

SSAUS-TH-HD13

INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE
PARIS - GRIGNON

INSTITUT NATIONAL DE LA
RECHERCHE AGRONOMIQUE

Unité Agropédoclimatique de la zone Caraïbe



MÉMOIRE
Pour l'obtention du

DIPLÔME D'ÉTUDES APPROFONDIES
Mention : Biologie, Diversité et Adaptation des plantes cultivées
Spécialisation : Agronomie

et du

DIPLÔME D'INGÉNIEUR
DE L'INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE PARIS-GRIGNON

**ANALYSE ET MODÉLISATION DE L'ENRACINEMENT
DANS UNE CULTURE EN ALLÉES ASSOCIANT
GLIRICIDIA SEPIUM ET *DIGITARIA DECUMBENS***

Soutenu le : 4 Septembre 1997

par François LECOMPTE

Maître de stage :
Harry OZIER-LAFONTAINE

Enseignant responsable :
Bertrand NEY

TH - HD13

SOMMAIRE

I. INTRODUCTION	4
II. ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE	6
A. LES MÉTHODES D'OBSERVATION DES RACINES	6
1. LES OBSERVATIONS DESTRUCTRICES.	6
2. MÉTHODES NON DESTRUCTIVES DE SUIVI DES RACINES	8
B. LA MODÉLISATION DES SYSTÈMES RACINAIRES	9
1. DESCRIPTION ET NOMENCLATURE	9
2. MODÉLISATION MATHÉMATIQUE DE SYSTÈMES RACINAIRES.	10
C. LE TURN-OVER DES RACINES	14
III. MATERIEL ET METHODES	16
A. LE SITE ET LE MATÉRIEL VÉGÉTAL	16
B. LES ÉTUDES SUR LES RACINES	18
1. DÉVELOPPEMENT DE DEUX MODÈLES D'ARCHITECTURE	18
2. LES OBSERVATIONS SUR LES RACINES	19
IV. RESULTATS ET DISCUSSION	22
A. RÉSULTATS	22
1. DONNÉES ISSUES DES EXCAVATIONS ET PARAMÉTRAGE DES MODÈLES	22
2. RÉSULTATS ET ÉVALUATION DES MODÈLES	23
3. CARTOGRAPHIES ET DENSITÉS DE LONGUEUR	25
4. CALCUL DU COEFFICIENT DE DÉCOMPOSITION	26
B. DISCUSSION	26
1. SUR LE COEFFICIENT DE DÉCOMPOSITION	26
2. SUR LA DISTRIBUTION SPATIALE DES SYSTÈMES RACINAIRES	27
3. SUR LES MODÈLES	28
V. CONCLUSION	30
BIBLIOGRAPHIE	31
ANNEXES	37

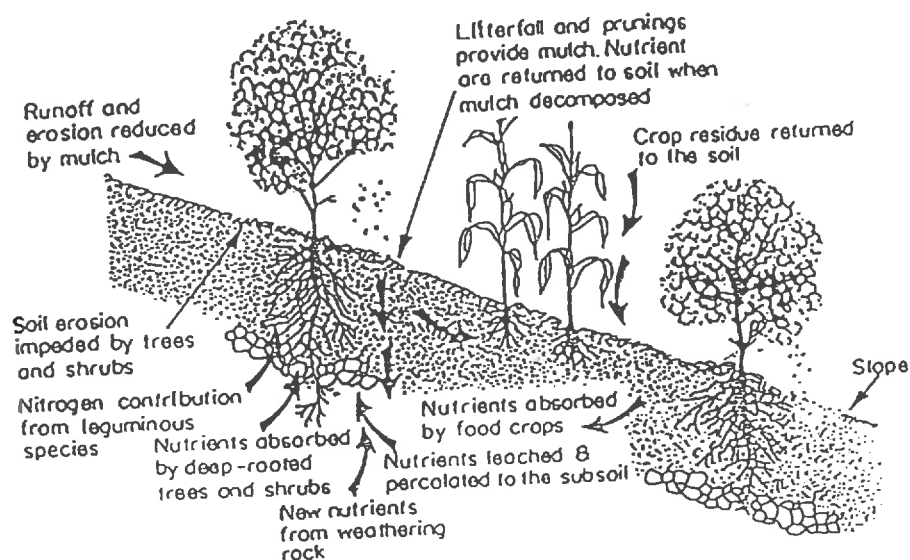


Figure 1 : Schéma théorique des bénéfices espérés sur le recyclage des nutriments et l'érosion dans une culture en allées (Source : Kang et Wilson, 1987)

System	Treatments		Maize grain yield (t ha ⁻¹)					
	Perennial species	Spacing (m)	1982	1983	1984	1985	1986	1987
A	Plow-till	—	4.1	4.9	3.6	4.3	2.7	2.3
	No-till	—	4.0	4.1	4.0	5.0	2.4	2.7
B	<i>Leucaena</i>	4	3.7	3.3	3.7	4.8	2.1	2.0
	<i>Leucaena</i>	2	4.4	3.6	3.8	4.2	1.7	2.5
C	<i>Gliricidia</i>	4	3.9	3.9	3.6	4.5	2.6	2.2
	<i>Gliricidia</i>	2	3.8	3.2	3.3	4.8	1.6	2.8
Mean			4.0	3.8	3.7	4.6	2.2	2.4
LSD				(0.05)		(0.01)		
(i) Systems (S)				0.27		0.22		
(ii) Treatments (T)				0.34		0.28		
(iii) Years (Y)				0.48		0.39		
(iv) S x T				0.48		0.39		
(v) T x Y				0.83		0.68		

Tableau 1 : Rendement en maïs dans une culture en allées sur une période de 6 ans à l'IITA, Nigéria. (Source : Lal, 1989)

I. INTRODUCTION

La culture d'espèces non ligneuses en association, temporelle ou spatiale, avec un couvert arboré, se retrouvait déjà au millénaire précédent dans les systèmes de culture des zones tempérées et tropicales (King, 1987). Récemment apparues, aux yeux de la F.A.O. et d'autres organisations internationales, comme un mode de mise en valeur du milieu compatible avec les contraintes de l'agriculture en zone tropicale (faible productivité, fertilité des sols parfois limitée, risques de dégradation de l'espace agricole, fronts pionniers...), ces pratiques ont été répertoriées sous le terme générique d'agroforesterie et ont commencé à partir des années 70 à faire l'objet de recherches propres (Nair, 1993). L'I.C.R.A.F. a donné en 1982 une définition aujourd'hui communément admise de l'agroforesterie:

" L'agroforesterie est un nom collectif désignant des technologies et des modes d'usages de la terre où des espèces ligneuses pérennes (arbres, arbustes, palmes, bambous, etc.) se trouvent sur les mêmes unités de sols que celles consacrées aux cultures et/ou aux animaux, suivant des associations spatiales ou temporelles définies. Il y a, entre les différents composants d'un système agroforestier, des interactions à la fois économiques et écologiques" (Lundgren, 1982).

Les cultures en couloirs figurent parmi les pratiques agroforestières adaptées aux zones tropicales humides ou sub-humides. Elles consistent à associer des allées de cultures vivrières ou fourragères à des rangées d'arbres ou d'arbustes choisis préférentiellement parmi des espèces légumineuses fixatrices d'azote atmosphérique (photo 1). La taille périodique des arbres pendant la période de croissance de la culture, tout en limitant les risques d'une trop forte compétition pour les ressources aériennes (Kang *et al*, 1989), permet de fournir une biomasse qui, incorporée au sol, augmente ses réserves en nutriments et améliore ses propriétés physiques. Outre ce recyclage des éléments minéraux, l'apport d'azote par fixation, la limitation des pertes d'eau et de nutriments par lessivage grâce à un enracinement profond de l'arbre, ainsi que la maîtrise des risques d'érosion (Bregman, 1993), sont autant de bénéfices théoriques issus de ce type d'associations (fig. 1). Si l'arbre, du fait d'une occupation permanente du sol, joue un rôle central dans l'association, il a vocation à faire profiter la culture d'une meilleure exploitation des ressources du milieu (Willey, 1990). Or la stricte comparaison des rendements entre une monoculture et une culture en allées n'illustre pas toujours l'effet bénéfique espéré, même si les avantages indirects (sur la structure du sol, l'érosion, où la récupération du bois pour des usages domestiques ou industriels) ne sont pas pris en compte (tableau 1). Ces résultats sont en général expliqués par des phénomènes de compétition pour les facteurs de croissance (Rao *et al*, 1990). Ils sont accentués lorsque la pluviométrie de la saison de culture est limitante. (Nair, 1993)

D'une manière plus générale, les bénéfices retirés d'une culture en allées sont fortement contingents des conditions d'implantation, des espèces associées et des cultivars choisis (Ong, 1994). La prise en compte des interactions sol-plantes est alors indispensable au raisonnement de ces choix. Ainsi les

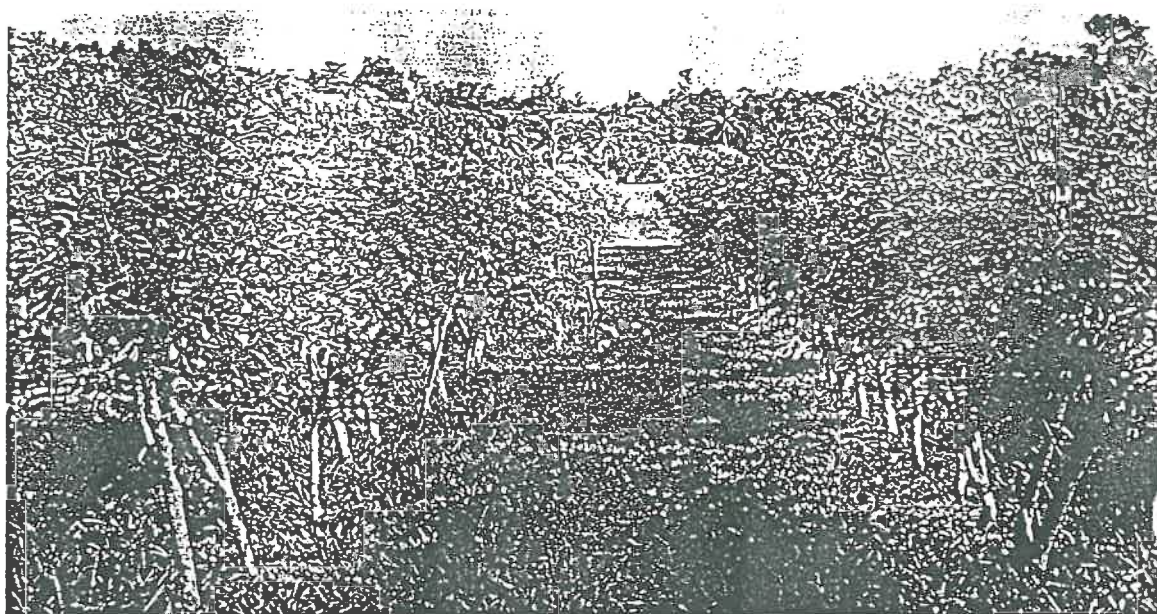


Photo 1 : vue d'un couloir de culture en allées associant *G.sepium* et *D. decumbens*

tentatives d'introduction des cultures en allées dans des sols acides à faible réserve en phosphore ont abouti à un échec, probablement à cause d'une faible fixation de l'azote atmosphérique, limitant les restitutions et compensant mal une compétition induite par la présence de l'arbre (Szott *et al*, 1991; Ong, 1994). Des travaux de sélection d'espèces ligneuses adaptées aux sols peu fertiles sont en cours, mais des recherches moins appliquées sont encore nécessaires pour comprendre et maîtriser les différents niveaux d'interactions (Ong, 1996). La culture annuelle étant à chaque cycle introduite dans un espace déjà colonisé par l'arbre, un certain niveau de compétition est inévitable (Huxley, 1996) ; mais cette compétition interspécifique ne sera dommageable que si elle n'excède pas le niveau de compétition intraspécifique d'une monoculture.

La complexité des problèmes relatifs aux interactions aériennes et souterraines, la variabilité et les difficultés d'interprétation des résultats expérimentaux rendent nécessaire l'élaboration de modèles de partage des ressources dans une association de cultures. Des modèles mécanistes (Tornebize, 1996) ou semi-empiriques (Wallace, 1995; Ozier-Lafontaine *et al*, 1997 (a)) de partage du rayonnement et de la transpiration sont désormais disponibles pour l'étude de diverses associations. Mais la plupart des modèles d'extraction hydrique faisant intervenir la colonisation racinaire prennent en compte de manière très simplifiée les interactions entre systèmes, considérant les racines de chaque espèce soit complètement séparées (Kiniry and Williams, 1995), soit complètement mélangées (Adiku *et al*, 1995). Plusieurs travaux ont montré l'importance de l'organisation spatiale des racines dans le calcul des transferts d'eau dans le système sol-plante (Tardieu, 1988 ; Passioura, 1988 ; Habib *et al* , 1991 ; Tardieu *et al*, 1992), aussi une meilleure appréhension de la colonisation du sol par des systèmes racinaires en interaction est-elle nécessaire. Un modèle d'extraction bidimensionnel tenant compte de l'hétérogénéité de l'enracinement a été proposé pour une association maïs-sorgho (Ozier-Lafontaine *et al*, 1997 (b)), mais il s'agit d'un modèle statique, où le système racinaire est modélisé à un instant t donné, qui ne permet pas une simulation de l'extraction relative à la dynamique de l'enracinement.

Pour la modélisation de l'extraction hydrominérale, les critères racinaires pertinents sont des densités de longueur de racines (longueur par unité de volume de sol, L_v) actives ou des distances sol-racines, renseignées dans les deux cas dans une association de culture par types de diamètre et par espèce. Peu de résultats sont disponibles pour la caractérisation du système racinaire des arbres en vue de la modélisation de l'absorption hydrominérale. A ce niveau d'échelle, les études portent essentiellement sur le fonctionnement physiologique des racines individuelles. Au niveau du système racinaire pris dans son ensemble, des recherches sont nécessaires pour : (i) caractériser les modes d'enracinement des "arbres à usage multiple" les plus couramment utilisés : volume, profondeur moyenne, extension latérale et localisation des racines fines (Rao *et al*, 1993). Des diagnostics agronomiques sur la pertinence de certaines associations peuvent être déduits de ces informations, ainsi que des indicateurs simples pour juger de la compétitivité potentielle des arbres (Van Noordwijk *et al*, 1995). (ii) obtenir des informations

sur la croissance et le turn-over des racines fines des espèces pérennes, en relation avec les interventions sur les parties aériennes. Il s'agit dans ce cas d'évaluer l'importance et la variabilité du transfert des assimilats des organes aériens vers les parties souterraines (Fogel, 1985) et de quantifier la production de biomasse décomposable dans les études sur la dynamique de la matière organique en zone tropicale (Schroth and Zech, 1995)

La présente étude a pour objet l'analyse de l'enracinement d'une culture en allées associant un arbre légumineux (*Gliricidia sepium*) à une graminée fourragère (*Digitaria decumbens*), au regard des trois types d'approches mentionnées ci-dessus :

- une étude diachronique de l'enracinement de chaque espèce, dont les résultats peuvent servir d'entrée à un modèle d'extraction hydrique ;
- une étude morphogénétique "statique" du système racinaire de l'arbre, pour obtenir des informations sur la taille du système racinaire, le volume de sol exploité, et l'éventuelle compétitivité de l'arbre ;
- une étude de la décomposition des racines fines de l'arbre, pour évaluer leur turn-over entre deux dates de coupe ;

II. ANALYSE BIBLIOGRAPHIQUE

A. Les méthodes d'observation des racines

La présente étude s'intéressant à la description de l'enracinement d'une association en conditions de culture, nous n'évoquerons pas ici les méthodes d'observation en laboratoire, qui diffèrent quelques peu de celles du terrain.

1. Les observations destructrices.

a) Description de l'architecture par excavation

La technique d'excavation est une des méthodes les plus anciennes pour décrire un système racinaire (Weaver, 1926). Elle consiste à dégager, manuellement ou mécaniquement, tout ou partie du système racinaire, pour décrire la morphologie, la structure et éventuellement mesurer la masse du système racinaire. La pénibilité de la méthode a été maintes fois soulignée (Bohm, 1979, Van Noordwijk, 1994), et elle est mieux adaptée aux sols sableux. Caldwell et Virginia (1989) soulignent que la récupération des racines fines est souvent incomplète. Lorsque l'observation porte sur des arbres, l'excavation doit souvent se limiter à une partie du système racinaire, et les travaux doivent être encore plus soignés lorsque les

caractéristiques tridimensionnelles de l'arbre doivent être conservées (Le Roux, 1994). Une technique alternative consiste à prélever des monolithes de sols, dans lesquels la structure des racines est gelée ; des coupes sériées dans le monolithe suivies de coloration et de photographies permettent de rendre compte de l'architecture en trois dimensions.

b) Observations partielles des systèmes racinaires

La lourdeur des techniques présentées ci dessus, et leur caractère éminemment destructif conduisent la plupart des expérimentateurs à prélever des volumes de sols plus restreints, à l'aide de trarières ou de cylindres métalliques, qui détruisent le moins possible le site d'étude (Fogel, 1985). Des conditions spécifiques d'échantillonnage dépendront alors de l'arrangement spatial des espèces étudiées et de l'homogénéité du matériel observé (Van Noordwijk et al, 1985). La séparation du matériel racinaire, une fois les échantillons extraits, peut être longue, particulièrement dans des essais à plusieurs traitements et répétitions, aussi certains auteurs proposent-ils des méthodes de sous-échantillonnage (Schroth et Kolbe, 1994).

La technique de prélèvements réguliers de sol figure parmi les plus utilisées pour estimer une production de racines (Publicover et Vogt, 1993) ; parmi les autres techniques, on trouve la méthode de croissance dans des enceintes enterrées (Neill, 1992), la méthode du bilan d'azote (Nadelhoffer *et al*, 1985) et les méthodes de marquage (Milchunas et Lauenroth, 1992).

Les prélèvements d'échantillons permettent de déterminer la distribution horizontale et verticale des racines, ainsi que la profondeur maximale d'enracinement. Les résultats sont souvent donnés en densité de longueur racinaire, L_v . Différentes méthodes peuvent être employées pour déterminer la longueur totale des racines d'un échantillon, mais elles sont pour la plupart basées sur la technique d'intersection de lignes décrite par Newman (1966), adaptée aujourd'hui à des méthodes d'analyse d'images (Lebowitz, 1988 ; Collins et al, 1987 ; Berntson, 1992).

Dans le cas d'associations de cultures, plusieurs auteurs ont souligné la difficulté de reconnaître les racines de chaque espèce (Gregory et Reddy, 1982; Eastham et Rose, 1990; Rao *et al*, 1993). Les critères de distinction sont le plus souvent visuels, basés sur des caractères morphologiques (Le Roux, 1994). La technique de séparation liée à la différence de composition en isotopes stables du carbone des plantes en C3 et C4, proposée par Svejcar et Boutton (1985), peut être adaptée à des associations entre arbustes et couvert herbacé si les espèces s'y prêtent (Le Roux *et al*, 1995).

Dans le cas d'études sur le turn-over des racines fines, des difficultés peuvent également survenir pour distinguer les racines mortes des racines vivantes. Les critères de séparation sont là aussi le plus souvent visuels (Santantonio et Santantonio, 1989), la distinction pouvant être facilitée par l'usage de colorants (Ward et al, 1978). Des méthodes de séparation par différence de flottabilité entre matériel mort et vivant (Robertson et Dixon, 1993), ou par marquage (Ellis et Barnes, 1973) sont aussi employées.

Une autre manière de caractériser l'enracinement consiste à établir des cartographies racinaires, à partir de tranchées verticales ou horizontales dans le sol. Plusieurs techniques sont utilisées pour compter les racines : comptage direct sur une grille apposée au sol, report des impacts racinaires sur une feuille plastique transparente, ou, si le contraste de couleurs entre racines et substrat est suffisant, photographie et analyse d'images. Cette méthode, qui permet de décrire l'hétérogénéité spatiale de l'enracinement, est adéquate pour renseigner la fonction puits racinaire dans des modèles d'absorption tenant compte de la répartition spatiale des racines (Pellerin et al, 1989 ; Bruckler *et al*, 1991).

2. Méthodes non destructives de suivi des racines

Deux types de dispositifs expérimentaux sont en général utilisés pour le suivi des racines au champ : les rhizotrons et les tubes pour observation endoscopique (minirhizotrons).

Les rhizotrons sont des enceintes souterraines dans lesquelles une vitre appliquée contre le sol permet l'observation et le suivi de racines. Cette technique permet l'étude de la croissance des systèmes racinaires dans un sol peu perturbé, mais elle pose le problème de l'interface sol-vitre, et est en général très coûteuse (Le Roux, 1994).

Les tubes pour observations endoscopiques sont des cylindres en verre transparent, de quelques centimètres de diamètre, à l'intérieur desquels un dispositif d'observation (un système d'éclairage et une caméra) est inséré. McMichael et Taylor (1987) et Majdi (1996) ont fait la synthèse des avantages et des limites de cette technique d'observation. De nature non destructive, elle permet d'obtenir des vitesses de croissance, d'estimer des rythmes de production de racines fines et, avec des méthodes d'analyse d'images appropriées, de déterminer la durée de vie des racines dans divers écosystèmes (Hendrick et Pregitzer, 1992 ; Smit et Zuin, 1996). Les critiques faites à ce type de dispositif portent essentiellement sur l'existence d'une interface racine-plaque et sol-plaque, parfois à l'origine d'une concentration inhabituelle de racines autour de ces interfaces (Van Noordwijk, 1996). Les données obtenues ne sont pas directement convertibles en masse sèche, et des données issues de prélèvement dans le sol sont nécessaires pour estimer les apports nets de nutriments, via la mortalité et la décomposition des racines (Majdi, 1996).

D'une manière générale, on peut conclure qu'aucune méthode prise séparément ne permet d'appréhender l'organisation et la dynamique d'un système racinaire dans son ensemble. Des techniques prometteuses, comme la R.M.N. (Bottomley et al, 1986), permettent d'envisager à l'avenir des techniques plus "universelles" d'étude des systèmes racinaires, mais elles restent pour l'instant très onéreuses et sont inapplicables dans le cadre d'expérimentations au champ. Face à une morphologie des systèmes racinaires complexe et variable, difficile à décrire *in situ* autrement que par des méthodes destructives, le

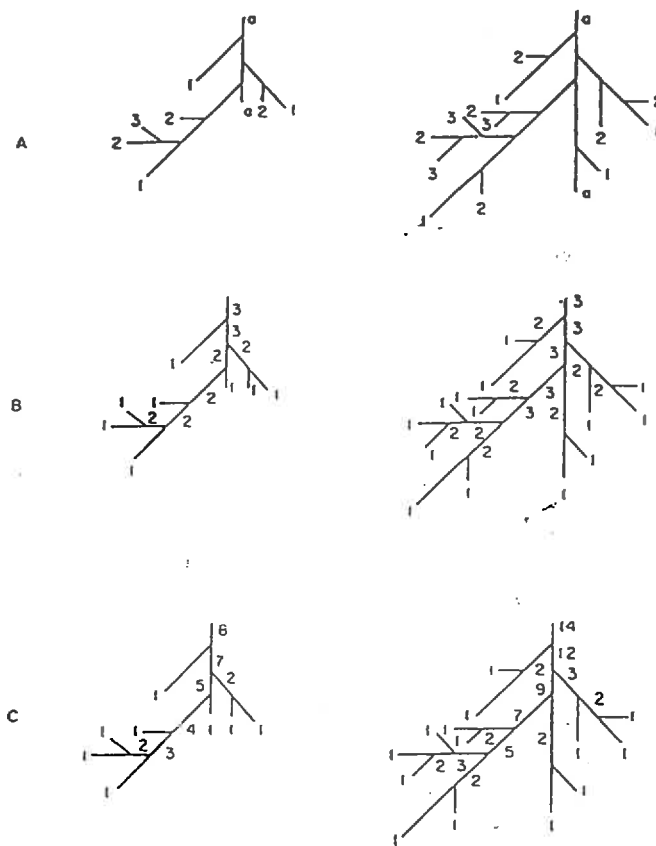


Figure 2 : Trois types de nomenclature racinaire. A : développemental; B : morphométrique; C : topologique
(Source : Fitter, 1986)

développement de modèles qui simulent la mise en place des architectures est nécessaire. Une approche expérimentale descriptive de la géométrie des racines est alors un préalable à la mise en œuvre de ces modèles (Chadoëuf *et al*, 1990).

B. La modélisation des systèmes racinaires

1. Description et nomenclature

Les systèmes racinaires sont caractérisés par une architecture arborescente ramifiée, qui confère aux différents segments racinaire une structure et une fonction propre. Van Noordwijk et Van de Geijn (1996) donnent six raisons pour distinguer des classes de racines dans le sol, en vue d'une modélisation de l'absorption hydro-minérale : (i) il y a des différences de densités de racines entre les couches de sol ; (ii) la distribution des racines n'est pas homogène à l'intérieur d'une même couche de sol ; (iii) le contact entre les racines et le sol peut différer suivant les types de racines ; (iv) de l'âge des racines peut dépendre leur capacité d'absorption et leur activité physiologique ; (v) les racines peuvent agir différemment sur les propriétés acido-basiques du sol environnant, et donc sur la mobilité des ions ; (vi) les racines montrent les différences quant à leur comportement vis à vis des symbiotes ou des parasites. Une première classification fonctionnelle découle de la position des racines dans le sol : on peut distinguer les racines vouées à l'ancrage, à l'exploitation et à l'absorption (Fitter *et al*, 1991). Cette classification est pertinente pour discuter de l'exploitation du sol par les racines et de l'absorption de certains éléments minéraux, qui du fait d'un transport radial apoplasmique sont spécifiquement absorbés par les apex racinaires (Touraine et Grignon, 1981). Toutefois la reconnaissance d'une fonction d'absorption chez les parties âgées du système racinaire (Habib *et al*, 1990) limite l'utilisation d'une telle classification, dont les frontières sont, de surcroît, assez floues.

