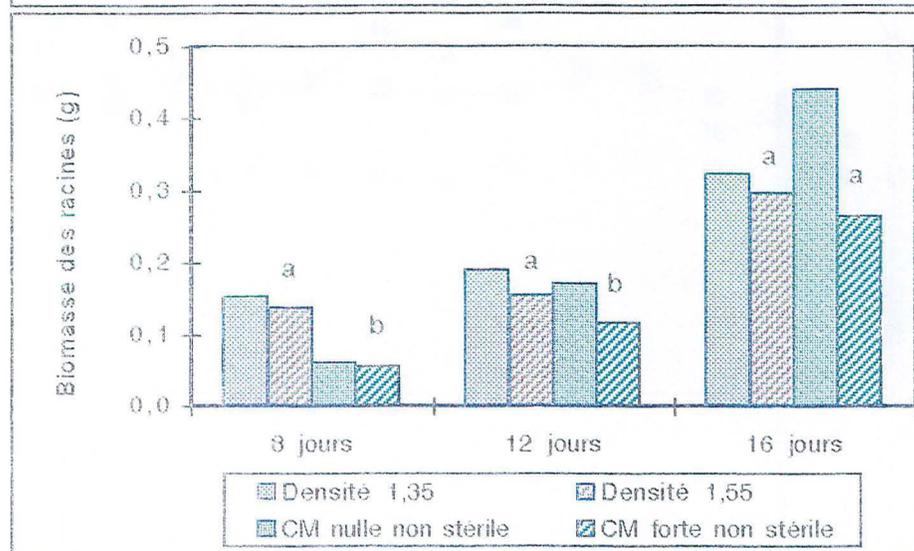
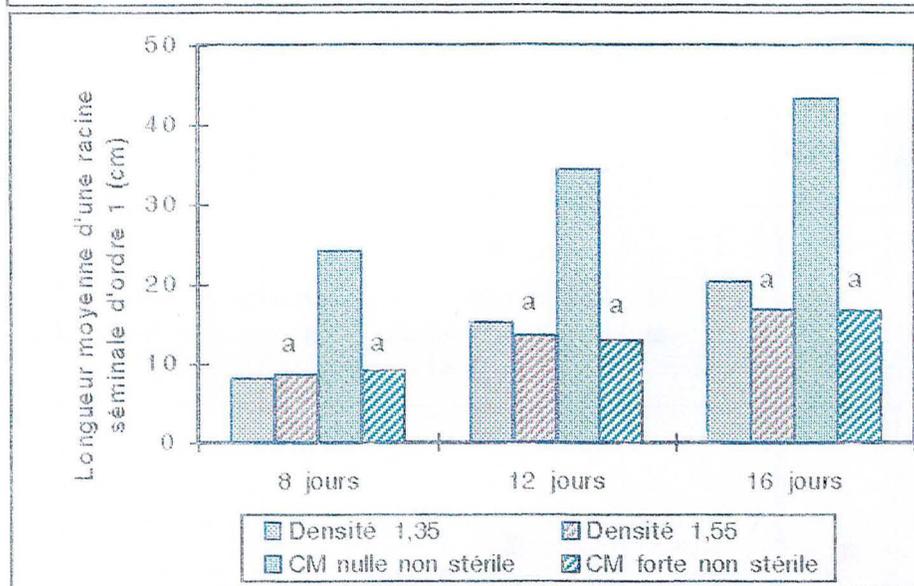
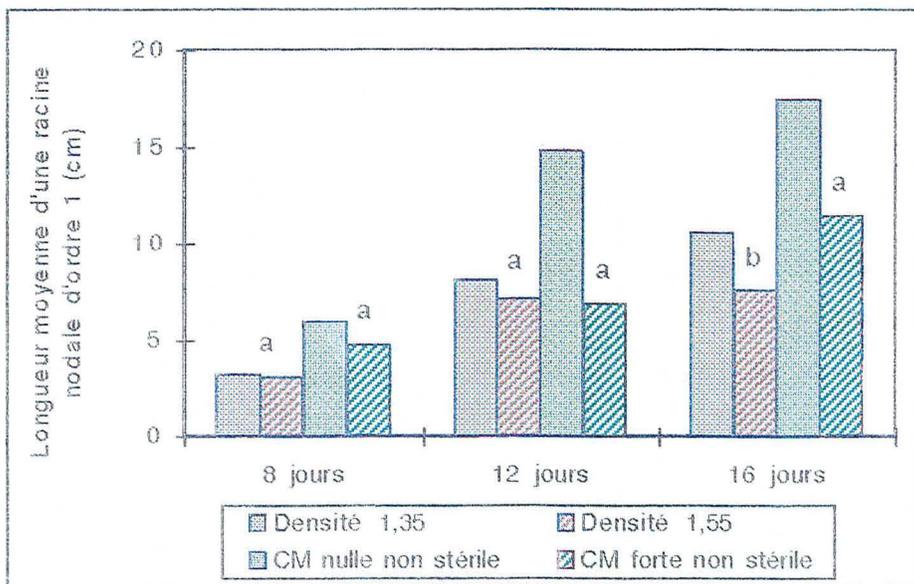


Figure 29 C . Influence de la nature du support physique de culture sur la longueur moyenne des racines nodales et séminales (ordre 1) et la biomasse racinaire (tous ordres confondus) du maïs.

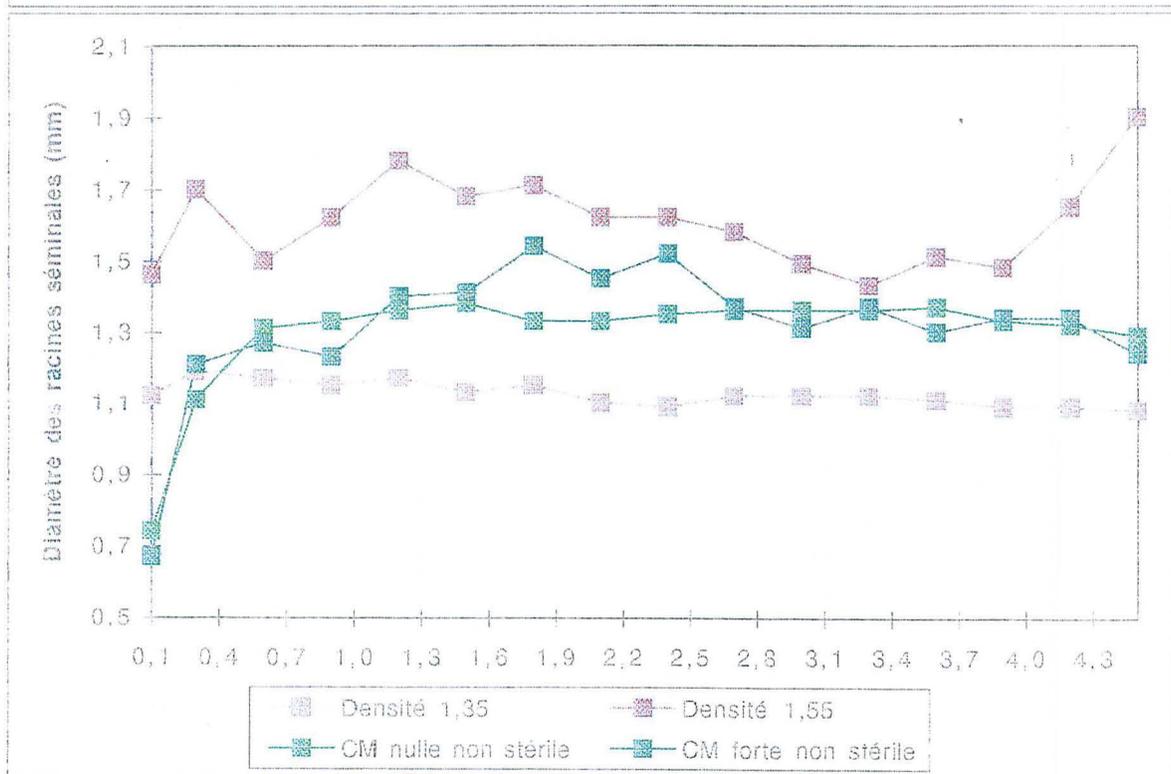
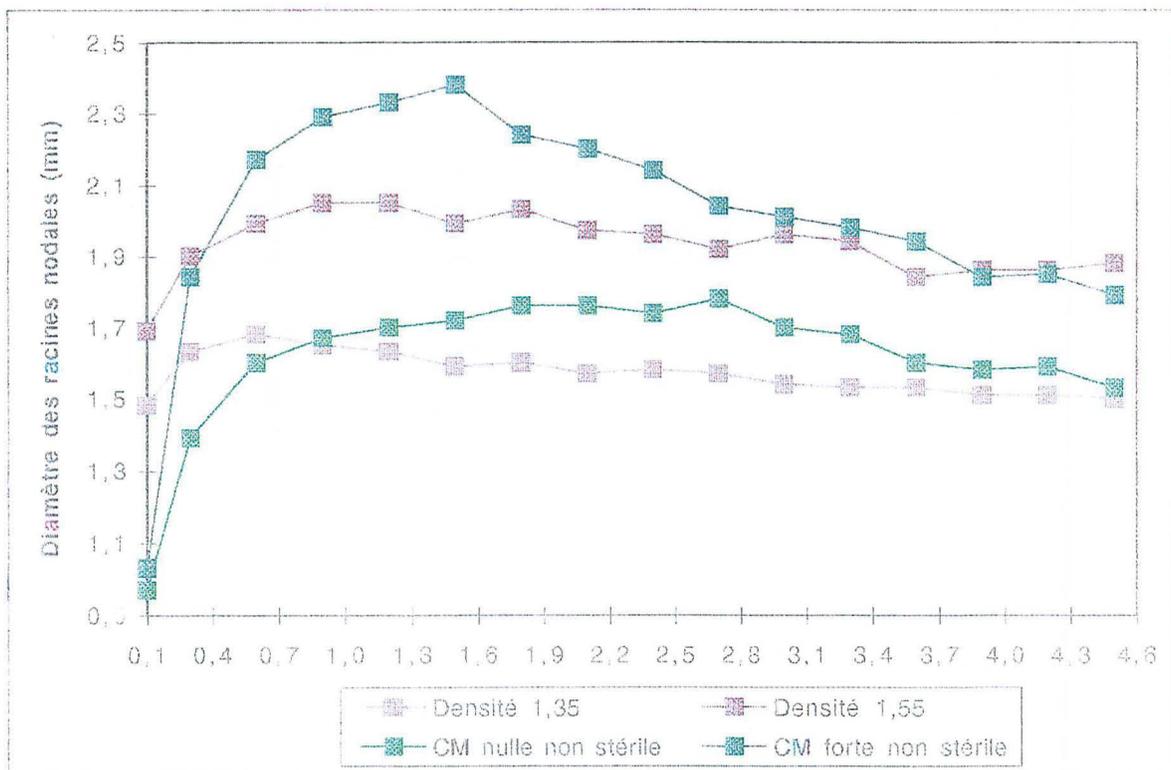


Figure 30 C . Effet du traitement sur le diamètre des racines nodales et séminales (ordre 1) du maïs

Du point de vue du système racinaire, les **longueurs moyennes** des racines des plantes des deux traitements " substrat de densité élevée " et "cultures hydroponiques avec billes de verre" sont très comparables (Figure 29 C). Ainsi, la longueur moyenne d'une racine séminale est identique chez les plantes de 16 jours des deux traitements, avec une valeur de 16 cm. Par contre, l'examen de la **longueur totale des racines séminales** met en évidence un développement racinaire plus lent en conditions de culture sur substrat solide. La valeur de longueur totale des racines séminales des plantes de 12 jours en culture en hydroponie avec billes de verre est identique à la valeur de longueur totale des racines séminales des plantes de 16 jours en culture sur substrat solide tassé. Cependant, **l'étude des biomasses racinaires permet de comprendre le comportement racinaire suivant les conditions culturales**. En effet, à 12 et 16 jours la biomasse racinaire totale (nodales et séminales de tous ordres confondus) est strictement identique quelles que soient les conditions (substrat ou hydroponie). Par contre, la répartition entre la biomasse des racines nodales et séminales est différente : ainsi, en culture sur substrat de forte densité, la part des racines séminales est au moins supérieure d'un tiers, voire du double à 16 jours de culture par comparaison aux cultures hydroponiques simulant une contrainte mécanique forte.

Par ailleurs, **les résultats concernant le diamètre des racines nodales et séminales mettent en évidence des similitudes de réponse** (Figure 30 C). Le traitement se traduit par un fort épaissement racinaire en cultures sur substrat ainsi qu'en conditions hydroponiques non stériles sur les racines nodales et séminales.

La mise en relation de ces résultats permet donc de suggérer **une organisation générale différente du système racinaire suivant le dispositif de culture**. Cette hypothèse est intéressante si l'on considère que le seul fait de modifier le type de culture engendre des modifications de la répartition racinaire (nodale et séminale) au sein de la plante. Ce sont uniquement les racines d'ordre 2 et 3 qui sont modifiées car nos résultats n'ont pas mis en évidence des modifications du rythme d'émission des racines d'ordre 1. Les plantes issues des cultures sur substrat solide de forte densité ont davantage de racines séminales. Ces racines sont pourtant appelées rapidement à se nécroser et à être remplacées par les racines nodales.

En conclusion, la nature du support physique "billes de verre" ou "substrat tassé" influence la morphologie des plantes tant au niveau des parties aériennes que des racines. Cette influence se traduit par un retard de croissance des plantes cultivées sur substrat solide, qui est de l'ordre de 4 jours. Les plantes issues des cultures sur substrat solide de forte densité ont en outre davantage de racines séminales.

III. 3. Le modèle de culture hydroponique en conditions stériles : possibilités et limites

Les résultats discutés précédemment s'appliquent à des conditions particulières de culture (solutions hydroponiques stériles) dont l'intérêt réside dans l'étude de l'exsudation racinaire.

Il convient cependant de comparer aussi les effets de la contrainte en milieu "billes de verre" à ceux résultant d'une contrainte mécanique appliquée sur sol.

Les effets de la contrainte sur les **parties aériennes** de maïs cultivés en sol (au champ ou en culture en pot) sont comparables tant au niveau de l'influence de la contrainte que des valeurs absolues mesurées chez des maïs d'âge équivalent (MASLE et PASSIOURA, 1987; ALEXANDER et MILLER, 1991; IJIMA *et al.*, 1991).

En ce qui concerne le **système racinaire**, la comparaison s'avère assez délicate car les travaux sur sol mentionnent en général un résultat global pour l'ensemble des racines, sans distinction du type (nodales ou séminales) ou de l'ordre. La biomasse racinaire d'un maïs âgé de 28 jours cultivé à différentes densités de sol (1,28 à 1,58 g.cm⁻³) est fortement diminuée par la contrainte mécanique (LIPIEC *et al.*, 1996). Dans nos expérimentations, nous n'obtenons de diminution de la biomasse que pour les plantes de 16 jours. Cet effet sur le système racinaire n'apparaît donc pas chez la jeune plante (avant 16 jours).

Des travaux réalisés en culture sur sol à différentes densités concluent à une diminution de la longueur racinaire du maïs en présence de la contrainte mécanique (DONALD *et al.*, 1987; LOGSDON *et al.*, 1987). Au champ, d'autres études aboutissent aux mêmes conclusions (CHAUDHARY et PRIHAR, 1974). Cependant, l'élongation racinaire est nettement plus importante - en terme de valeur absolue - lorsque les plantes sont cultivées en solution liquide. De même, les ramifications racinaires (tous ordres confondus) sont plus longues en cultures liquides que sur substrat solide (VARNEY *et al.*, 1991).

L'étude des diamètres racinaires en conditions de sol a été réalisée sur différentes espèces végétales (MATERECHERA *et al.*, 1992), mais pas sur le maïs. Le diamètre des racines latérales de maïs cultivé en sol a été mesuré en l'absence de contrainte mécanique (CAHN *et al.*, 1989). Seules certaines expérimentations qui ont caractérisé le diamètre des racines d'ordre 1 du maïs selon la taille des agrégats peuvent permettre une comparaison avec nos mesures (DONALD *et al.*, 1987). Les valeurs de diamètre données par ces auteurs sont inférieures à nos résultats mais il n'est pas fait mention du type de racines considéré (nodale ou séminale). D'autre part, des travaux conduits sur diverses plantes (lupin, orge, blé) font état de l'épaississement racinaire à l'apex en conditions variées de culture (sol ou cultures hydroponiques) (GOSS, 1977; ATWELL, 1990). Par contre, aucune investigation n'a observé de manière continue le diamètre des racines sur une longueur supérieure à 1 cm.

Malgré la difficulté de comparer nos résultats avec ceux de la littérature, il s'avère finalement que l'effet de la contrainte simulée par les billes de verre

entraîne des conséquences morphologiques identiques mais d'intensité différente à celles observées en sol (GROLEAU-RENAUD *et al.*, 1995).

Le dispositif de culture hydroponique stérile permet une récolte facilitée des exsudats racinaires pour des plants de maïs jeunes. Dans ces conditions, les billes de verre constituent un support permettant de simuler une culture en conditions naturelles.

L'utilisation d'un tel modèle entraîne cependant des modifications de la morphologie de la plante, surtout au niveau de son système racinaire. Seules des modifications de l'intensité de la réponse de la plante à la contrainte mécanique sont observées, la répartition entre les types et les ordres racinaires demeurant strictement identique. La stérilité du milieu qui est indispensable à l'étude de l'exsudation racinaire induit une restriction de la croissance des différents organes de la plante.

Enfin, ces conditions particulières d'étude sont facilement reproductibles, permettant d'obtenir dans le temps différents lots de plantes de morphologie équivalentes.

**D - INFLUENCE DE LA CONTRAINTE MECANIQUE
SUR L'EXSUDATION RACINAIRE DU MAÏS
CULTIVE EN CONDITIONS HYDROPONIQUES**

I. Introduction

L'objectif de ce second volet du travail est de quantifier l'exsudation racinaire du maïs en présence d'une contrainte mécanique. Nous avons défini précédemment (introduction générale) la nécessité de se placer en conditions stériles pour évaluer les composés effectivement libérés dans la rhizosphère par les racines des plantes. Le dispositif de culture hydroponique utilisé pour étudier la morphologie racinaire du maïs en situation de contrainte mécanique constitue un outil permettant la mise en place de cette expérimentation. La contrainte mécanique y est simulée à l'aide de billes de verre.

L'exsudation racinaire est un processus complexe : les composés libérés dans la rhizosphère par les racines sont divers et le terme générique "exsudats" regroupe en fait des composés tels que les exsudats (sens strict), les mucilages, les lysats ou les gaz.

A l'aide du dispositif "billes de verre", nous nous proposons d'évaluer la part des fractions suivantes : exsudats solubles, mucilages (insolubles) et gaz (CO₂). Il convient de noter que les exsudats solubles sont nettement majoritaires par rapport aux mucilages (ROVIRA, 1969).

Le compartiment racinaire constitue le siège essentiel de notre attention. La caractérisation de l'exsudation racinaire que nous souhaitons réaliser est double :

- la quantification globale des flux de carbone appréhendés à l'échelle de la plante entière. La répartition du carbone en situation de contrainte mécanique dans la rhizosphère du maïs jeune est étudiée, en observant les compartiments "organes de la plante (parties aériennes et racines)", "les exsudats" ainsi que "la respiration racinaire".

- la quantification de deux fractions exsudées, exsudats solubles et mucilages.

Cette caractérisation quantitative de l'exsudation est basée sur l'étude de la répartition du carbone dans la plante et les compartiments associés (exsudation et respiration). Ce travail est réalisé à l'aide de deux méthodes complémentaires qui estiment deux fractions séparées de carbone.

Ainsi, la quantification du carbone récemment assimilé par la photosynthèse de la plante et qui se distribue dans les différents organes du végétal et les compartiments associés est effectuée par un marquage utilisant du carbone ¹⁴C. Par opposition, nous souhaitons par ailleurs quantifier les modifications de répartition du carbone plus ancien dit "froid" engendrées par la contrainte mécanique. Nous réalisons dans ce but des dosages du carbone contenu dans la plante et les compartiments associés (exsudats et respiration racinaires).

La quantification de l'exsudation racinaire est réalisée sur la base des composés carbonés produits par les racines de maïs.

Par ailleurs, les études réalisées à ce jour ont montré l'extrême sensibilité de l'exsudation vis à vis des conditions de culture. Ainsi, l'exsudation est quantitativement influencée par les conditions climatiques (luminosité, température) ou le milieu de culture des plantes. L'étude des modifications morphologiques induites par le dispositif de culture, présentée dans la première partie de ce travail, s'inscrit dans le cadre de la connaissance de ce facteur. Cependant, il est fait peu mention des conditions dans lesquelles l'exsudation se produit (nature et durée de la période d'exsudation ainsi que méthodes de récupération des composés).

Les différents travaux menés à ce jour sur l'exsudation ont utilisé des milieux d'exsudation variés. Il s'agit le plus souvent d'eau déminéralisée. En effet, ce milieu facilite l'étude qualitative de l'exsudation puisqu'il n'est pas utile de dessaler la solution d'exsudation pour réaliser les dosages. Cependant, l'eau déminéralisée ne constitue pas un milieu d'exsudation proche de celui qui existe à l'état naturel. Nous formulons de sérieuses réserves sur son utilisation en conditions artificielles, car un choc osmotique peut se produire (transition entre la solution de culture et l'eau). D'autres travaux utilisent comme milieu d'exsudation, de la solution nutritive en concentrations variables (pure ou diluée).

Dans notre cas, l'étude quantitative peut être réalisée à priori quel que soit le milieu choisi pour faire exsuder les plantes (milieu salin ou eau déminéralisée). Afin de choisir la nature du milieu d'exsudation la plus adéquate à cette quantification, une étude préliminaire est envisagée.

En préambule de la quantification de l'exsudation, il nous a paru essentiel d'évaluer les modifications de l'exsudation liées au milieu dans lequel cette exsudation se produit.

L'organisation de la deuxième partie de ce document est donc la suivante :

- Expérimentations préliminaires permettant le choix de conditions d'exsudation

	Traitements	
	Conditions hydroponiques stériles	Conditions hydroponiques non stériles
Conditions de culture	Conditions hydroponiques stériles	Conditions hydroponiques non stériles
Contrainte mécanique	Contrainte mécanique nulle	Contrainte mécanique nulle
Age des plantes	12 jours	12 jours
Milieu d'exsudation	- Eau déminéralisée - Solution nutritive - KCl	- Eau déminéralisée - Solution nutritive - KCl
Durée d'exsudation	24 heures	24 heures
Quantification	Exsudats solubles et mucilages	Exsudats solubles et mucilages

- Etude des effets de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire du maïs

** Caractérisation de l'exsudation racinaire*

	Traitements
Conditions de culture	Conditions hydroponiques stériles
Contrainte mécanique	Contrainte mécanique nulle et contrainte mécanique forte
Age des plantes	4, 8, 12 et 16 jours
Milieu d'exsudation	Solution nutritive
Durée d'exsudation	24 heures
Méthodes	Dosage du carbone total des plantes
Quantification	Exsudats solubles et mucilages

** Etude de la répartition du carbone à l'échelle de la plante entière*

	Traitements
Conditions de culture	Conditions hydroponiques stériles
Contrainte mécanique	Contrainte mécanique nulle et contrainte mécanique forte
Age des plantes	8, 12 et 16 jours
Milieu d'exsudation	Solution nutritive
Durée d'exsudation	24 heures
Méthodes	Technique de marquage isotopique au ^{14}C
Quantification	Exsudats solubles et mucilages

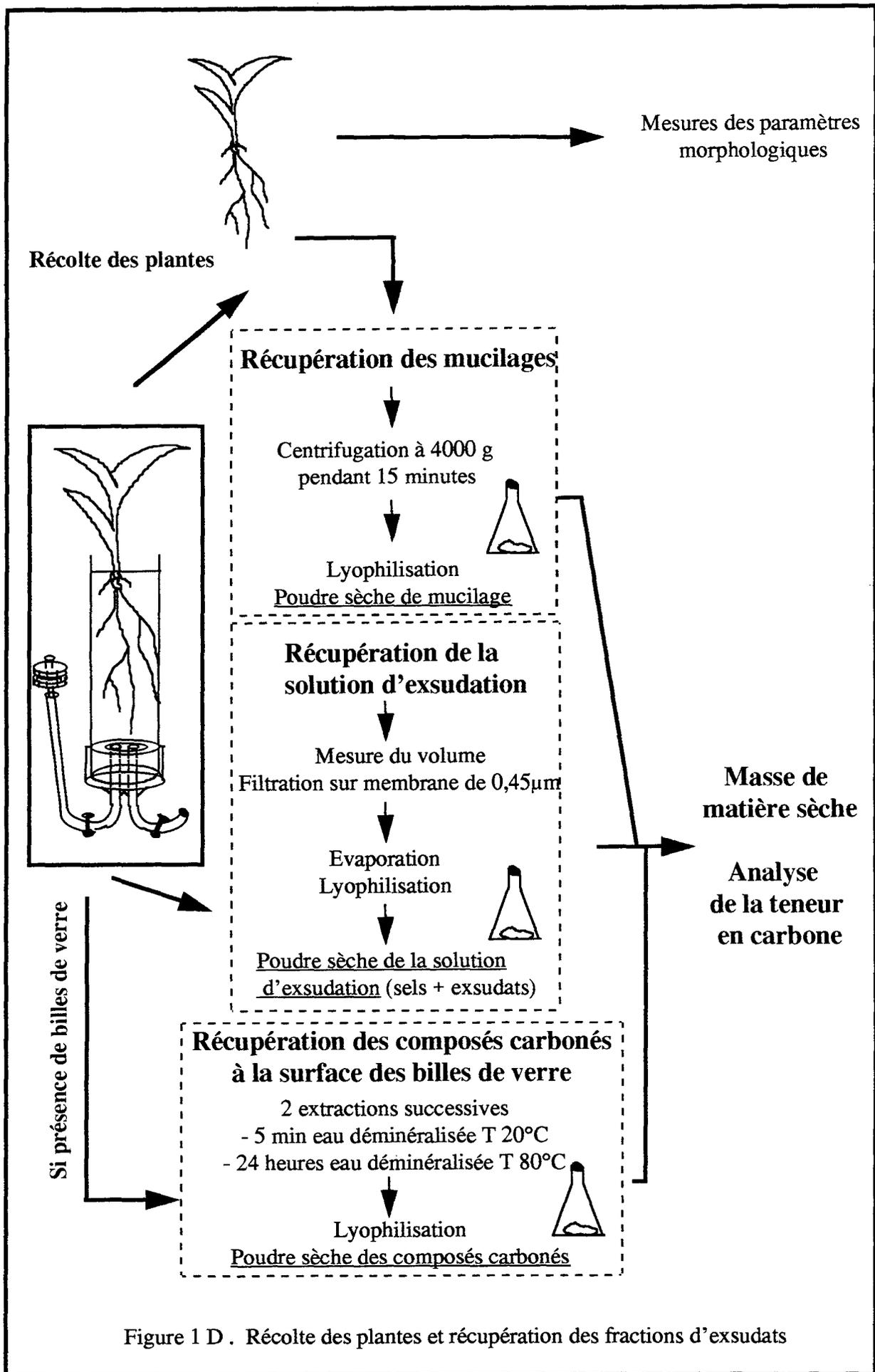


Figure 1 D . Récolte des plantes et récupération des fractions d'exsudats

II. Matériels et méthodes

Cette partie regroupe des informations communes aux expérimentations concernant la quantification de l'exsudation en conditions hydroponiques. Il s'agit de définir les techniques de base, puisque les spécificités propres à chaque expérimentation sont décrites en début de chapitre.

II. 1. Culture des plantes

Les conditions de culture hydroponique ont été décrites dans la première partie de ce document. Elles constituent le point de départ de chacune des expérimentations. Les conditions de culture sont stériles, à l'exception d'une seule expérimentation réalisée en conditions non stériles à titre de comparaison et permettant d'estimer l'influence de la stérilité du milieu sur l'exsudation.

II. 2. Mise en place de la solution d'exsudation

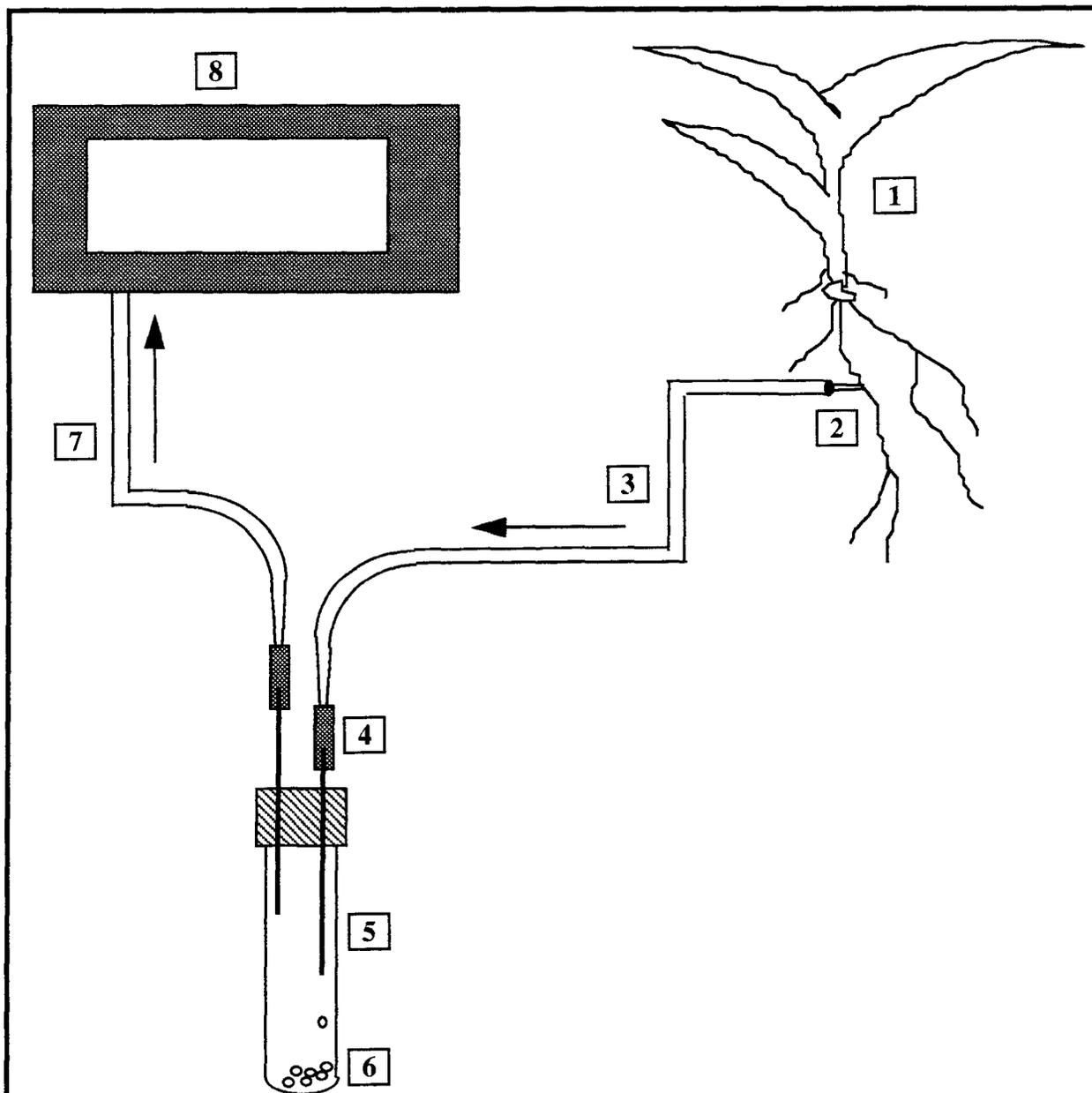
Le terme "solution d'exsudation" désigne tout milieu liquide (de natures variables) dans lequel sont immergées les racines des plantes pendant la période où l'exsudation est mesurée, à l'issue de la culture (4, 8, 12 ou 16 jours).

Au terme de la durée de culture, la solution nutritive contenue dans le dispositif hydroponique est vidée. Une solution d'exsudation, de nature variable selon les expérimentations, est alors fournie aux plantes. Il convient de noter que cette vidange du dispositif de culture, suivie d'un remplacement de la solution ne perturbe pas l'agencement des billes de verre en cas de contrainte mécanique. De plus, cette intervention est rapide (moins de 1 minute).

Les plantes sont maintenues dans ce milieu d'exsudation pendant 24 heures. Cette durée d'exsudation a été choisie car elle correspond à une alternance jour/nuit complète. L'exsudation se produit de façon équilibrée dans la chambre de culture.

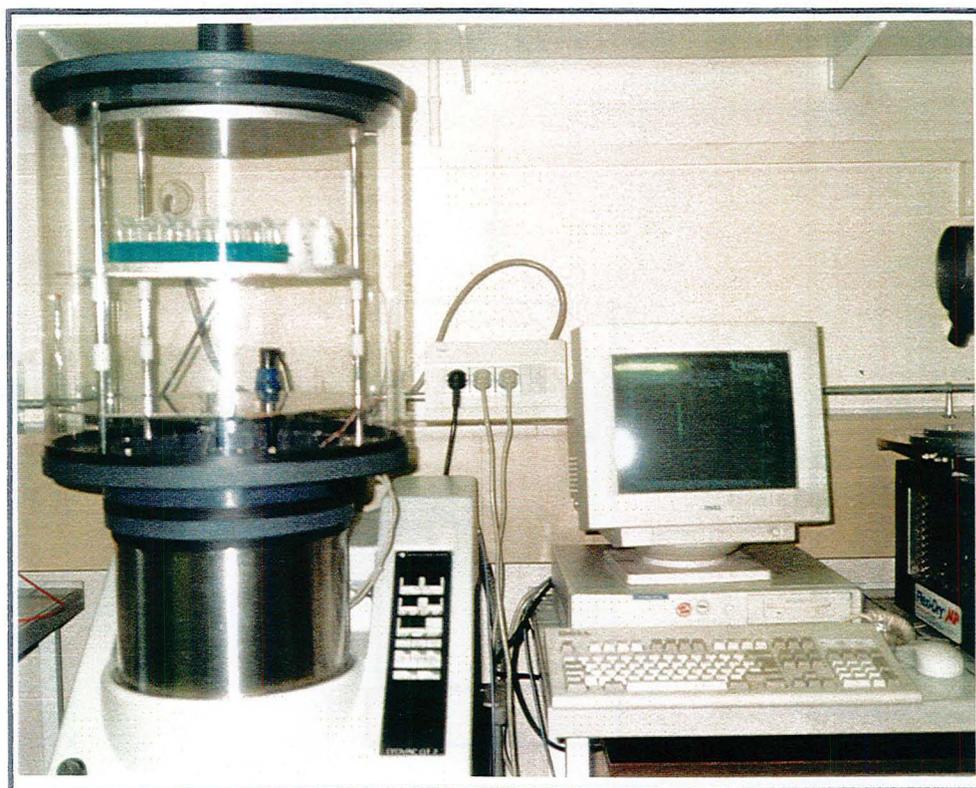
II. 3. Récolte des exsudats racinaires

A la fin de cette période d'exsudation, la récolte des composés libérés par les racines, nommés par le terme générique "exsudats", s'organise selon deux parties distinctes : **les exsudats solubles et les mucilages** (Figure 1 D).



- 1 : Plant de maïs
- 2 : Micro-embout de récolte du mucilage mais empêchant le passage des billes de verre
- 3 : Tuyau d'approvisionnement du mucilage
- 4 : Seringue
- 5 : Tube de récolte hermétiquement clos
- 6 : Mucilage récolté
- 7 : Aspiration
- 8 : Pompe à vide

Figure 2 D . Récolte des mucilages adhérant aux racines de maïs



Photographie 1 D . Lyophilisateur

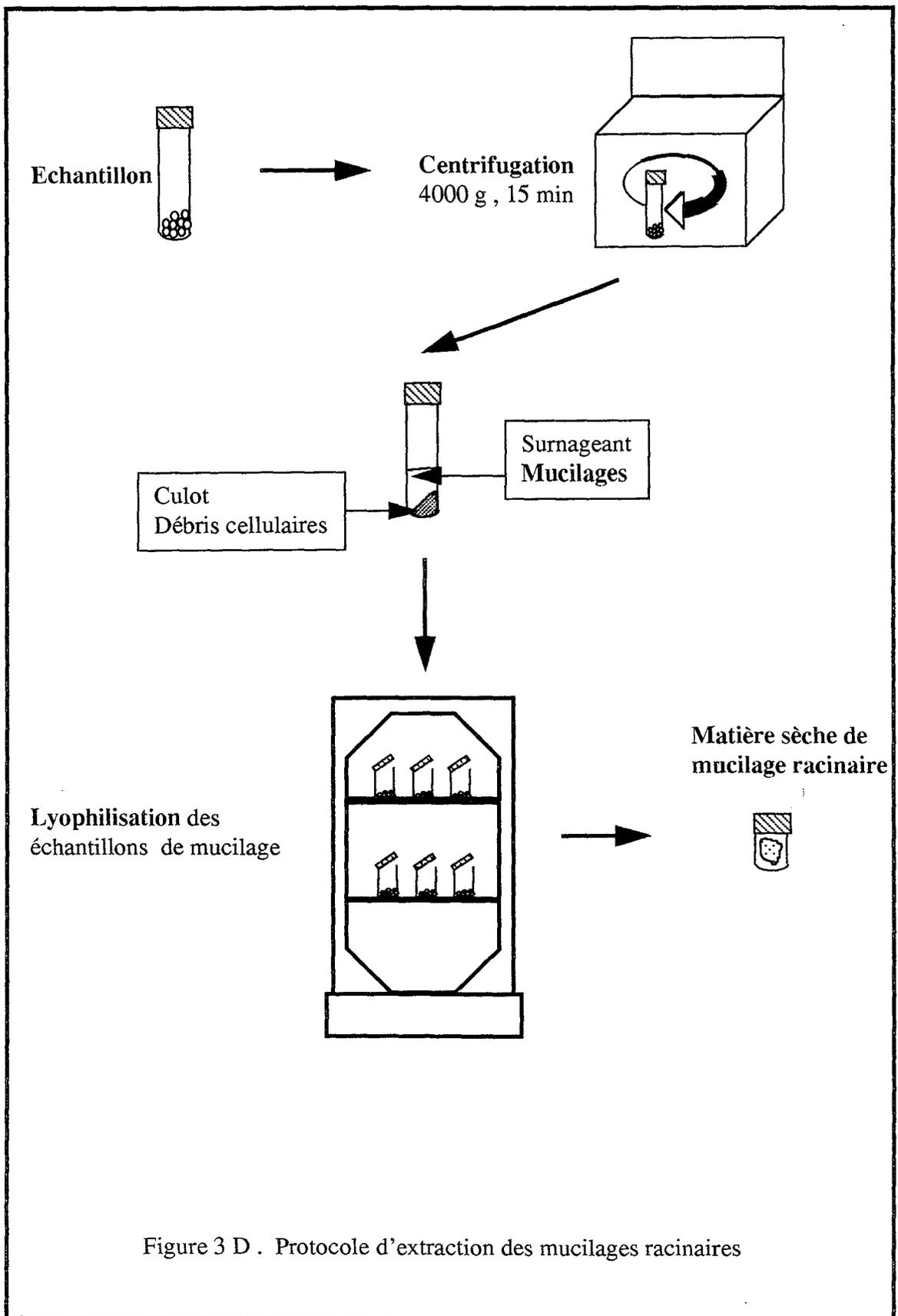


Figure 3 D . Protocole d'extraction des mucilages racinaires

II. 3. 1. Exsudats solubles

Ce terme désigne les composés exsudés qui sont quantifiés à partir de la solution liquide d'exsudation qui baigne les racines.

La solution liquide d'exsudation contenue dans les tubes de culture est récupérée. Son volume est mesuré, puis elle est filtrée (membrane de porosité 0,45 µm). Cette étape permet, en effet, d'éliminer les cellules desquamées ou lysats.

La solution d'exsudation est alors concentrée par un évaporateur sous vide, à une température maximale de 30°C. Cette fraction concentrée est par la suite lyophilisée (Photographie 1 D). La masse de matière sèche des solutions d'exsudation est ainsi déterminée.

II. 3. 2. Mucilages

Les mucilages, après vidange de la solution d'exsudation, adhèrent aux racines des plantes. Ils sont essentiellement localisés dans les zones apicale et d'élongation des racines.

Leur récolte se fait par aspiration sous vide par l'intermédiaire d'un embout en plastique spécialement conçu pour empêcher les billes de verre d'être aspirées conjointement avec les produits mucilagineux lors des traitements de contrainte mécanique forte (Figure 2 D). Les mucilages sont centrifugés à 4000 g pendant 15 minutes. A l'issue de cette centrifugation, le surnageant contient les mucilages tandis que le culot regroupe les débris racinaires ainsi que les cellules desquamées. Le surnageant est ensuite lyophilisé, ce qui permet une estimation de la masse de matière sèche de mucilage (Figure 3 D).

III. Influence de la nature du milieu d'exsudation sur l'exsudation racinaire du maïs

III. 1. Introduction

Le but de cette première étude est de caractériser les modifications de l'exsudation racinaire liées à la nature du milieu d'exsudation ainsi qu'à la stérilité. Ces expérimentations vont permettre de choisir le milieu d'exsudation le plus approprié pour les expérimentations de quantification de l'exsudation racinaire en situation de contrainte mécanique.

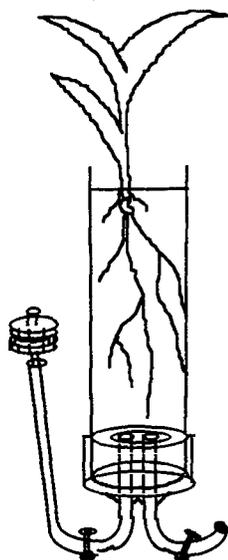
Nous nous proposons de tester l'influence de milieux qui diffèrent selon leur force ionique ou leur composition en sels. Trois milieux (Eau déminéralisée, Solution nutritive et KCl) sont ainsi utilisés. Le choix de tels milieux d'exsudation est basé sur deux critères que sont les nombreuses utilisations de ces milieux (dans le cas de l'eau et de la solution nutritive) dans la littérature ainsi que des travaux antérieurs réalisés en cultures hydroponiques stériles sur le maïs qui ont utilisé de l'eau déminéralisée (BOEUF-TREMBLAY *et al.*, 1995). A partir des données de ces études, il se pose la question de savoir si le milieu "eau déminéralisée" modifie l'exsudation de la plante. On peut penser que la présence d'eau induise un choc osmotique, dû à la différence entre la solution de culture et la solution d'exsudation. Ce choc osmotique peut alors entraîner la vidange du contenu cellulaire des racines. La comparaison d'une exsudation en eau et celle en solution nutritive permet d'établir les différences dues uniquement à la présence des sels minéraux. L'apport du traitement "KCl" dans l'étude est de vérifier s'il existe un effet différent sur l'exsudation suivant la nature des sels minéraux présents dans la solution d'exsudation.

Une seule durée de culture, en l'occurrence 12 jours de culture, est étudiée afin de simplifier ce travail préliminaire. Elle est considérée comme un âge moyen des plantes de notre cinétique. D'autre part, l'influence de la contrainte mécanique n'est pas prise en compte. Seuls les traitements de niveau de contrainte mécanique nulle sont caractérisés.

Il est important de noter que lors de cette expérimentation, la culture des plantes se passe toujours en solution de HOAGLAND et ARNON (1938). Le changement de solution d'exsudation n'intervient qu'au terme de cette période et pour une durée de 24 heures. Aucune carence nutritive n'est apparue pendant la durée de culture.

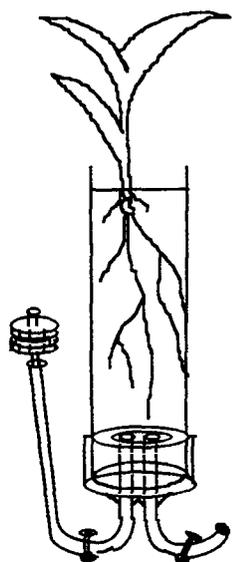
Nous détaillons ci-après les conditions spécifiques de culture des plantes et de récolte des exsudats racinaires, puis dégageons à l'aide des résultats présentés les caractéristiques de l'exsudation du maïs jeune suivant la nature et la stérilité du milieu d'exsudation.

**Culture des plantes
pendant 12 jours**

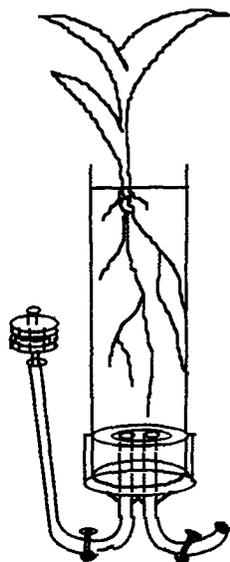


**Solution nutritive
(HOAGLAND and ARNON)**

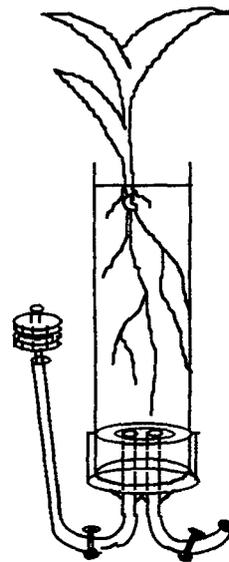
**Distinction des plantes en trois lots
selon la nature du milieu d'exsudation
(24 heures d'exsudation)**



**Exsudation en
eau déminéralisée**



**Exsudation en
solution nutritive
(sans Fer-EDTA)**



Exsudation en KCl

Figure 4 D . Conditions de culture des plantes et nature du milieu d'exsudation

III. 2. Matériels et méthodes

III. 2. 1. Mise en place de l'expérimentation

Lors de cette expérimentation, la **durée de culture est unique** (12 jours de culture) et seuls **des dispositifs de culture sans bille de verre** sont utilisés (contrainte mécanique nulle), la moitié d'entre eux en conditions stériles (Figure 4 D).

La solution d'exsudation placée dans le dispositif au terme de la culture est soit :

- de l'eau déminéralisée, milieu de force ionique nulle
- de la solution nutritive (HOAGLAND et ARNON, 1938) dépourvue de fer car, associé à l'EDTA, ce composé apporte du carbone, élément que nous souhaitons doser. La force ionique de la solution est de 20 mmoles/l.
- du chlorure de potassium (KCl) de force ionique identique à celle de la solution nutritive, mais permettant de vérifier l'influence d'une solution bi sodique.

La période d'exsudation est de 24 heures pour l'ensemble des trois traitements.

III. 2. 2. Récolte des exsudats et des mucilages

Les récoltes du matériel libéré par les plantes sont identiques à celles décrites précédemment. Outre la masse de matière sèche de la solution d'exsudation et du mucilage, des dosages de carbone sont réalisés. La teneur en carbone est obtenue en utilisant un analyseur de carbone fonctionnant sur le principe de la séparation des constituants par une chromatographie en phase gazeuse à la suite d'une combustion à haute température (Annexe 7).

III. 2. 3. Récolte des plantes

Des analyses morphologiques ayant été faites précédemment, la récolte des plantes a pour double objectif de vérifier l'homogénéité de la croissance ainsi que d'obtenir la masse de matière sèche de racines permettant l'expression des résultats.

L'expérimentation permet de multiples comparaisons selon que la **stérilité du milieu** ou la **nature du milieu d'exsudation** sont considérées (Tableau 1 D).

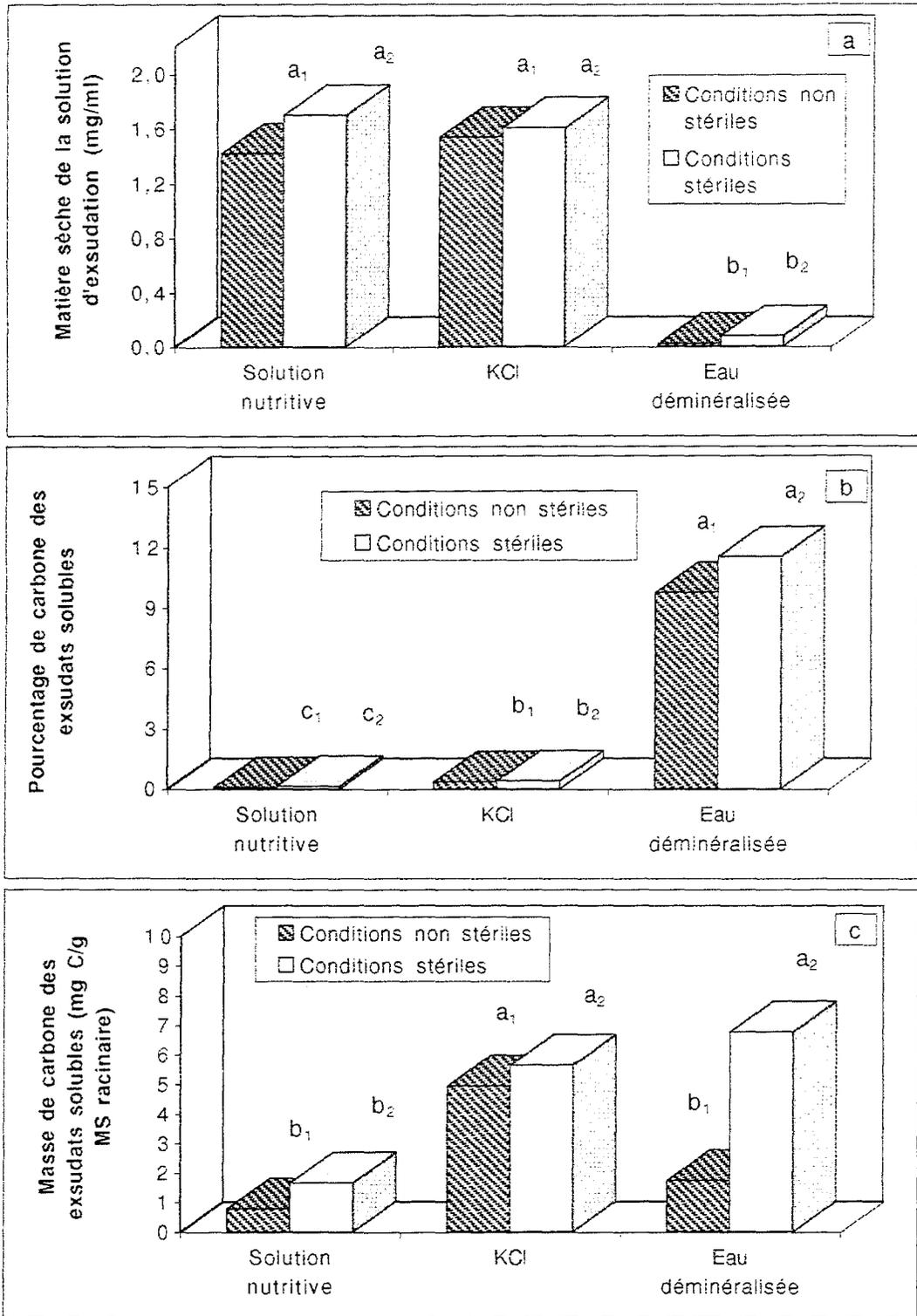


Figure 5 D . Influence de la nature du milieu d'exsudation sur les exsudats solubles du maïs âgé de 12 jours cultivé en conditions hydroponiques stériles ou non stériles.

- a . Matière sèche de la solution d'exsudation (mg/ml)
- b . Pourcentage de carbone des exsudats solubles
- c . Masse de carbone des exsudats solubles (mg carbone/g de matière sèche racinaire)

Comparaisons	Facteur "Nature du milieu"		Facteur "Stérilité"
	Effet de la force ionique	Influence du choix des sels	
Cultures hydroponiques non stériles / Cultures hydroponiques stériles	non		oui
Milieu Eau / Solution nutritive et KCl	oui	non	non
Solution nutritive / KCl	non	oui	non

III. 3. Résultats

La présentation des résultats relatifs à la quantification de l'exsudation racinaire suivant le milieu aborde l'effet de conditions non stériles puis l'influence de conditions stériles. Une discussion est menée afin de dégager les principales caractéristiques quantitatives de l'exsudation racinaire du maïs jeune induites par le milieu expérimental.

III. 3. 1. Exsudats solubles

En conditions non stériles, la masse de matière sèche de la solution d'exsudation est influencée par la nature du milieu d'exsudation (Figure 5 D a). En effet, lorsque la force ionique de la solution d'exsudation est élevée (solution nutritive ou KCl), une augmentation significative de la masse est observée par comparaison avec le traitement "eau déminéralisée". D'autre part, le pourcentage de carbone des solutions d'exsudation est variable selon le milieu. La teneur en carbone augmente fortement passant de teneurs inférieures à 1% à une valeur proche de 10% suivant les traitements (Figure 5 D b).

La quantité de carbone par unité de matière sèche racinaire a été évaluée (Figure 5 D c). L'expression des résultats permet de conclure à des effets quantitatifs différents selon le milieu de culture. Les quantités maximales détectées correspondent au milieu KCl, où la teneur est supérieure respectivement de 75% et 64% à celles observées en solution nutritive et en eau déminéralisée.

En conditions de culture stériles, la masse de matière sèche de la solution d'exsudation fluctue selon la force ionique du milieu. Cette masse est significativement plus faible en l'absence de composés ioniques avec une diminution de 95%. La teneur en carbone varie selon la nature du milieu d'exsudation. En présence d'eau déminéralisée, le pourcentage de carbone est significativement augmenté passant d'une valeur inférieure à 1% à près de 12%.

Lorsque la masse de carbone est exprimée par gramme de matière sèche racinaire, un impact différent des milieux d'exsudation est mis en évidence selon leur force ionique. En effet, les solutions KCl et eau déminéralisée, dont les forces ioniques sont distinctes, induisent une

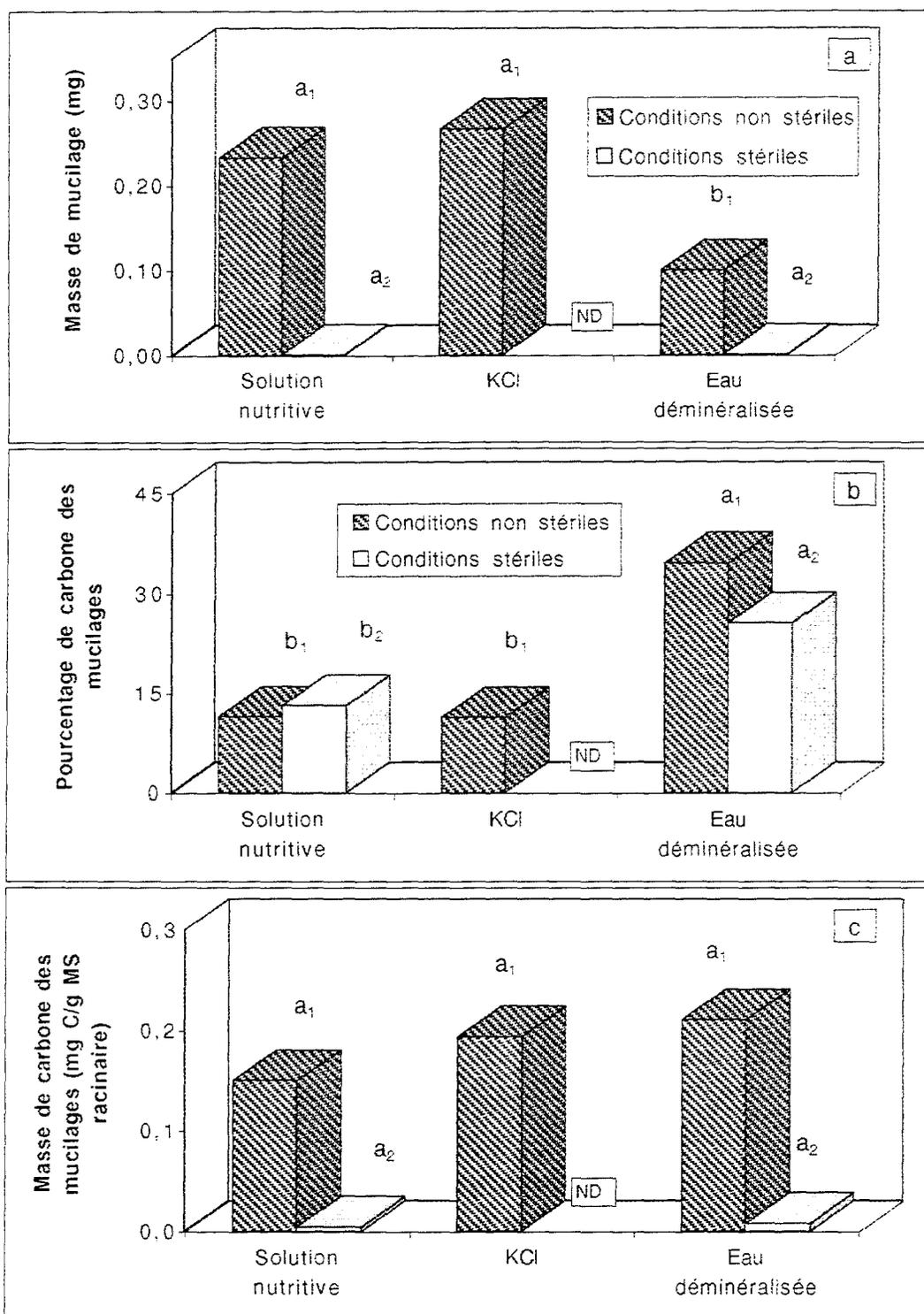


Figure 6 D . Influence de la nature du milieu d'exsudation sur les mucilages du maïs âgé de 12 jours, cultivé en conditions hydroponiques stériles ou non stériles.

- a . Masse de mucilage (mg)
- b . Pourcentage de carbone des mucilages
- c . Masse de carbone des mucilages (mg carbone/g de matière sèche racinaire)

ND . Mesure non déterminée

augmentation de la quantité de carbone, par comparaison à celle retrouvée en solution nutritive. L'augmentation varie d'un facteur 3,3 en KCl à 4 en eau déminéralisée.

III. 3. 2. Mucilages

En conditions non stériles, la masse de mucilage récoltée sur les racines de maïs à leur sortie des tubes de culture varie selon la nature du milieu d'exsudation (Figure 6 D a). Cette quantité est doublée en situation de solution d'exsudation de force ionique élevée (solution nutritive ou KCl).

La teneur en carbone des mucilages récoltés en conditions non stériles est triplée lorsque l'exsudation s'effectue en eau déminéralisée (Figure 6 D b). Exprimée par unité de matière sèche racinaire, les disparités en terme de quantité de carbone s'amenuisent entre les trois traitements (Figure 6 D c).

En conditions stériles, les quantités de mucilage récupérées sur les racines sont extrêmement faibles au point qu'il faille associer les répétitions d'un même traitement pour réaliser les analyses. De plus, les quantités ne varient que peu en fonction des traitements. Toutefois, la teneur en carbone de cette fraction demeure élevée. Elle est de l'ordre de 25% en eau déminéralisée et de 13% en solution nutritive. Les teneurs en carbone exprimées par rapport à la masse de matière sèche racinaire sont très faibles (10^{-4} mg de carbone par gramme de racines).

En conclusion, l'incidence de la nature du milieu d'exsudation s'observe en conditions non stériles tant sur l'exsudation soluble que les mucilages. En conditions stériles, il est mis en évidence une influence de la force ionique sur l'exsudation des composés solubles.

III. 4. Discussion

III. 4. 1. Introduction

L'objectif de ce travail préliminaire est d'établir le choix d'un milieu d'exsudation pour la caractérisation de l'exsudation qui doit être réalisée en conditions stériles. Cependant, la comparaison des deux modes d'étude "conditions stériles" et "non stériles " apporte des indications sur la part des modifications induites par la microflore.

En préambule, il convient de poser les limites d'une comparaison entre des milieux d'exsudation variés. En effet, la seule lecture des résultats de masse de matière sèche de la solution d'exsudation laisse

entrevoir des difficultés qu'il faut surmonter pour caractériser l'exsudation. Dans un milieu de force osmotique (20 mmoles) tel que la solution nutritive ou le KCl, la matière sèche de la solution d'exsudation est constituée en majorité de sels. En d'autres termes, la solution d'exsudation est constituée de sels et d'une fraction minoritaire de composés exsudés. Par contre, en eau déminéralisée, la masse de matière sèche de la solution d'exsudation correspond uniquement à la fraction exsudée par les racines des plantes. **L'utilisation de l'eau déminéralisée permet donc une quantification directe des composés solubles exsudés. Cependant, il convient de s'interroger sur la validité d'utiliser un tel milieu qui apparaît bien différent de celui des conditions naturelles de culture.**

Afin de distinguer, en conditions salines (solution nutritive ou KCl), la part réelle des composés solubles constituant la fraction exsudée, il conviendrait de dessaler ce milieu d'exsudation après récolte. Mais l'utilisation de résines échangeuses d'anions et de cations apparaît non appropriée dans ce cas, car il en résulte des pertes trop importantes de matériel carboné compte tenu des faibles quantités d'exsudats produites. Ainsi, l'estimation de la quantité de composés solubles présents dans la solution d'exsudation se révèle difficile.

D'autres moyens sont à notre disposition afin de tenter d'estimer cette fraction d'exsudats solubles qui représente une part majoritaire de la rhizodéposition en cultures hydroponiques. La première idée est d'estimer la masse de sels minéraux comptabilisée dans la masse totale de matière sèche de la solution d'exsudation. Au temps t_0 de la période d'exsudation, la masse de sels introduite peut être calculée en tenant compte du volume et de la concentration de la solution d'exsudation. Les calculs donnent les résultats suivants : (Tableau 2 D)

Nature de la solution d'exsudation	Masse de sels minéraux de la solution d'exsudation (mg/ml)
Solution nutritive	2,30
KCl	1,48
Eau déminéralisée	0,00

Cependant, la comparaison de ces valeurs avec les résultats permettent de constater que ces données calculées ne traduisent pas la part réelle de sels minéraux à la fin de la culture. En effet, pendant les 24 heures de l'exsudation, la plante prélève pour sa croissance une fraction non estimée de sels minéraux. Il ne nous est pas possible de quantifier cette consommation de sels minéraux par les racines de la plante. De plus, les racines libèrent aussi des composés salins dans le milieu dans une quantité impossible à quantifier.

Par contre, la comparaison de la masse de sels introduite dans chaque tube de culture au temps t_0 de la période d'exsudation et de la masse de matière sèche obtenue à partir de la solution d'exsudation permet d'affirmer que la fraction exsudée est extrêmement minime.

Le paramètre essentiel permettant l'estimation quantitative des composés solubles demeure alors la teneur en carbone des solutions d'exsudation. Nous avons en effet éliminé toutes les sources extérieures de carbone (EDTA associé au fer en solution nutritive) et le carbone dosé ne peut provenir que des exsudats produits. Le carbone est un bon indicateur de la présence des exsudats (sucres, acides aminés, etc...).

La discussion est organisée en deux parties : tout d'abord, il est abordé la comparaison entre les conditions stériles et non stériles puis l'influence de la nature du milieu d'exsudation sur l'exsudation racinaire.

III. 4. 2. Influence du facteur stérilité sur l'exsudation racinaire

III. 4. 2. a. Exsudats solubles

Quel que soit le paramètre descriptif de l'exsudation racinaire soluble (masse de matière sèche, teneur en carbone), le fait de se placer en conditions stériles modifie les quantités de carbone retrouvées en solution nutritive, KCl et eau déminéralisée. Cette augmentation de l'exsudation est notamment remarquable en eau déminéralisée où la teneur en carbone exprimée en mg/g de matière sèche racinaire est multipliée par 3,8 en conditions stériles. Ces résultats vont dans le sens de ceux précédemment exprimés par DARRAH (1991) qui considère que l'accumulation de carbone en conditions non stériles peut être moindre que celle en conditions stériles, à cause de l'utilisation des exsudats par les micro-organismes. D'autre part, les micro-organismes ont une incidence sur la nutrition minérale, facteur connu pour moduler l'exsudation racinaire. En fait, les micro-organismes sont capables de dissoudre les phosphates organiques dans la rhizosphère, mais ils influencent aussi l'absorption de sodium, de chlore ou de phosphore. Cette modulation d'échange au sein de la rhizosphère n'est pas sans interférer avec la production des exsudats racinaires. Selon KRAFFCZYK *et al.*, (1984), la composition des exsudats solubles du maïs en conditions stériles et non stériles est différente. La quantité de sucres constitue néanmoins la seule modification, avec une abondance en conditions stériles (14,28 mg/g) supérieure à celles des conditions non stériles (8,74 mg/g). D'après ces résultats, le carbone entrant pour moitié dans la masse des sucres, il est normal de retrouver une augmentation de la teneur en carbone en conditions stériles.

III. 4. 2. b. Mucilages

Les quantités de mucilage retrouvées sur les racines des plantes sont très largement affectées par la stérilité du milieu d'exsudation. En effet, des quantités faibles de mucilage sont récoltées en conditions stériles. Cette modification quantitative induite par la stérilité du milieu est accompagnée dans une

moindre mesure de variations qualitatives, exprimées en terme de carbone. De plus, les modifications mises en évidence semblent indépendantes de la présence des sels minéraux et par conséquent de la nature de la solution d'exsudation. Elles s'expriment, en effet, aussi bien en eau déminéralisée qu'en solution nutritive, solutions qui diffèrent de 20 unités de force ionique.

Différents travaux ont tenté de comparer le mucilage issu de racines stériles avec celui de racines non stériles. Les expérimentations de GREAVES et DARBYSHIRE (1972) distinguent quelques particularités structurales entre le mucilage issu de ces conditions variables de culture. Elles concernent principalement l'épaisseur du matériel qui avoisine 0,5 à 8 μm en conditions non stériles et seulement 0,5 μm en conditions stériles. Au contraire, les travaux menés par FOSTER en 1982, indiquent une quantité plus importante de mucilage en conditions stériles. Nos résultats vont à l'encontre de cette dernière constatation.

Il est possible de considérer que la fraction mucilagineuse retrouvée en conditions stériles représente uniquement la part élaborée par la plante alors que le mucilage aspiré sur les racines non stériles constitue la somme du matériel d'origine végétale et microbienne. Afin de connaître la part de mucilage provenant de la flore microbienne, il conviendrait de cultiver les plantes en conditions stériles puis de se placer en conditions non stériles pour la seule période d'exsudation de 24 heures. En effet, lors de nos travaux, la population de micro-organismes qui s'est développée dans la rhizosphère est présente depuis 12 jours. Sa capacité à dégrader mais aussi à synthétiser des mucilages est selon toute vraisemblance augmentée. Cette hypothèse n'est toutefois envisageable que si l'on considère que la phase de colonisation de la population bactérienne peut être rapide (inférieure à 24 heures).

Ces hypothèses sont basées sur le fait que la microflore de la rhizosphère est de nature identique à la microflore atmosphérique. Or, sans avoir analysé les agents microbiens contenus dans les tubes de culture, il est sûr que certains d'entre eux diffèrent de ceux retrouvés dans le compartiment rhizosphère en conditions naturelles. En effet, les conditions d'anaérobiose, de température et de luminosité sont quelques exemples des disparités majeures pouvant affecter la présence des composés microbiens.

De manière générale, il n'est pas possible de restreindre les différences quantitatives observées sur la fraction mucilagineuse à une seule modification de la répartition entre matériel d'origine végétale et de nature microbienne. En effet, comme le souligne ROVIRA (1965), la présence des micro-organismes affecte l'exsudation en i) altérant la perméabilité des cellules racinaires, ii) modifiant le métabolisme des racines et iii) modifiant, comme précédemment évoqué, une partie du matériel libéré par les racines.

Dans ces conditions où la physiologie racinaire est altérée par la présence des micro-organismes, des mécanismes de réabsorption / libération des composés, associés à un rythme d'exsudation altéré ne peuvent être ignorés.

Il existe d'autre part, des variations temporelles de libération des substances lorsque les conditions du milieu sont non stériles. WAREMBOURG et BILLES (1979) ont montré sur du blé que la présence de la microflore augmente la période de libération des composés.

III. 4. 3. Influence de la nature du milieu d'exsudation

Les différents résultats qualitatifs et quantitatifs de l'exsudation racinaire sont abordés sur la base d'une comparaison concernant l'incidence de la force ionique des solutions d'exsudation et l'impact du choix des sels minéraux.

III. 4. 3. a. Incidence de la force ionique sur l'exsudation racinaire

La quantité en carbone des deux fractions de composés exsudés (exsudats solubles et mucilage) est très élevée en milieu d'exsudation "eau déminéralisée", comparé aux solutions d'exsudation d'autre nature (KCl et solution nutritive).

Ces modifications peuvent s'expliquer principalement par un choc osmotique qui se produit lors du passage de la solution nutritive à l'eau déminéralisée. Au temps d'exsudation t_0 , les racines sont soumises à un choc osmotique rapide et non graduel. Il est possible que le contenu cellulaire des racines se vide dans la solution d'exsudation, ce matériel étant ensuite comptabilisé comme des composés exsudés par les racines.

D'autre part, la présence de l'eau déminéralisée peut entraîner la solubilisation d'une partie des composés mucilagineux qui sont situés sur les racines. En effet, CHESCHIRE et MUNDIE (1990) évoquent ce processus et avancent le chiffre de 20% de matériel ainsi solubilisé. D'après leurs études, seulement 1% du carbone total de la plante constitue de l'exsudation soluble. Selon ROVIRA (1965), cette constatation est uniquement valable en conditions stériles et lorsque la température de l'eau déminéralisée s'élève.

Il semble donc que la présence de l'eau déminéralisée comme milieu d'exsudation induise des changements quantitatifs de l'exsudation racinaire.

III. 4. 3. b. Impact du choix des sels minéraux sur l'exsudation racinaire

La comparaison de l'effet de deux milieux de force ionique mais de composition saline différente conduit à envisager un impact de la nature des sels minéraux sur la quantité d'exsudats produits. Cet effet se traduit aussi bien en conditions stériles que non stériles. La présence du milieu d'exsudation KCl induit une augmentation de la teneur en carbone de la solution d'exsudation d'un facteur 3 en conditions stériles comparé à la solution nutritive.

D'autres auteurs ont également mis en évidence l'effet des variations de la nutrition minérale sur les modifications qualitatives de l'exsudation racinaire. C'est le cas de MERCKX *et al.*, (1986) sur du maïs cultivé pendant 28 jours en conditions non stériles. La population microbienne joue un rôle car elle est affectée par les modifications de la nutrition minérale. KRAFFCZYK *et al.*, (1984) arrivent aux mêmes conclusions sur du maïs cultivé en conditions non stériles en présence de concentrations élevées de K^+ .

Selon ces auteurs, la déficience de nutrition minérale modifie la surface racinaire couverte par la microflore et par conséquent altère l'exsudation. Ainsi, la proportion de certains composés tels que l'acide malique augmente.

Ces travaux montrent, comme nos résultats semblent l'indiquer, des taux d'éléments carbonés supérieurs en cas de présence accrue de potassium. Il convient cependant de noter que les plantes de nos expérimentations ne sont pas soumises à une culture en milieu carencé mais que seule la période d'exsudation de 24 heures est exposée à une teneur élevée en potassium. Il est alors possible d'affirmer que des variations de l'exsudation racinaire se produisent après une courte période d'exposition au milieu K^+ .

De plus, les plantes ont le même développement racinaire puisque cultivées en solution nutritive complète pendant 12 jours. La morphologie du système racinaire n'est donc pas à l'origine des modifications de teneurs en carbone observées.

III. 5. Conclusions

Les différents résultats obtenus à partir de cette expérimentation permettent de conclure à une extrême sensibilité de l'exsudation racinaire au milieu d'exsudation lorsqu'elle s'effectue en conditions hydroponiques.

En effet, la composition en sels minéraux mais aussi la nature de certains sels modifie considérablement les quantités de carbone libérées par les racines du maïs jeune.

Les teneurs en carbone des exsudats solubles sont plus élevées en milieu dépourvu de sels minéraux (eau déminéralisée) ou au contraire en solution saline à forte dominance de certains sels tels que le KCl.

La présence de la microflore ne modifie pas excessivement ces résultats, mais les diminutions de teneurs des composés carbonés observés dans ce cas s'explique par la dégradation/consommation par ces populations.

En ce qui concerne les mucilages retrouvés sur les racines du maïs, les conditions de variation de culture modifient davantage la quantité totale de mucilage produite plutôt que la composition carbonée du matériel. En effet, les conditions stériles induisent une production très diminuée de mucilage. La teneur en carbone de ce matériel est faible en solution nutritive et KCl (12%) et normale en eau déminéralisée (25 à 35%).

Au terme de cette expérimentation, il nous faut réaliser un choix concernant le milieu d'exsudation le plus apte pour les expérimentations futures de quantification de l'exsudation racinaire.

L'eau déminéralisée est définitivement écartée car son emploi induit des processus physiologiques qui faussent la caractérisation de l'exsudation racinaire.

Les résultats concernant le milieu KCl ont servi davantage de "milieu test" que de réelles conditions envisageables dans cette étude. Ce milieu est en effet très spécifique. Dans les conditions naturelles, des sols présentant une richesse extrême dans ces composés s'observent dans certains pays de l'est. L'intérêt de ce milieu s'exprime alors complètement.

La solution nutritive utilisée pure et dépourvue de fer (EDTA) constitue le milieu d'exsudation optimal pour les plantes dans les conditions de culture hydroponique. C'est d'ailleurs avec l'utilisation de ce milieu d'exsudation que les résultats sont les plus homogènes.

Il reste cependant des problèmes méthodologiques de dosage imputables à la présence des sels minéraux, ce qui empêche une caractérisation directe en masse des exsudats solubles.