On distingue trois types d'analyse architecturale des systèmes racinaires : un type dit 'développemental', un type dit 'morphométrique' et un type dit 'topologique' (Rose, 1983 ; Fitter, 1986). Dans un modèle développemental (fig 2A), la racine issue de la radicule est d'ordre 0 (ou 1, pour certains auteurs), les racines issues de cet axe sont d'ordre 1 (ou 2), et ainsi de suite, une racine d'ordre n donnant naissance à des ramifications d'ordre $n+1$. Dans ce système, l'identité de chaque segment racinaire est fixe (il garde le même ordre durant toute sa durée de vie), mais les caractéristiques physiologiques et topologiques d'un axe sont variables entre l'une et l'autre de ses extrémités. Dans un modèle morphométrique (fig 2B), la numérotation est inversée : les segments terminaux sont d'ordre 1, deux ordres 1 fusionnent pour donner un ordre 2, etc. L'homogénéité de fonctionnement physiologique est plus satisfaisante que dans le modèle précédent, mais l'identité des segments est variable. Dans le troisième type (fig. 2C), proposé par Fitter (1986), chaque segment racinaire, c'est à dire le morceau de racine situé

entre deux nœuds, est appelé lien. Son identité change avec l'accroissement du système racinaire, ce qui traduit son évolution physiologique. On distingue les liens internes (qui ne contiennent pas d'apex racinaire) des liens externes (qui constituent des extrémités contenant un apex). Des paramètres topologiques, comme l'altitude a (nombre de liens du plus long chemin entre la base et un apex) et la magnitude μ (nombre de liens externes) permettent de comparer des systèmes racinaires en terme d'efficience d'exploitation du sol (Fitter et Stickland, 1991). Un programme d'analyse d'image à partir de digitalisation a été proposé pour la caractérisation de l'organisation des systèmes racinaires selon ces paramètres topologiques (Bernston, 1992).

2. *Modélisation mathématique de systèmes racinaires.*

Ce paragraphe fait brièvement la synthèse des différents modèles de description des systèmes racinaires. Nous distinguerons les modèles de structure, qui décrivent l'organisation des racines dans un espace mono ou bi-dimensionnel et dont les sorties sont généralement des longueurs de racine en fonction de la profondeur, des modèles d'architecture qui simulent une organisation des racines dans un espace à trois dimensions. Nous ne nous intéresserons ici qu'aux modèles qui définissent le système racinaire comme un arbre, en ne détaillant pas les modèles décrivant les systèmes racinaires comme des nuages de densités (Page et Gerwitz, 1974 ; Huck et Hillel, 1983).

a) Les modèles de structure

La plupart des modèles décrits dans la littérature sont dynamiques, cependant une distinction importante peut se faire entre les modèles algébriques et les modèles à résolution numérique. Dans les modèles algébriques (Rose, 1983 ; Porter et al, 1986), les caractéristiques de croissance et de ramification sont prises en compte en fonction de critères cinétiques. Les modèles fonctionnent suivant un type développemental, où des vitesses de croissance sont définies pour chaque ordre racinaire. Dans le modèle décrit par Rose (1983), la croissance et la ramification ne sont fonction que du temps, alors que dans celui de Porter et al (1986), ces phénomènes sont aussi fonction de la température du sol, elle même dépendante de la température aérienne. Ces modèles ne se préoccupent pas des aspects géométriques. D'autre part, leur formalisation implique la constance des vitesses de croissance et de ramification dans le temps et dans l'espace, ce qui peut être considérablement restrictif (Pagès et Aries, 1987).

Lungley (1973), propose une approche numérique, avec plusieurs hypothèses qui permettent de s'affranchir des contraintes évoquées ci-dessus. Le nombre et la longueur des racines latérales issues de l'axe principal sont obtenus à partir de taux d'élongation et de ramification spécifiés. Des distances seuil sont fixées entre l'apex racinaire et la dernière ramification en deçà desquelles un axe cesse de se ramifier. Enfin, la définition d'une orientation de croissance et une hypothèse de symétrie radiale permettent de générer des profils racinaires monodimensionnels suivant un axe vertical.

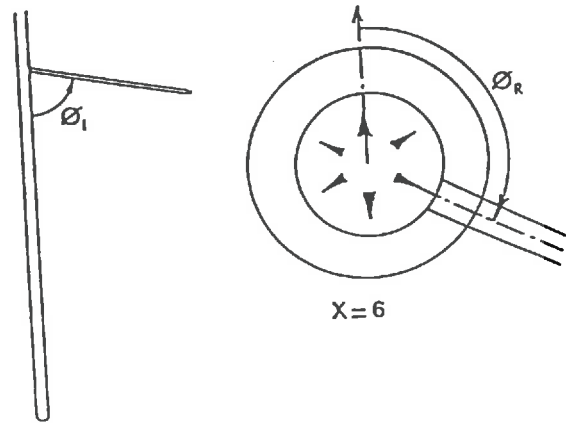


Figure 3 : Orientation des ramifications : angle radial et angle d'insertion. D'après Pagès *et al*, 1989.

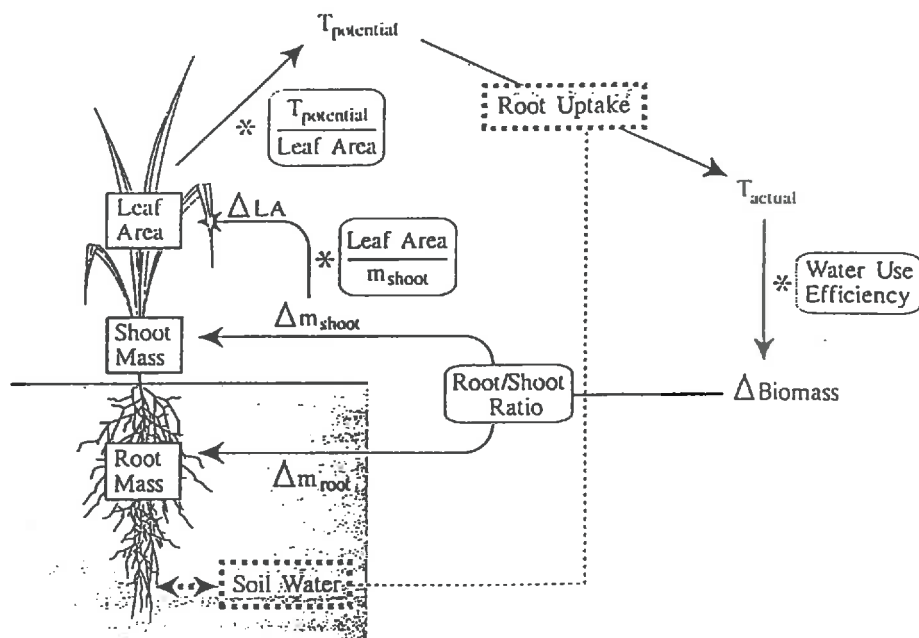


Figure 4 : Concept de simulation du modèle de Clausnitzer et Hopmans, 1994.

b) Les modèles d'architecture.

Dans de nombreuses situations au champ, ce sont les résistances aux transferts sol - racines qui limitent l'absorption d'eau et d'éléments minéraux (Passioura, 1988 ; Klepper, 1990). Dans la couche labourée, la disposition des racines peut être fortement contingente du degré de compaction du sol (Tardieu, 1988b). Tardieu *et al* (1992) soulignent l'importance de l'arrangement spatial des racines sur la résistance aux transferts et donc à l'absorption de l'eau. La répartition des racines joue également un rôle important dans le prélèvement des ions peu mobiles du sol, comme le potassium (Van Noordwijk, 1996).

Deux modèles d'architecture, proposés par Diggle (1988) et Pagès *et al* (1989), ont pour objet la prédiction de la colonisation racinaire dans le sol. Un troisième, développé par Clausnitzer et Hopmans (1994), reprend plusieurs des hypothèses émises par Pagès *et al* (1989), mais il peut être couplé avec un module d'absorption d'eau et offre la possibilité de prendre en compte une production de biomasse par les parties aérienne, qui limite éventuellement l'attribution d'assimilats aux racines. Chaque segment racinaire est enregistré dans un fichier, qui contient ses coordonnées spatiales, sa longueur, son âge, son ordre (au sens développemental), ainsi qu'éventuellement sa masse. Ces modèles fonctionnent selon des pas de temps réguliers, et à chaque pas de temps les segments croissent, se ramifient, ou dégènèrent, suivant des règles définies par l'utilisateur. L'accroissement des segments racinaires est simulé grâce à une vitesse et une direction de croissance. La vitesse de croissance est un paramètre fonction de l'ordre racinaire, et dépend de différents facteurs en fonction des modèles : le sous-modèle de croissance est entièrement défini par l'utilisateur pour le modèle de Pagès *et al* (1989) ; il est fonction de la température et de la résistance mécanique du sol (spatialisée ou non) dans les deux autres modèles. La direction de croissance est calculée à partir d'une somme de vecteurs représentant le géotropisme, la résistance du sol, et l'ancienne direction de croissance. Les deux premiers vecteurs sont calculés grâce à des paramètres qui diffèrent selon le modèle mais qui doivent être spécifiés par l'utilisateur. En général, les paramètres qui dépendent de la plante sont donnés pour chaque ordre racinaire et les paramètres qui dépendent du sol sont donnés en fonction des couches de sol considérées. Les conditions d'apparition des racines latérales sont propres à chaque modèle, faisant appel parfois à des lois probabilistes (Diggle, 1988). Le modèle de Pagès *et al* (1989), développé pour simuler une architecture racinaire de maïs en conditions sub-optimales, fait une distinction entre les racines séminales et les racines nodales. Deux angles sont en général définis pour désigner l'orientation des nouveaux axes : un angle radial et un angle d'insertion (fig. 3). Chez la plupart des espèces, les racines latérales sont émises au niveau du péricycle, en face des pôles de xylème (Klepper, 1990). Si l'on suppose ces pôles régulièrement répartis autour de l'axe, on peut définir l'angle radial en fonction du nombre de pôles de chaque ordre : $\phi_r = 2\pi N/X$ où X est le nombre de

ôles et N un entier compris entre 1 et X correspondant au nombre de racines initiées. L'angle d'insertion correspond à l'angle entre la racine émettrice et la racine émise, dans le plan de ces deux axes.

Les variables de sorties du modèle sont de natures diverses : une représentation plane du système racinaire est un premier outil visuel ; des profils d'enracinement (longueur de racines, rapportée ou non à un volume de sol, en fonction de la profondeur) et des cartes d'impact peuvent être émis, et peuvent servir des comparaisons avec les données expérimentales, moyennant des outils statistiques adaptés (Pagès et Triès, 1988).

c) Paramétrage et domaine de validité de ces modèles

Outre les variables d'entrée et les paramètres intrinsèques des modèles (pas de temps, durée de simulation, etc.), on peut classer les paramètres en deux types, selon qu'ils concernent la plante ou le milieu de croissance. Pour les paramètres liés à la plante (vitesses de croissance, nombre de racines mises, angles d'émission, géotropisme, etc.), des travaux de recherche sont nécessaires, en amont des modèles d'architecture, pour d'une part connaître leur gamme de variation chez un nombre important d'espèces, et d'autre part modéliser cette variabilité en fonction d'une large gamme de contraintes environnementales. A la suite du modèle développé par Pagès *et al* (1989), des études ont été entreprises pour modéliser, de manière stochastique, le nombre et la disposition des racines adventives du maïs (Pellerin *et al*, 1990 ; Chadœuf *et al*, 1990), ou des vitesses de croissance de jeunes Pêchers (Pagès *et al*, 1992). Des études sur la trajectoire des racines de maïs ont également été menées (Tardieu et Pellerin, 1990).

On peut décrire l'élongation racinaire au niveau cellulaire par l'équation de Lockhart (1965), modifiée par Veen (1982) :

$$\frac{dl}{ldt} = \phi(P - Y - M) \quad (1)$$

avec : dl/dt taux d'allongement cellulaire au cours du temps, ϕ extensibilité des parois, P pression cellulaire de turgescence, Y pression de turgescence minimale au dessus de laquelle il y a allongement irréversible des parois par rupture des liaisons cellulose-hémicellulose (Tardieu, 1994), M pression externe du sol qui agit comme une résistance à la déformation. La croissance racinaire, outre sa dépendance vis à vis des apports trophiques aériens, est largement influencée par les caractéristiques du sol : structure, compressibilité, teneur en eau, température, porosité, diffusivité des gaz, pH, toxicité et fertilité (Klepper, 1990). Ces différentes caractéristiques agissent sur un ou plusieurs termes de l'équation (1). Aucun des modèles d'architecture présentés ci-dessus ne prend en compte la part de chaque facteur dans la vitesse de croissance globale ; aussi, à moins que l'on ne dispose de modèles pour simuler des vitesses de croissance en fonction des caractéristiques du milieu, les modèles d'architecture doivent-ils théoriquement être reparamétrés pour chaque simulation dans un nouveau type de sol. Un certain progrès est cependant réalisé avec le modèle de Clausnitzer et Hopmans (1994), qui modélise la croissance en

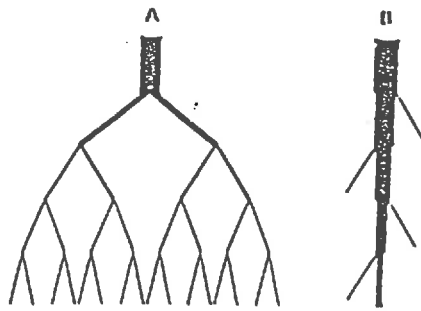


Figure 5 : Deux modes de ramification extrêmes :

dichotomique et pivotant. (Source : Van Noordwijk, 1994)

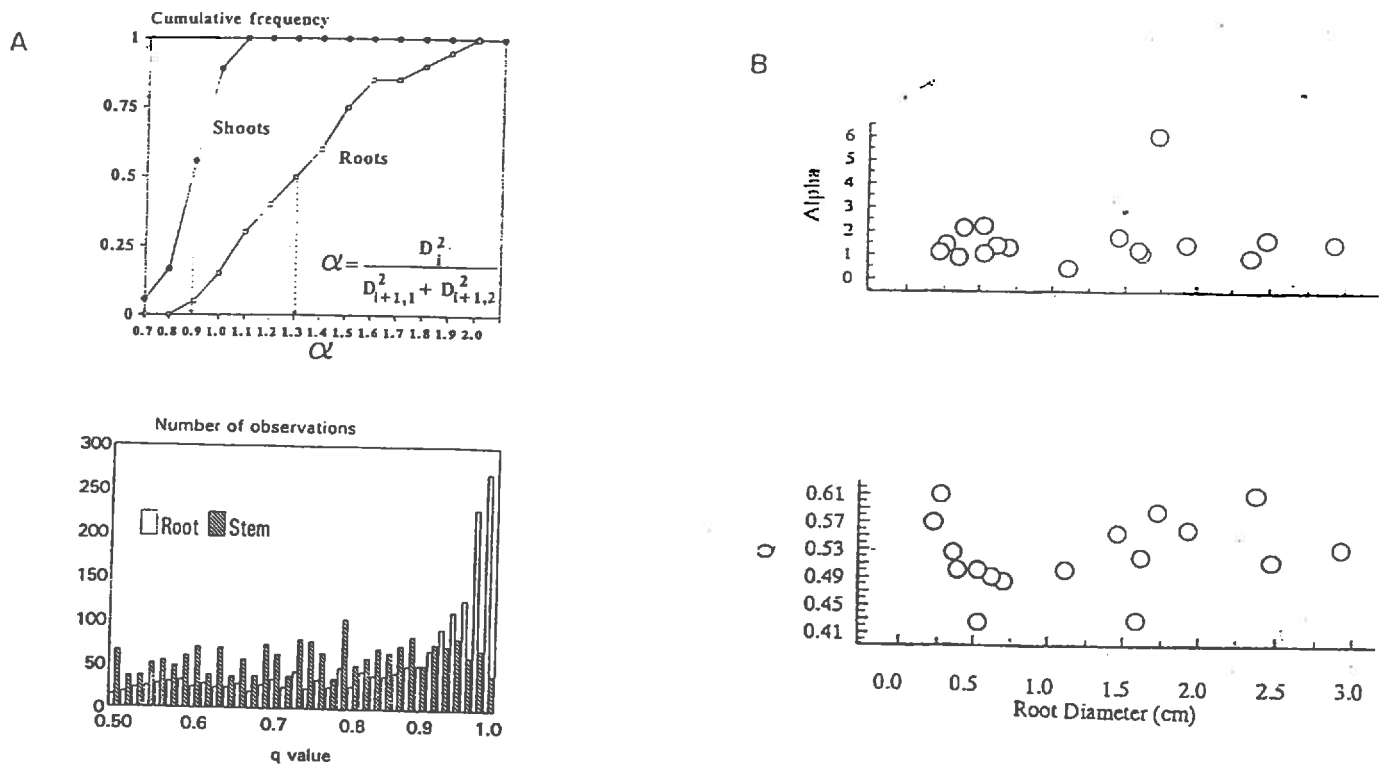


Figure 6 : Calcul des paramètres α et q pour un modèle fractal. A : Van Noordwijk, 1995. B : Ong *et al*, 1997

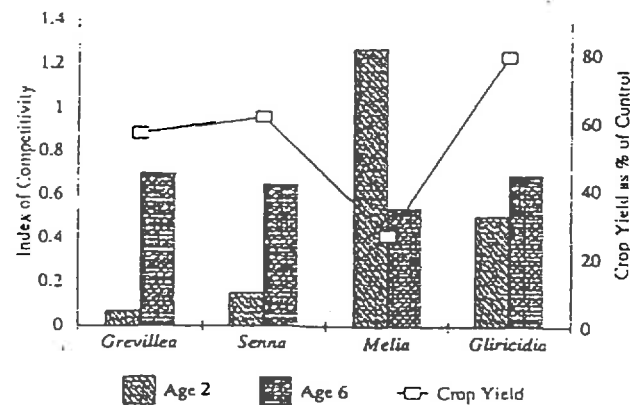


Figure 7 : Variabilité de l'indice de compétitivité pour des arbres différents entre des arbres âgés de 2 et 6 ans (Source : Ong *et al*, 1997)

fonction de la température du sol et d'un terme d'impédance mécanique. Ce terme, fonction de la teneur en eau du sol, est déterminé spatialement et temporellement par la méthode des éléments finis. Ce modèle permet également de limiter la croissance racinaire en fonction d'un coefficient qui prend en compte l'écart entre la demande de croissance et l'offre en assimilats, via un module de fabrication de biomasse utilisant le coefficient d'utilisation de l'eau (augmentation de matière sèche après respiration par quantité d'eau transpirée) (fig. 4). Le modèle développé par Diggle (1988) a également été amélioré pour tenir compte d'une résistance du sol fonction du potentiel hydrique (Tsegaye *et al*, 1995).

Il n'existe pas de modèles qui simulent des architectures racinaires en cultures associées (Caldwell, 1995), et les nombreuses interactions existantes dans une association limitent l'utilisation de modèles construits pour des monocultures. En agroforesterie, le problème est aggravé par la méconnaissance des modes d'enracinement des arbres, ce qui rend difficile l'appréhension des conditions d'implantation des racines des cultures annuelles qui leur sont associées (Huxley, 1996). Face à ce constat, un certain nombre d'auteurs (Rao *et al*, 1993 ; Van Noordwijk, 1996), soulignent l'intérêt de disposer de critères simples pour juger du type de colonisation du système racinaire de l'arbre. La caractérisation des dimensions fractales du système racinaire peut se révéler être l'un de ces critères.

d) L'approche fractale

Il a été montré que la forme de nombreux objets dans la nature est fractale, c'est à dire que les règles définissant l'organisation à un niveau donné se retrouvent à tous les niveaux d'observation (Mandelbrot, 1983). Les structures arborescentes, notamment les systèmes racinaires, sont particulièrement désignés pour une analyse de leurs caractéristiques fractales. Eghball *et al* (1993) ont utilisé l'analyse des dimensions fractales de systèmes racinaires pour étudier l'influence de fertilisations azotées sur la dimension fractale des racines.

Face à la lourdeur des travaux pour l'observation des racines, en particulier celles d'espèces ligneuses pérennes, l'utilisation des dimensions fractales du système racinaire d'un arbre doit permettre, selon Van Noordwijk (1994), de déduire des informations sur la totalité du système racinaire à partir d'observations sur les premières racines seules (racines dites proximales). Le système racinaire aura une nature fractale si l'on peut lui appliquer la loi du 'diamètre carré constant' ou 'pipe-stem'. Cette loi signifie que le volume qui passe à travers une structure arborescente de pente constante se conserve. Cette loi, qui peut être valable pour la stèle, risque d'être biaisée si on l'applique au diamètre de la racine entière, en raison de la variation de volume des tissus corticaux en fonction de l'âge et donc du diamètre de la racine. Aussi Van Noordwijk (1994) propose-t-il d'introduire un coefficient α = (diamètre carré de la racine avant ramification / somme des diamètres carrés des racines après ramification) qui doit être constant quelle que soit la ramification observée. Les systèmes racinaires de la plupart des espèces ont un mode de ramification intermédiaire entre une structure dichotomique (deux ramifications de diamètres

gaux) et une structure en pivot (avec une racine de diamètre minimal pour chaque ramification) (fig. 5). Dans les deux cas, l'observation du coefficient α , du diamètre minimum, du diamètre au collet et de la longueur moyenne des liens permet de déterminer, à partir d'un modèle algébrique simple, un certain nombre de caractéristiques du système racinaire : nombre total de ramifications, nombre total de liens, longueur totale du système racinaire, volume, longueur spécifique. Dans le cas où les racines ne se séparent plus en deux branches de diamètres déterminés, on doit introduire un coefficient d'allométrie Q ($\text{diamètre carré de la plus grosse ramification} / \text{somme des diamètres carrés de toutes les ramifications}$), qui doit se conserver à tous les niveaux du système racinaire. Un programme informatique récursif à résolution numérique permet alors de retrouver les caractéristiques citées ci-dessus pour le modèle algébrique (Spek et Van Noordwijk, 1994).

Deux études (Van Noordwijk and Purnomosidhi, 1995 ; Ong *et al*, 1997) ont cherché à tester la constance des coefficients α et q . Aucune n'en donne une validation nette (fig. 6), même si elles montrent que ces deux coefficients sont indépendants du diamètre. Le modèle numérique proposé n'a pas été testé jusqu'à maintenant.

L'étude du diamètre des racines proximales permet également de mesurer un indice de compétitivité, d'intérêt pratique pour le diagnostic au champ, donné par un rapport entre le diamètre des racines 'horizontales' d'angle à la surface inférieur à 45° et le diamètre du collet. Plus un système aura des racines horizontales s'étendant dans la zone de croissance des racines de la culture associée, plus son indice de compétitivité sera élevé. Ong *et al* (1997), montrent que cet indice est très variable en fonction de l'âge de l'arbre. (fig 7)

C. Le turn-over des racines

L'interprétation de la dynamique de croissance des racines ne peut être pertinente que si l'on prend en compte les cycles de production et de disparition des racines fines, qui ont lieu simultanément dans un système racinaire. Il n'existe pas de limite de taille standard pour définir le pool de racines fines, mais la plupart des auteurs considèrent qu'il est constitué par les racines de diamètre inférieur à 2 mm (Fogel, 1983 ; Santantonio et Hermann, 1985). Fogel (1983), rapporte que 30 à 86% des racines fines de conifères sont recyclées chaque année, ces chiffres étant à peu près équivalents pour les arbres à feuilles décidues. La durée de vie des racines peut varier entre quelques semaines et plusieurs années, suivant leur taille, l'espèce considérée, les mycorhizes associées, les facteurs du sol comme la micro et la macrofaune, ainsi que les pratiques culturales pour les espèces cultivées (Hendrick et Pregitzer, 1992 ; Goins et Russelle, 1996). Les mécanismes déterminant la mort des racines sont mal connus, et l'on ne sait pas si les racines

ines ont un temps de vie indéterminé pouvant être régulé par les transferts source-puits ou si, au contraire, elles sont destinées à dégénérer après avoir métabolisé une quantité donnée d'assimilats (Goins et Russelle, 1996). Pour Canadell *et al* (1996), le turn-over des racines est un des mécanismes les plus importants de transfert de carbone vers le sol ; 20 à 50% des résidus racinaires peuvent être transformés en matière organique stable du sol, ce qui correspond à une biomasse 3 à 5 fois plus importante que celle issue des parties aériennes (Fogel, 1983 ; Schroth et Zech, 1995). D'autre part, les racines peuvent constituer un puits important en assimilats, que les modèles de simulation des cultures ne prennent pas toujours en compte de manière adéquate (Smit and Zuin, 1996). Keith *et al* (1986) ont conclu d'une expérience de marquage au ^{14}C sur le blé que 4 fois plus de carbone, par rapport au poids du système racinaire après récolte, avait été alloué au système souterrain. Un ratio parties aériennes / parties souterraines de 10 en poids sec à la récolte, fréquemment rencontré en culture céréalière, peut correspondre à une allocation cumulée en assimilats d'environ 30% de la biomasse produite (Van Noordwijk *et al*, 1996). Pour les arbres les racines fines, quoique pouvant contribuer pour moins de 2% à la biomasse totale (contre 20 à 25% en moyenne pour l'ensemble du système racinaire), peuvent constituer près de 40% de la production totale (Vogt *et al*, 1996). La répartition des assimilats et le turn-over des racines peuvent varier de manière importante en fonction du stade de développement de la culture (Gregory *et al*, 1996). Schroth et Zech (1995) montrent que la taille d'un arbre pendant la saison de culture dans une culture en allées induit une mortalité importante des racines fines, alors que l'allocation d'assimilats et la reconstruction du système racinaire est favorisée pendant la saison sèche.