Le milieu d'exsudation choisi est donc "la solution nutritive" de HOAGLAND et ARNON (1938) utilisée pure et dépourvue de fer (EDTA).

Les conditions de culture choisies sont des conditions stériles. Elles permettent de doser uniquement la part des exsudats solubles avant toute dégradation par la microflore.

Cependant, dans ces conditions stériles, la part des mucilages est considérablement diminuée. Il demeure pratiquement impossible de collecter ces mucilages sur les racines. Cinq à sept répétitions doivent être associées pour réaliser un dosage. Ceci conduit à l'obtention d'une valeur unique à laquelle il est impossible d'attacher une erreur expérimentale. Il faudrait donc récolter 15 tubes de culture hydroponique stérile par traitement afin d'obtenir des résultats statistiquement valables. Ce travail n'est pas envisageable compte tenu du nombre de traitements que nous pouvons mettre en place simultanément.

L'étude de l'exsudation racinaire chez le maïs en situation de contrainte mécanique est réalisée sur la base de la quantification des composés exsudés solubles. L'étude concernant le mucilage sera néanmoins maintenue au chapitre suivant afin de confirmer (ou d'infirmer) nos résultats.

IV. Etude cinétique des effets de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire du maïs

IV. 1. Introduction

L'objectif de cette étude est de quantifier l'effet de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire du maïs en conditions hydroponiques stériles.

La nature du milieu d'exsudation ainsi que plus généralement les conditions de l'exsudation, ont été décrites dans le chapitre précédent (D III. Influence de la nature du milieu d'exsudation sur l'exsudation racinaire).

L'influence du niveau de contrainte mécanique est simulé par deux traitements : "contrainte mécanique forte" et "contrainte mécanique nulle". Cet effet est étudié pour des durées de culture identiques à celles choisies lors de la première partie de ce travail, à savoir 4, 8, 12 et 16 jours.

L'estimation de l'exsudation racinaire produite par le maïs se réalise en tenant compte des deux fractions essentielles que sont les exsudats solubles et les mucilages. La solution d'exsudation, constituée par la solution nutritive sans fer-EDTA, contient les sels minéraux et les exsudats solubles. Etant donné la faible quantité d'exsudats solubles produits, nous sommes dans l'incapacité de séparer ces fractions par des techniques qui engendreraient des pertes de matériel exsudé.

La quantification de l'exsudation racinaire chez la plante en conditions hydroponiques stériles après une exsudation dans un milieu salin est basée sur la détermination du carbone.

Des études antérieures (1992-1994) ont été conduites sur la même plante modèle dans un dispositif de culture hydroponique stérile identique mais avec une exsudation en eau déminéralisée (BOEUF-TREMBLAY, 1994). Dans ces conditions, il a pu être mis en évidence qu'une quantité de carbone importante est retrouvée à la surface des billes de verre (traitement de contrainte mécanique forte). Tenant compte de ce résultat, nous nous proposons donc de doser le matériel éventuellement déposé à la surface des billes de verre.

Ce chapitre a pour objectif de quantifier l'exsudation racinaire du jeune maïs lors de l'application d'une contrainte mécanique. Le travail s'attache à distinguer la

part des composés solubles libérés dans la solution d'exsudation, des mucilages adhérant aux racines ainsi que de l'éventuel matériel déposé à la surface des billes de verre.

IV. 2. Matériels et méthodes

Les principaux points techniques relatifs à la culture, à l'exsudation ou à la récolte des plantes ont été détaillés lors des chapitres précédents. Seuls sont repris ici les principes généraux de l'expérimentation. Les procédures de récolte des exsudats sont rappelées.

IV. 2. 1. Mise en place de l'expérimentation

Les plantes sont cultivées pendant 4, 8, 12 et 16 jours en conditions hydroponiques stériles. Deux traitements "contrainte mécanique forte" et "contrainte mécanique nulle" sont considérés.

Au terme de la culture, la solution nutritive est vidée et remplacée par la solution d'exsudation (solution nutritive sans fer ni EDTA). La force ionique de cette solution est de 20 mmoles. La période d'exsudation dans ce milieu est de 24 heures pour l'ensemble des traitements.

IV. 2. 2. Récolte du matériel exsudé

Il s'agit de trois fractions essentielles :

- les composés solubles libérés dans la solution d'exsudation liquide
- les mucilages adhérant aux racines nodales et séminales
- le matériel carboné à la surface des billes de verre (traitement contrainte mécanique forte)

IV. 2. 2. a. Composés solubles

Il convient tout d'abord de rappeler que la solution d'exsudation contient à la fois les exsudats solubles mais aussi des sels minéraux.

La solution d'exsudation contenue dans les tubes de culture est récupérée. Son volume est mesuré, puis elle est filtrée (membrane de porosité 0,45 μm) afin d'éliminer les cellules desquamées.

La solution d'exsudation est concentrée puis lyophilisée ce qui permet la détermination de la masse de matière sèche. **La teneur en carbone est déterminée sur cette poudre.**

IV. 2. 2. b. Mucilages

Après vidange de la solution d'exsudation, les mucilages qui adhèrent aux racines des plantes sont visibles. Leur récolte se fait par aspiration sous vide, puis ces mucilages sont centrifugés à 4000 g pendant 15 minutes. Le surnageant est ensuite lyophilisé, ce qui permet **une estimation de la masse de matière sèche.**

IV. 2. 2. c. Matériel carboné à la surface des billes de verre

Afin d'estimer la quantité de composés carbonés adhérant aux billes de verre, il est procédé à un lavage des billes de verre selon le protocole suivant :

Une fraction de billes de verre (25 g) en contact avec les racines est récupérée. Elle subit successivement **deux extractions à l'eau déminéralisée**, qui se distinguent selon le temps et la température :

- 5 minutes dans de l'eau déminéralisée à température ambiante
- 24 heures dans de l'eau déminéralisée à la température de 80°C.

Ces opérations permettent de "décrocher" le matériel d'exsudation qui pourrait s'être déposée sur les billes de verre. La première étape réalisée seule ne récupère qu'une faible partie des composés ce qui permet d'affirmer que lors de la culture, les différents changements de solution nutritive (toutes les 48 à 72 heures) n'entraînent qu'une perte négligeable de matériel exsudé. En effet, ces vidanges des tubes de culture ne durent que quelques secondes et non 5 minutes avec agitation.

Lors des travaux de BOEUF-TREMBLAY *et al.*, (1995), l'extraction utilisait de l'acide sulfurique. L'emploi d'une telle substance n'était pas compatible avec d'autres analyses à réaliser sur ces billes de verre lors de notre étude. Cependant, nous pouvons assurer que la succession des deux extractions à l'eau permet la récupération de quantité identique de composés.

IV. 2. 3. Récolte des plantes

Des analyses morphologiques ayant été faites précédemment, la récolte des plantes a pour double objectif de vérifier l'homogénéité de la croissance ainsi que d'obtenir la masse de matière sèche de racines permettant l'expression des résultats.

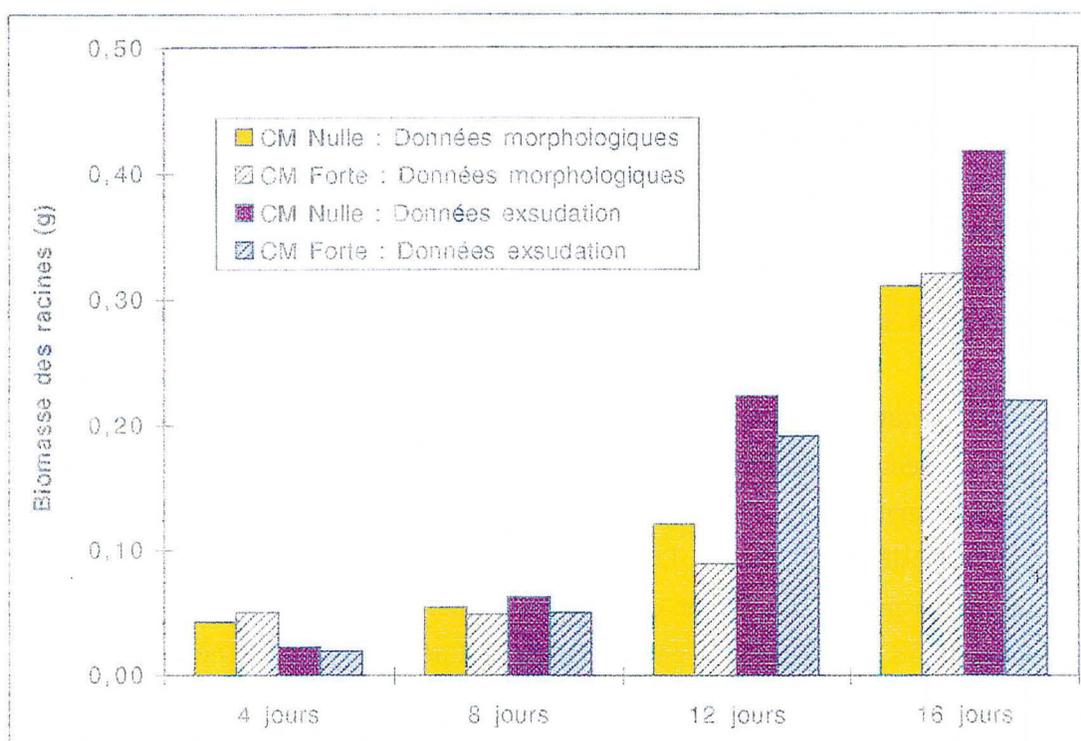


Figure 7 D . Comparaison des valeurs de biomasse racinaire obtenues lors d'expérimentations distinctes (morphologie ou exsudation) à partir de maïs cultivés en conditions hydroponiques stériles.

IV. 3. Résultats

IV. 3. 1. Croissance des plantes

L'observation des paramètres morphologiques des parties aériennes et des racines des plantes permet de conclure à **une croissance homogène de ce lot de plantes.**

Toutefois, nous avons voulu comparer les plantes cultivées pour l'étude de la morphologie et celles utilisées pour la quantification de l'exsudation.

Un seul paramètre de l'étude morphologique présente des valeurs différentes entre les expérimentations successives. Il s'agit de **la biomasse racinaire** (Figure 7 D). En effet, les plantes de 12 et 16 jours de culture de l'expérimentation "exsudation" ont globalement une biomasse racinaire supérieure. **De plus, alors qu'il n'est pas montré de différence significative entre les deux traitements ("contrainte mécanique forte" et "contrainte mécanique nulle") lors de l'expérimentation de morphologie, la biomasse des plantes âgées de 16 jours de l'expérimentation concernant l'exsudation est significativement diminuée lors de l'application de la contrainte mécanique.**

Ce résultat ne compromet pas les conclusions de l'étude sur la morphologie (C II Effet de la contrainte mécanique sur la morphologie : cas des cultures hydroponiques stériles) car il s'agit d'un cas isolé de réponse à la contrainte mécanique.

Les plantes de 16 jours sont toutefois prises en compte dans les résultats présentés ci-dessous pour diverses raisons :

- nous savons que **ce paramètre modifié**, pour des raisons indéterminées, **constitue la seule modification morphologique de ce lot de plantes.** En effet, outre les données morphologiques des parties aériennes qui sont correctes, **aucune anomalie visible de croissance** (carences, absorption moindre ou exagérée de solution nutritive lors de la culture, contamination bactérienne, choc thermique, etc...) **n'a été détectée journalièrement lors de la culture.**

- ces plantes **constituent le lot le plus âgé de notre cinétique et apportent des informations essentielles sur l'exsudation.**

IV. 3. 2. Influence de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire

IV. 3. 2. a. Composés carbonés solubles

La quantification des composés solubles dans la solution liquide d'exsudation est réalisée sur la base de la masse de carbone exprimée en mg / plante / 24 heures (Figure 8 D). **La quantité de carbone augmente avec l'âge de la plante, quel que soit le niveau de contrainte mécanique**

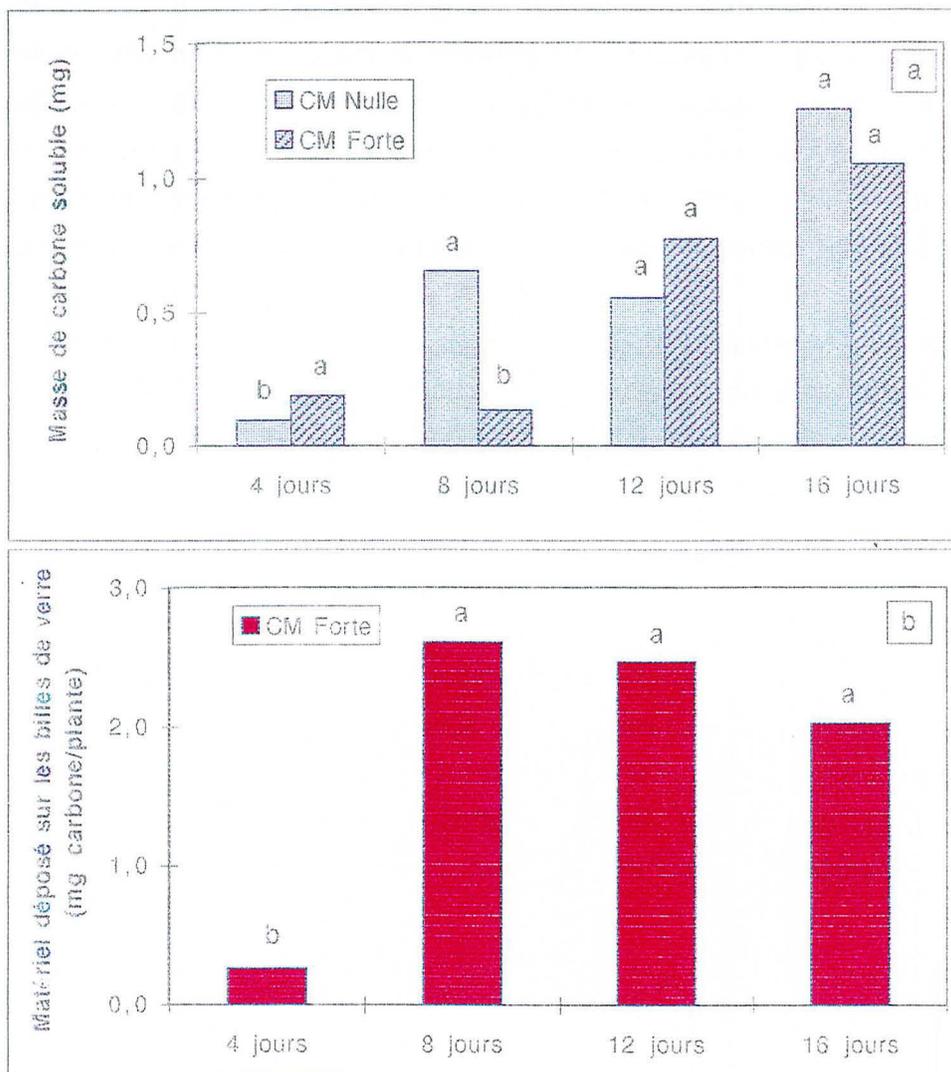


Figure 8 D . Influence de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire de maïs cultivés pendant 4, 8, 12 et 16 jours en conditions hydroponiques stériles.
 - a . Masse de carbone soluble exsudé (mg)
 - b . Matériel carboné déposé à la surface des billes de verre (contrainte mécanique forte) (mg carbone / plante)

considéré. Excepté à 4 jours de culture, il n'est pas observé de différence significative suivant le traitement.

IV. 3. 2. b. Quantité de matériel carboné détectée à la surface des billes de verre

L'estimation des composés carbonés qui se sont déposés pendant la durée de culture des plantes (4, 8, 12 ou 16 jours) à la surface des billes de verre conduit aux résultats suivants (Figure 8 D) : **la quantité de carbone (mg de carbone / plante) augmente entre 4 et 8 jours de culture.** Ensuite, la quantité de carbone diminue faiblement, ce qui semble indiquer une saturation des billes de verre.

IV. 3. 2. c. Estimation totale des composés carbonés

Notre propos est d'estimer l'exsudation totale "exsudats solubles dans la solution" + "composés carbonés à la surface des billes de verre".

Cependant, le carbone quantifié à la surface des billes de verre correspond à une quantité cumulée pendant l'ensemble de la durée de la culture (4, 8, 12 ou 16 jours), alors que les exsudats solubles sont quantifiés sur la base de 24 heures d'exsudation. Il faut donc exprimer la rhizodéposition quantifiée sur les billes de verre par 24 heures.

La quantité exsudée par jour par les plantes soumises à la contrainte mécanique est calculée comme suit :

$$C(n) = \frac{Cb(n) - Cb(n-4)}{4} + Cs(n)$$

avec C(n) : quantité totale de carbone au jour n, exprimée en mg par 24 heures par plante
Cs(n) : carbone soluble dans la solution d'exsudation au jour n après 24 heures d'exsudation
Cb(n) : carbone sur les billes de verre au jour n
n : 4, 8, 12 ou 16 jours

Les résultats de la masse de carbone des composés solubles (exprimée en mg de carbone / plante / 24 heures) suivant les traitements ainsi que les quantités de carbone détectées sur les billes de verre **indiquent que la quantité de carbone augmente avec l'âge des plantes passant de 0,1 à 1,3 mg de carbone** (Figure 9 D). Aucune différence significative n'est montrée entre les deux traitements pour un âge identique de plante.

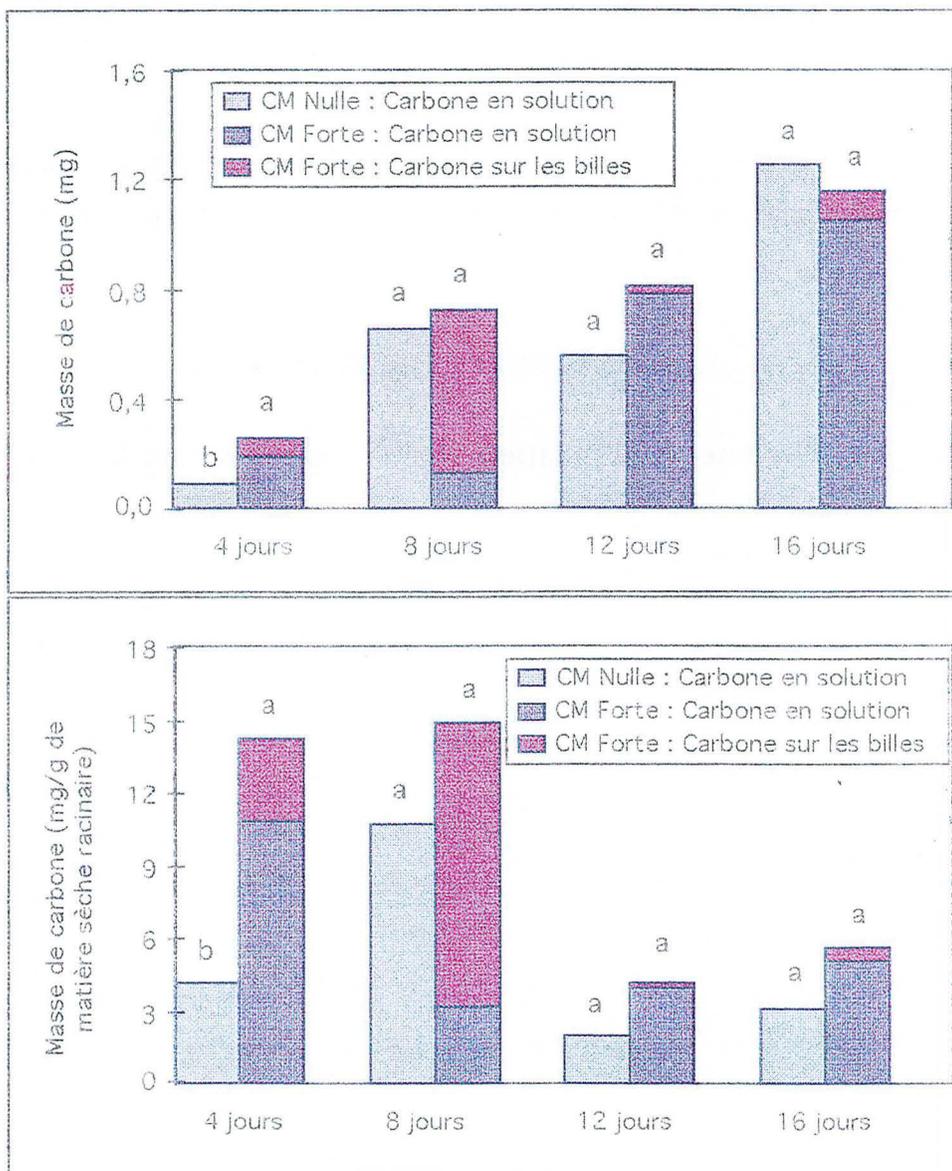


Figure 9 D . Influence de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire du maïs cultivé pendant 4, 8, 12 et 16 jours en conditions hydroponiques stériles

Cependant, il est possible de noter que pour les âges 4 et 12 jours, la contrainte mécanique induit une augmentation de la masse des composés carbonés (solubles + composés sur les billes), alors qu'une tendance inverse s'observe à 8 et 16 jours de culture.

Il est également possible d'exprimer ces résultats en considérant l'activité racinaire des plantes vis à vis de l'exsudation de carbone. Pour cela, la masse de carbone exsudée est exprimée par unité de matière sèche racinaire. Les résultats obtenus (exprimés en mg de carbone par g de matière sèche racinaire/plante/24 heures) indiquent la présence d'un pic d'exsudation à 8 jours (contrainte mécanique nulle et forte), suivi d'une diminution de la production des composés carbonés exsudés avec l'âge du végétal. La contrainte mécanique exerce une influence sur ce processus d'exsudation puisque la masse de carbone est augmentée par le traitement "contrainte mécanique forte".

IV. 3. 2. d. Mucilages

A la récolte, aucune trace de mucilage n'est visible à l'oeil nu sur les racines. Suite à l'aspiration des racines, aucun matériel mucilagineux n'a été quantifié.

IV. 4. Discussion

IV. 4. 1. Les mucilages

L'examen attentif des racines des plantes à leur sortie des tubes de culture permet de confirmer les affirmations et les données du paragraphe précédent qui font état de l'absence de mucilage sur les racines, lorsque l'exsudation se produit en solution saline. En effet, aucune trace de mucilage n'est détectée sur les racines. Des travaux menés par MOLLEHAUER en 1967 ont permis de comprendre que le mucilage est contenu entre la paroi cellulaire et le plasmalemme et que sa libération est un processus passif. Cette décharge dépend de l'hydratation du mucilage et aussi de la turgescence de la cellule. D'après ce résultat, l'hypothèse selon laquelle l'eau sous une forme libre est nécessaire à la libération du mucilage est envisageable. Lors d'une exsudation en solution saline, l'eau serait présente mais sous forme liée à des minéraux. Elle pourrait alors être un obstacle suffisant pour empêcher la décharge de mucilage.

Outre l'absence de ce matériel mucilagineux qui modifie sans doute les processus d'enracinement puisque les apex racinaires sont moins et/ou pas lubrifiés, les conséquences s'observent aussi sur d'autres matériels de la rhizodéposition tels que l'émission de cellules desquamées. En effet, la libération de celles-ci est consécutive à la libération du mucilage (OADES, 1978).

Par l'absence de la libération du mucilage dans le milieu d'exsudation, il se produit des perturbations de la nature et de la quantité des autres produits de la rhizodéposition. Il n'est donc pas à exclure des modifications des composés de l'exsudation soluble, en terme de quantité ou éventuellement de qualité.

Aucune trace de mucilage n'est quantifiée en conditions hydroponiques stériles lors d'une exsudation en milieu salin. Ce résultat va à l'encontre de travaux effectués précédemment qui distinguent des variations de la quantité de mucilage produits selon les conditions du milieu mais jamais une absence totale de mucilage.

IV. 4. 2. Impact de la contrainte mécanique sur la masse de carbone de la solution d'exsudation : influence de la rhizodéposition sur les billes de verre

Les résultats obtenus sont à considérer selon deux niveaux. En effet, l'existence de composés solubles apparaît vraisemblable dans la solution qui baigne les racines des plantes. C'est dans ce milieu que ces composés carbonés s'accumulent aussi bien pour le traitement "contrainte mécanique forte" que "contrainte mécanique nulle".

Il convient de préciser que les résultats font état d'une quantité de carbone à l'issue d'une période d'exsudation longue de 24 heures. Ils ne permettent pas de présager des flux qui se produisent pendant cette période entre les racines et la solution d'exsudation. Or, JONES et DARRAH (1993) ont démontré assez récemment l'existence de phénomène de diffusion passive et de réabsorption de composés. Il est donc très fortement envisageable que nos résultats traduisent la résultante d'échanges dans le milieu d'exsudation.

D'autres travaux font le choix d'utiliser une période d'exsudation plus courte, ce qui peut minorer l'impact de tels mouvements de composés, ceux-ci étant dépendant de la durée d'exsudation. Cependant, le fait de se placer en période d'exsudation courte pourrait ne pas supprimer ces échanges. Il est d'ailleurs possible que le maximum de modifications se produise dans les premières minutes qui suivent la mise en place du milieu d'exsudation. En effet, les racines passent alors en quelques secondes et sans aucune transition d'un milieu où les composés exsudés sont en forte concentration à un milieu dépourvu de carbone. Cette modification de la teneur en carbone du milieu peut faire varier la nutrition minérale et de ce fait l'exsudation racinaire.

Il semble donc intéressant de connaître le bilan net en fonction de la durée d'exsudation. Cette information pourrait s'obtenir en limitant la période d'exsudation à quelques minutes. Mais, il demeure alors le choix de réaliser cette exsudation en période lumineuse ou bien obscure, question qui n'est pas posée lors d'une exsudation de 24 heures qui s'étend sur l'ensemble de ces périodes.

La quantification de l'exsudation des composés solubles en milieu salin n'est possible qu'en s'appuyant sur la teneur en carbone du milieu d'exsudation. Ainsi, la

contrainte mécanique induit des modifications quantitatives de l'exsudation chez le maïs jeune.

D'autre part, comme signalé par BOEUF-TREMBLAY *et al.* (1995), les billes de verre qui simulent la contrainte mécanique, déterminent un second milieu où la présence de composés carbonés exsudés est détectable. Ces billes de verre se distinguent de la solution d'exsudation par deux critères : il s'agit d'un milieu solide et surtout ces billes sont au contact des racines depuis le temps t_0 de la culture (4, 8, 12 ou 16 jours). La solution d'exsudation quant à elle n'est en place que depuis 24 heures.

Tout comme les travaux cités plus haut, nous avons mis en évidence la présence de composés carbonés sur les billes de verre en cultures hydroponiques stériles. Ces composés se sont déposés au fil de la culture, contrairement à ceux quantifiés dans la solution d'exsudation.

Afin de les estimer, une fraction de billes de verre en contact avec les racines et que nous appelons "billes rhizosphériques" a subi deux extractions consécutives à l'eau déminéralisée comme expliqué au paragraphe "Matériels et méthodes".

Afin d'estimer la totalité des composés produits, il faut se placer à l'échelle du tube de culture. Le choix a été fait de considérer l'ensemble des billes de verre comme étant en contact avec les racines des plantes. Cette affirmation est certainement vraie pour les plantes de 12 et 16 jours dont le système racinaire est dense et occupe tout le volume mis à sa disposition. Par contre, les plantes de 4 et 8 jours ont un système racinaire plus restreint et notre approximation surestime certainement la part des composés produits.

D'autre part, nous considérons que la déposition des composés carbonés sur les billes de verre est un phénomène constant et régulier durant les 4 jours qui précèdent la récolte. Ainsi, nous établissons la part des composés déposés par tube et par 24 heures.

Cette méthode de calcul induit sans doute quelques erreurs par rapport aux quantités réellement déposées sur les billes de verre pendant la stricte période d'exsudation.

Dans la réalité, le processus qui conduit aux dépôts de composés solubles est sans doute bien plus complexe selon l'âge du végétal et d'autres conditions environnementales qui ne sont pas prises en compte lors de nos estimations. Cependant, cette expérimentation a le mérite de démontrer l'existence de ce matériel longtemps passé sous silence lors de travaux antérieurs et d'estimer la quantité produite selon l'âge du végétal.

La présence de ces composés sur les billes de verre pose la question d'une incidence sur la libération des composés solubles pendant les 24 heures de l'exsudation. En effet, il est possible de faire

l'hypothèse selon laquelle la présence de ces composés induit une diminution de la libération des exsudats solubles pendant la période d'exsudation. Par comparaison avec les conditions réelles au champ, les composés sur les billes de verre sont naturellement dégradés par la microflore du sol. Cette microflore a alors un rôle stimulateur vis à vis de la production et de la libération des exsudats. Lors de notre expérimentation, les conditions stériles induisent l'accumulation des exsudats dans le milieu et le renouvellement des composés carbonés pourrait de ce fait être ralenti.

Nos résultats démontrent clairement que la quantité de matériel exsudé qui se dépose sur les billes de verre pendant la totalité de la culture est maximale à 8 jours de culture. Il existe donc un palier de saturation des billes de verre concernant la rhizodéposition. La faible quantité de matériel déposé sur les billes à 4 jours de culture peut s'expliquer par une zone de contact limitée entre les billes de verre et les racines des plantes. A 4 jours de culture, le système racinaire est court et peu ramifié.

Dans ce contexte, il est plus facile de comprendre pourquoi peu de différence est mis en évidence concernant l'exsudation racinaire selon le niveau de contrainte mécanique. Par contre, l'intérêt d'estimer la part des composés sur les billes de verre prend un sens vis à vis de la caractérisation des processus physiologiques qui conduisent à la rhizodéposition.

Nos travaux mettent en évidence une part importante de carbone sur le support de croissance des racines. Il serait utile de s'interroger à l'avenir sur le rôle joué par ce matériel qui se dépose pendant toute la culture de la plantes sur à la fois la croissance de cette plante mais aussi sur la production d'exsudats solubles.

IV. 4. 3. Influence de l'âge du végétal

De manière générale, les résultats montrent un impact de l'âge du végétal sur la capacité à produire des composés de la rhizodéposition en situation de contrainte mécanique. Plus les plantes sont jeunes, plus elles produisent d'exsudats solubles.

Pour l'ensemble des durées de culture 4, 12 et 16 jours, la masse de carbone de l'exsudation soluble par gramme de matière sèche racinaire augmente lors de l'application d'une contrainte mécanique. Cet effet n'est cependant pas retrouvé pour les plantes âgées de 8 jours. En l'état actuel des travaux, il ne nous est pas possible de fournir une explication concernant la réponse du lot de plantes de 8 jours. Nous sommes cependant certain qu'il ne s'agit pas d'une réponse erronée de ce lot particulier de plantes à la contrainte mécanique puisque un autre lot de plante âgées de 8 jours a donné le même type de réponse à la contrainte mécanique.

Il demeure par ailleurs nécessaire de formuler des hypothèses permettant de s'interroger sur l'effet conjugué de la contrainte et de l'âge du végétal.

Certains travaux font état de l'existence d'un rythme endogène de l'exsudation racinaire. Il s'agit d'une production d'exsudats qui se produit à intervalles de temps répétés et constants chez une même plante.

Lors de nos expérimentations, il a été mis en place quatre points de cinétique (4, 8, 12 et 16 jours) dont l'intérêt majeur est de présenter un pas de temps équivalent de 4 jours. Cependant, nos résultats ne distinguent à aucun moment de la culture de rythmicité dans la production des composés quantifiés. Deux hypothèses contradictoires sont alors imaginables :

- le rythme endogène n'est pas mis en évidence car son pas de temps doit être plus élevé que les 16 jours de culture que nous avons mis en oeuvre. Cette hypothèse n'est guère envisageable si l'on considère que les taux d'exsudation du maïs de 28 jours sont aussi faibles que ceux de nos travaux pour des plantes de 16 jours (KRAFFCZYK *et al.*, 1984). Sur la base de ces résultats, un pas de temps supérieur à 16 jours est peu vraisemblable.

- le maïs ne possède pas de rythme endogène de l'exsudation racinaire. Cette hypothèse paraît plausible puisque parmi les travaux effectués sur le maïs il n'est pas fait mention à notre connaissance d'effet similaire.

Quelques hypothèses concernant l'effet de l'âge de la plante sur la libération des exsudats en situation de contrainte mécanique sont formulées, sans que des réponses précises ne soient apportées. Il faudrait réaliser une étude quotidienne (pas de temps 1 jour) et plus particulièrement effectuer des analyses sur des plantes jeunes, d'âge compris entre 0 et 10 jours.

IV. 5. Conclusion et perspectives

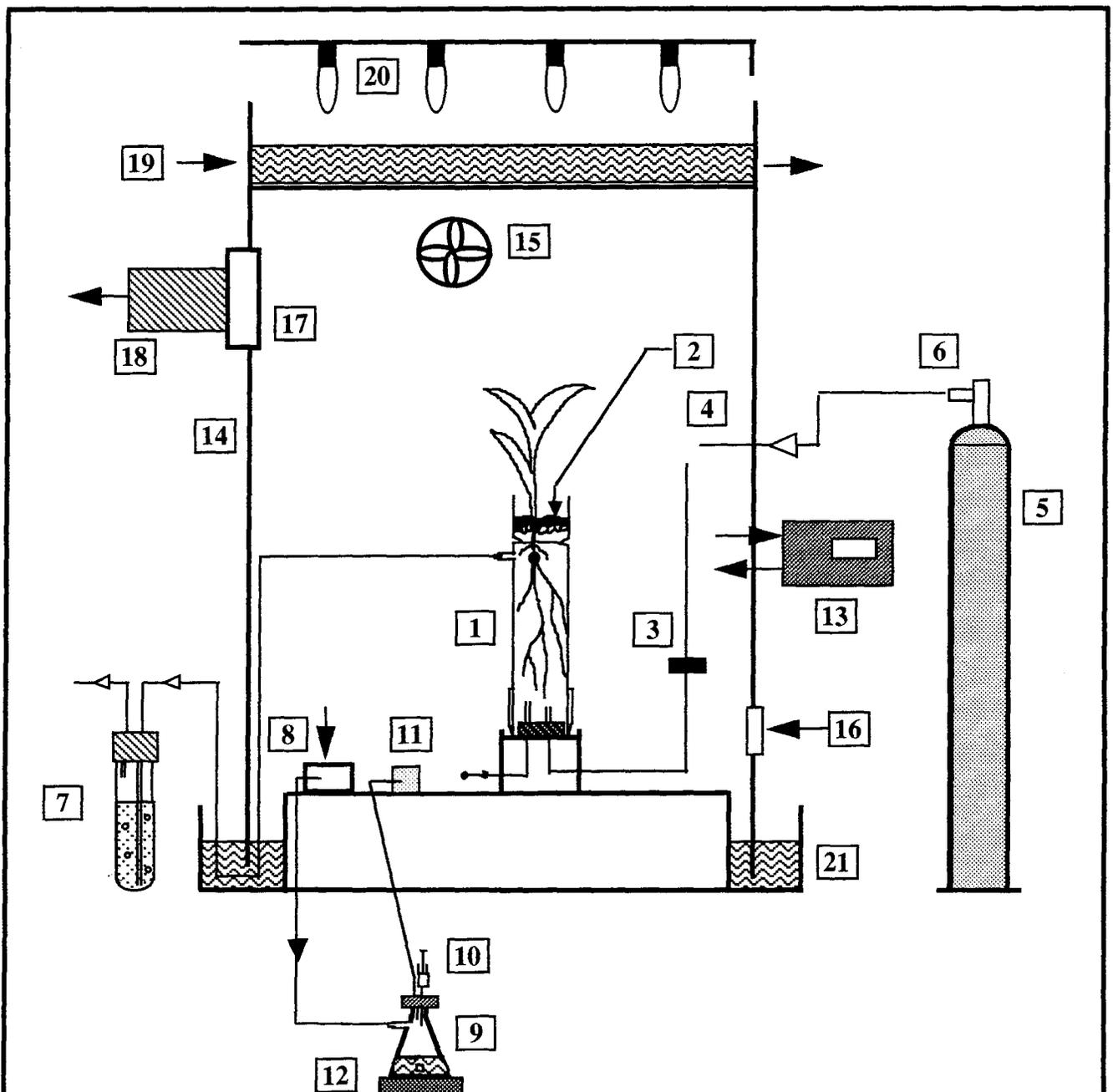
Il a pu être montré par ces travaux que la **contrainte mécanique a tendance à augmenter la quantité de composés exsudés**. Cette influence est remarquable pour les plantes âgées de 4, 12 et 16 jours. D'autre part, il est mis en évidence l'existence d'une **quantité importante de matériel carboné qui se dépose sur le support de culture des racines** (billes de verre). Les billes de verre sont saturées au bout de 8 jours de culture. Il n'a pas été possible en outre de démontrer l'existence d'un rythme endogène de production des exsudats.

Le chapitre suivant présente les résultats de la caractérisation de l'exsudation racinaire chez le maïs en utilisant une technique de marquage par traceur radioactif. Cette étude permet la connaissance des flux de carbone dit récent par opposition aux quantités totales évoquées jusqu'à présent. L'intérêt de connaître la part du carbone récent est d'estimer la respiration racinaire mais aussi de rechercher l'origine carbonée des exsudats racinaires.

Afin de mener une comparaison avec les données présentées ci-dessus, des compartiments identiques sont analysés, à savoir :

- les exsudats solubles
- les billes de verre (en contrainte mécanique forte)

Les résultats de quantités de carbone total (froid) seront donc discutés plus généralement lors du prochain chapitre.



1 : Dispositif hydroponique de culture; 2 : Joint de silicone; 3 : Filtre; 4 : Système de distribution de l'air; 5 : Bouteille d'air sans CO₂; 6 : Manomètre; 7 : Piège du CO₂ de la respiration racinaire dans 200 ml de NaOH 1M; 8 : Pompe permettant d'aspirer l'air dans la chambre; 9 : Erlenmeyer contenant la source de ¹⁴C (NaH ¹⁴CO₃); 10 : Acide lactique dilué; 11 : Arrivée du ¹⁴CO₂; 12 : Agitateur; 13 : Analyseur de CO₂; 14 : Chambre de marquage en altuglass; 15 : Ventilateur permettant d'homogénéiser l'air dans la chambre; 16 : Ouverture permettant l'arrivée d'air pendant la période d'assimilation; 17 : Ventilateur extracteur d'air permettant la sortie de l'air pendant l'assimilation. 18 : Manchon de chaux sodée pour piéger le ¹⁴CO₂ non assimilé; 19 : Circuit d'eau permettant une isolation thermique; 20 : Lampes à iodure métallique; 21 : Joint d'eau assurant l'étanchéité.

Figure 10 D . Dispositif expérimental de marquage (¹⁴CO₂) des parties aériennes du maïs en culture hydroponique stérile

V. Etude des effets de la contrainte mécanique sur la répartition du carbone récemment assimilé par les plantes

V. 1. Introduction

Le travail qui est abordé dans ce chapitre se place au niveau de la plante entière, avec un intérêt majeur pour le système racinaire et l'exsudation.

En effet, son objectif est de connaître la répartition des assimilats carbonés dans les différentes parties du maïs jeune lors de l'application d'une contrainte mécanique.

Les compartiments pris en compte sont respectivement les organes aériens (tiges et feuilles), les organes souterrains (racines nodales et séminales), les exsudats solubles ainsi que la respiration racinaire.

Cette expérimentation est réalisée en utilisant un traceur radioactif, le carbone 14. Son emploi permet de suivre l'évolution dans la plante du carbone récemment assimilé par le biais de la photosynthèse. En effet, cette technique établit la distinction entre la part du carbone appelé "récent" et l'ensemble du carbone anciennement accumulé dans la plante. Le carbone ancien a été précédemment quantifié dans le compartiment "exsudats solubles".

V. 2. Matériels et méthodes

V. 2. 1. Modifications de culture imposées par le protocole expérimental

Les maïs utilisés pour cette étude sont issus de cultures hydroponiques stériles. Leur mode d'obtention est identique à celui décrit précédemment.

L'utilisation de la technique de marquage isotopique au carbone (^{14}C) nécessite un protocole expérimental adapté qu'il convient de détailler car il induit des modifications du dispositif de culture. Ces principaux changements sont décrits ci-dessous.

L'expérimentation est réalisée à l'intérieur d'une chambre de marquage constituée d'une enceinte en Plexiglas (Figure 10 D). Le volume de cette enceinte a considérablement limité le nombre de répétitions. En effet, un seul portoir comportant 10 tubes de culture hydroponique stérile peut y être placé. Notre but étant d'établir une comparaison entre les deux traitements "contrainte mécanique nulle" et "contrainte mécanique forte", le nombre maximum de répétition est de 5.



Photographie 2 D . Vue des plantes et des tubes de soude (servant à piéger la respiration racinaire) à l'intérieur de la chambre de marquage

Il est important que les deux traitements soient représentés lors de chaque expérimentation car malgré le soin apporté aux méthodes d'introduction de la source radioactive dans la chambre de marquage, la quantité de radioactivité n'est jamais équivalente entre plusieurs expériences.

Afin d'estimer la **respiration racinaire des plantes**, des adaptations des tubes de culture hydroponique ont été nécessaires. Le tube doit en effet être complètement isolé de l'atmosphère de l'enceinte. Or, les cotons placés au collet de chaque plante qui assurent la stérilité du dispositif ne sont pas étanches. Ils permettent la sortie d'air de l'aération. Afin de rendre ce dispositif étanche, il est procédé, la veille de l'expérimentation, à la pose d'un joint en silicone sur les cotons stériles (Kit élastomère silicone RTV 1556 A+B, Zundel et Kohler). Ce mastic n'est pas nocif et présente l'avantage de réaliser une étanchéité parfaite.

Dans ces conditions totalement hermétiques, le tube de culture doit être structuré différemment afin de permettre l'estimation de la respiration racinaire. Le dosage du CO_2 de la respiration racinaire s'effectue à l'aide de la soude. Ainsi, chaque tube de culture est relié à un tube contenant de la soude de concentration 1 M par un capillaire en plastique souple. Le flux gazeux contenant le CO_2 de la respiration racinaire traverse le volume de soude, ce qui permet une quantification (Photographie 2 D).

Un problème méthodologique s'est posé suite à la mise en place du joint en silicone sur les cotons stériles. En effet, cette intervention est délicate car elle s'effectue au terme de la culture des plantes, lorsque les feuilles sont déployées. Il faut prendre soin de bien couvrir la tige, tout en épargnant soigneusement les feuilles afin de préserver l'intégrité de la plante et son aptitude à effectuer une photosynthèse correcte. Pour ces multiples raisons, le silicone est coulé en une couche de quelques millimètres d'épaisseur.

En ce qui concerne les plantes de 4 jours dont les parties aériennes affleurent à la surface du tube de culture, la pose du silicone en une épaisseur identique aux autres âges de plante noie les parties aériennes. Nous avons tenté de diminuer l'épaisseur de la couche de silicone, mais l'étanchéité n'était plus assurée. De ce fait, **seules trois durées de culture ont été prises en compte dans cette expérimentation : 8, 12 et 16 jours.**

V. 2. 2. Marquage au carbone 14 des parties aériennes

Les plantes correspondant aux deux traitements "contrainte mécanique nulle" et "contrainte mécanique forte" sont donc cultivées en dispositif hydroponique stérile pendant 8, 12 ou 16 jours.

A ce terme, le silicone d'étanchéité est placé comme décrit précédemment. La solution nutritive contenue dans les tubes de culture est vidée et remplacée par une solution d'exsudation. Afin de doser le carbone, cette solution d'exsudation est de type HOAGLAND et ARNON (1938), mais elle est dépourvue de fer (et d'EDTA).

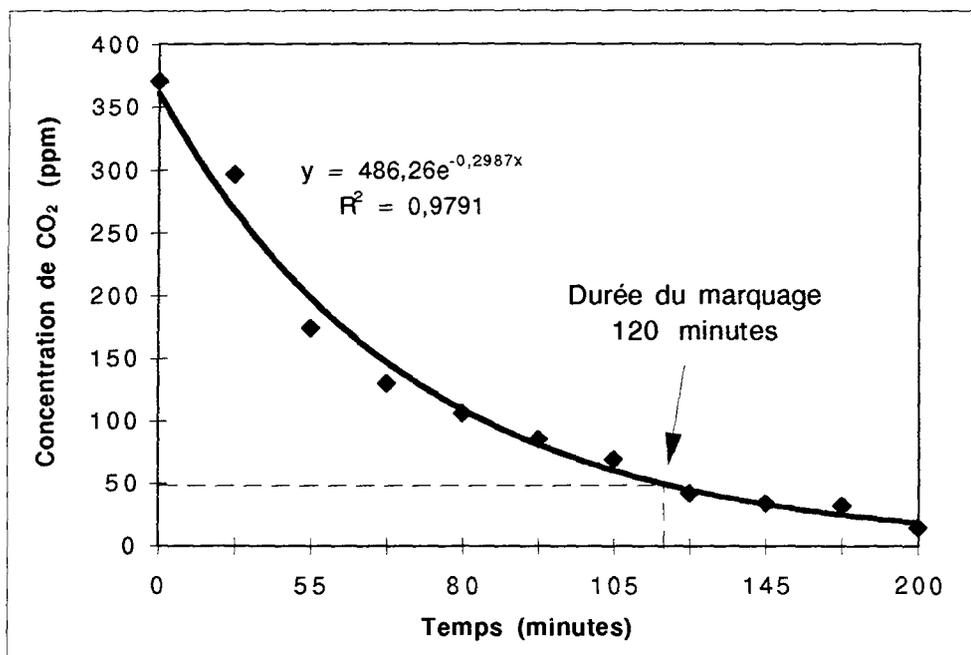


Figure 1 1 D . Mesure de la décroissance du CO₂ en fonction du temps, à l'intérieur de la chambre de marquage. Valeurs pour 10 plantes âgées de 12 jours.

V. 2. 2. a. Description de la chambre de marquage

Cette chambre est en fait constituée de deux parties :

- Un socle en PVC

Il comporte une rainure que l'on remplit d'un mélange d'eau et d'acide lactique. Ce système permet de réaliser un joint d'eau, d'une efficacité parfaite lors de la pose de la chambre. L'acide lactique empêche tout carbone radioactif d'être libéré en dehors de la chambre en acidifiant le milieu.

- L'enceinte en Plexiglas

Elle se place dans la rainure du socle. Son volume est de 530 litres. L'air de la chambre est renouvelé par un extracteur et homogénéisé à l'aide d'un ventilateur. Quatre lampes placées au dessus de la chambre assurent la luminosité avec une photopériode identique à celles des plantes en culture dans le phytotron. Un lit d'eau en mouvement au dessus de l'enceinte permet d'absorber la chaleur dégagée par les lampes, afin de ne pas induire une augmentation de la température intérieure.

V. 2. 2. b. Mise en place

Le portoir de **10 tubes de culture** est placé dans la chambre.

L'aération est réalisée par un apport d'air décarbonaté, par une bouteille contenant un mélange d'azote et d'oxygène (N_2 : 80% et O_2 : 20%). Cette aération est assurée pendant toute la durée de l'expérimentation.

Le portoir contenant les **10 tubes de soude** (1M) permettant de piéger la respiration racinaire, est placé à l'intérieur de la chambre. Chaque tube de soude est relié à un tube de culture comme expliqué précédemment.

Lorsque l'ensemble (chambre/plantes/soude) est installé, **le système est maintenu dans ces conditions pendant une heure : c'est la période d'acclimatation**. Il permet la stabilisation des conditions à l'intérieur de l'enceinte. Cette période se passe pendant la photopériode.

Au terme de cette période, le marquage d'une durée de 2 heures peut commencer.

La durée du marquage a été préalablement choisie par une mesure à froid de la décroissance du CO_2 dans la chambre (Figure 11 D). Dix plantes de 12 jours avaient été placées dans l'enceinte. La courbe établit la diminution de la quantité de CO_2 en fonction du temps. Pour une durée de 2 heures, la quantité de carbone dans la chambre reste nettement supérieure (50ppm) à la valeur du point de compensation pour le maïs (20ppm).

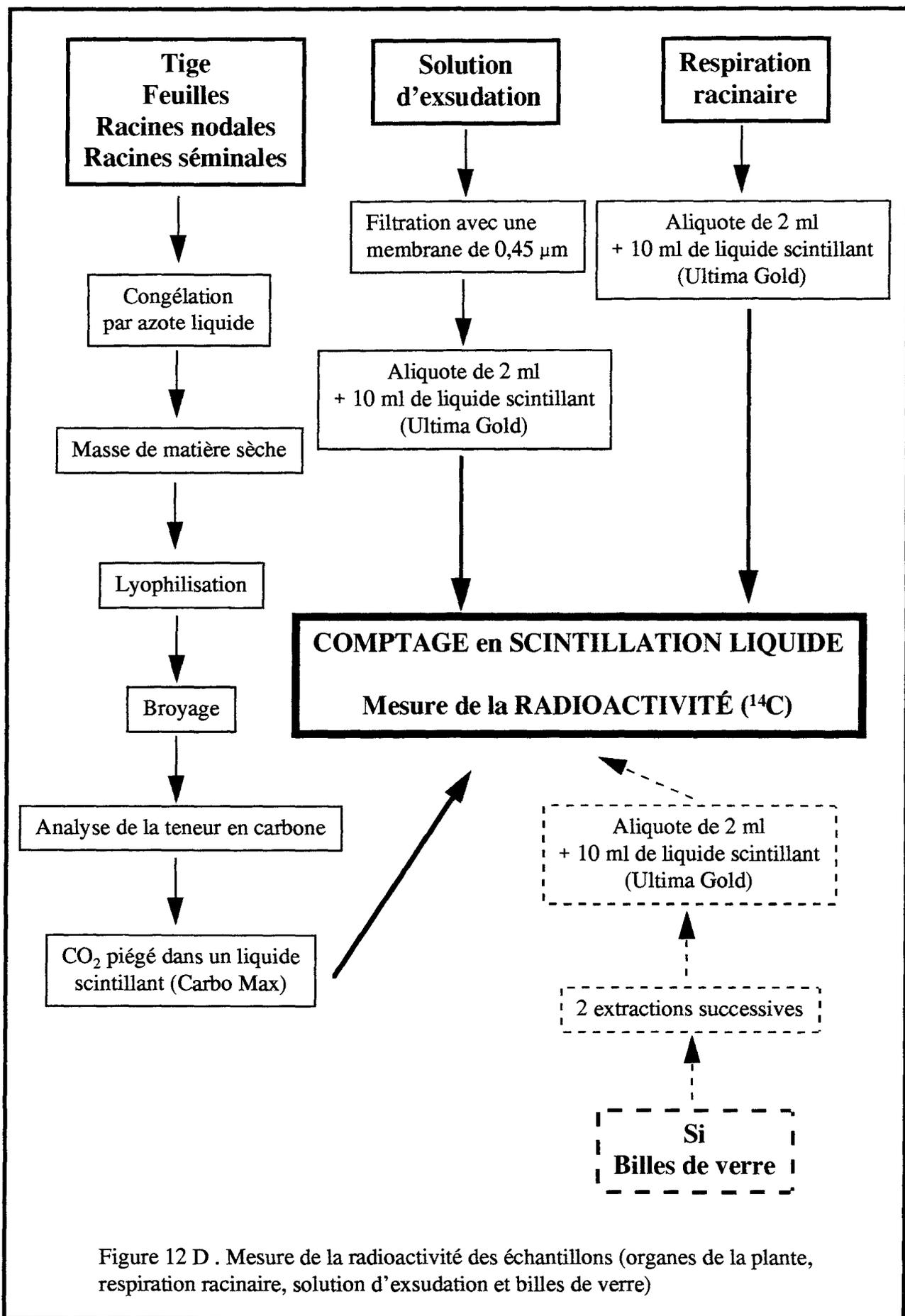


Figure 12 D . Mesure de la radioactivité des échantillons (organes de la plante, respiration racinaire, solution d'exsudation et billes de verre)

L'enceinte est hermétiquement close. Le ^{14}C est apporté sous forme de $^{14}\text{CO}_2$ obtenu par réaction de l'acide lactique dilué avec du carbonate de sodium marqué ($\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$). La dose introduite dans l'enceinte est de 100 μCi (soit une activité spécifique du mélange gazeux de $3,7 \cdot 10^7 \text{ Bq} \cdot \text{g}^{-1}\text{C}$). **pour 10 plantes.**

Au terme des deux heures, l'air est totalement renouvelé, le $^{14}\text{CO}_2$ restant étant éventuellement piégé par un manchon de chaux sodée placé dans le système d'extraction de l'air. Les plantes sont maintenues dans cette atmosphère à l'intérieur de la chambre pendant la **période d'assimilation**, appelée aussi **temps de chasse**. Elle est de **21 heures**.

Au total, la **durée d'exsudation des plantes est de 24 heures** (1 heure d'acclimatation + 2 heures de marquage + 21 heures d'assimilation).

V. 2. 3. Récolte

Au terme de l'expérimentation, les différents compartiments (plantes, solution d'exsudation, respiration racinaire) sont récupérés et soumis à des analyses (Figure 12 D).

V. 2. 3. a. Plantes

Les plantes récoltées sont séparées en 4 fractions : **feuilles, tiges, racines nodales et racines séminales**. Ces échantillons sont congelés dans de l'azote liquide et conservés au congélateur à -30°C avant d'être lyophilisés. La masse de matière sèche est déterminée par pesée, puis les organes sont broyés. La poudre obtenue permet de réaliser une analyse de la teneur en carbone par un analyseur (Carlo Erba Analyseur 1500). Le CO_2 dégagé lors de la combustion est récupéré dans 40 ml de liquide scintillant (Carbo Max Plus, Lumac LSC).

V. 2. 3. b. Solution d'exsudation

La solution d'exsudation est récupérée par vidange des tubes de culture. Son volume est mesuré. Elle est ensuite filtrée en utilisant une membrane de porosité $0,45 \mu\text{m}$. Cette étape permet d'éliminer les débris cellulaires racinaires.

La mesure de la radioactivité de ce compartiment est réalisée sur une aliquote de 2 ml de solution d'exsudation à laquelle est ajoutée 10 ml de liquide scintillant (Ultima Gold, Packard).

V. 2. 3. c. Respiration racinaire

La respiration est estimée par la mesure de la quantité de CO_2 fixée dans la solution de soude.

La quantification est réalisée en ajoutant à 2 ml de soude, 10 ml de liquide scintillant (Ultima Gold, Packard).

V. 2. 3. d. Billes de verre

Le traitement "contrainte mécanique forte" présente un compartiment supplémentaire constitué de billes de verre dans lequel il paraît intéressant de doser la radioactivité. En effet, du matériel d'exsudation peut se déposer sur les billes de verre pendant le marquage.

Une fraction de billes de verre (25 g) est soumise au protocole d'extraction suivant :

- 5 minutes dans de l'eau déminéralisée à température ambiante
- 24 heures dans de l'eau déminéralisée à la température de 80°C.

Ces deux fractions sont associées et un comptage de la radioactivité présente sur ce matériel est effectuée.

La quantification est réalisée en ajoutant à 2 ml de solution d'extraction, 10 ml de liquide scintillant (Ultima Gold, Packard).

V. 2. 4. Mesure de la radioactivité

La radioactivité est mesurée par scintillation en milieu liquide . Les échantillons mélangés au liquide scintillant sont placés dans un compteur à scintillation (Tri-Carb, Packard) et sont laissés au repos une nuit, au frais. Le comptage est d'une durée de 10 minutes, l'appareil donne un résultat en Coups Par Minute (cpm).

Il convient de connaître le rendement de comptage.

- Concernant les organes de la plante, le liquide scintillant utilisé est le Carbo Max pour lequel une gamme d'étalonnage est intégrée à l'appareil de mesure.
- Concernant les autres échantillons (solution d'exsudation, respiration racinaire et billes de verre), nous réalisons un étalonnage interne. Par un premier passage au compteur, la valeur de la radioactivité de l'échantillon est obtenue (R_{ech}). A chaque échantillon est ajoutée une quantité de radioactivité équivalente à R_{ech} (Radioactivité ajoutée : R_{aj}) sous forme de glucose marqué au ^{14}C . La radioactivité théorique R_{th} dans l'échantillon est alors $R_{th} = R_{ech} + R_{aj}$. Un second passage au scintillateur donne la valeur de radioactivité mesurée (R_m). A partir de R_m et de R_{th} , le rendement de comptage est calculé et appliqué à la valeur R_{ech} . La valeur de rendement est de 92,5%.

Des témoins négatifs (ou blancs) sont constitués par :

- le liquide scintillant dans le cas des organes végétaux

- 2 ml de soude ou de solution nutritive dans 10 ml de liquide scintillant suivant la nature des échantillons.

V. 3. Résultats

V. 3. 1. Croissance et développement des plantes

En préambule, les résultats concernant la croissance des plantes suivant les deux traitements ("contrainte mécanique nulle" et "contrainte mécanique forte") sont en tous points similaires à ceux décrits lors des expérimentations précédentes.

V. 3. 2. Répartition des assimilats carbonés dans les différents compartiments

Nous détaillons dans une première partie les paramètres mathématiques qui décrivent la radioactivité, puis nous présentons les résultats obtenus pour chacun des traitements. Enfin, une discussion permettra de dégager les principales caractéristiques de la répartition du carbone lors de l'application d'une contrainte mécanique.

Nous utilisons :

* le terme "compartiment" pour désigner indifféremment :

- les organes de la plante (tige, feuilles, racines nodales, racines séminales)
- la fraction exsudée quantifiée à partir de la solution nutritive
- la respiration racinaire quantifiée à partir de la soude
- la fraction rhizodéposée sur les billes de verre

De ce fait, "l'ensemble des compartiments" constitue la totalité des mesures effectuées.

* le terme "plante entière" désigne seulement les 4 fractions d'organes de la plante (tige, feuilles, racines nodales, racines séminales)

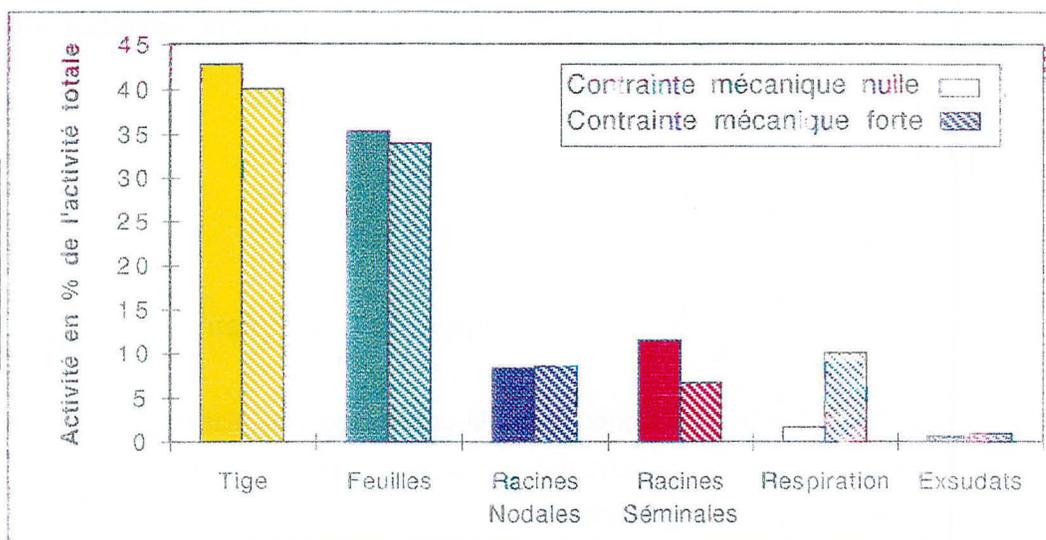
V. 3. 2. a. Expression des résultats

L'étude de la répartition des assimilats carbonés fournit des résultats qui sont principalement exprimés selon deux notions :

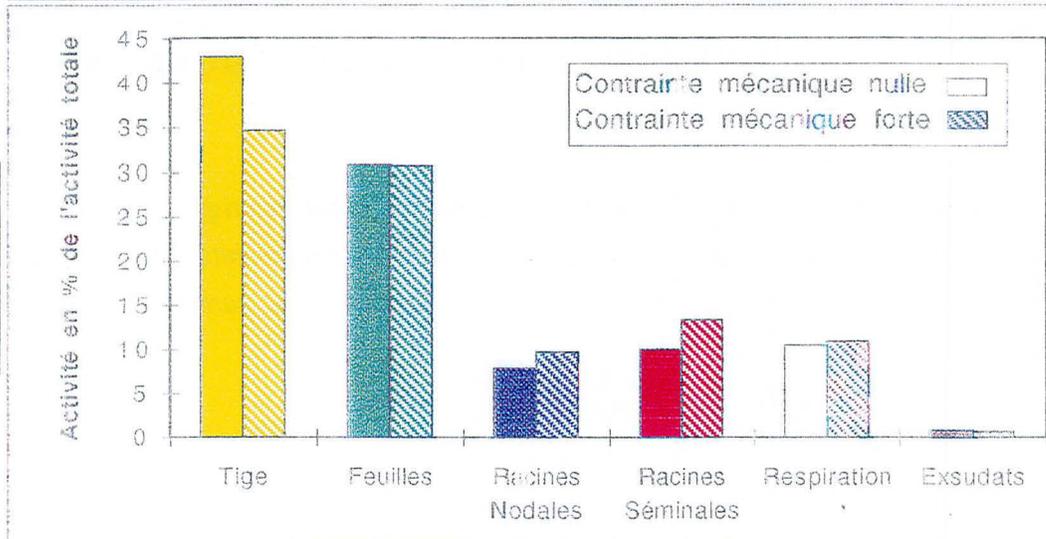
- l'activité en % de l'activité totale (AT) :

Il s'agit de l'activité en % de l'activité totale des différents organes et compartiments (solution nutritive, respiration racinaire). Ce paramètre est employé uniquement dans le cas de marquage de plantes entières.

Plantes de maïs âgées de 8 jours



Plantes de maïs âgées de 12 jours



Plantes de maïs âgées de 16 jours

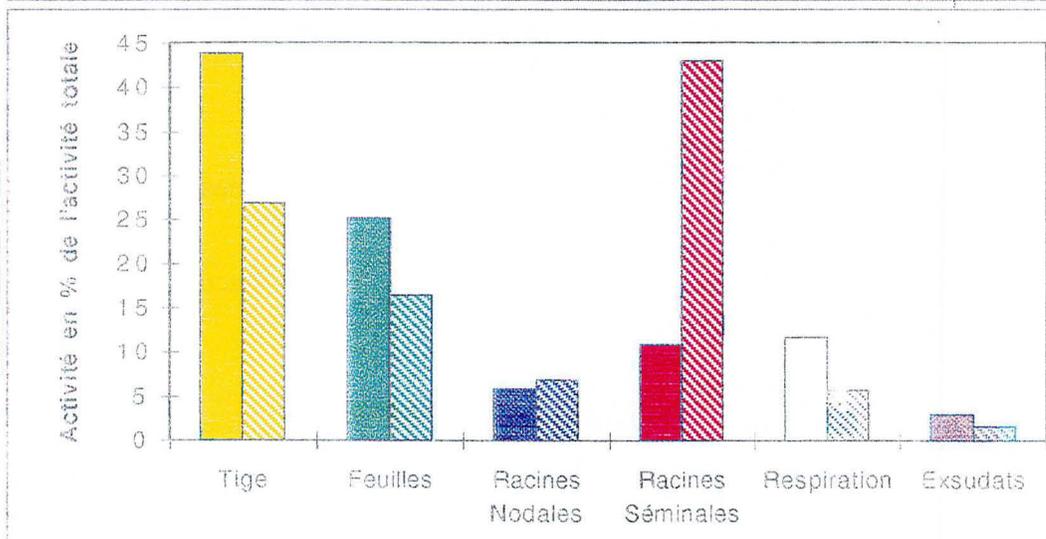


Figure 13 D . Activité en pourcentage de l'activité totale des différents compartiments (tige, feuilles, racines, respiration racinaire et exsudats) de maïs de 8, 12 et 16 jours lors d'une contrainte mécanique.

$$\% \text{ AT} = \frac{\text{Bq (de l'organe ou de la fraction d'exsudat)} * 100}{\text{Bq (ensemble des compartiments)}}$$

- **L'activité spécifique relative (ASR)**

Ce paramètre, sans unité (rapport de deux activités spécifiques), permet de comparer les caractéristiques de distribution des assimilats. Les différentes valeurs d'ASR permettent d'introduire les notions de puits et de source pour les assimilats.

$$\text{ASR} = \frac{\text{Bq.g}^{-1} \text{ de matière sèche (de l'organe ou de la fraction d'exsudat)}}{\text{Bq.g}^{-1} \text{ de matière sèche (ensemble des compartiments)}}$$

Les valeurs de l'ASR ont des significations particulières :

ASR = 1 signifie que l'organe présente la même force de puits que l'ensemble des compartiments.

ASR < 1 signifie la puissance d'attraction d'assimilats néoformés par l'organe est plus basse que celle de l'ensemble des compartiments.

ASR > 1 indique que la force de puits de l'organe est supérieure à celle de l'ensemble des compartiments. Dans ce cas, l'ASR caractérise une activité physiologique comme la croissance ou la mise en réserve.

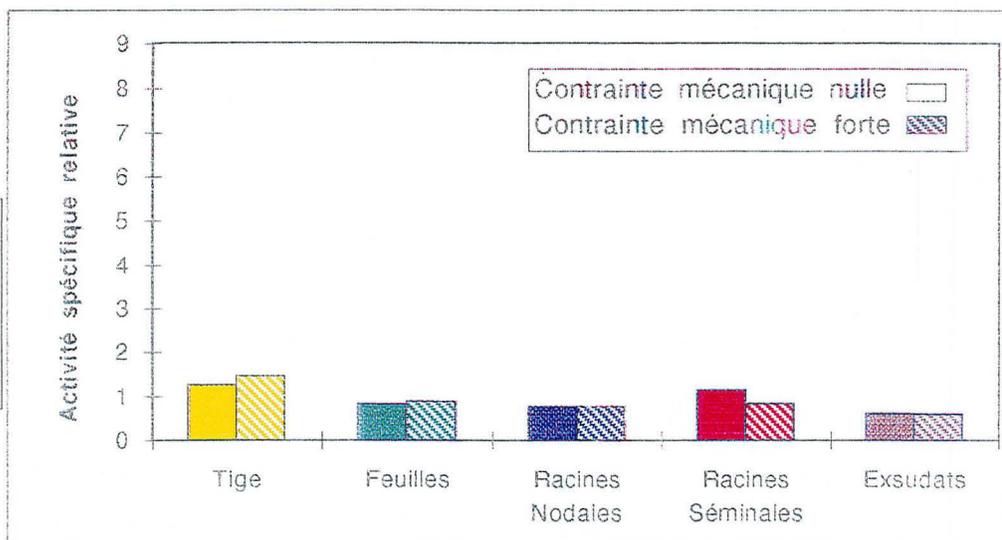
V. 3. 2. b. Activité totale des différents compartiments en fonction de la contrainte mécanique

L'activité totale des différents compartiments varie selon deux critères, que sont le niveau de la contrainte mécanique et l'âge des plantes (Figure 13 D).

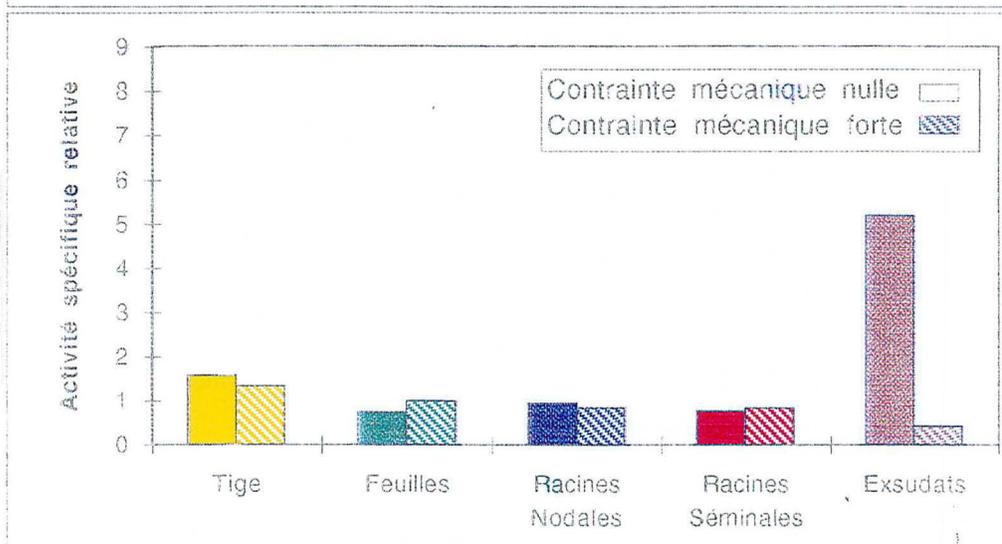
Les organes aériens, formés par la tige et les feuilles, **présentent une activité totale qui diminue en présence de la contrainte mécanique**. Cet effet s'observe surtout pour les plantes les plus âgées de la cinétique.

Les données obtenues pour le **système racinaire** permettent de conclure à une augmentation de l'activité totale de ce compartiment (racines nodales et racines séminales cumulées) pour les plantes à partir de 12 jours de culture. L'allocation de carbone est toutefois privilégiée pour les racines séminales.

Plantes de maïs âgées de 8 jours



Plantes de maïs âgées de 12 jours



Plantes de maïs âgées de 16 jours

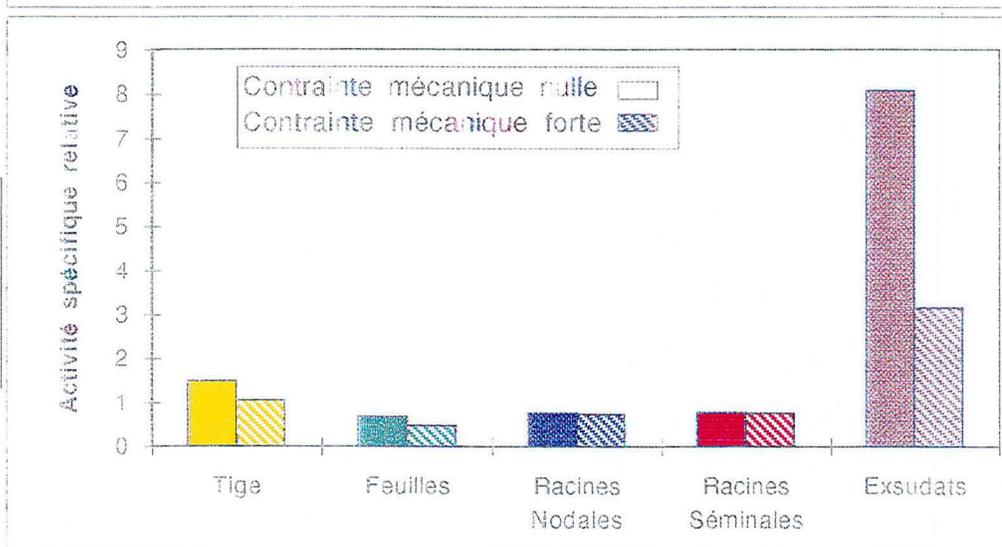


Figure 14 D . Activité spécifique relative des différents compartiments (tige, feuilles, racines et exsudats) de maïs de 8, 12 et 16 jours lors d'une contrainte mécanique.

L'analyse de la solution nutritive dans laquelle les plantes ont exsudé pendant 24 heures conduit à des résultats contrastés. Toutefois, il apparaît que la présence de la contrainte mécanique induit une diminution de l'activité totale d'autant plus importante que les plantes sont âgées.

Les traitements de contrainte mécanique forte ne révèlent aucune trace de radioactivité sur les billes de verre.

V. 3. 2. c. Activité spécifique relative en présence de la contrainte mécanique

Les résultats fournis par le calcul de l'activité spécifique relative lors de l'application de la contrainte mécanique mettent en évidence des disparités entre compartiments qui témoignent d'une activité physiologique particulière de certains d'entre eux (Figure 14 D).

En effet, l'ASR des tiges est supérieure à 1 quel que soit le traitement ou l'âge des plantes. Cela indique que les tiges assurent une fonction spécifique de puits. Dans le cas contraire, les feuilles ont une ASR inférieure à 1.

Nos résultats ne permettent pas de distinguer de différence significative concernant l'ASR des deux types de racines (nodales et séminales) en situation de contrainte mécanique.

En revanche, l'ASR des exsudats solubles est très fortement réduite à 12 jours de culture et d'une façon moindre à 16 jours, en situation de contrainte mécanique. Les exsudats constituent tout de même une force de puits.

V. 4. Discussion

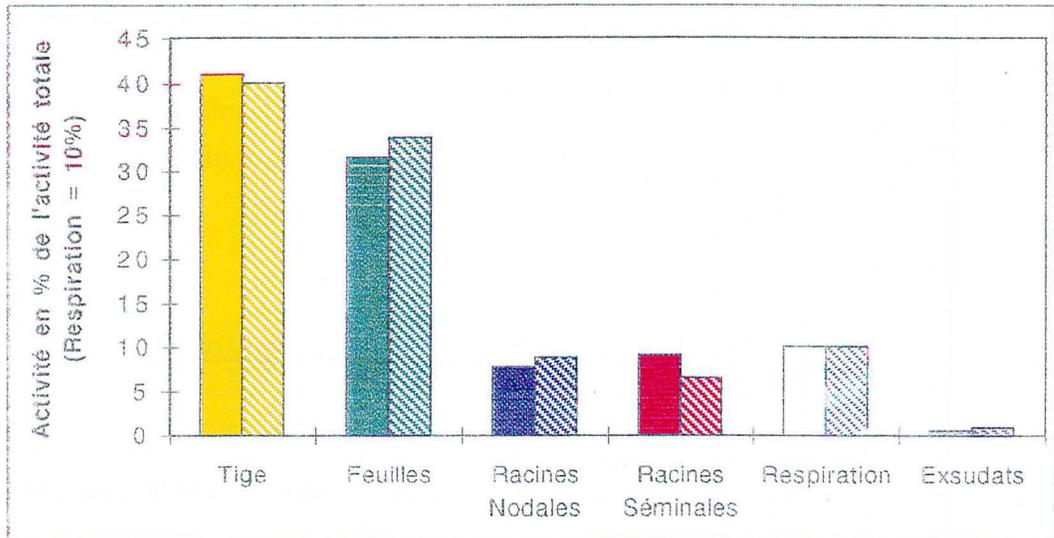
De la même façon que lors de la présentation des résultats, l'organisation de la discussion est basée selon l'ASR et l'AT dans les compartiments examinés.