Malgré les risques d'introduction de biais en raison de la variabilité spatiale induite par l'échantillonnage (Van Noordwijk *et al*, 1996) et le développement des techniques d'observations non destructives à l'aide des minirhizotrons, la méthode la plus fréquente pour étudier le turn-over des racines reste les prélèvements de sol à intervalles réguliers. Trois méthodes sont fréquemment utilisées pour calculer le turn-over des racines fines par prélèvements d'échantillons de sol (Publicover et Vogt, 1993). Ces méthodes sont toutes basées sur des équations dynamiques estimant les variations des pools de racines fines vivantes et mortes sur un pas de temps donné, à partir du calcul de la production, la mortalité et la dégénérescence des racines. De ces trois méthodes, le modèle à compartiments, proposé par Santantonio et Grace (1987, annexe 1), est celle qui minimise le mieux les erreurs d'estimation (Publicover et Vogt, 1993). L'utilisation de ce modèle implique la caractérisation, à un pas de temps donné, des quantités de racines fines mortes et vivantes présentes dans le système, ainsi que le calcul d'un coefficient de décomposition k , spécifique du sol étudié.

	Cylindre 18-25 cm	Cylindre 50-57 cm
Granulométrie (g/kg)		
-Argile	356 (35.6%)	190 (19%)
-Limon fin	243 (24.3%)	181 (18.1%)
-Limon grossier	83 (8.3%)	90 (9%)
-Sable fin	119 (11.9%)	129 (12.9%)
-Sable grossier	199 (19.9%)	410 (41%)
Densité apparente	1.234	1.084
Porosité totale	54.68%	61.03%
Carbone organique (g/kg)	9.9	2.7
pH eau	5.9	6.7
CEC (cmol+/kg)	19.9	18.9
Calcium échangeable (g/kg)	3.29	2.49
Sodium échangeable	0.075	0.14
Magnésium échangeable	0.268	0.321
Potassium échangeable	0.149	0.035

Tableau 2 : analyse de sol (1996)

Photo 2 : Abris permettant d'obtenir une mini-parcelle sèche

	Cylindre 18-25 cm	Cylindre 50-57 cm
Granulométrie (g/kg)		
-Argile	356 (35.6%)	190 (19%)
-Limon fin	243 (24.3%)	181 (18.1%)
-Limon grossier	83 (8.3%)	90 (9%)
-Sable fin	119 (11.9%)	129 (12.9%)
-Sable grossier	199 (19.9%)	410 (41%)
Densité apparente	1.234	1.084
Porosité totale	54.68%	61.03%
Carbone organique (g/kg)	9.9	2.7
pH eau	5.9	6.7
CEC (cmol+/kg)	19.9	18.9
Calcium échangeable (g/kg)	3.29	2.49
Sodium échangeable	0.075	0.14
Magnésium échangeable	0.268	0.321
Potassium échangeable	0.149	0.035

Tableau 2 : analyse de sol (1996)

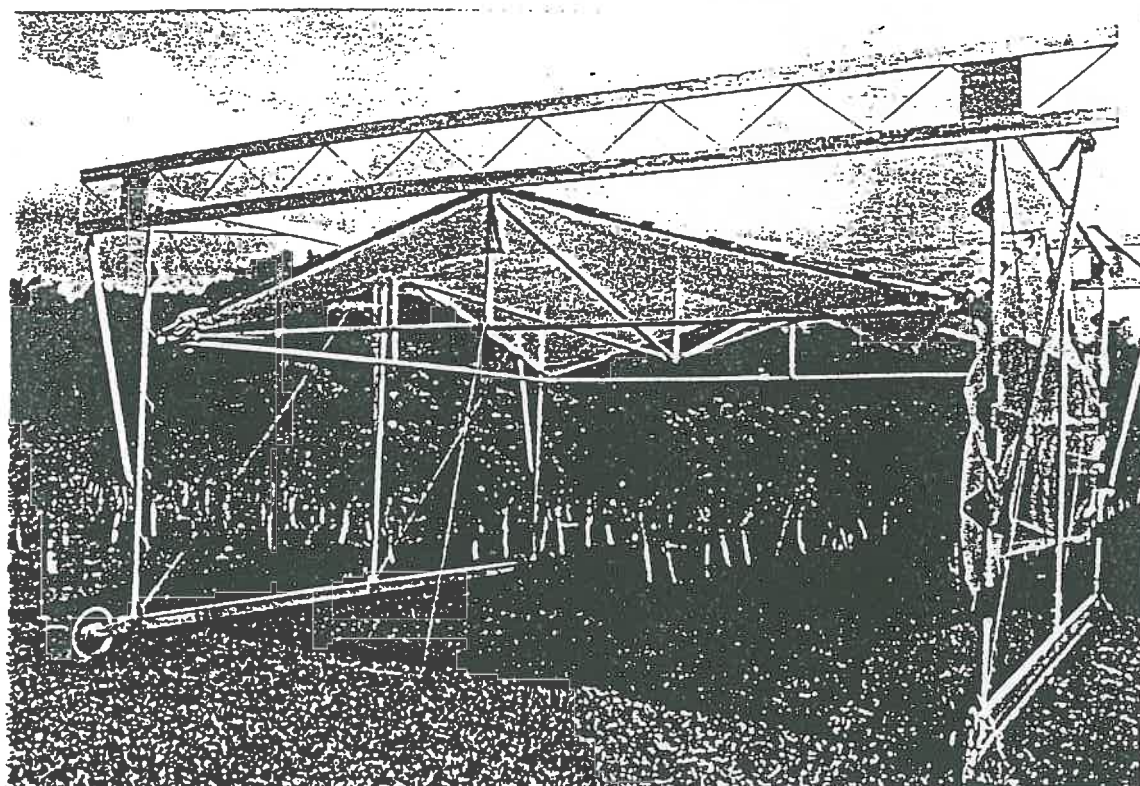


Photo 2 : Abris permettant d'obtenir une mini-parcelle sèche

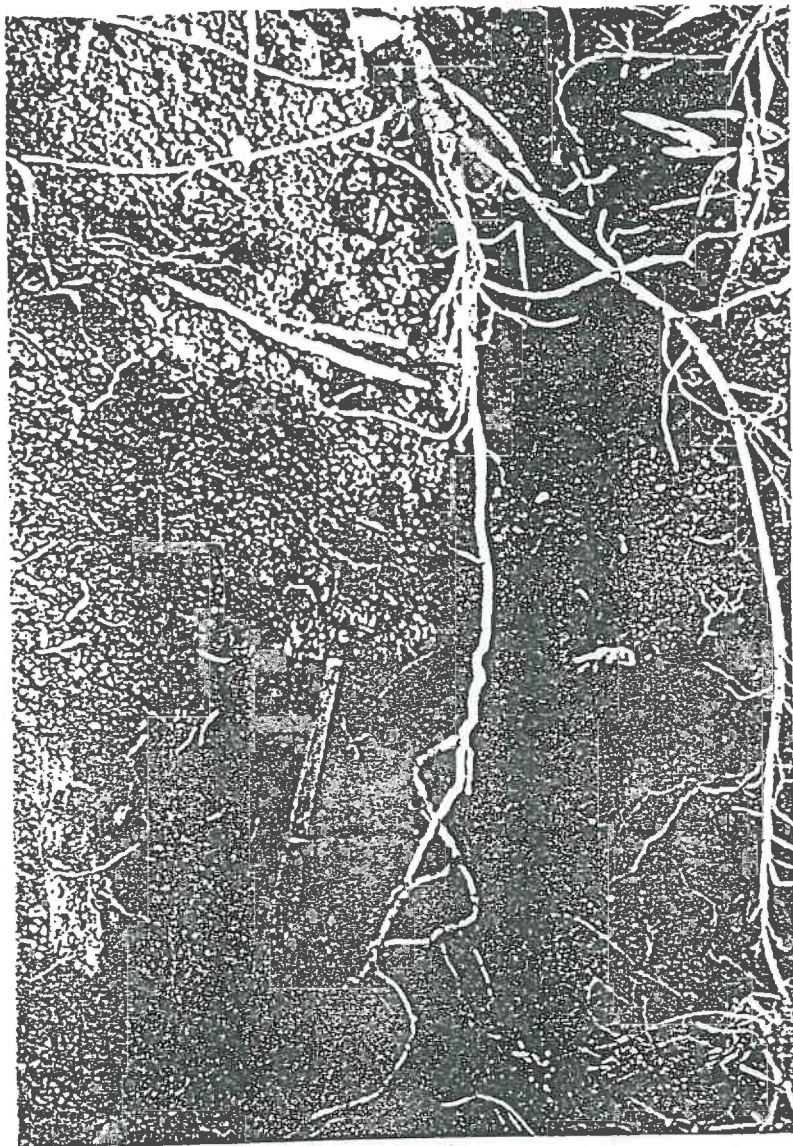


Photo 3 : Observation de racines de
G. sepium à 80 cm de profondeur

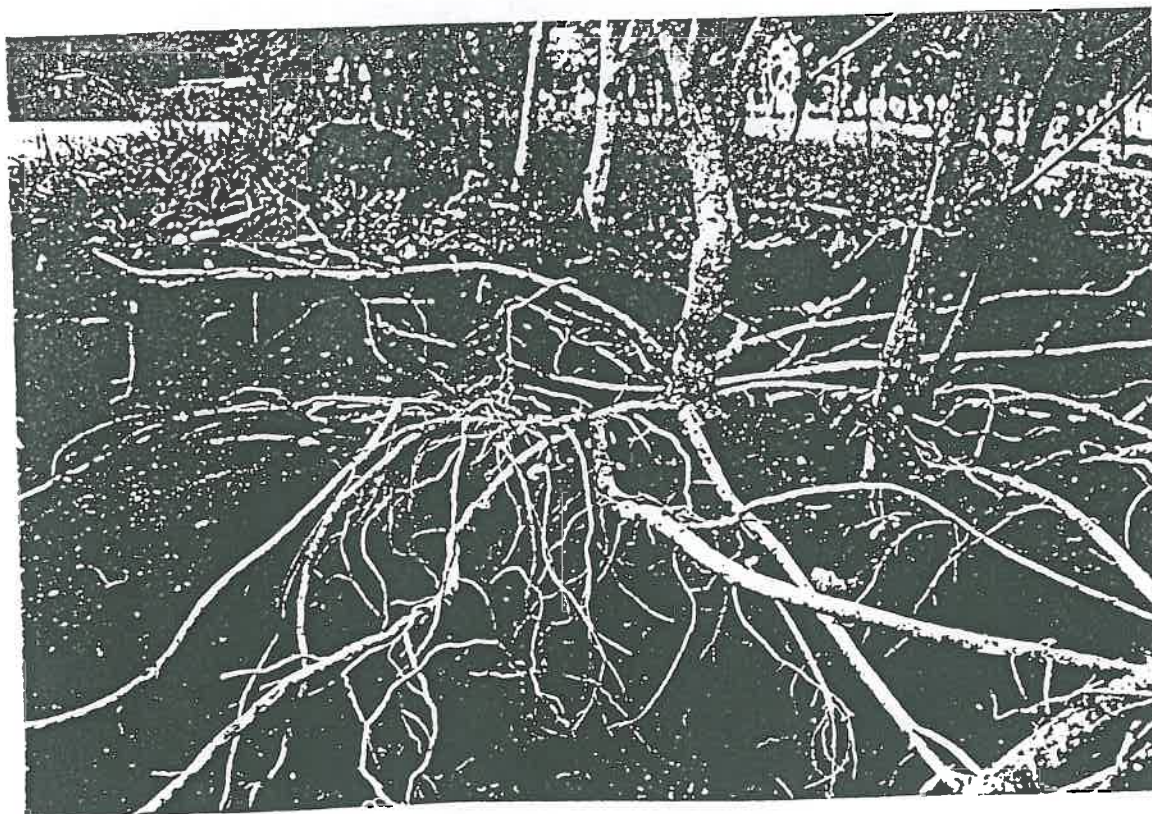


Photo 4 : Racines proximales de G. sepium, avec une direction horizontale caractéristique du mode de plantation

Objectifs du stage

Dans le cadre de recherches mises en œuvre, dans l'unité Agropédoclimatique (APC) de la station INRA des Antilles-Guyanes, sur l'ensemble du cycle de l'eau dans une association arbre légumineux-graminée prairiale, cette étude contribue, grâce à une approche de diagnostic et de modélisation, à la caractérisation de la colonisation racinaire de chacune des espèces de l'association.

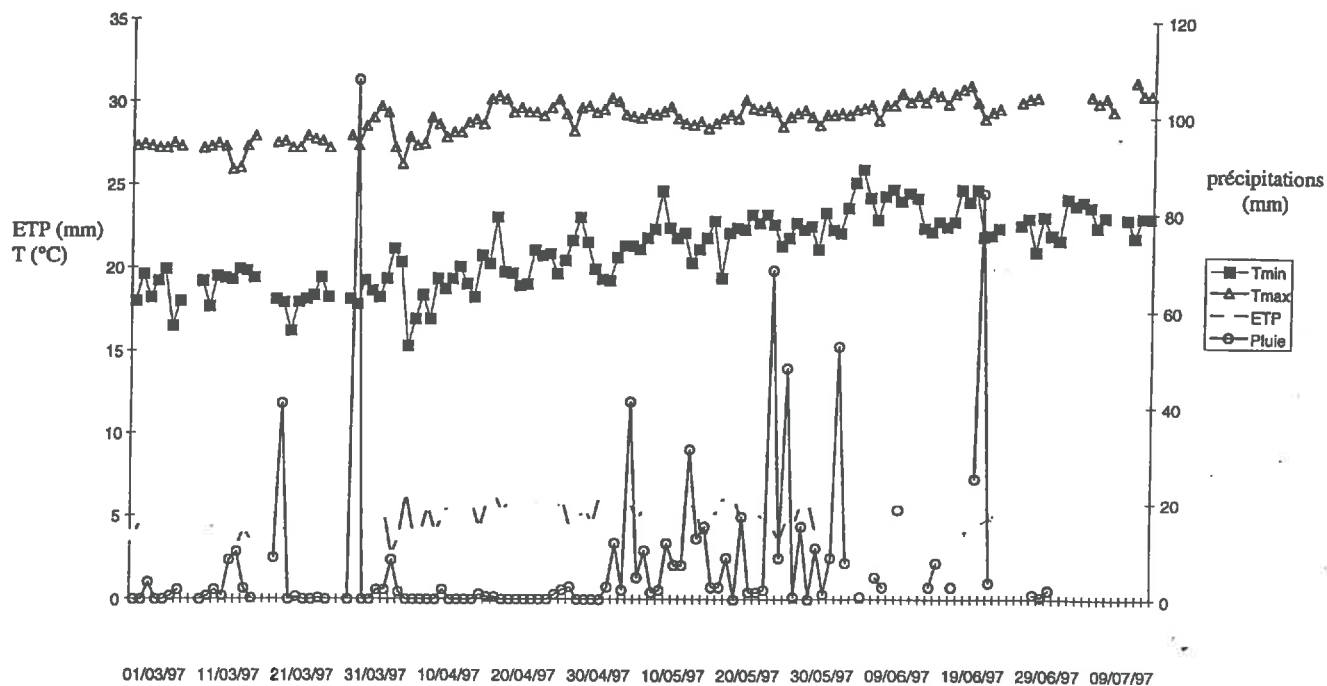
Afin d'alimenter un modèle d'absorption de l'eau, actuellement développé par des scientifiques de la station, qui tient compte de l'hétérogénéité spatiale de distribution des racines, nous avons cherché dans un premier temps à étudier l'enracinement des deux espèces avec les méthodes adéquates pour les modèles d'extraction bi et mono-dimensionnels : cartes d'impacts racinaires et mesures de densités de longueur par couche de sol. L'aspect dynamique de la colonisation du sol par les racines devait être pris en compte, afin de pouvoir simuler l'absorption sur un cycle de repousse.

Dans un second temps, les études se sont concentrées sur l'arbre. Les difficultés liées à l'observation de systèmes racinaires s'étendant sur des rayons de plusieurs mètres et l'inadaptation des prélèvements destructifs au suivi des racines font de la modélisation un outil privilégié pour l'étude des racines des arbres. Ne disposant pas d'outils de mesures non destructives in situ, adaptées au paramétrage de modèles dynamiques "classiques" d'architecture (Pagès et al, 1989 ; Diggle, 1988), nous avons cherché à construire et à valider un modèle basé sur les propriétés fractales des systèmes racinaires (Spek et Van Noordwijk, 1994). Un des objectifs de l'étude était de connaître le niveau de pertinence des prédictions obtenues avec un modèle simplifié d'architecture. Nous avons également déterminé le coefficient de décomposition racinaire spécifique du sol étudié, afin de pouvoir l'introduire dans le modèle de turn-over des racines proposé par Santantonio et Grace (1987).

III. MATERIEL ET METHODES

A. Le site et le matériel végétal

Les expérimentations ont eu lieu sur les parcelles expérimentales du centre I.N.R.A. du domaine de Duclos, en Guadeloupe (16°17'N, 61°16'O). Elles se sont déroulées sur une période de 4 mois, du 15 Mars au 15 Juillet, durant la saison sèche et le début de la saison humide. La pluviométrie moyenne annuelle est d'environ 2500 mm/an. Le sol (tableau 2), est classé sol ferralitique (Oxisols, FAO-UNESCO). L'argile dominante est la kaolinite qui, du fait de sa structure 1/1, confère au sol une faible C.E.C. Le pH est faible, les oxyhydroxides de fer et d'aluminium sont nombreux, et l'on peut craindre une toxicité aluminique. Les propriétés physiques sont satisfaisantes, avec une porosité qui permet un enracinement satisfaisant et un bon drainage de l'eau. Un profil cultural est donné en annexe 2.



24-févr Désherbage sous le rang	27-mars Tonte Paspalum		18-mai Tonte Paspalum				ITK
25-févr Engrais NPK 15-11-22 150kg entre les rangs			16-mai Taille Gliricidia				
	14-mars Excavation, 2 arbres			22-mai Seconde manip densité + cartographie	17-juin Excavation, 4 arbres		Protocole
	17-mars Première manip densité + cartographie			29-mai Enfouissement des racines	3 Juin 10 Juin - 18 Juin - 4 Juil - 31 Juil Prélèvement des racines		
	20 Mars - 21 avril suivi TDR						Mesures
	20 Mars - 15 Juillet suivi Tensiomètres						

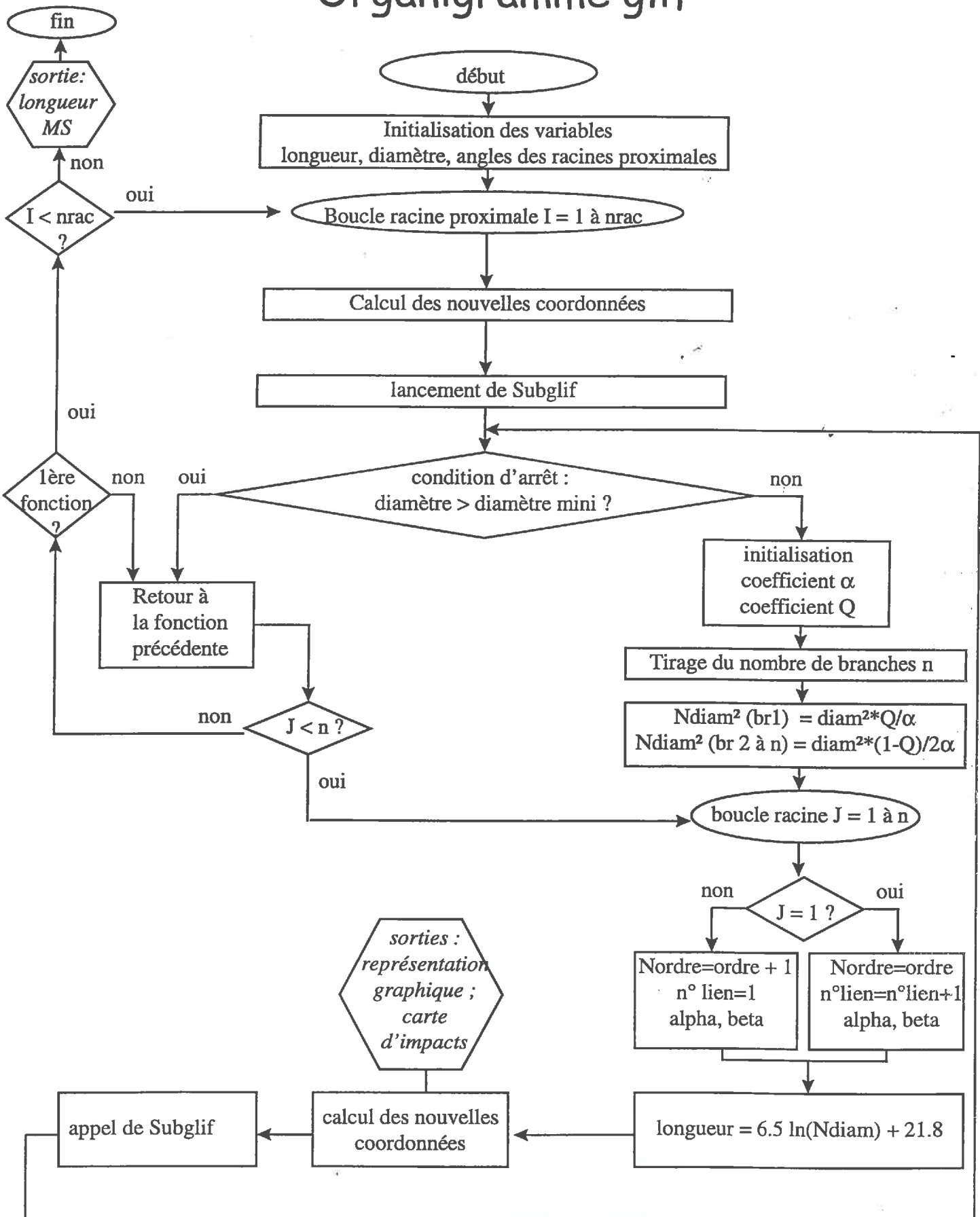
Tableau 3 : Données climatiques et interventions sur la parcelle d'expérimentation.

La parcelle expérimentale a une superficie de 3 ha. Elle a été plantée en 1994 avec des boutures de *Gliricidia sepium* écartées de 3 m entre les rangs et 70 cm sur le rang. Une bande de 15 cm, non cultivée et desherbée régulièrement, a été laissée de part et d'autre du rang. Les allées initialement plantées avec la graminée fourragère *Digitaria decumbens* (nom vernaculaire : Pangola), ont été depuis largement colonisées par une seconde espèce prairiale, *Paspalum conjugatum*, qui n'a aucune valeur nutritive. Ces deux espèces, de la famille des Poacées, sont pérennes, de nature stolonifère, à reproduction végétative. Étant données leurs caractéristiques communes et la similitude de leur enracinement (à partir des nœuds du stolon au contact avec le sol), il ne sera pas fait de différence entre les systèmes racinaires, désignés systématiquement comme le système racinaire du *Paspalum*. *Gliricidia sepium* (Jacq.) Steud. est un arbre légumineux de la famille des Fabacées. Après *Leucaena leucocephala*, *G. sepium* est l'arbre à usage multiple le plus cultivé en zone tropicale, notamment en agroforesterie (Simons and Stewart, 1994). Originaire d'Amérique centrale, c'est un arbre à croissance rapide, adapté aux climats humides (entre 700 et 3500 mm de pluviométrie) et aux sols acides. *G. sepium* est utilisé comme bois de chauffe, en tant que haie ou arbre d'ombrage, notamment dans les plantations de café et cacao, comme fourrage ou comme engrais vert. La production de matière sèche de feuilles varie de 2 à 20 t/ha/an selon les auteurs et les localisations (Simons and Stewart, 1994). Lorsque l'arbre est utilisé comme engrais vert, l'intervalle de coupe le plus favorable est de 12 semaines (Ella *et al* 1989, expérimentation en Indonésie).

Le tableau 3 donne un aperçu des interventions culturales et des conditions climatiques sur la période d'expérimentation (15/03-15/07). Les données climatiques standard (température, pluviométrie, vitesse du vent) ont été mesurées sur la parcelle. La teneur en eau du sol a été suivie du 19/03 au 20/04 grâce à un dispositif de reflectométrie temporelle (TDR). Un dispositif de mesure du potentiel hydrique du sol à l'aide de tensiomètre a été installé du 20/03 au 30/07. Une zone de la parcelle a été placée sous un abris plastique transparent tendu à 3 mètres de hauteur, afin de simuler une zone sèche ne recevant pas l'eau de pluie, opposée dans la suite à une zone pluviale recevant les précipitations normalement (photo 2).