V. 4. 1. Quantification de la respiration racinaire

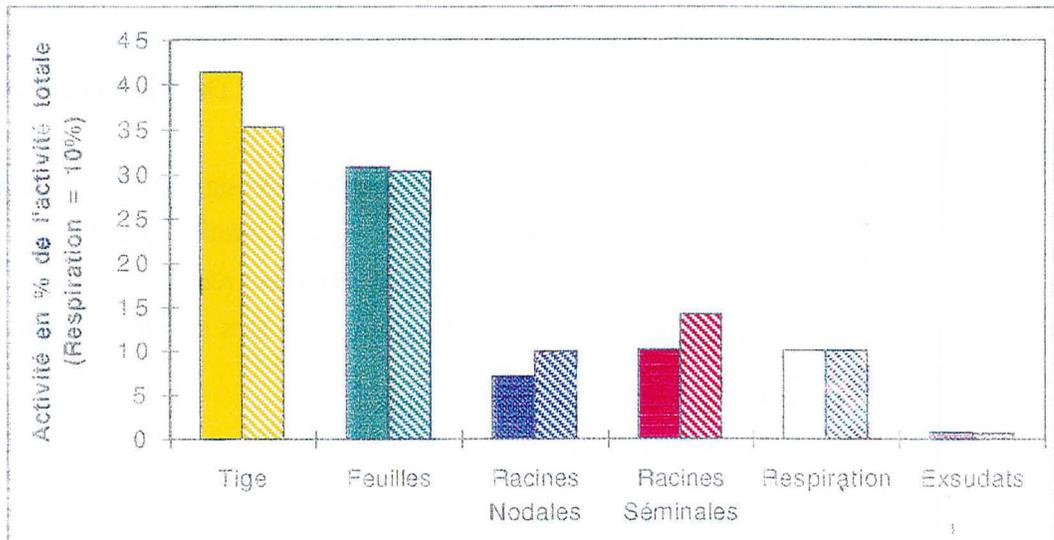
Il convient tout d'abord d'évoquer les raisons de l'absence des résultats de la respiration racinaire au paragraphe précédent. Des résultats d'activité totale (AT) ont été obtenus concernant la respiration racinaire. Ces valeurs sont cependant excessivement variables pour l'ensemble des plantes (âge et niveau de contrainte mécanique confondus) et donc difficilement interprétables, en regard du faible nombre de répétition des traitements (5 tubes de culture). Des efforts particuliers d'aménagement des systèmes de culture (décrits au paragraphe V. 2. 1) avaient pourtant été effectués afin de permettre cette quantification.

Nous pouvons cependant tenter d'expliquer ces fluctuations. Tout au long de la période de chasse (ou assimilation), d'une durée de 21 heures, l'aération des tubes de soude s'est considérablement ralentie. Ce processus n'a pas eu d'incidence sur l'expérimentation et l'estimation des autres

Plantes
de maïs
âgées
de 8
jours



Plantes
de maïs
âgées
de 12
jours



Plantes
de maïs
âgées
de 16
jours

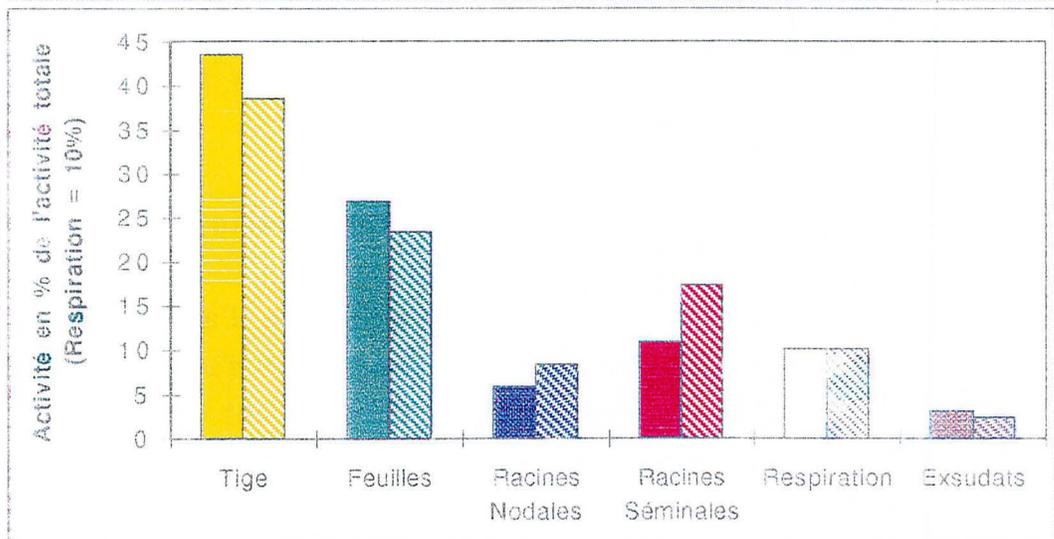


Figure 15 D . Activité en pourcentage de l'activité totale des différents compartiments (tige, feuilles, racines, respiration racinaire et exsudats) de maïs de 8, 12 et 16 jours lors d'une contrainte mécanique, lorsque la respiration est fixée à 10%.

compartiments, car le flux d'air dans les tubes de culture est resté absolument constant. Il semble que le ralentissement de la pression dans les tubes de soude ait comme origine la présence des billes de verre dans certains tubes de culture. Pourtant, dans un souci, tout autre, d'homogénéité de l'expérimentation, les tubes de culture sans bille de verre (contrainte mécanique nulle) avaient été placés en alternance avec les tubes de culture avec billes de verre (contrainte mécanique forte).

Afin d'éviter ce problème, il faudrait à l'avenir utiliser des systèmes d'aération séparés pour chaque tube de culture. Ceci signifie qu'il faut utiliser 10 bouteilles d'air décarbonaté ce qui outre le coût financier, complique l'expérimentation. Le nombre de tuyaux en connexion dans et hors de la chambre de marquage est alors multiplié par 10, ce qui augmente les risques de fuite.

Ainsi, l'objectif fixé, qui était de prendre en compte la respiration racinaire dans notre bilan carboné, n'est pas totalement atteint.

Toutefois, les résultats obtenus à partir des tubes de soude ayant correctement fonctionné, permettent d'estimer à 10% la valeur de l'activité totale de la respiration racinaire pour tous les traitements.

Nous sommes conscients de ne fournir hélas qu'une valeur approximative, mais cela nous permet de discuter sur cette base les résultats des autres compartiments en terme de pourcentage.

V. 4. 2. Répartition du carbone

Les valeurs de l'activité totale de tous les compartiments lorsque l'AT de la respiration racinaire est fixée à 10% ont été recalculés (Figure 15 D).

L'activité totale des différents compartiments n'apparaît pas modifiée de façon significative à 8 jours en présence de la contrainte mécanique. Par contre, l'influence de cette contrainte mécanique s'exerce surtout à 12 et 16 jours de culture. On observe principalement :

- une diminution de l'AT des parties aériennes
- une augmentation de l'AT des racines
- une diminution de l'AT des exsudats

Il est possible d'établir une comparaison entre nos résultats obtenus en conditions hydroponiques stériles avec des études menées sur sol. Ainsi, Van VEEN *et al.*, (1989) ont étudié la distribution du carbone radioactif chez le maïs jeune âgé de 28 jours, cultivé sur sol sableux. Ces auteurs obtiennent des valeurs proches de nos résultats (69% parties aériennes; 28% système racinaire; 3% sol), compte tenu des différences de conditions expérimentales et de l'âge des plantes. D'autres travaux menés par MERCKX *et al.*, (1986) sur du maïs en culture sur sol montrent une répartition identique.

V. 4. 3. Compartiment racinaire et contrainte mécanique

La contrainte mécanique affecte la répartition du carbone récent dans la plante. En effet, les racines sont un lieu où l'allocation carbonée est importante. Les deux types de racines sont concernés par ces modifications, puisque les racines séminales et nodales ont une activité totale augmentée lors de la contrainte mécanique. Il paraît compréhensible que les racines séminales qui sont prépondérantes dans le système racinaire, soient concernées. Ces racines sont le siège de bouleversements morphologiques que nous avons détaillés dans la première partie de ce document. D'autre part, il convient de préciser que cette allocation de carbone augmente avec l'âge croissant des plantes.

Les résultats concernant l'allocation de carbone vers la fraction des exsudats solubles sont contrastés selon l'âge et le traitement considérés. Selon les données obtenues, la proportion du carbone assimilé par la photosynthèse, quantifiée au niveau des exsudats solubles est faible. Cette quantité diminue lors de l'application de la contrainte mécanique. Cependant, à la vue de l'ASR, ce compartiment est considéré comme une puits pour les assimilats carbonés.

Ces données de carbone récemment assimilé et dirigé vers le compartiment "exsudats " doivent être discutées en relation avec les données concernant la quantité de carbone total "dit ancien" quantifiée au chapitre précédent. Par cette comparaison, il s'avère que l'augmentation de carbone froid provenant des exsudats en situation de contrainte mécanique n'est pas retrouvée lors de l'expérimentation sur le carbone récent. **Cette constatation permet d'affirmer qu'une fraction du carbone exsudé froid retrouvé dans les exsudats solubles et qui n'est pas détecté par le traceur radioactif provient de précurseurs s'étant formés avant la période d'assimilation.**

Dans ces conditions, nous pouvons étayer des hypothèses concernant l'origine du carbone exsudé. La répartition du carbone est privilégiée vers le système racinaire, au niveau des racines nodales et séminales. Or nous savons que la biomasse racinaire n'est pas fortement augmentée. Ce carbone serait donc employé pour renouveler fréquemment les tissus racinaires. Lorsqu'une partie du carbone racinaire n'est pas utilisée pour la fabrication de tissus racinaires, elle serait alors employée pour l'exsudation.

Toutefois, il convient de s'interroger sur la validité de tels résultats par rapport au temps de marquage (2 heures) et d'assimilation (21 heures) de nos expérimentations. Les informations ne représentent que la répartition de la radioactivité en fonction des organes à un instant donné. Une connaissance du carbone investi dans les exsudats par rapport au carbone assimilé pourrait être obtenue par un autre type d'expérimentation : le marquage continu.

D'autre part, la durée de l'expérimentation (24 heures = acclimatation (1 heure) + marquage (2 heures) + assimilation (21 heures)) a été choisie afin d'être identique à la durée de l'exsudation des travaux

précédemment effectués. Le problème concernant le choix de faire exsuder les plantes en période lumineuse ou obscure n'existe pas, puisque les deux phases se succèdent pendant les 24 heures. Toutes les comparaisons avec les résultats précédemment présentés sont valables. Cependant, la durée de 24 heures constitue un temps court en regard de l'âge des plantes. D'autres durées pourraient être envisageables dans le cas d'une même étude : 48 heures d'assimilation est réalisable. Par contre, la durée de 72 heures n'est pas envisageable car les solutions nutritives ne pourraient être renouvelées. Des effets de carences sont alors à craindre. Enfin, 12 heures d'assimilation est envisageable mais ce choix conduit à la mise en place de deux expérimentations : une en condition lumineuse, l'autre à l'obscurité afin de tester l'influence de ce facteur sur la libération des composés carbonés. Il a été mentionné par LILJEROTH *et al.*, (1990) que la capacité d'exsudation est plus importante le jour que la nuit. Cette conclusion devrait être vérifiée sur le maïs.

Ces expérimentations basées sur la connaissance des flux de carbone dans la plante donnent **des informations sur la nature "ancienne" ou "récente" du carbone qui se dépose sur les billes de verre.** Il apparaît en effet, que l'origine de ce carbone soit exclusivement ancienne puisqu'aucune trace de radioactivité n'a été détectée sur les billes de verre. Cette quantité de carbone pourrait provenir soit du carbone des exsudats solubles, soit du renouvellement racinaire qui est largement augmenté en situation de contrainte mécanique. L'examen sous un microscope électronique à balayage du matériel adhérent aux billes de verre permet seulement d'observer quelques cellules végétales (5% en proportion). En aucun cas, le carbone adhérent aux billes de verre n'est constitué de cellules des tissus racinaires. Il s'agit donc bien de composés libérés qui s'accumulent sur le support de culture.

V. 5. Conclusions

Les différentes informations fournies par cette étude de la répartition du carbone dans la plante tendent à prouver que :

- la libération des composés exsudés (en solution ou sur les billes de verre) est le fait de carbone que nous définissons comme "ancien" sur la base d'une durée de 24 heures. En outre, nos travaux ne permettent pas de connaître l'origine de ce carbone (exsudats solubles ou mucilage).

- il se produit, lors d'une contrainte mécanique, une modification de la répartition de la quantité totale de carbone ancien entre les différents compartiments de la plante. Cela permet une augmentation de l'exsudation soluble mais aussi de celle liée aux billes de verre.

- le carbone récent est principalement destiné aux organes aériens et aux racines en croissance.

VI. Conclusions

Ces différentes expérimentations ont permis de se rendre compte de la sensibilité des plantes et ainsi de la diversité quantitative des molécules qu'elles exsudent en fonction de la nature du milieu d'exsudation. Il est fortement envisagé que la quantité ne soit pas la seule modification de l'exsudation mais que la qualité des composés carbonés soit altérée par les conditions de culture et/ou d'exsudation.

De manière plus spécifique, l'exsudation racinaire subit des modifications dans sa répartition entre les compartiments solubles et le mucilage lors de l'application d'une contrainte mécanique simulée par des billes de verre en conditions hydroponiques stériles. L'âge de la plante joue certainement un rôle qu'il conviendra par ailleurs de préciser.

La contrainte mécanique bouleverse les flux de carbone au sein de la rhizosphère du maïs en privilégiant les racines qu'elles soient nodales ou séminales. D'autre part, l'allocation est favorisée au niveau des exsudats racinaires mais il s'agit davantage d'une réorganisation du carbone contenu dans la plante que d'un accroissement des assimilats récents issus de la photosynthèse. De la même manière, le carbone qui s'accumule sur les billes de verre, en situation de contrainte mécanique, a été assimilé de façon ancienne et se trouve libéré dans le milieu plus tardivement.

**E - INTERACTIONS ENTRE LA MORPHOLOGIE
ET L'EXSUDATION RACINAIRE DU MAÏS**

I. Introduction

L'objectif du chapitre précédent a été de montrer l'influence de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire du maïs. Il a été possible d'observer que la contrainte mécanique stimule la libération des exsudats racinaires chez la plantule. L'exsudation racinaire des céréales est principalement localisée à l'apex racinaire pour les fractions mucilagineuses et dans la zone d'élongation pour les composés solubles (PEARSON et PARKINSON, 1961 haricot; ROVIRA et McDOUGALL 1965, blé). D'autre part, le nombre d'extrémités racinaires (ou apex) ainsi que la longueur totale des zones d'élongation d'un système racinaire d'une plante sont étroitement liés à la ramification racinaire. Le nombre de racines secondaires (d'ordre 2) détermine le nombre de sites potentiels d'exsudation. L'étude que nous avons menée concernant l'influence de la contrainte mécanique sur la morphologie du maïs en cultures hydroponiques stériles a montré que la contrainte favorise la ramification racinaire de la plantule. Ainsi, comme la contrainte mécanique modifie simultanément l'architecture du système racinaire et l'exsudation, la question est de savoir si l'augmentation de l'exsudation constatée en présence d'une contrainte est seulement due aux changements de la morphologie racinaire.

L'objectif du présent chapitre est de distinguer l'influence directe de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire, de l'effet indirect par l'intermédiaire des modifications morphologiques induites par la contrainte mécanique. En d'autres termes, nous désirons vérifier si des paramètres morphologiques de description du système racinaire (biomasse, surface) eux-mêmes modifiés par la contrainte mécanique, ont une incidence sur l'exsudation.

Pour mener à bien cette étude, il nous faut confronter les données morphologiques avec les données de l'exsudation racinaire.

Les résultats présentés ci-après ne sont donc pas des données chiffrées provenant d'une nouvelle expérimentation. Les résultats exposés précédemment ont été réorganisés et sont comparés sur la base d'une nouvelle réflexion.

II. Mise en évidence de l'effet direct et indirect de la contrainte mécanique sur l'exsudation

II. 1. Choix des paramètres

Notre propos est de comprendre le mode d'action de la contrainte mécanique sur le processus d'exsudation racinaire et de tester l'influence de la morphologie de la plante dans ce mécanisme. Dans le chapitre C, nous avons montré que la contrainte mécanique ne modifie pas le couplage entre la croissance et le développement des parties aériennes et racinaires du maïs jeune. En conditions hydroponiques stériles, la contrainte mécanique se traduit par un ralentissement de la croissance et du développement. Le retard de développement qui est imposé par la contrainte mécanique induit des modifications de la morphologie des plantes. La contrainte mécanique stimule par ailleurs l'exsudation des composés carbonés.

Dans le présent chapitre, nous cherchons à mettre en relation la morphologie des plantes et l'exsudation racinaire, en tenant compte du traitement (contrainte mécanique nulle ou forte). Dans ce but, nous avons dû réaliser un choix parmi les nombreux paramètres morphologiques observés :

- Il nous est d'abord apparu intéressant d'étudier la corrélation entre la **morphologie des parties aériennes** et l'exsudation de carbone par les racines, bien qu'il soit plus commun d'associer l'exsudation aux parties racinaires des plantes. Cependant, le couplage existant entre les différents organes aériens et racinaires de la plante permet de comprendre ce choix. En outre, la prise en considération de paramètres des parties aériennes permet de s'intéresser indirectement à la photosynthèse des plantes. Cette photosynthèse est en effet la source du carbone qui est exsudé par les racines des plantes.

- Concernant le **système racinaire**, le choix des paramètres de description s'est appuyé sur les études effectuées dans le chapitre C, plus précisément à partir de l'analyse en composantes principales (ACP). Dans cette représentation, le nombre de racines ainsi que la surface racinaire apparaissent comme des paramètres fortement dépendants de la contrainte mécanique. Ils sont de ce fait représentatifs des modifications engendrées par cette contrainte sur la morphologie de la plante. La surface racinaire présente un intérêt supplémentaire car ce paramètre prend en compte la notion "de surface de contact" par rapport au milieu. Or, les sites de l'exsudation pourraient être liés à cette surface d'échange. Par contre, il apparaît clairement que les diamètres racinaires, notamment ceux des racines nodales, sont uniquement sous la dépendance de l'âge des plantes et ne constituent donc pas des paramètres essentiels afin de révéler une action de la contrainte mécanique. Le choix d'utiliser d'autres paramètres, tels que la biomasse ou la longueur racinaires a été motivé par leur utilisation courante dans de nombreux autres travaux.

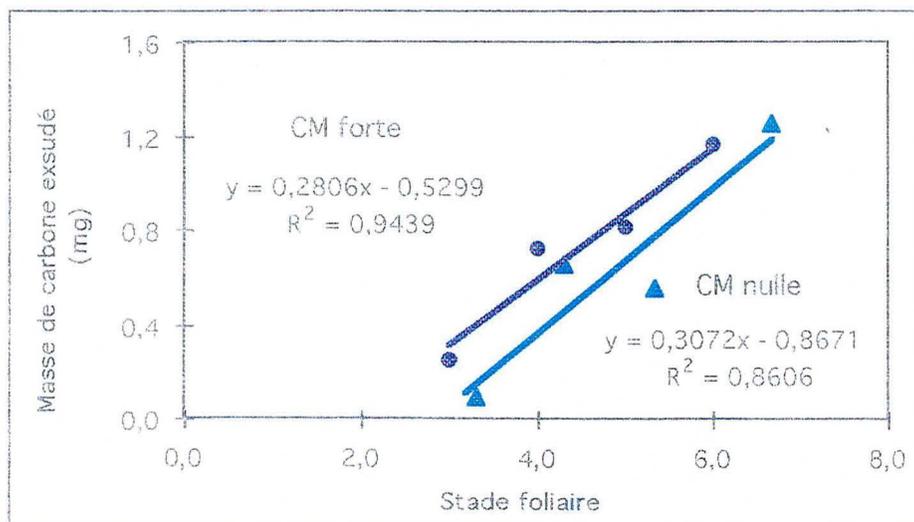
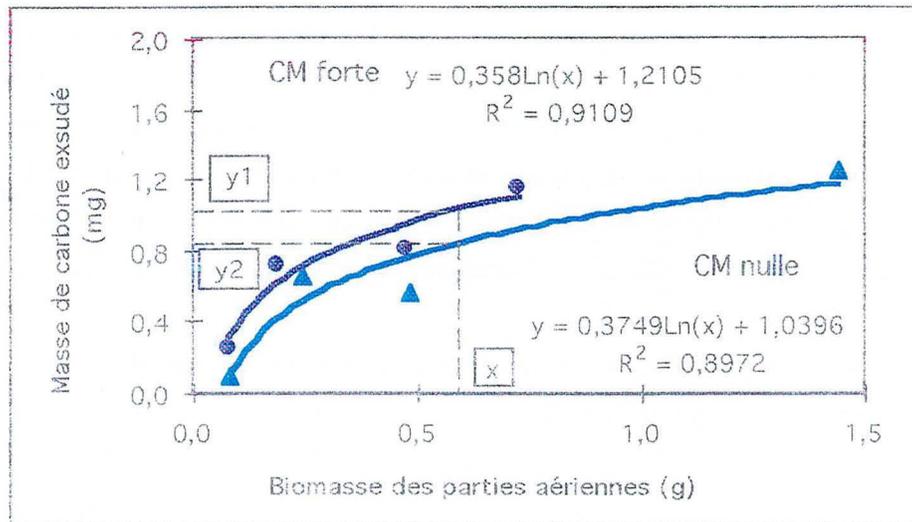


Figure 1 E. Relations entre des paramètres morphologiques des organes aériens et la masse de carbone exsudé (mg).

Concernant le choix de l'expression des composés carbonés libérés par les plantes, la **masse de carbone** exprimée en mg par plante et par jour a été préférée à la masse de carbone exprimée en mg par g de matière sèche racinaire et par jour.

II. 2. Résultats

II. 2. 1. Relations entre les organes aériens et l'exsudation racinaire

L'étude des relations entre la morphologie des tiges et des feuilles des plantes et l'exsudation racinaire est réalisée sur la base de deux paramètres que sont la biomasse et le stade foliaire (Figure 1 E). Ils représentent respectivement la croissance et le développement des organes aériens.

Les résultats de la relation entre la "masse de carbone" et "la biomasse aérienne" mettent en évidence une forte corrélation entre ces paramètres puisque les coefficients de détermination obtenus sont proches de 0,90. Notons que d'un point de vue statistique, cette valeur de 0,90 correspond à la valeur minimale en dessous de laquelle l'hypothèse $R^2 = 0$ ne peut être rejetée (pour un risque de 5% et un effectif $n = 4$).

Pour ces relations comme pour celles décrites par la suite, nous avons cherché à quel modèle mathématique (linéaire, logarithmique, exponentiel, polynomial, etc.) les données expérimentales s'ajustaient le mieux. Dans le cas présent, il s'avère qu'un modèle de type logarithmique peut être retenu quel que soit le traitement considéré (contrainte mécanique nulle et forte). Les quantités de carbone exsudées ont tendance à être plus importantes en situation de contrainte mécanique forte. En effet, une même valeur de biomasse des parties aériennes (appelée x) correspond une exsudation plus élevée en situation de contrainte mécanique forte (y_1) qu'en contrainte mécanique nulle (y_2) avec $y_1 > y_2$.

Pour tester la signification statistique de cette différence, nous avons réalisé une analyse de covariance. les résultats de cette analyse, pour tous les paramètres morphologiques testés, sont présentés dans le tableau 1 E.

Les hypothèses suivantes ont été testées :

- nullité des coefficients de régression (pentes des droites) pour les deux niveaux de contrainte (a_1 = contrainte mécanique nulle et a_2 = contrainte mécanique forte),
- égalité entre ces coefficients ($a_1 = a_2$?),
- différence entre les niveaux de contrainte (effet Contrainte Mécanique).

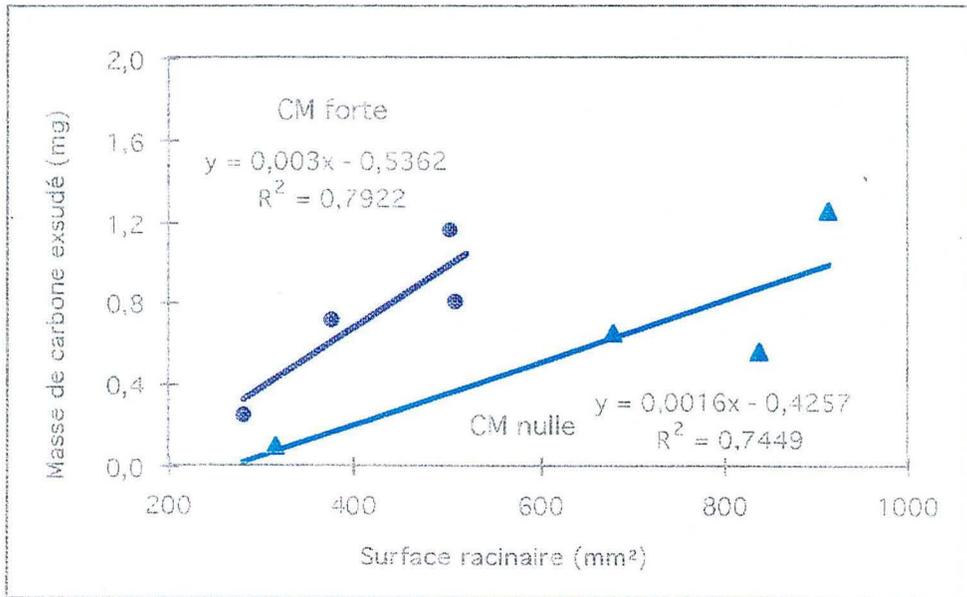
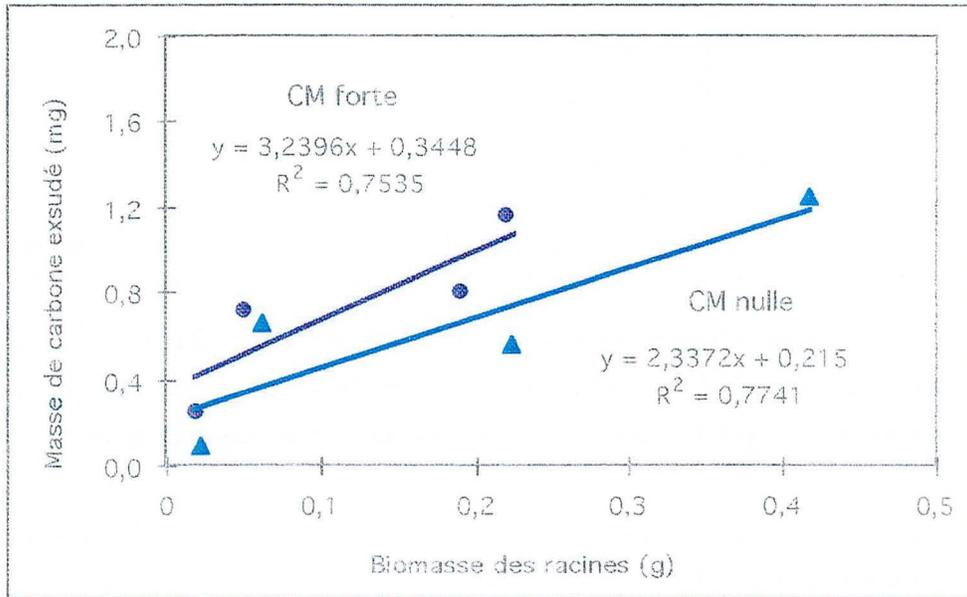


Figure 2 E. Relations entre des paramètres morphologiques des racines (biomasse et surface) et la masse de carbone exsudé (mg).

Relations	Pente a1 CM nulle	Pente a2 CM forte	a1 = 0 ? t	a2 = 0 ? t	a1 = a2 ? t	Effet CM Probabilité
Exsudation = f(Log biomasse PA)	0,8633	0,8241	4,777 ≠0	3,758 =0	0,138 =	51,0%
Exsudation = f(Stade)	0,3072	0,2806	4,453 ≠0	3,641 =0	0,257 =	11,4%
Exsudation = f(Biomasse R)	2,3372	3,2396	2,868 =0	2,210 =0	0,538 =	20,2%
Exsudation = f(Surface racinaire)	0,0016	0,003	2,881 =0	2,217 =0	0,957 =	5,5%
Exsudation = f(Log nombre racines)	1,1828	0,8902	5,477 ≠0	4,480 ≠0	0,997 =	4,5%
Exsudation = f(Longueur racinaire)	0,0007	0,0011	0,010 =0	0,014 =0	0,004 =	15,4%

Test des droites de régression et de l'effet contrainte mécanique (risque de 5%).

L'analyse statistique des données permet de conclure à l'absence de différence significative induite par le traitement (Probabilité = 51%). Cependant, la quantité de carbone exsudée a tendance à être supérieure en situation de contrainte pour une plante de biomasse aérienne comparable.

La relation entre la "masse de carbone" et le "stade foliaire" répond à un modèle linéaire quel que soit niveau de contrainte. En situation de contrainte mécanique forte, la relation linéaire entre ces paramètres est forte ($R^2 = 0,94$) tandis qu'elle n'est pas significative en l'absence de contrainte ($R^2 = 0,86 < 0,90$). D'autre part, il existe un effet du traitement, qui n'est toutefois pas significatif (Probabilité = 11,4 %).

Il est constaté que les relations entre les organes aériens et l'exsudation racinaire sont assez fortes, atteignant des coefficients de détermination proches de 90%. Pour un même paramètre, les traitements suivent le même type de modèle mais ce modèle est différent suivant les paramètres considérés.

A morphologie comparable, les plantes soumises à la contrainte exsudent plus mais cet effet n'est pas significatif sur le plan statistique.

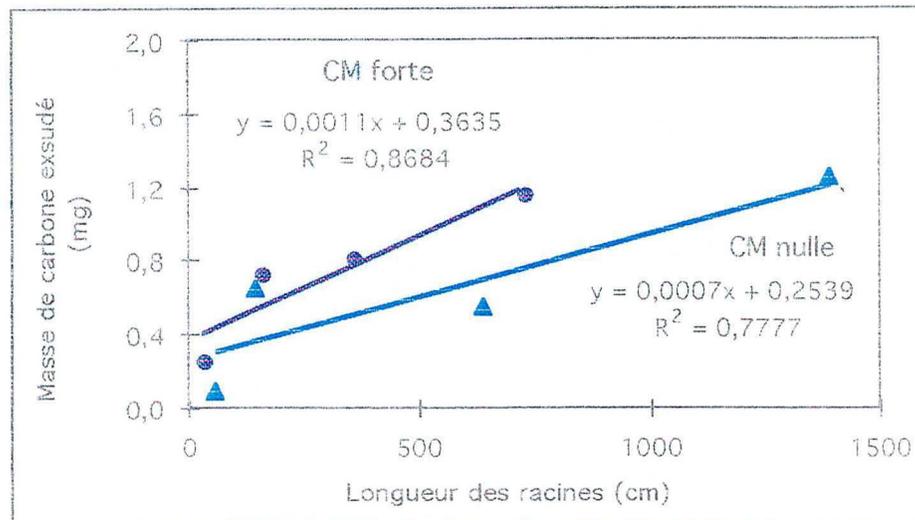
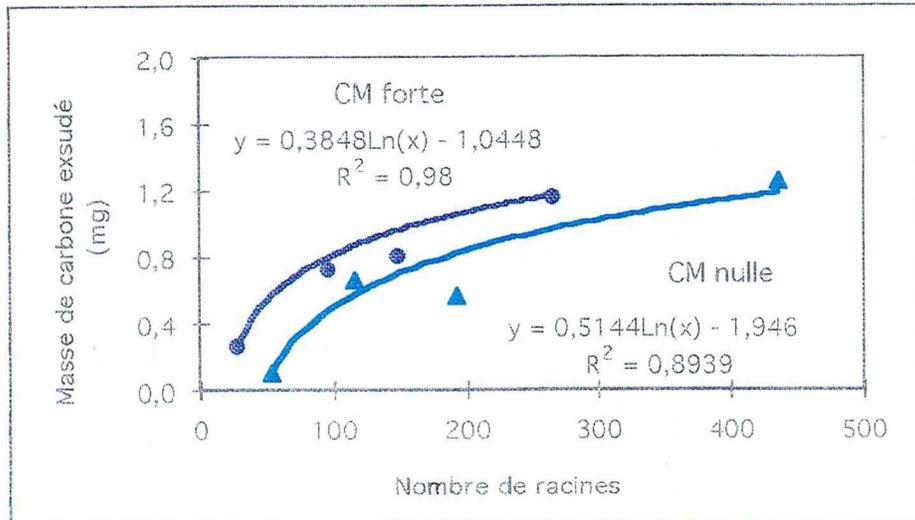


Figure 3 E : Relations entre la longueur racinaire, le nombre de racines et la masse de carbone exsudé

II. 2. 2. Relations entre le système racinaire et l'exsudation

Les relations entre l'exsudation racinaire et la morphologie des racines ont été testées en s'intéressant à la biomasse et à la surface des racines (Figure 2 E).

Les relations entre la "masse de carbone" et la "biomasse des racines" présentent plusieurs caractéristiques : le modèle est de type linéaire quel que soit le traitement mais cette relation est faible puisque les coefficients de détermination sont respectivement de 0,75 en contrainte mécanique forte et de 0,77 en contrainte mécanique nulle. De plus, il n'existe pas d'effet traitement puisque la probabilité est élevée 20,2% à morphologie racinaire identique (Tableau 1 E). La biomasse des racines ne permet donc pas d'expliquer les variations quantitatives de l'exsudation racinaire lors d'une contrainte.

Un résultat similaire est obtenu pour la relation entre la "masse de carbone" et la "surface des racines" puisque les coefficients sont aussi très faibles. Le modèle est de type linéaire et les différences quantitatives de l'exsudation racinaire observées lors d'une contrainte mécanique semblent liées à ce paramètre. En effet, l'analyse de covariance a permis de mettre en évidence un effet significatif du traitement "contrainte mécanique".

Les relations entre "la masse de carbone exsudée" et d'autres paramètres tels que la longueur ou le nombre de racines sont présentés sur la figure 3 E. Ces relations répondent à des modèles respectivement linéaire et logarithmique. Les coefficients obtenus sont élevés concernant le nombre de racines ($R^2 = 0,98$ en contrainte mécanique forte) mais en revanche la qualité de la relation entre la longueur racinaire et l'exsudation se révèle faible ($R^2 = 0,87$ ou $0,77$). L'analyse de covariance permet de déterminer un effet significatif de la contrainte mécanique sur le nombre de racines avec une probabilité de 4,5 %.

Il convient enfin de noter que pour la majeure partie des paramètres testés, la qualité de la relation entre la morphologie et l'exsudation racinaire est meilleure en conditions de contrainte mécanique forte qu'en absence de contrainte mécanique. Les R^2 sont en effet plus élevés pour les plantes soumises à la contrainte mécanique.

Il est possible de distinguer deux groupes de paramètres descriptifs des racines. Certains paramètres (la longueur ou la biomasse) sont moins fortement corrélés à l'exsudation racinaire que ceux des organes aériens. Le nombre de racines et la surface sont en revanche fortement liés à l'exsudation racinaire. Ils présentent une qualité de relation supérieure à 0,9 et un effet significatif de la contrainte mécanique est mis en évidence.

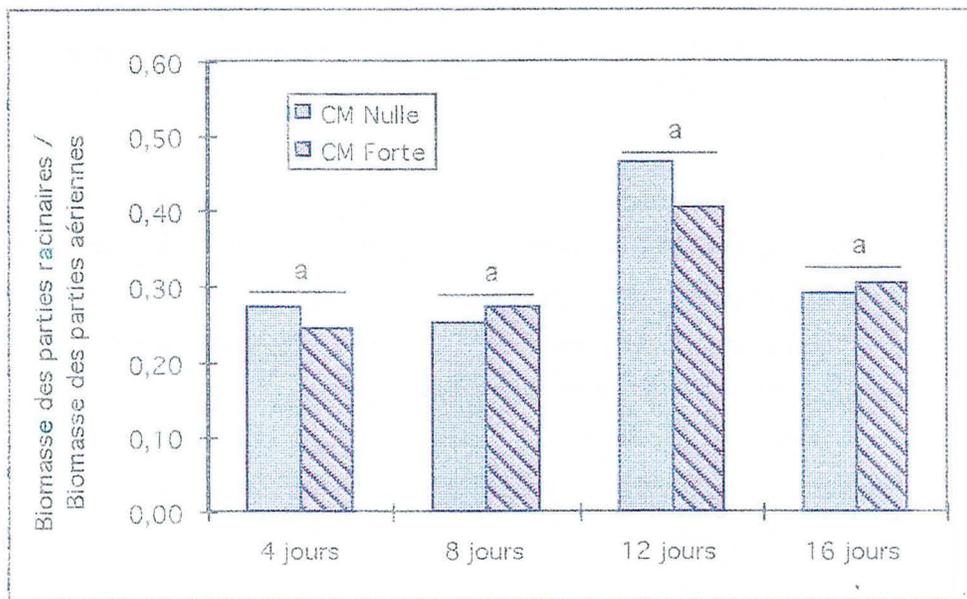


Figure 4 E . Rapport "biomasse des parties racinaires / biomasse des parties aériennes" des plantes âgées de 4, 8, 12 et 16 jours cultivées en conditions hydroponiques stériles.

II. 3. Discussion

II. 3. 1. Mode d'expression des résultats d'exsudation racinaire

Notre travail vise à distinguer l'effet direct de la contrainte mécanique sur l'exsudation, d'un éventuel effet indirect de la contrainte mécanique induit par les modifications morphologiques.

Dans de nombreuses études, la morphologie du système racinaire est mise en relation avec l'exsudation par l'intermédiaire de la masse de matière sèche racinaire. GREGORY et ATWELL (1991) estiment en effet que ce paramètre prend un caractère incontournable. Les exsudations racinaires sont ainsi exclusivement exprimées en quantités de composés carbonés par mg de matière sèche racinaire.

L'intérêt d'utiliser la biomasse racinaire peut être remis en cause à la lecture des résultats de l'effet de la contrainte mécanique sur ce paramètre. En effet, la biomasse racinaire est seulement faiblement affectée par la contrainte mécanique, par comparaison avec d'autres paramètres de description du système racinaire. D'autre part, la relation existante entre l'exsudation racinaire et la biomasse des racines est extrêmement faible ($R^2 = 0,75$) quel que soit le traitement considéré. Ainsi, il apparaît clairement que la biomasse racinaire ne peut pas expliquer l'effet morphologique de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire.

Remarque à propos des valeurs de biomasse racinaire que nous avons obtenus :

Dans l'ensemble de ce travail, nous avons déterminé l'influence de la contrainte mécanique sur la morphologie de la plante (et notamment la biomasse racinaire) non seulement sur les plantes étudiées dans le chapitre C mais aussi pour les plantes qui ont été cultivées afin de quantifier l'exsudation racinaire (chapitre D). L'absence de différence significative concernant la morphologie des différents lots de plantes nous a permis d'établir des relations entre l'exsudation et la morphologie. Nous avons aussi pu conclure que le dispositif hydroponique stérile permettait d'obtenir dans le temps des plantes de croissance homogène. Cependant, un paramètre ne satisfait pas à ces conclusions : il s'agit de la biomasse racinaire. Nous avons présenté précédemment les variations de ce paramètre que nous avons pu constater selon les lots de plantes considérées (Se reporter au chapitre D IV. 3. 1). La biomasse racinaire que nous prenons en considération pour étudier les effets direct et indirect est celle issue du lot de plante "exsudation" (chapitre D) alors que les autres paramètres morphologiques (organes aériens et racinaires) proviennent en toute logique du lot de plantes "morphologie" (chapitre C).

Il apparaît essentiel dans ces conditions de comparer les valeurs du rapport PA/PR lorsque les valeurs de biomasse racinaire utilisées sont celles des expérimentations de l'exsudation (Figure 4 E). Il s'avère que la contrainte mécanique ne perturbe pas le rapport (Biomasse des parties aériennes / Biomasse des racines).

Nous pouvons donc conclure aux mêmes effets que ceux démontrés précédemment (chapitre C) qui font état d'une absence de modification du couplage entre les parties aériennes et les racines en situation de contrainte mécanique.

Pour ces raisons, les résultats présentés sur les figures 2 E et 3 E prennent en compte d'autres paramètres morphologiques (surface racinaire, nombre de racines, longueur racinaire) que la biomasse.

II. 3. 2. Réponse de la plante à la contrainte mécanique : effet direct et indirect

Les corrélations établies entre la morphologie de la plante et l'exsudation racinaire permettent de mettre en évidence **un effet direct de la contrainte mécanique sur l'exsudation**. En effet, à niveau de croissance identique, la contrainte mécanique est à l'origine d'une augmentation de l'exsudation. Cet effet est couplé avec l'âge des plantes et il d'autant plus prononcé que les plantes sont âgées. Les différences morphologiques constatées sont majeures à 12 et 16 jours alors que pour ces âges, les quantités de carbones exsudées sont les plus faibles.

Nous pouvons supposer que les processus physiologiques qui conduisent à cette réponse sont basés sur des mécanismes hormonaux. Certains auteurs ont déjà émis des hypothèses à ce sujet et indiquent des rôles supposés de l'acide abscissique mais surtout de l'éthylène. (SARQUIS *et al.*, 1991; HARTUNG *et al.*, 1995). A cet effet de la contrainte mécanique sur la masse de carbone exsudé s'ajoute probablement un accroissement de la respiration racinaire qui a déjà été observé en situation de contrainte mécanique. en effet, selon les travaux de SAUERBECK and HELAL (1986), la respiration racinaire de maïs soumis à une contrainte mécanique est augmentée.

Une autre hypothèse pour expliquer nos résultats consisterait à considérer les variations de l'exsudation racinaire indépendamment de la morphologie, mais liées à la capacité de la plante à réacquérir ses propres exsudats dans le milieu de culture selon le mécanisme décrit par JONES et DARRAH (1996). Ainsi, les taux de réabsorption seraient variables suivant l'intensité de la contrainte mécanique. Deux réponses contradictoires peuvent être proposées :

- ce mécanisme serait en effet indépendant de la morphologie : il s'agit d'un processus physiologique consécutif à la présence des billes de verre dans le milieu de culture. La plante établit un équilibre entre la concentration en composés carbonés à l'intérieur de la racine et dans le milieu environnant.
- ce mécanisme serait à relier à la morphologie : les réabsorptions entre le milieu de culture et le système racinaire sont facilités si la surface d'échange est accrue.

Il a donc été possible de démontrer l'existence d'une action directe de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire.

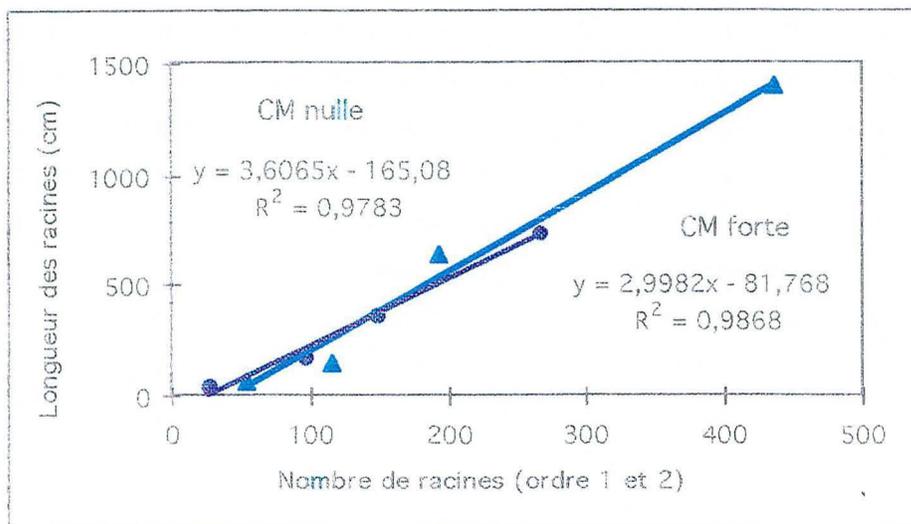


Figure 5 E : Relation entre la longueur racinaire et le nombre de racines

Nos travaux ne permettent pas d'établir avec certitude une relation de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire par l'intermédiaire de la morphologie de la plante (effet indirect).

Il est possible de suggérer des hypothèses concernant un probable effet de la morphologie sur l'exsudation à l'aide de deux principaux éléments fournis par cette étude. Tout d'abord, nous avons remarqué l'étroite relation qui existe entre les paramètres descriptifs de la morphologie racinaire et l'exsudation. La qualité de cette relation n'est pas identique pour tous les paramètres mais de manière générale, les coefficients sont élevés compte tenu de l'effectif que nous prenons en compte ($n = 4$). Cette relation entre les paramètres morphologiques et l'exsudation pourrait être un élément déterminant visant à confirmer l'existence de l'effet indirect. D'autre part, il a été montré un effet de la contrainte avec un paramètre en particulier : le nombre de racines. Ce paramètre est particulièrement important car il indique le nombre d'apex racinaires de la plante selon le niveau de contrainte mécanique. Or, il est généralement admis que les sites de l'exsudation sont situés à l'apex des racines. Nous pouvons donc faire l'hypothèse que si l'exsudation n'a lieu qu'aux extrémités des racines, la corrélation entre l'exsudation et le nombre d'extrémités (ou nombre de racines) doit être bien meilleure que la corrélation entre l'exsudation et la longueur racinaire totale. Ce résultat est précisément obtenu (Figure 3 E) et plaide en faveur de l'existence d'un effet indirect. Cependant, ces travaux ne s'avèrent pas suffisants pour apporter une conclusion car :

- il existe une forte corrélation entre les deux paramètres morphologiques (nombre de racines et longueur racinaire) (Figure 5 E),

- la quantification de l'exsudation racinaire est totale (sur toute la longueur racinaire y compris à l'apex). Il semblerait donc intéressant de récolter le matériel exsudé en différentes fractions selon sa localisation.

De façon générale, l'exsudation racinaire est contrôlée par de nombreux facteurs comme l'a décrit ROVIRA en 1969. Il est possible de citer la disponibilité en photoassimilats, l'intensité lumineuse, l'aération, la température, la capacité en eau, la nutrition minérale ou la présence des micro-organismes. Lors de situations non contraintes, quelques uns de ces facteurs environnementaux déterminent probablement l'exsudation racinaire. Par contre, en conditions de contrainte, la morphologie racinaire devient un facteur prépondérant (limitant) pour l'exsudation racinaire. En effet, les valeurs des coefficients (R^2) sont toujours plus élevés en l'absence de la contrainte.

Aucune conclusion définitive ne peut être établie concernant un effet indirect de la morphologie sur l'exsudation racinaire. Cependant, il apparaît vraisemblable que cet effet puisse exister. Cette perspective mérite d'être explorée car l'apport d'une telle conclusion permettrait de déterminer la localisation précise des exsudats racinaires dans un sol lors d'une contrainte mécanique.

II. 4. Conclusions

En définitive, les résultats obtenus dans ce chapitre permettent de conclure à un effet direct certain de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire du maïs. En revanche, il n'est pas possible de prouver l'existence d'une relation indirecte avec la morphologie de la plante. Cependant, cette relation demeure toutefois probable en l'état actuel des investigations car elle n'est pas non plus infirmée par nos résultats. **Il apparaît que le choix des paramètres (surface, longueur ou biomasse) ne permet pas d'apporter une réponse à notre questionnement.**

Il est intéressant de se demander quelles expérimentations pourraient apporter les informations que nous recherchons.

- Cette connaissance pourrait être basée sur la localisation des sites de libération des exsudats par des méthodes de coloration des racines, puis sur une analyse morphologique de ces portions racinaires. Une comparaison entre des plantes soumises ou non à la contrainte mécanique permettrait alors d'établir les relations entre la morphologie, la contrainte et l'exsudation.

- Au contraire, le choix de considérer le système racinaire entier est peut être judicieux, mais les paramètres que nous avons étudiés ne sont pas suffisants. Ils ne sont pas liés à l'exsudation.

**F - CONCLUSIONS GENERALES
ET PERSPECTIVES**

Conclusions générales et perspectives

Notre étude s'est proposée d'expliquer l'influence de la contrainte mécanique sur la libération des composés carbonés par les racines du maïs. En effet, il est généralement admis que la contrainte mécanique stimule la libération des composés carbonés exsudés par les racines. D'autre part, d'autres travaux ont montré l'influence de la contrainte mécanique sur la morphologie de la plante cultivée en conditions naturelles.

Notre propos était donc de déterminer dans des conditions particulières d'étude (cultures hydroponiques stériles) imposées pour la récolte des exsudats, le mode d'action de la contrainte mécanique. Etant donné le caractère artificiel de ce milieu de culture, il nous a paru indispensable d'identifier l'effet de l'hydroponie et celui de la stérilité sur la morphologie des plantes. Il a donc été procédé à des comparaisons avec respectivement des cultures sur substrat solide et des cultures hydroponiques non stériles. Parallèlement, les modifications de la morphologie de la plante ont été étudiées en présence et en absence de la contrainte mécanique, permettant d'établir les principaux effets de ce paramètre.

Au terme de ce travail, nous voudrions rappeler l'intérêt que nous avons porté à l'étude cinétique basée sur les 4 âges de plantes. Cet objectif constitue à notre sens un véritable point novateur par rapport aux études précédemment menées. Il permet en effet de ne pas donner simplement une quantité de composés carbonés libérés mais de renseigner sur la dynamique de libération des composés carbonés en fonction de l'âge du végétal.

Nos études réalisées dans le but de caractériser l'exsudation racinaire lors de l'application de la contrainte mécanique ont été effectuées après détermination de conditions strictes d'exsudation. En effet, la bibliographie rassemble de nombreuses données sur l'exsudation racinaire des plantes cultivées mais la complexité des conditions expérimentales dans lesquelles l'exsudation s'effectue empêche leur utilisation. Il nous a donc paru essentiel de déterminer l'incidence de la nature du milieu d'exsudation sur la libération des composés carbonés par les racines.

Enfin, le travail a tenté de déterminer le mode d'action de la contrainte mécanique sur la plante, en distinguant un effet direct de la contrainte des effets liés à la morphologie du végétal, en particulier de son système racinaire. L'étude s'est intéressée à la morphologie du système racinaire du maïs puisque cette morphologie détermine par exemple le nombre d'apex racinaires, qui sont des sites de production de l'exsudation.

L'étude de l'influence de la contrainte mécanique sur la morphologie du maïs a concerné tant les parties aériennes que racinaires. Les mesures effectuées ont permis de mettre en évidence des effets significatifs de la contrainte mécanique simulée par des billes de verre en culture

hydroponiques stériles. L'intérêt de cette étude repose sur une description détaillée de la structure du système racinaire de la plante, en tenant compte en particulier du type de racines (nodal ou séminal) et de l'ordre (ordre 1 ou 2). Il a été principalement observé les effets suivants : **une réduction de l'élongation racinaire, un épaississement des racines à proximité de l'apex**, peu de variation de la biomasse des racines. Il se produit une modification de la croissance de la plante lui permettant d'effectuer un enracinement correct assurant son développement. D'autre part, une étude globale des paramètres (ACP) a permis de montrer que les principales modifications de la croissance de la plante imposées par la contrainte mécanique sont dues au retard de développement. De plus, les modèles de croissance sont identiques suivant le niveau de contrainte mécanique. **L'impact de la contrainte mécanique se généralise à l'ensemble du végétal** puisqu'il a été possible de montrer un effet restrictif de la contrainte mécanique sur la croissance des parties aériennes (tiges et feuilles). Plus généralement, la contrainte mécanique ne modifie pas le couplage existant entre les organes aériens et racinaires.

L'étude s'est attachée à **valider le modèle de culture hydroponique stérile** qui était imposé afin de quantifier les exsudats produits par la plante, en évitant la dégradation des composés par la microflore du milieu. D'autre part, la récolte des fractions de l'exsudation racinaire s'accompagne en conditions naturelles d'une perte du matériel. A l'issue de ce travail, **nous pouvons conclure à la faisabilité de ce dispositif qui permet de manière satisfaisante de produire régulièrement des plantes en conditions stériles**. La mise en place de la contrainte mécanique, par l'ajout de billes de verre, est possible et le niveau de contrainte appliquée entre différentes expérimentations est standardisé. Les critiques que nous pouvons formuler concernant ce dispositif sont sans conteste en relation avec le caractère artificiel des conditions de croissance. Enfin, la taille des tubes en Pyrex qui forment ce dispositif est excellente pour le maniement sous hotte stérile, mais reste trop petite pour permettre la culture de plantes plus âgées.

L'utilisation d'un tel système de culture a grandement facilité la production et la récolte des exsudats racinaires en s'assurant, à tous les instants de la culture, de parfaites conditions de stérilité et d'apport nutritif.

Toutefois, il convenait de vérifier l'impact de ce dispositif sur la morphologie de la plante afin de mettre en évidence des effets liés uniquement à la contrainte mécanique. La comparaison des effets de la contrainte mécanique en conditions hydroponiques stériles et non stériles révèle que **la stérilité réduit la croissance du végétal, mais ne modifie pas la réponse de la plante à la contrainte mécanique**. Par contre, des maïs issus de cultures sur substrat solide (deux densités) présentent des caractéristiques morphologiques différentes de celles des maïs en cultures hydroponiques stériles qui sont essentiellement dues à un retard de développement des plantes de 4 jours. D'autre part, la répartition des types de racines est modifiée puisque les racines séminales qui forment l'essentiel du système racinaire ne sont pas modifiées à l'identique. D'un point de vue général, les effets morphologiques induits par la contrainte mécanique lors des cultures hydroponiques stériles sont similaires à ceux

engendrés par l'établissement d'une forte densité en conditions de culture sur substrat. Seule l'amplitude de la réponse varie.

Le modèle de culture hydroponique utilisé en conditions stériles se révèle être un bon outil permettant de simuler la contrainte mécanique dans le but d'analyser la production d'exsudats chez le maïs jeune. Son emploi semble adapté à l'étude de plantes jeunes.

L'étude des effets de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire présente plusieurs aspects.

Des travaux préliminaires effectués sur de jeunes plantes de maïs (12 jours) ont démontré que la quantité mais aussi la nature des exsudats varient selon la nature et la stérilité du milieu. En effet, les exsudats au sens large regroupent entre autres les exsudats solubles et les mucilages. **L'absence de mucilage** en conditions stériles et milieu salin constitue un des résultats de ce travail. Le milieu "eau déminéralisée" induit des modifications de l'exsudation qui peuvent être attribuées à l'existence d'un choc osmotique provoqué par ce milieu.

Le milieu "solution nutritive" a finalement été choisi pour réaliser des études ultérieures de quantification de l'exsudation racinaire. Ce choix implique cependant l'obligation de quantifier les exsudats en terme de carbone car les sels minéraux introduits ne peuvent être éliminés sans perte de matériel exsudé.

L'influence de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire a été mise en évidence sur des plantes d'âges croissant cultivées en conditions hydroponiques stériles. **Il est observé une augmentation quantitative des exsudats solubles lors d'une contrainte mécanique.** La plante est capable de modifier certains de ses processus physiologiques lorsqu'elle se trouve en situation de contrainte. Parallèlement, nos travaux ont abouti à la mise en évidence d'une grande quantité de matériel carboné à la surface des billes de verre. L'origine de ce matériel n'est pas encore déterminée et cet objectif constituerait une priorité dans un travail ultérieur car il est possible de supposer que la présence de ce matériel modifie quantitativement l'exsudation soluble. D'autre part, une connaissance de la répartition qualitative basée sur la détermination des sucres, des acides aminés et des acides organiques serait utile afin de savoir si l'augmentation de l'exsudation observée est due à la hausse de l'un de ces composés. Pour effectuer cette étude, il faudra tenir compte des faibles quantités de matériel produit. Les exsudats de plusieurs plantes appartenant au même traitement devront être associés pour parvenir au seuil de détection des méthodes de dosage.

Un traceur radioactif (^{14}C) a été utilisé dans le but de déterminer l'origine de la fraction exsudée par les racines de maïs et de visualiser s'il y a lieu des modifications de la répartition carbonée dans la plante et les compartiments associés (exsudats et respiration racinaire). **Nous retiendrons de cette étude que des modifications de la répartition du carbone dans la plante apparaissent lors d'une contrainte mécanique.** Le carbone récemment assimilé est destiné en priorité aux

organes aériens et aux racines en croissance. En revanche, les fractions exsudées proviennent du carbone anciennement assimilé par la plante. Rappelons toutefois que nous définissons le carbone "ancien" sur la base de 24 heures.

Concernant les résultats de la respiration racinaire, nous ne pouvons que conseiller vivement la prise en considération de ce compartiment qui d'après nos estimations constitue une part essentielle du carbone total. D'autres méthodes expérimentales devront être utilisées pour parvenir à une quantification de cette respiration, notamment par une quantification préalable sur une seule plante.

La mise en relation des travaux concernant la morphologie racinaire et l'exsudation a permis de montrer une influence directe de la contrainte mécanique sur l'exsudation car à morphologie équivalente, les quantités d'exsudats sont augmentées. La valeur des coefficients (R^2) est toujours plus élevée en situation de contrainte mécanique. En revanche, les modèles restent identiques entre deux traitements pour un même paramètre. De manière générale, des relations étroites existent entre les paramètres morphologiques et l'exsudation.

Concernant un possible effet indirect de la contrainte mécanique par l'intermédiaire de la morphologie, nos travaux ne permettent pas de conclure. L'existence de relations étroites définies entre l'exsudation et le nombre de racines ou la surface racinaire est un élément qui tenterait à prouver une relation indirecte. Notamment, le nombre d'apex racinaire (illustré par le nombre de racines) est un paramètre excessivement bien corrélé à l'exsudation.

En définitive, ce travail a permis de mieux comprendre le mode d'action de la contrainte mécanique et ainsi de la compaction sur la plante. La régulation des processus morphologiques (élaboration racinaire) mais aussi physiologiques sont en cause.

Nous devons toutefois rester prudent avant de conclure sur les effets observés puisque les plantes que nous avons utilisées sont jeunes. Il conviendrait de vérifier l'extrapolation des résultats démontrés sur des plantes plus âgées. Ce problème d'âge des plantes est à mettre en relation avec le dispositif expérimental de culture hydroponique qui ne permet pas la culture des plantes âgées. Outre les nombreux avantages des cultures hydroponiques que nous avons mentionnés tout au long de ce document, il demeure indispensable de s'affranchir des obstacles de stérilisation qui empêche de cultiver à long terme des plantes en conditions proches de conditions naturelles. Pourtant, la connaissance des effets de la compaction sur la physiologie de la plante passe par cette étape.

En conclusion, cette étude des effets de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire apporte des informations quantitatives qui devront à l'avenir être approfondies. Des travaux visant à connaître la nature de l'exsudation racinaire en situation de contrainte permettraient d'avoir une vision complète de l'influence de ce paramètre sur la physiologie de la plante. Nous pouvons cependant nous

interroger sur la validité à conduire ces expérimentations en milieux artificiels, connaissant la signification d'un tel dispositif de culture.

D'autre part, l'objectif à long terme de ce travail demeure la connaissance des effets de la compaction. La simulation de son influence devrait donc être réalisée en conditions non stériles, sur un substrat solide. Les recherches sur ce sujet doivent donc en premier lieu vaincre des difficultés techniques (récolte des exsudats sur sol), avant de s'intéresser concrètement à l'influence de la compaction sur la libération de composés par les plantes dans la rhizosphère. La compaction constitue un phénomène complexe dont la contrainte mécanique n'est qu'un des aspects. Il conviendrait de poursuivre les études en dirigeant les recherches sur d'autres composantes de la compaction tel que l'état hydrique. Ce facteur est en effet susceptible de modifier la physiologie de la plante et de produire des effets simultanés à ceux de la contrainte mécanique.

La connaissance des effets de la compaction sur l'exsudation racinaire est également intéressante du point de vue de la gestion de la fertilisation azotée. L'évaluation de la rhizodéposition constitue en effet un élément important dans la modélisation du cycle de l'azote. Il s'agirait de déterminer le rôle de cette exsudation dans le cycle de l'azote en sol compacté.

Enfin, la connaissance des relations entre la morphologie de la plante et la physiologie des racines, en particulier l'exsudation, représente un point essentiel pour élaborer des modèles fonctionnels des systèmes racinaires des plantes. Il s'agirait en l'occurrence d'un travail d'ajout de fonctions physiologiques (l'exsudation par exemple) aux modèles architecturaux existants.

Des perspectives variées sont donc envisageables à l'issue de cette étude afin d'étayer nos conclusions concernant l'incidence de la compaction du sol sur l'exsudation racinaire.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Références bibliographiques

A

- Abd El Rahman N. et Bourdu R., 1986. Effet de la taille et de la forme des grains sur quelques caractéristiques du développement du maïs au stade jeune. *Agronomie* 6 : 181-186.
- Abdalla A.M., Hettiaratchi D.R.P. and Reece A.R., 1969. The mechanics of root growth in granular media. *J. Agric. Engng. Res.* 14 : 236-248.
- Agrawal R.P., 1991. Water and nutrient management in sandy soils by compaction. *Soil Tillage Res.* 19 : 121-130.
- Aguirrezabal L.A.N., Pellerin S. and Tardieu F., 1993. Carbon nutrition, root branching and elongation : can the present state of knowledge allow a predictive approach at a whole-plant level ?. *Environm. Exp. Bot.* 33 : 121-130.
- Alakukku L. and Elonen P., 1994. Finnish experiments on subsoil compaction by vehicles with high axle load. *Soil Tillage Res.* 29 : 151-155.
- Alblas J., Wanink F., van den Akker J. and van der Werf H.M.G., 1994. Impact of traffic-induced compaction of sandy soils on the yield of silage maize in the Netherlands. *Soil Tillage Res.* 29 : 157-165.
- Albrecht G. and Wiedenroth E.M., 1994. Glutathione reductase activity following re-aeration of hypoxically pretreated wheat roots. *Proc. of the Royal Soc. of Edinburgh* 102 : 413-417.
- Alexander K.G. and Miller M.H., 1991. The effect of soil aggregate size on early growth and shoot-root ratio of maize (*Zea mays* L.). *Plant Soil* 138 : 189-194.
- Asady G.H. and Smucker A.J.M., 1989. Compaction and root modifications of soil aeration. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 53 : 251-254.
- Atwell B.J., 1989. Physiological responses of lupin roots to soil compaction. In "Structural and functional aspects of transport in roots". B. C. Loughman *et al.*, (Eds). pp 251-255. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Atwell B.J., 1990. The effect of soil compaction on wheat during early tillering. I. Growth, development and root structure. *New Phytol.* 115 : 29-35.
- Atwell B.J., 1993. The response of roots to mechanical impedance. *Env. Exp. Bot.* 33 : 27-40.
- Aubertin G.M. and Kardos L.T., 1965. Root growth through porous media under controlled conditions. 1. Effect of pore size and rigidity. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 29 : 290-293.
- Ayers W.A. and Thornton R.H., 1968. Exudation of amino acids by intact and damaged roots of wheat and peas. *Plant Soil* 18 : 193-207.
- Azaizeh H.A., Marschner H., Romheld V. and Wittenmayer L., 1995. Effects of a vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus and other soil microorganisms on growth, mineral nutrient acquisition and root exudation of soil-grown maize plants. *Mycorrhiza* 5 : 321-327.

B

- Babalola O. and Lal R., 1977. Subsoil gravel horizon and maize root growth. I. Gravel concentration and bulk density effects. *Plant Soil* 46 : 337-346.
- Bacic A., Moody S.F. and Clarke A.E., 1986. Structural analysis of secreted root slime from maize (*Zea mays* L.). *Plant Physiol.* 80 : 771-777.
- Baker K.F. and Cook R.J., 1974. Biological control of plant pathogens. Freeman, San Francisco.
- Balandreau J. and Knowles R., 1978. The rhizosphere. In "Interactions between non-pathogenic soil micro-organisms and plants". Y.R. Dommergues et S.U. Krupta (Eds). pp 243-268. Elsevier, Amsterdam, New-York.
- Balasubramanian A. and Rangaswami G., 1968. Foliar application of ^{14}C -glucose and ^{32}P -phosphore and detection of radioactivity in the root exudate of sorghum. *Curr. Sci.* 37 : 172-173.
- Baluska F., Barlow P.W. and Kubica S., 1995. Importance of the post-mitotic isodiametric growth (PIG) region for growth and development of roots. In "Structure and function of roots". F. Baluska *et al.*, (Eds). pp 41-51.
- Baluska F., Kubica S. and Hauskrecht M., 1990. Postmitotic "isodiametric" cell growth in the maize root apex. *Planta* 181 : 269-274.
- Baluska F., Volkmann Z. and Barlow P.W., 1996. Specialized zones of development in roots : view from the cellular level. *Plant Physiol.* 112 : 3-4.
- Barber D.A. and Gunn K.B., 1974. The effect of mechanical forces on the exudation of organic substances by the roots of cereal plants grown under sterile conditions. *New Phytol.* 73 : 39-45.
- Barber D.A. and Martin J.K., 1976. The release of organic substances by cereal roots into soil. *New Phytol.* 76 : 69-80.
- Barber S.A., 1971. Effect of tillage practice on corn (*Zea mays* L.) root distribution and morphology. *Agron. J.* 63 : 724-726.
- Barley K.P., 1963. Influence of soil strength on growth of roots. *Soil Sci.* 96 : 175-180.
- Barley K.P., 1968. Deformation of the soil by the growth of plants. 9th Int. Congr. Soil Sci. Trans. 1 : 759-768.
- Barley K.P. and Greacen E.L., 1967. Mechanical resistance as a soil factor influencing the growth of roots and underground shoots. *Adv. Agron.* 19 : 1-43.
- Barlow P.W. and Sargent J.A., 1978. The ultrastructure of the regenerating root cap of *Zea mays* L. *Ann. Bot.* 42 : 791-799.
- Barlow P.W., Brain P. and Parker J.S., 1991. Cellular growth in roots of a gibberellin-deficient mutant of tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) and its wild-type. *J. Exp. Bot.* 42 : 339-351.
- Baumgartl Th. and Horn R., 1991. Effect of aggregate stability on soil compaction. *Soil Tillage Res.* 19 : 203-213.
- Beauchamps E.J. and Lathwell D.J., 1966. Effect of root zone temperatures on corn leaf morphology. *Can. J. Plant Sci.* 46 : 593-601.
- Bengough A.G. and McKenzie C.J., 1994. Simultaneous measurement of root force and elongation for seedling pea roots. *J. Exp. Bot.* 45 : 95-102.

- Bengough A.G. and Young I.M.**, 1993. Root elongation of seedling peas through layered soil of different penetration resistances. *Plant Soil* 149 : 129-139.
- Bengough A.G., Croser C. and Pritchard J.**, 1997. A biophysical analysis of root growth under mechanical stress. *Plant Soil* 189 : 155-164.
- Benizri E., Courtade A. and Guckert A.**, 1995. Fate of two microorganisms in maize simulated rhizosphere under hydroponic and sterile conditions. *Soil Biol. Biochem.* 27 : 71-77.
- Bicki T.J. and Siemens C.J.**, 1991. Crop response to wheel traffic soil compaction. *Trans. ASAE.* 34 : 909-913.
- Boeuf-Tremblay V.**, 1994. Influence des contraintes mécaniques sur l'exsudation racinaire du maïs. Thèse de doctorat de l'INPL. 102pp. Nancy, France.
- Boeuf-Tremblay V., Plantureux S. and Guckert A.**, 1995. Influence of mechanical impedance on root exudation of maize seedlings at two development stages. *Plant Soil* 172 : 279-287.
- Boone F.R., Vermeulen G.D. and Krogsbergen B.**, 1994. The effect of mechanical impedance and soil aeration as affected by surface loading on the growth of peas. *Soil Tillage Res.* 32 : 237-251.
- Boulter D., Jeremy J.J. and Wilding M.**, 1966. Amino acids liberated into the culture medium by pea seedling roots. *Plant Soil* 24 : 121-127.
- Bowen G.D.**, 1969. Nutrient status effects on loss of amides and amino acids from pine roots. *Plant Soil* 30 : 139-142.
- Bowen G.D. and Foster R.C.**, 1978. Dynamics of microbial colonization of plant roots. In "Proceedings Symposium on soil microbiology and plant nutrition". W.J. Broughton and C.K. John (Eds). pp 231-256. Malaysia.
- Breisch H., Guckert A. et Reisinger O.**, 1975. Etude au microscope électronique de la zone apicale des racines de maïs. *Soc. Bot. Fr, Coll. Rhizosphère* 55-60.
- Brouwer R.**, 1966. Root growth of grasses and cereals. In "the growth of cereals and grasses". F.L. Milthorpe and J.D. Ivins (Eds). pp 153-166. London.

C

- Cahn M.D., Zobel R.W. and Bouldin D.R.**, 1989. Relationship between root elongation rate and diameter and duration of growth of lateral roots of maize. *Plant Soil* 119 : 271-279.
- Campbell R. and Drew M-C.**, 1993. Electron microscopy of gas space (aerenchyma) formation in adventitious roots of *Zea mays* L. subjected to oxygen shortage. *Planta* 157 : 350-357.
- Castillo S.R., Dowdy R.H., Bradford J.M. and Larson W.E.**, 1982. Effects of applied mechanical stress on plant growth and nutrient uptake. *Agron. J.* 74 : 526-530.
- Cezard R.**, 1961. L'excretion radicellaire chez les végétaux supérieurs. *Bulletin ENSAM.* 144-166.
- Chaboud A.**, 1983. Isolation, purification and chemical composition of root cap slime. *Plant Soil* 73 : 395-402.
- Chaboud A. et Rougier M.**, 1981. Sécrétions racinaires mucilagineuses et rôle dans la rhizosphère. *Ann. Biol.* 20 : 313-326.

- Chaudhary M.R. and Prihar S.S., 1974. Root development and growth response of corn following mulching, cultivation or interrow compaction. *Agron. J.* 66 : 350-355.
- Cheshire M.V. and Mundie C.M., 1990. Organic matter contributed to soil by plant roots during the growth and decomposition of maize. *Plant Soil* 121 : 107-114.
- Clarkson D.T., Sanderson J. and Scattergood C.B., 1978. Influence of phosphate-stress on phosphate absorption and translocation by various parts of the root system of Hordeum vulgare L.(barley). *Planta* 139 : 47-53.
- Claassen N. and Barber S.A., 1976. Simulation model for nutrient uptake from soil by growing plant root system. *Agron. J.* 68 : 961-964.
- Clayton M.F. and Lamberton J.A., 1964. A study of root exudates by the fog-box technique. *Australian J. Biol. Sci.* 17 : 855-866.
- Clowes F.A.L., 1971. The proportion of cells that divide in root meristems of Zea mays L. *Ann. Bot.* 35 : 249-261.
- Cortez J. et Billès G., 1982. Rôle des ions calcium dans la formation du mucigel de Zea mays. *Acta Oecol., Oecol. Plant.* 17 : 67-78.
- Cramer G.R., Epstein E. and Lauchli A., 1988. Kinetics of root elongation of maize in response to short term exposure to NaCl and elevated calcium concentration. *J. Exp. Bot.* 39 : 1513-1523.
- Cramer M.D. and Lewis O.A.M., 1993. The influence of NO³⁻ and NH⁴⁺ nutrition on the carbon and nitrogen partitioning characteristics of wheat (Triticum aestivum L.) and maize (Zea mays L.) plants. *Plant Soil* 154 : 289-300.
- Croissant R.L., Schwartz H.F. and Ayers P.D., 1991. Soil compaction and tillage effects on dry bean yields. *J. Prod. Agric.* 4 : 461-464.
- Crossett R.N., Campbell D.J. and Stewart H.E., 1975. Compensatory growth in cereal root systems. *Plant Soil* 42 : 673-683.
- Curl E.A. and Trueglove B., 1986. The rhizosphere. Chapter 2, pp 9-54. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

D

- D'Arcy A.L., 1982. Etudes des exsudats racinaires de soja et de lentille. I. Cinétique d'exsudation des composés phénoliques, des amino acides et des sucres, au cours des premiers jours de la vie des plantules. *Plant Soil* 68 : 399-403.
- Darbyshire J.F. and Greaves M.P., 1973. Bacteria and protozoa in the rhizosphere. *Pestic. Sci.* 4 : 349-360.
- Darrah P.R., 1991. Measuring the diffusion coefficients or rhizosphere exudates in soil. II. The diffusion of sorbing compounds. *J. Soil Sci.* 42 : 421-434.
- Deléens E., Grégory N. and Bourdu R., 1984. Transition between seed reserve use and photosynthetic supply during development of maize seedlings. *Plant Sci. Lett.* 37 : 35-39.
- Demotes-Mainard S. and Pellerin S., 1992. Effect of mutual shading on the emergence of nodal roots and the root/shoot ratio of maize. *Plant Soil* 147 : 87-93.