Hypothèses de travail : La maille représentative pour l'étude des systèmes racinaires est l'inter-rang (voir schéma de la parcelle en annexe 3). Les observations sur les racines étant destructives, la succession des observations dans le temps nécessite de changer les zones d'observation, et donc d'introduire un risque de variabilité spatiale non désirée. Dans la mesure du possible des répétitions ont été faites lors des expérimentations, afin de pouvoir cerner grâce à un traitement statistique adapté l'importance de cette variabilité spatiale. On modélisera l'architecture racinaire de l'arbre en supposant constant l'enracinement du couvert herbacé, même si, pour Goins et Russelle (1996), une tonte est susceptible de modifier l'enracinement d'espèces prairiales par modification du taux de sénescence des racines

Organigramme glif



B. Les études sur les racines

1. Développement de deux modèles d'architecture

Le modèle, proposé par Spek et Van Noordwijk (1994), basé sur les propriétés fractales des systèmes racinaires a servi de point de départ au développement d'un modèle d'architecture statique. Nous envisagerons dans la dernière partie de ce rapport les possibilités de développement du modèle pour obtenir une simulation dynamique. Le programme utilise les notions d'ordre racinaire et de lien (cf § I.B.1.) pour déterminer la longueur et le diamètre des segments racinaires. L'organigramme du modèle est présenté ci-contre ; il a été appelé GLIF. Il s'agit d'un programme récursif, où une fonction se rappelle elle-même tant que la condition d'arrêt fixée par l'utilisateur n'est pas atteinte. Les caractéristiques des racines proximales, longueur, diamètre et angle entre les racines sont les variables d'entrée. On fait l'hypothèse, communément admise (Klepper, 1990) que le processus de ramification est acropète. A chaque ramification, le nombre de branches formées est calculé à partir d'une loi uniforme. La somme des diamètres carrés des racines sortantes est calculée en fonction du diamètre carré du lien porteur en utilisant un coefficient α (diamètre carré de la porteuse / somme des diamètres carrés des liens émis) supposé constant quel que soit le niveau de branchement. Les diamètres pour chaque racine émise sont réduits du coefficient d'allométrie Q . La direction de chaque nouvelle racine est simulée grâce à un tirage dans des lois de distribution d'angles qui dépendent du diamètre de la racine porteuse. Le modèle fractal, proposé par Van Noordwijk et al (1994), ne permet pas de prédire directement la longueur des liens. Les auteurs proposent de prendre une longueur moyenne pour l'ensemble du système racinaire, une longueur moyenne pour chaque ordre racinaire, ou de déterminer une loi de variation de la longueur en fonction du diamètre du lien. Nous avons utilisé une équation qui permet de déterminer la longueur en fonction du diamètre, avec des valeurs moyennes par ordre racinaire. Le lien est représenté graphiquement dans un plan vertical et horizontal (à $z=0$), et des points d'impacts sur un plan peuvent être calculés. Les coordonnées d'un nouveau lien et son diamètre servent de données d'entrée pour la simulation du lien suivant, du fait de la nature récursive du programme. Des liens successifs sont construits jusqu'à l'obtention d'un lien de diamètre inférieur à un diamètre minimal spécifié par l'utilisateur. Le programme revient alors au branchement précédent et construit les liens correspondant aux autres ramifications, jusqu'à rencontrer une nouvelle condition limite, et ainsi de suite jusqu'à avoir construit la totalité de la racine proximale. Une fonction d'estimation de la matière sèche en fonction du volume de la racine permet à la fin de chaque simulation de donner la matière sèche du système racinaire simulé.

La variation de longueur des segments racinaires en fonction de l'ordre s'explique par des vitesses d'élongation différentes (Pagès et al, 1992 ; Rose, 1983). Si d'autre part on fait l'hypothèse que les vitesses de croissance sont, pour un ordre donné, des fonctions décroissantes du temps, la longueur des liens doit être une fonction décroissante du numéro de lien : pour un ordre donné, plus un lien sera proche de l'apex,

plus sa longueur diminuera. On peut alors déterminer des lois de prédiction de la longueur en fonction de l'ordre racinaire et du numéro de lien. Des considérations du même ordre peuvent être faites pour l'accroissement radial : plus une racine sera proche de l'apex, plus son diamètre sera faible. Ces hypothèses ont permis de paramétrer le modèle d'une autre manière, avec des lois de détermination des caractéristiques géométriques qui tiennent compte de la morphogénèse racinaire. Ce second modèle, plus déterministe et appelé GLIDET (cf l'organigramme en annexe 4), a été construit pour évaluer les prédictions du modèle fractal et permettre une discussion sur la pertinence des paramètres α et Q pour le paramétrage d'un modèle d'architecture.

2. Les observations sur les racines

a) Excavations de systèmes racinaires

Deux séries d'excavations ont été réalisées. La première a porté sur deux arbres, la seconde sur quatre arbres. La première série avait pour objectif de mesurer les coefficients α et Q . Une tranchée a été creusée, à l'aide d'une pelleteuse mécanique, dans un rayon de 1.5 m autour des arbres et à une profondeur de 80 cm. Les racines s'étendant au delà de cette limite ont été coupées. Les arbres ont ensuite été prélevés du sol, toujours à l'aide de la pelleteuse. Les systèmes racinaires ont été lavés au jet d'eau pour séparer la terre des racines. La longueur, le diamètre à chaque extrémité, ainsi que l'angle d'insertion et l'angle radial ont été mesurés pour tous les segments racinaires, repérés en fonction de leur numéro de lien et de l'ordre racinaire. Dans la seconde série d'excavation, une fosse de 16 m² a été creusée autour de quatre arbres, à 2 m de part et d'autre du rang et à 1 m à chaque extrémité sur le rang. La zone délimitée a été éclairée pendant une nuit. Le sol a ensuite été prélevé à la main pour dégager les racines et les suivre en évitant de les couper. Pour trois de ces arbres, le suivi des racines s'est limité aux zones superficielles. Pour l'arbre central de la zone, un certain nombre de racines et leurs ramifications ont été suivies jusqu'à 100 cm de profondeur (photo 3). Les angles ont été notés *in situ* afin de mesurer l'erreur introduite par la mesure d'angle sur des systèmes racinaires excavés soumis à la force de pesanteur. Pour les plus grosses racines, qui sont déterminantes pour la colonisation du sol, il n'y a pas eu de biais introduit. Avant l'excavation, le sol a été de nouveau réhumecté. Les arbres ont été prélevés manuellement. Les racines encore ancrées dans le sol ont été coupées. Les mesures ont été identiques à celles de la première série d'excavations.

Les résultats issus de ces excavations ont servi à l'établissement des courbes de longueur et de diamètre en fonction de l'ordre et du numéro de lien, ainsi que les histogrammes de classes d'angles qui ont été utilisés par le modèle. Tous les arbres ont été comptabilisés pour l'établissement de ces courbes, ainsi que le calcul des coefficients α et Q . Néanmoins, du fait des efforts fournis pour suivre les racines d'un seul arbre dans les couches profondes du sol, les données de longueur et de diamètre pour les ordres élevés (5 et 6) proviennent de ce seul arbre.

b) Cartographies d'impacts et mesures de densités

Les travaux de cartographie et de prélèvements de sol pour des mesures de densité de longueur racinaire ont été réalisés à partir de fosses creusées sur la parcelle, à trois reprises pendant la durée de l'expérimentation : le 17/03, le 22/05 et le 07/07. Les observations ont eu lieu dans la zone de culture associée. Une zone de la parcelle a été désherbée le 25/03, afin de réaliser une mini-parcelle de *Gliricidia* sans racines de *Paspalum*, sur laquelle des observations ont été faites lors de la dernière expérimentation. Les observations ont également été faites à cette date à 5 mètres de l'extrémité de la parcelle pour caractériser les racines de *Paspalum* (*Digitaria* + *Paspalum*) dans une zone sans arbre.

Les cartographies ont été réalisées sur la maille représentative choisie, entre le rang et l'inter rang, jusqu'à une profondeur variable suivant la profondeur d'enracinement observée, autour de 1m. Les fosses, creusées à la pelleteuse, mesuraient 2m de long sur 1m de large, pour une profondeur de 1.2 m environ. Pour la première et la dernière date de manipulation, des cartographies ont été réalisées sur chaque face de la fosse. Pour la seconde, une seule face a été observée. Les profils ont été préparés pour les cartographies en coupant les extrémités racinaires mises à nue et en dégagant les segments de racines partiellement enfouies dans le sol à la suite d'un lissage par la pelleteuse. Une grille de maille carrée de 2*2cm était ensuite apposée sur le profil, et pour chaque maille, la présence ou l'absence des racines de chaque espèce était notée. La reconnaissance des racines de chaque espèce s'est faite suivant des critères visuels. Les racines de *Gliricidia* dégagant une odeur significative après grattage de l'épiderme, un test olfactif a été mis en œuvre aussi souvent que nécessaire lors de la dernière expérimentation. Une fréquence d'impacts par ligne a été calculée, correspondant au nombre de mailles présentant un impact d'une racine d'une espèce donnée sur le nombre de mailles totales.

Pour chaque fosse, des prélèvements de sol ont été effectués, à l'aide d'un cylindre métallique de 5.5 cm de long sur 8 cm de large. Les prélèvements étaient situés sur une face du profil, sous le rang, au niveau de l'inter-rang (à 150 cm du rang) et au niveau de 'l'inter-inter rang', à 75 cm du rang. Pour chaque zone, 8 échantillons ont été prélevés, tous les 10 cm jusqu'à 80 cm. Afin de comparer des fréquences d'impacts à des longueurs de racines pour un prélèvement donné, les zones de prélèvement ont été repérées sur les cartographies. Les échantillons prélevés ont été mis au réfrigérateur à 6°C avant d'être analysés le lendemain ou le surlendemain. Les échantillons étaient ensuite lavés, pour extraire les racines de la terre, puis les racines de chaque espèce séparées. Les difficultés pour séparer les racines fines de *Gliricidia* de celles de *Paspalum* nous ont conduit à trier les racines en trois types : racines de *Paspalum* de diamètre supérieur à 0.2 mm, les racines de *Gliricidia* de diamètre supérieur à 0.3 mm et un pool de racines fines contenant des racines des deux espèces. Le pourcentage de racines de *Gliricidia* a été calculé à partir de fréquences d'impacts pour différentes profondeurs du profil, ce qui nous a permis de disposer d'une loi de répartition du mélange de racines fines prélevées.

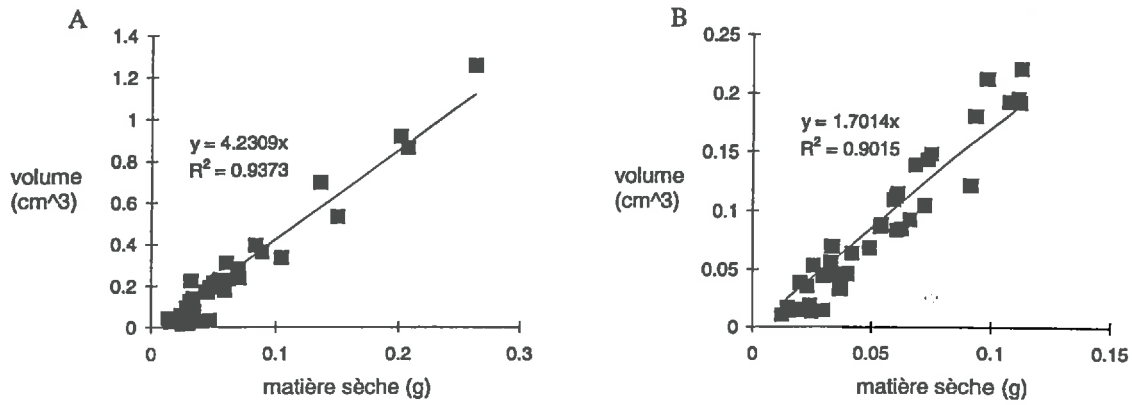


Figure 8 : Relation matière sèche - volume ; A : Gliricidia B : Paspalum

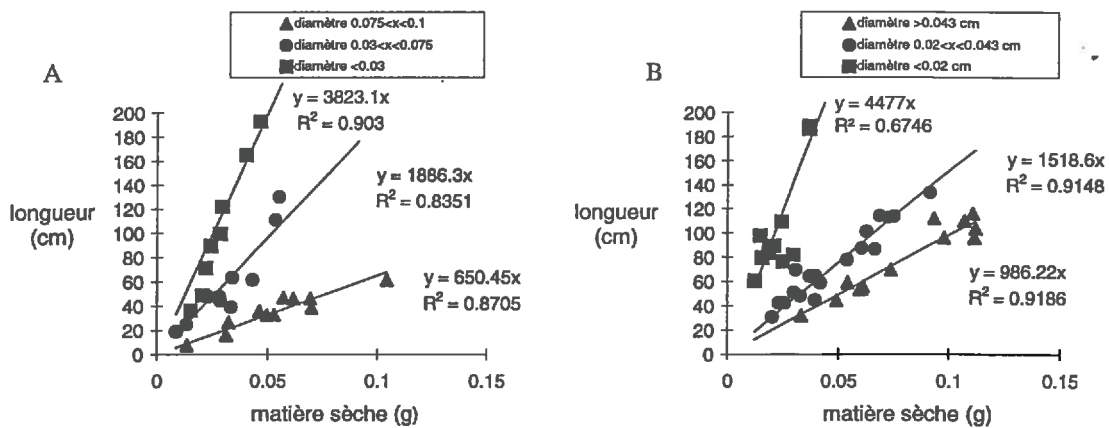


Figure 9 : Relation matière sèche - longueur ; A : Gliricidia B : Paspalum

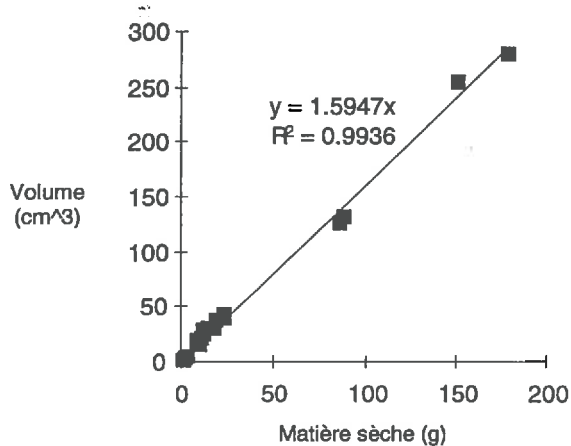


Figure 10 : Relation matière sèche - volume pour les grosses racines de gliricidia

Afin de déterminer la longueur de racines pour chaque type, une méthode originale a été utilisée, permettant de déduire la longueur de racine à partir de la matière sèche de l'échantillon. Pour chaque espèce, une relation matière sèche - volume de racine a été déterminée (fig. 8). La séparation des racines en trois classes de diamètres a permis de déterminer une relation matière sèche - longueur (fig. 9). Les courbes ont été déterminées à partir de racines pures, issues de prélèvements hors de la parcelle pour le *Aspalum*, et de plantes en pots pour le *Gliricidia*. La longueur de chaque segment racinaire et de ses éventuelles ramifications a été mesurée grâce à du papier millimétré, et le diamètre mesuré au pied à coulisse. Les racines ont ensuite été mises à l'étuve pendant 36 h à 65 °C, et le poids sec mesuré. Ces relations ont permis d'estimer la longueur des racines pour tous les prélèvements de sol effectués. Pour chaque échantillon, après la séparation entre les deux espèces, les racines étaient triées par classe de diamètre, séparées à l'aide de critères visuels (couleur, texture) entre racines vivantes et mortes puis mises à l'étuve (36 h à 65 °C), et pesées. La longueur de certaines racines, du fait de leur taille importante ou de leur poids frais faible, était mesurée directement. La somme des longueurs estimées pour chaque classe de diamètre, ainsi que les longueurs estimées du pool de racines fines donnait la longueur totale de racine pour un prélèvement. Cette longueur divisée par le volume de sol contenu dans le cylindre donne la densité de longueur racinaire L_v (cm.cm^{-3}). Une relation matière sèche - volume pour les racines de gros diamètre de *Gliricidia* a également servi à l'estimation de la masse de racine pour le modèle d'architecture (fig. 10).

c) Calcul du coefficient de décomposition des racines

Des racines de *Gliricidia* ont été prélevées à partir de plantes en pots, lavées et mises à sécher à l'air libre pendant une semaine. Des échantillons d'environ 0.2 g. de racines ont été insérés dans des cylindres en plastique perforé remplis de la terre de la parcelle. La masse moyenne de racines présentes dans la terre utilisée a été mesurée pour déterminer la quantité totale de racines présente dans le cylindre. Cinq séries de cylindres ont ensuite été enfouis à 25 cm de profondeur, à trois niveaux : rang (R), inter-rang (IR), et inter-inter-rang (IIR), à des intervalles d'environ 75 cm. Des cylindres ont été déposés dans la zone sèche et dans la zone humide. On cherchera à mettre en relation le coefficient k et la teneur en eau du sol, contrairement à Santantonio et Grace (1989) qui ont modélisé le coefficient k en fonction de la seule température. Les conditions climatiques en Guadeloupe induisent en teneur en eau du sol relativement variable du fait d'une répartition hétérogène des pluies durant l'année. Cependant l'encombrement spatial sous l'abris, lié aux multiples dispositifs expérimentaux sous surface restreinte, nous a conduit à enterrer les cylindres à proximité d'une des extrémités de l'abris : des transferts latéraux d'eau ont pu se produire.

Les cylindres ont été prélevés à 5, 10, 20, 40 et 70 jours après enfouissement. A chaque date, une série de trois cylindres (R, IR, IIR) était prélevée dans chaque zone. La série était choisie par un tirage

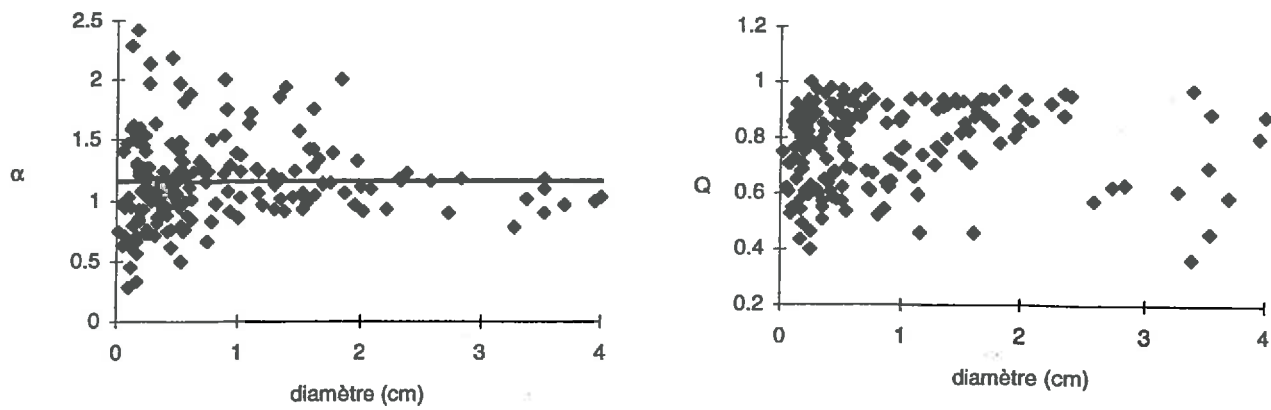


Figure 11 : Coefficients α et Q en fonction du diamètre du lien.

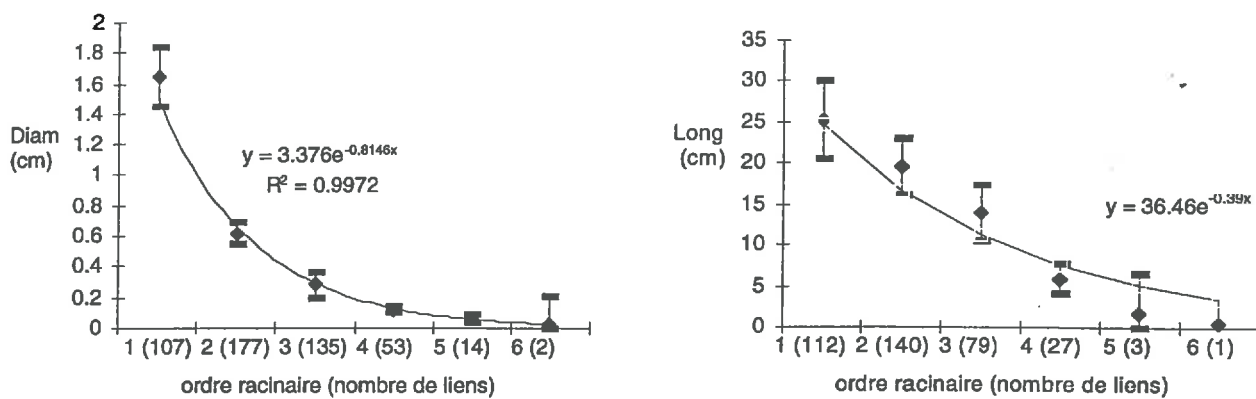


Figure 12 : diamètres et longueurs moyens en fonction de l'ordre racinaire

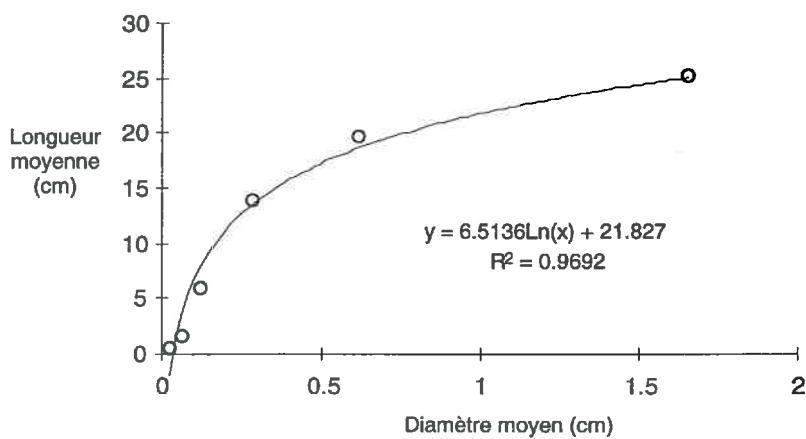


Figure 13 : relation entre diamètres et longueurs moyens, par ordre

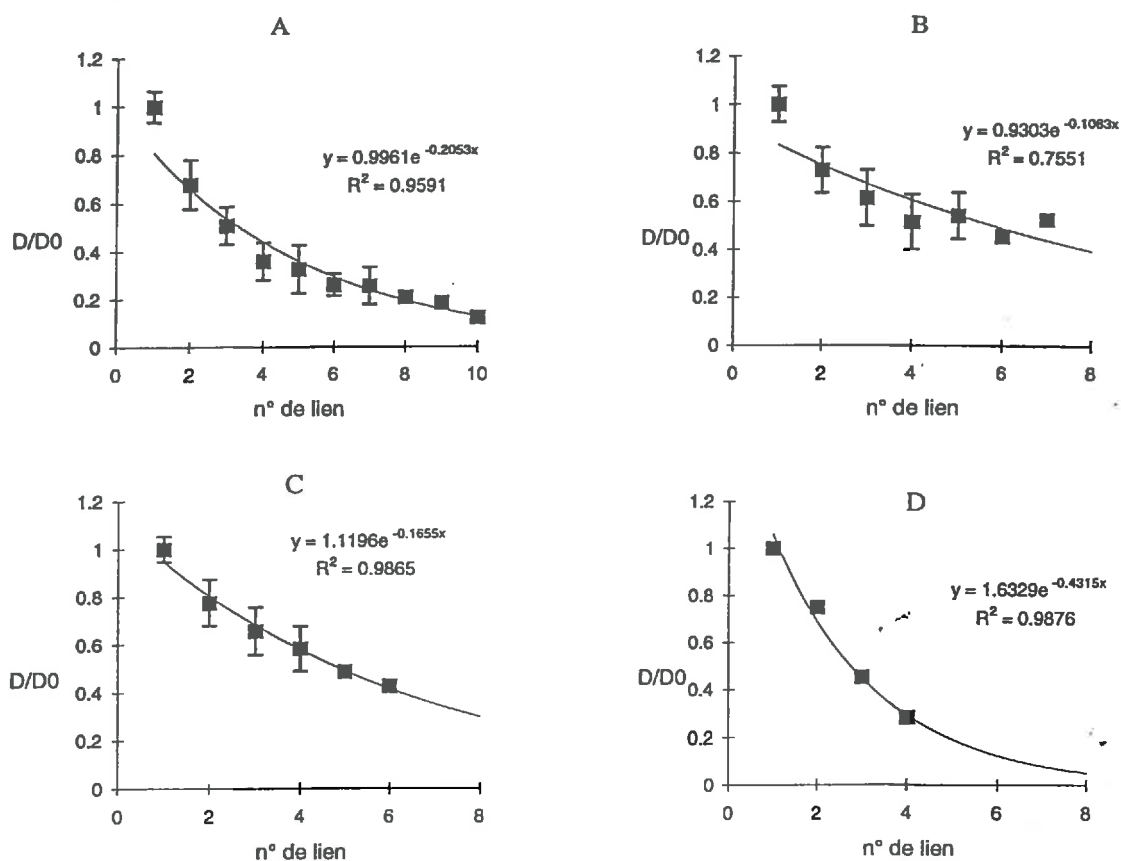


Figure 14 : Variation du rapport $D/D0$ sur les liens successifs. A : ordre 1 ; B : ordre 2 ; C : ordre 3 ; D : ordre 4 (les barres d'erreur correspondent aux écarts - types).