- Dexter A.R., 1986. Model experiments on the behaviour of roots at the interface between a tilled seed-bed and a compacted sub-soil. I. Effects of seed-bed aggregate size and sub-soil strength on wheat roots. *Plant Soil* 95 : 123-133.
- Dexter A.R., 1988. advances in characterization of soil structure. *Soil Tillage Res.* 11 : 199-239.
- Donald R.G., Kay B.D. and Miller M.H., 1987. The effect of soil aggregate size on early shoot and root growth of maize (*Zea mays* L.). *Plant Soil* 103 : 251-259.
- Drew M.C., Saker L.R. and Ashley T.W., 1973. Nutrient supply and the growth of the seminal root system in barley. I. The effect of nitrate concentration on the growth of axes and laterals. *J. Exp. Bot.* 24 : 1189-1202.

E

- Eltrop L. and Marschner H., 1996. Growth and mineral nutrition of non-mycorrhizal and mycorrhizal Norway spruce (*Picea abies*) seedlings grown in semi-hydroponic sand culture. *New Phytol.* 133 : 469-478.
- Ennos A.R. and Fitter A.H., 1992. Comparative functional morphology on the anchorage systems of annual dicots. *Funct. Ecol.* 6 : 71-78.
- Entry J.A., Reeves D.W., Mudd E., Lee W.J., Guertal E. and Raper R.L., 1996. Influence of compaction from wheel traffic and tillage on arbuscular mycorrhizae infection and nutrient uptake by *Zea mays*. *Plant Soil* 180 : 139-146.

F

- Feil B., Thiraporn R., Geisler G. and Stamp P., 1991. The impact of temperature on seedling root traits of European and Tropical maize (*Zea mays* L.) cultivars. *Agron. J. Crop Sci.* 166 : 81-89.
- Floyd K.A. and Ohlrogge A.J., 1970. Gel formation on nodal roots surfaces of *Zea mays*. I. Investigation of the gels's composition. *Plant Soil* 3 : 331-343.
- Floyd K.A. and Ohlrogge A.J., 1971. Gel formation on nodal roots surfaces of *Zea mays*. II. Some observations relevant to understanding its action at the root-soil interface. *Plant Soil* 34 : 595-606.
- Foster R.C., 1982. The fine structure of epidermal cell mucilages of roots. *New Phytol.* 91 : 727-740.
- Foster R.C., 1986. The ultrastructure of the rhizoplane and rhizosphere. *Ann. Rev. Phytopathol.* 24 : 211-234.
- Foster R.C. and Rovira A.D., 1978. The ultrastructure of the rhizosphere of *Trifolium subterraneum* L. In "Microbial Ecology". M.W. Loutit et J.A.R. Miles (Eds). pp 278-290. Springer-Verlag, Berlin.
- Fusseder A., 1987. The longevity and activity of the primary root of maize. *Plant Soil* 101 : 257-265.

G

- Gill W.R. and Vanden Berg G.E., 1967. Soil dynamics in tillage and traction. USDA-ARS, Washington DC, USA, Agric. 511.
- Girardin P., Morel-Fourrier B., Jordan M-O. et Millet B., 1987. Développement des racines adventives chez le maïs. *Agronomie* 7 : 353-360.
- Glinski J. and Lipiec J., 1990. Soil physical conditions and plant roots. CRC Press, FL, USA, 250.
- Goss M.J., 1977. Effects of mechanical impedance on root growth in barley (*Hordeum vulgare* L.). I. Effects on the elongation and branching of seminal root axes. *J. Exp. Bot.* 28 : 96-111.
- Goss M.J. and Russell S.R., 1980. Effects of mechanical impedance on root growth in barley (*Hordeum vulgare* L.). III. Observations on the mechanism of response. *J. Exp. Bot.* 31 : 577-588.
- Goss M.J., Miller M.H., Bailey C.D. and Grant C.A., 1993. Root growth and distribution in relation to nutrient availability and uptake. *Eur. J. Agro.* 2 : 57-67.
- Grath T. and Hakansson I., 1992. Effects of soil compaction on development and nutrient uptake of peas. *Swedish J. Agric. Res.* 22 : 13-17.
- Greaves M.P. and Darbyshire J.F., 1972. The ultrastructure of the mucilaginous layer on plant roots. *Soil Biol. Biochem.* 4 : 443-449.
- Gregory P.J. and Atwell B.J., 1991. The fate of carbon in pulse-labelled crops of barley and wheat. *Plant Soil* 136 : 205-213.
- Griffin G.J., Hale M.G. and Shay F.J., 1976. Nature and quantity of sloughed organic matter produced by roots of axenic peanut plants. *Soil Biol. Biochem.* 8 : 29-32.
- Groleau-Renaud V., Plantureux S. and Guckert A., 1995. Simulation of soil impedance by a "glass beads" system : effect on maize root growth. 14th Long Ashton International Symposium Plant Roots - from cells to systems -. 13-15 september 1995, Bristol, England.
- Groleau-Renaud V., Plantureux S. et Guckert A., 1998. Effet de la contrainte mécanique sur le système racinaire nodal et séminal du maïs. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, sous presse.
- Guckert A., Breisch H. et Reisinger O., 1975. Interface sol-racine. I. Etude au microscope électronique des relations mucigel-argile-micro-organismes. *Soil Biol. Biochem.* 7 : 241-250.

H

- Habib L., Morel J.L., Guckert A., Plantureux S. and Chenu C., 1990. Influence of root exudates on soil aggregation. *Symbiosis* 9 : 87-91.
- Haggquist M.L., Svenningsson H., Olsson S., Sundin P., Odham G. and Liljenberg C., 1984. Long term culturing of plants with aseptic roots : determination of rape root exudates. *Plant Cell. Environ.* 7 : 549-552.

- Hakansson I. and Reeder R.C.**, 1994. Subsoil compaction by vehicles with high axle load-extent, persistence and crop response. *Soil Tillage Res.* 29 : 277-304.
- Hale M.G.**, 1978. Calcium concentration and the exudation of sugars from pegs and fruits of axenic peanuts plants. *Soil Biol. Biochem.* 10 : 67-69.
- Hartung W. Zhang J. and Davies W.J.**, 1994. Does abscissic acid play a stress physiological role in maize plants growing in heavily compacted soil ?. *J. Exp. Bot.* 45 : 221-226.
- Helal H.M. and Sauerbeck D.R.**, 1983. Method to study turnover processes in soil layers of different proximity to roots. *Soil Biol. Biochem.* 15 : 223-225.
- Helal H.M. and Sauerbeck D.R.**, 1986. Effect of plant roots on carbon metabolism of soil microbial biomass. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* 149 : 181-188.
- Helal H.M. and Sauerbeck D.R.**, 1989. Carbon turnover in the rhizosphere. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* 152 : 211-216.
- Hettiaratchi D.R.P. and Fergusson C.A.**, 1973. Stress-deformation behaviour of soil in root growth mechanics. *J. Agric. Engng. Res.* 18 : 309-320.
- Heulin T., Guckert A. and Balandreau J.**, 1987. Stimulation of root exudation of rice seedlings by *azospirillum* strains : carbon budget under gnotobiotic conditions. *Biol. Fertil. Soil* 4 : 9-14.
- Hiltner L.**, 1904. Über neuere erfahrungen und probleme auf dem gebiet der bodenbakteriologie und unter besonderer berücksichtigung der gründung und brache. *Arb. Dtsch. Landwirt Ges.* 98 : 59-78.
- Hoagland D.R. and Arnon I.R.**, 1938. The water culture method for growing plants without soil. University of California Experimental Station Circular 347.
- Hoffmann C. and Jungk A.**, 1996. Influence of soil temperature and soil compaction on growth and P uptake of sugar beet. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* 159 : 263-270.
- Horst W.J., Wagner A. and Marschner H.**, 1982. Mucilage protects root meristems from aluminium injury. *Z. Pflanzenphysiol. Bodenkd.* 105 : 435-444.

I

- Iijima M. and Kono Y.**, 1991. Interspecific differences of the root system structures of four cereal species as affected by soil compaction. *Japan. J. Crop Sci.* 60 : 130-138.
- Iijima M., Kono Y., Yamauchi A. and Pardales J.R.**, 1991. Effects of soil compaction on the development of rice and maize root systems. *Environ. Exp. Bot.* 31 : 333-342.
- Ishikawa H. and Evans M.L.**, 1995. Specialized zones of development in roots. *Plant Physiol.* 109 : 725-727.

J

- Jaillard B. et Callot G.**, 1987. Action des racines sur la ségrégation minéralogique des constituants du sol. In "Soil micromorphology". N. Federoff, L.M. Bresson et M. A. Courty (Eds). pp371-376. AFES, Plaisir, France.

- Jarvis R.J., 1986. Crop response to deep tillage. In "A review of deep tillage research in western australia". M.A. Perry (Eds). pp 40-51. Department of Agriculture division of plant research.
- Jenny H. and Grossenbacher K., 1963. Root-soil boundary zones as seen in the electron microscope. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 27 : 273-277.
- Johansson G., 1992. Below-ground carbon distribution in barley (Hordeum vulgare L.) with and without nitrogen fertilization. Plant Soil 144 : 93-99.
- Johnen B.G. and Sauerbeck D.R., 1977. A tracer technique for measuring growth, mass and microbial breakdown of plant roots during vegetation. In "soils organisms as components of ecosystems". V. Lohm et T. Persson (Eds). pp 366-373. Stockholm.
- Jones D.L. and Darrah P.R., 1992. Re-sorption of organic components by roots of Zea mays L. and its consequences in the rhizosphere. I. Re-sorption of ¹⁴C labelled glucose, mannose and citric acid. Plant Soil 143 : 259-266.
- Jones D.L. and Darrah P.R., 1993. Re-sorption of organic components by roots of Zea mays L. and its consequences in the rhizosphere. II. Experimental and model evidence for simultaneous exudation and re-sorption of soluble compounds. Plant Soil 153 : 47-59.
- Jones D.L. and Darrah P.R., 1995. Influx and efflux of organic acids across the root-soil interface of Zea mays L. and its implications in rhizosphere C flow and mineral nutrition. Plant Soil 173 : 103-109.
- Jones D.L. and Darrah P.R., 1996. Re-sorption of organic compounds by roots of Zea mays L. and its consequences in the rhizosphere. III. Characteristics of sugar influx and efflux. Plant Soil 178 : 153-160.
- Jordan M.O., Picard D. et Trendel R., 1992. Ramification des racines nodales primaires du maïs (Zea mays L.). Données de structure et de cinétique. Agronomie 12 : 15-30.
- Jordan M.O., Girardin P., Varlet-Granchet C., Picard D. et Trendel R., 1988. Rythme d'apparition des racines primaires du maïs (Zea mays L.). III. Variations observées au champ. Agronomie 8 : 37-46.

K

- Kasperbauer M.J. and Busscher W.J., 1991. Genotypic differences in cotton root penetration of a compacted subsoil layer. Crop Sci. 31 : 1376-1378.
- Kato R., Itagaki K., Uchida K., Shinomura T.H. and Harada Y., 1991. Effects of an epidermal growth factor on the growth of Zea coleoptiles. Plant Cell. Physiol. 32 : 917-919.
- Katznelson H., Rouatt J.W. and Payne T.M.B., 1965. Liberation of amino acids by plant roots in relation to dessication. Nature 174 : 1110-1111.
- Keith H., Oades J.M. and Martin J.K., 1986. Input of carbon to soil from wheat plants. Soil Biol. Biochem. 18 : 445-449.
- Kisselbach T.A., 1948. The structure and reproduction of corn. Univ. Neb. Coll. Agr. Exp. Stat. Bul. 161.

- Kloss M., Iwannek K-H., Fendrik I. and Niemann E.G., 1984.** Organics acids in the root exudates of diplachne fuxca (Linn.) Beauv. Environ. Exp. Bot. 24 : 179-188.
- Kooistra M.J., 1987.** The effects of compaction and deep tillage on soil structure in a sandy loam soil. In "Soil micromorphology". pp445-450.
- Koolen A.J., 1987.** Deformation and compaction of elemental soil volumes and effects on mechanical soil properties. Soil Tillage Res. 10 : 5-19.
- Kovacs M.F., 1971.** Identification of aliphatic and aromatic acids in root and seed exudates of peas cotton and barley. Plant Soil 34 : 441-451.
- Krafczyk I., Trolldenier G. and Beringer H., 1984.** Soluble exudates of maize : influence of potassium supply and rhizosphere microorganisms. Soil Biol. Biochem. 16 : 315-322.
- Kush A.K. and Dadarwal K.R., 1980.** Root exudates as pre-invasive factors in the nodulation of chick pea varieties. Soil Biol. Biochem. 13 : 51-55.

L

- Laheurte F., Leyval C. and Berthelin J., 1990.** Root exudates of maize, pine and beech seedlings influenced by mycorrhizal and bacterial inoculation. Symbio. 9 : 111-116.
- Leclercq J. et Verbrugge J.C., 1984.** Approche théorique de l'interaction mécanique entre une racine et le sol. Bull. Rech. Agron. Gembloux 19 : 37-50.
- Ledent J-F., Henkart Th. et Jacobs B., 1990.** Phénologie du maïs, visualisation de la croissance et du développement. Revue Agriculture 3 : 391-408.
- Leiser A. T., 1968.** A mucilaginous root sheath in Ericaceae. Am. J. Bot. 55 : 391-398.
- Lespinat P.A. et Berlier Y., 1975.** Les facteurs externes agissant sur l'excretion racinaire. Soc. Bot. Fr. Coll., Rhizosphere 21-30.
- Lespinat P.A., Guckert A. and Breisch H., 1975.** The incorporation of plant root exudates in soil organic matter. Symp. Humus et Planta, VI pp 169-174. Prague.
- Liljeroth E., Kuikman P. and van Veen J.A., 1994.** Carbon translocation to the rhizosphere of maize and wheat and influence on the turnover of nature soil organic matter of different soil nitrogen levels. Plant Soil 151 : 233-240.
- Liljeroth E., Baath E., Mathiasson I. and Lundborg T., 1990.** Root exudation and rhizoplane bacterial abundance of barley (Hordeum vulgare L.) in relation to nitrogen fertilization and root growth. Plant Soil 127 : 81-89.
- Lindberg S. and Pettersson S., 1985.** Effects of mechanical stress on uptake and distribution of nutrient in barley. Plant Soil 83 : 295-309.
- Lipiec J. and Busscher W., 1991.** Root growth in compacted soils with fine and coarse structured units. Proceedings "International Conference on Root Ecology". Vienna.
- Lipiec J., Hakanson I., Tarkiewicz S. and Kosowski J., 1991.** Soil physical properties and growth of spring barley as related to the degree of compactness of two soils. Soil Tillage Res. 19 : 307-317.

- Lipiec J., Ishioka T., Hatano R. and Sakuma T., 1993. Effects of soil structural discontinuity on root and shoot growth and water use of maize. *Plant Soil* 157 : 65-74.
- Lipiec J., Ishioka T., Szustak A., Pietrusiewicz J. and Stepniewski W., 1996. Effects of soil compaction and transient oxygen deficiency on growth, water use and stomatal resistance of maize. *Acta Agric. Scand.* 46 : 186-191.
- Logsdon S.D., Reneau R.B. and Parker J.C., 1987. Corn seedling root growth as influenced by soil physical properties. *Agron. J.* 79 : 221-224.
- Lynch J.M., 1987. Carbon loss from the roots of tomato and pea seedlings grown in soil. *Plant Soil* 103 : 95-100.
- Lynch J.M., 1995. Root architecture and plant productivity. *Plant Physiol.* 109 : 7-13.

M

- Madsen H.B., 1985. Distribution of spring barley roots in danish soils of different texture and under different climatic conditions. *Plant Soil* 88 : 31-43.
- Maertens C., 1964. La résistance mécanique des sols à la pénétration : ses facteurs et son influence sur l'enracinement. *Ann. Agron.*, 15 : 539-554.
- Malhi S.S. and Nyborg M., 1993. Compaction of soils : yield of barley in greenhouse and field. *Commun. Soil Sci. Plant. Anal.* 24 : 1453-1464.
- Marschner H., 1995. Mineral nutrition of higher plants. Academic Press, London.
- Martin J.K., 1975. ¹⁴C-labelled material leached from the rhizosphere of plants supplied continuously with ¹⁴CO₂. *Soil Biol. Biochem.* 7 : 395-399.
- Martin J.P., Martin W.P., Page J.B., Raney W.A. and De Ment J.D., 1955. Soil Aggregation. *Adv. Agron.* 7 : 1-37.
- Masle J. and Passioura J.B., 1987. The effect of soil strength on the growth of young wheat plants. *Aust. J. Plant Physiol.* 14 : 643-656.
- Masle J., Farquhar G.D. and Gifford R.M., 1990. Growth and carbon economy of wheat seedlings as affected by soil resistance to penetration and ambient pressure of CO₂. *Aust. J. Plant. Physiol.* 17 : 465-487.
- Materechera S.A., Alston A.M., Kirby J.M. and Dexter A.R., 1992. Influence of root diameter on the penetration of seminal roots into a compacted subsoil. *Plant Soil* 144 : 297-303.
- Matsumoto H., Okada K. and Takahashi E., 1979. Excretion products of maize roots from seedling to seed development stage. *Plant Soil* 53 : 17-26.
- McAfee M., Lindstrom J. and Johansson W., 1989. Effects of pre-sowing compaction on soil physical properties, soil atmosphere and growth of oats on a clay soil. *J. Soil. Sci.* 40 : 707-717.
- McLeod R.D. and Thompson A., 1979. Development of lateral root primordia in Vicia fava, Pisum sativum, Zea mays and Phaseolus vulgaris : rates of primordium formation and cell doubling times. *Ann Bot.* 44 : 435-449.
- Mench M. and Martin E., 1991. Mobilization of cadmium and other metals from two soils by root exudates of Zea mays L., Nicotiana tabacum L. and Nicotiana rustica L. *Plant Soil* 132 : 187-196.

- Mengel D.B. and Barber S.A., 1974. Development and distribution of the corn root system under field conditions. *Agron. J.* 66 : 341-344.
- Merckx R., Den Hartog A. and van Veen J.A., 1985. Turnover of root-derived material and related microbial biomass formation in soils of different texture. *Soil Biol. Biochem.* 17 : 565-569.
- Merckx R., van Ginkel J.H., Sinnaeve J. and Cremers A., 1986. Plant-induced changes in the rhizosphere of maize and wheat. I. Production and turnover of root-derived material in the rhizosphere of maize and wheat. *Plant Soil* 96 : 85-93.
- Miki N.K., Clarke K.J. and McCully M.E., 1980. A histological and histochemical comparison of the mucilages on the root tips of several grasses. *Can. J. Bot.* 58 : 2581-2593.
- Miller I. and Moore R., 1990. Defective secretion of mucilage is the cellular basis for agravitropism in primary roots of *Zea mays* cv. Ageotropic. *Ann. Bot.* 66 : 169-178.
- Misra R.K. and Gibbons A.K., 1996. Growth and morphology of eucalypt seedling-roots, in relation to soil strength arising from compaction. *Plant Soil* 182 : 1-11.
- Mollenhauer H.H., 1967. A comparison of root cap cells in epiphytic, terrestrial and aquatic plants. *Am. J. Bot.* 54 : 1249-1259.
- Moore R. and Evans M.L., 1986. How roots perceive and respond to gravity. *Am. J. Bot.* 73 : 574-587.
- Moore R. and McClelen C.E., 1983. Ultrastructural aspects of cellular differentiation in the root cap of *Zea mays*. *Can. J. Bot.* 61 : 1566-1572.
- Moore R., Evans M.L. and Fondren W.M., 1990. Inducing gravitropic curvature of primary roots of *Zea mays* cv Ageotropic. *Plant Physiol.* 92 : 310-315.
- Morard P., 1995. Les cultures végétales hors sol. Publication agricoles. 303pp. Agen.
- Morel J-L., Habib L., Plantureux S. and Guckert A., 1991. Influence of maize root mucilage on soil aggregate stability. *Plant Soil* 136 : 111-119.
- Mozafar A., 1991. Contact with ballotini (glass spheres) stimulates exudation of iron reducing an iron chelating substances from barley roots. *Plant Soil* 130 : 105-108.
- Mozafar A., Duss F. et Oertli J.J., 1992. Effect of *Pseudomonas fluorescens* on the root exudates of two tomato mutants differently sensitive to Fe chlorosis. *Plant Soil* 144 : 167-176.

N

- Nakamoto T., 1994. Plagiogravitropism of maize roots. *Plant Soil* 165 : 327-332.
- Nambiar E.K.S., 1976. The uptake of zinc⁶⁵ by oats in relation to soil water content and root growth. *Aust. J. Soil Res.* 14 : 67-74.
- Nantawisarakul T. and Newman I.A., 1992. Growth and gravitropism of corn roots in solution. *Plant Cell Environ.* 15 : 693-701.
- Newman E.I., 1985. The rhizosphere : carbon sources and microbial populations. In "Ecological interactions in soil". A.H. Fitter (Ed). pp 107-121. Blackwell Scientific, Oxford.

O

- Oades J.M., 1978. Mucilages at the root surface. *J. Soil. Sci.* 29 : 1-16.
- Oades J.M., 1984. Soil organic matter and structural stability : mechanisms and implications for management. *Plant Soil* 76 : 319-337.
- Ouzounidou G., Ciamporova M., Moustakas M. and Karataglis S., 1995. Responses of maize (*Zea mays* L.) plants to copper stress. I. Growth, mineral content and ultrastructure of roots. *Environ. Exp. Bot.* 35 : 167-176.

PQ

- Pagès L. and 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 Soil* 164 : 169-176.
- Pahlavanian A.M. and Silk W.K., 1988. Effect of temperature on spatial and temporal aspects of growth in the primary maize root. *Plant Physiol.* 87 : 529-532.
- Panayiotopoulos K.P., Papadopoulou C.P. and Hatjiioannidou A., 1994. Compaction and penetration resistance of an Alfisol and Entisol and their influence on root growth of maize seedlings. *Soil Tillage Res.* 31 : 323-337.
- Parfitt R.L., 1972. Adsorption of charged sugars by montmorillonite. *Soil Sci.* 113 : 417-421.
- Paul R.E., Johnson M.C. and Jones R.L., 1975. Studies on the secretion of maize root cap slime. I. Some properties of the secreted polymer. *Plant Physiol.* 56 : 300-306.
- Pearson R. and Parkinson D., 1961. The sites of excretion of ninhydrinpositive substances by broadbean seedlings. *Plant Soil* 13 : 391-396.
- Pellerin S. and 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 and extension of their branched zone. *Plant Soil* 164 : 155-167.
- Pellerin S. and Tabourel F., 1995. Length of the apical unbranched zone of maize axile roots : its relationship to root elongation rate. *Env. Exp. Bot.* 35 : 193-200.
- Petersen W. and Böttger M., 1991. Contribution of organic acids to the acidification of the rhizosphere of maize seedlings. *Plant Soil* 132 : 159-163.
- Pettersson W.R. and Barber S.A., 1981. Soybean root morphology and K uptake. *Agron. J.* 73 : 316-319.
- Picard D., Jordan M.O. et Trendel R., 1985. Rythme d'apparition des racines primaires du maïs (*Zea mays* L.). I. Etude détaillée pour une variété en un lieu donné. *Agronomie* 5 : 667-676.
- Pilet P.E., 1982. Importance of the cap cells in maize root gravireaction. *Planta* 156 : 95-96.
- Pilet P.E., 1986. Importance of the cap in maize root growth. *Planta* 169 : 600-602.
- Prikryl Z. and Vancura V., 1980. Root exudates of plants. VI. Wheat root exudation as dependent on growth, concentration gradient of exudates and the presence of bacteria. *Plant Soil* 57 : 69-83.

Pritchard J., 1994. The control of cell expansion in roots. Transley review No 68. *New Phytol.* 127 : 3-26.

R

- Roberts E.A.**, 1916. The epidermal cells of roots. *Bota. Gaz.* 62 : 488-506.
- Rosen H.**, 1957. A modified ninhydrin colorimetric analysis for amino acids. *Arch. Biochem. Biophys.* 67 : 10-15.
- Rovira A.D.**, 1959. Root excretions in relation to the rhizosphere effect. IV. influence of plant species, age of plant, light, temperature and calcium nutrition. *Plant Soil* 11 : 53-64.
- Rovira A.D.**, 1965. Interactions between plant roots and soil microorganisms. *Ann. Rev. Microbiol.* 19 : 241-266.
- Rovira A.D.**, 1969. Plant root exudates. *Bot. Rev.* 35 : 35-57.
- Rovira A.D.**, 1979. Biology of the soil-root interface. In "the soil-root interface". J.L. Harley et R. Scott Russell (Eds). pp 145-160. Academic Press, London, New-York, San francisco.
- Rovira A.D. and Davey C.B.**, 1974. Biology of the rhizosphere. In "The plant root and its environment". E.W. Carson (Ed). pp 153-204. University Press, Virginia, Charlottesville.
- Rovira A.D. and Harris J.R.**, 1961. Plant root excretions in relation to the rhizosphere effect. V. The exudation of b-group vitamins. *Plant Soil* 14 : 199-214.
- Rovira A.D. and McDougall B.**, 1965. Carbon 14 labelled photosyntate in wheatroot exudates. *Nature* 5001 : 1104-1105.
- Rovira A.D., Foster R.C. and Martin J.K.**, 1979. Origin, nature and nomenclature of the organic materials in the rhizosphere. In "the soil-root interface". J.L. Harley et R. Scott Russell (Eds). pp 1-4. Academic Press, London, New-York, San francisco.
- Russell R.S.**, 1977. Plant root systems : their function and interaction with the soil. McGraw-Hill Book Co. Ltd., London.

S

- Samsevich S.A.**, 1965. Active excretions of plants roots and their significance. *Sov. Pl. Phys.* 12 : 731-740. (English translation).
- Sarquis J.L., Jordan W.R. and Morgan P.W.**, 1991. Ethylene evolution from maize seedling roots and shoots in response to mechanical impedance. *Plant Physiol.* 96 : 1171-1177.
- Sattelmacher B. and Thoms K.**, 1995. Morphology and physiology of the seminal root system of young maize (*Zea mays* L.) plants as influenced by a locally restricted nitrate supply. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* 158 : 493-497.
- Sauerbeck D.R. and Helal H.M.**, 1986. Plant root development and photosynthetate consumption depending on soil compaction. In "Transactions XIII. Congr. Int. Soc". *Soil Sci.* 3 : 948-949.
- Sauerbeck D.R. and Johnen B.**, 1976. The turnover of plant roots during the growth period and its influence on soil respiration. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenkd.* 315-328.

- Schobert C. and Komor E., 1987. Amino acid uptake by Ricinus communis roots : characterization and physiological significance. *Plant Cell. Environ.* 10 : 493-500.
- Schobert C., Köckenberger W. and Komor E., 1988. Uptake of amino acids by plants from the soil : a comparative study with castor bean seedlings grown under natural and axenic soil conditions. *Plant Soil* 109 : 181-188.
- Scholefield D. and Hall D.M., 1985. Constricted growth of grass roots through rigid pores. *Plant Soil* 85 : 153-162.
- Schonwitz R. and Ziegler H., 1982. Exudation of water-soluble vitamins and of some carbohydrates by intact root maize seedlings (Zea mays L.) into a mineral nutrient solution. *Z. Pflanzenphysiol. Bodenkd.* 107 : 7-14.
- Schonwitz R. and Ziegler H., 1986. Interaction of maize roots and rhizosphere microorganisms, *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* 152 : 217-222.
- Sealey L.J., McCully M.E. and Canny M.J., 1995. The expansion of maize root-cap mucilage during hydration. 1. Kinetics. *Physiol. Plant. (Kbh., 1948)* 93 : 38-46.
- Shamoot S., Mc Donald J. and Bartholomew W.V., 1968. Rhizo-deposition of organic debris in soil. *Am. Proc. Soil Sci. Soc.* 32 : 817-820.
- Shibusawa S., 1994. Modelling the branching growth fractal pattern of the maize root system. *Plant Soil* 165 : 339-347.
- Shierlaw J. and Alston A.M., 1984. Effect of soil compaction on root growth and uptake of phosphorus. *Plant Soil* 77 : 15-28.
- Simojoki A., Jaakkola A. and Alakukku L., 1991. Effect of compaction on soil air in a pot experiment and in the field. *Soil Tillage Res.* 19 : 175-186.
- Singer M.J. and Munn D.N., 1987. *Soils : an introduction.* MacMillan Publ. Co. New-York.
- Smith K.A., 1977. Soil aeration. *Soil Sci.* 123 : 281-291.
- Smucker A.J.M., 1984. Carbon utilization and losses by plant root systems. In "Roots, nutrient and water influx and plant growth". pp 27-46. American Society of Agronomy, Madison.
- Smucker A.J.M., 1993. Soil environmental modifications of root dynamics and measurement. *Ann. Rev. Phytopathol.* 31 : 191-216.
- Soane B.D. and van Ouwerkerk C., 1994. Soil compaction problems in world agriculture. In "Soil Compaction in crop production". B.D. Soane et C. van Ouwerkerk (Eds). pp 1-26. *Developments in Agricultural Engineering* 11, Elsevier, Amsterdam.
- Soane B.D. and van Ouwerkerk C., 1995. Implications of soil compaction in crop production for the quality of the environment. *Soil Tillage Res.* 35 : 5-22.
- Stepniwski W. and Prywara G., 1992. The influence of soil oxygen availability on yield and nutrient uptake (N, P, K, Ca, Mg, Na) by winter rye (Secale cereale). *Plant Soil* 143 : 267-274.
- Stepniwski W., Glinski J. and Ball B.C., 1994. Effects of compaction on soil aeration properties. In "Soil Compaction in crop production". B.D. Soane et C. van Ouwerkerk (Eds). pp 167-189. *Developments in Agricultural Engineering* 11, Elsevier, Amsterdam.

Swan J.P., Moncrief J.F. and Voorhees W.B., 1987. Soil compaction : causes, effects and control. Minn. Ext. Serv. Bull., Agric. Bull. 3115.

T

Takahashi H., Scott T.K. and Suge H., 1992. Stimulation of root elongation and curvature of calcium. *Plant Physiol.* 98 : 246-252.

Tardieu F. and Pellerin S., 1991. Influence of soil temperature during root appearance on the trajectory of nodal roots of field grown maize. *Plant Soil* 131 : 207-214.

Tardieu F., 1988. Analysis of the spatial variability in maize root density. III. Effect of a wheel compaction on water extraction. *Plant Soil* 109 : 257-262.

Tardieu F., 1994. Growth and functioning of roots and root systems subjected to soil compaction. Towards a system with multiple signalling ?. *Soil Tillage Res.* 30 : 217-243.

Taylor H.M. and Gardner H.R., 1970. Relative penetrating ability of different plant roots. *Agron. J.* 82 : 579-581.

Tennant D., 1975. A test of a modified line intersect method of estimating root length. *J. Ecol.* 63 : 995-1001.

Teyker R.H. and Hobbs D.C., 1992. Growth and root morphology of corn as influenced by nitrogen form. *Agron. J.* 84 : 694-700.

Tsegaye T. and Mullins C.E., 1994. Effect of mechanical impedance on root growth and morphology of two varieties of pea (*Pisum sativum* L.). *New Phytol.* 126 : 707-713.

U

Uren N.C. and Reisenauer H.M., 1988. The role of root exudates in nutrient acquisition. *Adv. Plant Nutr.* 3 : 79-114.

V

van Eggeraat A.W.S.M., 1975. Changes in free ninhydrin-positive compounds of young pea plants as affected by different nutritional and environmental conditions. *Plant Soil* 42 : 15-36.

van Ouwkerk C. and van Noordwijk M., 1991. Effect of traffic intensity on soil structure and root development in a field experiment on a sandy clay loam soil in the Netherlands. *Proc. 11th Conf. Int. Soil Tillage Res.* pp 253-262. Ibadan, Nigeria.

van Veen J.A., Merckx R. and van de Geijn S.C., 1989. Plant- and soil-related controls of the flow of carbon from roots through the soil microbial biomass. *Plant Soil* 115 : 179-188.

Vancura V. and Garcia J-L., 1969. Root exudates of reversibly wilted millet plants (*Panicum Miliaceum* L.). *Oecol. Plant.* 4 : 93-98.

Vancura V., 1964. Root exudates of plants. I. Analysis of root exudates of barley and wheat in their initial phases of growth. *Plant Soil* 21 : 231-247.

- Vancura V., 1968. Root exudates of plants. III. Effects of temperature and "cold shock" on the exudation of various compounds from seeds and seedlings of maize and cucumber. *Plant Soil* 27 : 319-328.
- Varney G.T., Canny M.J., Wang X.L. and McCully M.E., 1991. The branch roots of *Zea*. I. First order branches, their number, sizes and division into classes. *Ann. Bot.* 67 : 357-364.
- Veen B.W. and Boone F.R., 1990. The influence of mechanical resistance and soil water on the growth of seminal roots of maize. *Soil Tillage Res.* 16 : 219-226.
- Veen B.W., 1977. The uptake of potassium, nitrate, water and oxygen by a maize root system in relation to its size. *J. Exp. Bot.* 28 : 1389-1398.
- Vepraskas M.J., 1994. Plant response mechanisms to soil compaction. In "Plant Environment. Interactions". R.E. Wilkinson (Ed). Georgia.
- Vermeer J. and McCully M.E., 1982. The rhizosphere in *Zea* : new insight into its structure and development. *Planta* 156 : 45-61.
- Vine P.N., Lal R. and Payne D., 1981. The influence of sands and gravels on root growth of maize seedlings. *Soil Sci.* 131 : 124-129.
- Voorhees W.B., Johnson J.F., Randall G.W. and Nelson W.V., 1989. Corn growth and yield as affected by surface and subsoil compaction. *Agron. J.* 81 : 294-303.
- Voorhees W.B., 1991. Compaction effects on yield -Are they significant ?. *Trans. ASAE* 34 : 1667-1672.

WXY

- Warembourg F.R., 1975. Application de techniques radioisotopiques à l'étude de l'activité biologique dans la rhizosphère des plantes. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 12 : 261-272.
- Warembourg F.R., 1982. Carbon flow in the plant-soil system : a comprehensive approach. In "Proceedings of the regional colloquium on soil organic matter studies". C.C. Cerri, D. Athie et D. Sodrzejieski (Eds). Brazil.
- Warembourg F.R. and Billès G., 1979. Estimating carbon transfers in the plant rhizosphere . In "The soil-root interface". J.L. Harley and R.S. Russell (Eds). Academic Press, London.
- Warnaars B.C. and Eavis B.W., 1972. Soil physical conditions affecting seedling root growth. II. Mechanical impedance, aeration and moisture availability as influenced by grain-size distribution and moisture content in silica sands. *Plant Soil* 36 : 623-634.
- Whalley W.R., Dumitri E. and Dexter A.R., 1995. Biological effects of soil compaction. *Soil Tillage Res.* 35 : 53-68.
- Whipps J.M. and Lynch J.M., 1983. Substrate flow and utilization in the rhizosphere of cereals. *New Phytol.* 95 : 605-623.
- Whipps J.M., 1984. Environmental factors affecting the loss of carbon from the roots of wheat and barley seedlings. *J. Exp. Bot.* 35 : 767-773.
- Whipps J.M., 1985. Effect of CO₂ concentration on growth, carbon distribution and loss of C from the roots of maize. *J. Exp. Bot.* 36 : 644-651.

- Whipps J.M., 1990. Carbon economy. In "the rhizosphere". J. Lynch (Ed). pp 57-97. Wiley, New-York.
- Whiteley G.M. and Dexter A.R., 1982. Root development and growth of oilseed, wheat and pea crops on tilled and non-tilled soil. Soil Tillage Res. 2 : 370-393.
- Whiteley G.M. and Dexter A.R., 1984. Displacement of soil aggregates by elongating roots and emerging shoots of crop plants. Plant Soil 77 : 131-140.
- Wiersum L.K., 1957. The relationship of the size and structural rigidity of pores to their penetration by roots. Plant Soil 9 : 75-85.
- Wilson A.J., Robards A.W. and Goss M.J., 1977. Effects of mechanical impedance on root growth in barley, (Hordeum vulgare L.). II. Effects on cell development in seminal roots. J. Exp. Bot. 28 : 1216-1227.
- Wolkowski R.P., 1990. Relationship between wheel-traffic induced soil compaction, nutrient availability and crop growth : a review. J. Prod. Agric. 3 : 460-469.
- Wright K. and Northcote D.H., 1974. The relationship of root-cap slimes to pectins. Biochem. J. 139 : 525-534.

Z

- Zidan I., Azaizeh H. and Neumann P.M., 1990. Does salinity reduce growth in maize root epidermal cells by inhibiting their capacity for cell wall acidification ?. Plant Physiol. 93 : 7-11.

ANNEXES

Liste des annexes

Annexe 1

Composition du bouillon nutritif gélosé nécessaire au test de la stérilité de la solution d'exsudation

(Commercialisation Biokar Diagnostics)

Tryptone	10g
Extrait de viande	5g
NaCl	5g
Agar	15g
Eau distillée	q.s.p. 10 ³ ml

Annexe 2

Composition de la solution nutritive de Hoagland et Arnon (1938)

Cette solution est composée de trois solutions individuelles :

Les macro-éléments

	Concentration dans la solution finale complète (mmol.l ⁻¹)
KNO ₃	5
Ca (NO ₃) ₂ , 4H ₂ O	5
KH ₂ PO ₄	1
MgSO ₄ , 7H ₂ O	2

Les oligo-éléments

	Concentration dans la solution finale complète (mg de l'élément. l ⁻¹)
MnSO ₄ , H ₂ O	Mn : 0,5
ZnSO ₄ , 7H ₂ O	Zn : 0,05
CuSO ₄ , 5H ₂ O	Cu : 0,02
H ₃ BO ₃	B : 0,05
K ₂ MoO ₄	Mo : 0,01

Une solution de fer-EDTA de concentration 0,1 mmol.l⁻¹.

Le fer ionique Fe²⁺ est instable. Il est oxydé en Fe³⁺ qui précipite et devient indisponible pour la plante. C'est pour cette raison que l'on apporte un chélate organique, l'EDTA (acide éthylène-diamine-tétraacétique). Il s'agit du chélateur le plus usuel, qui chélate le fer au moyen de 4 ou 6 liaisons (diverses : ionique, covalence ou coordination) et l'empêche de précipiter.

Afin de préparer 1 litre de solution nutritive, il est nécessaire de prélever :

5 ml de chacune des solutions de macro-éléments

1 ml de la solution de micro-éléments

1 ml de la solution de fer

et de compléter le volume (10³ ml).

Annexe 3

Comparaison de deux types de solution nutritive

Une culture de maïs en conditions hydroponiques non stérile (sans billes de verre) pendant 10 jours a été réalisée afin de tester l'influence de la composition de la solution nutritive sur la morphologie des plantes.

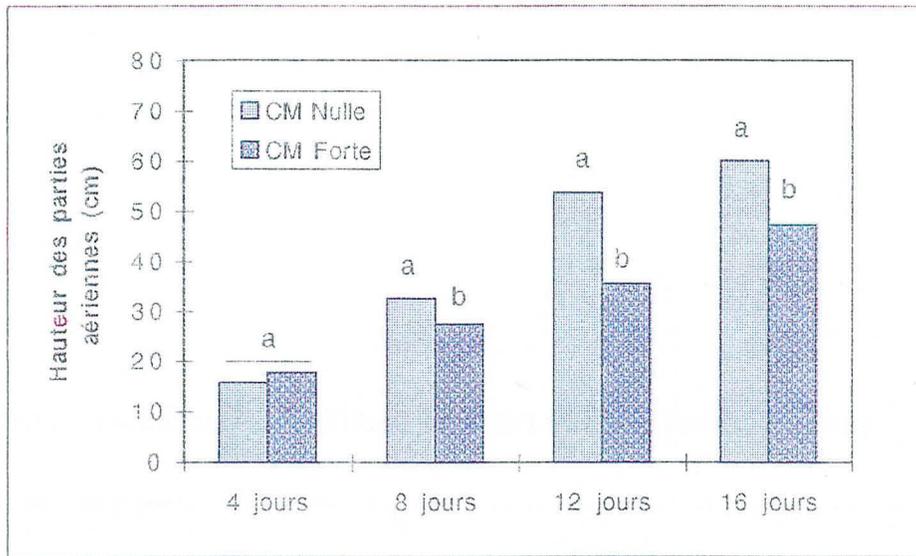
Solution de Hoagland et Arnon

Solution de Morard

Les résultats présentés ci-dessous montrent l'absence de différence significative du traitement.

Paramètres mesurés	Solution de Hoagland et Arnon	Solution de Morard
Hauteur des parties aériennes (cm)	36,00 a	33,75 a
Stade foliaire	5,5 a	5,0 a
Biomasse des tiges et feuilles (g)	0,263 a	0,225 a
Biomasse racinaire (g)	0,081 a	0,082 a

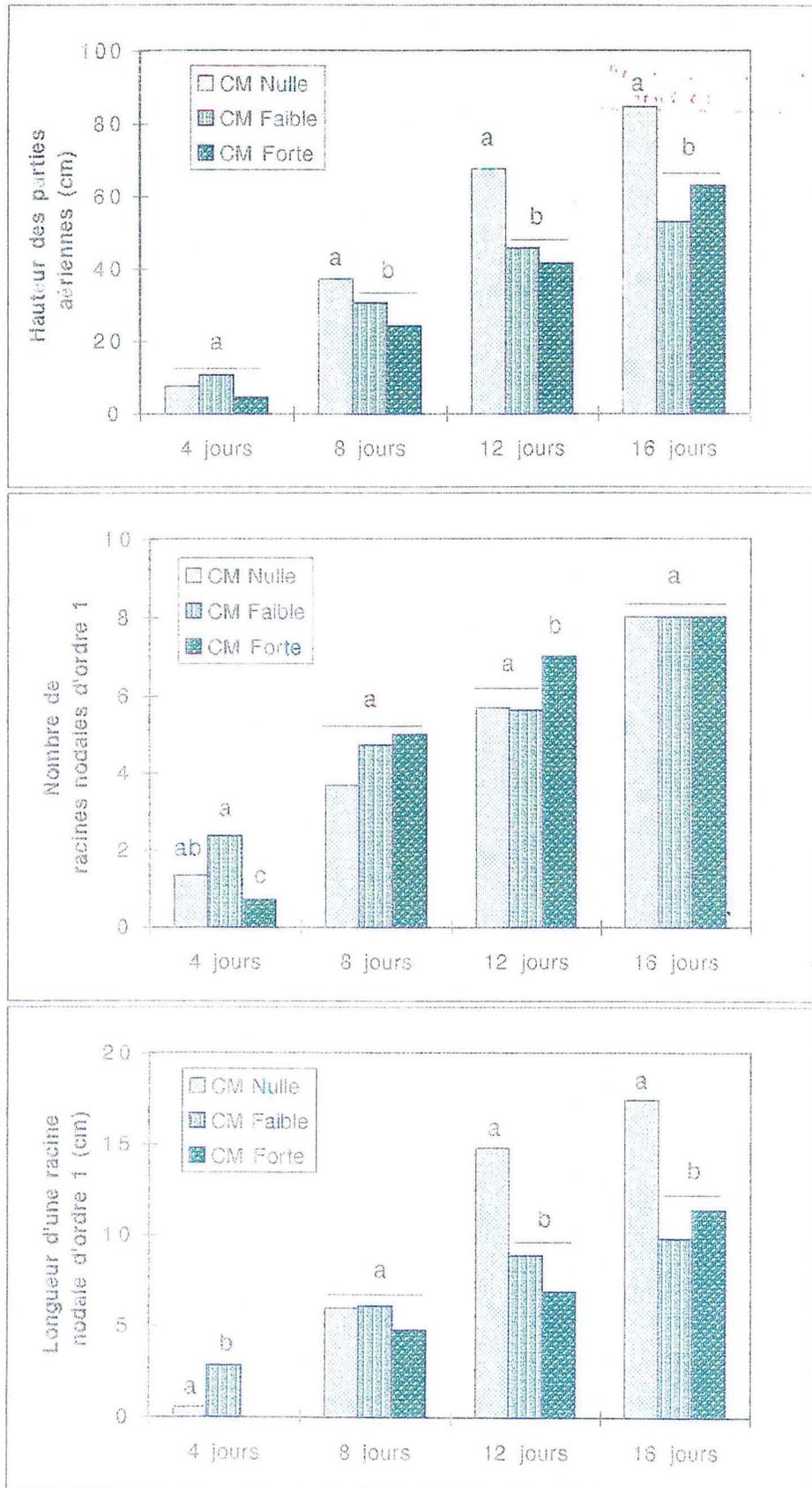
La lettre a signifie, qu'après réalisation d'un test statistique, les données ne sont pas significativement différentes au seuil de 5%.



Annexe 4 . Influence de la contrainte mécanique sur la hauteur des parties aériennes du maïs cultivé en conditions hydroponiques stériles.

Annexe 4

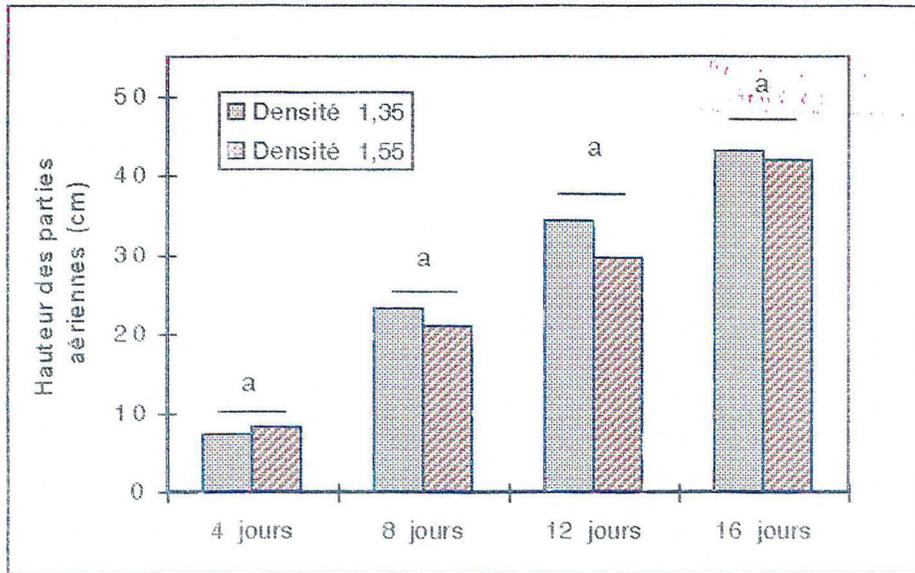
Influence de la contrainte mécanique sur la morphologie des plantes issues de cultures hydroponiques stériles



Annexe 5 . Influence de la contrainte mécanique sur la croissance des parties aériennes et racinaires du maïs cultivé en conditions hydroponiques non stériles.

Annexes 5

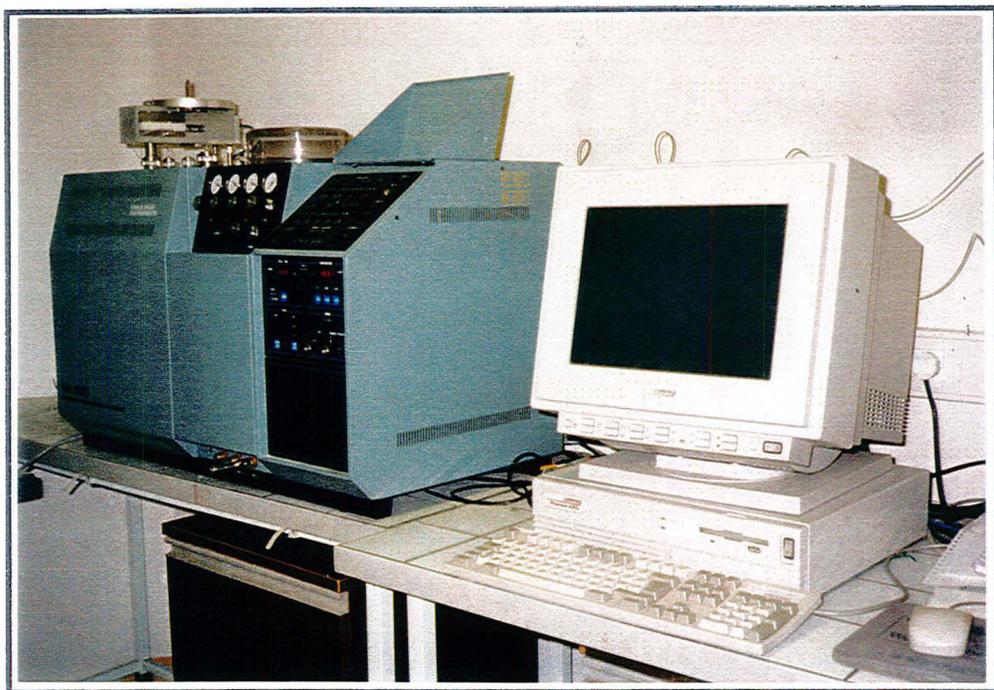
Influence de la contrainte mécanique sur la morphologie des plantes issues de cultures hydroponiques non stériles



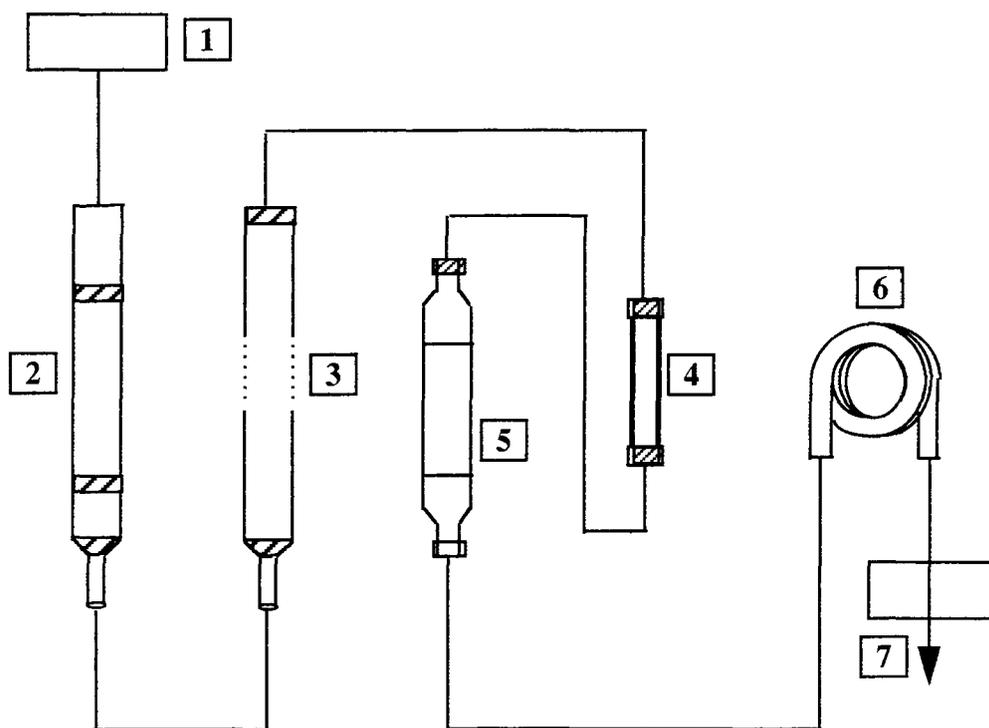
Annexe 6 . Influence de la contrainte mécanique sur la croissance des parties aériennes du maïs cultivé en conditions hydroponiques non stériles.

Annexes 6

Influence de la contrainte mécanique sur la morphologie des plantes issues de cultures sur substrat solide



Photographie de l'annexe 7 . Analyseur de carbone et d'azote
(Carlo Erba Autoanalyser 1500)



- 1 . Passeur d'échantillons
- 2 . Colonne de combustion
- 3 . Colonne de réduction
- 4 et 5 . Pièges à eau
- 6 . Colonne de chromatographie en phase gazeuse
- 7 . Détecteur à catharomètre

Annexe 7 . Schéma de l'autoanalyseur Carlo Erba (CM 1500) permettant le dosage du carbone des échantillons

Annexe 7

Principe de dosage du carbone (et de l'azote) des échantillons

Le fonctionnement de l'appareil schématisé ci-contre est basé sur une séparation des constituants par une chromatographie en phase gazeuse après une combustion.

La colonne de combustion comprend deux catalyseurs (chrome sesquioxyde granulaire et oxyde de cobalt) et permet la formation des gaz CO_2 et N_2 à partir des composés carbonés (et azotés) de l'échantillon à analyser. Lors du passage des échantillons, un flash de combustion se produit sous flux d'oxygène à haute température (1030°C).

La colonne de réduction est associée à un four et contient du cuivre qui sert à capter l'oxygène en excès libéré par la combustion. Le gaz vecteur est l'hélium.

A la sortie des deux colonnes, les produits obtenus sont N_2 , H_2O et CO_2 .

Le piège à eau est constitué par une colonne en verre remplie de permanganate de potassium qui fixe l'eau libérée par les deux colonnes.

Les gaz N_2 et CO_2 sont conduits par l'hélium à travers la **colonne de chromatographie** qui les sépare. Ils sont détectés en sortie par un catharomètre (Pont de Wheastone) qui mesure une différence de potentiel entre des résistances. Cette différence de potentiel est transformée en signal électrique. Les pourcentages de carbone (et d'azote) sont alors calculés en fonction de la matière sèche de l'échantillon, sur la base d'une calibration effectuée précédemment.

**LISTES DES FIGURES, DES TABLEAUX
ET DES PHOTOGRAPHIES**

Listes des figures, des tableaux et des photographies

Liste des figures

A - Introduction

B - Synthèse bibliographique

Figure 1 B . Différentes zones d'une racine en croissance.....10

Figure 2 B . Terminologie permettant de différencier les racines du maïs selon leur type (nodal ou séminal) et selon leur ordre (1, 2 ou 3).....12

Figure 3 B . Mécanisme de ramification d'une racine principale, basé sur la mise en évidence de zones spécifiques a, b et r. (D'après JORDAN *et al.*, 1992).....14

C -Effet de la contrainte mécanique sur la morphologie du maïs

Figure 1 C . Différents effets qui s'exercent selon les traitements de contrainte mécanique comparés.....58

Figure 2 C . Dispositif de culture hydroponique.....64

Figure 3 C . Méthode de Tennant (1975) permettant le calcul de la longueur racinaire.....69

Figure 4 C . Représentation du plan défini par les axes de l'ACP.....70

Figure 5 C . Analyse en composantes principales (ACP).....70

Figure 6 C . Influence de la contrainte mécanique sur la croissance et le développement des parties aériennes du maïs cultivé en conditions hydroponiques stériles.....70

Figure 7 C . Effet de la contrainte mécanique sur le nombre de racines nodales et séminales (ordres 1 et 2) du maïs cultivé en conditions hydroponiques stériles.....71

Figure 8 C . Effet de la contrainte mécanique sur la longueur moyenne des racines nodales et séminales (ordres 1 et 2) du maïs cultivé en conditions hydroponiques stériles.....71

Figure 9 C . Effet de la contrainte mécanique sur la longueur totale des racines nodales et séminales du maïs cultivé en conditions hydroponiques stériles.....71

Figure 10 C . Effet de la contrainte mécanique sur la biomasse des racines nodales et séminales du maïs cultivé en conditions hydroponiques stériles.....72

Figure 11 C . Effet de la contrainte mécanique sur le diamètre des racines nodales et séminales (ordre 1) du maïs cultivé en conditions hydroponiques stériles.....73

Figure 12 C . Relations entre le stade foliaire et la biomasse des parties aériennes des plantes ainsi que le rapport PR/PA.....75

Figure 13 C . Relations entre le stade foliaire et le nombre de racines (ordre 1 et 2) des plantes.....76

Figure 14 C . Relations entre le stade foliaire et la longueur des racines (ordre 1 et 2).....77

Figure 15 C . Influence de la contrainte mécanique sur la croissance et le développement des parties aériennes du maïs cultivé en conditions hydroponiques non stériles.....79

Figure 16 C . Influence de la contrainte mécanique sur le nombre de racines séminales (a) (ordre 1) ainsi que la longueur des racines séminales (b et c) du maïs cultivé en conditions hydroponiques non stériles.....	80
Figure 17 C . Influence de la contrainte mécanique sur la biomasse des racines nodales et séminales (tous ordres confondus) du maïs cultivé en conditions hydroponiques non stériles.....	81
Figure 18 C . Influence de la contrainte mécanique sur le diamètre des racines nodales et séminales (ordre 1) du maïs cultivé en conditions hydroponiques non stériles.....	82
Figure 19 C . Effet de la stérilité du milieu sur la croissance et le développement des parties aériennes du maïs.....	85
Figure 20 C . Effet de la stérilité du milieu sur la longueur moyenne des racines nodales et séminales (ordre 1) et la biomasse des racines (tous ordres confondus) du maïs.....	85
Figure 21 C . Effet du traitement sur le diamètre des racines nodales et séminales (ordre 1) du maïs.....	85
Figure 22 C . Récolte des plantes à l'issue de la culture sur substrat solide.....	88
Figure 23 C . Effet de deux densités de substrat sur la croissance et le développement des parties aériennes du maïs.....	89
Figure 24 C . Effet de deux densités de substrat sur le nombre de racines d'ordre 1, nodales et séminales du maïs.....	90
Figure 25 C . Effet de deux densités de substrat sur la longueur moyenne des racines nodales (a) et séminales (b) (ordre 1) et la longueur totale des racines séminales (c) du maïs.....	90
Figure 26 C . Effet de deux densités de substrat sur la biomasse des racines du maïs (tous ordres confondus).....	90
Figure 27 C . Effet de deux densités de substrat sur le diamètre des racines nodales et séminales d'ordre 1 du maïs.....	91
Figure 28 C . Influence de la nature du support physique de culture sur la croissance et le développement des parties aériennes du maïs.....	96
Figure 29 C . Influence de la nature du support physique de culture sur la longueur moyenne des racines nodales et séminales (ordre 1) et la biomasse racinaire (tous ordres confondus) du maïs.....	96
Figure 30 C . Effet du traitement sur le diamètre des racines nodales et séminales (ordre 1) du maïs.....	96
D - Influence de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire du maïs cultivé en conditions hydroponiques	
Figure 1 D . Récolte des plantes et récupération des fractions d'exsudats.....	103
Figure 2 D . Récolte des mucilages adhérant aux racines de maïs.....	104
Figure 3 D . Protocole d'extraction des mucilages racinaires.....	104
Figure 4 D . Conditions de culture des plantes et nature du milieu d'exsudation.....	106
Figure 5 D . Influence de la nature du milieu d'exsudation sur les exsudats solubles du maïs âgé de 12 jours, cultivé en conditions hydroponiques stériles ou non stériles.....	107
- a . Matière sèche de la solution d'exsudation (mg/ml)	

- b . Pourcentage de carbone des exsudats solubles	
- c . Masse de carbone des exsudats solubles (mg carbone/g de matière sèche racinaire)	
Figure 6 D . Influence de la nature du milieu d'exsudation sur les mucilages de maïs âgé de 12 jours, cultivé en conditions hydroponiques stériles ou non stériles.....	108
- a . Masse de mucilage (mg)	
- b . Pourcentage de carbone des mucilages	
- c . Masse de carbone des mucilages (mg carbone/g de matière sèche racinaire)	
Figure 7 D . Comparaison des valeurs de biomasse racinaire obtenues lors d'expérimentations distinctes (morphologie ou exsudation) à partir de maïs cultivés en conditions hydroponiques stériles.	118
Figure 8 D . Influence de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire de maïs cultivés pendant 4, 8, 12 et 16 jours en conditions hydroponiques stériles.....	119
- a . Masse de carbone soluble exsudé (mg)	
- b . Matériel carboné déposé à la surface des billes de verre (contrainte mécanique forte) (mg carbone / plante)	
Figure 9 D . Influence de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire du maïs cultivé pendant 4, 8, 12 et 16 jours en conditions hydroponiques stériles.....	120
- a . Masse de carbone (mg)	
- b . Masse de carbone (mg/g de matière sèche racinaire)	
Figure 10 D . Dispositif expérimental de marquage ($^{14}\text{CO}_2$) des parties aériennes du maïs en culture hydroponique stérile.....	126
Figure 11 D . Mesure de la décroissance du CO_2 en fonction du temps, à l'intérieur de la chambre de marquage. Valeurs pour 10 plantes âgées de 12 jours.	128
Figure 12 D . Mesure de la radioactivité des échantillons (organes de la plante, solution d'exsudation, respiration racinaire et billes de verre).....	129
Figure 13 D . Activité en pourcentage de l'activité totale des différents compartiments (tige, feuilles, racines, respiration racinaire et exsudats) de maïs de 8, 12 et 16 jours lors d'une contrainte mécanique.....	132
Figure 14 D . Activité spécifique relative des différents compartiments (tige, feuilles, racines et exsudats) de maïs de 8, 12 et 16 jours lors d'une contrainte mécanique.....	133
Figure 15 D . Activité en pourcentage de l'activité totale des différents compartiments (tige, feuilles, racines, respiration racinaire et exsudats) de maïs de 8, 12 et 16 jours lors d'une contrainte mécanique, lorsque la respiration est fixée à 10%.....	134
E - Interactions entre la morphologie et l'exsudation racinaire du maïs	
Figure 1 E . Relations entre des paramètres morphologiques des organes aériens et la masse de carbone exsudé (mg).....	141
Figure 2 E . Relations entre des paramètres morphologiques des racines (biomasse et surface) et la masse de carbone exsudé (mg).....	142
Figure 3 E . Relations entre le nombre de racines, la longueur des racines et la masse de carbone exsudée (mg).....	143

Figure 4 E . Rapport "biomasse des parties racinaires / biomasse des parties aériennes" des plantes âgées de 4, 8, 12 et 16 jours cultivées en conditions hydroponiques stériles.....144

Figure 5 E . Relation entre la longueur racinaire et nombre de racines.....146

Liste des tableaux

A - Introduction

B - Synthèse bibliographique

Tableau 1 B . Caractéristiques des racines séminales d'ordre 2 et 3 du maïs.....	14
Tableau 2 B . Profondeur d'enracinement selon l'espèce végétale.....	29
Tableau 3 B . Répartitions quantitative et qualitative des sucres exsudés par le maïs selon différentes conditions de culture.....	37
Tableau 4 B . Détection des principaux sucres dans les exsudats de sept espèces végétales. Le sigle "+" indique la présence du composé.(D'après LESPINAT et BERLIER, 1975).....	37
Tableau 5 B . Répartitions quantitative et qualitative des acides aminés exsudés par différentes plantes.....	38
Tableau 6 B . Détection des acides aminés dans les exsudats de sept espèces végétales. Le sigle "+" indique la présence du composé. (D'après LESPINAT et BERLIER, 1975).....	38
Tableau 7 B . Présence des acides organiques dans les exsudats de sept espèces végétales. Le sigle "+" indique la présence du composé. (D'après LESPINAT et BERLIER, 1975).....	39
Tableau 8 B . Quantité d'acides organiques libérés par les racines de maïs.....	39
Tableau 9B . Quantité de vitamines libérées par les racines de maïs.....	40
Tableau 10 B . Pourcentage de carbone alloué aux parties aériennes du maïs selon différentes conditions de culture.....	45
Tableau 11 B . Comparaison du pourcentage de carbone alloué à la rhizosphère de différentes plantes.....	47

C -Effet de la contrainte mécanique sur la morphologie du maïs

Tableau 1 C . Simulation de la contrainte mécanique : porosité totale et taille des pores du milieu.....	65
Tableau 2 C . Effet de la contrainte mécanique sur la surface des racines nodales et séminales (ordres 1 et 2) du maïs cultivé en conditions hydroponiques stériles.....	73

D - Influence de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire du maïs cultivé en conditions hydroponiques

Tableau 1 D . Présentation des traitements.....	107
Tableau 2 D . Masse de sels minéraux dans la solution d'exsudation au temps t_0 de la période d'exsudation.....	109

E - Interactions entre la morphologie et l'exsudation racinaire du maïs

Tableau 1 E . Analyse statistique des résultats.....	142
--	-----

Liste des photographies

A - Introduction

B - Synthèse bibliographique

C - Effet de la contrainte mécanique sur la morphologie du maïs

Photographie 1 C . Dispositif de culture hydroponique.....65

Photographie 2 C . Dispositif de culture en pot.....86

D - Influence de la contrainte mécanique sur l'exsudation racinaire du maïs cultivé en conditions hydroponiques

Photographie 1 D . Lyophilisateur.....104

Photographie 2 D . Vue des plantes et des tubes de soude (servant à piéger la respiration racinaire) à l'intérieur de la chambre de marquage.....127

E - Interactions entre la morphologie et l'exsudation racinaire du maïs

GLOSSAIRE

Glossaire

Certains termes (ou notions) utilisés dans ce document sont compris avec un sens strict, qu'il convient de définir.

Elément minéral indispensable : élément minéral dont la présence est nécessaire pour assurer à la plante un développement complet de son cycle végétatif.

Force ionique : somme des cations et des anions contenus dans une solution nutritive.

Hydroponique :

□ Historique (d'après Morard, 1995) : ce mot correspond à la francisation du terme américain "hydroponics" créée en 1930 par GERICKE, professeur à l'université de Californie.

Ce terme dérive étymologiquement du grec : "hydro" = eau et "ponos" = travail et symbolise "le travail des racines dans l'eau".

□ Sens général : ce terme s'applique à un système de culture dont le support n'est pas le sol.

□ Sens strict : culture hors sol en milieu liquide (eau, solution nutritive).

Mécanisme actif : absorption de molécules faisant intervenir des processus physiologiques nécessitant de l'énergie.

Mécanisme passif : absorption de molécules qui n'est pas directement liée à une activité métabolique de l'organe.

Porosité (ou espace poral) : proportion d'espace libre par rapport au volume total d'un substrat.

Racinaire : Ce terme n'existe pas en langue française. Il s'agit d'un mot abusivement détourné de "Racines".

Solution nutritive : eau contenant les sels minéraux de tous les éléments indispensables.

Substrat : support solide chimiquement inerte en culture hors sol et sans rôle nutritionnel.

RESUME
ABSTRACT

Résumé

L'amélioration des performances agronomiques (cultures plus économes et moins agressives pour l'environnement) passe par une meilleure compréhension des mécanismes rhizosphériques. La présente étude s'intéresse à l'influence de la contrainte mécanique, liée à la compaction des sols, sur l'exsudation racinaire (exsudats solubles et mucilages). Le propos est d'évaluer la part respective jouée par la contrainte mécanique ainsi que par les modifications morphologiques induites par cette contrainte sur l'exsudation racinaire. Les travaux sont réalisés à partir d'un modèle expérimental constitué par un dispositif de culture hydroponique stérile permettant de cultiver des maïs d'âge croissant (4, 8, 12 et 16 jours) et de récolter leurs exsudats racinaires. Des billes de verre de diamètre variable (1 mm, 4 mm) permettent de simuler et de moduler l'intensité de la contrainte mécanique. Des mesures morphologiques (croissance et développement des plantes) et physiologiques de l'exsudation racinaire (techniques quantitatives et utilisation de radio-isotopes) sont entreprises. En culture hydroponique stérile, la contrainte mécanique agit principalement sur la morphologie du système racinaire, par une réduction de la longueur des racines principales et une prolifération de racines d'ordre 2, avec une biomasse inchangée. Un épaissement racinaire est mis en évidence à l'apex, zone de libération des composés exsudés. La contrainte mécanique augmente l'exsudation racinaire du maïs. D'autre part, une quantité importante de carbone se dépose à la surface des billes de verre. Ces modifications de l'exsudation racinaire peuvent être attribuées à l'effet direct de la contrainte mécanique sur les racines. Une quantification de l'exsudation racinaire du maïs jeune qui prendrait en compte les sucres, les acides aminés ainsi que les acides organiques, serait essentielle pour comprendre la réponse des plantes à la contrainte mécanique. D'autre part, une meilleure connaissance des mécanismes physiologiques (rôle hormonal) consécutifs à la présence de la contrainte mécanique est à privilégier.

Mots clés : Contrainte mécanique ; Culture hydroponique; Morphologie racinaire; Exsudation; *Zea mays* L.

Abstract

Hydroponic axenic cultures are often used to quantify root exudation compounds. Under such conditions, the exudates are not altered by micro-organisms. However the root system, which is directly implicated in the exudation process, could be modified in liquid systems. Indeed no mechanical constraint intervenes while in soil conditions a constraint is naturally imposed by the substrate. Under experimental conditions such a constraint can be simulated by the presence of glass beads.

The aim of this work was to evaluate the impact of the mechanical constraint on root exudation in hydroponic axenic cultures and furthermore to evaluate the influence of root morphology modifications induced by the glass beads on exudation rate. Morphological measurements (shoot height and biomass, root length and diameter) and physiological ($^{14}\text{CO}_2$ label) data were collected in view to understand the response of maize plants 4, 8, 12 and 16 days-old to mechanical constraint.

The effects of mechanical constraint were important on maize root morphology, with a decrease in main root length and an increase of order 2 roots. However the root biomass was not modified, except for the 16 day-old plants. Roots "in waves" exhibiting several swellings along their axes behind the root apex, and a correlative increase of their diameter appeared

The changes in root morphology appear as an essential parameter to be studied since the degree of root branching, by modifying the number of root apices, could also affect the amounts of exuded compounds.

It could be shown that mechanical constraint induced an increase of exudation compounds. Some important fraction of carbon was recovered at the glass beads surface. All these modifications in root exudation could be attributed to a direct effect of mechanical constraint on roots.

A later quantification of root exudation of maize plants taking in account sugars, amino acids and organic acids will be essential to understand the response of plants to the constraint.

Key words : Mechanical constraint ; Hydroponic culture; Root morphology; Exudation; *Zea mays* L.

**AUTORISATION DE SOUTENANCE DE THESE
DU DOCTORAT DE L'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE
DE LORRAINE**

o0o

VU LES RAPPORTS ETABLIS PAR :

**Monsieur PELLERIN, Directeur de Recherches, INRA Villenave d'Ornon,
Monsieur BARTOLI, Directeur de Recherches, Centre de Pédologie Biologique
Vandoeuvre.**

Le Président de l'Institut National Polytechnique de Lorraine, autorise :

Mademoiselle GROLEAU-RENAUD Virginie

à soutenir devant l'INSTITUT NATIONAL POLYTECHNIQUE DE LORRAINE,
une thèse intitulée :

**"Contrainte mécanique et exsudation racinaire du maïs : incidence de
la morphologie du système racinaire".**

en vue de l'obtention du titre de :

**DOCTEUR DE L'INSTITUT NATIONAL
POLYTECHNIQUE DE LORRAINE**

Spécialité : **"SCIENCES AGRONOMIQUES"**

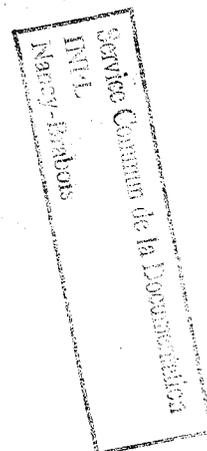
Fait à Vandoeuvre le, **4 Mars 1998**

Le Président de l'I.N.P.L.,


J. HARDY



NANCY BRABOIS
2, AVENUE DE LA
FORET-DE-HAYE
BOITE POSTALE 3
F - 5 4 5 0 1
VANDOEUVRE CEDEX



Contrainte mécanique et exsudation racinaire du maïs : incidence de la morphologie du système racinaire

L'amélioration des performances agronomiques (cultures plus économes et moins agressives pour l'environnement) passe par une meilleure compréhension des mécanismes rhizosphériques. La présente étude s'intéresse à l'influence de la contrainte mécanique, liée à la compaction des sols, sur l'exsudation racinaire (exsudats solubles et mucilages). Le propos est d'évaluer la part respective jouée par la contrainte mécanique ainsi que par les modifications morphologiques induites par cette contrainte sur l'exsudation racinaire. Les travaux sont réalisés à partir d'un modèle expérimental constitué par un dispositif de culture hydroponique stérile permettant de cultiver des maïs d'âge croissant (4, 8, 12 et 16 jours) et de récolter leurs exsudats racinaires. Des billes de verre de diamètre variable (1 mm, 4 mm) permettent de simuler et de moduler l'intensité de la contrainte mécanique. Des mesures morphologiques (croissance et développement des plantes) et physiologiques de l'exsudation racinaire (techniques quantitatives et utilisation de radio-isotopes) sont entreprises. En culture hydroponique stérile, la contrainte mécanique agit principalement sur la morphologie du système racinaire, par une réduction de la longueur des racines principales et une prolifération de racines d'ordre 2, avec une biomasse inchangée. Un épaissement racinaire est mis en évidence à l'apex, zone de libération des composés exsudés. La contrainte mécanique augmente l'exsudation racinaire du maïs. D'autre part, une quantité importante de carbone se dépose à la surface des billes de verre. Ces modifications de l'exsudation racinaire peuvent être attribuées à l'effet direct de la contrainte mécanique sur les racines. Une quantification de l'exsudation racinaire du maïs jeune qui prendrait en compte les sucres, les acides aminés ainsi que les acides organiques, serait essentielle pour comprendre la réponse des plantes à la contrainte mécanique. D'autre part, une meilleure connaissance des mécanismes physiologiques (rôle hormonal) consécutifs à la présence de la contrainte mécanique est à privilégier.

Mots clés : Contrainte mécanique; Culture hydroponique; Morphologie racinaire; Exsudation; *Zea mays* L.