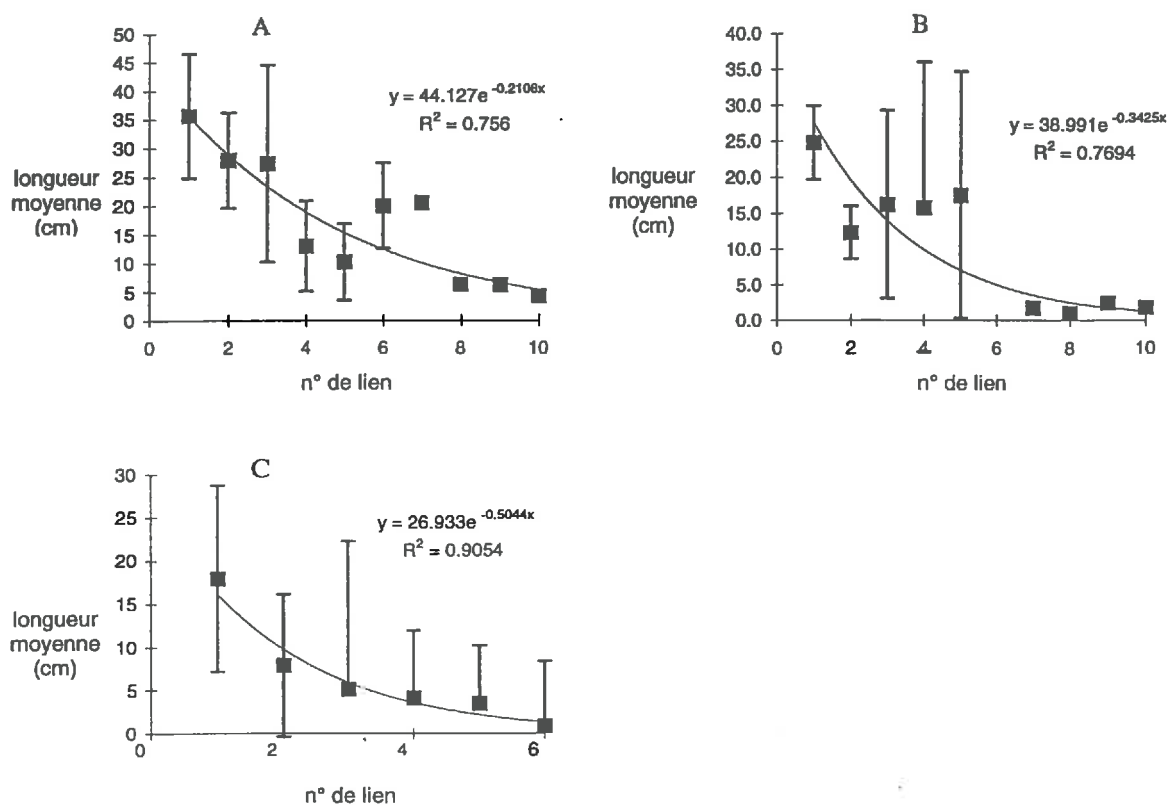


Figure 15 : Évolution de la longueur des liens successifs. A : ordre 1 ; B : ordre 2 ; C : ordre 3

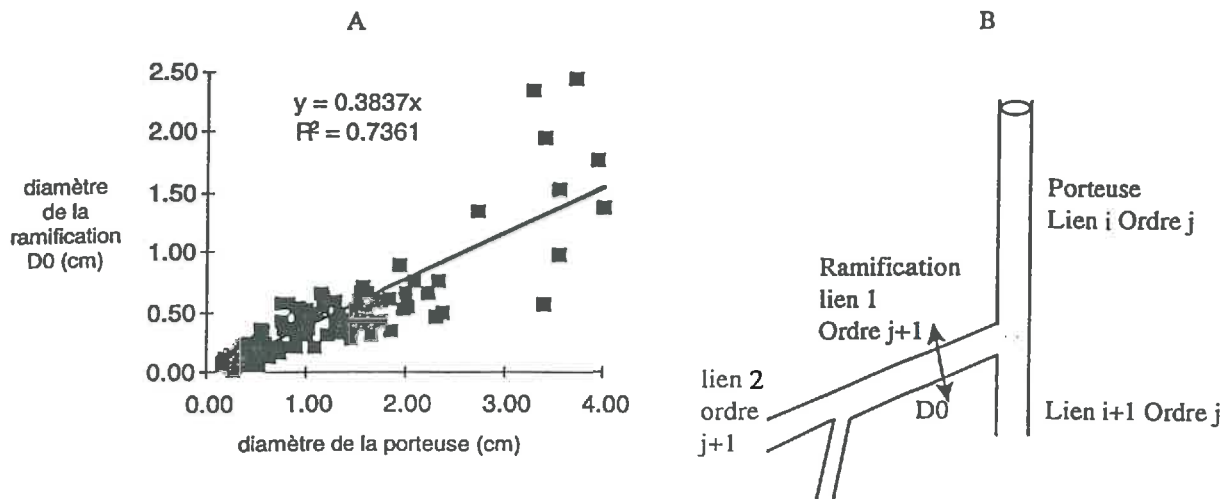


Figure 16 : A : diamètre de la ramification en fonction de celui de la porteuse. B : Schéma explicatif de la topologie

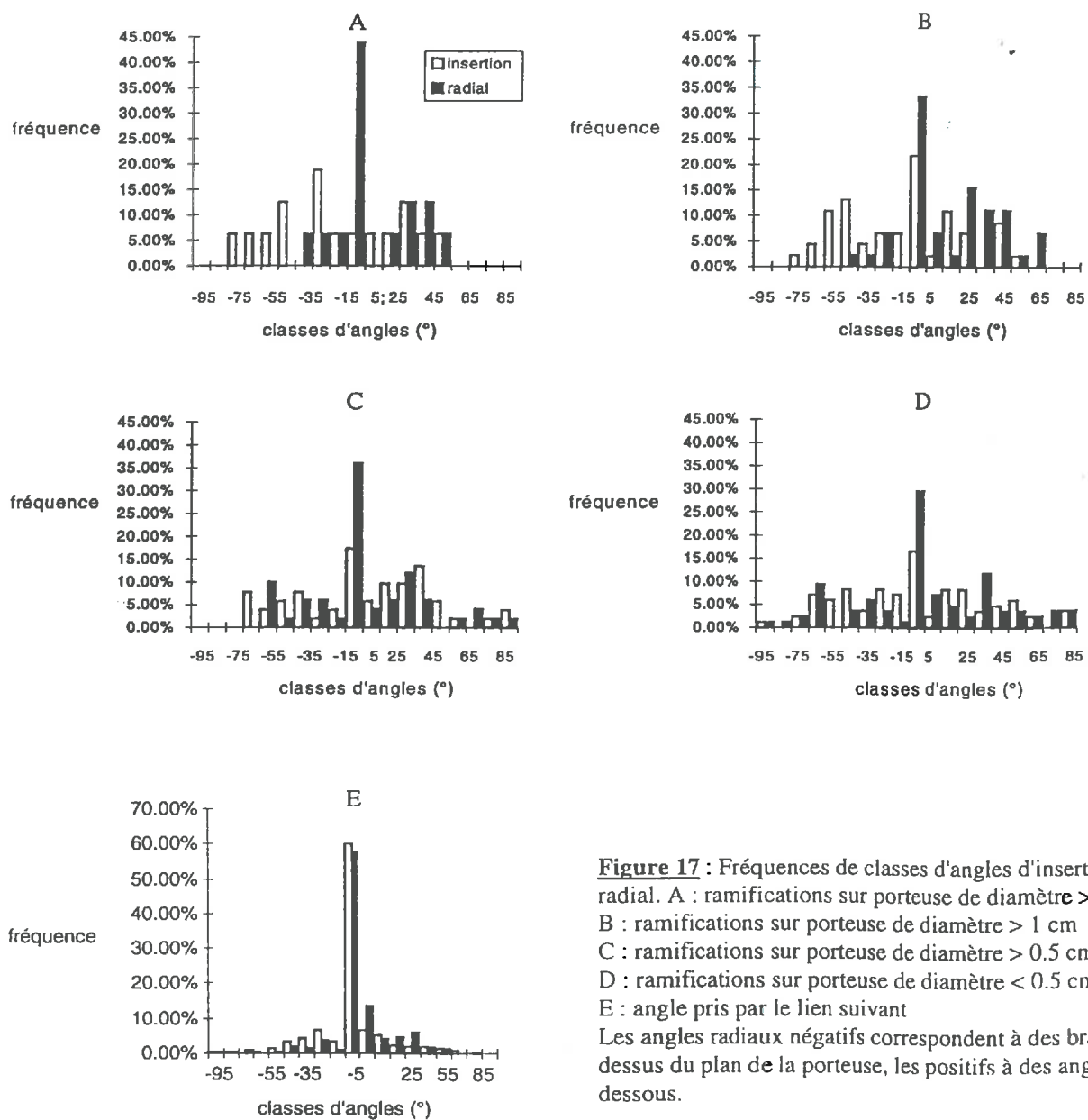


Figure 17 : Fréquences de classes d'angles d'insertion et radial. A : ramifications sur porteuse de diamètre > 2 cm
B : ramifications sur porteuse de diamètre > 1 cm
C : ramifications sur porteuse de diamètre > 0.5 cm
D : ramifications sur porteuse de diamètre < 0.5 cm
E : angle pris par le lien suivant

Les angles radiaux négatifs correspondent à des branches au dessus du plan de la porteuse, les positifs à des angles en dessous.

léatoire. Les cylindres étaient ensuite lavés pour séparer la terre des racines, et les racines mises à l'étuve (36 h à 65 °C) avant d'être pesées.

Les diverses courbes de régression ont été ajustées à partir du tableur Excel, sauf dans quelques cas signalés où les régressions non-linéaires ont été obtenues à partir du logiciel SAS®. Sauf indications, les écarts aux moyennes sont des intervalles de confiance à 95%. Les analyses de variance ont été faites sous SAS®. Un grand nombre de données ont été traitées grâce à des programmes écrits en Visual Basic. Les modèles Glif et Glidet ont été écrits dans le langage de programmation du logiciel Splus® sous UNIX.

IV. RESULTATS ET DISCUSSION

A. Résultats

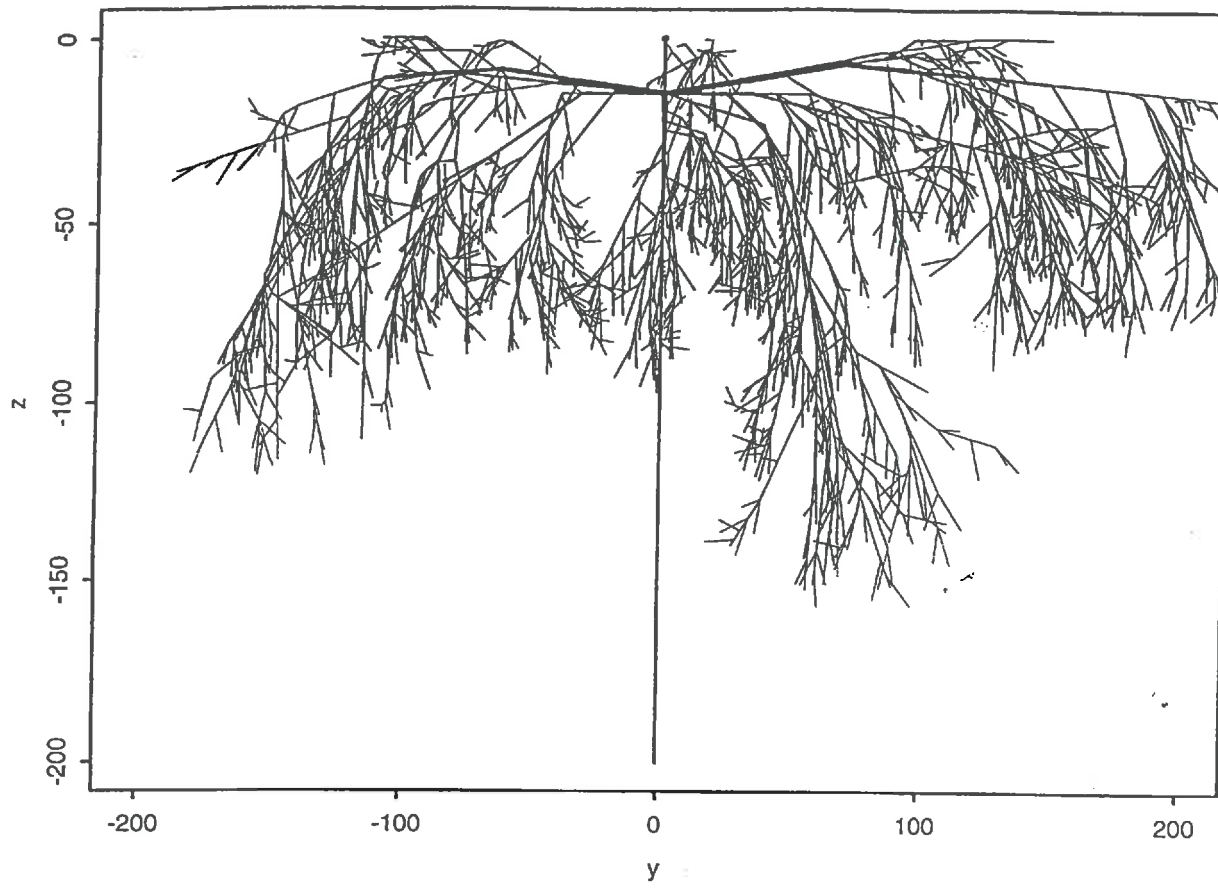
1. Données issues des excavations et paramétrage des modèles

Observations de terrain. Sur les six arbres excavés, cinq montraient des racines proximales s'étendant largement en surface, de manière rayonnante avec toutefois des directions privilégiées, plutôt le long d'un axe perpendiculaire au rang (photo 4). Le plongement en profondeur était en général le fait des racines de diamètre plus faible. Ces observations sont à rapprocher du mode de plantation en boutures, qui limite les possibilités d'extension d'un pivot en profondeur.

Coefficients α et Q . Les valeurs des coefficients α et Q sont données dans la figure 11. Les deux coefficients sont indépendants du diamètre des liens. L'hypothèse de constance du coefficient α ne semble vérifiée que pour les diamètres supérieurs à 18 mm. Pour les diamètres inférieurs, on observe plus de variabilité. Le coefficient Q présente également une variabilité importante.

Calcul de la longueur et du diamètre des liens. Les diamètres et longueurs moyens des liens suivent une courbe exponentielle décroissante en fonction de l'ordre (fig. 12). Les valeurs moyennes obtenues permettent d'obtenir une loi de variation de la longueur en fonction du diamètre, ayant servi à paramétrer le modèle 'fractal' (fig. 13). Dans le modèle Glidet, les diamètres et longueurs de chaque lien ont été déterminés pour les 4 premiers ordres en fonction de leur place sur la branche (n° de lien). Toutes les courbes suivaient des lois du type $y = y_0 \exp(-ax)$ (fig. 14, 15). Des racines de même ordre pouvant avoir des diamètres juste après ramification très différents en fonction de leur position sur la racine mère, l'évolution du diamètre le long d'une branche a été décrite en fonction du diamètre du lien divisé par le diamètre du premier lien sur la branche, appelé D_0 (fig. 14, fig. 16b). Chaque D_0 est déterminé à partir de la relation de la figure 16a. Le modèle a été paramétré comme suit : à chaque ramification, le diamètre du

vue de cote



vue de dessus

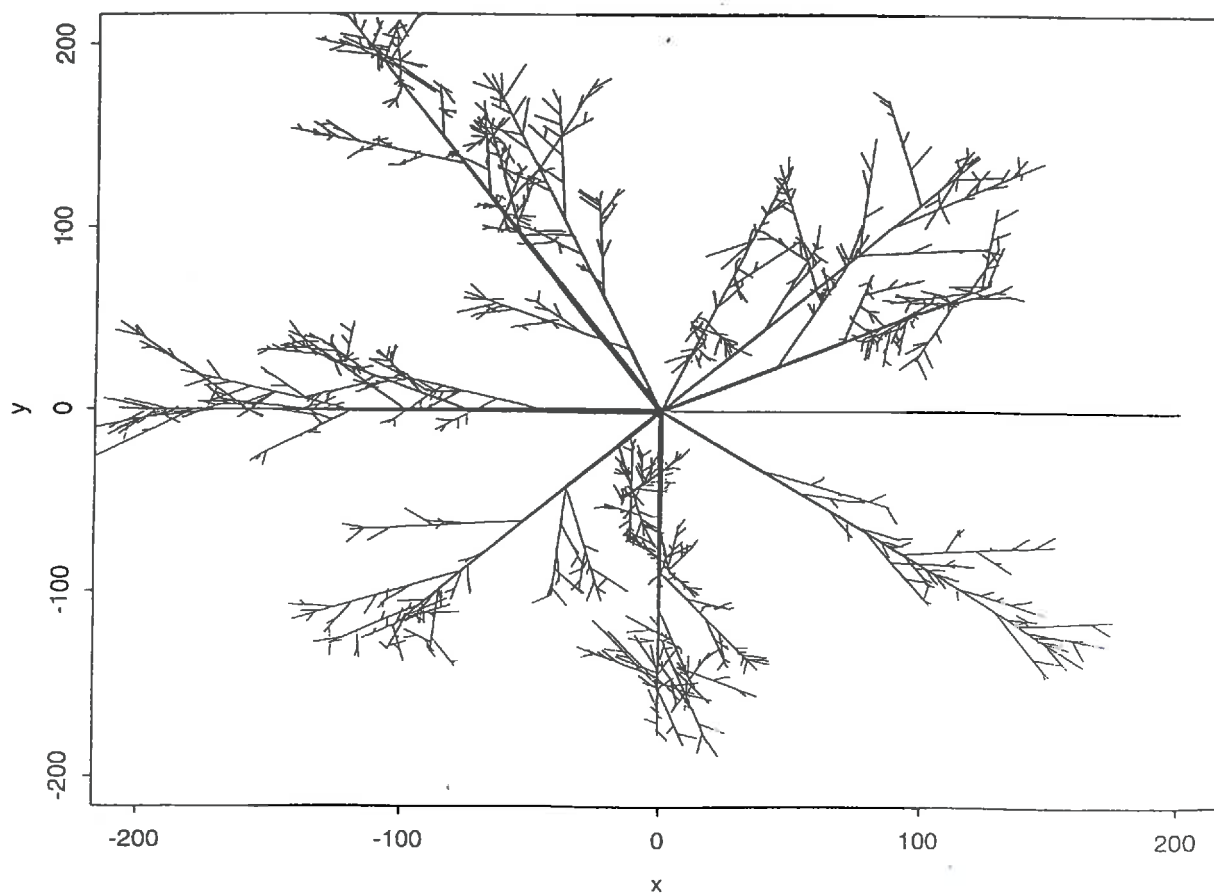


Figure 18 : Représentation avec le modèle *Glidet* d'un système racinaire à 8 racines proximales

lien suivant la porteuse d'une branche i suit la loi $y = D0i * \exp(-0.2 * n^{\circ} \text{lien})$. Le coefficient 0.2 correspond à la moyenne des pentes des courbes de la figure 14. Le diamètre de la branche ramifiée d'ordre supérieur est $y = 0.39 * Dp$, où Dp est le diamètre de la porteuse. Cette valeur devient le $D0$ pour tous les liens suivants de la branche. A chaque ramification le modèle construit 2 ou 3 branches suivant la fréquence déterminée par les excavations : 90% de ramifications à 2 branches et 10% à 3 branches. Dans le cas d'une ramification à 3 branches, les deux branches d'ordre supérieur ont le même diamètre : $y = 0.39/2 * Dp$.

Pour la longueur des liens, l'équation retenue est la suivante : $y = y0 \exp(-k * n^{\circ} \text{ de lien})$. Le $y0$ a été calculé en fonction de l'ordre, à partir de la moyenne des liens 1 de chaque ordre, rapportée par un coefficient de proportionnalité à un hypothétique lien 0 : $y0 = -24 * \log(\text{ordre}) + 46$. L'évolution linéaire des k en fonction de l'ordre pour les courbes de la figure 15 nous a conduit à choisir la relation : $k = 0.145 * \text{ordre} + 0.06$.

Calcul des angles. Les angles sont calculés à partir d'histogrammes de classes de fréquences obtenus par la mesure des angles d'insertion et radiaux (cf fig. 3) sur les arbres excavés (fig. 17). Pour les angles, comme pour la longueur et le diamètre, on distingue les segments correspondant à une ramification de ceux qui prolongent la branche porteuse. Dans le cas d'une branche changeant d'ordre (ramification 'vraie', fig. 17 A à D), une distinction est faite en fonction du diamètre de la porteuse : pour les gros diamètres, les classes d'angles radiaux sont plus resserrées autour de 0 et pour une majorité sont positifs. Pour les petits diamètres, les histogrammes sont plus étalés et les angles prennent toutes les valeurs entre -90 et 0°. Cette distinction a pour objectif de prendre en compte la direction horizontale des grosses racines roches de la tige, en ne tirant que des angles radiaux proches de 0. Dans le cas de segments prolongeant la porteuse, les deux types d'angles sont dans 60% des cas proches de 0°, et l'on n'observe pas de variations en fonction du diamètre. Les angles sont déterminés de la même manière dans les deux modèles, par un tirage aléatoire avec une probabilité pour chaque classe.

Indice de compétitivité. L'indice de compétitivité calculé moyen est de 1.34 +/- 0.32.

2. Résultats et évaluation des modèles

Une simulation a été réalisée, avec pour variables d'entrée les caractéristiques des racines proximales d'un des arbres excavés. La simulation a porté sur les 5 racines les plus intactes après excavation d'un système racinaire comptant 12 racines. Ces cinq racines ont été digitalisées (résultats non encore disponibles), afin d'obtenir une visualisation graphique à comparer à celle donnée par le modèle. La matière sèche, la longueur et le nombre de liens prédits ont été comparés avec les mesures (tableau 4). Le modèle dit 'déterministe', *Glidet*, prédit avec une bonne précision la longueur et le nombre de liens, mais simule une matière sèche 30 % plus importante que la matière sèche mesurée. Le modèle fractal,

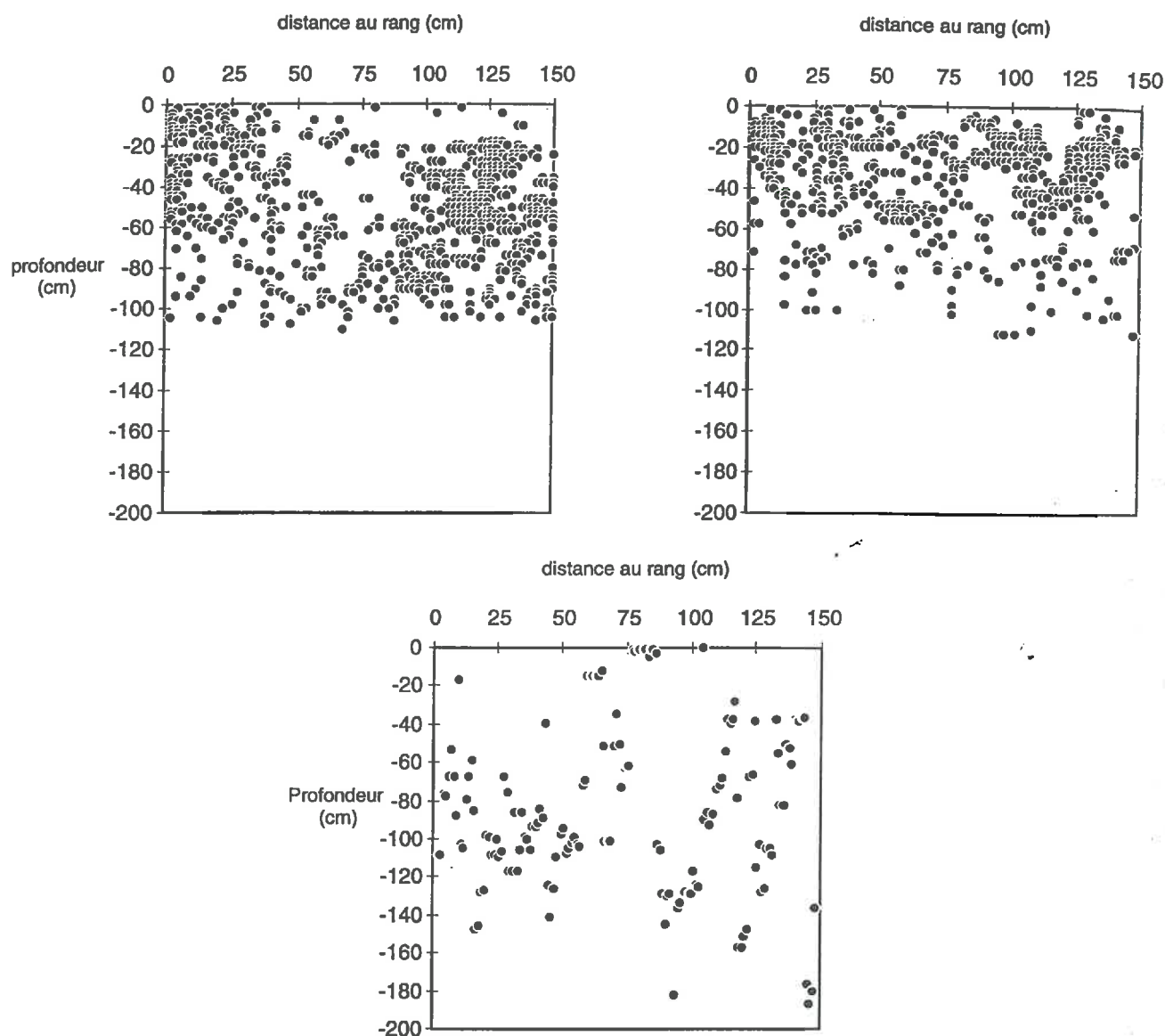


Figure 19 : Comparaison entre cartographies d'impacts simulées et observées.

A : observation du 07/07 dans l'association

B : observation du 07/07 dans la zone de *Gliricidia* pur

C : profils simulés avec le modèle fractal (2 simulations, voir texte); $\alpha = 1.35$, $q = 0.8$. $D_{min} = 0.1$ cm.

		Matière sèche (g)	Longueur totale (cm)	Nombre de liens
Mesures		2058	4071	271
Modèle				
Déterministe	<i>Glidet</i>	2937	4062	275
Fractal	<i>Glif</i> $\alpha = 1.15$ *	3985	7479	564
	$q = 0.77$			
Fractal	<i>Glif</i> $\alpha = 1.35$	2701	4025	260
	$q = 0.8$			
Fractal	<i>Glif</i> $\alpha = 1.3$	2859	4497	231
	$q = 0.75$			
Fractal	<i>Glif</i> $\alpha = 1.3$	2955	4511	340
	$q = 0.8$			
Fractal	<i>Glif</i> $\alpha = 1.25$	3180	4949	394
	$q = 0.8$			

Tableau 4 : Comparaison des mesures et des valeurs prédites par les modèles. Diamètre d'arrêt : 0.5 cm.

* valeurs moyennes mesurées

avec les coefficients α et q moyens mesurés, surestime largement la taille et le poids du système. Avec un coefficient $\alpha = 1.35$ et un coefficient $q = 0.8$, on obtient des résultats proches de ceux du modèle déterministe. Les résultats de l'évaluation doivent être pris avec précaution : les systèmes excavés et mesurés avaient des racines coupées à des diamètres différents, en dessous ou au dessus du diamètre d'arrêt de simulation des modèles (0.5 cm). Aussi le modèle simule-t-il plus de liens de gros diamètre que celui qui a été effectivement mesuré ; par contre il ne prend pas en compte les racines les plus fines, qui ont été comptabilisées dans les mesures, afin de faire un 'contrepois'. Il est possible que cet effet contrepois fonctionne pour le nombre de liens et la longueur. Par contre, du fait d'une prise en compte d'un nombre de grosses racines supérieure dans le modèle, et du fait d'une relation volume / matière sèche à pente plus importante pour les gros diamètres (fig. 8 et 10), il est normal que le modèle prédise une matière sèche plus importante.

Une analyse de sensibilité du modèle aux paramètres α et q (tableau 5) montre que des variations faibles des coefficients, autour de 20%, peuvent entraîner des écarts de 600 à 700% dans les prédictions. Il est donc important, pour la pertinence du modèle, que ces paramètres soient mesurés avec précision et que les écarts à la moyenne ne soient pas trop importants. Une représentation graphique plane d'un système racinaire virtuel à 8 racines, calculée avec le modèle 'déterministe' est donnée sur la figure 18. La simulation prédit correctement la largeur et la profondeur d'un système racinaire de *Gliricidia* moyen. Le modèle fractal prédit une profondeur d'enracinement plus importante, jusqu'à environ 180 cm. Des simulations en peuplement ont été réalisées, afin de visualiser des cartes d'impacts (fig. 19). La pertinence de la comparaison avec les cartes d'impacts réelles est limitée pour deux raisons majeures : (i) les profils cartographiques sont réalisés après une préparation du sol qui consiste à faire apparaître les racines après le lissage par creusement de la fosse. Les impacts ne sont pas observés sur une surface plane d'épaisseur infinitésimale, mais sur une tranche d'environ 1 cm d'épaisseur. La simulation d'impacts présentée est le résultat de deux simulations du modèle superposée dans deux plans distants de 0.5 cm, mais des tests statistiques seraient nécessaires pour savoir le nombre de plans d'impacts à prendre en compte. (ii) le diamètre minimum choisi pour l'arrêt de la simulation est de 1 mm. Au delà, les temps de calcul sont trop importants ; une simulation en peuplement (8 arbres) pour un diamètre minimal de 1 mm prend environ 5 heures. Or les racines observées sur le terrain peuvent avoir des diamètres bien inférieurs, parfois de l'ordre du dixième de millimètre. Le modèle prédit 148 impacts contre 741 et 576 pour les profils observés.

		Matière sèche (g)	Longueur totale (cm)	Nombre de liens
$\alpha = 1$	q = 0.9	12945	29502	8184
	q = 0.7	6205	15601	1412
	q = 0.5	5562	14363	1747
$\alpha = 1.5$	q = 0.9	2378	2476	161
	q = 0.7	2181	3089	151
	q = 0.5	2139	3168	139
$\alpha = 0.9$	q = 0.9	np	np	np
	q = 0.7	11902	39334	4937
	q = 0.5	8576	26392	3631
$\alpha = 0.7$	q = 0.9	np	np	np
	q = 0.7	np	np	np
	q = 0.5	np	np	np

Tableau 5 : Analyse de sensibilité du modèle fractal aux paramètres α et q. np : non pertinent.

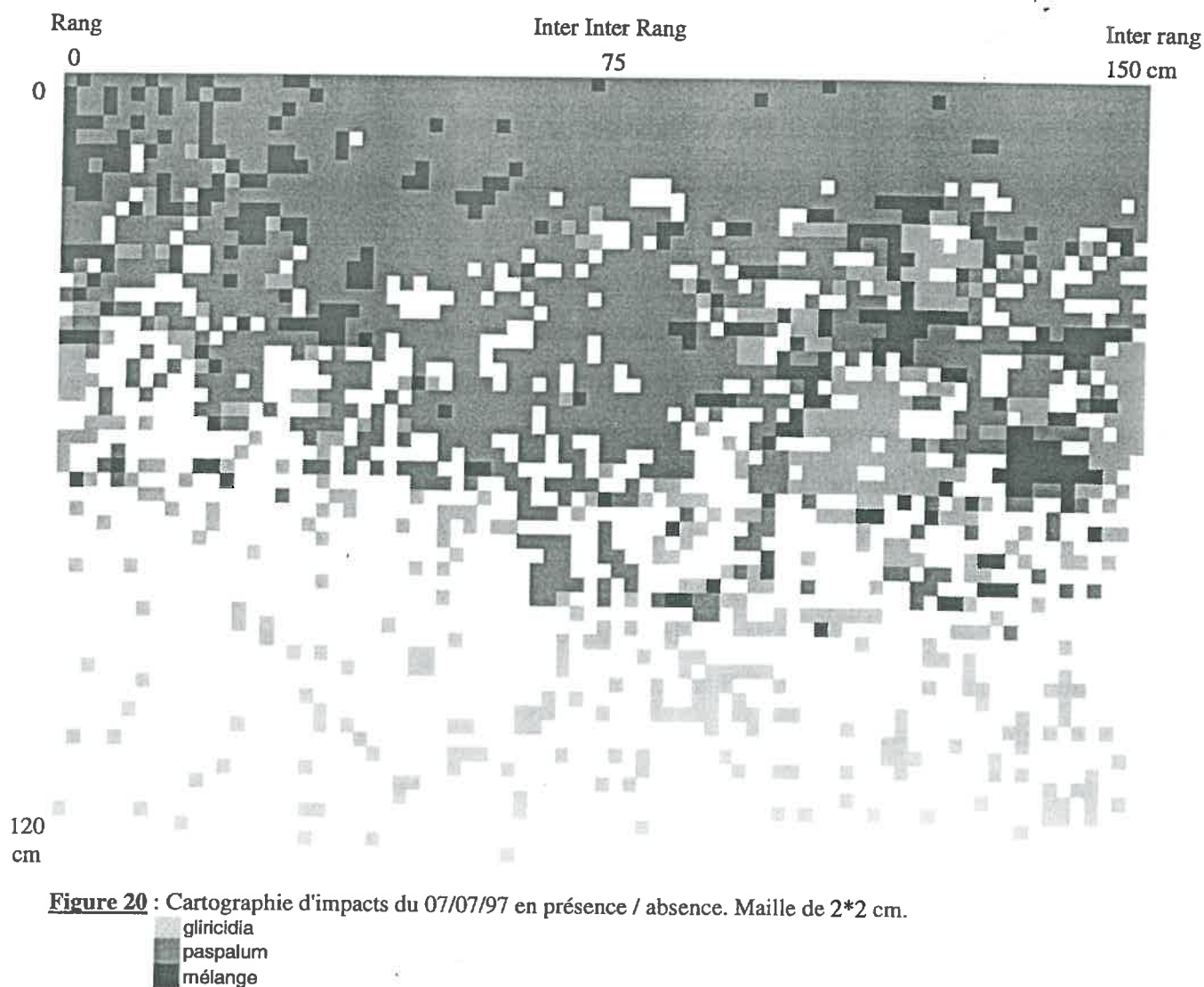


Figure 20 : Cartographie d'impacts du 07/07/97 en présence / absence. Maille de 2*2 cm.

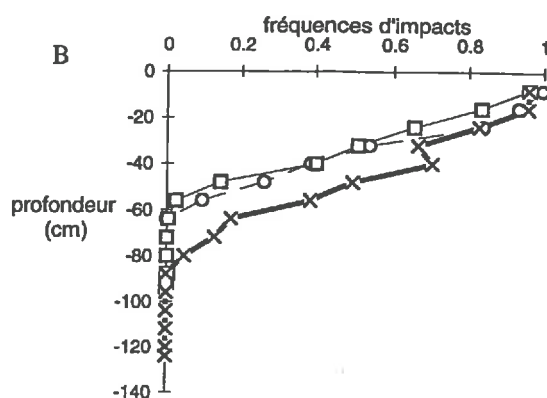
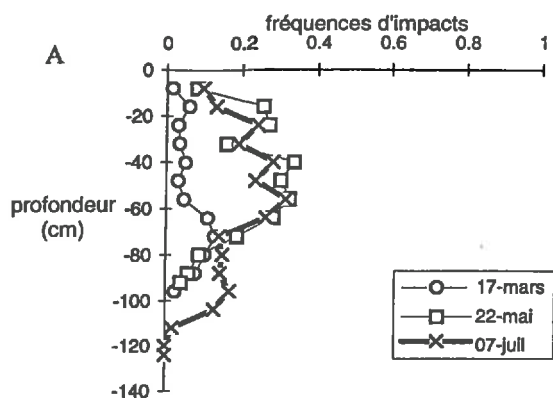
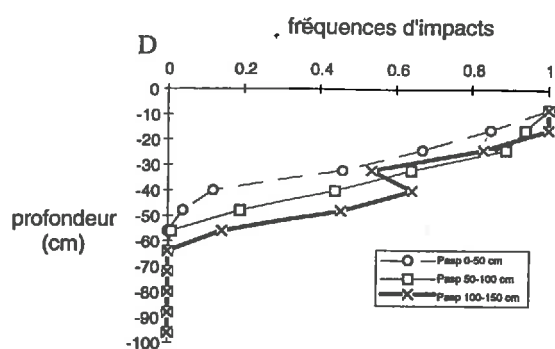
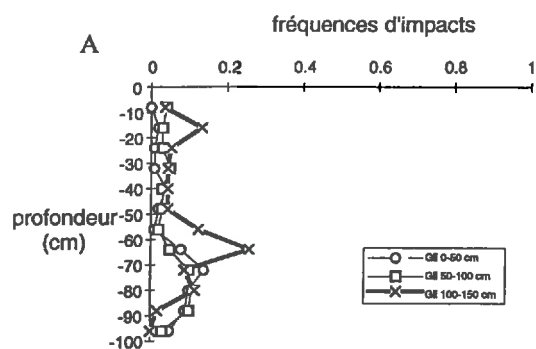
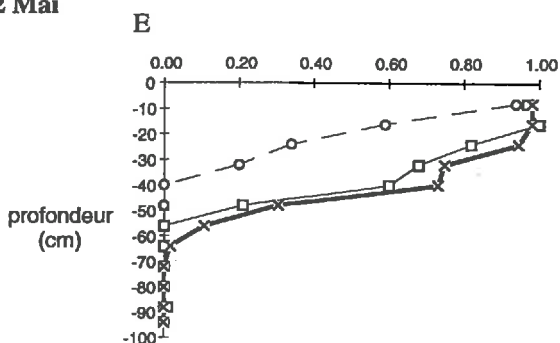
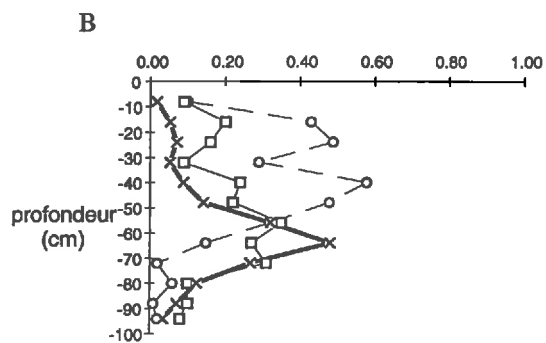


Figure 21 : Évolution des fréquences sur la maille globale. A : *Gliricidia* B : *Paspalum*

17 Mars



22 Mai



7 juillet

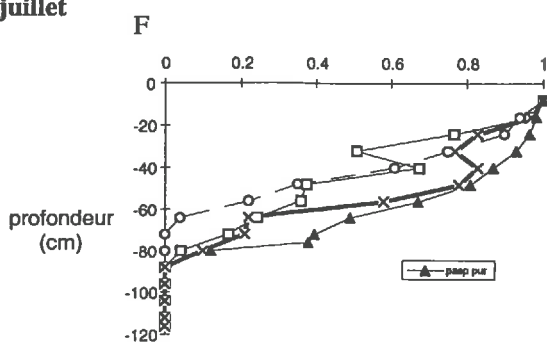
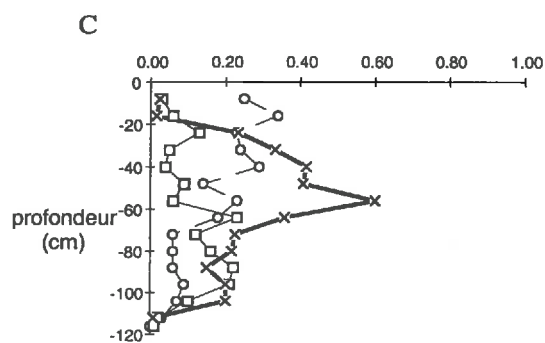
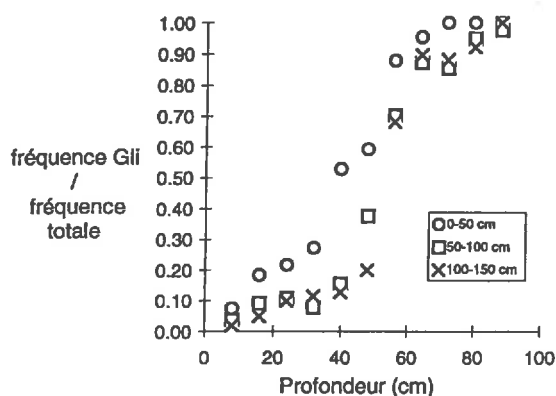


Figure 22 : Distribution des fréquences d'impacts sur un profil. A à C : *Gliricidia* ; D à F : *Paspalum*



Régression non -linéaire

modèle : $y = ax^3 + bx^2 + cx + d$			
ajustement	0-50 cm	50-100 cm	100-150 cm
a	-0.000006	-0.000007	-0.000007
b	0.00082	0.00111	0.00111
c	-0.01469	-0.03365	-0.03505
d	0.17111	0.30075	0.29772

Figure 23 : calcul de la proportion de racines de Gliricidia en fonction de la profondeur.

source	gliricidia			paspalum		
	dl	MS	Pr> F	dl	MS	Pr> F
profondeur	1	0.0443	0.0033	1	7.7645	0.0001
date	2	0.1047	0.0001	2	0.0258	0.1923
répétition	1	0.0004	0.7589	1	0.1262	0.0054
profondeur * date	2	0.0408	0.0005	2	0.0777	0.0088
profondeur * répétition	1	0.0191	0.0485	1	0.1014	0.0122
<i>classement des moyennes</i>						
date 1 (17/03)	A			A	B	
date 2 (22/05)		B		A		
date 3 (07/07)		B			B	

Tableau 6 : Analyse de variance et classement des moyennes sur les fréquences d'impacts. Le facteur répétition correspond aux 2 profils des 17/03 et 07/07

source	gliricidia			paspalum		
	dl	MS	Pr> F	dl	MS	Pr> F
date	2	0.7939	0.0045	2	1.239	0.621
profondeur	1	1.1068	0.0056	1	228.28	0.0001
niveau	2	0.5166	0.0265	2	25.473	0.0002
profondeur * date	2	0.5184	0.0262	2	0.7827	0.7395
profondeur * niveau	2	0.1489	0.3359	2	15.169	0.0046
<i>classement des moyennes</i>						
niveau 1 Rang	B			B		
niveau 2 Inter Inter Rang	B				A	
niveau 3 Inter Rang		A			A	

Tableau 7 : Analyse de variance et classement des moyennes sur les densités de longueur.

3. Cartographies et densités de longueur

a) cartographies

La figure 20 montre les résultats d'un des profils réalisés le 07 juillet, assez représentatif de l'enracinement observé pendant la période d'expérimentation. La zone entre 0 et 40 cm de profondeur est largement colonisée par le couvert herbacé. Les mélanges de racines des deux espèces à ces profondeurs s'observent essentiellement autour du rang. La profondeur d'enracinement du *Paspalum* est maximale au niveau de l'inter-rang, tandis que l'on semble observer un enfoncement des racines de *Gliricidia* à mesure que l'on s'écarte du rang. Ces observations sont confirmées par l'analyse des profils de fréquences d'impacts (fig. 21 et 22). Les profils évoluent peu au cours du temps (fig. 21), la principale évolution étant une augmentation de la profondeur d'enracinement pour chaque espèce entre la seconde et la troisième observation. Il est possible qu'une reprise de la croissance racinaire en profondeur ait eu lieu entre le début du mois de Juillet et les dates de coupe antérieures (12/05 pour le *Gliricidia* et 15/05 pour le *Paspalum*). Les faibles fréquences de *Gliricidia* observées pour la première date (fig. 21 et 22A) sont probablement dues aux difficultés de reconnaissance des racines lors des premières expérimentations et leur interprétation est sujette à caution. Sur la maille, les impacts de *Gliricidia* sont plus nombreux dans les 50 premiers cm de sol pour la zone proche du rang, alors que les impacts de profondeur sont principalement le fait des racines de la zone 50-150 cm (fig 22 B et C). L'analyse de variance réalisée (tableau 6) montre que les doubles profils réalisés lors de la première et de la dernière observation ne sont pas significativement révélateurs de variabilité en ce qui concerne le *Gliricidia*. L'effet répétition trouvé pour le *Paspalum* s'explique par la présence d'un front racinaire, localisé au niveau de l'inter-inter rang jusqu'à 1 m de profondeur, observé sur le second profil de la dernière expérimentation. Les profils de fréquences d'impacts par zone confirme l'hypothèse d'un enracinement à la fois moins dense et moins profond du *Paspalum* au niveau du rang, ce qui est probablement à mettre en relation avec un développement important des parties aériennes, en raison de l'ombrage exercé par l'arbre, qui limite le développement racinaire (Wong, 1990 ; Cruz, 1995). Le niveau de développement racinaire dans la zone de l'inter-rang est proche de celui d'une parcelle en culture pure sans arbres (fig. 22 C).

b) densités de longueur

Le pool de racines fines pour laquelle la distinction visuelle entre les espèces n'était pas possible a été séparé en deux fractions suivant un coefficient de partage, déterminé à partir des fréquences d'impacts qui dépend de la profondeur (fig. 23). Un coefficient a été calculé pour chaque zone de la maille. Les profils de densité obtenus (fig. 24) concordent bien avec les calculs de fréquence. Cependant les relations entre fréquences d'impacts et densités de longueur ne sont satisfaisantes que pour le *Paspalum* (fig. 25). Outre les variations intrinsèques liées à l'extrapolation de résultats sur une surface à un volume, un biais expérimental peut facilement survenir s'il existe un faible décalage entre la zone prélevée et la zone de la

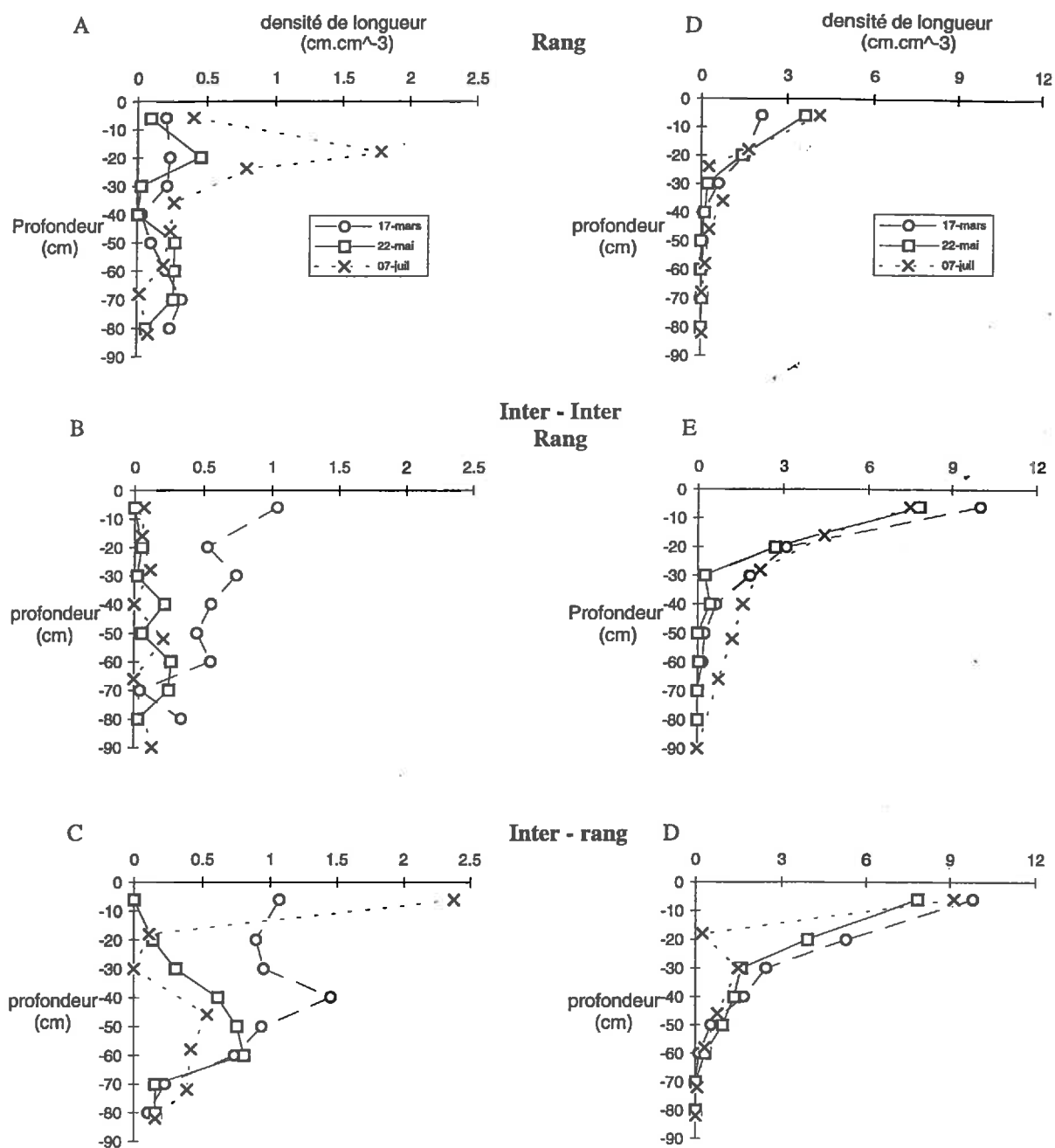


Figure 24 : Distribution des densités de longueur sur un profil. A à C : *Gliricidia* ; D à F : *Paspalum*

cartographie utilisée pour le calcul des fréquences. Dans les 40 premiers cm, la densité de longueur de *Paspalum* est 4 à 5 fois plus importante que celle du *Gliricidia*. Pour le *Paspalum* en culture pure ou en association, il est possible de caler des courbes exponentielles décroissantes pour prédire la densité de longueur en fonction de la profondeur (fig. 26). La variabilité des coefficients d'ajustement est surtout fonction de la zone prélevée, et non de la date d'échantillonnage. L'hypothèse selon laquelle l'enracinement du *Paspalum* est statistiquement peu variable dans le temps est vérifiée (tableau 7).

4. *Calcul du coefficient de décomposition*

Le coefficient de décomposition peut être calculé à partir de la courbe $y = y_0 \exp(-kt)$ où y et y_0 sont les quantités de racines mortes aux temps t et 0 respectivement (Santantonio et Grace, 1989 ; annexe 1). Les résultats des prélèvements de racines enterrées sont donnés sur la figure 27. Le coefficient de décomposition calculé est de 0.0831 mois^{-1} pour la zone pluviale et 0.1293 mois^{-1} pour la zone sèche. Les écarts types sont importants et le coefficient d'ajustement est faible pour la zone pluviale, aussi ces chiffres doivent-ils être considérés comme des ordres de grandeur. De plus, la localisation des cylindres en zone sèche à proximité d'une zone non couverte a pu permettre des transferts d'eau latéraux qui ont biaisé les résultats expérimentaux.

B. Discussion

1. *Sur le coefficient de décomposition*

Les coefficients de décomposition donnés sont du même ordre de grandeur que ceux calculés par Santantonio et Grace (1989) en Nouvelle Zélande, pour des températures moyennes de 12°C et des précipitations de 1500 mm.an^{-1} . En Guadeloupe, il est probable que la teneur en eau du sol, plus que sa température, joue un rôle important dans le processus de décomposition (Clairon et Nagou, 1989). Cependant, dans la zone sèche, l'absence de pluies favorise une augmentation de la température du sol qui stimule la dégradation de la matière organique. Aussi les résultats dans les deux zones demandent-ils des études ultérieures. Une évaluation des résultats en fonction de la teneur en eau devra être faite, mesurée à partir des données tensiométriques et d'une courbe de rétention au champ étalonnée grâce aux mesures de teneur en eau par TDR. Pour Hendrick et Pregitzer (1992), les données de décomposition doivent être interprétées avec prudence, en raison des manipulations sur les racines avant enfouissement qui peuvent éventuellement affecter les populations microbiennes rhizosphériques. Ces auteurs soulignent l'intérêt d'étudier le turn-over des racines à l'aide de minirhizotrons.

Du fait des difficultés méthodologiques inhérentes à la séparation entre racines fines vivantes et mortes, nous n'avons pu obtenir de données satisfaisantes sur ce point qu'à la dernière série de

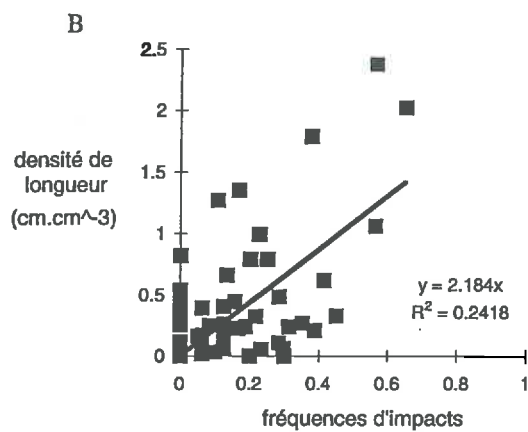
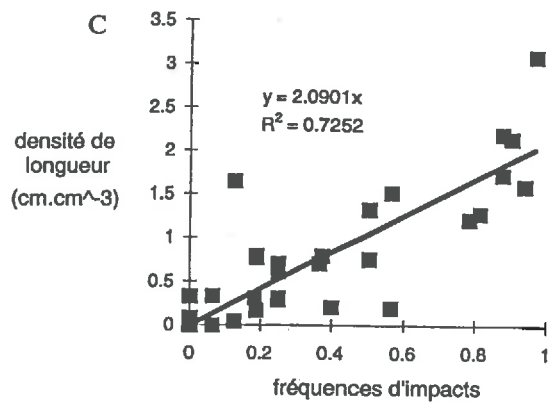
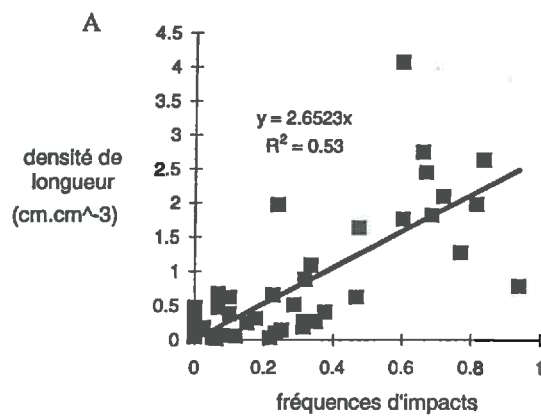


Figure 25 : Relation entre les fréquences d'impacts et les densités de longueur.

A : ensemble des racines

B : Gliricidia

C : Paspalum

Les fréquences de 1, pouvant correspondre à des larges gammes de densités de longueur, n'ont pas été prises en compte

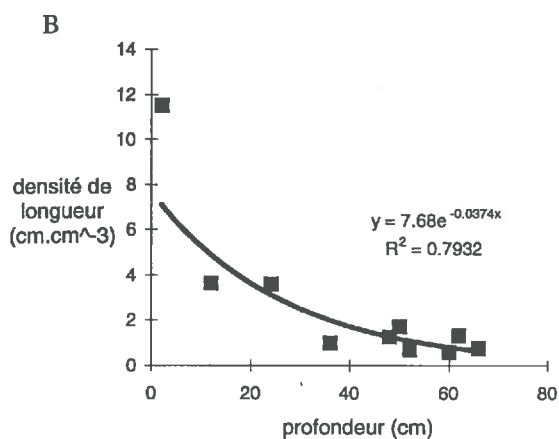
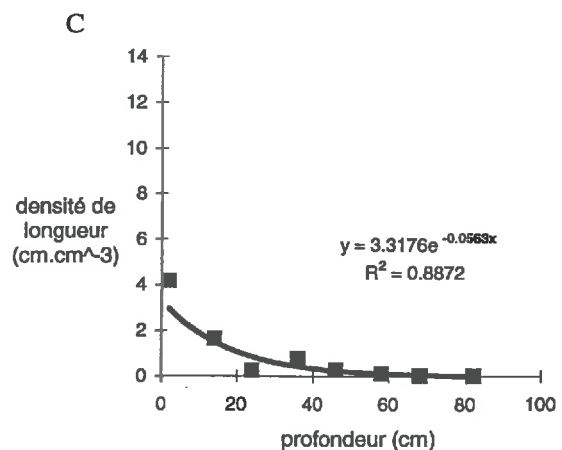
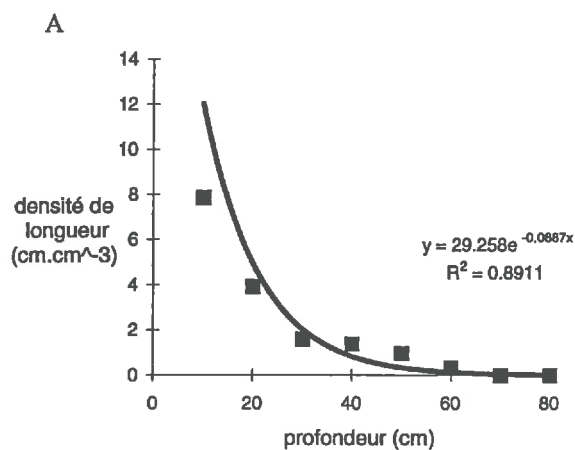


Figure 26 : décroissance exponentielle de la densité de longueur de Paspalum en fonction de la profondeur

A : prélèvement du 22/05 ; inter rang

B : prélèvement du 07/07 ; culture pure

C : prélèvement du 07/07 ; rang

prélèvements. Il a donc été impossible d'estimer le turn-over racinaire entre plusieurs dates avec le modèle présenté. Face à des références assez rares sur le calcul d'un coefficient de décomposition tel que nous l'avons calculé, une simulation du turn-over aurait permis de nous positionner de manière plus précise par rapport à la littérature existante (Scroth et Zech, 1995, sur les racines de *Gliricidia* ; voir aussi le recueil des résultats sur le turn-over des racines dans des écosystèmes forestiers par Vogt *et al.*, 1996).

2. Sur la distribution spatiale des systèmes racinaires

La cohérence des résultats de cartographies et de mesures de densités de longueur nous a permis de dégager un certain nombre de conclusions sur l'enracinement de l'association : répartition de chaque espèce sur la maille, profondeurs d'enracinement, effets qualitatifs, sur la croissance des systèmes racinaires, d'interventions sur les parties aériennes et densités moyennes de longueur de racines. Les outils mis au point, notamment les relations longueur-matière sèche, sont pertinents. Pour *G. sepium*, la profondeur moyenne d'enracinement observée est intermédiaire entre celles données par Parotta et Singh (1992) à Puerto Rico (80 cm en moyenne pour des arbres de 2 ans) et celles données par Rao *et al.* (1993) au Kenya (1.8 m. en moyenne pour des arbres de 4 ans). Ces auteurs observent une colonisation assez faible de l'inter-rang, pour des arbres espacés de 1.5 m sur et entre les rangs. Ces observations sont à rapprocher de nos résultats, qui montrent de manière qualitative que la compétition avec la culture associée au centre de l'allée est faible : les racines de *Gliricidia* se retrouvent surtout en profondeur, en dessous de la zone colonisée par le couvert herbacé. Il est alors possible que le *Gliricidia* joue pleinement, dans cette zone, son rôle de 'filet' de recyclage des éléments minéraux lessivables (Rowe, 1997), mais cette hypothèse doit être vérifiée avec des méthodes adéquates. L'indice de compétitivité calculé (1.34) est plus élevé que ceux rapportés par Van Noordwijk et Purnomosidhi (1995) et Ong *et al.* (1997, fig. 7), respectivement 0.87 et 0.5. Ceci s'explique peut être par le mode de plantation en boutures qui favorise le développement horizontal des racines. L'interprétation de l'indice sur la compétitivité réelle du système doit cependant tenir compte de la distance entre les rangées d'arbres.

Du fait d'un pas de temps d'environ 6 semaines entre deux observations, il n'a pas été possible de déterminer avec précision les effets de la taille des arbres sur les densités de longueur de racines. Cependant Govindarajan *et al.* (1996), avec un dispositif similaire mais des prélèvements plus rapprochés autour des dates de taille, ne parviennent pas à mettre en évidence l'effet d'une coupe sur la densité de racines de *Leucaena*. Rao *et al.* (1993) observent que la taille a un effet sur la profondeur d'enracinement mais non sur la densité de longueur. Pour tous ces travaux néanmoins, les prélèvements destructifs au cylindre n'interdisent pas l'introduction d'un biais lié à la variabilité spatiale de l'enracinement, dont il faut tenir compte pour l'interprétation des résultats. Les profils de densités observés par Govindarajan *et al.* (1996) sur les parcelles expérimentales de l'ICRAF au Kenya sont comparables à ceux obtenus dans cette étude, en termes d'ordres de grandeur et de répartition en profondeur. Il semble vain, à la vue de ces

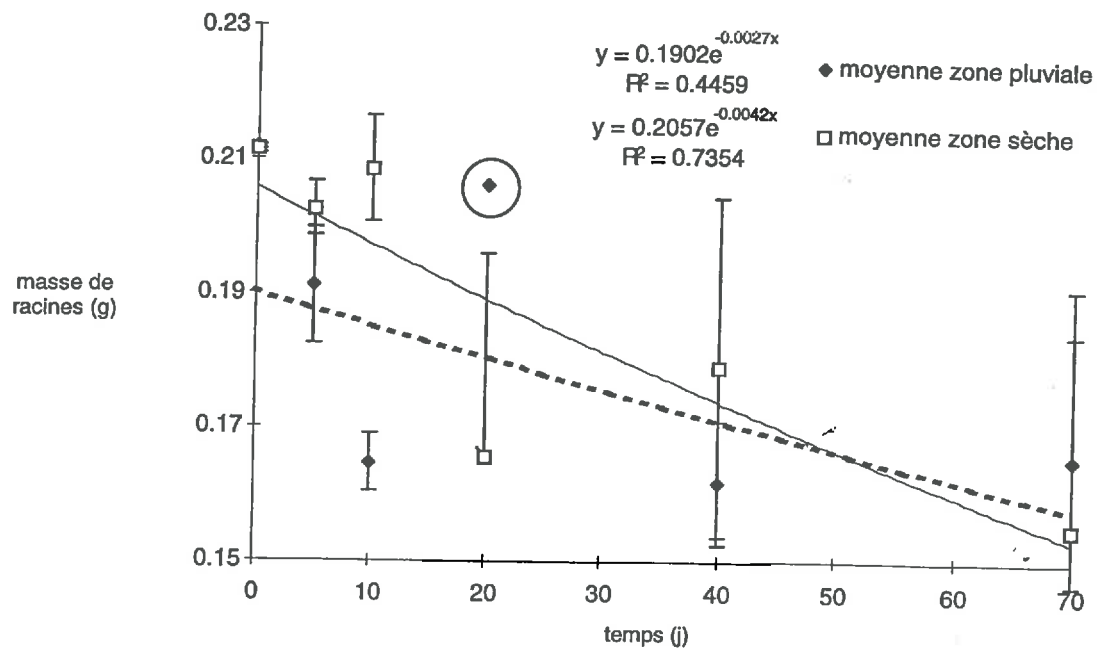


Figure 27 : Décomposition de racines enterrées au cours du temps. Le point entouré, dont la valeur élevée est probablement due à une erreur expérimentale, n'a pas été comptabilisé dans la régression. Les barres d'erreur correspondent à des écarts-types.

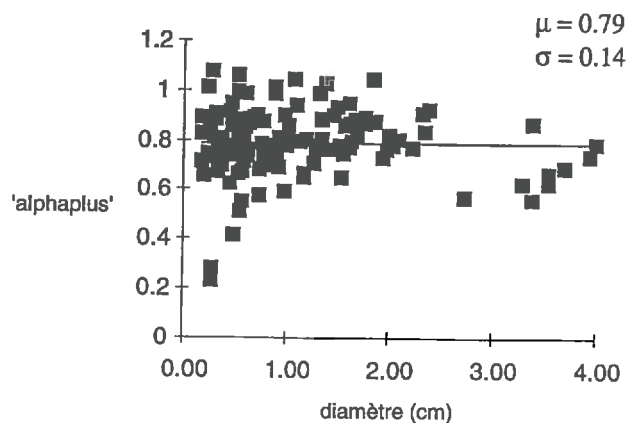


Figure 28 : calcul d'un coefficient, appelé 'alphaplus', égal au rapport du diamètre de la porteuse sur la somme des diamètres des racines émises

résultats, de vouloir exprimer la densité de longueur racinaire de l'arbre en fonction de la profondeur avec une relation exponentielle, comme cela a été préconisé par Eastham et Rose (1990).

Le suivi de la teneur en eau du sol pendant la période d'expérimentation permettra, grâce aux profils racinaires, de formuler des hypothèses sur la dynamique de l'eau dans l'association. Les données de cartographies et de densités autoriseront le paramétrage de modèles d'extraction mono- ou bi-dimensionnels. Dans le cas d'un modèle basé sur des distances sol-racines (Ozier Lafontaine et al., 1997(b)), le calcul pourra être effectué à partir des cartographies d'impacts. Pour le modèle développé par les scientifiques de la station, dans lequel les densités de longueur ont été choisies pour simuler l'absorption, une extrapolation des données obtenues à 3 niveaux de la maille (R, IR, IIR) pourra être faite à partir des relations entre fréquences d'impacts sur l'ensemble de la maille et densités de longueur (fig. 5).

3. *Sur les modèles*

L'objectif assigné aux modèles présentés dans cette étude était de vérifier la pertinence de l'utilisation de paramètres simples pour la simulation d'architectures. Le modèle fractal est très sensible aux paramètres α et q (tableau 5), qui montrent pourtant une variabilité expérimentale importante (fig. 1), difficilement interprétable en termes de schéma de développement. L'usage de diamètres carrés dans la définition de ces paramètres répond à des hypothèses bio-physiques de conservation de la surface de section des liens à différents niveaux. On peut cependant réduire significativement la variabilité si : (i) on définit α à partir de diamètres non élevés au carré (fig. 28) (ii) l'allométrie est définie comme les rapports entre le diamètre d'une racine porteuse et chacun des diamètres des liens qui en sont issus (fig. 29). Lorsque deux ramifications sont émises en plus du lien qui prolonge la branche émettrice, l'hypothèse d'égalité entre les diamètres de ces deux ramifications est vérifiée pour la plupart des liens (fig. 30).

De nombreuses ramifications tardives ont été repérées sur les branches de trois premiers ordres racinaires des systèmes excavés. Ces ramifications sont repérables par leur diamètre faible rapporté à celui de la porteuse ; elles ne s'intègrent pas dans le schéma de développement architectural primaire de l'arbre et il n'en a pas été tenu compte dans cette étude. Cependant ces racines font partie du pool de racines mises lors du turn-over. Elles ont des fonctionnements morphogénétique et physiologique similaires à ceux des racines constituant l'architecture, même si l'on ne connaît pas les processus mis en œuvre lors de leur émission (Klepper, 1990). L'absence d'une prise en compte de ces racines pourrait être un des facteurs explicatifs de la différence entre les cartes d'impacts observées et celles simulées par le modèle (fig. 19). Les schémas décrits de décroissance du diamètre et de la longueur des liens en fonction de leur position (fig. 14 et 15) pourraient être largement perturbés par la prise en compte de ces racines. La longueur des

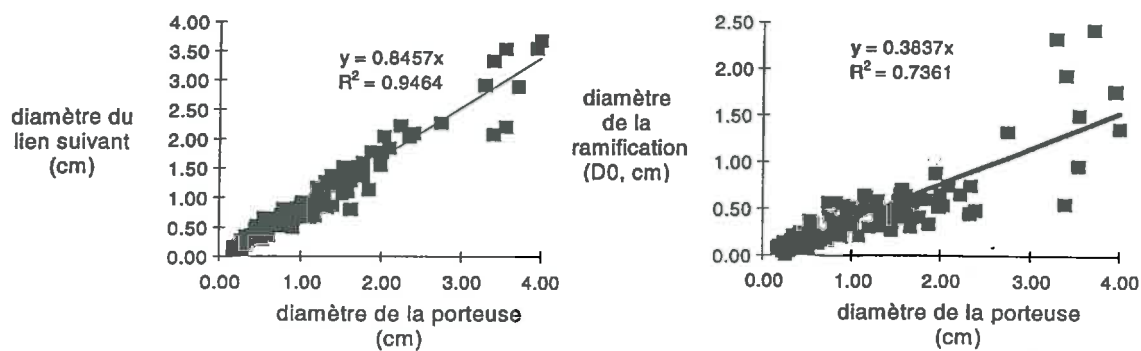


Figure 29 : Répartition du diamètre d'une racine porteuse entre la ramification et le lien suivant

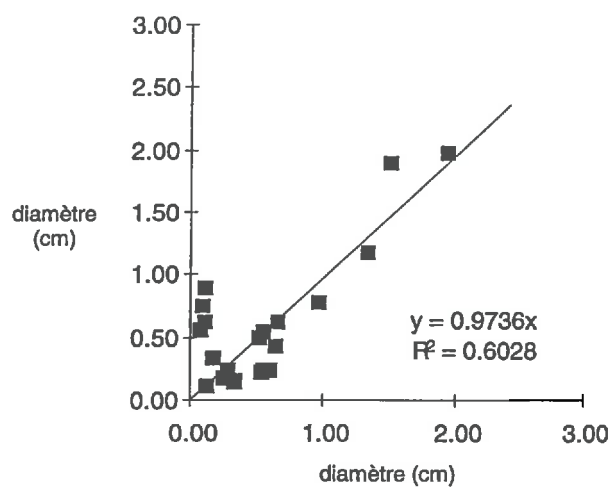


Figure 30 : diamètres comparés de deux ramifications issues d'un même lien .

liens notamment risquerait d'être affectée, via une densité de ramification (nombre de racines par unité de longueur) plus importante. Le coefficient α pourrait également être affecté.

Les modèles présentés n'ont pas fait l'objet d'une évaluation, mais de tests permettant de vérifier les ordres de grandeur de variables mesurées au champ, sur des arbres ayant servi à leur paramétrage. Une évaluation plus complète pourra s'effectuer à partir de l'excavation d'un nouvel arbre, dont les racines seront toutes coupées au même diamètre. Cela permettra une meilleure comparaison avec nos modèles qui simulent des extrémités racinaires de diamètre homogène. Les liens les plus longs pouvant présenter une perte en diamètre (parfois liée à l'émission de racines fines tardives), la prise en compte d'une géométrie conique des liens devrait permettre l'amélioration de la prédiction de la matière sèche. La robustesse des courbes ayant servi au paramétrage devra être testée, notamment pour d'autres situations au champ.

Nous avons émis l'hypothèse, dans le modèle 'déterministe', d'une densité de ramification fonction du temps seul, qui va dans le sens d'une diminution de la densité lorsque la vitesse de croissance augmente : un lien sera d'autant plus long qu'il sera émis sur une branche jeune dont la vitesse d'élongation est importante. Pagès et al. (1993) ont au contraire montré sur des jeunes pêcheurs que les axes à plus forte vitesse de croissance sont aussi les plus densément ramifiés. La courbe de décroissance de la longueur en fonction de la place du lien (fig. 15) comporte, pour un modèle statique, les mêmes défauts intrinsèques qu'une vitesse de croissance par ordre racinaire pour un modèle dynamique : elle est révélatrice de conditions de croissance propres à un milieu donné, s'affranchit souvent de la description et de la modélisation des effets des conditions physico-chimiques du sol, et intègre dans sa variabilité les conditions d'allocation des ressources des parties aériennes vers les parties souterraines.

Le modèle fractal pourrait s'affranchir de l'utilisation de vitesses de croissance pour simuler une architecture de manière dynamique, s'il simulait la transformation d'une quantité d'assimilats allouée aux racines en un accroissement de longueur et de diamètre. C'est l'approche adoptée dans LIGNUM (Perttunen et al., 1996). Ce modèle, basé comme le modèle 'fractal' sur la théorie du pipe-stem, simule une architecture aérienne d'arbre. Dans l'optique d'un développement du modèle fractal en vue d'obtenir un modèle dynamique, on devrait expliciter les relations entre longueur et diamètre au niveau d'un lien individuel, contrairement à ce qui est proposé par le modèle dans sa version actuelle où la relation entre longueur et diamètre concerne des valeurs moyennes par ordre racinaire (fig. 13). D'autre part, il faudrait trouver un formalisme pour décrire l'effet du sol, en termes de résistance mécanique et de conditions physico-chimiques, sur la répartition de la longueur totale 'créée' pendant un pas de temps donné. De Reyffye et al. (1995) insistent sur la nécessité, pour simuler une architecture souterraine pertinente, de disposer de nombreux paramètres qui vont au delà de la théorie du pipe-stem.

Dans leurs versions actuelles et s'ils s'avèrent pertinents dans de futures évaluations, nos modèles simulent une architecture racinaire en fonction du nombre, du volume et de la direction des racines directement issues de la tige. Ils peuvent permettre de discuter de la colonisation du sol par un ensemble

d'arbres, à des stades de développement différents. Paramétrés pour d'autres espèces, ils pourront servir, à l'image du modèle de Fitter *et al.* (1991) développé pour les cultures annuelles, à comparer l'enracinement de différentes espèces d'arbres.

V. CONCLUSION

Grâce à des approches complémentaires, cette étude des systèmes racinaires a mis en évidence des phénomènes et développé des méthodes originales qui permettront d'aller plus avant dans la compréhension des interactions souterraines dans des cultures en allées. Des références expérimentales sur les modes d'enracinement de *G. sepium* et *D. decumbens*, ainsi que leurs variations dans le temps et dans l'espace ont été obtenues. Des expérimentations annexes ont permis l'acquisition de résultats sur la décomposition de racines mortes dans un sol ferralitique, pour les conditions climatiques d'une région humide de Guadeloupe. Le développement de deux modèles d'architecture statiques, dont le paramétrage a nécessité l'élaboration de lois décrivant les processus morphogénétiques impliqués dans la croissance racinaire, permettra de vérifier des hypothèses sur la colonisation du sol par des arbres de tailles et d'âges variés. Ces modèles ont pu faire l'objet de premiers tests grâce à la comparaison avec les données expérimentales obtenues, mais des évaluations ultérieures nécessiteront d'autres travaux expérimentaux. La comparaison entre un modèle 'fractal', basé sur une théorie de conservation de la section des racines à tous les niveaux du système racinaire, et un modèle issu d'hypothèses sur le sens de variation de lois de croissance montre que la pertinence des simulations du modèle fractal est liée au choix des paramètres qui décrivent les dimensions fractales des systèmes racinaires.

Les modèles statiques d'architecture, dont l'intérêt est limité chez les cultures annuelles, pour lesquelles plusieurs modèles dynamiques existent sous réserve de disposer des paramètres adéquats propres à l'espèce considérée, peuvent être utiles lorsque l'étude porte sur des arbres. Dans un couvert agroforestier âgé de quelques années, on peut penser que les plus grosses racines de l'arbre sont peu affectées dans leur localisation et leur capacité d'absorption à l'échelle du cycle d'une culture annuelle. La prévision de la localisation et du volume de ces racines peut donc se faire avec des modèles statiques, tels ceux développés dans cette étude. Cependant les perspectives de développement de ces modèles portent sur la vérification de l'adéquation des hypothèses du modèle fractal à une approche dynamique de l'architecture racinaire des arbres. Pour les racines fines de l'arbre, qui sont à la fois celles qui absorbent le plus d'eau et d'éléments minéraux et qui sont le plus mobiles dans le sol à l'échelle du cycle de la culture associée, d'autres travaux d'observation et de modélisation sont nécessaires. Il s'agira d'étudier leur localisation, de prévoir les conditions de leur émission et de renseigner leur turn-over. Grâce aux observations de terrain, la présente étude contribue à l'avancement de ces travaux.

BIBLIOGRAPHIE

ADIKU, S.G.K, CARBERRY, P.S., ROSE, C.W., McCOWN, R.L. and BRADDOCK, R., 1995. A maize (*Zea mays*) - cowpea (*Vigna unguiculata*) intercrop model. In : SINOQUET, H. and CRUZ, P. (ed.). Ecophysiology of tropical intercropping, pp 397-406. INRA éditions, Versailles, France.

BERNTSON, G.M., 1992. A computer program for characterizing root system branching patterns. *Plant and Soil* **140** : 145-149.

BOHM, W. 1979. Methods of studying root systems. Ecological studies. Springer-Verlag, Berlin.

BOTTOMLEY, P.A., ROGERS, A.A., and FORSTER, T.H., 1986. NMR imaging shows water distribution and transport in plant root systems *in situ*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **83** : 87-89

BREGMAN, L., 1993. Comparison of the erosion control potential of agroforestry systems in the Himalayan region. *Agroforestry systems* **21** : 101-116.

BRUCKLER, L., LAFOLIE, F. and TARDIEU, F., 1991. Modeling root water potential and soil-root water transport. II : field comparison. *Soil Sci. Soc. Am. J.* **55** : 1213-1220.

CALDWELL, M.M. and VIRGINIA, R.A., 1989. Root systems. In : PEARCY, R.W., EHLERINGER, J., MOONEY, H.A. and RUNDEL, P.W. (ed) : Plant physiological ecology. Field methods and instrumentation, pp 367-398. Rundel Eds, USA.

CALDWELL, R.M., 1995. Simulation models for intercropping systems. In : SINOQUET, H. and CRUZ, P. (ed.). Ecophysiology of tropical intercropping, pp 353-368. INRA éditions, Versailles, France.

CANADELL, J.G., PITELKA, L.F. and INGRAM, J.S.I., 1996. The effects of elevated [CO₂] on plant-soil carbon below-ground : a summary and synthesis. *Plant and Soil* **187** : 391-400.

CHADŒUF, J., PELLERIN, S. and TRICOT, F., 1990. Modélisation probabiliste de la disposition dans le plan horizontal des racines adventives de la tige de maïs (*Zea mays* L.). *Agronomie* **10** : 777-786.

CLAIRON, M. and NAGOU, D., 1989. Décomposition organique libre (bagasse) dans les sol de deux zones tropicales contrastées (Guadeloupe, Antilles françaises). In : DEGRAS, L; (ed). Proceedings of the 25th annual meeting of the Caribbean Food Crops Society pp 310-323. INRA éditions.

CLAUSNITZER, V. and HOPMANS, J.W., 1994. Simultaneous modeling of transient three-dimensional root growth and soil water flow. *Plant and Soil* **164** : 299-314.

CRUZ, P., 1995. Use of RUE concept for analysing growth of pure and mixed tropical forage crops. In : SINOQUET, H. and CRUZ, P. (ed.). Ecophysiology of tropical intercropping, pp 319-330. INRA éditions, Versailles, France.

COLLINS, R.P., GREGORY, P.J., ROWSE, H.R., MORGAN, A. and LANCASHIRE, B., 1987. Improved methods of estimating root length using a photocopier, a light box and a bar code reader. *Plant and Soil* **103** : 277-280.

DIGGLE, A.J., 1988. ROOTMAP, a model in three-dimensional coordinates of the growth and structure of fibrous root systems. *Plant and Soil* **105** : 169-178.

EASTHAM, J. and ROSE, C.W., 1990. Tree/Pasture interactions at a range of tree densities in an agroforestry experiment. 1. Rooting patterns. *Aust. J. Agric. Res.* **41** : 683-695.

EGHBALL, B., SETTIMI, J.R., MARANVILLE, J.W., PARKHURST, A.M., 1993. Fractal analysis for morphological description of corn roots under nitrogen stress. *Agron. J.* **85** : 287-289.

- ELLA, A., JACOBSEN, C., STUR, W.W. and BLAIR, G., 1989. Effect of plant density and cutting frequency on the productivity of four tree legumes. *Tropical Grassland* 23 : 28-34.
- ELLIS F.B. and BARNES B.T., 1973. Estimation of the distribution of living fine roots of plants under field conditions. *Plant and Soil* 39 : 81-91.
- FITTER, A.H., 1986. The topology and geometry of plant root systems : influence of watering rate on root system topology in *Trifolium pratense*. *Annals of Botany* 58 : 91-101
- FITTER, A.H., STICKLAND, T.R., HARVEY, M.L., and WILSON, G.W., 1991. Architectural analysis of plant root systems. 1. Architectural correlates of exploitation efficiency. *New Phytol* 118 : 375-382.
- FITTER, A.H. and STICKLAND, T.R., 1991. Architectural analysis of plant root systems. 2. Influence of nutrient supply on architecture in contrasting plant species. *New Phytol* 118 : 383-389
- FOGEL R., 1983. Root turnover and productivity of coniferous forests. *Plant and Soil* 71 : 75-85
- GOINS, G.D. and RUSSELLE, M.P., 1996. Fine root demography in Alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Plant and Soil* 185 : 281-291.
- GOVINDARAJAN, M., RAO, M.R., MATHUVA, M.N. and NAIR, P.K., 1996. Soil-water and root dynamics under hedgerow intercropping in semiarid Kenya. *Agron. J.* 88 : 513-520.
- GREGORY, P.J. and REDDY, M.S., 1982. Root growth in an intercrop of pearl millet/groundnut. *Field Crop Research* 5 : 241-252.
- GREGORY, P.J., PALTA, J.A. and BATTS, G.R., 1996. Root systems and root:mass ratio - carbon allocation under current and projected atmospheric conditions in arable crops. *Plant and Soil* 187 : 221-228.
- HABIB, R., PAGES, L., JORDAN, M.O., SIMMONEAU, T. and SEBILLOTTE, M., 1991. Approche à l'échelle du système racinaire de l'absorption hydro-minérale. Conséquence en matière de modélisation. *Agronomie* 11 : 623-643.
- HENDRICK, R.L. and PREGITZER, K.S., 1992. The demography of fine roots in a northern hardwood forest. *Ecology* 73 (3) : 1094-1104.
- HUCK, M. and HILLEL, D., 1983. A model of root growth and water uptake accounting for photosynthesis, respiration, transpiration, and soil hydraulics. *Adv. Irrig.*, 2 : 273-333
- KANG, B.T., VAN DER KRUIJS, A.C.B.M. and COOPER, D.C., 1989. Alley cropping for food production in the humid and subhumid tropics. In KANG, B.T., and REYNOLDS, L. (ed). *Alley farming in the humid and subhumid tropics* pp 16-26. International Development Research Centre, Ottawa, Canada.
- KEITH, H., OADES, J.M. and MARTIN, J.K., 1986. Input of carbon to soil from wheat plants. *Soil Biol. Biochem.* 18 : 445-449.
- KING, K.F.S., 1987. The history of agroforestry. In : STEPLER, H.A. and NAIR, P.K.R. (ed.). *Agroforestry : a decade of development*, pp 1-11. ICRAF, Nairobi, Kenya.
- KINIRY, J.R. and WILLIAMS, J.R., 1995. Simulating intercropping with the ALMANAC model. In : SINOQUET, H. and CRUZ, P. (ed.). *Ecophysiology of tropical intercropping*, pp 387-396. INRA éditions, Versailles, France
- KLEPPER, B., 1990. Root growth and water uptake. In : *Irrigation of Agricultural Crops*, pp 281-322. Agricultural monograph 30.
- LAL, R., 1989. Agroforestry systems and soil surface management of a tropical alfisol. Part v. *Agroforestry Systems* 8 (3) : 197-215.
- LEBOWITZ, R.J., 1988. Digital image analysis measurement of root length and diameter. *Environnemental and experimental botany* 28 (3) : 267-273.

- LE ROUX, Y., 1994. Mise en place de l'architecture racinaire d'*Hevea brasiliensis*. Etude comparée du semis et de la microbouture. Thèse de doctorat, Université d'Aix-Marseille III, Faculté des sciences et techniques Saint Jérôme, 320 p.
- LE ROUX, X., BARIAC, T. and MARIOTTI, A., 1995. Spatial partitionning of the soil water ressource between grass and shrub component in a West African humid savanna. *Ecologia* 104 : 147-155.
- LOCKHART, J.A., 1965. An analysis of irreversible plant cell elongation. *J. Theor. Biol.* 8 : 264-275.
- LUNDGREN, B.O., 1982. What is agroforestry? *Agroforestry Systems* 1 : 7-12
- LUNGLEY, D.R., 1973. The growth of root systems. A numerical computer simulation model. *Plant and Soil* 38 : 145-159.
- MAJDI, H., 1996. Root sampling methods - applications and limitations of the minirhizotron technique. *Plant and Soil* 185 : 255-258.
- MANDELBROT, B.B., 1983. The fractal geometry of nature. Freeman, San Francisco, CA., USA
- McMICHAEL, B.L. and TAYLOR, H.M., 1987. Applications and limitations of rhizotrons and minirhizotrons. In : Minirhizotrons observation tubes : methods and applications for measuring rhizosphere dynamics, pp 1-13. ASA special publication n°50, Madison, Wisconsin, USA.
- MILCHUNAS, D.G., and LAUENROTH, J.M., 1992. Carbon dynamics and estimates of primary production by harvest, ^{14}C dilution and ^{14}C turnover. *Ecology* 73 : 593-607.
- NADELHOFFER, K.J., ABER, J.D. and MELILLO, J.M., 1985. Fine roots, net primary production and nitrogen availability : a new hypothesis. *Ecology* 66 : 1377-1390.
- NAIR, P.K.R., 1993. Definition and concepts of agroforestry. In : An introduction to agroforestry. pp 1-12. Kluwer academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- NEIL, C., 1992. Comparison of soil coring and ingrowth method for measuring belowground production. *Ecology* 73 : 1918-1921.
- ONG, C.K., 1994. Alley cropping, an ecological pie in the sky ? *Agroforestry today* 6(2) : 8-10.
- ONG, C.K., 1996. A framework for quantifying the various effects of tree-crop interactions. In : ONG, C.K. and HUXLEY, P.(ed.): Tree Crop interactions pp 1-23. Cab International, Oxford, U.K.
- ONG, C.K., MUTUA, J., WILSON, J. and DEANS, J.D., 1997. Exploring belowground complementarity in agroforestry using sap flow and root fractal techniques. In : l'agroforesterie pour un développement durable. Document préparatoire pp 351-356. Atelier international. Montpellier. France. 23-29 Juin 1997.
- OZIER-LAFONTAINE, H., VERCAMBRE, G. and TOURNEBIZE, R., 1997.(a) Radiation and transpiration partitionning in a maize-sorghum intercrop : test and evaluation of two models. *Field Crop Research* 49 : 127-145.
- OZIER-LAFONTAINE H., LAFOLIE F., BRUCKLER L., TOURNEBIZE R. and MOLLIER A., 1997 (b). Modelling competition for water in intercrops. 1. Theory and comparison with field experiments. Soumis a *Soil Science Society of American Journal*. Accepté
- PAGE, E.R. and GERWITZ, A., 1974. Mathematical models, based on diffusion equations, to describe root systems of isolated plants, row crops, and swards. *Plant and Soil*, 41 : 243-254.
- PAGES, L. and ARIES, F., 1988. SARAH : modèle de simulation de la croissance, du développement et de l'architecture des systèmes racinaires. *Agronomie* 8 (10) : 889-896.
- PAGES, L., JORDAN, M.O. and PICARD, D., 1989. A simulation model of the three-dimensional architecture of the maize root system. *Plant and Soil* 119 : 147-154.

- PAGES, L., CHADCEUF, J. and KERVELLA, J., 1992. Modélisation stochastique de la croissance et du développement du système racinaire de jeunes pêcheurs. 1. Estimation et validation du modèle. *Agronomie* **12** : 447-458.
- PAGES, L., KERVELLA, J. and CHADCEUF, J., 1993. Development of the root system of young peach trees (*Prunus persica* L. Batsch) : a morphometrical analysis. *Annals of botany* **71** : 369-375.
- PARROTTA, J.A. and SINGH, I.P., 1992. *Gliricidia sepium* root system morphology and biomass allocation. *Nitrogen Fixing Tree Res. Reports* **10** : 169-172.
- PASSIOURA, J.B., 1988. Water transport in and to roots. *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, **39**: 245-265.
- PELLERIN, S., TRICOT, F. and CHADCEUF, J., 1989. Disposition des racines adventives de autour de la tige de maïs (*Zea mays* L.). *Agronomie* **9** : 859-866.
- PERTTUNEN, J., SIEVANEN, R., NIKINMAA, E., SALMINEN, H., SAARENMAA, H. and VAKEVA, J., 1996. LIGNUM : a tree model based on simple structural units. *Annals of botany* **77** : 87-98.
- PORTER, J.R., KLEPPER, B. and BELFORD, P.K., 1986. A model (WHTROOT) which synchronizes root growth and development with shoot development for winter wheat. *Plant and Soil* **92** : 133-145.
- PUBLICOVER D.A. and VOGT K.A., 1993. A comparison of methods for estimating forest fine root production with respect to sources of error. *Can. J. For. Res.* **23** : 1179-1186.
- RAO, M.R., SHARMA, M.M. and ONG, C.K., 1990. A study of the potential of hedgerow intercropping in semi-arid India using a two-way systematic design. *Agroforestry Systems* **11** : 243-258.
- RAO, M.P., MURAYA, P. and HUXLEY, P.A., 1993. Observations of some tree root systems in agroforestry intercrop situations, and their graphical representation. *Expl. Agric.* **29** : 183-194.
- ROSE, D.A., 1983. The description of the growth of root systems. *Plant and Soil* **75** : 405-415.
- ROWE, E., CADISH, G., HAIRIAH, K. and VAN NOORDWIJK, M., 1997. The safety-net role of hedgerow tree-roots, a direct test by ¹⁵N placement on an acid soil in Lampung (Indonesia). In : l'agroforesterie pour un développement durable. Document préparatoire pp 165-168. Atelier international. Montpellier. France. 23-29 Juin 1997.
- SANTANTONIO, D. and HERMANN, R.K., 1985. Standing crop, production, and turnover of fine roots on dry, moderate, and wet sites of mature Douglas-fir in western Oregon. *Ann. Sci. For.* **42** (2) : 113-142.
- SANTANTONIO D., GRACE J.C., 1987. Estimating fine roots production and turn over from biomass and decomposition data : a compartment-flow model. *Can. J. For. Res.* **17**: 900-908.
- SCHROTH, G. and KOLBE, D., 1994. A method of processing soil core samples for root studies by subsampling. *Biol. Fertil. Soils* **18** : 60-62.
- SCHROTH, G. and ZECH, W., 1995. Above and below-ground biomass dynamics in a sole cropping and alley cropping system with *Gliricidia sepium* in the semi-deciduous rain forest zone of West Africa. *Agroforestry systems* **31** : 181-198.
- SIMONS, A.J. and STEWART, J.L. *Gliricidia sepium*, a multipurpose forage tree legume. In : GUTTERIDGE, R.C. and SHELTON, H.M. (ed). Forage tree legumes in tropical agriculture. CAB international, wallingford, U.K.
- SINOQUET, H. and CRUZ, P. (ed.). Ecophysiology of tropical intercropping, pp 319-330. INRA éditions, Versailles, France.
- SMIT, A.L. and ZUIN, A., 1996. Root growth dynamics of brussels sprouts (*Brassica oleracea*) and leeks (*Allium porrum* L.) as reflected by root length, root colour, and U.V. fluorescence. *Plant and Soil* **185** : 271-280.

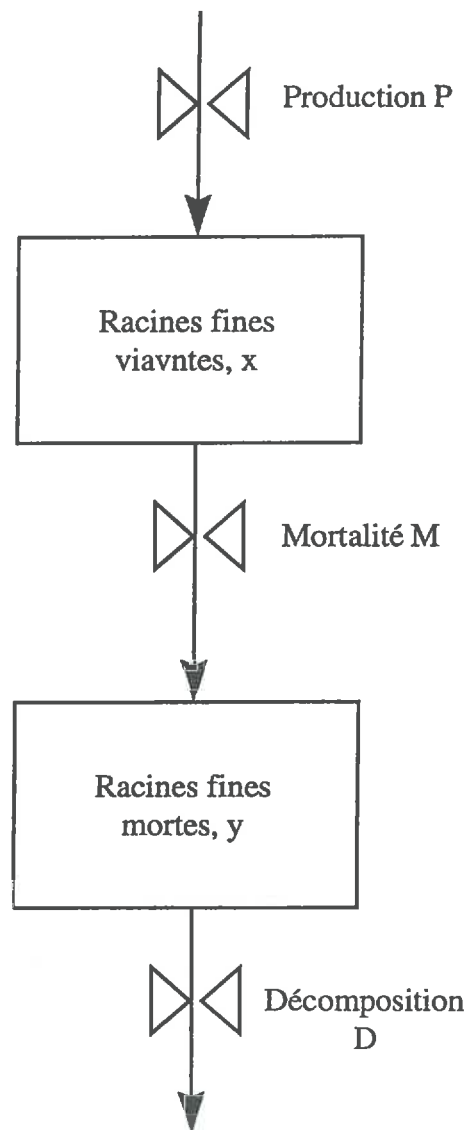
- SPEK, L.Y and VAN NOORDWIJK, M., 1994. Proximal root diameter as predictor of total root size for fractal branching models. 2.Numerical model. *Plant and Soil* **164** : 119-127.
- SVEJCAR, T.J. and BOUTTON, T.W., 1985. The use of stable carbon isotopes analysis in rooting studies. *Oecologia* **67** : 205-208.
- SZOTT, L.T., FERNANDES, E.C.M. and SANCHEZ, P.A., 1991. Soil-plant interactions in agroforestry systems. *For. Ecol. Manage.* **45** : 127-152
- TARDIEU, F., 1988 (a). Analysis of the spatial variability in maize root density - 3. Effect of a wheel compaction on water extraction. *Plant and Soil* **109** : 257-262.
- TARDIEU, F., 1988 (b). Analysis of the spatial variability of maize root density. 1. Effect of wheel compaction on the spatial arrangement of roots. *Plant and Soil* **107** : 259-266.
- TARDIEU, F., 1994. Growth and functioning of roots and root systems subjected to soil compaction. Towards a system with multiple signalling ? *Soil & Tillage research* **30** : 217-243.
- TARDIEU, F. and PELLERIN, S., 1990. Trajectory of the nodal roots of maize in fields with low mechanical constraints. *Plant and Soil* **124** : 39-45.
- TARDIEU, F.; BRUCKLER L. and LAFOLIE F., 1992. Root clumping may affect the root water potential and the resistance to soil-root water transport. *Plant and Soil* **140** : 291-301.
- TOURAINÉ, B. and GRIGNON, C., 1981. Les fonctions de transport dans la racine. II. Les fonctions d'absorption. *Physio. Veg* **19** : 581-610.
- TOURNEBIZE, R., SINOQUET, H. and BUSSIÉRE, F., 1996. Modelling evapotranspiration partitioning in a shrub/grass alley crop. *Agric. For. Meteorol* **81** : 255-272
- TSEGAYE, T, MULLINS, C.E. and DIGGLE, A.J., 1995. Modelling pea (*Pisum sativum*) root growth in drying soil. A comparison between observations and model predictions. *New Phytol.* **131** : 179-189.
- VEEN, B.W., 1982. The influence of mechanical impedance on the growth of maize roots. *Plant Soil* **66** : 101-109.
- VAN NOORDWIJK, M., FLORIS, J. and DE JAGER, A., 1985. Sampling schemes for estimating root density distribution in cropped fields. *Neth. J. agric. sci.* **33** : 241-261.
- VAN NOORDWIJK, M., SPEK, L.Y. and DE WILLIGEN, P., 1994 . Proximal root diameter as predictor of total root size for fractal branching models. 1.Theory. *Plant and Soil* **164** : 107-117.
- VAN NOORDWIJK, M. and PURNOMOSIDHI, P., 1995. Root architecture in relation to tree-crop interactions and shoot pruning in agroforestry. *Agroforestry Systems* **30** : 161-173.
- VAN NOORDWIJK, M., LAWSON, G., SOUMARE, A., GROOT, J.J.R. and HAIRIAH, K., 1996. Root distribution of trees and crops : competition and/or complementarity. In ONG, C.K. and HUXLEY, P.(ed) *Tree Crop interactions*. pp 319-364. Cab International, Oxford, U.K.
- VAN NOORDWIJK, M. and VAN de GEIJN, S.C., 1996. Root, shoot and soil parameters required for process-oriented models of crop growth limited by water and nutrients. *Plant and Soil* **183** : 1-25.
- VOGT, K.A., VOGT, D.J., PALMIOTTO, P.A., BOON, P., O'HARA, J. and ASBJORNSEN, H., 1996. Review of root dynamics in forest ecosystems grouped by climate, climatic forest type and species. *Plant and Soil* **187** : 159-219.
- WALLACE, J.S., 1995. Towards a couples light partitioning and transpiration model for use in intercrops and agroforestry. In : SINOQUET, H. and CRUZ, P. (ed.). *Ecophysiology of tropical intercropping*, pp 153-162. INRA éditions, Versailles, France.
- WARD K.J., KLEPPER B., RICKMAN R.W. and ALLMARAS R.R., 1978. Quantitative estimation of living wheat root lengths in soil cores. *Agron. J.* **70** : 675-677.

WILLEY, R.W., 1990. Ressource use in intercropping systems. *Agricultural Water Management* 17 : 215-231.

WONG, C. C., 1990. Shade tolerance of tropical forages : a review. ACIAR Proc. N°32, pp 64-70. Canberra, Australia.

Annexe 1

Modèle à compartiments pour estimer le Turn-Over des racines Santantonio et Grace, 1987.



$$dx / dt = dP / dt - dM / dt \quad [1]$$

$$dy / dt = dM / dt - dD / dt \quad [2]$$

Si $dM / dt = 0$, la quantité de racines mortes restantes à la fin d'un pas de temps t est :

$$y_t = y_0 \exp(-kt) \quad [3]$$

La décomposition pendant cet intervalle est

$$Dt = y_0(1 - \exp(-kt)) \quad [4]$$

où k : coefficient de décomposition

Le taux de décomposition pendant cette période s'écrit

$$dD / dt = k * y_0 \exp(-kt) = k y_t \quad [5]$$

Soit :

$$dy / dt = dM / dt - ky \quad [6]$$

En faisant l'hypothèse que dM / dt est constant et égal à M_j pendant le pas de temps (j = intervalle entre i et $i+1$)

$$dy / dt = M_j - ky \quad [7]$$

$$M_j = kt[y_{(i+1)} - y_{(i)} \exp(-kt)] / [1 - \exp(-kt)] \quad [8]$$

Finalement, en remplaçant dans [1] et [2]

$P_j = x_{(i+1)} - x_{(i)} + M_j$ $D_j = y_{(i)} - y_{(i+1)} + M_j$ $M_j = kt[y_{(i+1)} - y_{(i)} \exp(-kt)] / [1 - \exp(-kt)]$

Annexe 2

Profil cultural

Profil réalisé le 18/03/97 sur la parcelle d'expérimentation

0 - 35 cm :

Horizon humifère de texture argileuse, micro agrégé, de couleur marron.

35 - 70 cm :

Horizon plus compact, de couleur jaune - rougeâtre. Apparition des premières concrétions ferro-manganiques. Une rupture de la porosité à 45 cm coïncide avec un blocage du drainage et l'apparition de traces de gley. La compacité augmente.

70 - 120 cm :

Le sol prend une teinte rougeâtre, qui augmente avec la profondeur. La texture est pseudo-sableuse. A 1 m., la couleur rouge est dominante. On observe des concrétions bien dégradées, ainsi que certaines poches grisâtres correspondant à la présence de gley. La limite des racines apparente se situe à 110 cm. La texture reste pseudo-sableuse, mais le matériau est plus friable que dans l'horizon précédent.

Au delà de 120 cm :

Le sol prend une couleur grise dominante. La texture reste pseudo -sableuse mais elle est plus argileuse que dans l'horizon supérieur. La structure est continue, mais la compacité augmente avec la profondeur. On observe la présence de quelques concrétions, ainsi que de gley. Il n'y a plus de racines.

Annexe 3 : zone d'expérimentation

parcelle

STATION METEO

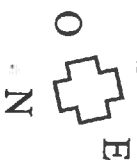
Zone de
prélèvements
destructifs

Pied de
Gliricidia

flux de sève

tensiomètres
(z, en cm)

zone abritée
(zone sèche)



75 cm

3 mètres

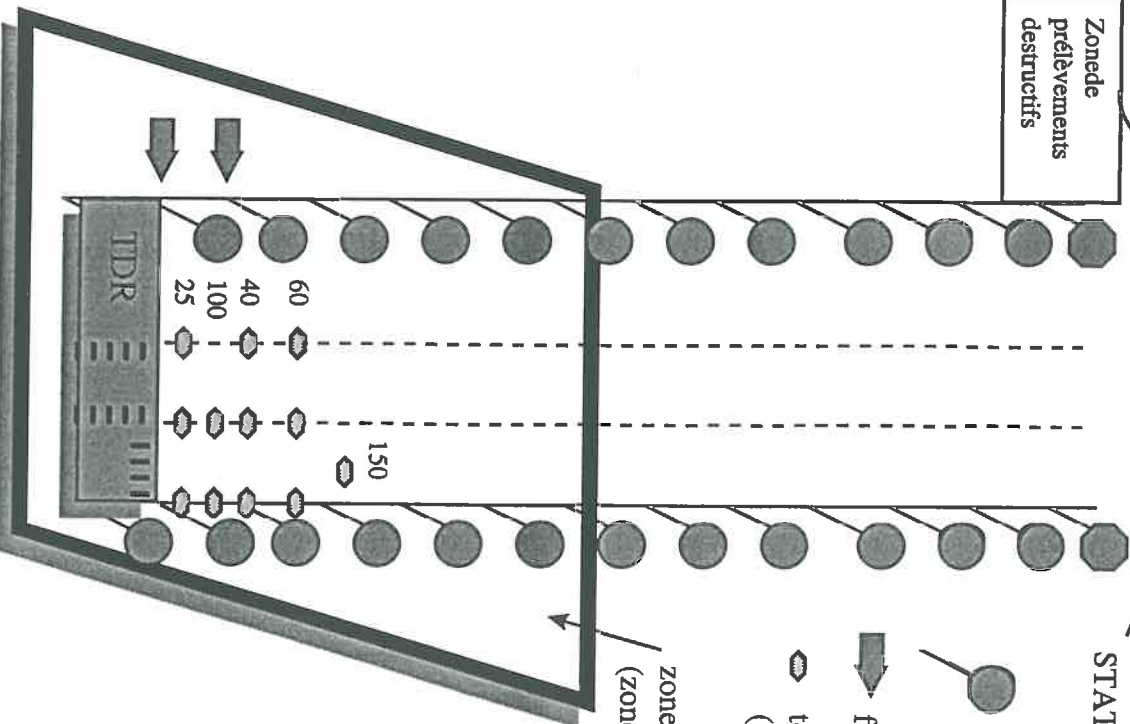
TDR

25 40 60 100 150

rang R

inter
rang

inter inter
rang IIR



Annexe 4 : organigramme Glidet

